



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**EVALUACIÓN DEL ENSAMBLE DE MURCIÉLAGOS  
INSECTÍVOROS AÉREOS EN PLANTACIONES DE  
PALMA DE ACEITE (*Elaeis guineensis*) EN LA SELVA  
LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**ABIGAIL MARTÍNEZ SERENA**



**DIRECTOR DE TESIS  
DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA  
2017**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.**



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  
Martínez  
Serena  
Abigail  
(55)5194-5565  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
308199316
  
2. Datos del tutor  
Doctor  
Rodrigo Antonio  
Medellín  
Legorreta
  
3. Datos del sinodal 1  
Doctora  
Livia  
León  
Paniagua
  
4. Datos del sinodal 2  
Doctor  
Ivar Joeri Joannes  
Vleut  
Van der Meer
  
5. Datos del sinodal 3  
Doctora  
Ana Cecilia  
Ibarra  
Macías
  
6. Datos del sinodal 4  
Maestro en Ciencias  
Marco Fabio  
Ortiz  
Ramírez

***A mis padres y abuela***

Por ser las personas que más admiro por su fortaleza y sabiduría

Los quiero mucho

## **Agradecimientos**

A mis hermanos Laura, Marisela y Salvador por su apoyo incondicional y cariño, siempre estaré agradecida por tenerlos conmigo. A Alejandra, Ian y Made. Los quiero muchísimo.

A mi asesor Rodrigo Medellín por su gran apoyo y consejos para la realización de este proyecto.

A mis sinodales un especial agradecimiento por sus grandes aportaciones.

A los integrantes del LECVT desde que llegue hasta esta última etapa: Pau, Andrea, Marisol, Ana, Roberto, Maripau, Ivar, Begoña, Antonio, Horacio, Marina, Nora, Ceci, Alma, Sergio, Rubén, Valeria, Daniel Zamora, Daniel Ramos.

A quienes hicieron de mi estancia y trabajo de campos posibles y divertidos: Don Chilo, Don Quique, Don Carlos, Don Maclovio, Daniel, Henry, Santa, Carolina y Marcelina.

A los dueños de las plantaciones de palma, que fueron pilar para lograr mi estudio al permitirme realizar las grabaciones en sus plantaciones. Don José Baldovino, Don Lino y Don Eutiquio.

A la Dra. Livia por guiarme con paciencia e increíbles consejos desde que comencé con esta trayectoria universitaria.

A Ana Ibarra por ser un apoyo incondicional, por continuar todo este camino conmigo e impulsarme a nuevos retos.

A Kirsten Jung por su gran apoyo desde el inicio, en este proyecto y por contagiarme de su gran entusiasmo siempre.

A Marco Tschapka por su ayuda en todo momento.

A Bernal por su apoyo y buenos consejos.

A Tania González por todo el apoyo, esas incansables risas y la emoción que transmites por la ciencia, y a Tonatiuh Ruiz porque sin él no habría terminado en corto tiempo (literal), por su apoyo y por escuchar mis chistes. A ambos por su apoyo en Ulm.

A Ivar Vleut por su gran apoyo y buenos comentarios.

A Roberto Trejo por ser confidente, amigo, hermano.

A Maripaula Valdés, compartiendo conmigo buenos y malos momentos.

A Luis Víquez por ser el profesor que me inicio en este maravilloso mundo de la bioacústica y su apoyo constante.

Especial agradecimiento a The Rufford Foundation y JRS Biodiversity Foundation por proveer los recursos económicos para el desarrollo del proyecto.

A Bioconciencia A.C., en especial a Laura Navarro por orientarme y apoyarme con material para divulgar a los niños de las comunidades sobre los murciélagos y mi trabajo.

A Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. especialmente a Javier de la Maza, Julia Carabias por ofrecerme todas las facilidades para mi trabajo de campo. A Valeria Towns por su apoyo logístico y su entusiasmo.

A Luis Arturo, Rafa y Emilio por apoyarme en el inicio de este proyecto y hacerlo muy divertido.

No puedo olvidar a los amigos de UNIVERSUM, un gran lugar donde aprendí y conocí gente especial. Daniel Barreto mil gracias por escucharme y aconsejarme, me ayudaste a reconocer muchas cosas y a impulsarme. A ustedes chicos: Aarón, Ale, Eva, Gio, Ikal, Susana y Paola, a todos ustedes les agradezco su apoyo y cariño, que dicha poder tenerlos a mi lado, los quiero muchísimo. Susana gracias por el apoyo moral durante el proceso de esta tesis y Gio mil gracias por el ánimo y sugerencias de música mientras trabajaba en esta tesis. Diana Xochiquetzal gracias por tus consejos en todo momento desde hace tantos años. Y todos mis amigos que estuvieron al pendiente Arturo, Ale Yañez, Adrián, Juanjo, Viri, mis amigas de la Prepa 9, y todas esas personas que conocí a lo largo de este camino, mil gracias.

## Índice

<b>Resumen</b> .....	<b>7</b>
<b>Índice de tablas</b> .....	<b>8</b>
<b>Índice de figuras</b> .....	<b>8</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>10</b>
<b>Antecedentes</b> .....	<b>14</b>
Deterioro de los bosques tropicales: impacto de la agricultura.....	14
La palma de aceite ( <i>Elaeis guineensis</i> ).....	15
Importancia de los murciélagos.....	17
Murciélagos insectívoros aéreos y la ecolocalización.....	19
Monitoreo acústico.....	23
Impacto de las perturbaciones del hábitat en los murciélagos insectívoros aéreos.....	24
<b>Objetivo General</b> .....	<b>29</b>
Objetivos Particulares.....	29
<b>Hipótesis</b> .....	<b>30</b>
<b>Métodos</b> .....	<b>31</b>
Zona de estudio.....	31
Sitios de grabación.....	33
Muestreo acústico.....	35
Análisis acústico.....	36
Análisis de datos.....	38
<b>Resultados</b> .....	<b>40</b>
Riqueza de especies y Equitatividad.....	43
Comparación de la estacionalidad.....	45
Abundancia relativa.....	46
Comparación de la estacionalidad.....	48
Composición del ensamble.....	51
Uso del hábitat del ensamble.....	53
Actividad de los murciélagos insectívoros aéreos.....	57
<b>Discusión</b> .....	<b>62</b>
<b>Conclusiones</b> .....	<b>78</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>79</b>
<b>Anexo 1</b> .....	<b>92</b>
<b>Anexo 2</b> .....	<b>93</b>
<b>Anexo 3</b> .....	<b>94</b>

## Resumen

La expansión de plantaciones de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) en regiones tropicales ha causado una gran pérdida del hábitat y de la biodiversidad. Los murciélagos pueden ser usados como indicador de la perturbación del hábitat, incluido el grupo de los murciélagos insectívoros aéreos, cuyas especies presentan respuestas diferentes a las perturbaciones del hábitat. El objetivo principal de este estudio fue evaluar el impacto de las plantaciones de palma sobre el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos. En este estudio se comparó la riqueza de especies y la equitatividad y los niveles de actividad de los murciélagos en tres tipos de hábitat en la Selva Lacandona: plantaciones de palma de aceite, claros de bosque y el interior del bosque. Se realizó un muestreo en la época de secas y otro en la época de lluvias de acuerdo a la estacionalidad de la región. Usando detectores de ultrasonidos de murciélagos se realizaron grabaciones simultáneas en tres sitios por hábitat. La clasificación taxonómica de los llamados de murciélagos se hizo con un programa de identificación asistida y revisiones manuales. En total se identificaron 11 especies y 7 sonotipos. Las plantaciones de palma tuvieron una riqueza de especies intermedia entre los tres tipos de hábitat tanto en época de secas como de lluvias. Los claros fueron el tipo de hábitat con mayor riqueza en ambas épocas. La equitatividad fue mayor en los claros, mientras que en la época de lluvias fue mayor que en las plantaciones en la época de secas. Tanto en época de secas como de lluvias el bosque tuvo una menor riqueza de especies y baja equitatividad. Las especies dependientes del bosque *Centronycteris centralis* y *Pteronotus gymnonotus* estuvieron presentes solo en bosque y claro. La especie *Pteronotus parnellii* fue la especie dominante en el bosque en ambas épocas, así como en los claros durante la época seca. En la época lluviosa los claros y las plantaciones de palma tuvieron la mayor dominancia de molósidos con llamadas de baja frecuencia (*Sonotipo 5*). Los análisis para comparar composición y uso del hábitat mostraron que los claros y plantaciones de palma de aceite se agruparon cerca de las especies y sonotipos que forrajean en espacios abiertos. La actividad se mantuvo similar en plantaciones de palma para ambas épocas, siendo mayor en el claro y en el bosque en la época seca. Algunas especies y sonotipos de Molósidos tuvieron una actividad similar entre épocas, a diferencia de la reducción en otras familias en la época de lluvias. Esto se debe a que sus llamados de frecuencias bajas se transmiten mejor en lluvias que las frecuencias altas. Los resultados de este estudio muestran que la conversión de áreas de bosque a cultivos de palma de aceite modifican los ensambles de murciélagos insectívoros aéreos, alterando su composición y los niveles de actividad de las especies. Esta perturbación puede generar la reducción de hábitat para especies dependientes del bosque, y ser una amenaza más para las especies que actualmente se encuentran en categoría de riesgo a nivel nacional.



