



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**LOS MURCIÉLAGOS TIENDEROS COMO
DISPERSORES DE SEMILLAS GRANDES EN LA
SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MEXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

CRYSIA MARINA RIVERO HERNANDEZ



DIRECTOR DE TESIS:

RODRIGO ANTONIO MEDELLIN LEGORRETA

Ciudad Universitaria, Cd. Mx. 2016



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.

1. Datos del alumno

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre (s)
Teléfono
Universidad
Facultad
Carrera
Número de cuenta

1. Datos del alumno

Rivero
Hernández
Crysia Marina
5682-0117
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
30428951-4

2. Datos del tutor

Grado
Nombre (s)
Apellido paterno
Apellido materno

2. Datos del tutor

Doctor
Rodrigo Antonio
Medellín
Legorreta

3. Datos del sinodal 1

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Doctora
Livia Socorro
León
Paniagua

4. Datos del sinodal 2

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Doctor
Gerardo Jorge
Ceballos
González

5. Datos del sinodal 3

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Doctor
Rurik Hermann
List
Sánchez

6. Datos del sinodal 4

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Biólogo
Esteban Manuel
Martínez
Salas

7. Datos del trabajo escrito

Título

Número de páginas

Año

7. Datos del trabajo escrito

Los murciélagos tienderos como dispersores de semillas grandes en la Selva Lacandona

124

2016

Tabla de Contenido

Capítulo 1. Antecedentes y marco teórico	1
1.1. Introducción general	1
<i>1.1.1. Gremios tróficos en los murciélagos</i>	2
<i>1.1.2. Servicios ecosistémicos brindados por los murciélagos</i>	5
<i>1.1.3. Familia Phyllostomidae</i>	7
<i>1.1.4. Murciélagos tienderos</i>	9
<i>1.1.5. Marco teórico de la tesis</i>	10
1.2. Objetivo general	11
1.3. Área de estudio	12
<i>1.3.1. Selva Lacandona</i>	12
<i>1.3.2. Biodiversidad</i>	14
<i>1.3.3. Reserva de la Biosfera de Montes Azules</i>	15
<i>1.3.4. Monumento Natural Yaxchilán</i>	17
1.4. Literatura citada	18
Capítulo 2. Densidad de tiendas y características de la vegetación asociadas a las tiendas	24
2.1. Introducción	24
<i>2.1.1. Ventajas y beneficios en el uso de las tiendas</i>	26
<i>2.1.2. Selección de refugio</i>	29
<i>2.1.3. Selección de refugios por murciélagos tienderos</i>	31
2.2. Objetivos	32
2.3. Hipótesis	32
2.4. Metodología	33
<i>2.4.1. Diversidad y densidad de tiendas</i>	33
<i>2.4.2. Características de la vegetación asociada a las tiendas</i>	33
2.5. Análisis de los datos	34
<i>2.5.1. Diversidad y densidad de tiendas</i>	34
<i>2.5.2. Estructura de la vegetación</i>	35

2.5.3. <i>Modelo de selección de refugio</i>	35
2.6. Resultados	37
2.6.1. <i>Diversidad y densidad de tiendas</i>	37
2.6.2. <i>Estructura de la vegetación</i>	39
2.6.3. <i>Modelo de selección de refugio</i>	42
2.7. Discusión	45
2.7.1. <i>Diversidad y densidad de tiendas</i>	45
2.7.2. <i>Estructura de la vegetación</i>	49
2.7.3. <i>Modelo de selección de refugio</i>	50
2.8. Conclusiones	54
2.9. Literatura citada	55
Capítulo 3. Dispersión de semillas por murciélagos tienderos	59
3.1. Introducción	59
3.1.1. <i>Dispersión de semillas y regeneración del bosque</i>	59
3.1.2. <i>Murciélagos como dispersores de semillas</i>	61
3.1.3. <i>Síndromes de dispersión</i>	62
3.2. Objetivos	63
3.3. Hipótesis	63
3.4. Metodología	64
3.4.1. <i>Semillas dispersadas por murciélagos</i>	64
3.4.2. <i>Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos</i>	65
3.5. Análisis de los datos	71
3.5.1. <i>Semillas dispersadas por murciélagos</i>	71
3.5.2. <i>Tasa de deposición de semillas y extrapolación</i>	73
3.5.3. <i>Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos</i>	74
3.6. Resultados	75
3.6.1. <i>Semillas dispersadas por murciélagos</i>	75
3.6.2. <i>Curvas de acumulación de especies e índice de Shannon</i>	78
3.6.3. <i>Tasa de deposición de semillas y extrapolación</i>	80
3.6.4. <i>Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos</i>	83
3.6.5. <i>Análisis de Correspondencia Múltiple</i>	86

3.7. Discusión	88
<i>3.7.1. Semillas dispersadas por murciélagos</i>	88
<i>3.7.2. Tasa de deposición de semillas y extrapolación</i>	90
<i>3.7.3. Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos</i>	92
<i>3.7.4. Análisis de Correspondencia Múltiple</i>	94
3.8. Conclusiones	98
3.9. Literatura Citada	99
Anexos	104

Resumen

La dispersión de semillas es esencial para mantener los bosques tropicales. Sin embargo, la defaunación causada por factores humanos, está produciendo la reducción de las poblaciones de frugívoros grandes, lo cual pone en riesgo el reclutamiento demográfico de muchas especies de árboles tropicales. Por lo tanto, podemos esperar que la fauna remanente, compuesta principalmente por especies de vertebrados pequeños, como los murciélagos frugívoros, jueguen un papel fundamental en la dispersión de semillas grandes. Además, los refugios de los murciélagos son sitios muy importantes para llevar a cabo diversas actividades sociales. Por lo tanto, las características de la vegetación asociadas a los sitios de refugio pueden ser determinantes en la selección del mismo por los murciélagos.

El objetivo principal de esta tesis fue determinar el efecto de la dispersión por los murciélagos tienderos y describir las características de la vegetación asociada a las tiendas en dos localidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Encontré que existen cuatro arquitecturas diferentes presentes en la selva Lacandona, y una densidad de tiendas de 9.4 tiendas/ha. También encontré que los murciélagos tienderos pueden dispersar al menos 54 especies de semillas con tamaños mayores a los 5mm. Además, realicé una extrapolación de la tasa de deposición generada por los murciélagos tienderos para conocer el efecto que tienen sobre la dispersión de semillas en todo el paisaje de la selva Lacandona. Finalmente, encontré que los murciélagos tienderos tienen cierta preferencia por algunas características de la vegetación que se encuentra asociada a las tiendas. Estos resultados sugieren que los murciélagos tienderos juegan un papel muy importante en el mantenimiento y regeneración de los bosques tropicales, además de que dependen de ciertas características de la vegetación para construir sus tiendas.

Índice de tablas y figuras

Capítulo 2

Tablas

Tabla 1. Número total de tiendas encontradas en cada sitio, y número total de palmas modificadas como tiendas, para cada tipo de arquitectura y para cada género de planta modificada como tienda.	38
Tabla 2. Densidad de plantas de las tres especies más usadas como tiendas en ambos sitios.	39
Tabla 3. Promedio y desviación estándar de las mediciones realizadas en los 174 círculos trazados (100 en RBMA y 74 en el MNY) para comparar la estructura de la vegetación en ambos sitios.	40
Tabla 4. Promedio y desviación estándar de las mediciones realizadas para comparar la estructura de la vegetación donde hubo presencia de tiendas en ambos sitios.	41
Tabla 5. Modelos candidatos para el MNY que comparan las variables estructurales de la vegetación asociadas a la presencia de tiendas.	42
Tabla 6. Estimación de los coeficientes para los mejores modelos de selección de recursos para el MNY clasificados a partir del AIC _C .	43
Tabla 7. Modelos candidatos para la RBMA que comparan las variables estructurales de la vegetación asociadas a la presencia de tiendas.	44
Tabla 8. Estimación de los coeficientes (β), error estándar (EE), intervalos de confianza al 95% (IC95%), valor de z (z) y valor de probabilidad (P) para el mejor modelo de selección de recursos para la RBMA clasificados a partir del AIC _C .	44

Figuras

Figura 1. Tipos de arquitecturas utilizadas por los murciélagos tienderos.	26
Figura 2. Distribución de las clases de DAP en el MNY y la RBMA.	41

Capítulo 3

Tablas

Tabla 1. Características de los frutos dispersados por los murciélagos tienderos.	66
Tabla 2. Principales características de los componentes arbóreos en las diferentes etapas de sucesión.	67

Tabla 3. Definición de los tipos de frutos.	69
Tabla 4. Clasificación de las partes del fruto que pueden ser consumidas por los murciélagos.	70
Tabla 5. Número de tiendas con semillas y sin semillas, así como el número de semillas y especies para cada uno de los sitios.	75
Tabla 6. Número de especies registradas; Valor de la asíntota obtenido del Modelo de la Ecuación de Clench (V_m); porcentaje de especies colectadas con respecto a las esperadas; y coeficiente de determinación por sitio y entre ambos sitios en función de los m^2 y los meses en los cuales se llevó a cabo el estudio.	80
Tabla 7. Tasa de deposición de semillas por mes y por día y estimación de la densidad de tiendas de alimentación para cada uno de los sitios.	81
Tabla 8. Área potencial para cada una de las ANPs donde hay mayor probabilidad de encontrar tiendas; estimación mínima y máxima de tiendas de alimentación (ta/ha) por ANP; tasa de deposición mínima y máxima por día por ANP; tasa de deposición mínima y máxima por año por ANP.	82
Tabla 9. Coeficientes de correlación entre las variables categóricas y la dimensión 1 y 2.	87

Figuras

Figura 1. Número de especies por familia dispersadas por los murciélagos tienderos en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y en el Monumento Natural Yaxchilán.	77
Figura 2. Número de semillas por familia dispersadas por los murciélagos tienderos en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y en el Monumento Natural Yaxchilán.	78
Figura 3. Curvas de acumulación de especies ajustadas al modelo de Clench en cada uno de los sitios y por ambos sitios en contra del esfuerzo de muestreo: a) m^2 ; b) meses.	79
Figura 4. Análisis de correspondencia múltiple de las especies de frutos dispersados por murciélagos.	87

Capítulo 1. Antecedentes y marco teórico

1.1. Introducción general

Los murciélagos son el segundo orden más diverso de mamíferos en número de especies después de los roedores. En el mundo se han identificado alrededor de 1,200 especies pertenecientes a 18 familias, siendo la familia Vespertilionidae la más diversa con 407 especies, seguida de la familia Pteropodidae con 186 y la Phyllostomidae con más de 160 (Simmons 2005; Kunz et al. 2011; Botero-Castro et al. 2013). En México se encuentran 138 especies de murciélagos distribuidas en 8 familias, es decir el 12% del total de las especies que existen en el mundo (Medellin et al. 2008).

Los murciélagos se distribuyen en todo el mundo excepto en las regiones más frías como los polos, en algunas islas oceánicas y en las cumbres montañosas más altas (Ceballos y Oliva 2005; Kunz y Pierson 1994). Como muchos otros grupos taxonómicos, los murciélagos alcanzan su mayor diversidad en los trópicos (Fenton 1992; Patterson et al. 2003; Vaughan et al. 2011) y disminuye conforme se incrementa la latitud. Los murciélagos pueden habitar en diferentes ecosistemas como los bosques boreales, templados y tropicales, pastizales, chaparrales, desiertos y zonas urbanas (Kunz & Pierson 1994; Vaughan et al. 2011), sin embargo, su abundancia y diversidad es mayor en los hábitats que se encuentran en las zonas tropicales y subtropicales.

Los murciélagos son de hábitos nocturnos y son el único orden de mamíferos que puede volar, por lo que han desarrollado características morfológicas y conductuales únicas, que a su vez les ha permitido explotar recursos que son inaccesibles para otros mamíferos terrestres (Patterson et al. 2003). Un ejemplo de ello, es la gran cantidad de gremios tróficos en los que han podido diversificarse. Existen especies que se alimentan de insectos y otros artrópodos, murciélagos herbívoros que su dieta se compone principalmente de frutos, murciélagos que se alimentan del néctar y polen de las flores, especies carnívoras y especies que

se alimentan de sangre (Ceballos & Oliva 2005; Kunz & Pierson 1994; Patterson et al. 2003; Vaughan et al. 2011).

1.1.1. Gremios tróficos en los murciélagos

La clasificación más general para integrar las diferentes dietas de los murciélagos considera dos grandes grupos, la animalivoría y la herbivoría, y que a su vez dividen en formas de alimentación más particulares (Patterson et al. 2003). La animalivoría se refiere a las especies que su dieta se compone principalmente de animales. Existen cuatro grandes grupos de murciélagos animalívoros: los insectívoros, carnívoros, piscívoros y sanguinívoros. Los murciélagos insectívoros son aquellos que se alimentan principalmente de insectos. De las 1,200 especies de murciélagos registradas en el mundo, casi dos tercios de ellas son insectívoras y se distribuyen en casi todas las familias, excepto por la familia Noctilionidae, ya que su dieta se compone esencialmente de peces, aunque llega a ingerir insectos ocasionalmente (Brooke 1994). Los murciélagos insectívoros se dividen de acuerdo a método de forrajeo que emplean. Por un lado están los insectívoros aéreos, los cuales capturan a los insectos durante el vuelo y por otro lado están los recogedores, que acechan desde ramas y esperan pasivamente, para posteriormente atacar y recoger a su presa del sustrato (Simmons & Conway 2003; Patterson et al. 2003).

Las especies carnívoras, aunque utilizan el mismo sistema de cacería de los recogedores y llegan a alimentarse de algunos artrópodos, su dieta consiste en vertebrados pequeños como ranas, pájaros, lagartijas, ratones y aves (Patterson et al. 2003). Existen especies muy especializadas como *Trachops cirrhosus* que su dieta se basa principalmente en ranas (Page y Ryan 2005; Ryan et al. 1983); o como el caso de *Chrotopterus auritus* que se ha reportado alimentándose de otros murciélagos (Medellín 1989).

La piscivoría se ha reportado en cuatro especies de murciélagos, *Noctilio leporinus* y *N. albiventris*, genero monotípico de la familia Noctilionidae, y los vespertilionidos *Myotis ricketti*, y la especie endémica

del Golfo de California, *M. vivesi*. Estas especies se alimentan principalmente de peces, sin embargo, complementan su dieta con insectos cuando hay escases de alimento (Brooke 1994). Las cuatro especies de piscívoros presentan características similares como garras de las patas traseras muy desarrolladas que les permite extraer al pez del agua además de que detectan a sus presas a partir de las ondas producidas por los peces en la superficie (Ma et al. 2003; Kalko et al. 1998; Schnitzler et al. 1994; Altenbach 1989).

Finalmente, las especies sanguinívoras son las que se alimentan exclusivamente de sangre. Existen únicamente tres especies de murciélagos sanguinívoros pertenecientes a la familia Phyllostomidae y su distribución se restringe al continente americano. Presentan adaptaciones morfológicas únicas como incisivos muy afilados que les permite hacer incisiones para producir el sangrado en sus presas (Monteiro & Nogueira 2010; Patterson et al. 2003; Greenhall et al. 1983).

La herbivoría, por otro lado, se refiere a las especies que se alimentan de alguna parte o varias partes de una planta. Esta forma de alimentación es practicada por un tercio de los murciélagos en el mundo y se presenta en las familias Pteropodidae y Phyllostomidae principalmente, las cuales están restringidas a las zonas tropicales y subtropicales (Fleming 1993; Patterson et al. 2003). Se reconocen tres grupos de murciélagos herbívoros: los nectarívoros y/o polinívoros, los folívoros y los frugívoros.

Los murciélagos nectarívoros o polinívoros son aquellos que se alimentan en mayor medida del polen y néctar que producen las plantas con flor, sin embargo, pueden llegar a cambiar su dieta por frutos o insectos durante una parte del año, cuando la producción de flores es menor (Patterson et al. 2003). En general, los murciélagos nectarívoros se distinguen porque presentan un alargamiento de la trompa y la lengua que les permite explotar de manera más eficiente el néctar y polen de las flores (Patterson et al. 2003). El ejemplo más extremo es el murciélago *Musonycteris harrisonii*, endémico del occidente de México, que presenta el rostro proporcionalmente más alargado de todos los filostómidos nectarívoros

(Tschapka et al. 2008). Los murciélagos nectarívoros cuando forrajean, suelen visitar más de una flor por noche, lo que contribuye a la polinización de una gran variedad de plantas de importancia ecológica y económica (Fleming 1993).

La folivoría o la acción de alimentarse de alguna parte o partes del follaje, como hojas o el tallo, se ha reportado en al menos 17 especies de murciélagos pertenecientes a las familias Pteropodidae y Phyllostomidae (Kunz & Ingalls 1994; Kunz & Diaz 1995). Sin embargo, este tipo de alimentación es considerada como complementaria, ya que ningún murciélago se alimenta exclusivamente de hojas, sino que la folivoría provee de nutrientes, minerales y proteínas que de otra manera no obtendrían de los frutos o el néctar (Patterson et al. 2003).

Finalmente, la frugivoría se refiere a las especies que su dieta se compone principalmente de frutos. En los trópicos, los murciélagos frugívoros son uno de los grupos más abundantes, y al igual que en la nectarivoría, las especies que se alimentan principalmente de frutos se encuentran distribuidas en las familias Phyllostomidae y Pteropodidae (Muscarella & Fleming 2007; Patterson et al. 2003). En el caso de los filostómidos, se ha registrado que estos se alimentan de al menos 550 especies de plantas pertenecientes a 191 géneros y 62 familias, y para los Pteropodidos se han registrado 139 géneros de plantas de las cuales se alimentan (Kunz et al. 2011; Lobo et al. 2009). Uno de los procesos ecológicos más importantes generado por los murciélagos frugívoros es la dispersión de semillas. Este proceso es esencial para las dinámicas de poblaciones y de comunidades vegetales, ya que intervienen en el mantenimiento y regeneración de los bosques tropicales al propagar las semillas lejos de la planta madre y colonizar nuevos hábitats, favoreciendo así la sucesión, regeneración y conservación de la vegetación (Howe & Smallwood 1982; Janzen 1970; Melo et al. 2009).

Esta gran diversificación y adaptación de los murciélagos a distintos ecosistemas y formas de alimentación, ha permitido que estos sean capaces de ocupar gran variedad de nichos ecológicos, y que a su vez brinden diversos servicios ecosistémicos (definidos como los beneficios que los seres humanos obtienen de manera gratuita del buen funcionamiento de los ecosistemas) como la dispersión de semillas, la polinización y el control de plagas (Kunz et al. 2011; Patterson et al. 2003; Millennium Ecosystem Assessment 2005).

1.1.2. Servicios ecosistémicos brindados por los murciélagos

Diversos estudios han podido evaluar la importancia que tienen los murciélagos insectívoros como controladores de plagas. Por ejemplo, un estudio estimó que una colonia de 150 individuos de *Eptesicus fuscus* se alimenta de cerca de 1.3 millones de insectos que atacan los cultivos al año, lo que probablemente contribuye de manera significativa a romper el ciclo biológico de la plaga (Whitaker 1995). La especie *Tadarida brasiliensis* es uno de los ejemplos más impresionantes que demuestra la importancia que tienen los murciélagos como prestadores de servicios ecosistémicos. Esta especie forma enormes colonias de apareamiento de hasta 20 millones de individuos, los cuales se alimentan de insectos considerados como plagas de importancia para la agricultura. A partir de los valores calculados sobre el consumo diario de insectos por individuo (8 g de insectos por noche), estimaron que el valor de los murciélagos como controladores de plaga es alrededor de \$741 000 dólares al año (Cleveland et al. 2006).

La polinización mediada por murciélagos no es tan común si se compara con la polinización por aves o insectos, sin embargo, polinizan especies con un valor económico y ecológico muy importante. En los ecosistemas áridos del continente americano, las familias Agavaceae y Cactaceae, que son piezas fundamentales de estos ecosistemas, dependen en gran medida de la polinización por los murciélagos de la familia Phyllostomidae. Por ejemplo, las especies de murciélagos del género *Leptonycteris* polinizan el *Agave tequilana* F.A.C. Weber y otras especies del género *Agave* que son la fuente principal de las bebidas

de gran importancia comercial y cultural como el tequila, el mezcal y el pulque (Ober & Robert J. Steidl 2004; Slauson 1999; Silva-Montellano & Eguiarte 2002; Stoner et al. 2003; Arizaga et al. 2000; Small & P. M. Catling 2002).

Para el caso particular de la dispersión de semillas por los murciélagos, no se ha registrado estudio alguno en el que se haya podido asignar un valor económico a dicho servicio ecosistémico, ya que no existe información accesible acerca del valor económico de muchos cultivos, especialmente aquellos que se venden localmente, y además no existe información detallada sobre la contribución de los murciélagos como dispersores de semillas con valor económico para los humanos (Kunz et al. 2011). Incluso, resulta confuso identificar los beneficios directos que los humanos podemos obtener de la dispersión de semillas, sin embargo, este tipo de interacción planta-animal es uno de los procesos más importantes a través del cual se regula la provisión de servicios ambientales (Díaz et al. 2005; Kunz et al. 2011).

Hasta el momento, la dispersión de semillas por los murciélagos se ha logrado cuantificar a partir de estudios relacionados con la distancia a la cual los murciélagos dispersan las semillas, el número de semillas que dispersan por noche y la diversidad de especies que dispersan y que tienen un valor económico para los humanos (Fleming 1988; Morrison 1978; Muscarella & Fleming 2007; Lobo et al. 2009).

Existen algunos ejemplos donde se han descrito algunas especies de plantas que son dispersadas por murciélagos, y que a su vez son de gran importancia económica para los humanos. Por ejemplo, algunas especies asiáticas del género *Pouteria* y *Plaquium* son utilizadas como especies maderables (Kunz et al. 2011). El mango (*Mangifera indica* 1932) en el Viejo Mundo, y otras frutas tropicales como el jobo (*Spondias spp.*) en el Nuevo Mundo, son utilizados para el consumo humano (Lobo et al. 2009). Las palmas del género *Bactris*, *Euterpe* y *Sabal* son comercializadas como plantas de ornato y en algunas partes del continente americano, se consume el centro de la palma mejor conocido como palmito (Kunz et al. 2011;

Lobova et al. 2009). La capacidad de dispersar semillas también se ha calculado para los murciélagos, por ejemplo, un estudio realizado en la Selva Lacandona, documentó que los murciélagos frugívoros dispersan en promedio 1.6 semillas pequeñas (<5mm) por m² por noche en diversos tipos de hábitats (Medellin & Gaona 1999).

Es importante considerar que los servicios ecosistémicos que los murciélagos brindan a la población humana, por lo regular son considerados como servicios indirectos, ya que dan soporte o mejoran la calidad de otros servicios. La dispersión de semillas, el control de plagas y la polinización, por ejemplo, ayudan a que las plantas produzcan oxígeno, alimento, medicinas, disminuyan la erosión de los suelos, entre otros servicios, que benefician a los humanos (Wenny et al. 2011; Kunz et al. 2011; Millennium Ecosystem Assessment 2005). Es por ello que los murciélagos juegan un papel fundamental en la regulación de los ecosistemas y su relevancia como agentes generadores de servicios ecosistémicos cobra mayor importancia debido a su gran diversidad y abundancia en los diferentes ecosistemas donde habitan (Medellin et al. 2008; Cleveland et al. 2006; Kunz et al. 2011).

1.1.3. Familia Phyllostomidae

De las 18 familias existentes de murciélagos en el mundo, los filostomidos (Phyllostomidae) son el grupo más diverso endémico al Nuevo Mundo, con alrededor de 56 géneros y más de 160 especies (Botero-Castro et al. 2013). Los hábitos alimenticios son inusualmente diversos en esta familia, las especializaciones en las dietas incluyen la sanguivoría, insectivoría, carnivoría, frugivoría y nectarivoría. De acuerdo a diversos estudios filogenéticos y revisiones taxonómicas, la familia Phyllostomidae está dividida en once subfamilias, e incluye una familia de sanguívoros (Desmodontinae), cinco de insectívoros, carnívoros y omnívoros (Phyllostominae, Macrotinae, Micronycterinae, Lonchorhininae y Glyphonycterinae), dos familias de nectarívoros (Lonchophyllinae y Glossophaginae) y tres de frugívoros (Rhinophyllinae,

Carolliinae y Stenodermatidae) (Wetterer et al. 2000; Botero-Castro et al. 2013; Baker et al. 2012; Datzmann et al. 2010; Dávalos y Jansa 2004; Larsen et al. 2010; Rojas et al. 2011).

Dentro de las subfamilias Carolliinae y Stenodermatinae, se concentran alrededor de 65 especies de murciélagos, los cuales se distribuyen principalmente en los bosques tropicales, donde la abundancia de frutos es mayor (Muscarella & Fleming 2007; Simmons 2005). En México, la mayor diversidad de murciélagos frugívoros se encuentra en la región de la Selva Lacandona, Chiapas, ya que de las 21 especies consideradas como frugívoras que habitan en el país (de las 138 presentes en todo México), 18 se distribuyen dentro de dicha región (Medellin 1994).

Aunque existe una relación entre la composición de la dieta de los murciélagos y la diversidad vegetal de los hábitats donde forrajean, se ha documentado que los murciélagos muestran ciertas preferencias por algunos grupos de frutos en particular. Un análisis propuesto por Fleming (1986), y posteriormente sustentado por otros autores (Giannini & Kalko 2004; Hodgkison et al. 2013; Kalko et al. 1996; Mello et al. 2011), demostraron que existe una preferencia en la dieta de las especies más comunes de murciélagos frugívoros del Neotrópico. Por ejemplo, murciélagos del género *Carollia* se alimentan selectivamente de los frutos del *Piper*, mientras que los murciélagos del género *Sturnira* seleccionan los frutos del género *Piper* y *Solanum*. Por otro lado, las especies del género *Artibeus* se alimentan preferentemente de los frutos del género *Ficus*. Sin embargo, estos resultados pueden ser debatibles, ya que la presencia y abundancia de restos de pulpa o semillas en las muestras fecales de los individuos capturados no son comparados con la disponibilidad de dichos frutos en el área de estudio, y por otro lado, la dieta únicamente se basa en la información contenida en las muestras fecales, pasando por alto la posibilidad de que los murciélagos pudiesen alimentarse de especies de frutos con semillas grandes, que no puedan ser digeridas por ellos (Melo et al. 2009). Incluso, existen diversos estudios que demuestran que la dieta de algunas especies de murciélagos es mucho más diversa de lo que se creía. Por ejemplo, se ha documentado

que *Artibeus jamaicensis* se alimenta de al menos 190 especies de plantas de 43 familias a lo largo de todo su rango de distribución (Lobova et al. 2009). A pesar de que existe información acerca del comportamiento y patrones de alimentación de algunas especies, aún falta por describir la dieta de muchas de las especies de murciélagos frugívoros, y de esta manera se puedan identificar patrones, como los mencionados anteriormente.

1.1.4. Murciélagos tienderos

La diversidad de murciélagos no solo radica en la riqueza de especies y en lo complejo y variado de sus dietas, también se caracterizan por su capacidad de ocupar una gran diversidad de refugios. Los refugios son muy importantes para los murciélagos ya que en ellos pasan más de la mitad de sus vidas, y se consideran sitios de importancia para la reproducción, hibernación, además de ser lugares donde se llevan a cabo diversas interacciones sociales y ofrecen protección contra los depredadores y variaciones del clima (Kunz & Lumsden 2003).

Los murciélagos han sido capaces de utilizar una gran variedad de estructuras como refugio, incluidas ramas, arboles huecos, cuevas y construcciones humanas. Sin embargo, algunas especies, la mayoría de ellos pertenecientes a la familia Phyllostomidae, han desarrollado la capacidad de manipular estructuras para construir sus propios refugios. A diferencia de otros mamíferos que utilizan las extremidades para crear sus refugios, como por ejemplo los armadillos que utilizan sus garras para excavar la tierra para construir sus madrigueras, las extremidades superiores de los murciélagos están modificadas para volar, por lo que carecen de la destreza necesaria para construir sus refugios (Dechmann et al. 2009). Por lo tanto, los murciélagos usan los dientes para modificar las estructuras donde construyen sus refugios (Dechmann et al. 2009; Rodríguez-Herrera et al. 2007). Por ejemplo, el género *Lophostoma* se refugia en cavidades dentro de los termiteros que ellos mismos excavan con sus dientes. En el caso particular de *L. silvicolum*, las cavidades son excavadas por un solo macho adulto, que las utiliza para atraer a las hembras.

Esta especie únicamente utiliza termiteros activos, ya que los inactivos no ofrecen las condiciones microclimáticas necesarias que las hembras seleccionan (Dechmann et al. 2004; Dechmann et al. 2009).

Otro grupo de murciélagos que tiene un comportamiento similar al género *Lophostoma*, son los denominados murciélagos tienderos. Este grupo crea sus refugios al realizar cortes en las láminas de las hojas, de tal manera que las partes más distales colapsan formando una estructura semejante a una tienda de campaña (Rodríguez-Herrera et al. 2007).

En el mundo se han registrado 22 especies de murciélagos tienderos, cinco de las cuales pertenecen a las familias Vespertilionidae y Pteropodidae, mientras que las 17 restantes pertenecen a las sub-familias Stenodermatinae y Carollinae (Phyllostomidae). Hasta el momento se han identificado 8 arquitecturas diferentes las cuales están asociadas con las características de las hojas donde las construyen (forma y tamaño). Sin embargo, los murciélagos tienderos no utilizan todas las plantas con características similares para la construcción de las tiendas. Se ha documentado que tienen requerimientos específicos para construir las tiendas, ya que no solo escogen las especies y el tamaño de las hojas (Rodríguez-Herrera & Tschapka 2005; Zortúa & Brito 2000; Choe & Timm 1985; Timm 1976), sino que también seleccionan el microhábitat que las rodea (Sagot et al. 2013; Rodríguez-Herrera et al. 2008).

1.1.5. Marco de referencia de la tesis

Como se mencionó anteriormente, los murciélagos frugívoros son muy importantes para los ecosistemas, ya que dispersan las semillas de las plantas, y contribuyen al mantenimiento y regeneración de los bosques. Sin embargo, aún falta integrar información respecto a la contribución de los murciélagos frugívoros al fenómeno de dispersión, y de esta manera generar las bases que permitan asignarle un valor económico al servicio ambiental que los murciélagos prestan.

Es por ello que la presente tesis se enfocó en describir y estimar el número de semillas grandes que son dispersadas por los murciélagos frugívoros en la Selva Lacandona, Chiapas, utilizando como grupo focal a los murciélagos tienderos. Se escogió a los murciélagos tienderos por dos razones: 1) son especies frugívoras; 2) los murciélagos frugívoros incluidos los murciélagos tienderos, a diferencia de lo que se ha encontrado anteriormente, son capaces de alimentarse de especies de frutos con semillas grandes. En el caso particular de los murciélagos tienderos, las tiendas utilizadas como refugios de alimentación pueden servir como una herramienta muy útil para detectar y coleccionar las semillas grandes depositadas por los murciélagos.

Para realizar la estimación de las semillas que son dispersadas por los murciélagos tienderos en la Selva Lacandona, en el primer capítulo se realizó una estimación de la densidad de tiendas que son construidas por los murciélagos tienderos y posteriormente se identificaron las variables de la vegetación que están más asociadas a la presencia de las tiendas. En el segundo capítulo se contabilizaron y se identificaron todas las semillas que son dispersadas por los murciélagos y se estimó la tasa de semillas depositadas por los murciélagos debajo de las tiendas. Además, se realizó una descripción morfológica de las semillas y los frutos que son dispersados por los murciélagos, para compararlas con las características asociadas al síndrome de quiropterocoria para evaluar si los frutos que son consumidos por los murciélagos tienderos presentan el síndrome.

Los resultados de este trabajo tienen el propósito de resaltar la importancia que tienen los murciélagos en la dispersión de semillas grandes, algunas de ellas de importancia comercial para los humanos, así como asignarle un valor a la dispersión en términos espacio temporales, es decir, el número de semillas que son capaces de dispersar en un año a escala de la Selva Lacandona.

1.2. Objetivo general

Conocer la capacidad de dispersión de semillas grandes por los murciélagos tienderos e identificar las variables de la vegetación que están asociadas a la presencia de las tiendas en la Selva Lacandona, Chiapas.

1.3. Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en dos localidades de la Región de la Selva Lacandona. Una de ellas localizada al sur de la Reserva de Montes Azules enfrente de la región Marqués de Comillas, y la otra se localizó en el Monumento Natural Yaxchilán, sobre los senderos previamente establecidos por los guardaparques de la ANP.

A partir de ahora y para fines prácticos, las localidades serán nombradas una como Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA); y la otra como Monumento Natural Yaxchilán (MNY). A continuación, se hará una descripción de las características generales de la Región de la Selva Lacandona y posteriormente una descripción específica para cada una de las localidades.

1.3.1. Selva Lacandona

La Selva Lacandona se encuentra en el este de Estado de Chiapas. El área constituye el relicto más importante de selva húmeda en México y, junto con las selvas de Campeche, Quintana Roo, Guatemala y Belice, representa una de las extensiones de selva húmeda tropical más importantes, solo superada en extensión en América por la selva amazónica (Lazcano-Barrero et al. 1992, Valle-Domenech 2000).

La selva Lacandona en su parte mexicana, tenía una extensión original de aproximadamente 2, 000, 000 ha hasta 1940 (Martínez et al. 1994), pero durante los últimos 70 años, se convirtió en escenario de los diferentes procesos de colonización, deforestación y explotación de los recursos naturales (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992). Los actores involucrados en dichos procesos fueron en primer lugar, Indígenas y campesinos mestizos sin tierra ajenos a los paisajes selváticos, y que llegaron con la intención de encontrar

tierras donde cultivar y criar al ganado. Por otro lado, se encontraban empresarios privados y gubernamentales interesados en el aprovechamiento de los recursos naturales: maderas preciosas, flora y fauna comerciable, fuerza hidroeléctrica y combustibles fósiles. A partir de esto, el gobierno intentó poner un alto a los avances de colonización y cerró las fronteras para evitar que más gente ingresara a la región. En 1972 creó la llamada Zona Lacandona, con una extensión de 614, 321 hectáreas, proclamada reserva comunal perteneciente a la Comunidad Lacandona, y con la cual favoreció las familias pertenecientes a esta comunidad integrada principalmente por indígenas Lacandones, Tzeltales y Ch'oles (De Vos, 2004; Martínez-Ramos, 2006) Posteriormente, en 1978 se creó como un nuevo intento de proteger un área importante de selva, la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA), con una superficie de 331,200 hectáreas, obtenidas no como un decreto expropiatorio, sino que estableció la normativa en el uso de los recursos dentro de la reserva, ya que la superficie incluyó parte de los terrenos antes otorgados a la Comunidad Lacandona, así como de otros ejidos. De tal manera que para 1998, 419,450 de las 614, 321 hectáreas, se transformaron en Áreas Naturales Protegidas (Monumento Natural Bonampak (4,357 ha), MN Yaxchilán (2,621 ha), Reserva de la Biosfera Lacantún (61,873 ha) y Área de Protección de Flora y Fauna Chan Kin (12,184 ha), APFF Naha (3,847 ha) y APFF Metzabok (3, 368 ha), más la RB Montes Azules (331,200 ha)). Así mismo, la Comunidad Lacandona estableció la reserva comunal Sierra La Cojolita con 35, 410 ha (De Vos, 2003, 2004,; SEMARNAP y INE 2000).

A pesar de las políticas de conservación, el deterioro ecológico y la presencia de asentamientos humanos siguen siendo cotidianos en la región. De los dos millones de hectáreas de selva húmeda estimadas en 1940 en la región de la Selva Lacandona, a la fecha se han perdido alrededor de dos tercios de su distribución original (Mendoza y Dirzo, 1999; Valle-Domenech, 2000). Los asentamientos humanos colindantes con las reservas naturales suman una población total de más de 200,000 habitantes, y se proyecta que estas cifras sigan en aumento, debido a las altas tasas de natalidad en la zona. Este aumento demográfico está causando la sobreexplotación de las áreas ya abiertas a la agricultura y la ganadería, y las nuevas

generaciones venideras causarán una enorme presión sobre las áreas protegidas que aún permanecen sin explotar (De Vos 2004).

El fenómeno de bosque vacío propuesto por Redford (1992) ya es una realidad en la Selva Lacandona. Cada vez es menos común observar animales dentro de las selvas, aunque éstas parezcan intactas. La cacería y la extracción de flora y fauna ilegales e insostenibles son cada vez más evidentes y comunes dentro de las Áreas Naturales Protegidas. Por lo tanto, las acciones de conservación, recuperación y medidas de protección, así como la regeneración de bosques dentro y en las zonas colindantes a las Áreas Naturales Protegidas deben ser una prioridad.

1.3.2. Biodiversidad

La selva Lacandona es la selva húmeda más diversa de México y a la vez es la selva de la que se originaron las demás selvas húmedas mexicanas. (Campos Villanueva 2008), ya que abarca solo el 0.4% de la superficie del país y ahí se encuentra alrededor de una quinta parte del total de las especies de plantas vasculares, y una sexta parte de los mamíferos, aves, reptiles y mariposas (Lazcano-Barrero *et al.* 1992, Martínez-Ramos, 2006). La región está habitada por al menos 3,400 especies de plantas vasculares repartidas en 61 familias (Martínez *et al.* 1994), sin embargo, esta cifra ha aumentado en los últimos años a 4,000 especies pertenecientes a 172 familias (Martínez Salas, *com pers.*). En cuanto a fauna, se han registrado 23 especies de anfibios y 54 de reptiles, que, en conjunto, representan el 8% del total de las especies registradas para México. Para las aves, se han registrado 341 especies, (SEMARNAP & INE 2000).

Por otro lado, se han registrado 134 especies de mamíferos terrestres, lo que representa alrededor del 25% de todas las especies de mamíferos presentes en México. En el caso de los murciélagos, existe un total de 84 especies reportadas, es decir el 62.3% de todas las especies registradas para el país (Medellin 1994; SEMARNAP y INE 2000; Escobedo-Morales *et al.*, 2006, Medellin *et al.*, 2008).

1.3.3. Reserva de la Biosfera de Montes Azules

El área de estudio se localiza en el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, dentro de la región de la Selva Lacandona. Los ejidos colindantes situados al otro lado del río Lacantún son Loma Bonita, Boca de Chajul y Playón de la Gloria. Sus coordenadas más extremas son N 16° 10.503', O 90° 56.429'; N 16° 10.867', O 90° 53.546'; N 16° 6.036', O 90° 58.097'; N 16° 6.465', O 90° 59.661'. (SEMARNAP y INE 2000).

La temperatura promedio anual es de 25°C, siendo abril, mayo y junio los meses más cálidos alcanzando una temperatura máxima promedio anual de 30 °C, mientras que diciembre y enero registran las temperaturas más bajas con un promedio anual de 20°C. La precipitación promedio es de 3,000 mm al año. La época de lluvias comprende los meses de junio a octubre, mientras que la época de secas se presenta en los meses de febrero a mayo con menos de 100mm por mes, lo que representa menos del 10% de la precipitación anual. (Ibarra-Manriquez & Martinez-Ramos 2002). El clima presenta variantes de los grupos A y C del sistema Köppen modificado por García, va de cálido húmedo a templado-subhúmedo en relación a la altitud y a los vientos (Martínez et al. 1994).

El tipo de vegetación predominante en el área es la selva alta perennifolia, sin embargo, se pueden encontrar diferentes gradientes en la estructura y composición de la vegetación asociados principalmente al tipo de suelo (Mendoza & Dirzo 1999; Siebe et al. 1995; Ibarra-Manriquez & Martinez-Ramos 2002). El Río Lacantún juega un papel muy importante en la dinámica de la selva, ya que durante la época de lluvias la creciente del río baña sus márgenes, aportando gran cantidad de sedimentos que aportan nutrientes fertilizando los suelos (Martínez-Ramos 2006). Como resultado de dicha actividad, junto con los procesos geomorfológicos que se presentan en la región Lacandona, se pueden diferenciar cuatro unidades del paisaje o geomorfos principales (Siebe et al. 1995; Ibarra-Manriquez & Martinez-Ramos 2002; Martínez-Ramos 2006): (1) *terrazas aluviales*: (105-120 msnm) áreas de topografía plana y suelos fértiles que se localizan a lo largo de los márgenes del río Lacantún; (2) *planicies inundables*: (105 a los 115 msnm) meandros viejos

del río Lacantún o sitios en las márgenes del río que permanecen inundados al menos tres meses al año, durante la época de lluvias; (3) *lomeríos bajos*: (115-300 msnm) áreas de topografía irregular, con suelos pobres en nutrientes, formados por pequeños valles y elevaciones con pendiente moderada a empinada; (4) *sierra cárstica*: (300-700 msnm) sitios formados por cadenas montañosas de mucha pendiente, con abundante roca calcárea expuesta, en proceso de karstificación y con fuertes pendientes.

Debido a las diferencias existentes entre las distintas unidades de paisaje, las características de la vegetación también se ven afectadas. Los árboles más altos, que alcanzan alturas de más de 30 m, se encuentran en las terrazas aluviales, ya que el suelo presenta mejores condiciones para el crecimiento de las plantas (mayor disponibilidad de fósforo y nitrógeno, materia orgánica, bases intercambiables y disponibilidad y retención de agua). Las especies más abundantes de árboles de mayor altura son *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch y *Brosimum gentlei* Lundell, *Magnolia lacandonica* A. Vázquez, Pérez-Farr. & Mart.-Camilo, *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, entre otros, así como también especies de tamaño medio como *Quararibea funebris* (LaLlave) Vischer (Siebe et al. 1995).

Las selvas medianas, con árboles que alcanzan entre 15 y 30 m, se encuentran presentes en los lomeríos del fondo lacustre del Pleistoceno, y planicies inundables. Las palmas *Bactris major* Jacq. y *Bactris mexicana* Mart., y los árboles *Pachira aquatica* Aubl. y *Bravaisia integerrima* (Spreng.) Standl., 1926, son especies características de las planicies inundables, ya que presentan problemas de suelo hidromórfico (anoxia) y drenaje deficiente. La palma *Cryosophila stauracantha* (Heynh.) R.Evans y los árboles *Manilkara zapota* L. y *Wimmeria bartlettii* Lundell crecen abundantemente en las sierras cársticas de más de 300 msnm y suelos con baja cantidad de nitrógeno. Los lomeríos bajos, que presentan los suelos con la menor calidad, dominan los árboles de las especies *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith, *Cupania dentata* DC., *Brosimum costaricanum* Liebm. (Siebe et al. 1995; Martínez-Ramos 2006; Ibarra-Manriquez & Martínez-Ramos 2002).

Por último, las selvas bajas, con árboles de no más de 15 m, tiene una composición de árboles similar a la de los lomeríos bajos, pero con la presencia de otras especies arbóreas como *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Exell, *Lacistema aggregatum* (Berg.) Rusby, *Calophyllum brasiliense* Cambess., y *Cyperus sp.* dominantes en el sotobosque y varias especies de bromelias terrestres (Siebe et al. 1995).

1.3.4. Monumento Natural Yaxchilán

El Monumento Natural Yaxchilán (MNY) se localiza al este de la Selva Lacandona, sobre la orilla izquierda de un meandro, u omega, formado por el Río Usumacinta, en la frontera con Guatemala. Sus coordenadas extremas son 16° 54' 16" N y 19° 00' 11" O (SEMARNAT y INE, 2010). Fisiográficamente, la omega está conformada por lomeríos cársticos entre los cuales existen cañadas y pequeños valles. La altitud varía entre los 80 y los 260 msnm alcanzando una elevación máxima de 320 msnm en la llamada Sierra del Tornillo (Meave et al. 2008). La temperatura media anual es de 24 a 25.5°C, mientras que la precipitación anual va de los 1560 a los 2830 mm (Meave et al. 2008, SMN 2014).

La superficie geológica del MNY está compuesta principalmente por caliza y debido a las condiciones climáticas (abundante precipitación, altas temperaturas, y humedad) de la región, este tipo de roca ha sufrido fuertes modificaciones en su composición, lo que ha originado terrenos kársticos, y en consecuencia, la formación de un paisaje abrupto dominado por colinas circulares, escarpes y cuencas de disolución (Valle-Domenech 2000). En las laderas y partes altas de los lomeríos, los suelos son someros y secos, lo que ocasiona que estos conserven poca humedad y pocos nutrientes. Mientras que, en las cañadas y pequeños valles, los suelos son más profundos y pueden retener más agua, lo que genera suelos con un contenido importante de nutrimentos. Algunas partes bajas presentan suelos con drenaje deficiente, lo que ocasiona inundaciones de estas zonas durante la época de lluvias (Valle-Domenech 2000; Meave et al. 2008). Estas diferencias en la profundidad y capacidad de retención de agua en los suelos de los lomeríos y partes bajas coinciden con las diferentes unidades o hábitats propuestos por Siebe et al.(1995).

A pesar de la precipitación menor con respecto a otras zonas de la Selva Lacandona, la vegetación en el MNY es selva alta perennifolia. La composición de las especies muestra preferencias por el tipo de sustrato geológico. El mayor número de especies y los árboles de mayor altura y DAP (diámetro a la altura del pecho) se localizan en las zonas planas sobre suelos profundos y fértiles. Por otro lado, las laderas y cañadas de suelos secos y poco profundos, tienden a presentar una menor diversidad de especies, alturas que no superan los 25 m y un dosel más abierto. Los árboles más comúnmente encontrados en el MNY son ceiba (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.), cuerillo (*Ampelocera hottlei* (Standl.) Standl.), Ramón (*Brosimum gentlei* Lundell), chicle (*Manilkara chicle* (Pittier) Gilly), mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. Moore et Stearn.), y canshán (*Terminalia Amazonia* (J. F. Gmel.) Exell). Debajo de ellos, los árboles del subdosel más comunes son cedrillo (*Guarea glabra* Vahl), molinillo (*Quararibea funebris* (La Llave) Vischer) y huevo de toro (*Stemmadenia donnell-smithii* (Rose) Woodson). Finalmente, los árboles más pequeños pertenecen a las siguientes especies: botoncillo (*Rinorea hummelii* Sprague), *Chionanthus oblanceolatus* (B.L. Rob.), *Garcinia macrophylla* Mart. y *Trichilia pallida* Sw. (Valle-Domenech 2000; Meave et al. 2008).

1.4. Literatura citada

- Altenbach, J.S., 1989. Prey Capture by the Fishing Bats *Noctilio leporinus* and *Myotis vivesi*. *Journal of Mammalogy*, 70(2), pp.421–424.
- Arizaga, S. et al., 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*, 87(7), pp.1011–1017.
- Baker, R.J. et al., 2012. Molecular timescale of diversification of feeding strategy and morphology in New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae): a phylogenetic perspective. In G. F. Gunnell & N. B. Simmons, eds. *Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules and Morphology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 385–409.
- Botero-Castro, F. et al., 2013. Next-generation sequencing and phylogenetic signal of complete mitochondrial genomes for resolving the evolutionary history of leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69(3), pp.728–739.
- Brooke, A.P., 1994. Diet of the Fishing Bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Journal of Mammalogy*, 75(1), pp.212–218.
- Campos Villanueva, D.Á., 2008. *La distribución filogenética de la diversidad de angiospermas del bosque tropical húmedo de México*. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Ceballos, G.G. & Oliva, G., 2005. *Los mamíferos silvestres de México*, Mexico D.F.: CONABIO-UNAM-Fondo de Cultura Económica.
- Choe, J.C. & Timm, R.M., 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(3), pp.241–247.
- Cleveland, C.J. et al., 2006. Economic value by of Brazilian the pest control bats service in provided south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(5), pp.238–243.
- Datzmann, T., von Helversen, O. & Mayer, F., 2010. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 10, p.165.
- Dávalos, L.M. & Jansa, S.A., 2004. Phylogeny of the Lonchophyllini (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 85(3), pp.404–413.
- Dechmann, D.K.N., Kalko, E.K.V. & Kerth, G., 2004. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roosts in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research*, 7, pp.1037–1050.
- Dechmann, D.K.N., Santana, S.E. & Dumont, E.R., 2009. Roost making in bats-Adaptations for excavating active termite nests. *Journal of Mammalogy*, 90(6), pp.1461–1468.
- Díaz, S. et al., 2005. Biodiversity Regulation of Ecosystem Services. In R. Hassan, R. Scholes, & N. Ash, eds. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends, Volume 1*. Washington, D.C.: Island Press, pp. 299–332.
- Escobedo-Morales, L.A. et al., 2006. Distributional records for mammals from Chiapas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(2), pp.269–272.
- Fenton, M.B., 1992. *Bats*, Nueva York: Facts on File, Inc.
- Fleming, T.H., 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In A. Estrada & T. H. Fleming, eds. *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, pp. 105–118.
- Fleming, T.H., 1993. Plant-Visiting Bats. *American Scientist*, 81(5), pp.460–467.
- Fleming, T.H., 1988. *The Short-Tailed Fruit Bat: A Study in Plant-Animal Interactions* 1st ed., Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Giannini, N.P. & Kalko, E.K. V, 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 2(105), pp.209–220.
- Greenhall, A.M., Joermann, G. & Schmidt, U., 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, (202), pp.1–6.
- Hodgkinson, R. et al., 2013. Fruit bats and bat fruits: the evolution of fruit scent in relation to the foraging behaviour of bats in the New and Old World tropics D. Hare, ed. *Functional Ecology*, 27(4), pp.1075–1084. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.12101> [Accessed August 31, 2014].
- Howe, H.F. & Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, pp.201–228. Available at: <http://arjournals.annualreviews.org/doi/abs/10.1146%2Fannurev.es.13.110182.001221>.
- Ibarra-Manriquez, G. & Martinez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology*, 160(1), pp.91–112.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), pp.501–528.

- Kalko, E.K. V. et al., 1998. Echolocation and Foraging Behavior of the Lesser Bulldog Bat, *Noctilio albiventris*: Preadaptations for Piscivory? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(5), pp.305–319.
- Kalko, E.K.V., Herre, E.A. & Handley, C.O., 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old world tropics. *Journal of Biogeography*, 23, pp.565–576.
- Kunz, T.H. et al., 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), pp.1–38.
- Kunz, T.H. & Diaz, C.A., 1995. Folivory in Fruit-Eating Bats, with New Evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, 27(1), pp.106–120. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2388908>.
- Kunz, T.H. & Ingalls, K.A., 1994. Folivory in Bats: An Adaptation Derived from Frugivory. *Functional Ecology*, 8(5), pp.665–668.
- Kunz, T.H. & Lumsden, L.F., 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds. *Bat Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 3–89.
- Kunz, T.H. & Pierson, E.D., 1994. Bats of the World: An introduction. In R. M. Nowak, ed. *Walker's Bats of the World*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, p. 287.
- Larsen, P.A., Marchán-Rivadeneira, M.R. & Baker, R.J., 2010. Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(25), pp.11447–11452.
- Lazcano-Barrero, M., March, I.J. & Vázquez-Sánchez, M.A., 1992. Importancia y situación actual de la selva Lacandona: perspectivas para su conservación. In M. A. Vázquez-Sánchez & M. Ramos-Olmos, eds. *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. México, D.F.: Publicaciones especiales ecósfera No. 1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., pp. 393–436.
- Lobova, T.A., Geiselman, C.K. & Mori, S.A., 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics* 1ra ed., Nueva York: New York Botanical Garden.
- Ma, J. et al., 2003. Dietary analysis confirms that Rickett's big-footed bat (*Myotis ricketti*) is a piscivore. *Journal of Zoology*, (261), pp.245–248.
- Martínez, E., Álvarez, C.H.R. & Chiang, F., 1994. Lista Florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54, pp.99–177.
- Martínez-Ramos, M., 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación. In K. Oyama & A. Castillo, eds. *Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México: Perspectivas desde la Investigación Científica*. México, D.F.: Siglo XXI.
- Meave, J.A. et al., 2008. Plant diversity assessment in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, pp.53–76.
- Medellin, R.A., 1994. Mammal Diversity and Conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8(3), pp.780–799.
- Medellín, R.A., 1989. *Chrotopterus auritus*. *Mammalian species*, 343, pp.1–5.
- Medellin, R.A., Arita, H.T. & Sánchez, O., 2008. *Identificación de los murciélagos de México* 2da Edició., Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellin, R.A. & Gaona, O., 1999. Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas. *Biotropica*, 31(3), pp.478–485.

- Mello, M.A.R. et al., 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PloS one*, 6(2), p.e17395. Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3046224&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 15, 2012].
- Melo, F.P. et al., 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. *Biotropica*, 41(6), pp.737–743.
- Mendoza, E. & Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation*, 8, pp.1621–1641.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Washington, D.C.: Island Press.
- Monteiro, L.R. & Nogueira, M.R., 2010. Adaptive Radiations, Ecological Specialization, and the Evolutionary Integration of Complex Morphological Structures. *Evolution*, 64(3), pp.724–744.
- Morrison, D.W., 1978. Foraging Ecology and Energetics of the Frugivorous Bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59(4), pp.716–723.
- Muscarella, R. & Fleming, T.H., 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 82(4), pp.573–90. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17944618> [Accessed March 19, 2012].
- Ober, H.K. & Robert J. Steidl, 2004. Foraging rates of *Leptonycteris curasoe* vary with characteristics of *Agave palmeri*. *The Southwestern Naturalist*, 49(1), pp.68–74.
- Page, R.A. & Ryan, M.J., 2005. Flexibility in assessment of prey cues: frog-eating bats and frog calls. *Proceedings of the Royal Society: Biological Science*, 272(1565), pp.841–847.
- Patterson, B.D., Willing, M.R. & Stevens, R.D., 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds. *Bat Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 536–579.
- Redford, K.H., 1992. The Empty Forest. *Bioscience*, 42(6), pp.412–422.
- Rodriguez-Herrera, B., Medellin, R.A. & Gamba-Ríos, M., 2008. Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 10(1), pp.89–95.
- Rodriguez-Herrera, B., Medellin, R.A. & Timm, R.M., 2007. *Murciélagos neotropicales que acampan en hojas* 1st ed., Editorial INBio. Available at: http://books.google.com.mx/books/about/Murci%C3%A9lagos_neotropicales_que_acampan_e.html?id=BjeJRLeYZIQC&pgis=1 [Accessed January 28, 2014].
- Rodriguez-Herrera, B. & Tschapka, M., 2005. Tent use by *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in *Cecropia insignis* (Moraceae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, 7(1), pp.171–174. Available at: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.3161/1733-5329%282005%297%5B171%3ATUBVNC%5D2.0.CO%3B2>.
- Rojas, D. et al., 2011. When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology*, 20(10), pp.2217–2228.
- Ryan, M.J., Tuttle, M.D. & Barclay, R.M.R., 1983. Behavioral responses of the frog-eating bat, *Trachops cirrhosus*, to sonic frequencies. *Article Journal of Comparative Physiology*, 150(4), pp.413–418.
- Sagot, M., Rodriguez-Herrera, B. & Stevens, R.D., 2013. Macro and Microhabitat Associations of the Peter's Tent-Roosting Bat (*Uroderma bilobatum*): Human-Induced Selection and Colonization? *Biotropica*, 0(0), pp.1–9.

- Schnitzler, H.-U. et al., 1994. Fishing and Echolocation Behavior of the Greater Bulldog Bat, *Noctilio leporinus*, in the Field. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(5), pp.327–345.
- SEMARNAP & INE, 2000. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules* 1st ed. (SEMARNAT), ed., Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología.
- SEMARNAT & INE, 2010. *Programa de Conservación y Manejo Monumento Natural Yaxchilán* 1st ed., México, D.F.: SEMARNAT.
- Siebe, C. et al., 1995. *Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico*, Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.: Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils, ISSS-AISS-IBG (D. Simmorangkir, ed.) Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Silva-Montellano, A. & Eguiarte, L.E., 2002. No Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany*, 90(3), pp.377–387.
- Simmons, N.B., 2005. Order Chiroptera. In D. E. Wilson & D. M. Reeder, eds. *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, pp. 312–529.
- Simmons, N.B. & Conway, T.M., 2003. Evolution of ecological diversity in bats. In T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds. *Bat Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 493–579.
- Slauson, L.A., 1999. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany*, 87(6), pp.825–836.
- Small, E. & P. M. Catling, 2002. Agave—Are we running out of tequila? *Biodiversity*, 3(3), pp.47–48.
- Stoner, K.E. et al., 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12(2), pp.357–373.
- Timm, R.M., 1976. Selection of roost sites by honduran white bats *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecological Society of America*, 57, pp.385–389.
- Tschapka, M. et al., 2008. Diet and Cranial Morphology of *Musonycteris Harrisoni*, a Highly Specialized Nectar-Feeding Bat in Western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 89(4), pp.924–932. Available at: <http://ezproxy.stir.ac.uk/login?url=http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=edb&AN=33963111&site=eds-live>.
- Valle-Domenech, J.A., 2000. *Análisis estructural de una hectarea de selva alta perennifolia en el monumento Natural Yaxchilán*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vaughan, T.A., Ryan, J.M. & Czaplewski, N.J., 2011. Chiroptera. In *Mammalogy*. Sudbury, EUA: Jones and Bartlett Publishers, LLC, pp. 255–292.
- De Vos, J., 2004. *Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona* 1ra ed., Ciudad de México. México: Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, Fondo de Cultura Económica.
- De Vos, J., 2003. *Viajes al desierto de la soledad. Un retrato hablado de la Selva Lacandona* 1ra ed., Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, Miguel Angel Porrúa.
- Wenny, D. et al., 2011. The Need to Quantify Ecosystem Services Provided by Birds. *The Auk*, 128(1), pp.1–14. Available at:

<http://firefly.jstor.org/discover/10.1525/auk.2011.10248?uid=40652&uid=3739928&uid=2&uid=3&uid=40651&uid=67&uid=5912200&uid=62&uid=3739256&sid=21101168883061\papers://a25d78e7-d6e0-4b2b-9b83-8d9ae6ec0592/Paper/p145>.

Wetterer, A.L., Rockman, M. V. & Simmons, N.B., 2000. Phylogeny of Phyllostomid Bats (Mammalia: Chiroptera): Data From Diverse Morphological Systems, Sex Chromosomes, and Restriction Sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248(248), pp.1–200. Available at: [http://www.bioone.org/doi/abs/10.1206/0003-0090\(2000\)248<0001:POPBMC>2.0.CO;2](http://www.bioone.org/doi/abs/10.1206/0003-0090(2000)248<0001:POPBMC>2.0.CO;2).

Whitaker, J.O., 1995. Food of the big brown bat *Eptesicus fuscus* from maternity colonies in Indiana and Illinois. *The American Midland Naturalist*, 134, pp.346–360.

Zortéa, M. & Brito, B.F.A. de, 2000. Tents used by *Vampyressa pusilla* (Chiroptera : Phyllostomidae) in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16(3), pp.475–480.

Capítulo 2. Densidad de tiendas y características de la vegetación asociadas a las tiendas

2.1. Introducción

Existe un grupo de murciélagos conocido por modificar las hojas de las plantas en tiendas para utilizarlas como refugios (Kunz y Lumsden 2003). Este grupo, denominado murciélagos tienderos, modifica la apariencia de las hojas al realizar cortes en ellas, formando estructuras o arquitecturas que asemejan a las tiendas de campaña (Kunz y Lumsden 2003, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Barbour (1932) y Chapman (1932) fueron los primeros naturalistas en describir este comportamiento en dos especies de murciélagos frugívoros de la subfamilia Stenodermatine (Familia Phyllostomidae), *Uroderma bilobatum* y *Artibeus watsoni*. A la fecha, se tienen registradas 22 especies de murciélagos tienderos, cinco de ellas habitan en el viejo mundo (4 Pteropodidae y 1 Vespertilionidae), mientras que las 17 restantes pertenecen a la familia Phyllostomidae, restringidas al continente Americano. En México, se encuentran ocho de las 17 especies (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Se han documentado al menos 77 especies de plantas de 41 géneros y 18 familias que son utilizadas por los murciélagos tienderos para la construcción de las tiendas. La mayoría de estas especies habitan en bosques maduros y pertenecen a la familia Araceae y Arecaceae, ya que generalmente son las que presentan hojas de mayores tamaños (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007, Chaverri y Kunz 2010). La parte de la planta que es utilizada más frecuentemente para la construcción de la tienda es la hoja, la cual los murciélagos modifican al morder las venas, de tal manera que la parte distal, a partir de los cortes hechos por los murciélagos, se colapsa formando una estructura que puede variar en forma y tamaño dependiendo del comportamiento del murciélago, así como por la forma de la lámina (Kunz y Lumsden 2003).

Se han documentado un total de ocho arquitecturas diferentes para el Neotrópico (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007; Kunz y Lumsden 2003) que se describen a continuación (Figura 1):

- 1) *Arquitectura cónica*: Es la única arquitectura que involucra varias hojas para su construcción y se forma a partir de cortes en los peciolos a la altura de la base de la lámina foliar.
- 2) *Sombrilla*: se forma al realizar varios cortes sobre las venas y partes de la lámina foliar formando un círculo, semicírculo, o un corte acorazonado que circunda al peciolo. En general estas tiendas se construyen en plantas con hojas palmadas.
- 3) *Pinnada*: se forma cortando las pinnas a ambos lados del raquis de una hoja compuesta, generalmente de palmas grandes como el coco.
- 4) *Apical*: se forma a partir de un solo corte en la punta de la hoja, de tal manera que cuelga perpendicularmente hacia el suelo.
- 5) *Bífida*: esta arquitectura se forma al hacer cortes en forma de “j” o “v” a ambos lados de la lámina de hojas simples o compuestas que terminan en dos puntas.
- 6) *Paradoja*: resulta de hacer cortes similares a los de la arquitectura bífida, pero en este caso la hoja no tiene la punta de las hojas bifurcadas.
- 7) *Bote invertido*: Esta arquitectura se presenta en hojas alargadas y anchas como las de Heliconia. Los cortes se realizan paralelamente a cada lado de la vena central.
- 8) *Bote/apical*: esta arquitectura está construida a partir de combinar dos arquitecturas. Se realizan cortes a lo largo de lámina foliar a ambos lados de la vena central y cerca de la punta otro corte sobre la vena central, para que esta caiga (Rodríguez-Herrera et al. 2007).

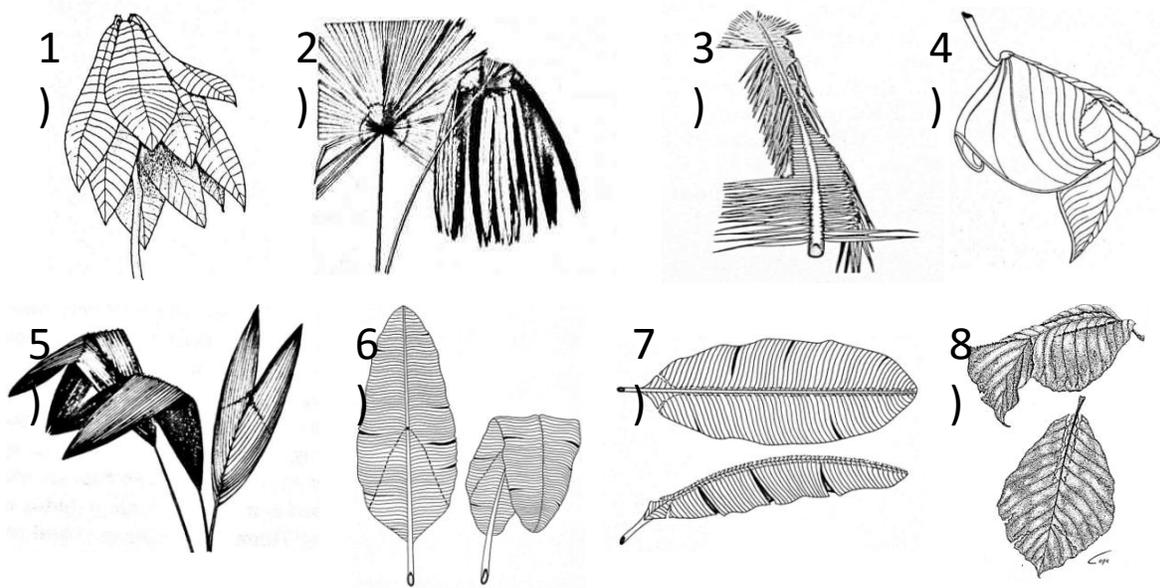


Figura 1. Tipos de arquitecturas utilizadas por los murciélagos tienderos: 1. Cónica; 2. Sombrilla; 3. Pinnada; 4. Apical; 5. Bífida; 6. Paradoja; 7. Bote invertido; 8. Bote/apical. Modificado de Kunz y Lumsden 2003, y Rodríguez-Herrera *et al.* 2007.

En general, los murciélagos *Artibeus watsoni* y *Uroderma bilobatum*, son los que más especies de plantas y tipos de arquitecturas utilizan. Sin embargo, eso no significa necesariamente que estas especies hayan construido la tienda, ya que existe la evidencia de que las tiendas pueden ser ocupadas por otras especies que no las construyeron (Brooke, 1987). Además de que únicamente en dos especies se ha documentado el momento preciso en el cual construyen la tienda (Rodríguez-Herrera *et al.* 2005; Balasingh *et al.* 1995).

2.1.1. Ventajas y desventajas en el uso de las tiendas

La construcción de tiendas y su uso como refugio puede resultar ventajosa para los murciélagos ya que por ejemplo, en los bosques tropicales, la disponibilidad de troncos huecos o cuevas para refugiarse, es menor que las láminas para construir las tiendas (Chaverri y Kunz 2010; Lewis 1995). Además, se ha demostrado que el uso de tiendas puede traer diversos beneficios para

los murciélagos. Timm y Lewis, (1991) realizaron un experimento para probar si las tiendas protegen a los murciélagos de la lluvia. Para ello, colocaron dos cubetas en sitios abiertos y una más debajo del centro de una tienda, semejando la posición en la que los murciélagos se perchan. Encontraron que las cubetas colocadas en sitios abiertos colectaron alrededor de 90 ml de lluvia durante un periodo de cuatro días, mientras que la cubeta debajo de la tienda colectó únicamente 2 ml de lluvia. Esto sugiere que las tiendas proporcionan gran protección contra factores ambientales, como en este caso, la lluvia.