## Índice de tablas

<b>Tabla 1.</b> Listado de las especies y sonotipos de murciélagos insectívoros aéreos grabados en la RBMA y el municipio de Marqués de Comillas en 2015.....	41
<b>Tabla 2.</b> Listado de posibles especies y/o géneros incluidos en los sonotipos de cada familia de murciélagos insectívoros aéreos en la RBMA y Marqués de Comillas en 2015. ....	42

## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> Curvas de acumulación de especies y sonotipos por noches de grabación en tres hábitats: bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de secas (A) y lluvias (B) en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Los símbolos aislados indican la estimación de especies y sonotipos basado en el estimador Michaelis-Menten Means. ....	44
<b>Figura 2.</b> Curvas de acumulación de especies y sonotipos por noches de grabación en tres categorías: bosque, claros y plantaciones de palma de aceite de ambas épocas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Símbolos rellenos corresponde a época de secas y símbolos sin relleno a época de lluvias. ....	45
<b>Figura 3.</b> Gráfica de rango-abundancia basado en el número de pases de los murciélagos insectívoros aéreos en bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de secas (A) y lluvias (B) en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Ver Tabla 1 para abreviaciones de especies y sonotipos. ....	47
<b>Figura 4.</b> Curvas de rango-abundancia de las especies y sonotipos en tres categorías: bosque, claros y plantaciones de palma de aceite de ambas épocas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Símbolos rellenos corresponde a época de secas y símbolos sin relleno a época de lluvias. ....	48
<b>Figura 5.</b> Gráficas de barras basada en la abundancia relativa (número de pases) de las especies y sonotipos de murciélagos insectívoros aéreos en bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de secas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). A la izquierda de la línea punteada se encuentran especies de espacio cerrado y a la derecha de espacio abierto de acuerdo a la literatura. ....	49
<b>Figura 6.</b> Gráficas de barras basada en la abundancia relativa (número de pases) de las especies y sonotipos de murciélagos insectívoros aéreos en bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el Municipio de Marqués de Comillas (2015). A la izquierda de la línea punteada se encuentran especies de espacio cerrado y a la derecha de espacio abierto de acuerdo a la literatura. ....	50
<b>Figura 7.</b> Ordenación de todos los sitios para cada categoría. La distancia se basó en la disimilitud de Bray-Curtis de la ocurrencia acumulada de los sonotipos y especies por todas las noches en época de (A) secas y (B) lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Los rombos representan	

a los sitios de bosque, a los claros y a las plantaciones de palma. Los símbolos de suma indican a las diferentes especies y sonotipos. ....	52
<b>Figura 8.</b> Dendrograma basado en la composición de especies de murciélagos insectívoros aéreos (conteo de ocurrencias) que muestra la similitud entre los diferentes sitios de muestreo para la época de (A) secas y (B) lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). El índice utilizado fue el de Jaccard que incluye a la disimilitud de Bray-Curtis. ....	53
<b>Figura 9.</b> Ordenación de todos los sitios para cada categoría. La distancia se basó en la disimilitud de Bray-Curtis de la actividad media acumulada de las especies y los sonotipos registrados por todas las noches en época de (A) secas y (B) lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el Municipio de Marqués de Comillas (2015). Los rombos representan a los sitios de bosque, a los claros y a las plantaciones de palma. Los símbolos de suma indican a las diferentes especies y sonotipos. ....	55
<b>Figura 10.</b> Dendrograma basado en la actividad media (media de número de archivos) de especies de murciélagos insectívoros aéreos que muestra la similitud entre los diferentes sitios de muestreo para la época de secas. El índice utilizado fue el de Jaccard que incluye a la disimilitud de Bray-Curtis. ....	56
<b>Figura 11.</b> Actividad total (número de pases) para cada hábitat por época en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). ....	57
<b>Figura 12.</b> Actividad total (número de archivos) por familia de murciélagos insectívoros aéreos en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). ....	59
<b>Figura 13.</b> Actividad total (número de pases) por especie por hábitat de murciélagos insectívoros aéreos en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Emballonuridae (Sb a Pk), Mormoopidae (S1 a Mm), Vespertilionidae (S2 A S7), Molossidae (S5 a Pc). ....	61

## Introducción

La constante degradación de los paisajes naturales por causas humanas conlleva una pérdida del hábitat y de su biodiversidad (Pimentel et al. 1992; Wright 2005; Peres et al. 2006). Entre las diferentes actividades antrópicas, dada su continua expansión e intensificación, la agricultura ha provocado la conversión de muchos hábitats naturales a zonas de cultivo (Wright 2005; Aratrakorn et al. 2006). Un cultivo que ha tenido gran expansión en décadas recientes es el de la palma de aceite o palma africana (*Elaeis guineensis*), que ha incentivado el reemplazo de zonas de bosque tropical cada vez mayores (Clay 2004; Fitzherbert et al. 2008; Danielsen et al. 2009). Tan solo en Malasia, uno de los mayores productores de aceite de palma, se han convertido 1,040 000 hectáreas de bosque tropical a plantación de palma de aceite en 15 años (1990-2005), siendo la principal causa de deforestación en el país (Wilcove & Pin Koh 2010). El incremento a nivel global del área de cultivo y la intensificación de la producción ha venido de la mano con la creciente demanda por el aceite de palma, debido a que es ingrediente de una gran variedad de productos, que van desde jabones a productos alimenticios, pero sobre todo al uso como biocombustible (Danielsen et al. 2009). Para cubrir la demanda, las zonas de cultivo se han expandido de los bosques tropicales de países del sudeste asiático (ej. Malasia e Indonesia) a países de América dentro de la zona tropical tales como Colombia, Costa Rica, Honduras y México. Estos ecosistemas son usados para el cultivo de *E. guineensis*, por las características ambientales que permiten el asentamiento de las plantaciones (Poku 2002; Clay 2004). Esto se ha dado a pesar de que los bosques tropicales son el ecosistema con mayor riqueza de especies en el mundo y mantienen más de la mitad de las especies descritas y posiblemente con un gran número de especies aun no descritas (Dirzo & Raven 2003).

El efecto de la conversión de bosque tropical a plantación de palma sobre la diversidad biológica ha sido poco documentado. Existen algunos estudios en Malasia, Indonesia, Tailandia, Ghana, Papúa Nueva Guinea, República Dominicana y Costa Rica que comparan la riqueza, abundancia y actividad de diferentes especies de invertebrados y vertebrados entre el bosque y las plantaciones de *E. guineensis* (Clay 2004; Savilaakso et al. 2014). En aves, mamíferos y algunas especies de invertebrados existe una reducción en la riqueza de especies y en su abundancia en plantaciones de palma de

aceite en comparación con las áreas naturales (Danielsen & Heegaard 1995; Aratrakorn et al. 2006; Fitzherbert et al. 2008; Danielsen et al. 2009; Foster et al. 2011)

Para evaluar el impacto negativo sobre los ecosistemas o su calidad por perturbaciones naturales o antrópicas, se utiliza la respuesta de diferentes especies a la modificación de la estructura de su hábitat. Por ejemplo, hay especies que pueden mostrar cambios en su abundancia, actividad o composición a nivel poblacional o de comunidad a lo largo del tiempo. Estas son llamadas especies indicadores (Shull en Mares & Schmidly 1999; Pocock & Jennings 2008; Mathur et al. 2011). En el caso de los mamíferos, un buen grupo indicador es el de los murciélagos, ya que tienen características como una gran diversidad trófica, amplia distribución y sensibilidad a los cambios en su hábitat (Jones et al. 2009; Medellín et al. 2000). Los murciélagos es un grupo con gran diversidad en el Neotrópico que desempeña roles importantes para los bosques tropicales (Medellín & Gaona 1999; Williams-Guillén et al. 2008; Karp & Daily 2014). Entre los servicios ecosistémicos que ofrecen los murciélagos están la polinización (Rocha et al. 2006; Kunz et al. 2011a), dispersión de semillas (Stoner & Henry 2011) y supresores de las poblaciones de insectos (Williams-Guillén & Perfecto 2011; Karp & Daily 2014). Es necesario destacar el beneficio que proveen los murciélagos insectívoros de mantener en equilibrio la herbivoría en los hábitats naturales (Kalka et al. 2008), así como evitar la proliferación de plagas en cultivos de importancia económica (Williams-Guillén et al. 2008), lo cual, es considerado como uno de los servicios ecosistémicos más valorados (Boyles et al. 2011).

La respuesta de murciélagos a diferentes grados de perturbación se ha estudiado principalmente en la familia Phyllostomidae debido a su gran diversidad, tanto en morfología como de dieta (Medellín et al. 2000; Giannini & Kalko 2005; Clarke et al. 2005; Meyer & Kalko 2008; Freudmann et al. 2015). En el caso de otras familias con dieta exclusivamente insectívora, en especial los insectívoros aéreos, el efecto de la perturbación ha sido poco documentado (Kalko & Schnitzler 2001). La existencia de pocos estudios sobre murciélagos insectívoros aéreos se debe en gran medida a la dificultad de su captura usando métodos tradicionales, ya que con su sofisticado sentido de la ecolocalización logran evadir con éxito las redes de niebla (Kalko & Schnitzler 2001; Berry et al. 2004; MacSwiney et al. 2008). Por lo tanto, es necesaria la implementación

de otros métodos de muestreo para documentar su presencia de forma efectiva. Uno de los métodos más empleados para la detección de los murciélagos insectívoros aéreos son las grabadoras ultrasónicas (Pech-Canche et al. 2011; Adams et al. 2012). Estos equipos son capaces de detectar y grabar los pulsos de sonido emitidos por los murciélagos en frecuencias mayores a 20 kHz (ultrasonidos), e incluso frecuencias más bajas (Fenton & Fullard 1981).

Un aspecto relevante es el uso diferencial del hábitat entre las especies de murciélagos insectívoros aéreos. Hay especies que su morfología y llamados de ecolocalización son adecuadas para espacios con más cobertura forestal, mientras que otras especies están más adaptadas a forrajear en espacios más abiertos (Duverge et al. 2000; Kalko et al. 2008b). La estructura y los recursos de un hábitat, así como la plasticidad de cada especie son factores importantes para el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos. En un bosque, incluso los claros (abertura de dosel de forma natural inmerso en la matriz del bosque) forman un sistema con estructura física diferente al interior del bosque, que genera otras condiciones de hábitat tanto temporales como espaciales (Crome & Richards 1988; Fukui et al. 2011; Sloan 2016) para los murciélagos insectívoros aéreos que facilitan el forrajeo, o el uso como rutas de paso o puntos de salida al espacio abierto sobre el dosel (Alpizar et al. 2012). Existen diferencias especie-específicas que permiten a los murciélagos insectívoros aéreos explotar o no hábitats con diferente grado de perturbación (Threlfall et al. 2012; Jung et al. 2014a; Gehrt & Chelsvig 2016).