Por otro lado, las tiendas pueden ayudar a controlar la temperatura corporal de los murciélagos, ya que retienen el calor más eficientemente que una hoja sin modificar (Brooke, 1990). Un experimento realizado con tiendas construidas en *Heliconia spp.* de tipo bote invertido, y tiendas pinnadas construidas en *Cocos nucifera*, demostró que estas guardan mejor el calor que las láminas de las tiendas sin modificar (Rodríguez-Herrera et al. en prensa).

Refugiarse en tiendas también favorece la disminución de parásitos en los murciélagos (ter Hofstede y Fenton 2005; Timm 1987). Un estudio realizado en Belice comparó la densidad de ectoparásitos presentes en 11 especies de murciélagos con preferencias de refugio diferentes (cavidades, follaje o ambas). Los investigadores encontraron que la densidad de ectoparásitos fue mayor en aquellas especies que se refugian en cavidades, como las cuevas, a diferencia de aquellas que se refugian en la vegetación y que cambian constantemente de refugio, ya que no permiten que los ectoparásitos se reproduzcan, ya que estos por lo regular pupan en las superficies de los refugios (ter Hofstede y Fenton 2005).

El uso de tiendas también puede conferir protección a los murciélagos contra diversos depredadores, ya que proveen un refugio poco vistoso, además, al ser un refugio flexible, el movimiento de la tienda puede alertar a los murciélagos de posibles depredadores (Rodríguez-Herrera

et al. 2007). Asimismo, la construcción y ocupación de varias tiendas dentro del ámbito hogareño de los murciélagos tienderos, como se ha observado en *Mesophylla macconelli*, puede conferir ventajas a los murciélagos, ya que produce cierto grado de incertidumbre en la táctica de un posible depredador (Foster y Timm 1976; Kunz y Lumsden 2003).

Finalmente, la distribución espacial de las tiendas también puede facilitar el acceso a los alimentos, especialmente si estas son construidas cerca de los árboles fructificando (Kunz et al. 1994).

Sin embargo, el uso de tiendas también puede traer desventajas a sus ocupantes. Por ejemplo, algunos depredadores pueden aprender a reconocer las tiendas y utilizar esa capacidad de detección para localizar las tiendas donde se refugian los murciélagos (Kunz et al. 1994). Otra posible desventaja puede existir si por ejemplo, los recursos alimenticios escasean en un sitio, por lo tanto, los murciélagos tienen que desplazarse diariamente hacia otros sitios para completar sus requerimientos nutricionales y energéticos, lo que genera un gasto energético mayor (Kunz et al. 1994).

También es importante considerar que el costo energético de la construcción de la tienda, dependerá del número de tiendas construidas, así como del número de venas y tallos que tienen que modificar para construir los refugios y que a su vez está relacionado con el tipo de arquitectura y su duración (Kunz y Lumsden 2003). Por ejemplo, el número de venas que un murciélago tiendero modifica varía entre tres y cuatro en una tienda apical construida en *Philodendron* spp. (Kunz et al. 1994), a más de 60 en una tienda con arquitectura tipo sombrilla construida en *Sabal* spp. o una tipo pinnada en *Scheelea rostrata* (Kunz et al. 1994; Timm 1987). Por otro lado, la construcción de una tienda en la hoja de *Philodendron* spp. puede tardar una noche, mientras que las tiendas con arquitectura pinnada pueden tardar varios días incluso semanas en completarse (Barbour 1932; Kunz y Lumsden 2003). Sin embargo, es importante considerar que este comportamiento probablemente

evolució en los murciélagos tienderos ya que los beneficios obtenidos al refugiarse en las tiendas son mayores que los costos energéticos que implican su construcción (Kunz et al. 1994; Kunz y Lumsden 2003).

2.1.2. Selección del refugio

Los refugios son un recurso fundamental para los murciélagos, ya que en ellos llevan a cabo actividades como la reproducción, hibernación y crianza de la progenie. Además, muchas veces facilitan las interacciones sociales y ofrecen protección contra diversos factores medioambientales y contra depredadores. Es por ello que las condiciones y eventos asociados a la elección de refugio pueden ser un factor determinante en la selección de los mismos (Kunz y Lumsden 2003, Sagot *et al.* 2013, Orians y Wittenberg 1991).

En el caso particular de los murciélagos que se refugian en la vegetación, la selección de un refugio por lo general depende de la disponibilidad de estructuras apropiadas localizadas en un área en particular (Campbell et al. 1996; Hayes 2003). Por ejemplo, cuando los murciélagos usan las cavidades de los árboles excavadas por los pájaros carpinteros, la selección de los sitios de refugio estará restringida a la densidad de dichas cavidades.

Otras características asociadas con la selección de refugio dependen de la probabilidad de reducir los riesgos de depredación o disminuir los costos de desplazarse del refugio a los sitios de forrajeo (Barclay y Kurta 2007). Sin embargo, diversos estudios sugieren que el microclima del refugio y su consecuente impacto en la termorregulación, es la principal causa involucrada en la selección del refugio por los murciélagos (Vonhof y Barclay 1996; Menzel et al. 2001; Waldien et al. 2000; Barclay y Kurta 2007). Sin embargo, hay muy poca información que soporte esta idea, incluso no existen estudios que hayan probado esta hipótesis (Barclay y Kurta 2007).

En general, los estudios sobre selección de refugio se han enfocado en describir los atributos físicos de los árboles huecos utilizados como refugios, la mayoría de estos estudios se centran en especies de murciélagos que habitan en los bosques templados de Norteamérica (Barclay y Kurta 2007). Por ejemplo, la altura y el diámetro de los árboles generalmente es una variable significativa asociada a la preferencia de los murciélagos por un refugio en particular. En diversos estudios, los resultados demuestran que los árboles con refugios activos tienen diámetros más grandes que los árboles sin refugios seleccionados al azar (Barclay y Kurta 2007). Por ejemplo, *Myotis lucifugus* prefiere refugiarse en árboles grandes a pesar de que estos son escasos y raros en la región (Crampton y Barclay 1998). Las hipótesis propuestas para explicar la selección de árboles con alturas y diámetros grandes, es que estos tienen más probabilidades de tener una cavidad y por lo tanto más oportunidades para refugiarse, o que los árboles grandes tienden a localizarse en áreas abiertas, lo que facilita la localización y acceso al refugio, además de que permite una mayor incidencia de radiación solar, lo que favorece el aumento de la temperatura dentro del refugio (Brigham et al. 1997; Vonhof y Barclay 1996; Waldien et al. 2000). Otras hipótesis sugieren que los árboles grandes tienen cortezas más gruesas, lo que a su vez proporciona un mayor aislamiento térmico al refugio, y finalmente, que el tamaño de las cavidades de los árboles grandes son mayores, y por lo tanto pueden ser ocupadas por un número mayor de individuos (Rabe et al. 1998; Barclay y Kurta 2007).

Otros estudios se han centrado identificar las variables de la estructura de la vegetación asociadas a los refugios, al compararlo con árboles sin refugios que son escogidos aleatoriamente. En la mayoría de ellos, las áreas circundantes a los refugios eran más abiertas y con menor densidad de árboles que los árboles sin refugios (Campbell et al. 1996; Cryan et al. 2001), sin embargo, en un estudio, la densidad de árboles fue mayor alrededor de los árboles (Rabe et al. 1998). Los investigadores sugieren que estas diferencias son un reflejo de la densidad relativa de los árboles en diferentes tipos de bosques donde habitan las diferentes especies de murciélagos, más que una

selección por parte de los murciélagos a zonas abiertas o cerradas (Brigham et al. 1997; Vonhof y Barclay 1996; Barclay y Kurta 2007).

2.1.3. Selección de refugios por murciélagos tienderos

En general, los estudios sobre selección de refugio en murciélagos tienderos se han enfocado en describir los atributos físicos de las láminas modificadas como tiendas, es decir, medidas morfométricas, altura y posición de las láminas (Stoner 2000, Foster 1992, Tello y Velazco 2003, Zortúa y Brito 2000, Timm 1976). Por ejemplo, *Artibeus watsoni* selecciona las hojas de la palma *Asterogyne martiana* que son más altas y de peciolo más anchos que las hojas de las palmas seleccionadas al azar (Stoner 2000), mientras que *Mesophylla maconelli* selecciona hojas nuevas de la palma *Astrocaryum*, relativamente pequeñas que se encuentran entre 2 y 4 metros sobre el suelo (Foster 1992). Ambos autores consideran que las características de las palmas están asociadas a la probabilidad de disminuir los riesgos de depredación.

Sin embargo, hay muy poca información referente a las variables de la estructura de la vegetación que pueden influir en la selección del sitio para construir una tienda (Rodríguez-Herrera et al. 2008; Sagot et al. 2013). Algunos autores han realizado observaciones respecto a la cantidad de vegetación que rodea las tiendas ocupadas y las no ocupadas, encontrando que las tiendas ocupadas tienen una menor cantidad de vegetación adyacente a la tienda (Brooke 1990; Kunz y McCracken 1996). Estos autores consideran que un espacio abierto debajo de las tiendas no solo permite un mejor panorama para detectar la presencia de algún depredador (Brooke 1990), sino que también ofrece el acceso libre y sin obstáculos para la entrada y salida de los murciélagos a las tiendas (Balasingh et al. 1995; Kunz et al. 1994; Kunz y McCracken 1996).

Rodríguez-Herrera *et al.* (2008) realizaron un estudio con el murciélago *Ectophylla alba* para identificar las variables de la estructura de la vegetación que están asociadas con la presencia de las

tiendas. Encontraron que *E. alba* construye sus refugios principalmente en sitios con bosque secundario, con bajas densidades de *Heliconia* (género utilizado mayormente por *E. alba* en la construcción de tiendas) y donde la cobertura de dosel es elevada y el sotobosque es abierto, en comparación con las hojas de *Heliconia* no modificadas seleccionadas al azar. Estos autores consideran que la cobertura del dosel está asociada con las condiciones micro-climáticas del sitio donde construyen las tiendas por diversas razones: 1) Una mayor cobertura de dosel puede ayudar a reducir la cantidad de rayos solares que inciden sobre la tienda, y a su vez mantener una temperatura estable dentro de la tienda; 2) La cobertura de dosel puede proporcionar protección contra algún daño que pueda sufrir la tienda producto de la lluvia o el viento, ya que las tormentas en los bosques tropicales suelen ser muy fuertes y descargar gran cantidad de agua. Por otro lado, la baja densidad de sotobosque, como se mencionó anteriormente, puede estar asociada con la probabilidad de disminuir los riesgos de depredación, así como para facilitar el acceso de los murciélagos a la tienda.

Con base en esta información, podemos suponer que sucede una situación similar con otras especies de murciélagos tienderos. Es por ello que este capítulo tiene como objetivos identificar las variables de la vegetación que están asociadas a la presencia de dos tipos de arquitecturas de tiendas.

2.2. Objetivos

1. Documentar la diversidad y estimar la densidad de las arquitecturas de tiendas ocupadas por murciélagos, así como las especies de plantas utilizadas en la elaboración de las mismas.
2. Determinar si los murciélagos seleccionan variables específicas de la estructura de la vegetación en los sitios donde construyen las tiendas.

2.3. Hipótesis

1. La diversidad y la densidad de tiendas estarán relacionadas con la abundancia de plantas utilizadas en la construcción de las mismas.

2. La presencia de las tiendas estará asociada a ciertas variables de la estructura de la vegetación.

2.4. Metodología

2.4.1. Diversidad y densidad de tiendas

Durante el periodo comprendido del 9 de julio al 22 de agosto de 2012 se recorrieron un total de 14 senderos previamente establecidos (8 en la RBMA y 6 en el MNY), de 1 a 2.5km cada sendero (2.0 ± 1.3 km). A lo largo de cada sendero y a una distancia aproximada de 5 m de cada lado del sendero se buscó la presencia de cualquier tipo de tienda de murciélagos. En total se recorrieron 20.02 ha en la RBMA y 7.1 ha en el MNY. Una vez identificada la tienda se georreferenció y se marcó con un listón de color amarillo para su futura localización. Cada tienda se revisó para conocer su situación, es decir, presencia-ausencia de murciélagos (de ser posible se trató de determinar la especie), especie de planta utilizada como tienda, número de láminas modificadas en cada planta individual y tipo de refugio (alimentación, diurno o si se encontraba vacía). Los refugios de alimentación se definieron con base en la presencia de restos de alimento debajo de la tienda, es decir, semillas y/o pellets (restos de comida que son escupidos por los murciélagos y que generalmente tienen la forma del paladar del mismo); y cuando había presencia de murciélagos era considerado un refugio diurno independientemente de la presencia o no de semillas debajo de ella.

2.4.2. Características de la vegetación asociada a las tiendas

Se trazó un círculo de 20 m de diámetro (314.16 m^2), teniendo como punto central a la tienda. A partir de ello, se midieron las siguientes variables asociadas a la estructura de la vegetación dentro del área trazada:

1) Cobertura del dosel. Con ayuda de un densiómetro esférico convexo (Forestry Suppliers, Inc.), se calculó el porcentaje de cobertura vegetal a partir de las medidas tomadas para cada uno de los cuatro puntos cardinales y tomando como punto central la tienda (Rodríguez-Herrera et al. 2008).

2) Cobertura del sotobosque. Se midió el porcentaje de cobertura de sotobosque con ayuda de un palo de aluminio de 2m marcado cada 5cm. Este se colocó paralelo al tallo de la planta donde se encontraba la tienda y con uno de sus extremos tocando el suelo. Se contó el número total de marcas observadas para cada uno de los puntos cardinales a una distancia de 5m y 10m considerando el 100% de cobertura cuando no se observara ninguna de las marcas del palo de aluminio y 0% cuando las todas las marcas se vieran en su totalidad; posteriormente se hizo un promedio con las 4 medidas para cada una de las distancias.

3) Densidad de árboles. Se contabilizaron todos los árboles de más de dos metros de altura.

4) Área basal. Se midió el perímetro a la altura del pecho (1.3 m; PAP) de todos los árboles de más de 2m de alto, y posteriormente se calculó el área basal para cada uno de los árboles y se realizó la sumatoria para obtener el total de área basal en cada círculo. El DAP se calculó mediante la siguiente fórmula: $DAP = \pi / PAP$.

5) Número de láminas foliares. Se contabilizaron todas las láminas foliares de la misma especie de planta modificada como tienda.

6) Altura de la tienda. Se midió la altura de cada una de las tiendas presentes en el área trazada.

Un número similar de plantas de la misma especie pero que no estuvieran modificadas por murciélagos se utilizaron como grupo control y se les aplicó la misma metodología que para las tiendas. Las plantas control se eligieron con números al azar obtenidos de todas las tiendas marcadas. La tienda elegida al azar se tomó como referencia y a partir de ella se buscó una planta de la misma especie que estuviera alejada por lo menos 20 metros de la tienda elegida al azar.

2.5. Análisis de los datos

2.5.1. Diversidad y densidad de tiendas

Se realizaron las estimaciones de densidad total de tiendas para cada sitio. Además, para conocer la disponibilidad del recurso donde construyen las tiendas, se contabilizaron todos los

individuos de las especies de plantas de las arquitecturas más abundantes a lo largo de todos los senderos recorridos en ambos sitios (Sombrilla: *Cryosophila stauracantha* y *Sabal mauritiiformis*; Bífida: *Geonoma* spp.). Posteriormente, se obtuvo la densidad de planta de dichas especies en ambos sitios, y se realizó una prueba de χ^2 usando tablas de contingencia para probar si los murciélagos tienderos están seleccionando las plantas donde construyen las tiendas en la misma proporción en la que están disponibles.

2.5.2. Estructura de la vegetación

La comparación de la estructura de la vegetación entre ambos sitios se realizó a partir de una prueba de t. Se consideraron las siguientes variables para los análisis: Porcentaje de cobertura de dosel, porcentaje cobertura de sotobosque a 5 y 10 m, área basal y densidad de árboles. Así mismo, se realizó una distribución de frecuencias agrupadas por clases diamétricas (DAP; Clases de DAP: 1: 1-2 cm; 2. 3-5 cm; 3. 6-10 cm; 4. 11-25 cm; 5. >25 cm). Además, se comparó con una prueba de t, la estructura de la vegetación entre ambos sitios únicamente donde hubo presencia de tiendas. Para ello, se consideraron las variables antes mencionadas, y además se agregaron 3 nuevas variables: altura de las tiendas, número de láminas disponibles para la construcción de tiendas y número de láminas modificadas como tiendas.

2.5.3. Modelo de selección de recursos

Para evaluar si los murciélagos tienderos seleccionan ciertas características de la estructura de la vegetación para la construcción de sus tiendas, se utilizó la función exponencial de selección de recursos (FSR). Esta se define como cualquier función que es proporcional a la probabilidad de uso por cualquier organismo (Manly *et al.* 1993). De tal manera que las unidades que son seleccionadas por los animales (en este caso la tienda), son concebidas como unidades de recurso, y las variables predictivas asociadas con esta unidad de recurso, pueden ser consideradas como variables o co-variables explicativas de dicha unidad (ej. altura de las tiendas, área basal, etc.; Boyce *et al.* 2002).

Posteriormente, se construyeron diferentes modelos para cada sitio utilizando el protocolo de muestreo tipo B propuesto por Manly et al. (1993), en el cual las unidades de recurso disponibles o usadas por los organismos son muestreadas aleatoriamente, así como un subconjunto de unidades no usadas por los organismos también son usando como unidades las tiendas y los controles (uso/no uso). Asimismo, se tomaron como variables explicativas las mencionadas anteriormente (variables asociadas a la estructura de la vegetación), con énfasis en aquellas que pudieran estar relacionadas con el microclima (ej. la cobertura de dosel) o la protección contra depredadores (ej. cobertura de sotobosque), entre otros (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008). Cada modelo propuesto se aleatorizó 10,000 veces para asegurar resultados estables. Además, se utilizó el diseño I propuesto por Manly *et al.* (1993). En general, los diseños de Manly et al. (1993) fueron planteados para evaluar la selección de recursos asociados al uso de hábitat o de alimento a diferentes escalas. Para caso del diseño I, el uso de los recursos se mide a nivel de población, es decir que las unidades de uso/no uso (ej. tiendas/controles) son obtenidas aleatoriamente para toda el área de muestreo, y no se considera la individualidad de las unidades de muestreo.

Finalmente, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) para identificar el mejor modelo de selección de recurso. Dicho criterio está basado en el principio de parsimonia, de tal manera que ayuda a identificar el modelo más simple que considera la mayor variación con la menor cantidad de variables. Todos los modelos candidatos fueron clasificados de acuerdo a los valores de AIC_C y el peso de Akaike (w_i). El valor de AIC_C es el valor de AIC corregido para tamaños de muestra pequeños, es decir $n/k < 40$, donde n es el tamaño de muestra y k el número de variables explicativas; mientras que w_i es un valor normalizado que refleja la probabilidad de que un modelo es correcto dado el conjunto entero de modelos candidatos. Además, se realizó el cálculo de ΔAIC_C el cual no es más que las diferencias en los valores de AIC_C , es decir, los Δ_i son los AIC_C re-escalados con respecto al modelo con el AIC_C más bajo ($\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$) (Burnham y Anderson 2002, 2004, Boyce *et al.* 2002). Además, se calcularon los intervalos de confianza al 95% para cada uno de los parámetros

de cada uno de los modelos candidatos. De tal manera que únicamente se consideraron los modelos en donde los intervalos de confianza no pasaran por el 0, como predictores informativos de la selección de recurso (Compton et al. 2002). El mejor modelo seleccionado fue aquel que tuviera el valor más bajo de AIC_C y el mayor peso (w_i). Finalmente, se calculó el valor de importancia relativo para cada variable explicativa. Dicho valor se calcula al sumar el w_i de todos los modelos donde dicha variable (j) aparece ($\sum w_i+(j)$). De tal manera que entre mayor sea el valor de la sumatoria de los pesos donde aparece la variable, mayor será su importancia relativa con las demás variables (Burnham y Anderson 2002). Se usaron los paquetes “ResourceSelection” para R 3.1.1 y “qpcR” para R 3.1.2 (2014, The R Foundation for Statistical Computing).

2.6. Resultados

2.6.1. Diversidad y densidad de tiendas

En las 27.1 ha recorridas en ambos sitios (RBMA=20 ha; MNY= 7.1 ha), se localizaron un total de 260 tiendas (172 en la RBMA; y 88 en MNY) de cuatro arquitecturas diferentes (sombriilla, bífida, bote-apical y bote; Tabla 1). Las más comunes fueron la arquitectura bífida (61.9%) y sombrilla (35.7%). La densidad total de tiendas para ambos sitios fue de 9.7 ± 8.6 tiendas/ha, mientras que la densidad en el MNY fue de 10.1 ± 8.4 tiendas/ha y en la RBMA de 9.4 ± 9.2 tiendas/ha, y no hubo diferencias significativas en la densidad de tiendas entre ambos sitios ($t=0.88$, $gl= 11$, $p= >0.05$) La mayor diversidad de arquitecturas de tiendas se encontró en la RBMA, con cuatro en total, mientras que, en el MNY únicamente se encontró la arquitectura tipo sombrilla.

En la RBMA se encontraron 11 tiendas de arquitectura bífida (6.2%) ocupadas por la especie *Artibeus watsoni*. El número máximo de individuos encontrados por tienda fue de 2 (1.4 ± 0.5 ; $N=16$). Todas las palmas con tiendas ocupadas pertenecieron al género *Geonoma* (*Geonoma membranacea*, *Geonoma spp.*; Quero y Pérez-Farrera 2010). En el caso del MNY, se localizaron 5 tiendas ocupadas (5.6%) por un total de 9 individuos de *A. watsoni*. El número máximo de individuos por tienda fue de

3 (1.8 ± 0.8 ; $N=9$) y las tiendas ocupadas fueron construidas en guano (*Sabal mauritiiformis*) y en escobillo (*Cryosophila stauracantha*). En la RBMA, el número de láminas modificadas como tienda en las palmas del género *Geonoma*. fue de 1.5 ± 1.0 por palma. En el MNY, el número de láminas modificadas como tiendas fue de 1.8 ± 0.9 y de 2.0 ± 2.2 para las especies *S. mauritiiformis* y *C. stauracantha*, respectivamente.

Tabla 1. Número total de tiendas encontradas en cada sitio, y número total de palmas modificadas como tiendas, para cada tipo de arquitectura y para cada género de planta modificada como tienda.

Arquitectura	Especie de planta	RBMA		MNY	
		No. de Tiendas	No. Palmas con tiendas	No. de Tiendas	No. Palmas con tiendas
Bífida	<i>Geonoma spp</i>	160	101	-	-
Sombrilla	<i>Cryosophila stauracantha</i>	5	3	77	38
	<i>Sabal mauritiiformis</i>	1	1	11	6
Bote-apical	<i>Philodendron spp.</i>	3	3	-	-
Bote	<i>Heliconia spp.</i>	3	3	-	-
Densidad de tiendas (tiendas/ha)		9.4		10.1	
Tiendas ocupadas		11 (6.39%)		5 (5.6%)	

Asimismo, se evaluó la disponibilidad de las principales plantas utilizadas como tiendas (*Sabal mauritiiformis*, *Cryosophila stauracantha* y *Geonoma spp.*) en términos de densidad y número de plantas y láminas presentes en ambos sitios. El número promedio de láminas disponibles por palma del género *Geonoma* fue de 8.7 ± 2.6 para la RBMA, y de 6.8 ± 2.1 para el MNY. En el caso de las palmas de la especie *Cryosophila stauracantha* fue de 8.7 ± 3.1 en la RBMA, y de 12.1 ± 4.6 en el MNY. Finalmente, el número de láminas por palma de la especie *Sabal mauritiiformis*, fue de 9.07 ± 2.3 en la RBMA y de 5.7 ± 2.8 en el MNY.

La densidad máxima de palmas del género *Geonoma* ocurrió en RBMA. Mientras que la densidad máxima de escobillo (*Cryosophila stauracantha*) se presentó en el MNY. En el caso del guano (*Sabal mauritiiformis*) la densidad fue mayor en el MNY que en la RBMA (Tabla 2; Anexos Tabla 1, 2 y 3).

Finalmente, los datos obtenidos de las pruebas de χ^2 , indican que, en el MNY los murciélagos utilizan las tres principales especies de palmas para construir las tiendas en la misma proporción en la que están disponibles ($\chi^2=6.3743$, $gl=2$, $p=0.04$). En cambio, en la RBMA no explotan el recurso disponible de la misma manera en la que se encuentra disponible ($\chi^2=0.1522$, $gl=2$, $p=0.9267$).

Tabla 2. Densidad de plantas de las tres especies más usadas como tiendas en ambos sitios. Entre paréntesis se encuentra el número total de palmas y láminas por cada sitio de cada una de las especies.

	<i>Geonoma spp.</i>		<i>Cryosophila stauracantha</i>		<i>Sabal mauritiiformis</i>	
	RBMA	MNY	RBMA	MNY	RBMA	MNY
Densidad de palmas (palmas/ha)	74.8 (1496)	1.1 (8)	2.8 (56)	320.8 (2278)	0.7 (14)	16.1 (115)
Densidad de palmas con tiendas (palmas/ha)	5.05 (101)	0	0.15 (3)	5.77 (41)	0.05 (1)	0.84 (6)
Densidad de láminas (láminas/ha)	652.4 (13048)	7.7 (55)	24.5 (490)	3903.6 (27716)	6.3 (127)	93.3 (663)
Densidad de láminas modificadas como tiendas (tiendas/ha)	8.0 (160)	0	0.25 (5)	10.84 (77)	0.05 (1)	1.54 (11)

2.6.2. Estructura de la Vegetación

En total se realizaron 174 mediciones de vegetación dentro de los círculos trazados de 20m de diámetro, cien en la RBMA (50 tiendas, 50 controles), y 74 en el MNY (37 tiendas, 37 controles). De las 5 variables analizadas para comparar la estructura de la vegetación en ambos sitios, únicamente

tres resultaron significativas. La primera fue la cobertura de dosel ($t=-6.96$ $gl= 173$, $p < 0.001$), que fue mayor en el MNY. Por otro lado, en la RBMA hubo una mayor área basal que el MNY ($t= 1.92$, $gl= 173$, $p= 0.055$). Y finalmente, el MNY tuvo una mayor densidad de árboles que la RBMA ($t= 7.2594$, $gl= 173$, $p<0.001$; Tabla 3).

Tabla 3. Promedio y desviación estándar de las mediciones realizadas en los 174 círculos trazados (100 en RBMA y 74 en el MNY) para comparar la estructura de la vegetación en ambos sitios.

Sitio	Cobertura de dosel (%)	Cobertura de sotobosque		Área basal m^2/ha	Densidad de árboles Ind/m^2
		5m (%)	10m (%)		
RBMA	86.2±6.0	9.9±6.4	24.7±11.5	12.8±19.2	0.09±0.02
MNY	91.4±3.7	10.8±5.8	26.4±9.5	7.9±11.6	0.13±0.04

Por otro lado, en relación a la distribución por clases de DAP, el mayor número de individuos en el MNY (2070) se concentró en la primera clase (plantas jóvenes), mientras que en la RBMA la proporción de individuos fue casi igual para la clase 1 (1140) y 2 (1112). Para el resto de las tres clases en ambos sitios, se muestra un decremento progresivo (Figura 2).

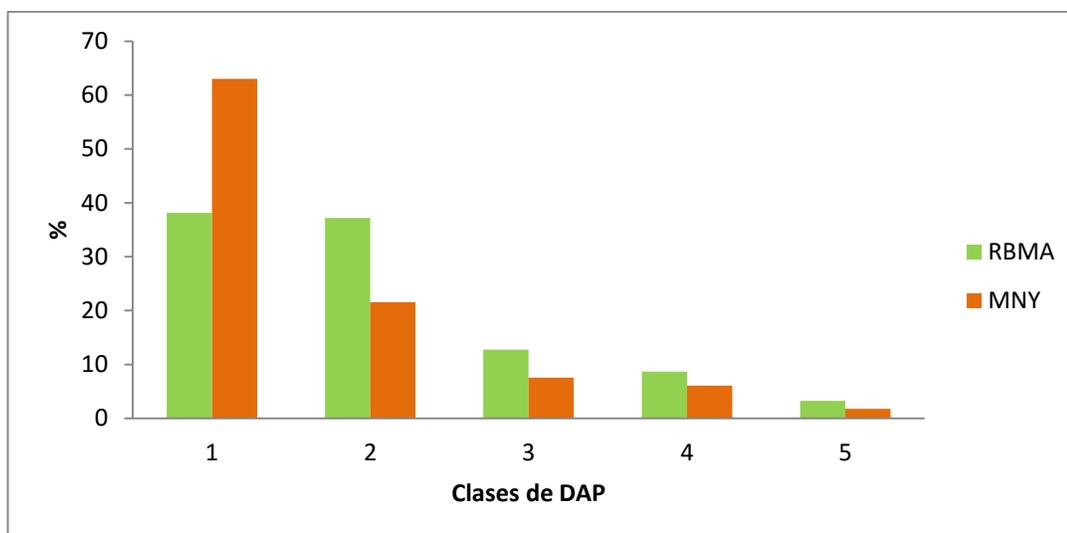


Figura 2. Distribución de las clases de DAP en el MNY y la RBMA. Clases de DAP: 1= 1-2 cm; 2= 3-5cm; 3= 6-10cm; 4= 11-25 cm; 5= >25cm. El número de individuos por clase para la RBMA es: 1=1140; 2=1112; 3=381;4=260; 5=97. Mientras que para el MNY es: 1=2070; 2=708; 3=248; 4=200; 5= 58.

Además, se comparó la estructura de la vegetación asociada únicamente a los sitios donde hubo presencia de tiendas entre la RBMA y el MNY (Tabla 4). Se encontraron diferencias significativas en 3 de las variables. La cobertura de dosel fue mayor en el MNY ($t=-5.45$, $gl=86$, $p<0.0001$). Por otro lado, la altura de las tiendas fue significativamente mayor en el MNY ($t=2.94$, $df=86$, $p<0.05$). Y finalmente, hubo una mayor densidad de árboles en el MNY ($t=-4.14$, $gl= 86$, $p<0.001$). La distribución por clases diamétricas en los sitios donde hubo presencia de tiendas tanto en el MNY como en la RBMA se comportó de la misma manera que la totalidad de las mediciones.

Tabla 4. Promedio y desviación estándar de las mediciones realizadas para comparar la estructura de la vegetación donde hubo presencia de tiendas en ambos sitios.

Sitio	Cobertura de dosel (%)	Cobertura de sotobosque		Altura (m)	Área basal m^2/ha	Densidad de árboles Ind/m^2	# Tiendas	# Láminas
		5m (%)	10m (%)					
RBMA	84.9±6.9	11.1±7.6	29.9±12.1	279.1±63.0	10.2±16.4	0.1±0.02	1.4±0.9	16±7.6
MNY	91.4±4.1	12.8±15.6	28.6±15.5	240.3±59.6	8.5±12.9	0.12±0.04	1.8±2.2	16.6±9.9

2.6.3. Modelo de selección de recursos

Se construyeron un total de 55 modelos candidatos para cada uno de los sitios (55 para el MNY y 55 para la RBMA) que tuvieran entre una y cuatro de las 6 variables explicativas que fueron seleccionadas de acuerdo a su relevancia biológica (cobertura de dosel, cobertura de sotobosque a 5 m, cobertura de sotobosque a 10 m, altura de las tiendas, área basal y densidad de árboles).

Tabla 5. Modelos candidatos para el MNY que comparan las variables estructurales de la vegetación asociadas a la presencia de tiendas. Los modelos están clasificados de acuerdo al Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños (AIC_C). Además, se presenta la diferencia entre los AIC_C (ΔAIC_C), el peso de Akaike (w_1), y la proporción entre los pesos (w_1/w_i). *ArBa*: Área basa; *CDo*: Cobertura de Dosel; *S5m*: Cobertura de Sotobosque a 5m; *S10m*: Cobertura de Sotobosque a 10m; *Alt*: Altura de las tiendas y controles; *DenA*: Densidad de árboles.