Algunos estudios que utilizaron grabadoras de ultrasonidos han documentado la respuesta de este grupo de murciélagos en diferentes paisajes con modificación debidas a actividades humanas: urbanización (Avila-Flores & Fenton 2005; Jung & Kalko 2011; Threlfall et al. 2012; Arias-Aguilar et al. 2015; Rodríguez-Aguilar et al. 2016), fragmentación del hábitat (Estrada-Villegas et al. 2010), uso de suelo por agricultura: en sistemas agroforestales de cacao y plátano y monocultivos de plátano (Harvey & González-Villalobos 2007), plantaciones de hule y de aceite de palma (Danielsen & Heegaard 1995) y en sistemas agroforestales de café (Williams-Guillén & Perfecto 2011). En general, los estudios publicados indican que en los ambientes perturbados hay cambios en la composición de los ensambles de murciélagos insectívoros aéreos,

dominancia de algunas especies, reducción en la riqueza de especies, y una disminución en la actividad de los murciélagos insectívoros aéreos. Sin embargo, ciertas especies parecen persistir en áreas perturbadas, e incluso tomar ventaja de tales modificaciones (Avila-Flores & Fenton 2005; Jung & Kalko 2011). En el caso de las plantaciones de palma de aceite la homogeneidad del paisaje puede influir en una baja biodiversidad (Fitzherbert et al. 2008; Foster et al. 2011).

Por medio del presente trabajo hago una evaluación del efecto de la conversión del bosque primario a plantaciones de palma en el ensamble de los murciélagos insectívoros aéreos. Los murciélagos son un buen indicador de las perturbaciones en el hábitat, al usar al grupo con dieta insectívora aérea pretendo contribuir con el conocimiento del efecto del cultivo de palma de aceite en las cercanías a la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Chiapas.

## **Antecedentes**

### **Deterioro de los bosques tropicales: impacto de la agricultura**

Los bosques tropicales albergan alrededor del 70% de especies de animales y plantas del planeta (Donald 2004). En este hábitat existen interacciones ecológicas complejas que generan servicios ambientales valiosos a nivel local, regional y global (Cuarón 2000) que mejoran la calidad de vida del ser humano (Kunz et al. 2011b). Sin embargo, este ecosistema ha sido afectado por diferentes perturbaciones de origen humano. El incremento estimado en la pérdida forestal anual de los trópicos es de 2101 km<sup>2</sup>/año (Hansen et al. 2013). La deforestación, la fragmentación, la urbanización, la tala selectiva, la expansión de la agricultura y el aumento de zonas para ganadería son algunas de las constantes amenazas (Laurance & Peres 2006; Peres et al. 2006).

La agricultura es una actividad primaria que ha impactado en gran medida a los ecosistemas naturales, ocupando cerca de la mitad del suelo habitable del planeta. En las últimas décadas, la frontera agrícola se ha expandido a los últimos remanentes de bosque tropical (Clay 2004) para cubrir el incremento en la demanda alimenticia. Por lo tanto, las prácticas agrícolas se han vuelto cada vez menos sustentables, al punto de llegar a deteriorar totalmente estos ambientes naturales (Gibbs et al. 2010). Se estima que para el año 2050, 10<sup>9</sup> hectáreas de suelo será utilizado para cultivo en países en desarrollo, sobre todo en América Latina y en sub-Sahara de África Central (Tilman et al. 2001).

La agricultura basada en monocultivos tiene un severo impacto negativo sobre la biodiversidad y contaminación al ambiente (Emanuelli et al. 2009) debido a la destrucción de los recursos alimenticios y de refugio de muchas especies animales, así como al uso constante de fertilizantes químicos y plaguicidas (CSPI 2005; Emanuelli et al. 2009). Estos factores antrópicos obedecen a la necesidad de incrementar la producción de ciertos cultivos, cuyos productos tienen una alta demanda. Un claro ejemplo es la producción de aceites vegetales, que se ha incrementado desde inicios de los años sesenta, contando para el año 2000 con un área plantada de 222.32 millones de hectáreas a nivel global (Clay 2004). El aumento continuó en los siguientes años, llegando a las 299.05 millones de hectáreas para el año 2014 (FAO 2015).

Los bosques tropicales, a pesar de su importancia biológica, son ecosistemas impactados por esta expansión de zonas para diferentes cultivos, incluyendo los que producen aceites vegetales.

### **La palma de aceite (*Elaeis guineensis*)**

El aceite de palma africana (*Elaeis guineensis*) sustituyó al aceite proveniente de la soya por tener una productividad más alta por área. La expansión de este cultivo, originario del oeste de África, ha sido tal que esta palma pasó de ser cultivada para subsistencia o comercio local a ser un monocultivo ampliamente extendido en diversos países del mundo (Clay 2004; Carter et al. 2007). La producción mundial ha aumentado considerablemente las últimas dos décadas, en 1990 la producción mundial era de 11,4 millones de toneladas (Mt), diez años después la producción se duplicó y para el 2014 se registró una producción de 52,8 Mt, un aumento de 30 Mt en 14 años (FAO 2015).

En el año 2013 los principales países productores de esta palma fueron Indonesia (28.4 Mt), Malasia (19.2 Mt), Tailandia (1.97 Mt), Colombia (1.04 Mt) y Nigeria (0.96 Mt) (OILWORLD 2014). Actualmente, varios países del sudeste asiático mantienen la mayor producción del aceite de palma africana, sin embargo, en las últimas décadas ha habido gran participación por parte de Oceanía y el sur y centro del continente americano (Clay 2004; Savilaakso et al. 2014). Esto se debe a que estas zonas presentan características adecuadas para cultivar la palma de aceite tales como una precipitación anual por encima de los 1600 mm, más de 2000 horas de luz del sol al año y una temperatura media entre los 22 y 32 grados Celsius (Poku 2002; Persey & Anhar 2010; Sandoval 2011).

En América, de acuerdo con la FAO (2015), diez países son los mayores productores para el continente americano (Fedepalma 2013). El mayor productor es Colombia seguido por Ecuador. Hasta el momento México ocupa la novena posición de acuerdo a la FAO 2015. Este último es considerado entre los países con una producción entre 25,000 y 250,000 toneladas de aceite de palma (OILWORLD 2014).

La llegada de la palma de aceite a México se dio en el año 1948 en el estado de Chiapas (Emanuelli et al. 2009). En 1982 se dio un impulso con nuevas semillas provenientes de Costa Rica, Costa de Marfil e Indonesia. Para el año de 1996 el gobierno promovió el cultivo de la palma como una buena fuente de ingresos, creando un programa



que abarcaba a los estados de Chiapas, Campeche, Tabasco y Veracruz (Emanuelli et al. 2009). A inicios del siglo XX en México se incrementó la demanda del aceite de palma, pero no contaba con el área productiva para cubrirla. Adicionalmente, hubo una caída en el precio del producto. Una nueva estrategia fue implementada por el gobierno para un período de 10 años. La finalidad era promover nuevamente el cultivo de palma de aceite, principalmente en los estados de Chiapas y Campeche (Emanuelli et al. 2009). Para el año 2009, México produjo el 0.10% del aceite de palma a nivel mundial (Ocón 2013).

Chiapas es el principal productor de aceite de palma del país, con un incremento notable de superficie sembrada a partir del año 2000. En ese año este cultivo ocupaba 13,861 hectáreas en ese estado, cuando un año antes el total de hectáreas era de sólo 2,748 hectáreas sembradas (SAGARPA 2010). El impulso fue mayor para el año 2009 debido a un programa impulsado por el gobierno para la producción de bioenergéticos (Ocón 2013). En el 2012 se llegó a alcanzar una superficie sembrada de 50 mil hectáreas. En este estado, en 2014, se reportó un aproximado de 69,000 hectáreas con plantación de palma de aceite, lo que representa un 80% de la producción nacional, seguido por Veracruz con un 13%, y el resto por Campeche y Tabasco (SAGARPA 2010; Ávila et al. 2014). Por ello, en Chiapas se encuentran 4 de las 10 plantas de extracción de aceite de palma que hay en el país (Emanuelli et al. 2009). Este aumento en el cultivo de la palma de aceite en el estado de Chiapas se ha ampliado a áreas cercanas a Áreas Naturales Protegidas (ANP's). La Reserva de la Biosfera La Encrucijada y la Reserva de la Biosfera de Montes Azules son ejemplos de áreas protegidas que presentan cercanía con grandes terrenos con plantaciones de *E. guineensis* (Ávila et al. 2014).

Existen varias consecuencias negativas para las zonas en las que se cultiva la palma africana. Las áreas destinadas para el cultivo son aquellas que tienen bosques primarios o secundarios, por lo que se hace un desmonte total del área. Las plantaciones de *E. guineensis* aprovechan en exceso los nutrientes del suelo, generan su compactación y erosión, provocando su agotamiento (Clay 2004; Foster et al. 2011; Ávila et al. 2014). Además, se requieren fertilizantes, insecticidas y herbicidas que se filtran al suelo y a los mantos acuíferos de la zona (Clay 2004; Ávila et al. 2014). También existe una contaminación del aire ya que cada tonelada de aceite de palma producida emite 10 veces más dióxido de carbono que el petróleo, por la quema de las áreas de bosque para

limpiar y posteriormente plantar la palma (Clay 2004; Ocón 2013). Asimismo, se requieren grandes cantidades de agua para mantener los cultivos, y hay contaminación de ella por agroquímicos (Ávila et al. 2014). La afectación llega directamente a las especies silvestres que habitan en el bosque, al destruir estas áreas que usan como refugio, ruta de paso o zona de forrajeo, imposibilitando la supervivencia de estas especies. Las consecuencias al ambiente de la modificación del hábitat a monocultivos de palma de aceite afectan directamente a las especies que lo habitan. Promueve la pérdida de especies y con ello de los servicios ecosistémicos que nos proveen. (Ocón 2013).

### **Importancia de los murciélagos**

La conversión de los hábitats naturales a otro tipo de uso de suelo afecta de diferente forma a las especies. Ciertos grupos o especies responden a diferentes perturbaciones, lo que permite usarlos de indicadores de la calidad del hábitat. Un indicador o bioindicador puede ser una especie o un grupo de especies relacionadas (Pocock & Jennings 2008) que muestran cambios en su comportamiento o en sus tendencias poblacionales frente a perturbaciones en su hábitat. Algunos grupos o especies de mamíferos son usados como indicadores en ambientes terrestres y acuáticos porque presentan ciertas características (Ej. alto éxito reproductivo, estabilidad taxonómica), que permiten estudiar el impacto de diferentes tipos de perturbación. (Mathur et al. 2011; Wang et al. 2014). Además, los mamíferos tienen un rol vital en la diversidad, el mantenimiento de la estructura de los bosques tropicales y su regeneración mediante la dispersión de semillas (Medellin 1994; Cuarón 2000).

Los quirópteros o murciélagos (Orden: Chiroptera) han sido utilizados frecuentemente como un indicador de la calidad del hábitat, tanto por perturbaciones al hábitat como de los efectos del cambio climático (Landres et al. 1988; Medellín et al. 2000; Jones et al. 2009; Kasso & Balakrishnan 2013). Los murciélagos son buenos indicadores porque presentan características como: una alta diversidad trófica y ecológica, pueden ser muestreados a diferentes niveles (Ej. individuos, especies, comunidad), tienen una amplia distribución geográfica, proveen diferentes servicios ecosistémicos, son sensibles a las perturbaciones antrópicas y los efectos de ellas pueden ser notorios a corto y largo plazo. Por ejemplo, observar cambios rápidos en su tasa de reproducción (Medellín et al.

2000; Jones et al. 2009). Dentro de los murciélagos, el grupo con dieta insectívora puede reflejar cambios en su abundancia frente a perturbaciones humanas, como a la fragmentación del hábitat o la intensificación de la agricultura (Kasso & Balakrishnan 2013).

Otra característica que hace a los murciélagos buenos indicadores son los servicios ecosistémicos que proveen. Entre las funciones ecológicas de los murciélagos están la dispersión de semillas, polinización y control de plagas (Kalko et al. 2008a; Adams & Pedersen 2013). En el Nuevo Mundo la polinización y dispersión de semillas por murciélagos son realizadas por la familia Phyllostomidae, por la alta diversidad de plantas que tienen disponible dentro de su distribución en el Neotropico (Kunz et al. 2011a). Aunque existen algunas especies de murciélagos de otros gremios tróficos que pueden llegar a realizar polinización, como es el caso de *Antrozous pallidus* cuya dieta es insectívora, pero tiene hábitos de alimentación facultativos al néctar. La visita floral a los cactus *Pachycereus pringlei* por *A. pallidus* es principalmente para beber el néctar e hidratarse, y de todas las visitas registradas para los cactus el 10% corresponde a esta especie insectívora, mientras que el 90% al filostómido *Leptonycteris yerbabuena* (Frick et al. 2009). Se estima que los murciélagos son polinizadores de alrededor de 360 especies de plantas en el Nuevo Mundo (Fleming et al. 2009). En bosque tropical se ha reportado que los murciélagos pueden mover hasta 18 kilómetros el polen entre plantas de la especie *Ceiba pentandra* en bosques de Brasil (Dick et al. 2008). Los murciélagos son considerados buenos dispersores de semillas de los frutos que consumen, no sólo por su número de especies sino también por la cantidad de semillas dispersadas. El corto periodo de tránsito digestivo reduce la exposición de las semillas a los ácidos gástricos, permitiendo su viabilidad (Stoner & Henry 2011). Otra ventaja de la dispersión de semillas por murciélagos es la colonización a nuevos sitios, alejados del árbol parental, como a sitios de alimentación o refugios (Stoner & Henry 2011). Ambas características generan que las semillas tengan más probabilidad de germinar y crecer. Los murciélagos pueden llegar a dispersar las semillas a largas distancias, promoviendo la regeneración de zonas perturbadas, influyendo de manera relevante en los procesos iniciales de la sucesión ecológica (Galindo-González 1998; Medellín & Gaona 1999; Kunz et al. 2011b).

El control de las poblaciones de insectos coloca a los murciélagos entre los grupos con mayor importancia ecológica y económica (Boyles et al. 2011; Kasso & Balakrishnan 2013). Esto se debe al gran porcentaje de especies de murciélagos a nivel mundial (>60%) cuya dieta es obligada o facultativa a los insectos (Kunz et al. 2011b). Los murciélagos se alimentan de diferentes especies de insectos, algunas de ellas son plaga para diversos cultivos de importancia económica como cacao, orquídeas o algodón (Kunz et al. 1995, 2011a; Cleveland et al. 2006; Federico et al. 2008; Boyles et al. 2011; Kasso & Balakrishnan 2013). Los murciélagos insectívoros pueden alimentarse de gran cantidad de insectos por noche (Jones et al. 2009). Como ejemplo, 150 individuos de la especie *Eptesicus fuscus* (Familia: Vespertilionidae) puede alimentarse de aproximadamente 1.3 millones de insectos por año (Boyles et al. 2011). Otro ejemplo es la especie *Tadarida brasiliensis* (Familia: Vespertilionidae), que contribuye en prevenir el desarrollo de la plaga *Helicoverpa zea* que afecta a los cultivos transgénicos y no transgénicos de algodón en Texas, Estados Unidos. Un millón de murciélagos puede evitar el desarrollo de cinco millones de larvas por noche (Cleveland et al. 2006). Además, se predice que al conservar el hábitat para *T. brasiliensis* se reduce el daño al cultivo y baja el gasto en pesticidas debido a que disminuye el número de aplicaciones de este en ambos tipos de cultivo (Cleveland et al. 2006; Federico et al. 2008). *T. brasiliensis* también se alimenta de otras especies que son plaga para otros cultivos de importancia económica como: *Trichoplusia ni* (gusano de la col), *Heliothis virescens* (gusano del tabaco) o *Spodoptera frugiperda* (palomilla del maíz) (Cleveland et al. 2006).

### **Murciélagos insectívoros aéreos y la ecolocalización**

En México hay 138 especies de murciélagos (Ceballos & Joaquín 2012), de las cuales alrededor del 70% tienen dieta insectívora (Medellín 2003). Algunas especies se alimentan de insectos sobre superficies como hojas dirigiéndose directamente a la presa o se mantienen en vuelo sostenido poco antes de atraparla (Kalko & Handley 2001; Denzinger & Schnitzler 2013). Al grupo de los murciélagos que captura su alimento durante el vuelo se les conoce como murciélagos insectívoros aéreos, y conforman casi la mitad del total de especies de murciélagos Neotropicales (Williams-Guillén & Perfecto 2011). En México hay 79 murciélagos considerados insectívoros aéreos. Estos atrapan a

sus presas con el ala o la membrana entre las patas (uropatagio) para luego ser consumidos (Kalko & Schnitzler 2001; Kunz et al. 2011b). El forrajeo de los murciélagos insectívoros aéreos en modo activo permite capturar insectos en movimiento (Kalko & Schnitzler 2001), que vuelan cerca de la vegetación, en brechas, sobre el suelo o superficies de agua (Denzinger & Schnitzler 2013).

Una de las adaptaciones de algunos murciélagos, como los insectívoros aéreos, que les han permitido, entre otras cosas, navegar y forrajear en la oscuridad es la ecolocalización. La ecolocalización es un proceso que sirve a los murciélagos para percibir acústicamente el ambiente, e involucra la emisión de un sonido y la recepción de otro (eco) de los objetos (Jones 2005). Con la información que proporciona el sonido emitido y la recepción del eco, se puede conocer lo que hay en el ambiente, generando una gran ventaja a los murciélagos, por ejemplo, para cazar insectos (Griffin et al. 1960; Fenton 2003). De acuerdo a Denzinger y Schnitzler (2013), para el forrajeo mediante la ecolocalización se requiere 1) *detectar*, identificar si la señal recibida corresponde a la emitida; 2) *localizar*, determinar la distancia hacia el objeto y 3) *clasificar*, discriminar el objeto con mayor precisión. Un murciélago insectívoro cazando, puede saber la distancia a la que hay un objeto al medir el tiempo de retardo de la llegada del eco de la llamada emitida. Por ejemplo, si el eco regresa al murciélago con un retardo de la llamada emitida por él de 2 milisegundos corresponde a que se encuentra a una distancia de 34 centímetros. Los murciélagos también pueden obtener otro tipo de información a través de la ecolocalización, como el tamaño de las presas y su textura, así como reconocer elementos de la vegetación como ramas, troncos u hojas (Jones 2005; Denzinger & Schnitzler 2013).