Posición	Modelos Candidatos	g.l.	logLik	AIC_C	ΔAIC_C	Pesos de Akaike (w_1)	(w_1/w_i)	ID
1	CDo+Alt+DenA	3	-130.66	268.1	0	0.15	1.00	28
2	Alt+DenA	2	-132.65	269.7	1.61	0.07	2.24	56
3	Alt	1	-133.86	269.8	1.79	0.06	2.43	5
4	CDo+S5m+Alt+DenA	4	-130.43	270.1	2.07	0.05	2.79	16
5	CDo+Alt	2	-132.90	270.2	2.12	0.05	2.90	49
6	ArBa+Cdo+Alt+DenA	4	-130.65	270.6	2.52	0.04	3.52	10

En el MNY, el modelo con el valor más bajo de AIC_C (268.1) y mayor peso w_1 (0.15), incluyó tres variables explicativas: cobertura de dosel, altura de las tiendas y densidad de árboles (Tabla 5). Sin embargo, el peso w_1 de dicho modelo (0.15) indica que tiene una muy baja probabilidad (~15%) de ser el mejor modelo dado el conjunto de modelos candidatos. Asimismo, el bajo ΔAIC_C de los siguientes mejores modelos (1.61; 1.79; 2.07) y la baja proporción entre los pesos de los modelos ($w_1/w_2=2.24$; $w_1/w_3=2.43$; $w_1/w_4=2.79$) sugiere un soporte muy débil para seleccionar un solo modelo como el mejor (Burnham 2004). Aunado a esto, los tres primeros modelos (con un $\Delta AIC_C < 2$), así como el resto de los modelos candidatos, tienen al menos una co-variable con intervalos de confianza

que pasan por el 0, por lo tanto, ninguno de los modelos puede ser considerado como predictores informativos de la selección de recurso (Tabla 6). Por lo tanto, en el MNY la selección de los refugios por los murciélagos tienderos no puede ser explicada a partir de los modelos candidatos y las co-variables seleccionadas durante la realización del presente estudio.

Tabla 6. Estimación de los coeficientes para los mejores modelos de selección de recursos para el MNY clasificados a partir del AIC_c.

Mejores modelos candidatos	Covariable	β	EE	IC 95%	z	P
1	CDo	0.0922	0.0502	0.0038 a 0.1996	1.85	<0.1
	Alt	-0.0087	0.0047	-0.0182 a 0.0001	-1.85	<0.1
	DenA	-0.0244	0.0117	-0.0499 a -0.0045	-2.1	<0.05*
2	Alt	-0.0073	0.0046	-0.0164 a 0.1285	-1.58	<0.5
	DenA	0.0562	0.03712	-0.0168 a 0.0013	1.51	<0.5
3	Alt	-0.0064	0.0030		-2.10	<0.05***

En la RBMA, el modelo candidato con el menor valor de AIC_c (301.1) y mayor peso w_1 (0.8035) tuvo como variables explicativas la cobertura de dosel, la cobertura de sotobosque a 5 m, cobertura de sotobosque a 10 m y la densidad de árboles (Tabla 7). El valor de peso de dicho modelo (0.594) sugiere una fuerte probabilidad de ser el mejor modelo entre los modelos candidatos (~60%). Además, el valor de Δ_i del siguiente mejor modelo (2.76) se encuentra en un nivel ($4 \leq \Delta_i \leq 7$) en el cual el modelo tiene un soporte bajo para ser elegido como segundo mejor modelo (Burnham 2004). De igual manera, la proporción entre pesos de los dos mejores modelos ($w_1/w_2=3.99$) sugiere un soporte alto para elegir un solo mejor modelo predictor de las características que explican la selección de refugio en los murciélagos tienderos.

Tabla 7. Modelos candidatos para la RBMA que comparan las variables estructurales de la vegetación asociadas a la presencia de tiendas. Los modelos están clasificados de acuerdo al Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños (AIC_C). Además, se presenta la diferencia entre los AIC_C (ΔAIC_C), el peso de Akaike (w_i), y la proporción entre los pesos (w_1/w_i). *ArBa*: Área basa; *CDo*: Cobertura de Dosel; *S5m*: Cobertura de Sotobosque a 5m; *S10m*: Cobertura de Sotobosque a 10m; *Alt*: Altura de las tiendas y controles; *DenA*: Densidad de árboles.

Posición	Modelos Candidatos	g.l.	logLik	AICc	ΔAIC	Pesos de Akaike (w_i)	(w_1/w_i)	ID
1	CDo+S5m+S10m+DenA	4	-150.61	310.1	0	0.594	1	14
2	S10m+Alt+DenA	3	-153.17	312.9	2.76	0.149	3.99	31
3	ArBa+CDo+S5m+S10m	4	-152.72	314.3	4.23	0.071	8.37	7
4	CDo+S5m+S10m+Alt	4	-152.95	314.8	4.69	0.057	10.42	13
5	CDo+S5m+S10m	3	-154.23	315	4.87	0.052	11.42	26

Las variables explicativas, cobertura de dosel y sotobosque a 5 m incluidas dentro del mejor modelo, tuvieron coeficientes negativos sobre la presencia de las tiendas, es decir que a menor cobertura de dosel y menor cobertura de sotobosque a 5 m hay mayor probabilidad de que haya presencia de tiendas. Por otro lado, las otras dos variables, cobertura de sotobosque a 10 m y densidad de árboles tuvieron un coeficiente positivo asociado a la presencia de las tiendas, es decir a mayor cobertura de dosel a 10 m y mayor densidad de árboles, habrá mayor probabilidad de presencia de las tiendas.

Tabla 8. Estimación de los coeficientes (β), error estándar (EE), intervalos de confianza al 95% (IC95%), valor de z (z) y valor de probabilidad (P) para el mejor modelo de selección de recursos para la RBMA clasificados a partir del AIC_C .

Co-variable	β	EE	IC 95%	z	P
CDo	-0.1146	0.0421	-0.1948 a -0.0302	-2.72	<0.01**
S5m	-0.1169	0.0492	-0.2271-0.0305	-2.37	<0.05*
S10m	0.1712	0.0283	0.1184 a 0.2293	6.04	<0.0001***
DenA	0.0573	0.0237	0.0140 a 0.1074	2.41	<0.05*

2.7. Discusión

2.7.1. Diversidad y densidad de tiendas

Las tiendas representan una de las estructuras más abundantes en los bosques tropicales usadas como refugio por algunas especies de murciélagos, si se compara con otras estructuras como cuevas, edificaciones humanas y cavidades de árboles (Lewis 1995). En general, muy pocos estudios han estimado la densidad de tiendas en un área en particular. Los datos obtenidos de 9.7 tiendas/ha en el presente estudio, representan la primera estimación de densidad de tiendas para México, y específicamente para la región de la Selva Lacandona. Otros registros de estimaciones de densidad de tiendas se han realizado principalmente en las selvas tropicales de Costa Rica. En dichos estudios, se ha documentado densidades similares a la de la Selva Lacandona, que van de 5 a 23 tiendas/ha (Chaverri *et al.* 2007), y 8 tiendas/ha (Chaverri *et al.* 2008) respectivamente, todas ocupadas por *A. watsoni*. Sin embargo, en otro estudio, realizado igualmente en las selvas tropicales de Costa Rica por Rodríguez-Herrera *et al.* (2008) con tiendas construidas en *Heliconia* spp. por *Ectophylla alba*, documentaron densidades mucho más bajas, de 0.56 y 2.56 tiendas/ha en sus dos sitios de muestreo, aunque esos autores solamente se enfocaron en las tiendas de *E. alba* y en la zona existen por lo menos otras cuatro especies de murciélagos tienderos. En el viejo mundo, *Cynopterus sphinx* (Pteropodidae) que construye sus refugios cortando ramas de la planta *Polyalthia longifolia* al sureste de la India, registra una densidad de 0.57 tiendas/ha (Storz *et al.* 2000). La única referencia adicional con reportes de densidad de tiendas corresponde al murciélago *Scotophilus kuhlii* de Filipinas, que se refugia en palmas modificadas de la especie *Livistona rotundifolia*, tiene una densidad de 0.015 tiendas/ha (Rickart *et al.* 1989).

Las diferencias entre las estimaciones de densidad de tiendas y tipos de arquitecturas probablemente estén asociadas a diversos factores. En general, se ha encontrado que: 1) las tiendas de murciélagos se concentran en áreas donde hay una mayor abundancia de las plantas usadas en la construcción de las mismas; 2) se encuentran concentradas en áreas particulares, aun cuando las

palmas donde construyen las tiendas tienen una distribución más amplia; y 3) que por lo regular la mayoría de las tiendas no están siendo ocupadas por los murciélagos (Timm y Lewis 1991, Rodríguez-Herrera *et al.* 2011, Chaverri y Kunz 2006, Sagot *et al.* 2013, Brooke 1987). A continuación se discuten los factores que podrían estar afectando lo antes mencionado:

1. El primer punto está relacionado con la disponibilidad del recurso para construir las tiendas. Para el caso de la Selva Lacandona, los resultados de las pruebas de χ^2 nos indican que estas diferencias sí están asociadas principalmente con la disponibilidad de las palmas, ya que por un lado, en la RBMA el principal recurso disponible para construir tiendas es la palma del género *Geonoma* (74.8 palmas/ha), y la mayor densidad de tiendas se encontró en arquitectura tipo bífida, construidas con las láminas de este género, aun cuando los resultados de χ^2 no fueron significativos. Lo mismo sucedió en el MNY, donde la mayor densidad de tiendas perteneció a la arquitectura tipo sombrilla, la cual se construye en palmas del género *Cryosophila* y *Sabal*, y que a su vez fueron las palmas que registraron mayores densidades (320.8 palmas/ha y 16.1 palmas/ha, respectivamente).

En un estudio realizado en Costa Rica con *A. watsoni*, se encontró que esta especie selecciona las plantas para construir las tiendas bajo dos criterios: la abundancia del recurso y la durabilidad de las tiendas (Chaverri y Kunz 2006). Sin embargo, no siempre se presentan altas densidades del recurso donde construyen las tiendas. En el estudio realizado con tiendas de la especie *Cynopterus sphinx*, encontraron únicamente 330 árboles de *Polyalthia longifolia* en un área de un km de diámetro, lo que equivale a 4.2 árboles por ha (Storz *et al.* 2000). Lo mismo sucedió con la palma *Livistona rotundifolia*, la cual presenta una densidad de 0.0079 palmas/ha (Rickart *et al.* 1989).

Por otro lado, la durabilidad y resistencia de las tiendas también puede incrementar las probabilidades de localizar más tiendas en las palmas a lo largo de los senderos. Por ejemplo, las tiendas construidas en *Heliconia imbricata* y *Calathea lutea* duran menos de dos meses (Rodríguez-

Herrera et al. 2011), mientras que las tiendas construidas en las ciclantáceas *Asplundia alata* y *Carludovica palmata* pueden durar varios años (Chaverri y Kunz 2006).

2. Otro posible factor relacionado con las diferencias entre los tipos de arquitectura y la densidad de tiendas en los dos sitios de estudio en la Selva Lacandona, probablemente esté asociado con los patrones de distribución espacial de las palmas a escala local. Las condiciones hidrológicas del suelo, en términos de inundación y drenaje, puede afectar dicha distribución y composición de la comunidad de palmas. Por ejemplo, diversos estudios realizados en centro y Suramérica, demuestran que las palmas del género *Geonoma* están más asociadas a las planicies inundables, terrazas aluviales y a las zonas de transición entre las zonas inundables y zonas con buen drenaje (Brewer et al. 2003, Souza y Martins 2004, Balslev et al. 2010). En cambio, las palmas *Cryosophila stauracantha* y *Sabal mauritiiformis* están asociados principalmente a sitios de pendiente y zonas kársticas (Alvarado-Segura et al. 2014; Brewer et al. 2003). Lo mismo sucede en la Selva Lacandona, donde la mayor diversidad de palmas del género *Geonoma* ocurrió en la RBMA, en senderos ubicados en su mayoría sobre planicies inundables estacionalmente y terrazas aluviales, con drenaje deficiente a moderado (Siebe et al. 1995, Ibarra-Manriquez y Martinez-Ramos 2002). Por otro lado, la mayor abundancia de palmas de los géneros *Cryosophila* y *Sabal* se presentaron sobre los senderos del MNY, que corren principalmente en zonas de cañadas con pequeños valles con suelos profundos, y en laderas y partes altas de los lomeríos con suelos someros y con buen drenaje (Valle-Domenech 2000; Meave et al. 2008). Los resultados muestran que los murciélagos tienderos pueden utilizar facultativamente plantas de zonas inundables o con alto relieve para construir sus tiendas y dependiendo de las condiciones, construyen tiendas tipo sombrilla (en *S. mauritiiformis* y *C. stauracantha*) o tiendas bífidas (en *Geonoma* spp.).

3. Otro factor que puede estar relacionado con la abundancia de tiendas en un sitio es la labilidad y fidelidad al refugio. Ambas características están directamente relacionadas con la

durabilidad del refugio e inversamente relacionadas con la abundancia del refugio (Kunz y Lumsden 2003, Lewis 1995). Las tiendas, a diferencia de las cuevas y las construcciones humanas, son efímeras, pues duran entre 4 semanas hasta más de un año (Rodríguez-Herrera *et al.* 2011, Chaverri y Kunz 2006). Además, como los resultados indican, el recurso para construir las tiendas en la mayoría de los casos, es muy abundante. Por lo tanto, el hecho de tener varias tiendas disponibles (alta densidad) puede traer diferentes beneficios para los murciélagos:

a) El primero de ellos tiene que ver con disminuir los costos energéticos de desplazarse a los sitios de forrajeo. Los murciélagos tienderos son principalmente frugívoros, y los árboles de los cuales se alimentan tienen picos de fructificación (Eby 1991). Por lo tanto, al poder construir sus refugios cerca de las fuentes de alimentación ayuda a disminuir los costos de desplazarse diariamente hacia estos sitios. En Panamá, ciertos individuos de *Artibeus jamaicensis* prefieren refugiarse en árboles huecos, y otros cambian diariamente de refugio diurno. Los individuos que se refugiaron en la vegetación viajaron distancias más cortas para llegar a los árboles que estaban fructificando que los que se refugiaron en arboles huecos.(Morrison 1978).

b) Otro posible beneficio de tener distintas tiendas disponibles en cierta área puede estar relacionado con evitar disturbios y depredación. Se ha documentado que algunas especies que son fieles a un refugio, ocasionalmente visitan refugios alternativos en caso de que su refugio primario sea perturbado o destruido (Lewis 1995; Fenton et al. 1993).

c) Por otro lado, la labilidad del refugio puede ser efectiva para disuadir a posibles depredadores. El uso de refugios diurnos diferentes a los de alimentación (nocturnos), puede disminuir el tiempo de exposición mientras se alimentan (Charles-Dominique 1993; Brooke 1990). Además, las heces y restos de comida desechados pueden funcionar como señuelo para los posibles

depredadores. Entonces, tener diferentes tiendas como refugio diurno y de alimentación puede conferirles una ventaja (Rodríguez-Herrera et al. 2007).

d) La labilidad y la fidelidad al refugio también pueden ser explicadas como una medida para evitar el parasitismo. Las especies con una menor fidelidad y mayor labilidad del refugio exhiben menor cantidad de parásitos (ter Hofstede y Fenton 2005, Chaverri, Quirós y Kunz 2007).

e) Finalmente, aún si murciélagos tienderos no mostraran una alta fidelidad al refugio, sí pueden tener fidelidad a una cierta área, en la cual la abundancia de especies de plantas donde construyen las tiendas podría ser estable y conocida para ellos (Chaverri *et al.*, 2007, Chaverri, *et al.*, 2007). Por lo tanto, la fidelidad a un área disminuye los costos que representa la búsqueda de nuevos sitios para el refugio (Findley y Wilson 1974). Durante el trabajo de campo en la Selva Lacandona, pude observar que las tiendas presentaban cierto patrón de agrupamiento, es decir, que se encontraron varias tiendas por palma y las palmas adyacentes también presentaban tiendas, mientras que había zonas grandes en las que no encontraba tiendas o encontraba sólo unas pocas. Esta agrupación de las tiendas probablemente está asociada, por un lado a la fidelidad de los murciélagos a cierta área, y por el otro a la disponibilidad del recurso. Sin embargo, aún falta mucho por entender cuáles son los factores que afectan la distribución espacial de las tiendas.

2.7.2. Estructura de la Vegetación

En general, el MNY obtuvo valores más bajos de área basal y mayores de densidad de árboles que la RBMA. Esto probablemente esté relacionado nuevamente con la topografía de los sitios, ya que los sitios kársticos con mayor pendiente tienden a tener también suelos poco profundos, como es el caso del MNY. Bajo estas condiciones, la vegetación suele presentar aéreas basales menores y una mayor densidad de árboles, es decir que el espacio es ocupado por más árboles con un DAP muy pequeño. En cambio, en los sitios planos e inundables como la RBMA, los árboles son más grandes (en

términos de DAP), y por lo tanto su densidad es menor (Crowther 1982; Siebe et al. 1995; Valle-Domenech 2000). Esto mismo se puede observar en la gráfica de frecuencias de clases de DAP, en donde en el MNY casi el 70% de los árboles tuvieron un DAP de entre 1 y 2 cm, mientras que, en la RBMA menos del 40% tuvieron un DAP con esos tamaños.

La cobertura de dosel también fue significativamente diferente entre ambos sitios, siendo mayor en el MNY. Esto puede estar asociado a que la cobertura de dosel suele presentar un pico en las clases de diámetros y alturas pequeños, lo cual suele estar relacionado con los valores altos de densidad de palmas, arbustos y árboles pequeños (Valle-Domenech 2000, Montgomery y Chazdon 2001, Pompa *et al.* 1988). Es importante aclarar que se midió el dosel abarcando alturas desde 2 m hasta el extremo de la altura de los árboles, siendo menor la altura de los árboles en el MNY respecto a la RBMA. Por lo tanto, aunque ambos sitios son considerados bosque tropical perennifolio, sí existen grandes diferencias en cuanto a la estructura y composición de la vegetación, lo que a su vez también tiene implicaciones para la presencia de las tiendas.

2.7.3. Modelo de selección de recursos

En general, son pocos los estudios que han demostrado las características de la estructura de la vegetación que son seleccionadas por los murciélagos tienderos al momento de construir las tiendas. La mayoría de los estudios se han enfocado en describir y comparar las características morfométricas así como la posición y altura de las hojas que modifican como tiendas (Choe y Timm 1985, Choe 1994, Stoner 2004, Timm y Lewis 1991, Timm y Mortimer 1976, Zortúa y Brito 2000, Foster 1992). Sin embargo, Sagot et al (2013) documentaron que las características de la vegetación asociadas a las tiendas (ej. cobertura herbácea, densidad de árboles, área basal, etc.) es la escala más importante para poder determinar la presencia y densidad de tiendas de murciélagos tienderos.

Rodríguez-Herrera et al (2008) demostraron por primera vez que *Ectophylla alba* tiene preferencias específicas en el uso de hábitat. Los datos obtenidos del presente estudio, proponen que también existe cierta preferencia por algunas de las características de vegetación para la construcción de las tiendas. Usando los signos de los coeficientes de los mejores modelos obtenidos a partir de la función de selección de recursos, se encontró que la presencia de tiendas en la RBMA está directamente relacionada con la cobertura de dosel, cobertura de sotobosque a 5 y 10 m y la densidad de árboles. Los signos de los coeficientes obtenidos indican que probablemente los murciélagos tienderos seleccionan las palmas que se encuentren en sitios con un dosel más abierto (~84%), un sotobosque cerrado a 10m (30%) pero con un sotobosque más abierto a 5m (11%) y una mayor densidad de árboles (0.10 árboles/m²), en comparación con los controles. Estos resultados únicamente incluyeron a las tiendas con arquitectura tipo bífida construidas en las palmas del género *Geonoma* spp. Como ya han planteado anteriormente otros autores, la selección de estas variables podría ser explicada por varias hipótesis (Rodríguez-Herrera et al. 2008): 1) Un sotobosque abierto a 5 m puede estar relacionado con el acceso a las tiendas, ya que permite que el murciélago realice menos movimientos a la entrada y salida de las mismas. Además, puede reducir o prevenir la depredación, ya que existen menos estructuras cercanas a la tienda que puedan facilitar el acceso de depredadores, como por ejemplo, serpientes; 2) un sotobosque cerrado a 10m puede estar también asociado a que la vegetación circundante actúe como una barrera de protección ya sea contra depredadores o contra corrientes de aire que puedan dañar la tienda o afectar el balance térmico de los murciélagos. 3) la alta densidad de árboles, puede también contribuir con esta protección, suponiendo que los árboles se encuentran alejados de la tienda, además de que puede estar reduciendo variaciones en la temperatura dentro de la tienda al crear más sombra con dosel. 4) Finalmente, la cobertura de dosel está relacionada principalmente con el microclima que puede generarse en los sitios donde se encuentra la tienda. El coeficiente negativo indica que los murciélagos seleccionan sitios con menor cobertura de dosel para construir las tiendas, sin embargo, la mayoría de los autores han encontrado lo contrario, es decir que existe una mayor cobertura de dosel en donde están presentes las tiendas, argumentando

que esta característica evita que la radiación solar penetre hasta los estratos más bajos (Montgomery y Chazdon 2001), manteniendo así una temperatura más estable dentro de las tiendas, así como para evitar que la lluvia caiga directamente sobre las tiendas (Rodríguez-Herrera et al. 2007). Para el caso del presente estudio, podemos suponer que la cobertura del dosel, aunque es menor en las tiendas que en los controles, es bastante elevada (~84%), por lo tanto, es probable que si esté actuando como barrera para la lluvia y la radiación solar.

Por otro lado, en el MNY, ninguno de los modelos construidos explica la selección del refugio por los murciélagos tenderos. Esto probablemente se deba a que ninguna de las co-variables analizadas están correlacionadas con la selección de los refugios en el MNY, y los murciélagos tenderos, en este tipo de arquitectura (sombrija) seleccionan características más específicas de las especies de palmas que utilizan para construir las tiendas, como por ejemplo, tamaño de las láminas, dureza, resistencia, etc.

Otro factor que probablemente pudiera afectar los resultados, es el tamaño de muestra pequeño, ya que únicamente se analizaron 37 tiendas y 37 controles. Por lo tanto, sería importante, aumentar el tamaño de muestra y volver a correr los modelos, para ver si los resultados se vuelven significativos.

Pero, ¿Por qué existen diferencias en la selección de características de la estructura de la vegetación asociadas a las tiendas entre el MNY y la RBMA por parte de los murciélagos? Probablemente se deba a dos razones:

- 1) A las características específicas de los diferentes tipos de arquitectura. Esto implica que la resistencia y la protección que confieren los diferentes tipos de arquitectura de las tiendas a los murciélagos son diferentes. En el caso de la cobertura de dosel, en la RBMA tuvo una relación

negativa con respecto a la presencia de las tiendas. Esto probablemente esté asociado con la capacidad de retención de calor dentro las tiendas. Un estudio realizado en Costa Rica, demuestra que esta capacidad cambia de un tipo de arquitectura a otra (Rodríguez-Herrera et al. 2015). Por lo tanto, la arquitectura tipo bífida probablemente necesite recibir más directamente la radiación solar para aumentar la temperatura de la tienda.

En el caso del MNY, aunque ninguno de los modelos pudo utilizarse como predictores informativos de la selección de recurso, la cobertura de dosel sobre las tiendas tipo sombrilla tuvo un promedio de 91.4 ± 4.1 (Tabla 4), por lo tanto, podemos suponer que la radiación no incide directamente sobre las tiendas, y el calor dentro de la tienda es producida principalmente por los murciélagos. De tal manera que la forma cónica que tiene la arquitectura sombrilla, puede ayudar a que el calor no se escape tan fácilmente y pueda retener mejor el calor producido por los propios murciélagos sin necesidad de requerir radiación solar.

Por otro lado, en la RBMA el mejor modelo incluyó las variables cobertura de sotobosque a 5 y 10 m. Esto también puede ser una consecuencia de la calidad de la tienda. Las tiendas tipo bífida construidas en *Geonoma* spp. son mucho más lábiles que el tipo sombrilla (obs. pers), y una corriente de aire puede voltear una de las láminas que fue cortada por el murciélago lo que hace a esa tienda inservible. Por lo tanto, un sotobosque cerrado a 10 m puede ayudar a que las corrientes de aire afecten menos a la tienda, aun teniendo un sotobosque abierto a 5 m, que le facilita al murciélago la entrada y salida de la tienda. Las tiendas tipo sombrilla son mucho más resistentes a las corrientes de aire, por lo tanto, no requieren de esa protección.

2) Finalmente, la segunda razón que puede explicar las diferencias en la selección de las características de la estructura de la vegetación entre ambos sitios probablemente se relacione con los requerimientos específicos de las plantas en las cuales construyen las tiendas (como por ejemplo la

cantidad de luz que recibe la planta (Souza y Martins 2004), el tipo de suelo, la pendiente, etc.) y no tanto por la selección de los murciélagos, como en el caso del MNY.

Cabe mencionar que, aunque el número de palmas control utilizado en los análisis nos permitió obtener resultados confiables en el caso de la RBMA, un número mayor de estos nos hubieran permitido obtener resultados más concluyentes. Sin embargo, este trabajo sirve como base para continuar con estudios similares sobre selección de refugios en murciélagos.

2.8. Conclusiones

- La densidad general de tiendas estimada para ambos sitios fue de 9.4 tiendas/ha. En el MNY encontré una densidad de 12.39 tiendas/ha, y en la RBMA de 8.6 tiendas/ha.

- El tipo de arquitectura y la abundancia de las tiendas están estrechamente relacionados con la disponibilidad de las especies de palmas para construir las tiendas.

- Aunque la RBMA y el MNY son consideradas selvas húmedas tropicales, incluidas como parte de la Selva Lacandona, sí se encontraron diferencias asociadas a la estructura de la vegetación.

- Existen diversas variables de la estructura de la vegetación asociadas a la presencia de las tiendas. En el caso de la arquitectura tipo bífida, los murciélagos seleccionan sitios con un porcentaje bajo de cobertura de dosel y de sotobosque a 5m, y un porcentaje y una densidad alta de cobertura de sotobosque a 10m y de densidad de árboles, a diferencia de las palmas utilizadas como control.

- En el caso de las tiendas con arquitectura sombrilla, no se logró identificar una correlación entre la estructura de la vegetación y la presencia de las tiendas. Por lo que se deberán estudiar otras

variables que puedan estar influyendo en la selección de los murciélagos, o, por otro lado, aumentar el tamaño de muestra.

2.9. Literatura Citada

- Alvarado-Segura, A.A., Calvo-Irabién, L.M. & Balslev, H., 2014. Palms of easter Yucatan Peninsula, Mexico: along a rainfall gradient. *Palms*, 58(2), pp.77–85.
- Balasingh, J., Koilraj, J. & Kunz, T.H., 1995. Tent Construction by the Short-nosed Fruit Bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in Southern India. *Ethology*, 100(3), pp.210–229.
- Balslev, H. et al., 2010. Palms and Palm Communities in the Upper Ucayali River Valley – a Little-Known Region in the Amazon Basin. *Palms*, 54(2), pp.57–72.
- Barbour, T., 1932. A peculiar roosting habit of bats. *The Quarterly Review of Biology*, 7(3), pp.307–312.
- Barclay, R.M.R. & Kurta, A., 2007. Ecology and behavior of bats roosting in tree cavities and under bark. In M. J. Lacki, J. P. Hayes, & A. Kurta, eds. *Bats in Forests: Conservation and Management*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, pp. 17–60.
- Boyce, M.S. et al., 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157, pp.281–300.
- Brewer, S.W. et al., 2003. Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *Journal of Biogeography*, 30, pp.1669–1688.
- Brigham, R.M. et al., 1997. Roosting Behavior and Roost-Site Preferences of Forest-Dwelling California Bats (*Myotis californicus*). *Journal of Mammalogy*, 78(4), pp.1231–1239.
- Brooke, A.P., 1987. Tent construction and social organization in *Vampyressa nymphaea* in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 3(2), pp.171–175.
- Brooke, A.P., 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal of Zoology*, 221, pp.11–19. Available at: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0025624334&partnerID=40&md5=79ee4b6d8c2e6e2b84b283cd6e704445>.
- Burnham, K.P., 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), pp.261–304. Available at: <http://smr.sagepub.com/cgi/doi/10.1177/0049124104268644> [Accessed July 10, 2014].
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* 2nd ed., Nueva York: Springer-Verlag.
- Campbell, L.A., Hallett, J.G. & O’Connell, M.A., 1996. Conservation of bats in managed forests: use of roosts by *Lasionycteris noctivagans*. *Journal of Mammalogy*, 77, pp.976–984.
- Chapman, F.M., 1932. A home-making bat. *Natural History*, 32(6), pp.555–556.
- Charles-Dominique, P., 1993. Tent-Use by the Bat *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae: Carolliinae) in French Guiana. *Biotropica*, 25(1), pp.111–116.
- Chaverri, G., Quirós, O.E., Gamba-Ríos, M., et al., 2007. Ecological Correlates of Roost Fidelity in the Tent-Making Bat *Artibeus watsoni*. *Ethology*, 113, pp.598–605.
- Chaverri, G. & Kunz, T.H., 2010. Ecological Determinants of Social Systems: Perspectives on the

- Functional Role of Roosting Ecology in the Social Behavior of Tent-Roosting Bats. In R. H. Macedo, ed. *Advances in the study of behavior: Behavioral Ecology of Tropical Animals, Vol. 42*. Oxford, UK: Elsevier Press, pp. 275–318. Available at: [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)42009-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-3454(10)42009-4).
- Chaverri, G. & Kunz, T.H., 2006. Roosting Ecology of the Tent-Roosting Bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera : Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38(1), pp.77–84.
- Chaverri, G., Quirós, O.E. & Kunz, T.H., 2007. Ecological Correlates of Range Size in the Tent-making Bat *Artibeus watsoni*. *Journal of Mammalogy*, 88(2), pp.477–486.
- Chaverri, G., Schneider, C.J. & Kunz, T.H., 2008. Mating system of the tent-making bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 89(6), pp.1361–1371.
- Choe, J.C., 1994. Ingenious design of tent roosts by Peters's tent-making bat, *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Natural History*, 28(3), pp.731–737. Available at: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00222939400770341> [Accessed March 4, 2014].
- Choe, J.C. & Timm, R.M., 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(3), pp.241–247.
- Compton, B.W., Rhymer, J.M. & McCollough, M., 2002. Habitat Selection By Wood Turtles (*Clemmys insculpta*): an Application of Paired Logistic Regression. *Ecology*, 83(3), pp.833–843.
- Crampton, L.H. & Barclay, R.M.R., 1998. Selection of Roosting and Foraging Habitat by Bats in Different-Aged Aspen Mixedwood Stands. *Conservation Biology*, 12(6), pp.1347–1358.
- Crowther, J., 1982. Ecological observations in a tropical karst terrain, West Malaysia. I. Variations in topography, soils and vegetation. *Journal of Biogeography*, 9(1), pp.65–78.
- Cryan, P.M., Bogan, M.A. & Yanega, G.M., 2001. Roosting habits of four bat species in the Black Hills of South Dakota. *Acta Chiropterologica*, 3(1), pp.43–52.
- Eby, P., 1991. Seasonal movements of grey-headed flying-foxes, *Pteropus poliocephalus* (Chiroptera : Pteropodidae), from two maternity camps in northern New South Wales. *Wildlife research*, 18(5), pp.547–559.
- Fenton, M.B. et al., 1993. Activity Patterns and Roost Selection by *Noctilio albiventris* (Chiroptera: Noctilionidae) in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 74(3), pp.607–613.
- Findley, J.S. & Wilson, D.E., 1974. Observations on the Neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor*. *Journal of Mammalogy*, 55, pp.562–571.
- Foster, M.S., 1992. Tent Roosts of Macconnell's Bat (*Vampyressa macconnelli*). *Biotropica*, 24(3), pp.447–454.
- Foster, M.S. & Timm, R.M., 1976. Tent-Making by *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera : Phyllostomatidae) with Comments on Plants Used by Bats for Tents. *Biotropica*, 8(4), pp.265–269.
- Hayes, J.P., 2003. Habitat Ecology and Conservation of bats in Western Coniferous Forests. In C. J. Zabel & R. G. Anthony, eds. *Mammal Community Dynamics: Management and Conservation in the Coniferous Forests of Western North America*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 120–156.
- ter Hofstede, H.M. & Fenton, M.B., 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *Journal of Zoology*, 266(4), pp.333–340. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1017/S095283690500693X> [Accessed January 18, 2015].