La ecolocalización de los murciélagos consiste en emisiones de sonidos ultrasónicos, es decir, tienen frecuencias por arriba de los 20 kHz. La mayoría de estos sonidos son inaudibles para el oído humano, aunque puede haber componentes de las señales con bajas frecuencias, de aproximadamente 15 kHz, que son audibles por el humano en murciélagos de zonas tropicales y templadas (Fenton & Fullard 1981; Snell-Rood 2012). Las señales emitidas por los murciélagos se pueden dividir de acuerdo con su diseño en *banda estrecha* y *banda ancha*. La primera funciona para la *detección* y son llamadas de larga duración. Las señales de *banda ancha* tienen gran amplitud de frecuencias, son

cortas y funcionan para la *localización* (Kalko & Schnitzler 1993; Jones 2005). Estas señales pueden tener un componente de frecuencia modulada (FM), frecuencia constante (FC), casi constante (FQC) o una combinación de ellas (Jones 2005; Jung et al. 2014a). El combinar dos tipos de estos componentes en las llamadas tiene ventajas en la ecolocalización de algunas especies de murciélagos. Las llamadas FC-FM, en especial las largas, permiten detectar con mayor precisión el tipo de presa al identificar la tasa de aleteos de la presa (Roverud et al. 1991). El componente FQC por sí solo permite detectar e identificar a la presa y con el componente FM se precisa su localización. Además, las señales FQC-FM logran la detección e identificación de las presas a larga distancia cuando las llamadas son de banda estrecha, e incluso con llamadas largas se pueden detectar ecos de insectos con intensidad baja (Kalko & Schnitzler 1993). Adicionalmente algunas especies presentan modulaciones de tipo *hacia arriba (upward)* o *hacia abajo (downward)* en la estructura de sus llamadas, lo que puede proveer mejor información espacial (Guillén-Servent & Ibáñez 2007). Estas modulaciones pueden alternarse en una misma secuencia de emisiones de las especies del género *Molossops* y *Promops* (Familia Molossidae) (Jung et al. 2014a). También hay llamadas que presentan armónicos, estos son múltiplos de la frecuencia dominante o fundamental (Rivera-Parra 2011), que para algunas especies les provee de más detalles de los alrededores ya que ensancha la amplitud de banda de la llamada, y por ende, del eco recibido (Lazure & Fenton 2011; Adams 2013; Fenton 2013). La emisión de varias llamadas forma una secuencia que presenta una fase de búsqueda, una de aproximación y una terminal. La fase de búsqueda o inicial es cuando el murciélago busca posibles presas, una vez detectada comienza la fase de aproximación y finalmente la fase terminal o *feeding buzz* la cual ocurre justo antes de la captura de la presa (Kalko & Handley 2001). La fase de búsqueda se utiliza para realizar identificación taxonómica porque tiene características específicas que parecen más consistentes en estructura, tiempo y/o frecuencia (Hayes 1997; Murray et al. 2001). En comparación, la fase de aproximación y la terminal tienen modificación en la frecuencia y el tiempo entre llamadas, así como una alta repetición en la emisión de pulsos y la reducción de la duración de las llamadas (O'Farrel & Miller 1999; Murray et al. 2001).

El diseño de las llamadas de los murciélagos, incluyendo los componentes que presentan y la morfología de las especies permiten el uso de diferentes tipos de hábitats (Guillén-Servent & Ibáñez 2007; Kalko et al. 2008b). La morfología de las especies como la forma del ala permite cierto tipo de vuelo, por ejemplo, alas amplias se relaciona a un vuelo lento que permite alta maniobrabilidad para desplazarse y/o forrajear en el interior del bosque (Kalko & Handley 2001). Los murciélagos insectívoros aéreos en los trópicos presentan variaciones en su llamado respecto al tipo de hábitat en el que vuelan y a sus estrategias de forrajeo (Kalko & Schnitzler 1993; Jung & Kalko 2010). Estas variaciones les permiten a algunas especies de murciélagos hacer más eficiente la búsqueda de presas, e incluso, poder hacer uso de ciertos hábitats (Ej. bordes de vegetación, urbanización) que tengan características similares a los que suelen usar (Avila-Flores & Fenton 2005; Kalko et al. 2008a; Fenton 2013).

De acuerdo al uso que los murciélagos realizan de la aerosfera (espacio que va arriba y debajo del dosel, y entre parches de hábitat) se pueden considerar tres diferentes hábitats: abierto, de borde y cerrado (Kalko et al. 2008b; Kunz et al. 2008). Estos hábitats presentan características estructurales que limitan la eficiencia en la emisión de sonidos y recepción de ecos ultrasónicos por los murciélagos. Por ejemplo, en hábitats cerrados como en el interior del bosque, hay más obstáculos que discriminar, existiendo un enmascaramiento del eco de las llamadas que los murciélagos emiten. Las especies que forrajean en lugares más cerrados tienen llamadas de ecolocalización cortas, *banda ancha* y con un componente modulado (FM), así como muchos armónicos (Kalko et al. 2008a). En el caso de especies de murciélagos que forrajean en hábitats abiertos generalmente tienen llamadas largas, de frecuencia baja y *banda estrecha*, que permite una detección a larga distancia. Finalmente, especies que forrajean en hábitats de borde (cercanos a límites de vegetación como los bordes de un fragmento de bosque o de claros) tienen llamadas de alta frecuencia con dos componentes modulados (FM) para la localización de presas (Kalko et al. 2008b; Adams et al. 2009). Por ello, los murciélagos tienen adaptaciones en sus llamadas de ecolocalización y en su morfología, para usar diferentes hábitats o están restringidos al uso de alguno en el que su llamado sea óptimo (Kunz et al. 2008).

## **Monitoreo acústico**

Los murciélagos insectívoros aéreos presentan un sistema de ecolocalización especializado que les facilita detectar obstáculos en la ruta de vuelo, por lo que el uso de los métodos de muestreo tradicionales, como las redes de niebla, y en menor medida las trampas de arpa (Berry et al. 2004; Pech-Canche et al. 2011), no son métodos eficaces para la captura de este grupo porque las detectan fácilmente. Adicionalmente, muchas de estas especies vuelan sobre el dosel, lo que aumenta la dificultad de muestrearlas (Estrada-Villegas et al. 2010). El monitoreo acústico de murciélagos se basa en la grabación de las llamadas de ecolocalización utilizando detectores de sonidos ultrasónicos y es un método no invasivo para las especies (MacSwiney et al. 2008; Adams et al. 2012). Entre las ventajas de este monitoreo es que su costo es relativamente bajo, se puede muestrear una gran área y, en algunos casos puede servir para llegar a clasificaciones taxonómicas. Además, permite grabar y transformar las llamadas ultrasónicas en señales audibles al ser humano (Kunz & Brock 1975; Cortés-Calva 2013). Las desventajas son la identificación poco eficaz de grandes cantidades de datos y la baja detectabilidad de ciertas especies fuera del grupo de los insectívoros aéreos (Lisón 2011; Frick 2013). El monitoreo puede ser activo o pasivo dependiendo del objetivo de estudio y de la grabadora que se esté utilizando (Frick 2013). El método activo involucra a una persona con un detector que activa manualmente la grabación mientras recorre transectos o está en un mismo punto, asumiendo que la actividad de los murciélagos será la misma en todo el hábitat (O'Farrel & Miller 1999; Stahlschmidt & Brühl 2012). El observador activa el detector para iniciar la grabación en cada momento que se escuche un murciélago mediante el aparato o al observar murciélagos volar. Sin embargo, este método depende de la experiencia del observador y no toma en cuenta la variación temporal y espacial, debido a la imposibilidad de que el mismo observador pueda muestrear en diferentes transectos al mismo tiempo. En cambio, el monitoreo pasivo sí evalúa la variación espacio-temporal, ya que son estaciones fijas en un mismo sitio y con funcionamiento simultáneo (Stahlschmidt & Brühl 2012; Adams 2013). Para el modo pasivo de grabación no se requiere la asistencia humana en cada grabadora, ya que cada una se programa para que de forma automática a cierta hora se active y grabe las llamadas de los murciélagos, así como el apagado del equipo. El monitoreo pasivo es el



que se recomienda para un muestreo estandarizado debido a que se pueden tener diferentes estaciones de grabación de manera simultánea sin sesgar el muestreo por la experiencia de los observadores (Stahlschmidt & Brühl 2012). El uso del monitoreo acústico para estudiar a los murciélagos insectívoros aéreos permite obtener desde datos sobre el uso del hábitat, patrones de actividad, hasta tendencias poblacionales a lo largo del tiempo (Hayes 1997; Frick 2013; Cortés-Calva 2013).

Existen sistemas o métodos de detección que utilizan los detectores ultrasónicos: heterodino, división de frecuencia, expansión de tiempo y espectro completo. El primero solo permite hacer audible un intervalo de frecuencias en un tiempo determinado, y se debe especificar la frecuencia de detección (Molina & Martínez 2011; Cortés-Calva 2013). El sistema por división de frecuencias, como lo dice el nombre, divide la frecuencia de la llamada a cierto valor establecido para dar una representación en el espectro audible para el humano. Solo conserva el armónico fundamental (Cortés-Calva 2013). El sistema de expansión de tiempo es más preciso ya que permite obtener todas las características de la llamada y facilita la identificación (Molina & Martínez 2011; Williams-Guillén & Perfecto 2011).

### **Impacto de las perturbaciones del hábitat en los murciélagos insectívoros aéreos**

En muchos estudios los murciélagos insectívoros aéreos son sub-representados cuando los métodos de muestreo son basados en redes de niebla (Korine & Kalko 2000; Jung et al. 2014a). Se han estudiado los efectos de diferentes amenazas de origen antrópico en ensambles de murciélagos insectívoros aéreos en diferentes países Neotropicales. Algunos ejemplos de amenazas a los murciélagos insectívoros aéreos son: el crecimiento de las áreas urbanas, la intensificación de la agricultura y la pérdida de refugios (Jones et al. 2009).