- Ibarra-Manriquez, G. & Martinez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology*, 160(1), pp.91–112.
- Kunz, T.H. et al., 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among neotropical and paleotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 2, pp.57–78.
- Kunz, T.H. & Lumsden, L.F., 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds. *Bat Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 3–89.
- Kunz, T.H. & McCracken, G.F., 1996. Tents and Harems : Apparent Defence of Foliage Roosts by Tent-Making Bats. *Journal of tro*, 12(1), pp.121–137.
- Lewis, S.E., 1995. Roost Fidelity of Bats: A Review. *Journal of Mammalogy*, 76(2), pp.481–496.
- Manly, B., McDonald, L. & Thomas, D., 1993. *Resource selection by animals* 1st ed., Londres: Chapman & Hall.
- Meave, J.A. et al., 2008. Plant diversity assessment in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, pp.53–76.
- Menzel, M.A. et al., 2001. Tree-Roost Characteristics of Subadult and Female Adult Evening Bats (*Nycticeius Humeralis*) in the Upper Coastal Plain of South Carolina. *The American Midland Naturalist*, 145(1), pp.112–119.
- Montgomery, R.A. & Chazdon, R.L., 2001. Forest Structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forests. *Ecology*, 82(10), pp.2707–2718.
- Morrison, D.W., 1978. Foraging Ecology and Energetics of the Frugivorous Bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59(4), pp.716–723.
- Orians, G.H. & Wittenberg, J.F., 1991. Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. *The American Naturalist*, 137, pp.S29–S49.
- Pompa, J., Bongers, F. & Meave del Catillo, J., 1988. Patterns in the Vertical Structure of the Tropical Lowland Rain Forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74(1), pp.81–91.
- Quero, H.J. & Pérez-Farrera, M.Á., 2010. El género *Geonoma* (Arecaceae: Arecoideae) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, pp.231–237.
- Rabe, M.J. et al., 1998. Characteristics of Ponderosa Pine Snag Roosts Used by Reproductive Bats in Northern Arizona. *The Journal of Wildlife Management*, 62(2), pp.612–621.
- Rickart, E.A., Heideman, P.D. & Utzurrum, R.B., 1989. Tent-roosting by *Scotophilus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Philippines. *Journal of Tropical Ecology*, 5(4), pp.433–436.
- Rodriguez-Herrera, B. et al., 2015. Energetics of tent roosting in bats: the case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 97(1), pp.246–252.
- Rodriguez-Herrera, B., Ceballos, G.G. & Medellin, R.A., 2011. Ecological aspects of the tent building process by *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 13(2).
- Rodriguez-Herrera, B., Medellin, R.A. & Gamba-Ríos, M., 2008. Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 10(1), pp.89–95.
- Rodriguez-Herrera, B., Medellin, R.A. & Gamba-Ríos, M., 2005. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, pp.557–560.
- Rodriguez-Herrera, B., Medellin, R.A. & Timm, R.M., 2007. *Murciélagos neotropicales que acampan en hojas* 1st ed., Editorial INBio. Available at:

http://books.google.com.mx/books/about/Murci%C3%A9lagos_neotropicales_que_acampan_e.html?id=BjeJRLeYZIQC&pgis=1 [Accessed January 28, 2014].

- Sagot, M., Rodriguez-Herrera, B. & Stevens, R.D., 2013. Macro and Microhabitat Associations of the Peter's Tent-Roosting Bat (*Uroderma bilobatum*): Human-Induced Selection and Colonization? *Biotropica*, 0(0), pp.1–9.
- Siebe, C. et al., 1995. *Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico*, Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.: Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils, ISSS-AISS-IBG (D. Simmorangkir, ed.) Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Souza, A.F. & Martins, F.R., 2004. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. *Ecological Research*, 19(5), pp.521–532.
- Stoner, K.E., 2000. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 16, pp.151–157.
- Stoner, K.E., 2004. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 16(1), pp.151–157.
- Storz, J.F. et al., 2000. Dispersion and site fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) in southern India. *Journal of Tropical Ecology*, 16, pp.117–131.
- Tello, J.G. & Velazco, P.M., 2003. First description of a tent used by *Platyrrhinus helleri* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 5(2), pp.269–276.
- Timm, R.M., 1976. Selection of roost sites by honduran white bats *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecological Society of America*, 57, pp.385–389.
- Timm, R.M., 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. *Fieldiana: Zoology*, 39, pp.197–212.
- Timm, R.M. & Lewis, S.E., 1991. Tent Construction and Use by *Uroderma bilobatum* in Coconut Palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica T. A. Griffiths & D. Klingener, eds. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206, pp.251–260.
- Timm, R.M. & Mortimer, J., 1976. Selection of Roost Sites by Honduran White Bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecology*, 57(2), pp.385–389.
- Valle-Domenech, J.A., 2000. *Análisis estructural de una hectarea de selva alta perennifolia en el monumento Natural Yaxchilán*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vonhof, M.J. & Barclay, R.M.R., 1996. Roost-site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in southern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), pp.1797–1805.
- Waldien, D.L., Hayes, J.P. & Arnett, E.B., 2000. Day-Roosts of Female Long-Eared *Myotis* in Western Oregon. *Journal of Wildlife Management*, 64(3), pp.785–796.
- Zortéa, M. & Brito, B.F.A. de, 2000. Tents used by *Vampyressa pusilla* (Chiroptera : Phyllostomidae) in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16(3), pp.475–480.

Capítulo 3. Dispersión de semillas por murciélagos tienderos

3.1. Introducción

3.1.1. Dispersión de semillas y regeneración del bosque

En los trópicos, las relaciones mutualistas, como la dispersión de semillas, son esenciales para el buen funcionamiento de los ecosistemas. En el Neotrópico, más del 80% de las plantas vasculares son dispersadas por vertebrados que se alimentan de sus frutos (Lobova *et al.*, 2009). Este mecanismo forma parte de una serie de procesos que generan y mantienen la gran diversidad de plantas en los bosques tropicales (López y Vaughan, 2004), ya que propaga las semillas lejos de la planta madre e interviene en la colonización de nuevos hábitats favoreciendo la sucesión, regeneración y conservación de la vegetación (Howe y Smallwood, 1982; Muscarella y Fleming, 2007).

La dispersión se define como el movimiento de un individuo o propágulo a través del espacio con potenciales consecuencias para el flujo génico y consta de tres etapas: la partida, el desplazamiento y el establecimiento del individuo o propágulo (Ronce, 2007). La dispersión ocurre cuando la semilla es transportada por un agente (animal, viento, agua o gravedad) y depositada en un sitio adecuado para su germinación y posterior reclutamiento a la población (Wang y Smith, 2002).

Se ha señalado que la morfología de las frutas y semillas indican los mecanismos por los cuales la planta se dispersa. Existen cuatro formas principales de dispersión asociadas al agente dispersor, estas son: la anemocoria (dispersión por viento); hidrocoria (dispersión por agua), autocoria (dispersión propia) y zoocoria (dispersión por animales) (Howe y Smallwood, 1982; Van der Pijl, 1972). Esta última, a su vez puede dividirse en diferentes clases dependiendo de la forma en que la semilla es dispersada. La endozoocoria, por un lado, se refiere a las diásporas que son ingeridas y transportadas dentro del animal sin afectar negativamente la viabilidad de las semillas. Por otro lado,

la estomatocoria o sinzoocoria se refiere a las diásporas que son deliberadamente transportadas por el animal y llevadas, la mayoría de las veces, en la boca. Por último, la epizoocoria se refiere a las diásporas que presentan en su estructura mecanismos adhesivos como ganchos, espinas o exudados viscosos, y de esta manera son accidentalmente transportadas sobre la superficie del animal (Van der Pijl, 1972).

Los animales frugívoros se definen como el conjunto de animales cuya dieta se compone al menos del 50% de frutos (Fleming, *et al.*, 1987), y la frugivoría, como parte de la dispersión por zoocoria, es la forma principal en que los animales contribuyen a la regeneración y sucesión de los bosques tropicales. La prevalencia de las plantas dispersadas por vertebrados en los trópicos reside en los beneficios que ambos reciben de dicho mutualismo. Al menos tres hipótesis explican las principales ventajas de la dispersión mediada por animales: (1) “Hipótesis del escape”. Postula que la probabilidad de reclutamiento de las plántulas se incrementa conforme aumenta la distancia a la planta parental. Esto se debe principalmente a factores denso-dependientes como la depredación de semillas, ataque de patógenos o competencia intraespecífica. (2) “Hipótesis de la colonización”. Postula que la dispersión de semillas por animales incrementa el número de sitios diferentes en los cuales las semillas son depositadas, permitiendo que algunas de estas semillas se establezcan y colonicen nuevos sitios. (3) “Hipótesis de la dispersión dirigida”. Establece que los animales dispersan las semillas a sitios distribuidos no aleatoriamente, en los cuales las condiciones son apropiadas para la supervivencia de las plántulas (Howe y Smallwood, 1982; Janzen, 1970; Muscarella y Fleming, 2007). Aunque estas hipótesis no son mutuamente excluyentes, su importancia relativa puede variar entre especies y ecosistemas. Además de estas hipótesis, existen otras ventajas de la dispersión mediada por animales, como la escarificación de las semillas, que al pasar por el tracto digestivo favorecen la germinación de las mismas, y la remoción de la pulpa, lo que disminuye la probabilidad de que las semillas se vean afectadas por hongos y otros patógenos (Figueiredo, 1993; Heer *et al.*, 2010; Howe y Smallwood, 1982).

3.1.2. Murciélagos como dispersores de semillas

En las selvas húmedas tropicales, los frugívoros son, por lo regular, las especies dominantes o subdominantes (Fleming *et al.*, 1987). Sin embargo, actualmente, la defaunación provocada por factores humanos, como la cacería y pérdida de hábitat, está causando una reducción en las poblaciones de frugívoros grandes, lo que pone en riesgo la dispersión y reclutamiento demográfico de muchas de las especies tropicales de árboles (Redford, 1992). Por lo tanto, la fauna remanente, compuesta principalmente de vertebrados pequeños, y especialmente los murciélagos frugívoros, tendrían que reemplazar el papel de esos frugívoros grandes, pues serían los únicos capaces de dispersar estas grandes semillas en bosques maduros (Melo, *et al.*, 2009).

Los murciélagos pertenecen al segundo orden más diverso de mamíferos del mundo después de los roedores (Kunz y Pierson, 1994). Son más de 1,200 especies agrupadas en 18 familias (Simmons, 2005). Dentro de las comunidades de las selvas húmedas Neotropicales, los murciélagos representan más de la mitad del total de especies de mamíferos (Voss y Emmons, 1996). En la Selva Lacandona, se han registrado 82 de las 138 especies de murciélagos que habitan en México, y a su vez representan el 61% del total de las especies de mamíferos registradas para la región (Escobedo-Morales *et al.*, 2006; Medellín *et al.*, 2008; Medellín, 1994; Vidal López y Coronel, 2005). De las 82 especies de murciélagos, alrededor del 20% se alimentan en mayor o menor medida de frutos. En un estudio realizado a lo largo de un año en la Estación Chajul en la Selva Lacandona, se encontró que, de 27 especies capturadas por redes de niebla a nivel de sotobosque, 15 (55%) fueron especies frugívoras y su abundancia representó más del 80% de los individuos capturados (Medellín *et al.*, 2000).

Los murciélagos son efectivos dispersores de semillas pequeñas asociadas a sitios perturbados o a etapas tempranas de sucesión (López *et al.*, 2004, Medellín *et al.*, 1999, Muscarella *et al.*, 2007). En la Selva Lacandona, Chiapas, Medellín, *et al.* (1999) documentaron que la gran mayoría de las

semillas dispersadas por los murciélagos frugívoros (endozoocoria) pertenecieron a especies pioneras o de vegetación secundaria, representadas en un 87% por el género *Cecropia* (Medellín *et al.*, 1999).

Pocos estudios han documentado la dispersión de semillas grandes por murciélagos y la importancia que tienen para el mantenimiento de las selvas, debido a la dificultad que representa detectar su dispersión. Sin embargo, Melo *et al.* (2009), realizaron un primer estudio en el cual evaluaron este fenómeno a través de la observación directa de los comederos situados debajo de los refugios de alimentación creados por los murciélagos tienderos. Encontraron que, en Costa Rica, este grupo de murciélagos en particular, es capaz de dispersar 43 especies de semillas > 8mm asociadas a diversas etapas sucesionales y con formas de vida muy variadas. Estos resultados sugieren que los murciélagos tienderos son capaces de moldear la lluvia de semillas en los bosques tropicales donde habitan.

3.1.3. Síndromes de dispersión

Los estudios que se centran en las interacciones planta-animal se enfocan principalmente en las características de las plantas que están asociadas con los agentes dispersores de semillas. Entre los frugívoros, el color y el olor de los frutos, han sido las características que más se han estudiado (Fleming *et al.*, 1977; Kalko y Condon, 1998; Lomáscolo *et al.*, 2010; Rieger y Jakob, 1988). Sin embargo, existen otras características que también ayudan a definir los síndromes de dispersión. Las aves, por ejemplo, seleccionan frutos pequeños, de colores oscuros y que están dispuestos de tal manera que las aves los puedan alcanzar cuando están perchadas en las ramas. En cambio, las frutas dispersadas por monos, generalmente son de tamaños grandes y colores brillantes (Fleming, 1993; Gautier-Hion *et al.*, 1985; Snow, 1981; Van der Pijl, 1969). Para el caso de los frutos dispersados por los murciélagos se han definido las siguientes características (Lobova *et al.*, 2009; Van der Pijl, 1969):

- Los frutos son de colores claros, o permanecen verdes cuando maduran.

- Los frutos sobresalen de la vegetación, y de esta manera se vuelven más accesibles para el murciélago
- Los frutos producen un olor característico cuando maduran que atrae a los murciélagos
- Los frutos una vez maduros permanecen anclados en el árbol
- Los frutos generalmente se encuentran agrupados en infrutescencias lo que permite al murciélago tomar los frutos mientras vuela
- Los frutos son ricos en azúcares y bajos en lípidos
- Las semillas se encuentran embebidos en una pulpa

Sin embargo, aunque existe cierta tendencia a formar grupos de frutos con características asociadas a las preferencias de ciertos frugívoros, no podemos suponer que existe un patrón absoluto para separar entre los gremios de los frugívoros. Es por ello que el presente capítulo tiene como objetivos, por un lado, documentar la dispersión de semillas por los murciélagos tienderos y por el otro conocer y entender si existe cierta preferencia en la elección de frutos por parte de los murciélagos.

3.2. Objetivos

3. Documentar y comparar la riqueza de especies y la abundancia de semillas grandes dispersadas por los murciélagos tienderos en dos sitios de la Selva Lacandona.
4. Documentar la tasa de deposición de semillas por unidad espacio-temporal en ambos sitios.
5. Describir las características morfológicas de las semillas dispersadas por los murciélagos tienderos.
6. Evaluar si las semillas dispersadas por los murciélagos tienderos presentan el síndrome de quiropterocoria.

3.3. Hipótesis

1. La riqueza de especies y abundancia de semillas grandes será diferente para cada sitio de muestreo ya que la composición de especies vegetales es diferente en cada sitio, por lo tanto, los murciélagos se alimentarán de frutos de especies diferentes.

2. No habrá diferencias en la tasa de deposición de semillas por murciélagos entre los sitios de muestreo, pero la tasa de deposición por murciélagos será mayor que la tasa de deposición encontrada en las trampas control.

3. Las especies de frutos dispersadas por los murciélagos tienderos tendrán al menos una de las características descritas para el síndrome de quiropterocoria.

3.4. Metodología

3.4.1. Semillas dispersadas por los murciélagos

La dispersión de semillas se documentó por medio de la riqueza y abundancia de semillas encontradas debajo de las tiendas utilizadas como refugios de alimentación. Para ello, se realizó una primera colecta, en la cual se recogieron todas las semillas >5mm que se encontraron debajo de los refugios de alimentación. Se escogió este tamaño para la semilla ya que un tamaño mayor no puede ser digerido por los murciélagos, y por lo tanto, representan un grupo de semillas que han sido poco estudiado como especies dispersadas por los murciélagos. Posteriormente se colocó justo debajo de la tienda, una trampa de semillas de 1m x 1m y a una altura aproximada de 50cm. sobre el suelo. Además, se colocaron otras cuatro trampas de semillas en cada uno de los puntos cardinales y a un metro de distancia de la trampa de semillas de la tienda. Estas cuatro trampas fueron colocadas como controles para: 1) comparar la dispersión de semillas generada por los murciélagos con respecto a la lluvia de semillas generada fuera de las tiendas en el mismo sitio; y 2) excluir de las trampas de semillas localizadas debajo de las tiendas, cualquier especie que también se encontrara en al menos una de las trampas de semilla control aledañas a la tienda, y de esta manera evitar que la lluvia de semillas de los árboles aledaños afectara los datos de las trampas de semillas debajo de las tiendas. Para las trampas

de semillas se utilizaron 4 tubos de PVC de 13mm unidos por 4 curvas para la estructura cuadrada, y malla mosquitera de plástico de 2mm de luz para la trampa.

Todas las trampas de semillas, tanto controles como las de la tienda, se revisaron mensualmente en la RBMA y el MNY durante 5 y 7 meses respectivamente (excepto el mes de diciembre que no se pudieron ir a revisar las trampas en ambos sitios). Todas las semillas colectadas se secaron, guardaron y etiquetaron en una bolsa con cierre hermético. Todas las semillas colectadas se identificaron hasta el nivel taxonómico más fino. La identificación taxonómica se llevó a cabo primero, comparando las semillas con la Colección de Referencia de Semillas de la Selva Lacandona, depositada en el Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres, y posteriormente, con la ayuda del Biól. Esteban Martínez Salas y la Colección de Semillas y de los ejemplares del Herbario Nacional (MEXU) en el Instituto de Biología de la UNAM.

3.4.2. Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos

Todas las especies de semillas encontradas debajo de las tiendas, consideradas como dispersadas por los murciélagos, se describieron con base en las características que presentan cuando están embebidas en el fruto y se realizó la medición (ancho y largo) de cada una de las semillas.

Posteriormente, las semillas se clasificaron en diferentes categorías con base a las siguientes características (Tabla 1): forma de vida, etapa de sucesión, tipo de fruto, tipo de diáspora, tipo de infrutescencia, posición de la infrutescencia en el árbol, color de fruto, forma del fruto y parte del fruto digerido por el murciélago. Esto se realizó con la finalidad: 1) de describir las principales características morfológicas de los frutos de los cuales se alimentan los murciélagos tienderos; y 2) evaluar si dichos frutos se apegan a la descripción realizada por van der Pijl (1969) sobre el síndrome de la quiropterocoria. Para llevar a cabo dicho análisis, se construyó una base de datos incluyendo todas las características de las especies de plantas dispersadas por los murciélagos.

Tabla 1. Características de los frutos dispersados por los murciélagos tienderos.

CARACTERÍSTICA	CATEGORÍAS
Forma de vida ¹	<i>Árbol, trepadora herbácea</i> ³ , <i>trepadora leñosa</i> ² o <i>palma</i>
Etapas de sucesión ⁴	<i>Bosque secundario</i> ⁵ o <i>bosque maduro</i> ⁶
Tipo de fruto ⁷	<i>Baya</i> ⁸ , <i>drupa</i> ⁹ , <i>sincarpio</i> ¹⁰ , <i>vaina</i> ¹¹ , <i>nuez</i> ¹² o <i>capsula</i> ¹³
Tipo de diáspora ¹⁴	<i>Semilla</i> ¹⁵ o <i>pireno</i> ¹⁶
Tipo de infrutescencia ¹⁷	<i>Solitario</i> ¹⁸ o <i>infrutescencia</i> ¹⁹
Posición de la infrutescencia en el árbol ²⁰	<i>Entre las hojas</i> ²¹ o <i>libre de hojas</i> ²²
Color de fruto ²³	<i>Amarillo, rojo, naranja, negro, púrpura, café, blanco o verde</i>
Forma del fruto ²⁴	<i>Elipsoide</i> ²⁵ , <i>ovoide</i> ²⁶ , <i>globoso</i> ²⁷ y <i>oblongo</i> ²⁸
Parte del fruto digerido por el murciélago ²⁹	<i>Exocarpo</i> ³⁰ , <i>mesocarpo</i> ³¹ , <i>endocarpo</i> ³² , <i>pericarpo</i> ³³ , <i>arilo</i> ³⁴ y <i>mucilago</i> ³⁵

La información para obtener la descripción de las especies de frutos se obtuvo por medio de una revisión bibliográfica de las siguientes fuentes: *Árboles tropicales de México* (Pennington y Sarukhán, 2005), *Frutos y semillas de árboles tropicales de México* (Rodríguez Velázquez *et al.*, 2009), *Semillas dispersadas por murciélagos en el Neotrópico* (Lobova *et al.*, 2009), *Genera Palmarum* (Uhl *et al.*, 1987), *Flora de la Isla de Barro Colorado* (Croat, 1978), *Guía de Campo de las Palmas de América* (Henderson *et al.*, 1995), *Árboles de Guatemala* (Parker, 2008), *Rubiáceas de México* (Borhidi, 2006) y monografías selectas de *Flora Neotrópica* (Pennington, 1990), *Flora Mesoamericana* (Gerrit *et al.*, 2012) y *Flora de Veracruz* (Cabrera-Rodríguez, 1995; Durán-Espinosa y Hernández, 2010; Gutiérrez Baez, 1994; Narvae Flores, 1983; Nee, 1984, 1993; Pérez Cueto, 1995; Quero, 1994). Además de las siguientes colecciones en línea: el *Herbarium* del Smithsonian Tropical Research Institute (Correa, 2014), *Flórula Digital* de la Estación Biológica la Selva (Castro *et al.*, 2013), la *Guía digital de semillas y frutos de plantas de selvas húmedas de México* (Velázquez Rodríguez *et al.*, 2012) y *Flora Mesoamericana* (Flora Mesoamericana, 2014).

Las definiciones utilizadas para las diferentes características y categorías fueron tomadas principalmente de Mori *et al.* (2002) y Lobova *et al.* (2009). Sin embargo, se utilizaron otros autores como referencia.

La *forma de vida*¹ se define como el tipo de crecimiento de la planta (Mori y Heclau, 2002). Se utilizaron cuatro categorías: árbol, trepadora herbácea, trepadora leñosa y palma. Para el caso de las trepadoras, estos autores, consideran dos categorías para referirse a dicha forma de vida: lianas y enredaderas. Con base en su definición, se consideró que las lianas, definidas como plantas leñosas trepadoras cuyas raíces se encuentran ancladas al suelo, se denominaran *trepadoras leñosas*²; y las enredaderas, definidas como trepadoras herbáceas con las raíces ancladas al suelo, se denominaran *trepadoras herbáceas*³.

La sucesión vegetal se define como el cambio secuencial en las abundancias relativas de la especie o especies dominantes dentro de una comunidad (Huston y Smith, 1987). Con base en la definición se estableció la característica *Etapas de sucesión*⁴. Budowski (1965) define 4 etapas de sucesión (Tabla 2). Sin embargo, para fines prácticos, se agruparon las cuatro etapas en dos categorías: *bosques secundarios*⁵ que incluye a las etapas Pioneras y secundaria temprana; y por otro lado la categoría *bosques maduros*⁶, que contiene a las etapas secundaria tardía y clímax.

Tabla 2. Principales características de los componentes arbóreos en las diferentes etapas de sucesión. Modificada de Budowski (1965).

	Pioneras	Secundaria Temprana	Secundaria Tardía	Clímax
Edad de la comunidad (años)	1-3	5-15	20-50	> 100
Altura (metros)	5-8	12-20	20-30	30-45 algunos hasta 60
No. de especies leñosas	1-5	1-10	30-60	> 100

Distribución de las especies dominantes	Muy amplia	Muy amplia	Amplia	Restringida
No. de estratos	1, muy denso	2, bien diferenciado	3, difícil de discernir	4, muy difícil discernir
Estrato inferior	Denso	Denso	Relativamente escaso	Escaso
Crecimiento	Muy rápido	Muy rápido	Especies dominantes rápido, otras lento	Lento o muy lento
Duración de las especies dominantes (años)	Muy corta, menos de 10	Corta, de 10-25	40-100	Muy larga, 100-1000
Tolerancia de las especies abundantes a la sombra	Muy intolerante	Muy intolerante	Tolerante en etapas juveniles, intolerante en etapas adultas	Tolerante, excepto en etapas adultas
Tamaño de las semillas	Pequeñas	Pequeñas	Pequeñas a medianas	Pequeñas a medianas
Dispersión de las especies dominantes	Aves, murciélagos y viento	Viento, aves y murciélagos	Viento principalmente	Gravedad, mamíferos y aves
Hojas de las especies dominantes	Perennes	Perennes	La mayoría deciduas	Perennes
Epifitas	Ausentes	Pocas	Abundantes en número, pocas especies	Muchas especies
Trepadoras	Abundantes, herbáceas, pero pocas especies	Abundantes, herbáceas, pero pocas especies	Abundantes, de gran tamaño	Abundantes, incluye especies leñosas de gran tamaño
Arbustos	Muchas, pero pocas especies	Relativamente abundantes pero pocas especies	Pocas	Pocas en número pero pocas especies
Pastos	Abundantes	Abundantes o escasos	Escasos	Escasos

El *tipo de fruto*⁷ (Tabla 3) se categorizó con base en las definiciones propuestas por Lobova et al. (2009) y complementadas con las definiciones de Pennington y Sarhukán (2005).

Tabla 3. Definición de los tipos de frutos.

Tipo de fruto	Definición
<i>Baya</i> ⁸ :	Fruto indehisciente usualmente suave, carnoso o jugoso compuesto por uno o más carpelos
<i>Drupa</i> ⁹ :	Fruto indehisciente, usualmente con una sola semilla y con tres capas diferenciadas: exocarpo y mesocarpo carnosos, y un endocarpo leñoso muy resistente
<i>Sincarpio</i> ¹⁰	Fruto resultante de la fusión de numerosos ovarios
<i>Vaina</i> ¹¹	Fruto seco, dehiscente, derivado de un solo carpelo y que usualmente abre a lo largo de una línea de dehiscencia
<i>Nuez</i> ¹²	Fruto duro y seco, normalmente con una semilla, que se desprende por completo. Puede a veces encontrarse incluida dentro de una cápsula
<i>Cápsula</i> ¹³	Fruto seco, dehiscente, derivada de un ovario y compuesto por más de un carpelo

La diáspora se define como la unidad de dispersión de una planta, ya sea que pase a través del tracto digestivo del agente dispersor, o que sea arrojado por el animal después de haber consumido la parte carnosa (Lobova *et al.*, 2009). A partir de la definición, se determinaron dos *tipos de diáspora*¹⁴: 1) *semilla*¹⁵: parte del fruto que contiene el embrión; 2) *pireno*¹⁶: capa del fruto denominado endocarpo que contiene a la semilla y que algunas veces se presenta de manera leñosa o con una consistencia muy dura. Lobova *et al.* (2009) considera otro tipo llamado piedra (stone en inglés). La diferencia radica en que el pireno contiene más de una semilla, mientras que la piedra únicamente contiene una semilla. Para fines del estudio, se consideró que la categoría pireno incluyera ambas formas.

El *tipo de infrutescencia*¹⁷ dependerá de si este proviene de una o varias flores, por lo tanto, si la flor se produce de manera aislada, el fruto obligatoriamente tendrá que ser *solitario*¹⁸ (una sola fruta).

Por otro lado, si las flores se encuentran agrupadas, los frutos tenderán a estar agrupados en *infrutescencias*¹⁹ (Pennington y Sarukhán, 2005).

Para la característica *posición del fruto o infrutescencia con respecto al follaje*²⁰ se definieron dos categorías: 1) *entre las hojas*²¹: en donde el fruto no se expone o no es fácilmente observable entre el follaje; y 2) *libre de hojas*²²: las frutas se encuentran expuestas o visibles debajo, sobre o entre o sobresalen más allá del follaje.

El *color del fruto*²³ fue categorizado con respecto a la información obtenida en la literatura. En todos los casos, se utilizó el color de los frutos maduros.

Para la característica *forma del fruto*²⁴ se diferenciaron cuatro categorías: 1) *elipsoide*²⁵: fruto más amplio en o cerca del centro; 2) *ovoide*²⁶: fruto con uno de los extremos más ancho que el otro; 3) *globoso*²⁷: fruto con forma esférica; 4) *oblongo*²⁸: fruto dos o tres veces más largo que ancho, y con lados casi paralelos (Lobova *et al.*, 2009).

Por último, se consideró la *parte del fruto digerido por el murciélago*²⁹. Para dicha característica se definieron 6 categorías (Tabla 4) basadas en las definiciones de Lobova *et al.* (2009).

Tabla 4. Clasificación de las partes del fruto que pueden ser consumidas por los murciélagos.

Parte del fruto consumido por el murciélago	Definición
<i>Pericarpo</i> ³³ :	Parte del fruto que recubre la semilla que consta de tres capas y corresponde a la pared del ovario fecundado
<i>Exocarpo</i> ³⁰	Capa más externa del pericarpo;
<i>Mesocarpo</i> ³¹ :	Capa media del pericarpo
<i>Endocarpo</i> ³²	Capa más interna del pericarpo;
<i>Arilo</i> ³⁴	Apéndice, generalmente carnoso, que se encuentra en la base o cubriendo parte o completamente la semilla y que se forma a partir de la base del funículo (punto de unión entre el ovario y

	la semilla), sin embargo, esta definición no aplica para la familia Sapindaceae, ya que su origen no es el mismo
Mucílago ³⁵	Cubierta de la semilla con textura viscosa que le confiere ventajas a la semilla al momento de la germinación

3.5. Análisis de los datos

3.5.1. Semillas dispersadas por los murciélagos

Para evaluar el esfuerzo de muestreo y estimar el número de especies de semillas que los murciélagos están dispersando, se realizó una curva de acumulación de especies para cada uno de los sitios y para el total de las especies de ambos sitios en función del tiempo (meses en los cuales se llevó el muestreo) y el área (m²). Se escogieron dichas unidades de esfuerzo ya que, por un lado los murciélagos se alimentan de los frutos disponibles, los cuales fructifican en diferentes épocas del año, y por otro lado, las plantas de las cuales se alimentan tienen cierta distribución espacial la cual afecta la disponibilidad de los frutos. Para evitar sesgos temporales y espaciales en la distribución del esfuerzo de muestreo, se aleatorizó el orden de entrada de los datos basado en 1000 aleatorizaciones. Para evaluar la calidad del muestreo se ajustó la función de la ecuación de Clench a los valores obtenidos. Dicha ecuación asume que la probabilidad de añadir nuevas especies a la lista disminuye conforme estas se van añadiendo a la lista, pero aumenta con el tiempo. Su fórmula matemática es (Soberón y Llorente 1993; Alberto y Hortal, 2003):

$$S(x) = ax/(1+bx)$$

En donde:

S = número total de individuos en el esfuerzo de muestreo x

a = es la ordenada al origen. Representa la tasa de incremento de la lista al inicio de la colección.

b = es la pendiente de la curva

Se escogió dicha ecuación ya que está recomendada para estudios en los cuales cuanto más tiempo se pasa en campo, mayor será la probabilidad de añadir nuevas especies al estudio. Para el modelo, la asíntota se calcula a partir de la ecuación a/b.

Para evaluar qué tan completo fue el esfuerzo de muestreo, se calculó el porcentaje de especies de semillas dispersadas por los murciélagos registradas con respecto al número total calculado con el modelo (asíntota). Para que se alcanzara el 100%, el esfuerzo de muestreo debería ser casi infinito, ya que la tasa de especies registradas por esfuerzo invertido, disminuye conforme la curva alcanza la asíntota (Soberón y Llorente, 1993). Por lo tanto, se consideró el 90% de las especies de semillas colectadas, como indicador de que el nivel de esfuerzo de muestreo fue el suficiente para representar realísticamente el grupo de especies que dispersan los murciélagos (Moreno y Halfpeter 2001).

La diversidad de semillas de los controles y tiendas en ambos sitios se estimó con el índice de Shannon-Wiener (H'). Este índice considera a la diversidad como una medida de la incertidumbre para predecir a que especie pertenecerá un individuo elegido al azar de una muestra de S especies y N individuos. Cuando $H'=0$ la muestra contiene una sola especie y cuando $H'=\max$ se refiere a que todas las especies están representadas por el mismo número de individuos, es decir, que la distribución de las abundancias es equitativa. Su fórmula es (Ludwig y Reynolds, 1998):

$$H' = -\sum (p_i \ln p_i)$$

Donde:

p_i = proporción de individuos de la especie i con respecto al total de individuos

\ln = logaritmo en base 2

Para probar si existieron diferencias significativas entre controles y tiendas en un mismo sitio y entre las tiendas de ambos sitios, se aplicó una prueba de t de Hutcheson. Una vez obtenidos el valor de t y los grados de libertad se comparó la t calculada con la t de tablas.

3.5.2. Tasa de deposición de semillas y extrapolación

La tasa de deposición de semillas por los murciélagos, se calculó a partir del número de semillas depositadas cada mes entre cada una de las trampas de semillas. Se excluyó la primera colecta de semillas para ambos sitios para evitar sesgos, ya que contenía semillas depositadas antes de colocar las trampas de semillas. Posteriormente se realizó un promedio entre las tasas de deposición obtenidas de cada mes para obtener la tasa de deposición de semillas por mes por sitio. Este mismo cálculo se realizó para obtener la tasa de deposición por día por sitio y el número de especies dispersadas por mes por m². Además, se calcularon las mismas tasas de deposición para el caso de los controles.