En cuanto al efecto de la urbanización existen estudios que muestran efectos negativos para murciélagos insectívoros aéreos, observándose menor riqueza y alta abundancia de algunas especies (Avila-Flores & Fenton 2005). También existe un uso diferencial de los hábitats entre las especies que les permite tener diferente respuesta a las zonas urbanas (Avila-Flores & Fenton 2005; Threlfall et al. 2012). Las características morfológicas y la movilidad influyen en la respuesta de los murciélagos insectívoros

aéreos a la urbanización, ya que algunas especies pueden explotar zonas urbanas eficazmente y otras se restringen a áreas con cobertura vegetal (Jung & Kalko 2011). Las especies encontradas en zonas urbanas son principalmente las que usan espacios abiertos y presentan llamadas de baja frecuencia que beneficia la detección de presas en estos espacios, ya que pueden forrajear alrededor de la iluminación artificial en las calles (Threlfall et al. 2012). Las especies de la familia Molossidae son comúnmente registradas en áreas urbanas por su vuelo a grandes alturas y viajar largas distancias para forrajear. Las alas estrechas y largas les permiten volar rápidamente pero no tener alta maniobrabilidad, por lo cual espacios urbanos que son zonas abiertas no son una limitante por obstáculos (Avila-Flores & Fenton 2005; Jung & Kalko 2011).

Un estudio sobre el impacto de la fragmentación del hábitat en un sistema de islas, mostró que la composición de especies de murciélagos insectívoros aéreos de espacio cerrado (bosque) se altera más que la composición de especies de espacio abierto cuando aumenta la lejanía de la isla al continente (Estrada-Villegas et al. 2010). En cuanto a la equitatividad, esta es más alta en bordes de bosque que en el interior, debido a una mayor detección de especies de espacio abierto. Así, los pequeños parches de bosque son importantes también para los murciélagos insectívoros aéreos ya que se observaron altos niveles de riqueza y abundancia lo cual es vital para el mantenimiento de la diversidad de murciélagos del Neotrópico en ambientes fragmentados (Estrada-Villegas et al. 2010).

Respecto al cambio de uso de suelo a agrícola, existen estudios que muestran actividad alta (desplazamiento y forrajeo) de murciélagos insectívoros en la reforestación de una especie exótica de pino, sugiriendo que existe la capacidad de algunas especies de mantenerse en hábitats con cierta modificación antrópica (Rodríguez-San Pedro & Simonetti 2013). Otro estudio (Morris et al. 2010) muestra que los bordes de bosque con actividades de silvicultura son sitios óptimos de forrajeo, de manera similar a los claros de bosque para algunas especies de la familia Vespertilionidae (Ej. *Eptesicus fuscus*, *Lasiurus cinereus*). En cultivos agroforestales (combinación de sistemas tradicional y moderno del uso del suelo (FAO 2016) de café se observó que los murciélagos insectívoros aéreos adaptados a forrajear en bosque cerrado reducen su actividad total, mientras que la especie de espacios abiertos se incrementó en plantaciones con un

manejo intenso (Williams-Guillén & Perfecto 2011). En monocultivos de plátano en una reserva de Costa Rica, la riqueza de especies fue menor en comparación con la riqueza en el bosque (Harvey & González-Villalobos 2007).

En cuanto al cambio de uso de suelo a plantaciones de palma de aceite existen trabajos que evalúan específicamente el efecto de este cultivo en la biodiversidad. Se han hecho estudios utilizando grupos como artrópodos (Turner & Foster 2009; Ghazali et al. 2016), mariposas (Wilcove & Pin Koh 2010), aves (Aratrakorn et al. 2006), abejas (Liow et al. 2001) y murciélagos (Danielsen & Heegaard 1995; Freudmann 2013; Syafiq et al. 2016). En Malasia compararon entre bosque primario, bosque con explotación forestal y plantaciones de palma la abundancia, biomasa y composición de artrópodos. En las plantaciones de palma se registró la menor abundancia y biomasa de artrópodos en comparación con el bosque primario, así como un cambio en la composición puesto que hay ordenes que se afectan negativamente y otros que aumentan su abundancia en las plantaciones de palma (Turner & Foster 2009). La riqueza de especies de mariposas también se redujo hasta un 83% en plantaciones de palma de aceite en comparación con bosque primario (Wilcove & Pin Koh 2010). Liow et al. (2001) encontró al contrario de otros grupos, una mayor riqueza de especies de abejas en las plantaciones de palma, aunque con una reducción en su abundancia relativa en ese cultivo. En el caso de las aves mostraron una reducción de un 60% de la riqueza de especies en las plantaciones de palma de aceite (Aratrakorn et al. 2006).

Savilaakso et al. (2014) hicieron un meta-análisis con estudios de los efectos de las plantaciones de palma de aceite en diferentes grupos de invertebrados y vertebrados. Observaron cambios negativos en la riqueza de especies en las plantaciones, así como cambios en la composición de especies de los ensambles en comparación con el bosque. Además, se remarca que hay respuestas especie-específicas a esta conversión. En un meta-análisis se mostró que las plantaciones de palma presentaron menos especies dependientes de bosque, relacionado a la homogeneidad de las plantaciones (Fitzherbert et al. 2008; Danielsen et al. 2009). Otro estudio evaluó la respuesta de los mamíferos a las plantaciones de palma de aceite y demostró que, del total de mamíferos potenciales del área, más de la mitad no se registró en las plantaciones y solo el 10% pudo estar presente en ellas (Maddox et al. 2007).

En el estudio que realizaron Danielsen & Heegaard (1995) se evaluó la respuesta de diferentes grupos a la tala selectiva, plantaciones de palma de aceite y de hule en zonas de bosques tropicales en Sumatra e Indonesia. Entre los grupos bajo estudio estuvieron los murciélagos insectívoros y frugívoros del Viejo Mundo capturados mediante redes de niebla. Sus resultados mostraron una reducción en la riqueza de especies en las plantaciones a comparación del bosque tropical primario en Sumatra. El estudio realizado por Freudmann (2013) evaluó el impacto de las plantaciones de palma en el ensamble de murciélagos de la familia Phyllostomidae en Costa Rica y encontró que en las plantaciones de palma de aceite la riqueza de especies fue menor que en el borde e interior del bosque. Aunque hubo mayor abundancia relativa de algunas especies (*Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum*) en las plantaciones en comparación con el interior o los márgenes del bosque. También la actividad total disminuyó en las plantaciones. En el estudio realizado por Syafiq et al. (2016) revisó el efecto de monocultivos y policultivos de palma de aceite en murciélagos frugívoros en Malasia. La riqueza de especies y abundancia de este grupo fue mayor en policultivos que en monocultivos relacionado a una alta disponibilidad de recursos alimenticios por la heterogeneidad estructural que representa el policultivo. Otro estudio en Malasia con murciélagos frugívoros, nectarívoros e insectívoros en áreas agrícolas (incluidas plantaciones de palma de aceite) mostró que las especies de estos gremios usan raramente zonas agrícolas para alimentarse, ya que la vegetación no tiene los recursos óptimos para mantener la diversidad de murciélagos. Además, mencionó que a pesar de que las plantaciones no son hábitats adecuados para especies frugívoras e insectívoras, sí se observó una dominancia de una especie frugívora (*Cynopterus brachyotis*) (Fukuda et al. 2009).

Debido a la rápida expansión e intensificación de las plantaciones de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) en diferentes países de América Latina, entre ellos México, resulta necesario estudiar el efecto de este hábitat modificado. Los murciélagos son un buen grupo bioindicador que puede dar información sobre el efecto de las plantaciones de palma en este grupo. Tener información que indique como responden los murciélagos insectívoros aéreos a un hábitat modificado como lo son las plantaciones de palma puede ayudar a evaluar el impacto de esta alteración en la región.



## **Objetivo General**

Evaluar el impacto de la conversión de áreas naturales a plantaciones de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) en el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos en la Selva Lacandona, Chiapas.

## **Objetivos Particulares**

- Comparar la riqueza y equitatividad de los ensambles de murciélagos insectívoros aéreos entre plantaciones de palma de aceite, bosque primario y claros de bosque, en la Selva Lacandona para época seca y de lluvias.
- Comparar la similitud en composición (de especies y sonotipos) entre plantaciones de palma, bosque primario y claros de bosque en la Selva Lacandona para época de seca y de lluvias.
- Comparar los niveles de actividad de los ensambles de murciélagos insectívoros aéreos entre plantaciones de palma de aceite, bosque primario y claros de bosque, en la Selva Lacandona para época seca y de lluvias.

## **Hipótesis**

H1: La riqueza de especies de murciélagos insectívoros aéreos será mayor en los claros comparados con el bosque y con las plantaciones de palma de aceite.

H2: El ensamble de murciélagos insectívoros aéreos de las plantaciones de palma de aceite tendrá menor equitatividad que el ensamble del bosque o del claro.

H3: Habrá mayor similitud entre claros y plantaciones de palma de aceite que cualquiera de ellos con el bosque.

H4: Los niveles de actividad de murciélagos insectívoros aéreos serán mayores en los claros, seguidos por el bosque, y finalmente por las plantaciones de palma de aceite.

## Métodos

### Zona de estudio

La Selva Lacandona se localiza al este del estado de Chiapas. Esta región representa el 0.16% de la superficie de México, con una extensión de 1, 321, 496 hectáreas (Fernández-Montes de Oca et al. 2015). Es la región con la mayor diversidad de especies en México con 134 especies de mamíferos (Rivero & Medellín 2015). Pero también esta zona presenta problemas de deforestación generadas por crecimiento poblacional, el cambio en el uso del suelo (Ej. agricultura, ganadería) y la falta de seguridad en la tenencia de la tierra que fomenta el uso indebido de la selva (Fernández-Montes de Oca et al. 2015). Existen diferentes perturbaciones y patrones en el uso del suelo que han generado diversas modificaciones al ecosistema natural (Jong et al. 2000; Castillo 2009).

La Reserva de la Biosfera de Montes Azules (RBMA) es el Área Natural Protegida más grande en extensión dentro de la Selva Lacandona (331,200 ha), siendo una zona prioritaria para la conservación de la región (INE 2000; Rivero & Medellín 2015). La RBMA registra 114 especies de mamíferos, lo que representa el 24% de los mamíferos del país (Towns et al. 2015). Esta zona mantiene la más alta riqueza de mamíferos de México y se encuentra dentro del programa sobre el Hombre y la Biósfera (MAB-UNESCO) (Medellin 1994; INE 2000).

La RBMA tiene clima tropical húmedo con lluvias anuales que van de los 1500 a los 3500 mm, con precipitación entre los meses de junio a diciembre, mientras que los meses más secos generalmente son marzo y abril (de la Maza 2015). Presenta una temperatura media anual que va de los 24 a los 26 °C. La altitud varía de los 200 msnm en el Río Lacantún a los 1500 msnm en la parte norte de la Reserva (INE 2000, INEGI n.d.). La vegetación es principalmente selva alta perennifolia (INE 2000, 2007).

Al sur de la RBMA, el Río Lacantún delimita al municipio de Marqués de Comillas que cuenta con una extensión de 2,032 km<sup>2</sup> (Castillo 2009; Carabias et al. 2012) (Ver Anexo 1). El municipio tiene un clima tropical húmedo con una precipitación media anual de 2143 mm. La temperatura media anual va de los 22 a los 26 ° C (INE 2000; López-



Toledo & Martínez-Ramos 2011). La máxima altitud es de 200 msnm (INEGI n.d.). Esta zona ha tenido una pérdida forestal de 46 642 hectáreas desde la colonización a inicios de 1970, generando un incremento en el establecimiento de actividades agrícolas y ganaderas a una tasa de deforestación de 5.6% entre 2003 y 2007 (Vos 2002; Meli et al. 2015). En 1976 Marqués de Comillas estaba cubierto en su gran mayoría por bosque prístino, para la década de los 2000 se registró solo 21% del municipio con esta vegetación (Castillo 2009). Como resultado, el municipio presenta actualmente un mosaico de paisajes, desde parches de bosque maduro y bosque secundario hasta parcelas con diferente uso agropecuario (Castillo 2009). Parte de la conversión registrada en el municipio fue guiada a monocultivos de palma de aceite desde 1948, que han sido sembradas en zonas cercanas a la RBMA (Ávila et al. 2014).

## Sitios de grabación

Con la finalidad de comparar al ensamble de murciélagos insectívoros aéreos entre bosque, claro y plantaciones de palma, seleccioné 9 sitios distribuidos en 3 hábitats: bosque primario que representa al hábitat original, las plantaciones de palma que son el hábitat perturbado y los claros de bosque primario. Tomé en cuenta los claros ya que forman parte de la dinámica de los bosques, vitales para el establecimiento y crecimiento de especies vegetales (Sloan 2016). Además, en los claros existen diferencias en composición y uso del ensamble de los murciélagos insectívoros aéreos (Alpizar et al. 2012). Ubiqué los sitios de bosque y claro dentro de la RBMA, en las cercanías de la estación Tzendales, perteneciente a Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. El área está delimitada por el Rio Lacantún al norte y oeste, al sur por el Arroyo San Pedro y al este por el Rio Tzendales. Elegí tres plantaciones de palma ubicadas en el Municipio de Marqués de Comillas en los ejidos de Boca de Chajul, Playón de la Gloria y Galacia. Estas plantaciones tienen alrededor de 8 años y un rango de altura aproximada del suelo a la fronda de 4-6 metros. La extensión de la plantación del ejido Boca de Chajul es de 30 hectáreas, en Playón de la Gloria el cultivo abarca 40 hectáreas y en el ejido Galacia es de 15 hectáreas. (Ver Anexo 2).

Para registrar la presencia de murciélagos y sus niveles de actividad utilicé el monitoreo acústico. Durante el muestreo acústico, se realizan grabaciones de las llamadas de ecolocalización de los murciélagos mediante detectores de ultrasonidos. Utilicé equipos Song Meter SM3Bat (Wildlife Acoustics, Inc. 2014). El equipo consiste de una grabadora que permite registrar frecuencias ultrasónicas para grabación de modo pasivo y un micrófono. El detector puede alcanzar a grabar a una tasa de muestreo de 384 kHz (el doble de la máxima frecuencia que puede emitir un murciélago y que permite grabar toda su llamada). Las grabadoras funcionaron bajo la versión del firmware SYS1-2-7.SM3. El micrófono ultrasónico SM3-U1 está diseñado para obtener llamadas de ecolocalización en diferentes direcciones ya que es omnidireccional. La tecnología de este detector permite realizar grabaciones en *espectro completo* en tiempo real. Este método permite obtener llamadas de alta calidad y resolución porque conserva todas las frecuencias a lo largo de toda la llamada (Szewczak 2010). El obtener llamadas de

murciélagos en *espectro completo* ayuda a una mejor y más confiable caracterización de ellas (Adams 2013; Adams & Pedersen 2013).

Para los sitios de bosque y claros coloqué los detectores SM3Bat en el tronco de un árbol fijados con tensores elásticos. Para este estudio definí un claro natural como un área abierta a nivel de dosel, con una abertura mayor a los 10 metros de diámetro. Coloqué el detector en el borde de los claros debido a la dificultad de encontrar una estructura adecuada para colocar la grabadora. En el caso de los sitios de bosque elegí zonas cercanas (< 3 metros) al sendero que tuvieran un grado intermedio de impedimento espacial (pocos obstáculos para el micrófono a una distancia pequeña). El micrófono SM3-U1 lo fijé al tronco del mismo árbol que el detector a una altura promedio de 3 metros sobre el suelo; en un ángulo de 45 grados apuntando hacia el espacio abierto en los claros, y al área más adecuada en los sitios de bosque (evitando que ramas u hojas demasiado cercanas al micrófono bloquearan y atenuaran la recepción de las llamadas). Utilicé un diseño pareado entre sitios de claro y bosque para mejorar la eficiencia del muestreo (Hayes 1997). La separación entre los sitios de bosque y los claros fue de al menos 200 metros, mientras que la distancia bosque-bosque o claro-claro fue de al menos 800 metros. En el caso de las plantaciones de palma coloqué el detector en una palma justo por debajo de la fronda y con una altura mínima de 3 metros, que permitiera grabar tanto por debajo de la fronda como por arriba. Esta posibilidad de obtener grabaciones de diferentes direcciones es posible por la omnidireccionalidad del micrófono.

## **Muestreo acústico**

El muestreo lo realicé en el mes de abril y en el mes de noviembre del año 2015. El mes de abril registra una baja precipitación anual para la zona, mientras que en noviembre las lluvias disminuyen (de la Maza 2015). El periodo de muestreo fue por 9 noches en cada sitio, durante la fase de luna nueva para evitar algún efecto sobre la actividad de los murciélagos, esto para ambas épocas. En la época de secas en ninguna de las noches hubo precipitación, en la época de lluvias sí hubo precipitación en todas las noches. El periodo de grabación total por noche fue de 3 horas, comenzando media hora antes del atardecer de acuerdo con la hora oficial de la puesta del sol (18:00 en secas/17:30 en lluvias) y hasta dos horas y media después (21:00 en secas/ 20:30 lluvias), lo cual abarca el primer pico de actividad de los murciélagos insectívoros aéreos (Fenton 1998), que corresponde al pico de actividad de los insectos voladores (Rydell et al. 1996). El realizar las grabaciones de manera simultánea en los distintos sitios me permitió comparar la actividad de los murciélagos en los tres ecosistemas estudiados al mismo tiempo. La simultaneidad en la toma de datos genera independencia temporal, sin embargo, se debe tomar en cuenta que la distancia entre sitios puede no ser suficiente para evitar pseudo-replicación.

La grabación la realicé de manera automática con un nivel de disparo mínimo de 12 dB, esto es, la intensidad que debe tener una llamada de ecolocalización de un murciélago para iniciar la grabación y descartar el ruido de fondo. La configuración de estos y otros parámetros acústicos (Ver Anexo 3) fue estandarizada con otro proyecto de monitoreo acústico de murciélagos para diferentes ecosistemas de México, realizado en colaboración entre el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y la Universidad de Ulm, Alemania, excepto por el periodo total de grabación.

## **Análisis acústico**

Realicé el análisis de todas las grabaciones obtenidas por los detectores en los 9 sitios en todos los hábitats (bosque, claros y plantaciones de palma) en dos etapas. En la primera, realicé un análisis preliminar con ayuda de un programa de identificación asistida desarrollada en la Universidad de Ulm, Alemania (Ruiz en prep.). El programa consiste en una interfaz (*BatA*) que se encarga de filtrar, detectar y clasificar las secuencias de llamadas de murciélagos que se le ingresen. Así también, presenta un enfoque con un algoritmo de aprendizaje activo que permite ingresar nuevas secuencias de llamadas de murciélagos y extraer la información de las llamadas que contribuyan para una clasificación precisa. La información que se obtiene va desde datos de tiempo como de frecuencia: frecuencias iniciales, finales, máxima, duración de la llamada y entre llamadas, ancho de banda, entre otros (Ruiz en prep.). La identificación mediante el programa se realizó utilizando una biblioteca de llamadas de referencia obtenida mediante la colaboración entre el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y la Universidad de Ulm, Alemania, que cuenta con 384 grabaciones pertenecientes a 38 especies de murciélagos de diferentes zonas de la República Mexicana, Panamá y Costa Rica. Tales llamadas de referencia fueron la base de datos utilizada por el programa de identificación asistida. Al finalizar esta primera etapa se obtuvo una base de datos con las posibles identificaciones de las grabaciones, los valores de los parámetros usados para identificación y una probabilidad de confianza en la identificación.

La segunda etapa del análisis la realicé mediante el uso de Avisoft Saslab Pro, Version 5.2.09 (Raimund Specht, Avisoft Bioacustics, Berlin, Germany). Durante esta etapa, analicé solo llamadas en fase de búsqueda dentro de cada grabación. Para cada una de estas llamadas, generé espectrogramas con una ventana Hamming (512 FFT, 87.5% solapamiento, resolución 750 Hz). Para la identificación taxonómica de las llamadas utilicé los siguientes parámetros: frecuencia inicial, frecuencia final, frecuencia pico, duración de la llamada, intervalo de duración entre llamadas y amplitud de la llamada, que son los que proporcionan información más específica (Rydell et al. 2002; Jung et al. 2007; Teixeira & Jesus 2009; Rivera-Parra 2011; Jakobsen et al. 2013). Hice uso de la literatura previa de llamados de ecolocalización de las diferentes especies Neotrópicas

(Rydell et al. 2002; Jung et al. 2007, 2014b; Rivera-Parra 2011) para la identificación y/o corroboración de las identificaciones que realicé.