Para estimar la tasa de deposición de semillas por los murciélagos tienderos a escala de las 7 Áreas Naturales Protegidas (ANPs) de la Selva Lacandona (RB Montes Azules, RB Lacantún, MN Yaxchilán, MN Bonampak, APFF Chan-Kin, APFF Nahá y APFF Metzabok), se calculó la densidad de tiendas de alimentación (comederos) encontradas para ambos sitios. Dichas densidades se obtuvieron de dividir el total de tiendas de alimentación encontradas, entre el total de ha recorridas por cada sitio. Posteriormente, y con ayuda de un paquete de sistema de información geográfica (ArcGis-ESRI, 2013), se definieron las áreas potenciales dentro de las ANPs donde se pudieran hallar tiendas, las cuales se ha documentado que se encuentran principalmente en el bosque tropical perennifolio. Por lo tanto, para estimar el área potencial, se utilizó la capa de vegetación “selva alta y mediana perennifolia” del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (CONAFOR 2012), excluyendo todas las demás capas de vegetación, y se sobrepuso con los polígonos de las 7 ANPs de la Selva Lacandona. Además, se incluyeron únicamente las áreas con elevaciones menores a los 1000 m, ya que fue una de las características de los sitios donde se encontraron tiendas durante la realización del estudio. Posteriormente, se obtuvieron los valores en hectáreas del área potencial para cada una de las ANPs para poder realizar los cálculos de las estimaciones.

Finalmente, utilizando los valores mínimos y máximos de densidad de tiendas de alimentación y de las tasas de deposición de semillas obtenidas en ambos sitios, se calculó la tasa de deposición de semillas por día y por año de cada una de las ANPs.

3.5.3. Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos

Todas las especies de frutos consumidas por los murciélagos tienderos se describieron con base en las características que poseen cuando maduran (descritas en el método). Además, para evaluar si existe una asociación entre las características de los frutos dispersados por los murciélagos tienderos con el síndrome de quiropterocoria se realizó un análisis de correspondencia múltiple (ACM). Este análisis es una extensión del análisis de correspondencia simple, de tal manera que nos permite estudiar una población de I individuos descritos por K variables cualitativas. El ACM representa gráficamente las relaciones entre las variables y sus modalidades. En general, la base de datos es obtenida a partir de una serie de preguntas, de tal forma que las preguntas son transformadas en variables categóricas representadas como variables dummy o binarias (Le Roux y Rouanet, 2010). Las preguntas realizadas para el análisis se basaron en la descripción de Van der Pijl (1972) sobre el síndrome de quiropterocoria. En total se realizaron seis preguntas ya que no todas las características del síndrome pudieron encontrarse en la literatura para cada una de las especies dispersadas por los murciélagos tienderos (tipo de olor, valor nutricional, permanencia del fruto en el árbol una vez maduro). Las preguntas fueron: 1) ¿Los frutos consumidos por los murciélagos tienderos se encuentran expuestos ya sea sobre o debajo del follaje?; 2) ¿Los frutos consumidos por los murciélagos tienderos presentan una coloración verde cuando maduran?; 3) ¿Los frutos consumidos por los murciélagos tienderos presentan una coloración clara (amarillo, café, blanco) cuando maduran?; 4) ¿Los frutos consumidos por los murciélagos tienderos presentan una coloración oscura/brillante (naranja, rojo, negro, púrpura) cuando maduran?; 5) ¿Las semillas de los frutos que son consumidos por los murciélagos tienderos están embebidos en una pulpa (pericarpo, endocarpo, mesocarpo o exocarpo)?; 6) ¿Los frutos consumidos por los murciélagos tienderos están organizados en infrutescencias o se encuentran

solitarios?. Cada pregunta quedó representada por una variable categórica. Además, se utilizaron seis variables complementarias (forma de vida, forma de fruto, etapa de sucesión, familia, tipo de diáspora) y dos cuantitativas (largo y ancho de la semilla) las cuales fueron incluidas en el análisis. Las variables se representaron en columnas y las especies en filas. Una vez construida la matriz binaria, se realizó el análisis de correspondencia múltiple. Se utilizó el paquete “FactoMineR” para R 3.1.2 (2014, The R Foundation for Statistical Computing).

3.6. Resultados

3.6.1. Semillas dispersadas por los murciélagos

De las 263 tiendas halladas en ambos sitios, solamente en 21 se encontraron semillas >5mm debajo. El porcentaje de tiendas con semillas fue de 12.5% para MNY y 5.7% para la RBMA. Durante el tiempo en que las trampas de semillas estuvieron funcionando, se recolectaron un total de 2706 semillas de 62 especies diferentes para ambos sitios. Posteriormente, y después de eliminar las semillas recolectadas en las trampas de semillas de las tiendas que fueran de la misma especie control producto de la lluvia de semillas (570 semillas), resultaron un total de 2136 semillas de 54 especies diferentes (Tabla 5).

Tabla 5. Número de tiendas con semillas y sin semillas, así como el número de semillas y especies para cada uno de los sitios. En paréntesis se encuentran el número de especies compartidas para ambos sitios.

Sitio	No. tiendas con semillas	No. tiendas sin semillas	No. Semillas		Lluvia de semillas ¹	No. especies de semillas
			Tiendas	Controles		
RBM A	10	163	984	0	0	31 (16)
MNY	11	77	1478	244	326	39 (16)

¹ La lluvia de semillas se refiere a las semillas que fueron encontradas debajo de una misma tienda como debajo de los controles aledaños a esa misma tienda.

De las 53 especies dispersadas por los murciélagos tienderos, únicamente 16 especies estuvieron presentes en ambos sitios. En la RBMA, se identificaron 31 especies, de las cuales el 41.9% (13) tuvieron ≥ 10 semillas debajo de las tiendas. Las familias de plantas con más especies dispersadas fueron (Figura 1): Palmae (7 especies), Rubiaceae (4 especies) y Sapotaceae (3 especies). Sin embargo, el porcentaje de las especies con mayor número de semillas dispersadas fueron *Spondias radlkoferi* (Anacardiaceae) con 35.2% (N=347), *Brosimum gentlei* (Moraceae) con el 21.1% (N=208) y *Quararibea funebris* (Bombacaceae) con el 9.2% (N=91).

En el MNY, se identificaron 38 especies pertenecientes a 13 familias diferentes, sin embargo, únicamente 3 especies de las 39 no pudieron ser identificadas. De las 38 especies, el 36.8% (14) tuvieron \geq de 10 semillas debajo de las tiendas. Las familias mejor representadas con respecto al número de especies fueron (Figura 1): Sapotaceae (9 especies), Palmae (7 especies) y Lauraceae (4 especies). *Spondias radlkoderi* (Anacardiaceae) con un 37.5% (N= 432), *Guettarda macrosperma* con el 7.9% (N=92), (Rubiaceae) y *Brosimum alicastrum* (Moraceae) con el 7.3% (N=85) fueron las especies con mayor número de semillas dispersadas, las cuales sumaron más del 50% del total de todas las semillas encontradas.

Tomando en cuenta el mayor número de semillas dispersadas por familia encontramos que en la RBMA, el 38.3% de las semillas pertenecieron a la familia Anacardiaceae, el 21.4% a la familia Moraceae y el 9.2% a la familia Bombacaceae (Figura 2).

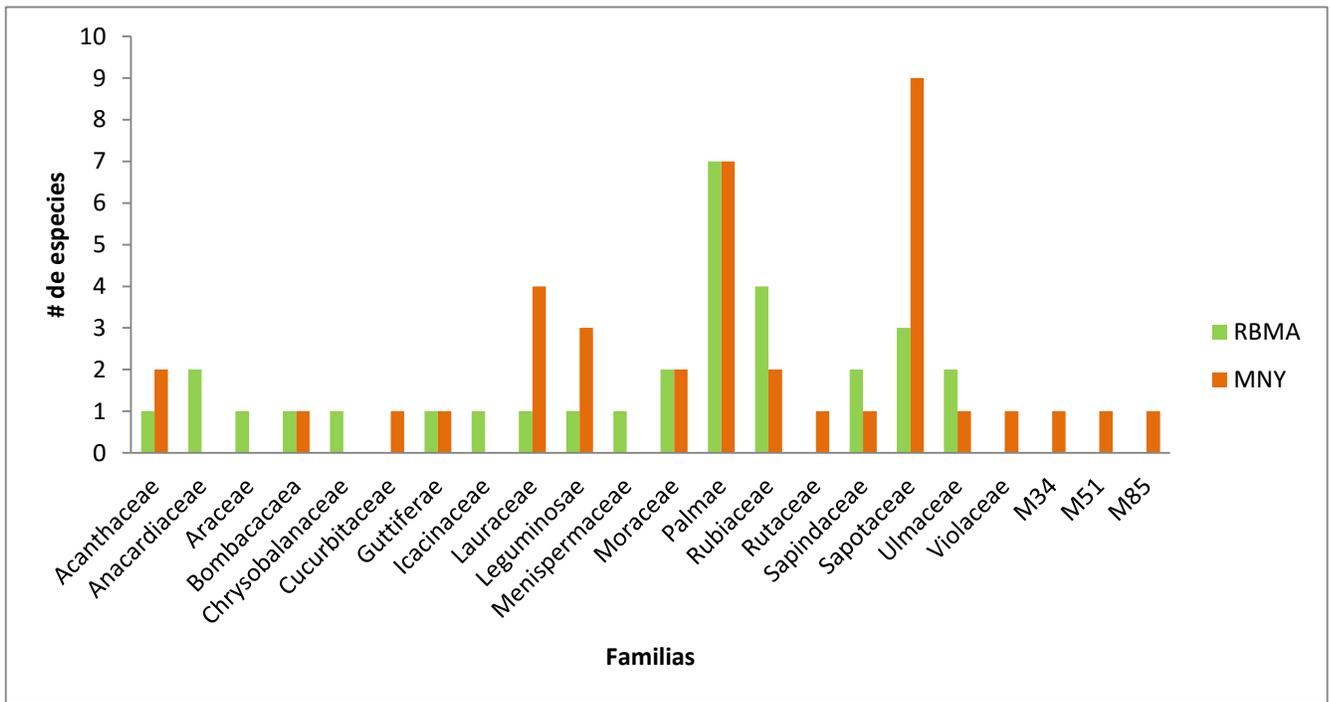


Figura 1. Número de especies por familia dispersadas por los murciélagos tienderos en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y en el Monumento Natural Yaxchilán.

Para el caso del MNY, el 42.2% se incluyeron dentro de la familia Anacardiaceae, el 13.2% pertenecieron a la familia Sapotaceae y por último, las familias Rubiaceae y Palmae ambas con el 12.5%. El resto de las especies que tuvieron menos de 10 semillas representaron el 58% de las especies en la RBMA y el 63.1% para el MNY (Figura 2).

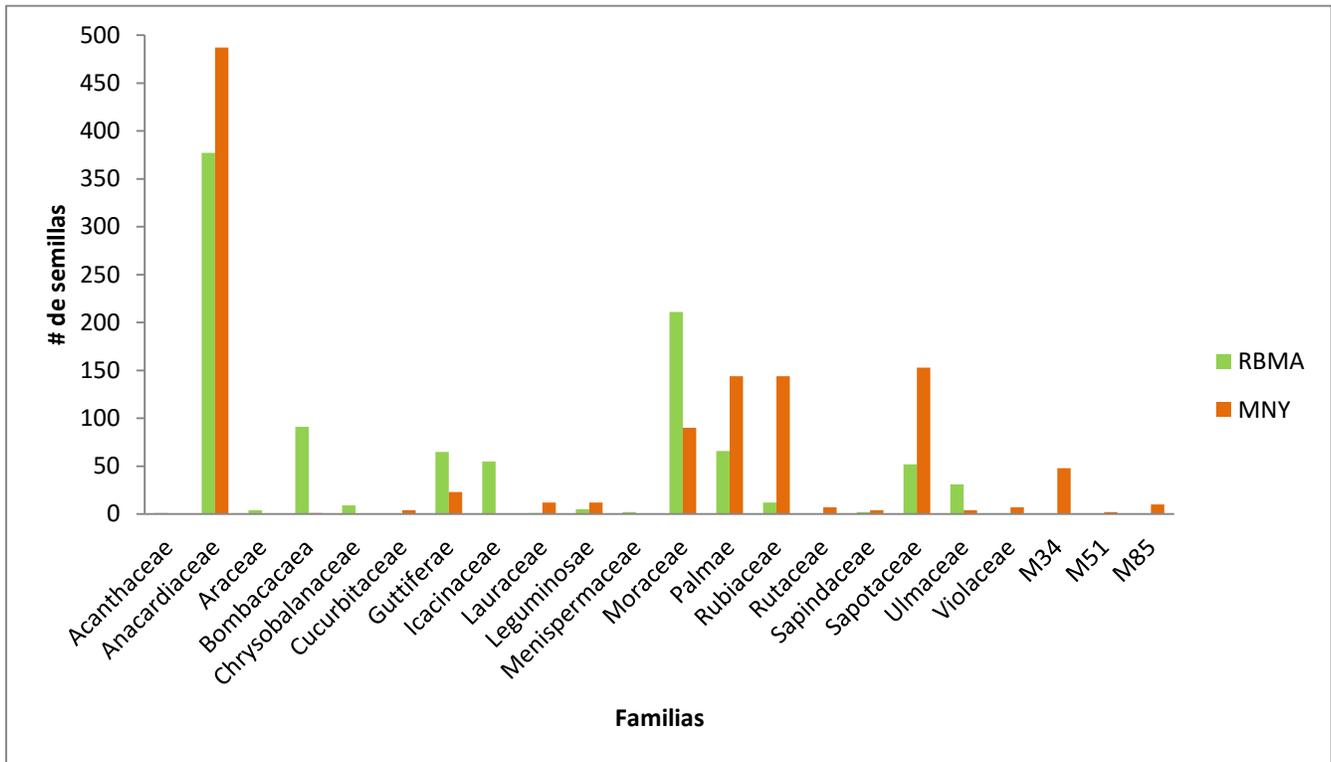


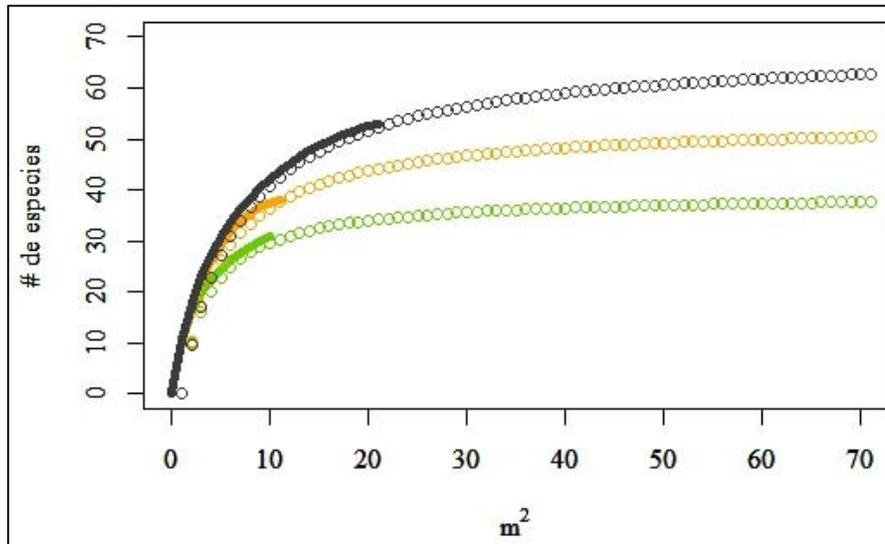
Figura 2. Número de semillas por familia dispersadas por los murciélagos tienderos en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y en el Monumento Natural Yaxchilán.

3.6.2. Curvas de acumulación de especies e índice de Shannon

Se realizaron dos curvas de acumulación en función del área (m²) y el tiempo (meses). Todas las curvas fueron ajustadas al modelo de la ecuación de Clench y todas alcanzaron la asíntota (Figura 3) Sin embargo, los porcentajes obtenidos de las especies encontradas con respecto a las calculadas por el modelo de Clench para cada uno de los sitios y entre los dos sitios en función del área y el tiempo no alcanzó el 90%. Para cada uno de los sitios, y tomando como esfuerzo de muestreo el área (m²), el porcentaje fue para cada uno de los sitios y entre ambos sitios fue menor del 80%. Mientras que

tomando en cuenta la temporalidad (meses) como esfuerzo de muestreo, los porcentajes fueron menores al 70% (Tabla 6).

a)



b)

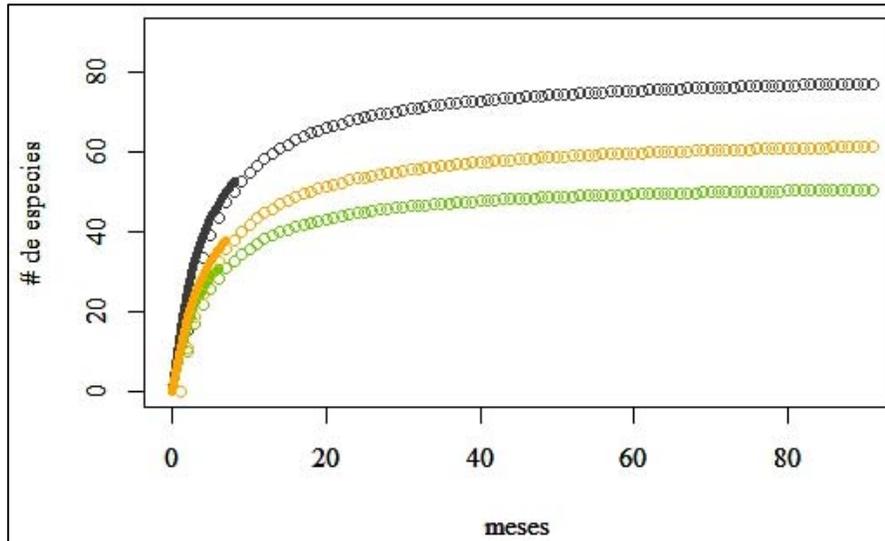


Figura 3. Curvas de acumulación de especies ajustadas al modelo de Clench en cada uno de los sitios y por ambos sitios en contra del esfuerzo de muestreo: a) m^2 ; b) meses. El color verde representa la curva acumulativa en la RBMA; El azul es la curva acumulativa del MNY; y en gris se muestra la curva acumulativa entre ambos sitios.

Tabla 6. Número de especies registradas; Valor de la asíntota obtenido del Modelo de la Ecuación de Clench (Vm); porcentaje de especies colectadas con respecto a las esperadas; y coeficiente de determinación por sitio y entre ambos sitios en función de los m² y los meses en los cuales se llevó a cabo el estudio.

		No. de especies por sitio	Asintota (Vm)	% de especies colectadas	K
Chajul	Tiendas	31	39.18	79.2	2.89823
	Meses		53.14	58.3	4.284566
Yaxchilán	Tiendas	39	53.45	71	4.190021
	Meses		64.85	58.5	4.910982
Ambos	Tiendas	53	68.09	77.8	6.023656
	Meses		81.00	65.4	4.264164

Los resultados obtenidos de los cálculos del índice de diversidad de Shannon-Wiener para la RBMA, el MNY y para el total de ambos sitios fueron de 2.19, 2.46 y 2.64, respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en la diversidad entre el RBMA y el MNY ($t=-4.7034$; $g.l.=2113$; $p < 0.01$).

3.6.3. Tasa de deposición de semillas y extrapolación

La tasa de deposición de semillas por los murciélagos tienderos por mes debajo de las tiendas para la RBMA fue de 13.72 ± 11.18 semillas/m², mientras que en el MNY fue de 11.54 ± 4.45 semillas/m² sin embargo, no hubo diferencias significativas entre ambos sitios ($t=0.43$; $g.l.= 10$; $p>0.05$). El promedio del número de especies de semillas dispersadas por mes por m² en la RBMA fue de 0.98 ± 0.40 especies/mes, y en el MNY fue de 0.95 ± 0.19 especies/mes. La tasa de deposición de semillas en los controles únicamente se realizó en el MNY, ya que en la RBMA no se encontraron semillas mayores de 5mm en las trampas control. La tasa de deposición en los controles por mes en el MNY fue de 0.92 ± 1.81 semillas/m², y por día fue de 0.03 ± 0.06 semillas/m².

Sí hubo diferencias significativas entre la tasa de deposición de semillas producida por los murciélagos y la tasa de deposición de semillas producto la lluvia de semillas ($t= 5.57$; $g.l.=5$; $p<0.05$).

Por último, la estimación obtenida para la densidad de tiendas de alimentación (comederos) fue mayor en el MNY que en la RBMA, ya que en el MNY se encontraron 11 tiendas de alimentación en las 7.1 ha de superficie cubierta, mientras que, en la REBMA, aunque se encontraron igual número de tiendas de alimentación, la superficie cubierta fue mayor (20ha) (Tabla 7).

Tabla 7. Tasa de deposición de semillas por mes y por día y estimación de la densidad de tiendas de alimentación para cada uno de los sitios.

	REBMA	MNY
Tasa de deposición por mes (semillas/m²)	(13.72 ± 11.96)	(11.54 ± 4.45)
Tasa de deposición por día (semillas/m²)	(0.457±0.373)	(0.38 ± 0.14)
Densidad de tiendas de alimentación (ta*/ha)	0.5	1.54

*ta: tiendas de alimentación.

Para realizar las extrapolaciones del número de semillas que son dispersadas por los murciélagos tienderos a lo largo de un año en todas las ANPs de la Selva Lacandona, se utilizaron los valores máximos y mínimos de la tasa de deposición por día y de las densidades de tiendas de alimentación (Tabla 5). Además, se calculó área potencial dentro de cada una de las ANPs donde se pudieran hallar tiendas.

Al realizar los cálculos, se obtuvo que de las 419,450 ha que cubren las 7 ANPs, aproximadamente 310,480ha son área potencial de distribución de murciélagos tienderos. A partir de este resultado, se realizaron las extrapolaciones obteniendo un mínimo de 21,531,755 (±7,932,764) semillas dispersadas por año y un máximo de 79,755,752 (±64,572,537) semillas por año en las 7 ANPs (Tabla 8; Anexo Figura 1).

Tabla 8. Área potencial para cada una de las ANPs donde hay mayor probabilidad de encontrar tiendas; estimación mínima y máxima de tiendas de alimentación (ta/ha) por ANP; tasa de deposición mínima y máxima por día por ANP; tasa de deposición mínima y máxima por año por ANP.

ANP	Área potencial (ha)	Tiendas de alimentación (ta/ha)	
		Mínimo (0.5 ta/ha)	Máximo (1.54 ta/ha)
RBMA	234,519	117,259	361,159
LACANTUN	56,351	28,175	86,781
CHAN KIN	9,594	4,797	14,775
BONAMPAK	3,589	1,794	5,527
MNY	2,195	1,097	3,380
NAHA	2,055	1,028	3,165
METZABOK	2,176	1,088	3,351
TOTAL	310,480	155,240	478,138

Continuación de la tabla 8.

ANP	Tasa de deposición por día (semillas/m ²)		Tasa de deposición por año (semillas/ m ²)	
	Mínimo 0.38 (±0.14)	Máximo 0.457(±0.37)	Mínimo 0.5/0.38 (±0.14)*	Máximo 1.54/0.457(±0.37)**
RBMA	44,559 (±16,416)	165,050(±133,629)	16,263,875(±5,991,935)	60,243,170(±48,774,523)
LACANTUN	10,707(±3,945)	39,659(±32,109)	3,907,923(±1,439,743)	14,475,428(±11,719,774)
CHAN KIN	1,823(±672)	6752(±5,467)	665,362(±245,127)	2,464,504(±1,995,364)
BONAMPAK	682(±251)	2,526(±2,045)	248,896(±91,673)	921,941(±746,421)
MNY	417(±154)	1,545(±1,251)	152,220(±56,057)	563,851(±456,469)
NAHA	391(±144)	1,446(±1,171)	142,546(±52,531)	527,888(±427,433)
METZABOK	414(±152)	1,531(±1,240)	150,933(±55,597)	558,970(±452,553)

TOTAL	58,991(±21,734)	218,509(±176,911)	21,531,755(±7,932,764)	79,755,752(±64,572,537)
--------------	------------------------	--------------------------	-------------------------------	--------------------------------

*Valores mínimos de densidad de tiendas de alimentación y de tasa de deposición de semillas por día.

**Valores máximos de densidad de tiendas de alimentación y de tasa de deposición de semillas por día.

3.6.4. Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos

Las especies de plantas dispersadas por los murciélagos tienen diversas formas de vida y pertenecen a distintas etapas de sucesión. De las 54 especies de plantas que fueron dispersadas en las trampas de semillas por los murciélagos en ambos sitios, la mayoría de ellas fueron árboles (66%), pertenecientes principalmente a las familias Sapotaceae, Rubiaceae, Lauraceae y Moraceae. Las palmas fueron la segunda forma de vida más común (20%) siendo Palmae la familia representativa. Por último, las formas de vida trepadora leñosa (Menispermaceae y Sapindaceae) y trepadora herbácea (Acanthaceae, Araceae y Cucurbitaceae) comprenden el 8% y 6% respectivamente de las especies de plantas dispersadas por los murciélagos tienderos.

Se sabe que los murciélagos dispersan gran cantidad de especies de plantas de estados tempranos de sucesión como especies de la familia Piperaceae y Solanaceae (Silva et al., 2008). Sin embargo, en el presente estudio, más del 80% de las plantas dispersadas por los murciélagos pertenecieron a bosques maduros, y únicamente el 2% fueron exclusivos de bosques secundarios, mientras que el 10% fueron plantas que pueden estar presentes en ambos estados de sucesión.

Van der Pijl (1972) señala que plantas dispersadas por murciélagos y otras especies de plantas, pueden presentar una o varias de las características descritas para el síndrome de quiropterocoria. Una de ellas, es que las plantas presentan los frutos agrupados en infrutescencias, lo que le permite al murciélago encontrar más fácilmente el alimento a través del olfato o la ecolocalización. De las especies de semillas dispersadas por los murciélagos tienderos en el MNY y la RBMA, más del 80% de los frutos se encuentran agregados en infrutescencia como es el caso de las familias Anacardiaceae,

Palmae y Moraceae, y menos del 20% son frutos solitarios como el caso de las familias Bombacaceae y Acanthaceae. Otra característica que menciona Van der Pijl, es que los frutos sobresalen de follaje o se encuentran expuestos, lo que facilita a que el murciélago tenga acceso a ellos. En el presente estudio, el 50% de los frutos se encuentran entre el follaje, mientras que el 50% restante está libre de hojas.

Otra característica importante de los frutos dispersados por murciélagos tiene que ver con el tipo de fruto, lo cual está directamente relacionado con el tipo de recompensa que reciben los murciélagos (la parte del fruto que es consumida), y lo que a su vez está relacionado con la unidad de dispersión (tipo de diáspora). De todas las especies de semillas dispersadas por los murciélagos tienderos en el MNY y la RBMA, el 50% de ellas son drupas con un pireno embebido en el mesocarpo el cual contiene entre 1 a 6 semillas, dependiendo de la especie. La parte de la drupa que consumen los murciélagos es el mesocarpo y en algunos de los casos el exocarpo. Algunas de las especies con drupas son *Spondias radlkoferi* (Anacardiaceae), *Calophyllum brasiliense* (Guttiferae), *Abuta panamensis* (Menispermaceae) y *Brosimum gentlei* (Moraceae). Por otro lado, se encontró que el 34% de las especies de plantas tienen bayas como frutos. En once de estas especies, los murciélagos se alimentan del pericarpo, en una del endocarpo y en otra del mucílago. Las bayas tienen como unidad de dispersión a las semillas. Las especies con bayas más consumidas por los murciélagos tienderos fueron *Pouteria reticulata*, *P. amigdalina*, *Manilkara chicle* (Sapotaceae) y *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae). Las vainas, que comprenden el 6% de las especies dispersadas, son frutos dehiscentes que tienen por lo regular semillas rodeadas de un arilo como *Ormosia macrocalyx* (Leguminosae), y en el caso de *Dialium guianense* (Leguminosae), el endocarpo. La cápsula, es otro tipo de fruto, el cual se presenta, al igual que las vainas, en un 6% de las especies dispersadas por los murciélagos tienderos. Dos especies, cuya parte digerida por los murciélagos es el arilo, *Paullinia costata* y *P. pinnata*; (Sapindaceae). Finalmente, las nueces y los sincarpios, cada una aporta el 3% (1 especie por tipo de fruto) de las especies dispersadas por murciélagos tienderos. *Quararibea funebris*

(Bombacaceae) tiene la nuez como tipo de fruto y *Syngonium* sp. (Araceae) el sincarpio. Los murciélagos se alimentan del exocarpo y mesocarpo y dispersan la semilla.

Otra característica del síndrome de quiropterocoria propuesto por Van der Pijl (1972) es que el fruto no cambia de color al madurar, es decir que permanece de color verde, y en algunos casos se torna grisáceo o blanco, o de colores pálidos. Esta característica puede ser una señal importante de identificación o de camuflaje para los dispersores. Aunque esta característica puede ser ambigua debido a que los frutos pueden variar de color dependiendo de su posición en el árbol, etapa de maduración, e incluso debido a diferencias en las descripciones de herbario e in situ, para este estudio se trató de homogeneizar y simplificar la coloración de los frutos y manejar colores básicos (azul, blanco, negro, purpura, amarillo, rojo, café, etc).

A pesar de lo propuesto por Van der Pijl, se encontró que los murciélagos se alimentan de frutos con una gran variedad de colores. El amarillo fue el color más dispersado con 19%. Este color predomina en *Spondias mombin* (Anacardiaceae), *Sideroxylon foetidissimum*, *Pouteria durlandii* (Sapotaceae) y *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae). El segundo color de frutos más dispersado por los murciélagos tienderos fue el café y el rojo, cada uno con el 17%. Algunos ejemplos de frutos color café son *Quararibea funebris* (Bombacaceae), *Dialium guianense* (Leguminosae), *Manilkara chicle*, *M. zapota* (Sapotaceae) y *Ormosia macrocalyx* (Leguminosae). Mientras que frutos rojos se encuentran en las especies *Brosimum gentlei* (Moraceae), *Guettarda macrosperma* (Rubiaceae), *Clarisia biflora* (Moraceae) y *Bactris mexicana* (Palmae). El 15% de los frutos es de color purpura y se encuentran en *Mendoncia retusa* (Acanthaceae), *Euterpe precatória* (Palmae) y *Sideroxylon salicifolium* (Sapotaceae). Once por ciento de las especies de las especies dispersadas por los murciélagos tienderos tienen frutos verdes como *Spondias radlkoferi* (Anacardiaceae), *Calophyllum brasiliense* (Guttiferae) y *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae). Especies con frutos negros como *Chamaedorea elegans*, *C. ernesti-augustii*, *C. tepejilote* y *Acelorraphe wrightii* (Palmae) y naranjas

como *Cayaponia racemosa* (Cucurbitaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Abuta panamensis* (Menispermaceae) y *Celtis iguanaea* (Ulmaceae) conforman el 9% cada uno, mientras que el 6% de los frutos de especies como *Guettarda combsii* (Rubiaceae) y *Cryosophila stauracantha* (Palmae) tienen frutos blancos.

3.6.5. Análisis de Correspondencia Múltiple

A partir de la matriz de datos generada con la información de las características de los frutos, se encontró que de las 54 especies dispersadas por los murciélagos tienderos, únicamente ocho especies presentan las cuatro características analizadas distintivas del síndrome de quiropterocoria (infrutescencia, fruto expuesto, color verde, amarillo o café y semilla embebida en pulpa): *Spondias radlkoferi*, *S. mombin* (Anacardiaceae), *Dialium guianense* (Leguminosae), *Cryosophila stauracantha*, *Sabal mauritiformis* (Palmae), *Guettarda combsii*, *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae) y *Casimiroa* spp. (Rutaceae). Por otro lado, veintidos especies presentaron tres características; dieciocho especies dos, y tres especies una sola característica.

El análisis de correspondencia múltiple se realizó para evaluar si existe una relación entre las especies de frutos dispersadas por los murciélagos tienderos y las características descritas para el síndrome de quiropterocoria.

En la figura 4 se muestra que el primer y segundo eje tuvieron una inercia relativa de 32.51% y 24.60% respectivamente. El eje 1 se correlacionó principalmente con las variables categóricas asociadas al color. Mientras que el eje 2 tuvo una mayor correlación con las variables categóricas asociadas a la exposición y agregación de los frutos (infrutescencia o solitarios), además de la variable complementaria familia a la cual pertenecen (Tabla 9).

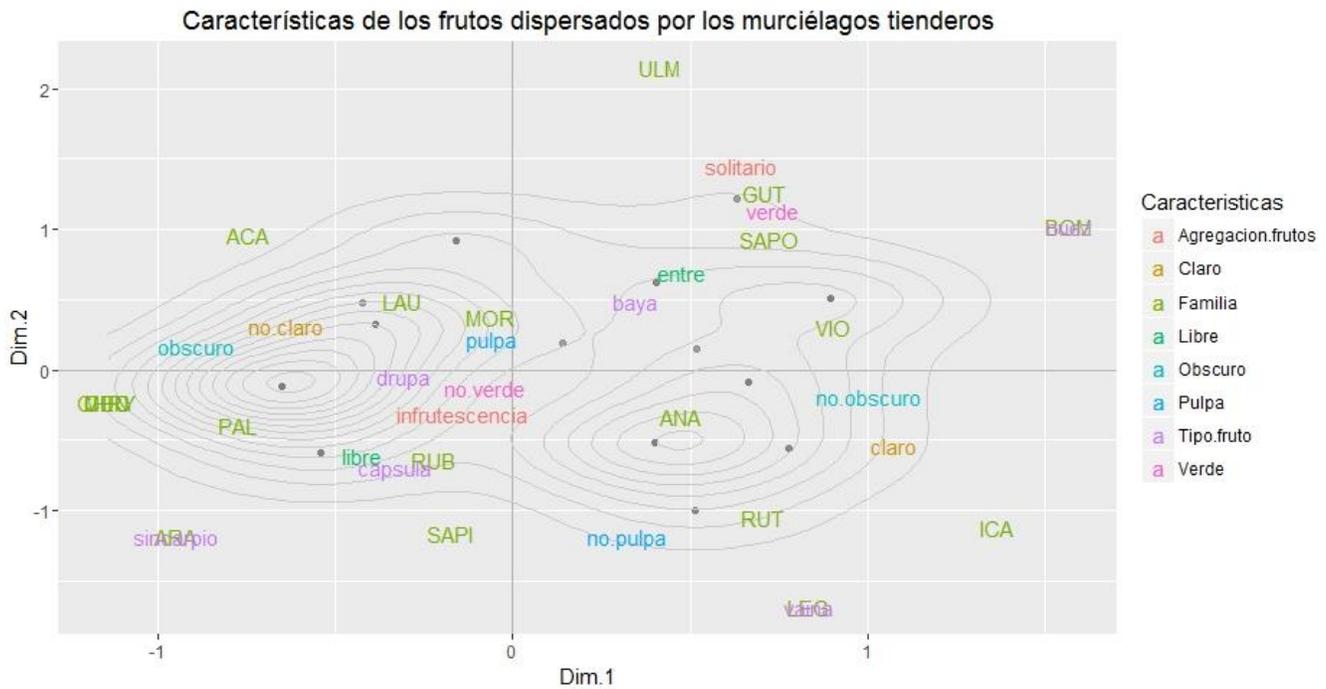


Figura 4. Análisis de correspondencia múltiple de las especies de frutos dispersados por murciélagos (puntos grises) y las variables asociadas a las características de los frutos (letras de colores).

Tabla 9. Coeficientes de correlación entre las variables categóricas y la dimensión 1 y 2.

Dim 1	R2	P	Dim2	R2	P
<i>Oscuro</i>	0.8947	<0.0001	<i>Familia</i>	0.8259	<0.0001
<i>Claro</i>	0.6847	<0.0001	<i>Agregación frutos</i>	0.4491	<0.0001
<i>Exposición frutos</i>	0.2041	<0.0001	<i>Exposición frutos</i>	0.4222	<0.0001
<i>Agregación frutos</i>	0.0890	<0.05	<i>Tipo fruto</i>	0.3246	<0.01
			<i>Pulpa</i>	0.2622	<0.001
			<i>Claro</i>	0.1716	<0.01
			<i>Verde</i>	0.1389	<0.01

El lado negativo del primer eje agrupa a las especies con frutos de colores oscuros, mientras que el lado positivo incluye a las especies con frutos de colores claros. Por otro lado, el segundo eje agrega en su lado negativo, a las especies con frutos agregados en infrutescencias y expuestos entre la

vegetación, mientras que el lado positivo incluye a las especies con frutos solitarios, de colores verdes y que se encuentran entre la vegetación.

En general se formaron cuatro conjuntos de especies cada uno con características similares que los agrupó entre ellos. El primer grupo incluye a las especies con frutos oscuros, que se encuentra expuestos en la vegetación y que se encuentran agregados en infrutescencias. Entre las familias mejor representadas se encuentra Chrysobalanaceae, Cucurbitaceae, Menispermaceae, Palmae, Rubiaceae y Sapindaceae. En el segundo grupo se encuentran las especies con frutos agregados en infrutescencias, de colores oscuros y que se encuentran entre la vegetación como algunas especies de la familia Acanthaceae, Lauraceae y Moraceae. El tercer grupo incluye a las especies con frutos de colores claros o verdes, y que se encuentran entre la vegetación. En este grupo se encuentran presentes las siguientes familias: Guttiferae, Sapotaceae, Violaceae, Ulmaceae y Bombacaceae. Finalmente, el cuarto grupo incluye especies con frutos de colores claros, o verdes, agregados en infrutescencias y expuestas en la vegetación. Las familias más características son Anacardiaceae y Rutaceae.

3.7. Discusión

3.7.1. Semillas dispersadas por los murciélagos

Estudios anteriores sobre la dieta de los murciélagos frugívoros, consideraban que estos únicamente eran capaces de dispersar semillas pequeñas pertenecientes a etapas tempranas de sucesión. Sin embargo, Melo *et al.* (2009), documentaron por primera vez que la dieta de los murciélagos tienderos en Costa Rica incluye frutos con semillas mayores a 8mm. Este trabajo es el primero en México y específico para la región de la Selva Lacandona en el cual se documenta la dieta de los murciélagos tienderos basada en las semillas de tamaño grande depositadas bajo las tiendas. Este grupo de murciélagos es capaz de dispersar al menos 54 especies de semillas pertenecientes a diversas formas de vida y estados sucesionales. Árboles y palmas pertenecientes a bosques maduros fueron las formas de vida más dispersadas.

De las 2136 semillas dispersadas en ambos sitios, las especies más dispersadas fueron *S. radlkoferi*, *B. gentlei*, *B. alicastrum*, *Q. funebris* y *G. macrosperma*. Esto puede deberse a diversos factores como: 1) la disponibilidad de frutos de estas especies sea mayor que la de otras especies que son consumidas por los murciélagos tienderos; 2) la fructificación de estas especies tiene un patrón explosivo (big-bang), es decir, que ocurre en un lapso de tiempo relativamente corto, y con gran cantidad de frutos madurando al mismo tiempo (Gentry, 1974, Newstrom y Frankie, 1994, Vargas-Contreras *et al.*, 2009) y que por ende el muestreo de este trabajo estuvo sesgado al momento de fructificación de estas especies; y 3) que la resistencia y durabilidad de las semillas es mayor que en otras especies y por lo tanto son las que se conservan mejor en las condiciones que rigen debajo de las tiendas. Sin embargo, ninguno de los tres factores anteriores han sido descritos ni puestos a prueba. Únicamente por observación personal puedo decir que los géneros *Spondias* y *Brosimum* producen un tapete debajo del árbol con una gran cantidad de frutos en descomposición y semillas, lo que probablemente se deba a una fructificación de tipo explosiva. Además, la resistencia de las semillas de tipo pireno probablemente sea mayor a diferencia de otros tipos de semillas. En el caso de *Spondias* y *Gettarda*, estos géneros tienen embebidas las semillas en un pireno leñoso muy resistente. Y en el caso de *Q. funebris*, la semilla está protegida por un conjunto de fibras, lo que probablemente también ayude a que no se degrade tan rápido.

Por otro lado, las cinco especies más dispersadas pertenecieron a las familias Anacardiaceae, Bombacaceae, Moraceae y Rubiaceae. Esto indica que el género *Artibeus*, considerado como especialista en alimentarse de los frutos del género *Ficus* (Fleming, 1993, Giannini y Kalko, 2004), tienen una dieta más amplia ya que pueden alimentarse de muchas más especies de frutos.

Aunque las curvas de acumulación presentaron un patrón asintótico, en ninguno de los casos se obtuvo un porcentaje mayor del 90% de las especies observadas entre las calculadas. Esto nos indica que el tiempo de muestreo fue corto y que faltaron por muestrear más refugios de alimentación. Los

porcentajes resultaron más bajos para las curvas de acumulación en función del tiempo, lo que probablemente esté asociado a los picos de fructificación de las especies de las cuales se alimentan los murciélagos, ya que el muestreo duro menos de un año. Por otro lado, durante el muestreo algunos de los refugios de alimentación dejaron de ser productivos, y probablemente los murciélagos construyeron otras tiendas las cuales no fueron detectadas y en las cuales se depositaron otras especies de semillas.

Por otro lado, la diversidad de especies entre los sitios resultó significativa ($t=-4.7034$; $g.l.=2113$; $p < 0.01$). Esto nos indica que los murciélagos tienderos tienen dietas diferentes en uno y otro sitio, ya que de las 54 especies que dispersan, únicamente 16 fueron compartidas. Las diferencias entre sitios se deben probablemente a la configuración topográfica y de suelos, lo que a su vez afecta el establecimiento de las especies de frutos de los que se alimentan. Como se mencionó en la discusión del capítulo 2, las tiendas en la RBMA se localizaron sobre planicies inundables y terrazas aluviales, a diferencia del MNY, donde se encontraron en zonas kársticas con cañadas y suelos someros y con buen drenaje. Estas diferencias topográficas a su vez se pueden ver reflejadas en la vegetación, como por ejemplo el caso de *Manilkara zapota*. Esta especie que crece mayormente sobre suelos kársticos, y se encontró únicamente debajo de los refugios de alimentación en el MNY. Por otro lado, *Q. funebris* que crece principalmente sobre planicies inundables, fue dispersada por los murciélagos tienderos 11 veces más en la RBMA que en el MNY (Siebe et al. 1995). Otro ejemplo de ello es *Ampelocera hottlei*, que tiene una abundancia mucho mayor en planicies aluviales con respecto a las serranías kársticas (González Gutiérrez 2000), situación que coincide con que la especie únicamente se encontró en las trampas de semillas de la RBMA.

3.7.2. Tasa de deposición de semillas y extrapolación

Los resultados obtenidos para la tasa de deposición de semillas muestran que los murciélagos tienderos depositan al menos 12.5 veces más semillas grandes que los controles. Estas son estimaciones mínimas

de la cantidad de frutos que puede consumir un murciélago, ya que aunque se trate de frutos con semillas grandes, en otros estudios se ha documentado que dos especies de murciélagos tienderos, *A. jamaicensis* y *A. phaeotis*, consumen por noche entre 10 y 14 frutos con semillas pequeñas de *Ficus obtusifolia* y *F. citrifolia*, respectivamente (Korine *et al.*, 2000). Por otro lado, en un estudio realizado en Ecuador, se documentó que un individuo de mono araña (*Ateles belzebuth*), es capaz de dispersar 159 semillas >3mm por ha por año (Link y Di Fiore, 2006). Esta tasa de deposición de semillas es casi comparable con el efecto que producen los murciélagos tienderos, ya que en una sola tienda se pueden encontrar ~138.4 semillas por ha por año. Además, los monos generalmente tienen letrinas ubicadas en sitios específicos, por lo que se forman grandes concentraciones de semillas que pueden verse afectadas por patógenos (hongos, bruquidos, etc.) que dañen a las semillas, mientras que las concentraciones de semillas generadas debajo de las tiendas son menores, lo cual puede evitar que estas semillas se vean afectadas por dichos patógenos, además de que la distribución de las tiendas en el espacio es mucho más amplia que la de las letrinas.

Por otra parte, con base en la estimación más conservadora de las tasas de deposición de semillas por los murciélagos y de refugios de alimentación por ha, se realizó por primera vez para México, una extrapolación para saber cuántas semillas podrían dispersar los murciélagos tienderos en un año a escala de las siete ANPs que conforman la Selva Lacandona. Nuestra estimación de que los murciélagos son capaces de dispersar por lo menos 21,531,755 ($\pm 7,932,764$) semillas en un año demuestra que los murciélagos tienderos juegan un papel mucho más importante en la dispersión de semillas dentro de los bosques tropicales de lo que antes se había planteado, en particular de semillas de más de 5mm.

Muchas de las especies que dispersan los murciélagos tienderos poseen un valor económico importante para los humanos. Un ejemplo de ello es el género *Chamaedorea*, y específicamente la especie *C. ernesti-augustii*, la cual es comercializada por una gran cantidad de personas que habitan

cerca de los bordes de las ANPs de la Selva Lacandona. Otro ejemplo es el chicle (*Manilkara zapota*), utilizado en la construcción principalmente, y el cual forma parte también de la dieta de los murciélagos.

Aunque ahora sabemos que los murciélagos dispersan gran cantidad de semillas de diversas especies, aún falta cerrar el círculo de la dispersión, y conocer cuál es el destino de estas semillas en términos de la germinación, el establecimiento y el reclutamiento de las mismas a las comunidades vegetales.

3.7.3. Características de las especies de frutos dispersados por los murciélagos

De acuerdo con los porcentajes obtenidos a partir de las características de los frutos dispersados por los murciélagos tienderos, más del 60% tuvieron una forma de vida arbórea, esto probablemente esté relacionado con que los murciélagos del género *Artibeus* son considerados frugívoros del dosel, es decir que se alimentan de frutos que se localizan en árboles con dosel grande, o árboles del subdosel, a diferencia de los géneros *Carollia* y *Sturnira*, que se alimentan de frutos de plantas arbustivas (Bonaccorso, 1979).

Por otro lado, más del 80% de las especies de semillas pertenecieron a bosques maduros. Esto puede estar asociado a que existe una estrecha relación entre el tamaño de la semilla y la etapa de sucesión del bosque, siendo de mayor tamaño en los bosques maduros, a diferencia de los bosques secundarios (Parolin *et al.*, 2010). Además, es importante mencionar que todas las trampas de semillas se colocaron dentro de bosques maduros, ya que la presencia de tiendas es mucho mayor ahí que dentro de bosques secundarios (Melo *et al.*, 2009).

Tomando independientemente cada una de las características de los frutos dispersados por los murciélagos, los porcentajes obtenidos demuestran que en general, los murciélagos sí se alimentan de

frutos que presentan al menos una característica del síndrome de quiropterocoria. Por ejemplo, más del 70% de las especies se encuentran agregadas en infrutescencias y el 86% tienen la semilla embebida en pulpa. No obstante, no todas las características apuntan hacia el síndrome, por ejemplo, la mitad de los frutos no sobresalen de entre la vegetación, lo que de acuerdo al síndrome de quiropterocoria, hace más complicado al murciélago adquirir el fruto. Sin embargo, nuestra definición con respecto a la exposición del fruto sobre el follaje, puede estar muy sesgada a nuestra perspectiva humana sobre el concepto de accesibilidad. Además, Fleming (1986), considera que la accesibilidad no es un elemento tan importante para la detección de los frutos, como otras características presentes en el síndrome.

La importancia que juega el color como atrayente ha sido muy bien documentada para el caso de las aves. Algunos estudios sobre su dieta han sugerido que el color puede facilitar la detección de los frutos al producir un contraste con la vegetación (Schmidt *et al.*, 2004). En general, las aves se alimentan más de frutos de colores oscuros como el negro y el azul y brillantes como el rojo, mientras que los colores amarillo, café y verde son muy raros en sus dietas, a diferencia de la de los murciélagos (Wheelwright, 1985). Por lo tanto, los colores verdes, café y amarillo, en vez de estar incentivando a los murciélagos a que se alimenten de ellos, probablemente estén ayudando al camuflaje para evitar ser identificados por otros frugívoros como aves o mamíferos diurnos. De esta manera, y a diferencia del caso de las aves, el color de los frutos consumidos por los murciélagos puede estar asociado a evitar cierto tipo de depredadores, en vez de atraer a los murciélagos. El único color que podría ser más visible para los murciélagos en la noche es el blanco (Lobova *et al.*, 2009). En el presente estudio, el 53% de los frutos presentaron colores pálidos y verdes, mientras que el otro 47% estuvo conformado por frutos con colores brillantes u oscuros. Por lo tanto, aunque está documentado que los murciélagos se alimentan más de frutos con colores no contrastantes con la vegetación, la elección de los murciélagos tienderos por frutos oscuros y brillantes puede ser un signo de que al igual que la característica de si el fruto sobresale o se encuentra entre la vegetación, no sea un elemento clave para la localización de los frutos, a diferencia de otras características.

3.7.4. Análisis de correspondencia múltiple

El análisis de correspondencia múltiple arrojó cuatro conjuntos de especies de frutos a partir de las características antes mencionadas. Solamente uno de ellos integró todas las características descritas para el síndrome e incluyó a las familias Anacardiaceae (2 sp) y Rutaceae (1 sp). Lo interesante de este conjunto de especies, es que en el caso del género *Spondias* (Anacardiaceae), las dos especies coexisten en los mismos sitios, y son fuente de alimento para un gran número de frugívoros. Sus diferencias radican en el tamaño y en el color del fruto, siendo verde en *S. radlkoferi* y amarillo en *S. mombin*. En la isla Barro Colorado, Panamá, estas especies tienen su época de floración desfasada (Croat 1974; Croat 1978), y por lo tanto la época de fructificación también. *S. mombin* fructifica en la época que las demás especies de árboles grandes también lo hacen (julio-octubre), mientras que *S. radlkoferi* fructifica en la época de mayor escasez de frutos (octubre-noviembre). Croat (1974) sugiere que *S. radlkoferi* perdió su habilidad de cambiar de color al madurar, debido a la competencia tan intensa que se genera entre los frugívoros por el alimento en la época de secas, y por lo tanto, se vuelve innecesario cambiar el color de los frutos para volverlos atractivos, ya que no existe competencia con las otras especies de árboles. Mientras que *S. mombin*, al fructificar al mismo tiempo que los demás árboles, utiliza el color como atrayente para los frugívoros. Yo considero que esta hipótesis tendría mayor sentido si, 1) fuera el caso de que las dos especies fructificaran al mismo tiempo, y cada especie madurara de un color diferente para que de esta manera hubiera una segregación de las especies de frugívoros que visitan los árboles, es decir, que cada especie de *Spondias* desarrollara diferentes síndromes de dispersión, y 2) por otro lado, de acuerdo a Croat (1974), no tiene ningún sentido que además de que ya existe un desfasamiento en la época de fructificación de las especies, *S. radlkoferi* permanezca verde al madurar, ya que evita que un mayor número de dispersores se alimenten de sus frutos. A partir de esto, yo considero que más bien sí existe una especialización de parte de cada especie asociado al agente dispersor. Por un lado *S. radlkoferi* evita a los dispersores diurnos, y se concentra en las especies nocturnas como los murciélagos, mientras que *S. mombin* atrae a los dispersores

diurnos. Un estudio que ponga a prueba este principio sería muy útil para poder afirmar que la fructificación de dichas especies sí están asociadas a síndromes de dispersión diferentes.

El conjunto de especies que presentó tres características del síndrome (frutos que sobresalen de la vegetación, que se encuentran agrupados en infrutescencias y que se encuentran embebidos en pulpa) incluyó entre otras a la familia Palmae. Esta familia en particular, se ha identificado y clasificado como una de las familias más especializadas en atraer a aves frugívoras (Snow 1981). Esto nos hace suponer que probablemente los murciélagos tienderos estén actuando de manera oportunista, es decir que se están alimentando ocasionalmente de los frutos de las palmas para complementar su dieta (Kissling *et al.*, 2007). Además, se ha documentado que *A. watsoni* y *A. jamaicensis*, dos especies comunes de murciélagos tienderos, tienen de entre todos los frugívoros del dosel, la dieta más generalista (Bonaccorso, 1979). Por lo tanto, no es raro encontrar a las palmas dentro de la dieta de estos murciélagos.

Los siguientes dos conjuntos de especies presentaron independientemente uno de otro, dos características del síndrome. Por un lado, la presencia de pulpa y los frutos agrupados en infrutescencias incluyó a las familias Moraceae, Acanthaceae y Lauraceae. Y por el otro, el conjunto integrado por las familias Sapotaceae, Bombacaceae, Ulmaceae y Guttiferae tuvieron en común la presencia de pulpa y colores de los frutos claros o verdes. El caso de *Mendoncia retusa* (Acanthaceae) considero que puede ser interesante, ya que la flor está protegida por dos brácteas, las cuales, cuando se desarrolla el fruto, adquieren una forma cóncava, similar a la hoja modificada que se forma en la *Marcgravia sp.*, y que los murciélagos nectarívoros utilizan, a partir de la ecolocalización, como clave para identificar las flores (Simon *et al.*, 2011). Probablemente también los murciélagos tienderos utilizan ese par de brácteas como instrumentos de localización del fruto, sin embargo, será necesario probarlo para decir que si cumple una función para la detección para los murciélagos.

La presencia de pulpa y frutos agregados en infrutescencias son las características que tendrían un mayor significado con respecto al síndrome de quiropterocoria, ya que como se mencionó anteriormente, el color puede no estar relacionado con la atracción de los murciélagos, sino más bien a evitar a los depredadores. Además de que en ambos grupos, los frutos se encontraron entre la vegetación, lo que hace más difícil su identificación a partir de la ecolocalización, ya que las hojas y las ramas actúan como obstáculos evitando que el murciélago reciba la información clara de donde se encuentran los frutos (Kalko *et al.*, 1996). Por lo tanto, y aunque no haya sido posible incluirlo dentro de los análisis debido a la falta de información, es importante incluir el aroma de los frutos como un elemento clave de atracción de los murciélagos hacia los frutos. De hecho, la presencia de un olor fuerte en los frutos es considerada una característica del síndrome de quiropterocoria (Van der Pijl, 1972).

Algunos estudios han demostrado cómo los olores son capaces de atraer al murciélago al fruto o a identificar aquellos que ya están maduros (Fleming *et al.*, 1977; Kalko y Condon, 1998; Kalko *et al.*, 1996; Kalko y Schnitzler, 1998; Rieger y Jakob, 1988). Aunque no se han documentado aún ejemplos con las especies que dispersan los murciélagos tienderos encontradas para este estudio, si se han estudiado para otras especies, y en particular la familia Moraceae. Por ejemplo, se realizaron experimentos para evaluar que elemento tiene mayor peso en la identificación de los frutos de *Ficus* (Moraceae) por los murciélagos, y demostraron que el olor es la principal clave de identificación (Kalko *et al.*, 1996). Y en otro estudio demuestran que el olor de los *Ficus* especializados en la dispersión por murciélagos, atraen en mayor medida a *A. jamaicensis*, mientras los *Ficus* especializados en dispersión por aves fueron completamente rechazados por esta especie (Hodgkison et al. 2013). Si tomamos en cuenta esta información, probablemente suceda lo mismo con otras especies de la familia Moraceae, como el caso del género *Brosimum* o la especie *Clarisia biflora*, ambos dispersados por los murciélagos tienderos. Y tal vez también suceda lo mismo con las Sapotaceas y Bombacaceas, sin embargo, se requiere analizar las características de los frutos para

conocer si existe una segregación de las especies de frutos a partir del aroma y que esto esté vinculado con los síndromes de dispersión.

Tres familias de semillas dispersadas por murciélagos, Sapindaceae y Leguminosae y Araceae, aunque presentan características similares como frutos agrupados en infrutescencia, todas tienen en común que la semilla no está embebida en una pulpa, sino que se encuentra rodeada de un arilo o mucílago. Las familias Araceae y Sapindaceae que son plantas trepadoras, mientras que la familia Leguminosae es principalmente arbórea. Debido a sus características, es poco probable que sean especies asociadas a la dispersión por murciélagos, ya que probablemente el valor nutricional del arilo o el mucílago sea muy bajo, además de que la cantidad de recompensa que reciben los murciélagos es menor comparada con frutos que tienen pulpa. Por lo tanto, yo consideraría que los murciélagos utilizan estas especies, al igual que las palmas, de manera oportunista, como un complemento a su dieta. Ya que además la cantidad de semillas de cada especie que se encontraron debajo de las tiendas fue muy baja (promedio de 4 semillas por especie).

A partir de los resultados de este estudio, podemos inferir que no existe un patrón marcado que agrupe a todas las especies de frutos de las cuales se alimentan los murciélagos a partir de las características descritas para el síndrome de quiropterocoria. Los cuatro grupos descritos anteriormente, únicamente nos indican que los murciélagos pueden alimentarse de frutos con diversos colores y formas, que se encuentran tanto expuestos como libre de vegetación, incluso pueden alimentarse del arilo y el mucilago de algunas especies. Aunque este estudio es únicamente prospectivo, si nos permite visualizar que la dieta de los murciélagos tienderos es muy amplia y variada, y que por lo tanto, actúan como especies generalistas más que especialistas, como se ha sugerido anteriormente. Sin embargo, será necesario continuar con este tipo de estudios para seguir ampliando la lista de especies de frutos y probablemente nos dará más evidencia de muchas de las especies de murciélagos frugívoros no presentan el síndrome de quiropterocoria.

3.8. Conclusiones

- Los murciélagos tienderos son capaces de dispersar al menos 54 especies de semillas >5mm distribuidas en 19 familias y que tienen diversas formas de vida y la mayoría de ellas pertenecen a bosque maduros. Sin embargo, este número es preliminar, ya que solamente se incluyeron los datos de 5 y 7 meses de colecta en cada sitio, y 21 trampas de semillas. Por lo que será necesario ampliar la colecta de semillas a por lo menos un año y encontrar más tiendas utilizadas como refugios de alimentación para poder conocer mejor la dieta de los murciélagos tienderos.

- La dieta de los murciélagos fue significativamente diferente entre los dos sitios de muestreo, lo que nos indica que la composición de los bosques es diferente, y por lo tanto que los murciélagos han aprendido a explotar de forma diferente los recursos.

- Los murciélagos tienderos depositan al menos 12.5 veces más semillas grandes debajo de las tiendas que en los controles. Por otro lado, nuestras estimaciones indican que los murciélagos dispersan al menos 21,000,000 de semillas al año distribuidas en las 7 áreas naturales protegidas. Esto demuestra la gran importancia que tienen los murciélagos tienderos en la dispersión de semillas, y por consecuencia, en el mantenimiento y regeneración de los bosques tropicales.

- Únicamente ocho de las 54 especies dispersadas por los murciélagos tienderos presentaron cuatro características asociadas al síndrome de quiropterochoria, mientras que el resto de los frutos presentó al menos una característica. Por lo tanto, no se puede asegurar que dichas especies presenten el síndrome de quiropterochoria. Sin embargo, faltó incluir otras variables que probablemente tienen un mayor peso en el momento de la elección del fruto por parte del murciélago (aroma, valor nutricional, presencia de metabolitos secundarios en la pulpa, etc). Sin embargo, en futuros trabajos

será importante tomarlos en consideración para poder hacer un análisis más integral de la selección de las características de los frutos por parte de los frugívoros en los bosques tropicales.

3.9. Literatura Citada

- Alberto, J.-V. & Hortal, J., 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8(31), pp.151–161.
- Bonaccorso, F.J., 1979. Foraging and reproductive ecology in Panamamian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Science*, 24(4), pp.259–408.
- Borhidi, A., 2006. *Rubiaceas de México* 1ra ed., Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Budowski, G., 1965. Distribution of tropical American rainforest species in the light of sucesional processes.pdf. *Turrialba*, 15(40-42).
- Cabrera-Rodriguez, L., 1995. Aceraceae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, p. 10.
- Castro, E. et al., 2013. La Selva Florula Digital. *Organization for Topical Studies (OTS)*. Available at: <http://sura.ots.ac.cr/local/florula4/index.php>.
- CONAFOR, 2012. *Inventario Nacional Forestal y de Suelos. México 2004-2009*, Mexico D.F.
- Correa, M., 2014. Data Sets. *Herbarium of the Smithsonian Tropical Research Institute*. Available at: <http://biogeodb.stri.si.edu/herbarium/>.
- Croat, T.B., 1974. A reconsideration of *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(2), pp.483–490.
- Croat, T.B., 1978. *Flora of Barro Colorado Island*, Standford, California: Standford University Press.
- Durán-Espinosa, C. & Hernández, F.L., 2010. Chrysobalanaceae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto de Ecología A.C., p. 39.
- Escobedo-Morales, L.A. et al., 2006. Distributional records for mammals from Chiapas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(2), pp.269–272.
- Figueiredo, R.A. de, 1993. Ingestion of *Ficus enormis* seeds by howler monkeys (*Alouatta fusca*) in Brazil : effects on seed germination. *Journal of Animal Ecology*, 9(4), pp.541–543.
- Fleming, T.H., Breitwisch, R. & Whitesides, G.H., 1987. Patterns of Tropical Vertebrate Frugivore Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, pp.91–109.
- Fleming, T.H., Heithaus, E.R. & Sawyer, W.B., 1977. An Experimental Analysis of the Food Location Behavior of Frugivorous Bats. *Ecology*, 58(3), pp.619–627.
- Fleming, T.H., Venable, D.L. & Herrera, L.G., 1993. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in fleshy-fruited plants. In A. Estrada & T. H. Fleming, eds. *Frugivores and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, pp. 107–120.
- Flora Mesoamericana, 2014. *Flora Mesoamericana. Missouri Botanical Garden*. Available at: <http://www.tropicos.org/Home.aspx>.
- Gautier-Hion, A. et al., 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65, pp.324–337.

- Gentry, A.H., 1974. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6(1), pp.64–68.
- Gerrit, D. et al., 2012. Rubiaceae a Verbenaceae. *Flora Mesoamericana*, p.552.
- Giannini, N.P. & Kalko, E.K. V, 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 2(105), pp.209–220.
- González Gutiérrez, M.A., 2000. *Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chajul, Chiapas: su relación con la geomorfología*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gutiérrez Baez, C., 1994. Icacinaceae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto de Ecología A.C., Universidad de California, p. 19.
- Heer, K., Albrecht, L. & Kalko, E.K. V, 2010. Effects of ingestion by neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler figs (*Ficus* sp., Moraceae). *Oecologia*, 163(2), pp.425–35. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20354732> [Accessed May 10, 2012].
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R., 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*, Princeton: Princeton University Press.
- Hodgkison, R. et al., 2013. Fruit bats and bat fruits: the evolution of fruit scent in relation to the foraging behaviour of bats in the New and Old World tropics D. Hare, ed. *Functional Ecology*, 27(4), pp.1075–1084. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.12101> [Accessed August 31, 2014].
- Howe, H.F. & Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, pp.201–228. Available at: <http://arjournals.annualreviews.org/doi/abs/10.1146%2Fannurev.es.13.110182.001221>.
- Huston, M. & Smith, T., 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist*, 130(2), pp.168–198.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), pp.501–528.
- Kalko, E.K. V & Schnitzler, H., 1998. The Roles of Echolocation and Olfaction in Two Neotropical Fruit-Eating Bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, Feeding on Piper. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(6), pp.397–409.
- Kalko, E.K.V. & Condon, M.A., 1998. Echolocation, Olfaction and Fruit Display: How Bats Find Fruit of Flagelliferous cucurbits. *Functional Ecology*, 12(3), pp.364–372.
- Kalko, E.K.V., Herre, E.A. & Handley, C.O., 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old world tropics. *Journal of Biogeography*, 23, pp.565–576.
- Kissling, W.D., Rahbek, C. & Böhning-Gaese, K., 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings: Biological sciences / The Royal Society*, 274(1611), pp.799–808. Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2093978&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 20, 2015].
- Korine, C., Kalko, E.K.V. & Herre, E.A., 2000. Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. *Oecologia*, 123, pp.560–568.
- Kunz, T.H. & Pierson, E.D., 1994. Bats of the World: An introduction. In R. M. Nowak, ed. *Walker's Bats of the World*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, p. 287.
- Link, A. & Di Fiore, A., 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology*, 22, pp.235–246. Available at:

- http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0266467405003081 [Accessed March 13, 2012].
- Lobova, T.A., Geiselman, C.K. & Mori, S.A., 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics* 1ra ed., Nueva York: New York Botanical Garden.
- Lomáscolo, S.B. et al., 2010. Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(33), pp.14668–14672.
- López, J.E. & Vaughan, C., 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica*, 6(1), pp.111–119.
- Ludwig, J.A. & Reynolds, J.F., 1998. *Statistical Ecology: A Primer in Methods and Computing* 1ra ed., Estados Unidos: John Wiley & Sons.
- Medellin, R.A., 1994. Mammal Diversity and Conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8(3), pp.780–799.
- Medellin, R.A., Arita, H.T. & Sánchez, O., 2008. *Identificación de los murciélagos de México* 2da Edición., Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellin, R.A., Equihua, M. & Amin, M.A., 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), pp.1666–1675. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x>.
- Melo, F.P. et al., 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. *Biotropica*, 41(6), pp.737–743.
- Moreno, C.E. & Halffter, G., 2001. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37, pp.149–158.
- Mori, S.A. & Heclau, E.F., 2002. Life form, habitat, and nutritional mode of flowering plants of central French Guiana. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 4, pp.331–345. Available at: <http://www.jstor.org/discover/10.2307/3088704?uid=2134&uid=2484366783&uid=3738664&uid=2&uid=2484366773&uid=70&uid=3&uid=60&purchase-type=article&accessType=none&sid=21104728138403&showMyJstorPss=false&seq=2&showAccess=false> [Accessed September 23, 2014].
- Muscarella, R. & Fleming, T.H., 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 82(4), pp.573–90. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17944618> [Accessed March 19, 2012].
- Narvae Flores, H. V., 1983. Juglandaceae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, p. 33.
- Nee, M., 1993. Cucurbitaceae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto de Ecología A.C., Universidad de California, p. 45.
- Nee, M., 1984. Ulmaceae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, p. 41.
- Newstrom, L.E. & G. E. Frankie, 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), pp.141–159.
- Parker, T., 2008. *Trees of Guatemala* 1ra ed., Austin, Texas: The Tree Press.
- Parolin, P., Waldhoff, D. & Piedade, M.T.F., 2010. Fruit and seed chemistry, biomass and dispersal. In W. J. Junk et al., eds. *Amazonian Floodplain Forests Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Nueva York: Springer-Verlag, p. 603.
- Pennington, T.D., 1990. Sapotaceae. *Flora Neotropica*, p.770.

- Pennington, T.D. & Sarukhán, J., 2005. *Árboles tropicales de México* 3ra ed., Mexico D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica.
- Pérez Cueto, E., 1995. Menispermaceae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto de Ecología A.C., Universidad de California, p. 46.
- Van der Pijl, L., 1972. *Principles of dispersal in higher plants* 2da ed., Berlin: Springer-Verlag.
- van der Pijl, L., 1969. *Principles of Dispersal in Higher Plants*, Berlin: Springer-Verlag.
- Quero, H.J., 1994. Palmae. In *Flora de Veracruz*. Xalapa: Instituto de Ecología A.C., Universidad de California, p. 118.
- Redford, K.H., 1992. The Empty Forest. *Bioscience*, 42(6), pp.412–422.
- Rieger, J.F. & Jakob, E.M., 1988. The Use of Olfaction in Food Location by Frugivorous Bats Source: *Biotropica*, 20(2), pp.161–164.
- Rodriguez Velazquez, J., Sinaca Colin, P. & Jamangapé García, G., 2009. *Frutos y semillas de árboles tropicales de México* 1ra ed. S. de M. A. y R. N. (SEMARNAT) & I. N. de E. (INE), eds., Mexico.
- Ronce, O., 2007. How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), pp.231–253. Available at: <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611> [Accessed May 27, 2014].
- Le Roux, B. & Rouanet, H., 2010. *Multiple Correspondence Analysis Series: Quantitative Applications in the Social Sciences* 1st ed., California, EUA: SAGE publications.
- Schmidt, V., Schaefer, H.M. & Winkler, H., 2004. Conspicuousness not colour as foraging cue in plant animal cue in plant-animal signalling. *Oikos*, 106(3), pp.551–557.
- Siebe, C. et al., 1995. *Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico*, Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.: Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils, ISSS-AISS-IBG (D. Simmorangkir, ed.) Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Silva, A.G. da, Gaona, O. & Medellín, R.A., 2008. Diet and Trophic Structure in a Community of Fruit-eating Bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89(1), pp.43–49.
- Simmons, N.B., 2005. Order Chiroptera. In D. E. Wilson & D. M. Reeder, eds. *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, pp. 312–529.
- Simon, R. et al., 2011. Floral acoustics: conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science*, 333(6042), pp.631–633.
- Snow, D.W., 1981. Tropical Frugivorous Birds and Their Food Plants: A World Survey. *Biotropica*, 13(1), pp.1–14.
- Soberón, J. & Llorente, J., 1993. The use of species for the prediction functions of species richness. *Conservation Biology*, 7(3), pp.480–488.
- Uhl, N.W., Dransfield, J. & Moore, H.E., 1987. *Genera Palmarum*, Lawrence, Kansas: Allen Press.
- Vargas-Contreras, J.A. et al., 2009. Vegetation complexity and bat-plant dispersal in Calakmul, Mexico. *Journal of Natural History*, 43(3-4), pp.219–243. Available at: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00222930802478651> [Accessed June 16, 2014].
- Velazquez Rodriguez, J. et al., 2012. Guía digital de semillas y frutos de plantas de selva húmeda de México. *Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales. CIEco-UNAM, campus Morelia*.

- Vidal López, R. & Coronel, M.M., 2005. El murciélago blanco (*Diclidurus albus*) en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 1(1), pp.75–76.
- Voss, R.S. & Emmons, L.H., 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: A preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (230), p.115.
- Wang, B.C. & Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), pp.379–386. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534702025417>.
- Wheelwright, N.T., 1985. Fruit-Size, Gape Width, and the Diets of Fruit-Eating Birds. *Ecology*, 66(3), pp.808–818.

Anexos Capítulo 2. Densidad de tiendas y características de la vegetación asociadas a las tiendas

Tabla 1. Densidad y número de palmas y láminas del género *Geonoma spp.* presentes en cada sendero de cada una de los sitios de estudio.

Sitio	Sendero	No. de palmas con tiendas	No. de tiendas	No. de palmas por sendero	Densidad de palmas por sendero (ha)	No. de láminas por sendero	Densidad de láminas por sendero (ha)
RBMA	El 7	41	51	829	463.01	7049	3937.02
	LC	0	0	89	69.14	743	577.22
	SR	4	10	7	3.08	72	31.68
	SP	10	12	41	51.70	399	503.19
	SPN	3	6	32	18.30	356	203.66
	ST	3	9	20	4.38	181	39.64
	SPL	4	5	92	31.15	930	314.93
	SM	35	67	386	83.55	3318	718.25
GARGANTA	GARGANTA	0	0	0	0	0	0
	DUENDE	0	0	7	4.66	46	30.63
MNY	TINA	0	0	0	0	0	0
	TZ	0	0	1	0.86	9	7.77
	MARI	0	0	0	0	0	0

Tabla 2. Densidad y número de palmas y láminas de la especie *Sabal mauritiformis* presentes en cada sendero de cada una de los sitios de estudio.

Sitio	Sendero	No. de palmas con tiendas	No. de tiendas	No. de palmas por sendero	Densidad de palmas por sendero (ha)	No. de láminas por sendero	Densidad de láminas por sendero (ha)
RBM A	El 7	0	0	0	0	0	0
	LC	0	0	0	0	0	0
	SR	0	0	0	0	0	0
	SP	0	0	0	0	0	0
	SPN	0	0	0	0	0	0
	ST	0	0	0	0	0	0
	SPL	0	0	0	0	0	0
	SM	1	1	14	3.03	127	27.49
MNY	GARGANTA	0	0	8	2.58	65	21.01
	DUENDE	3	7	37	24.64	184	122.55
	TINA	0	0	1	2.85	10	28.57
	TZ	0	0	12	10.36	84	72.58
	MARI	4	4	57	54.91	320	308.31

Tabla 3. Densidad y número de palmas y láminas de la especie *Cryosophila stauracantha* presentes en cada sendero de cada una de los sitios de estudio.

Sitio	Sendero	No. de palmas con tiendas	No. de tiendas	No. de palmas por sendero	Densidad de palmas por sendero (ha)	No. de láminas por sendero	Densidad de láminas por sendero (ha)
RBMA	El 7	0	0	0	0	0	0
	LC	3	5	32	24.86	293	227.62
	SR	0	0	0	0	0	0
	SP	0	0	0	0	0	0
	SPN	0	0	0	0	0	0
	ST	0	0	0	0	0	0
	SPL	0	0	0	0	0	0
	SM	0	0	24	5.19	197	42.64
MNY	GARGANTA	30	66	700	226.33	8865	2866.31
	DUENDE	2	2	537	357.67	6556	4366.64
	TINA	6	6	250	714.38	3430	9801.40
	TZ	3	3	309	266.99	3451	2981.91
	MARI	0	0	482	464.40	5414	5216.35

Tabla 4. Modelos candidatos para el Monumento Natural Yaxchilán (MNY) que comparan las variables estructurales de la vegetación asociadas a la presencia de tiendas. Los modelos están clasificados de acuerdo al Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños (AIC_c). Además, se presenta la diferencia entre los AIC_c (ΔAIC_c), el peso de Akaike (w_i), y la proporción entre los pesos (w_i/w_1). *ArBa*: Área basa; *CDo*: Cobertura de Dosel; *S5m*: Cobertura de Sotobosque a 5m; *S10m*: Cobertura de Sotobosque a 10m; *Alt*: Altura de las tiendas y controles; *DenA*: Densidad de árboles.

Posición	Modelos Candidatos	g.l.	logLik	AICc	ΔAIC	Pesos de Akaike (w_1)	(w_i/w_1)	ID
1	CDo+Alt+DenA	3	-130.66	268.1	0	0.15	1.00	28
2	Alt+DenA	2	-132.65	269.7	1.61	0.07	2.24	56
3	Alt	1	-133.86	269.8	1.79	0.06	2.43	5
4	CDo+S5m+Alt+DenA	4	-130.43	270.1	2.07	0.05	2.79	16
5	CDo+Alt	2	-132.90	270.2	2.12	0.05	2.90	49
6	ArBa+Cdo+Alt+DenA	4	-130.65	270.6	2.52	0.04	3.52	10
7	S5m+S10M+Alt+DenA	4	-130.84	270.9	2.88	0.04	3.52	19
8	DenA	1	-134.68	271.5	3.44	0.03	5.48	6
9	S5m+Alt	2	-133.59	271.5	3.48	0.03	5.69	52
10	S5m+Alt+DenA	3	-132.40	271.5	3.49	0.03	5.69	30
11	CDo+DenA	2	-133.63	271.6	3.57	0.03	5.92	50
12	S10M+Alt+DenA	3	-132.48	271.7	3.65	0.02	5.92	31
13	ArBa+Alt	2	-133.71	271.8	3.72	0.02	6.43	45
14	ArBa+Alt+DenA	3	-132.53	271.8	3.74	0.02	6.43	37
15	CDo+S5m+Alt	3	-132.59	271.9	3.87	0.02	7.05	40
16	S10M+Alt	2	-133.82	272	3.95	0.02	7.05	54
17	CDo	1	-135.00	272.1	4.07	0.02	7.05	2
18	ArBa+CDo+Alt	3	-132.84	272.4	4.36	0.02	8.71	24
19	CDo+S10M+Alt	3	-132.88	272.5	4.44	0.02	9.25	27
20	ArBa	1	-135.32	272.8	4.71	0.01	10.57	1
21	S5m+S10M+Alt	3	-133.02	272.8	4.73	0.01	10.57	29
22	CDo+S5m+S10M+DenA	4	-131.78	272.8	4.78	0.01	10.57	14
23	S5m	1	-135.39	272.9	4.84	0.01	11.38	3
24	S10M	1	-135.44	273	4.96	0.01	12.33	4
25	S5m+S10M+DenA	3	-133.15	273	4.98	0.01	12.33	38
26	CDo+S5m+S10M+Alt	4	-131.97	273.2	5.15	0.01	13.45	13

27	CDo+S10M+DenA	3	-133.25	273.2	5.18	0.01	13.45	39
28	ArBa+DenA	2	-134.47	273.3	5.26	0.01	13.45	46
29	ArBa+S5m+Alt	3	-133.31	273.4	5.31	0.01	14.80	33
30	S10M+DenA	2	-134.51	273.4	5.32	0.01	14.80	55
31	S5m+DenA	2	-134.51	273.4	5.33	0.01	14.80	53
32	ArBa+S5m+Alt+DenA	4	-132.17	273.6	5.55	0.01	14.80	20
33	S5m+S10M	2	-134.66	273.7	5.63	0.01	16.44	51
34	ArBa+CDo+DenA	3	-133.56	273.9	5.8	0.01	18.50	25
35	CDo+S5m+DenA	3	-133.56	273.9	5.81	0.01	18.50	41
36	CDo+S10M	2	-134.82	274	5.95	0.01	18.50	48
37	ArBa+CDo	2	-134.86	274.1	6.02	0.01	18.50	42
38	ArBa+S10M+Alt+DenA	4	-132.41	274.1	6.03	0.01	21.14	21
39	ArBa+S10M+Alt	3	-133.69	274.1	6.06	0.01	21.14	35
40	ArBa+CDo+S5m+Alt	4	-132.43	274.1	6.07	0.01	21.14	8
41	CDo+S5m	2	-134.89	274.1	6.09	0.01	21.14	47
42	ArBa+S5m	2	-135.07	274.5	6.44	0.01	21.14	43
43	CDo+S5m+S10M	3	-133.99	274.7	6.66	0.01	29.60	26
44	ArBa+S5m+S10M+Alt	4	-132.74	274.7	6.68	0.01	29.60	17
45	ArBa+S10M	2	-135.25	274.9	6.8	0.01	29.60	44
46	ArBa+CDo+S10M+Alt	4	-132.82	274.9	6.85	0.01	29.60	11
47	ArBa+S5m+S10M+DenA	4	-132.86	275	6.92	0.01	29.60	18
48	ArBa+S5m+DenA	3	-134.21	275.2	7.11	0.00	37.00	34
49	ArBa+S5m+S10M	3	-134.32	275.4	7.32	0.00	37.00	32
50	ArBa+S10M+DenA	3	-134.35	275.4	7.38	0.00	37.00	36
51	ArBa+CDo+S10M+DenA	4	-133.22	275.7	7.65	0.00	49.33	12
52	ArBa+CDo+S5m	3	-134.68	276.1	8.05	0.00	49.33	22
53	ArBa+CDo+S5m+DenA	4	-133.45	276.2	8.1	0.00	49.33	9
54	ArBa+CDo+S10M	3	-134.71	276.2	8.11	0.00	49.33	23
55	ArBa+CDo+S5m+S10M	4	-133.73	276.7	8.68	0.002	74.00	7

Tabla 5. Modelos candidatos para la Reserva de la Biosfera de Montes Azules que comparan las variables estructurales de la vegetación asociadas a la presencia de tiendas. Los modelos están clasificados de acuerdo al Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños (AIC_c). Además, se presenta la diferencia entre los AIC_c (ΔAIC_c), el peso de Akaike (w_i), y la proporción entre los pesos (w_i/w_1). *ArBa*: Área basa; *CDo*: Cobertura de Dosel; *S5m*: Cobertura de Sotobosque a 5m; *S10m*: Cobertura de Sotobosque a 10m; *Alt*: Altura de las tiendas y controles; *DenA*: Densidad de árboles.

Posición	Modelos Candidatos	g.l.	logLik	AIC_c	ΔAIC_c	Pesos de Akaike (w_i)	(w_i/w_1)	ID
1	CDo+S5m+S10m+DenA	4	-150.61	310.1	0	0.594	1	14
2	S10m+Alt+DenA	3	-153.17	312.9	2.76	0.149	3.99	31
3	ArBa+CDo+S5m+S10m	4	-152.72	314.3	4.23	0.071	8.37	7
4	CDo+S5m+S10m+Alt	4	-152.95	314.8	4.69	0.057	10.42	13
5	CDo+S5m+S10m	3	-154.23	315	4.87	0.052	11.42	26
6	ArBa+S10m+Alt+DenA	4	-153.17	315.2	5.12	0.046	12.91	21
7	S5m+S10m+DenA	3	-155.91	318.3	8.23	0.01	59.4	38
8	CDo+S10m+DenA	3	-156.44	319.4	9.3	0.006	99	39
9	ArBa+S5m+S10m+DenA	4	-155.77	320.4	10.33	0.003	198	18
10	ArBa+CDo+S10m+DenA	4	-156.13	321.2	11.05	0.002	297	12
11	S5m+S10m	2	-158.61	321.5	11.36	0.002	297	51
12	S5m+S10m+Alt	3	-157.47	321.5	11.37	0.002	297	29
13	ArBa+S5m+S10m+Alt	4	-156.83	322.6	12.45	0.001	594	17
14	S10m+DenA	2	-159.15	322.6	12.45	0.001	594	55
15	ArBa+S5m+S10m	3	-158.03	322.6	12.47	0.001	594	32
16	ArBa+CDo+S10m+Alt	4	-157.72	324.3	14.22	0	NA	11
17	ArBa+S10m+DenA	3	-159.09	324.7	14.6	0	NA	36
18	CDo+S10m+Alt	3	-159.11	324.8	14.65	0	NA	27
19	S10m+Alt	2	-160.77	325.8	15.69	0	NA	54
20	CDo+S10m	2	-160.89	326	15.93	0	NA	48
21	ArBa+CDo+S10m+	3	-159.87	326.3	16.16	0	NA	23
22	S10m	1	-162.21	326.5	16.39	0	NA	4
23	ArBa+S10m+Alt	3	-160.14	326.8	16.69	0	NA	35
24	ArBa+S10m	2	-161.7	327.7	17.54	0	NA	44
25	CDo+S5m+Alt+DenA	4	-176.45	361.8	51.68	0	NA	16
26	ArBa+CDo+Alt+DenA	4	-177.40	363.7	53.59	0	NA	10
27	CDo+Alt+DenA	3	-179.81	366.2	56.04	0	NA	28

28	ArBa+CDo+DenA	3	-180.86	368.3	58.14	0	NA	25
29	ArBa+CDo+S5m+DenA	4	-180.02	368.9	58.82	0	NA	9
30	CDo+S5m+DenA	3	-181.22	369	58.85	0	NA	41
31	CDo+DenA	2	-182.53	369.3	59.21	0	NA	50
32	ArBa+CDo+S5m+Alt	4	-182.55	374	63.89	0	NA	8
33	S5m+Alt+DenA	3	-183.74	374	63.91	0	NA	30
34	ArBa+CDo+Alt	3	-183.76	374	63.93	0	NA	24
35	ArBa+S5m+Alt+DenA	4	-183.31	375.5	65.41	0	NA	20
36	ArBa+CDo+	2	-186.60	377.5	67.35	0	NA	42
37	ArBa+CDo+S5m	3	-185.72	378	67.86	0	NA	22
38	CDo+S5m+Alt	3	-186.20	378.9	68.82	0	NA	40
39	S5m+DenA	2	-187.48	379.2	69.11	0	NA	53
40	ArBa+S5m+DenA	3	-187.03	380.6	70.48	0	NA	34
41	CDo+Alt	2	-188.24	380.7	70.63	0	NA	49
42	CDo+S5m	2	-188.43	381.1	71	0	NA	47
43	CDo	1	-190.04	382.2	72.07	0	NA	2
44	ArBa+S5m+Alt	3	-188.53	383.6	73.47	0	NA	33
45	S5m+Alt	2	-190.09	384.5	74.34	0	NA	52
46	ArBa+S5m	2	-190.17	384.6	74.5	0	NA	43
47	S5m	1	-191.52	385.1	75.02	0	NA	3
48	Alt+DenA	2	-191.35	387	76.86	0	NA	56
49	DenA	1	-192.47	387	76.92	0	NA	6
50	ArBa+Alt+DenA	3	-190.33	387.2	77.08	0	NA	37
51	ArBa+DenA	2	-191.56	387.4	77.28	0	NA	46
52	ArBa	1	-194.67	391.4	81.33	0	NA	1
53	ArBa+Alt	2	-193.99	392.3	82.14	0	NA	45
54	Alt	1	-196.04	394.2	84.05	0	NA	5

Anexos Capítulo 3. Dispersión de semillas por murciélagos tienderos

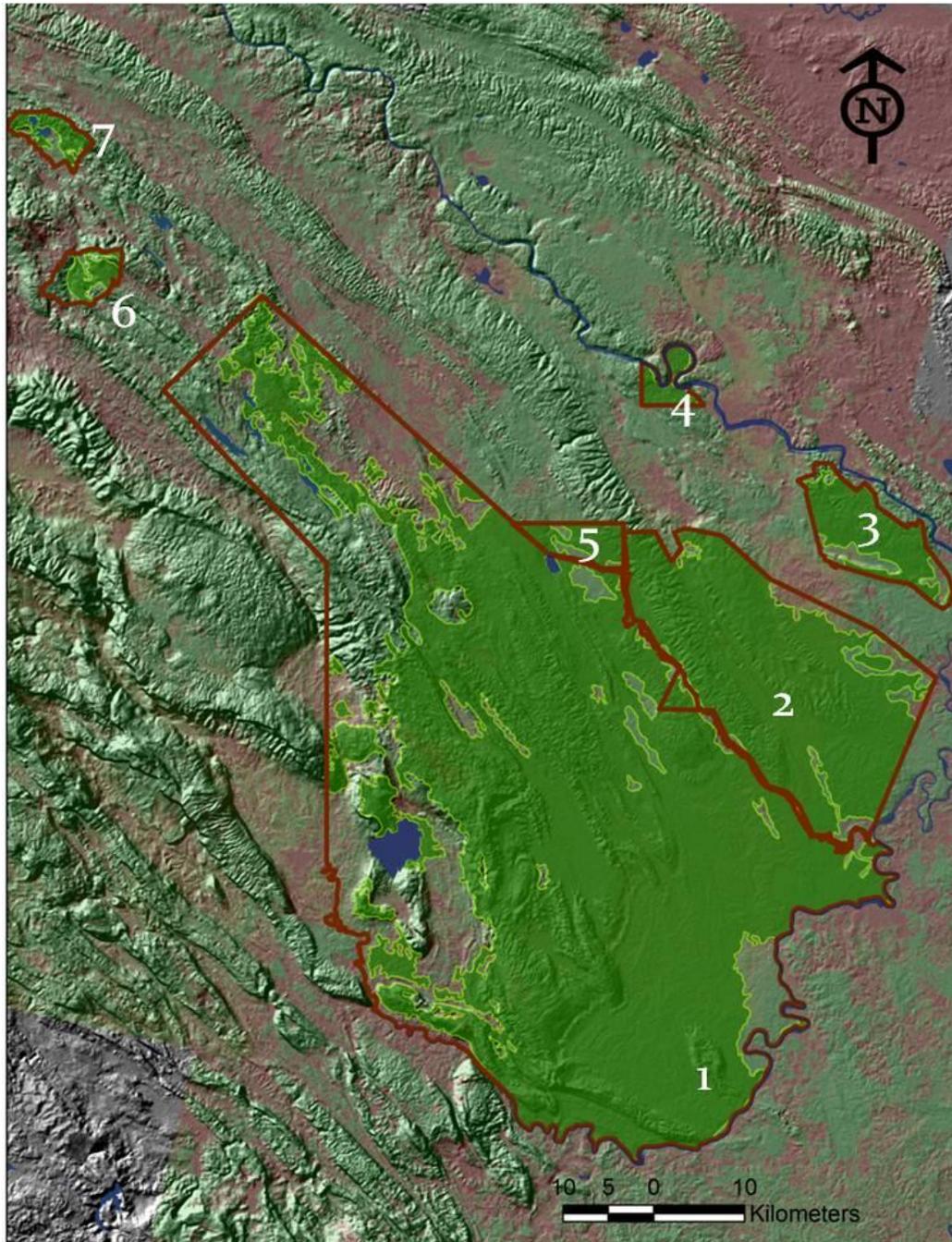


Figura 1. Mapa con los polígonos de las 7 ANPs (línea en rojo), con el área potencial con mayor probabilidad de encontrar tiendas (verde claro). 1. Reserva de la Biosfera Montes Azules; 2. Reserva de la Biosfera Lacantún; 3. Área de Protección de Flora y Fauna Chan-Kin; 4. Monumento Natural Yaxchilán; 5. Monumento Natural Bonampak; 6. Área de Protección de Flora y Fauna Metzabok; 7. Área de Protección de Flora y Fauna Naha

Tabla 4. Lista de especies de frutos consumidas por los murciélagos tienderos. Para cada especie se incluye: 1) Familia a la que pertenece la especie; 2) Número de semillas dispersadas, y entre paréntesis el número de tiendas donde se encontró la especie; 3) Localidad donde se encontró la especie; 4) Forma de vida de la especie: A= árbol; P= palma; TH= trepadora herbácea; TL= Trepadora leñosa; 5) Etapa de sucesión a la que pertenece la especie: Maduro; Sec= bosque secundario; Sec/Ma= bosques secundarios y maduros; 6) Tipo de infrutescencia: solitario; infrutescencia; 7) Posición del fruto con respecto a la vegetación: entre la vegetación; libre de la vegetación; 8) Color del fruto; 9) Parte del fruto consumida por el murciélago: Ex/Me= exocarpo y mesocarpo; Me= mesocarpo; En= endocarpo; Arilo; Mu= mucílago; 10) Ancho del fruto en mm; Largo del fruto.

<i>Especie</i>	Familia	Semillas	Localidad	Forma de Vida	Etapa de sucesión	Tipo de Infrutescencia	Posición	Color	Parte consumida	Largo	Ancho
<i>Mendoncia retusa</i>	Acanthaceae	1(1)	Chajul	TH	Se/Ma	Solitario	libre	purpura	Ex/Me	14.3	8.6
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	85 (9)	Ambas	A	Se/Ma	Infrutescencia	libre	amarillo	Ex/Me	20.6±1.2	14.5±1.3
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	779 (20)	Ambas	A	Se/Ma	Infrutescencia	libre	Verde	Ex/Me	30.4±3.6	14.8±0.84
<i>Syngonium sp</i>	Araceae	4 (3)	Chajul	TH	Maduro	Infrutescencia	libre	rojo	NA	13.6±1.3	9.3±0.85
<i>Quararibea funebris</i>	Bombacaceae	92 (11)	Ambas	Al	Maduro	Solitario	entre	café	Ex/Me	19.2±1.3	16.1±2.1
<i>Licania hypoleuca</i>	Chrysobalanaceae	9 (4)	Chajul	A	Maduro	Infrutescencia	libre	rojo	Ex/Me	17.6±2.1	9.8±1.6
<i>Cayaponia racemosa</i>	Cucurbitaceae	4 (1)	Yaxchilán	TH	Sec	infrutescencia	libre	naranja	P	10.6±0.6	6.8±0.6
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Guttiferae	88 (9)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	entre	verde	Ex/Me	16.7±1.5	14.3±1.4
<i>Oecopetalum spp.</i>	Icacinaceae	55 (3)	Chajul	A	Maduro	Infrutescencia	entre	café	Ex/Me	13.1±0.4	11.05±0.5
<i>Lauraceae sp</i>	Lauraceae	5 (1)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	entre	NA	P	13.1±0.07	8.6±0.6

<i>Licaria peckii</i>	Lauraceae	3 (2)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	entre	purpura	P	13.7±0.1	6.7±0.6
<i>Licaria sp</i>	Lauraceae	2(1)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	entre	NA	P	12.3	7.1
<i>Nectandra rubiflora</i>	Lauraceae	1(1)	Chajul	A	Maduro	Infrutescencia	entre	café	P	13.9	9
<i>Nectandra sp</i>	Lauraceae	2 (1)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	entre	NA	P	12.6±0.1	9.7±0.6
<i>Dialium guianense</i>	Leguminosae	6 (5)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	libre	café	En	10±0.6	8.5±0.5
<i>Ormosia macrocalyx</i>	Leguminosae	8 (2)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	libre	café	Arilo	14.5±0.5	13.4±6.5
<i>Ormosia sp</i>	Leguminosae	3 (2)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	libre	café	Arilo	13±0.2	10.7±0.1
<i>Abuta panamensis</i>	Menispermaceae	3 (3)	Chajul	TL	Maduro	Infrutescencia	libre	naranja	Ex/Me	23.8±1.0	12.5±1.3
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	85 (8)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	entre	naranja	Ex/Me	13.6±1.3	10.6±0.4
<i>Brosimum gentlei</i>	Moraceae	213 (9)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	entre	amarillo	Ex/Me	10.1±0.8	6.4±0.8
<i>Clarisia biflora</i>	Moraceae	3 (1)	Chajul	A	Maduro	Infrutescencia	entre	rojo	Ex/Me	15±0.5	9.9±0.5
<i>Acelorraphe wrightii</i>	Palmae	31(1)	Chajul	P	Maduro	Infrutescencia	libre	negro	Ex/Me	9.7±0.2	8.3±0.3
<i>Bactris major</i>	Palmae	3 (1)	Yaxchilán	P	Maduro	Infrutescencia	libre	purpura	Ex/Me	17.3±2.9	12.3±1.5
<i>Bactris mexicana</i>	Palmae	28 (7)	Ambas	P	Maduro	Infrutescencia	libre	rojo	Ex/Me	11.4±0.3	8.8±0.07
<i>Chamedorea elegans</i>	Palmae	3 (3)	Ambas	P	Maduro	Infrutescencia	libre	negro	Ex/Me	5.6	4.8

<i>Chamedorea ernesti-augustii</i>	Palmae	2 (1)	Chajul	P	Maduro	Infrutescencia	libre	negro	Ex/Me	12.3±0.3	7.8±0.3
<i>Chamedorea tepejilote</i>	Palmae	82 (7)	Ambas	P	Maduro	Infrutescencia	libre	negro	Ex/Me	10±0.5	5.8±0.6
<i>Cryosophila stauracantha</i>	Palmae	52 (3)	Ambas	P	Maduro	Infrutescencia	libre	blanco	Ex/Me	10.3±0.6	9.9±0.7
<i>Euterpe precatória</i>	Palmae	2 (2)	Yaxchilán	P	Se/Ma	Infrutescencia	libre	purpura	Ex/Me	9.2±1	8.4±0.6
<i>Reinhardtia sp</i>	Palmae	4 (2)	Yaxchilán	P	Maduro	Infrutescencia	libre	purpura	Ex/Me	11.1	8
<i>Sabal mauritiiformis</i>	Palmae	3 (1)	Chajul	P	Maduro	Infrutescencia	libre	amarillo	Ex/Me	10.12±0.6	7.4±0.4
<i>Guettarda combsii</i>	Rubiaceae	94 (9)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	libre	blanco	Ex/Me	10.3±0.8	9.1±0.6
<i>Guettarda macrosperma</i>	Rubiaceae	54 (4)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	libre	rojo	Ex/Me	13.4±1.2	11.6±1.4
<i>Guettarda sp</i>	Rubiaceae	1 (1)	Chajul	A	Maduro	Infrutescencia	libre	NA	Ex/Me	17	14.8
<i>Posoqueria latifolia</i>	Rubiaceae	7 (3)	Chajul	A	Maduro	Infrutescencia	libre	amarillo	En	10.4±1.8	6.7±2.7
<i>Casimiroa sp.</i>	Rutaceae	7 (3)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	libre	amarillo	Me	19.2±1.6	14.5±0.8
<i>Paullinia costata</i>	Sapindaceae	4 (2)	Yaxchilán	TL	Maduro	Infrutescencia	libre	rojo	Arilo	10.7±1.4	9.9±1.8
<i>Paullinia pinnata</i>	Sapindaceae	1 (1)	Chajul	TL	Se/Ma	Infrutescencia	libre	rojo	Arilo	10.4	8.7
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae	1 (1)	Chajul	A	Maduro	Infrutescencia	entre	amarillo	Mu	11.6	10.6
<i>Manilkara chicle</i>	Sapotaceae	42 (7)	Yaxchilán	A	Maduro	Solitario	entre	café	P	18.7±1.2	11±0.8

<i>Manilkara zapota</i>	Sapotaceae	2 (2)	Yaxchilán	A	Maduro	Solitario	entre	café	P	21	12.5
<i>Pouteria amygdalina</i>	Sapotaceae	21 (10)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	entre	verde	P	14.5±1.6	10.8±1.1
<i>Pouteria campechiana</i>	Sapotaceae	6 (2)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	entre	amarillo	P	21.7±1.7	15.1±0.3
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	28 (8)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	entre	amarillo	P	16.3±0.6	12.3±0.4
<i>Pouteria reticulata</i>	Sapotaceae	55 (8)	Ambas	A	Maduro	Infrutescencia	entre	rojo	P	15±0.8	9.4±0.7
<i>Sideroxylon foetidissimum</i>	Sapotaceae	43 (3)	Yaxchilán	A	Maduro	Solitario	entre	amarillo	P	12.1±0.7	9.6±0.7
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	Sapotaceae	3 (2)	Yaxchilán	A	Maduro	Solitario	entre	purpura	P	6.3±0.6	6±0.5
<i>Sideroxylon stevensonii</i>	Sapotaceae	5 (2)	Yaxchilán	A	Maduro	Solitario	entre	purpura	P	13.8±0.6	11.6±0.5
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	13 (5)	Chajul	A	Maduro	Solitario	entre	verde	Ex/Me	13±0.7	11.2±0.7
<i>Celtis iguanaea</i>	Ulmaceae	22 (6)	Ambas	TL	Maduro	Solitario	entre	naranja	Ex/Me	11.1±0.7	7.8±0.3
<i>Rinorea humellii</i>	Violaceae	7 (1)	Yaxchilán	A	Maduro	Infrutescencia	entre	verde	NA	6.5±0.3	6±0.3
<i>Sp. 1 (M34)</i>	NA	48 (2)	Yaxchilán	NA	NA	NA	NA	NA	NA	13±2	12.8±1.2
<i>Sp. 2 (M51)</i>	NA	2 (1)	Yaxchilán	NA	NA	NA	NA	NA	NA	9.8	5.5
<i>Sp. 7 (M85)</i>	NA	10 (1)	Yaxchilán	NA	NA	NA	NA	NA	NA	7.1±0.6	6.6±0.8



Figura 2. Fruto de *Mendoncia retusa* donde se observan las dos brácteas en la parte superior del fruto, y las cuales se asemejan a la hoja modificada de la *Macgravia*, la cual los murciélagos utilizan para localizar las flores. Foto tomada de Digital Flora of Texas. Texas Vascular Plant Image Library. Disponible en: <http://botany.csd.tamu.edu/FLORA/ftc/dft/imatxaca.htm>] Fecha de consulta: 25-03-2015

Figura 3. Murciélago nectarívoro acercándose a la Flor de *Macgravia evenia*. Tomada de: Science Orf at. Disponible en: <http://science.orf.at/stories/1685884/> Fecha de consulta: 25-03-2015