Cada llamada la clasifiqué al nivel taxonómico más fino posible con base en los parámetros mencionados anteriormente y a la literatura. En los casos que la identificación a nivel de especie no fue posible por lo similar en valores de frecuencia, diseño o duración de las llamadas, e incluso por no tener referencia previa para llegar a identificar más finamente, procedí a clasificar a nivel de sonotipo. Los sonotipos son asignaciones que presentan diferentes parámetros a los de llamadas identificables (Ochoa et. al. 2000). Estas agrupaciones generalmente incluyen especies del mismo género o familia, cuyos valores en los parámetros son similares, pero no se cuenta con la información suficiente para asignar una clasificación a nivel más específico.

Posterior a las dos etapas del análisis acústico obtuvé un listado con las grabaciones de cada sitio por cada hábitat y la identificación de cada una de ellas corroborada manualmente.

## Análisis de datos

Para calcular los parámetros de la estimación de la riqueza de especies, la uniformidad del ensamble y la exhaustividad del inventario de especies utilicé el listado de especies y sonotipos identificados de cada sitio y de cada hábitat. Para estimar la riqueza de especies utilicé como variable el conteo de ocurrencias. Esto se define como las ocurrencias acumuladas de cada especie por cada sitio por todas las noches del muestreo (Jung & Kalko 2011). Para evaluar la completitud del inventario (que tan completo es el muestreo) realicé una curva de acumulación de especies basada en la muestra aleatorizada a 1000 veces, para evitar el sesgo que factores externos puedan ocasionar los resultados de mi muestra (Gotelli & Colwell 2001; Gotelli & Entsminger 2006). Con el estimador no paramétrico Michaelis-Menten estimé la riqueza de especies. Seleccioné este estimador con base en el marco de estimadores desarrollado por Brose & Martínez (2004), que toma en cuenta la heterogeneidad del movimiento de animales con vagilidad. Un indicativo de un buen estimador es que al graficar los valores estimados de riqueza a través del periodo de muestreo su curva de acumulación de especies se acerque a la asíntota en menor tiempo de muestreo que la curva de especies observada. La curva del estimador Michaelis-Menten mostró tal comportamiento con los datos. Calculé la completitud del inventario dividiendo la riqueza de especies observada entre la riqueza de especies estimada X 100. Lo anterior lo realicé usando el software Estimate S Versión 9.1.0 (Colwell 2013). Además, medí la equitatividad utilizando el índice de Pielou (J'). Para observar si había diferencias significativas entre época de secas y de lluvias en las curvas de acumulación de cada hábitat, realicé la prueba U de Mann-Whitney.

El uso de conteo de ocurrencias me permitió realizar análisis más conservadores al no sobreestimar el número de individuos, ya que el número de pases no representa número de individuos (Williams-Guillén & Perfecto 2011; Jung & Kalko 2011). Una de las limitantes del monitoreo acústico es la determinación de la independencia y singularidad entre llamados de una misma especie en un mismo periodo de tiempo, sin embargo, si se pueden obtener indicios relativos de los niveles de actividad utilizando los pases (Adams 2013). Utilicé el número de pases como medida de niveles de actividad. Para este estudio definí el término *pase* como cada grabación efectiva con duración de 10 segundos, es decir, que contiene llamadas consecutivas de murciélagos. Esto con base

en la previa revisión de archivos efectivos (con llamadas de murciélagos) y en la mayoría de archivos con una sola especie. En el caso de archivos con más de una especie de murciélago, asigné otro pase para cada especie siempre que se tuviera una clara diferenciación entre ambas.

Obtuve curvas de rango-abundancia entre los ensambles de cada hábitat para observar el comportamiento de la distribución de abundancias relativas. Mi valor de abundancia relativa fue el número de pases y se estandarizo en todos los sitios. Se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para ver diferencias significativas entre los hábitats. Adicionalmente busqué diferencias entre pares de hábitats mediante pruebas U de Mann-Whitney. Estas pruebas las realicé con el programa IBM SPSS Statistics Versión 21 (IBM Corp 2012).

Para cuantificar la disimilitud de la composición de los ensambles entre los hábitats se usó el coeficiente de Bray-Curtis como base para el método de escalamiento multidimensional no métrico (en lo sucesivo: NMDS por sus siglas en inglés) (McCune and Grace, 2002). Realicé dos NMDS, uno con base en el número acumulado de ocurrencias para conocer la composición de especies y otro con la actividad media por todos los sitios y por especies para saber el uso del hábitat. Lo anterior lo hice para cada época. Para corroborar los resultados de la ordenación en dos dimensiones de las similitudes entre sitios utilicé la ocurrencia acumulada y la actividad media para realizar un análisis de similitud por el índice de Jaccard que incluye la disimilitud de Bray-Curtis. Con ello obtuve dendrogramas que muestran las distancias entre los sitios para cada época. Todos los análisis los realice utilizando el paquete estadístico vegan (Oksanen 2015) para R Versión 3.2.2 (R Core Team 2015). Para comparar los niveles de actividad del total de especies por cada hábitat entre épocas realicé pruebas t de Student. (IBM Corp 2012).



## Resultados

Por cada época, obtuve 9 noches de grabación simultánea en los tres tipos de hábitat, para un acumulado de 52 horas de grabación por todos los sitios por ambas temporadas. Registré un total de 8,835 pases de murciélagos y 1,040 ocurrencias acumuladas en el muestro total de época de secas y de lluvias. En el periodo de secas obtuve 5,359 pases de murciélagos (número de archivos) que corresponden a un conteo de 589 ocurrencias acumuladas. En la época de lluvia el total fue de 3,476 pases de murciélagos y un conteo de 451 ocurrencias acumuladas.

Identifiqué 11 especies y 7 sonotipos de murciélagos insectívoros aéreos pertenecientes a 4 familias (Tabla 1): Emballonuridae, Mormoopidae, Vespertilionidae y Molossidae. Las especies fueron *Saccopteryx bilineata*, *Saccopteryx leptura*, *Peropteryx macrotis*, *Peropteryx kappleri*, *Centronycteris centralis*, *Diclidurus albus*, *Pteronotus parnellii*, *Pteronotus gymnonotus*, *Mormoops megalophylla*, *Promops centralis* y *Eptesicus furinalis*. La mayoría de estas especies están dentro de la familia Emballonuridae o Mormoopidae, cuyas especies tienen llamadas específicas y distinguibles respecto a otras familias, incluso dentro de la misma familia (Rivera-Parra 2011). De estas especies 4 se encuentran listadas en la NOM-059 (SEMARNAT 2010) *S. leptura*, *P. kappleri* y *C. centralis* están dentro de la categoría de Protección especial (Pr) y *P. gymnonotus* en la categoría de Amenazada (A). El *Sonotipo 1* representa dos especies de la familia Mormoopidae que fueron difíciles de discriminar en el proceso de identificación: *Pteronotus davyi* y *Pteronotus personatus* (especies del género *Pteronotus* de tamaño pequeño en comparación con las otras especies del mismo género). El *Sonotipo 3*, sin determinar a nivel especie pertenece a la familia Emballonuridae. Los *Sonotipos 5 y 6* engloban a especies de la familia Molossidae cuyas llamadas de ecolocalización tienen una duración larga y banda estrecha. El *Sonotipo 5* pertenece a llamadas de baja frecuencia (aprox. <30 kHz) y el *Sonotipo 6* incluye especies de la misma familia, pero con llamadas de alta frecuencia (aprox. >30 kHz). Por último, se tienen 3 sonotipos que representan diferentes especies de la familia Vespertilionidae (*Sonotipo 2, 4, 7*), con llamadas de corta duración, banda ancha y de frecuencia modulada (Miller 2003) (Tabla 2).

**Tabla 1.** Listado de las especies y sonotipos de murciélagos insectívoros aéreos grabados en la RBMA y el municipio de Marqués de Comillas en 2015.

<b>Familia / Subfamilia</b>	<b>Especie/Sonotipo</b>	<b>Abreviación</b>	<b>Dieta</b>	<b>Hábitat de forrajeo</b>	<b>Modo de forrajeo</b>
<b>Emballonuridae</b>	<i>Saccopteryx bilineata</i>	<b>S.b.</b>	Insectívora	Espacio cerrado*	Aéreo
	<i>Saccopteryx leptura</i>	<b>S.l.</b>	Insectívora	Espacio cerrado	Aéreo
	<i>Peropteryx kappleri</i>	<b>P.k.</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
	<i>Peropteryx macrotis</i>	<b>P.m.</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
	<i>Centronycteris centralis</i>	<b>C.c.</b>	Insectívora	Espacio cerrado	Aéreo
	<i>Diclidurus albus</i>	<b>D.a.</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
	Sonotipo 3	<b>S3</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
<b>Mormoopidae</b>	<i>Pteronotus parnellii</i>	<b>P.p.</b>	Insectívora	Espacio cerrado	Aéreo
	<i>Pteronotus gymnotus</i>	<b>P.g.</b>	Insectívora	Espacio cerrado	Aéreo
	<i>Mormoops megalophylla</i>	<b>M.m.</b>	Insectívora	Espacio cerrado	Aéreo
	Sonotipo 1	<b>S1</b>	Insectívora	Espacio cerrado	Aéreo
<b>Vespertilionidae</b>	<i>Eptesicus furinalis</i>	<b>E.f.</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
	Sonotipo 2	<b>S2</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
	Sonotipo 4	<b>S4</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
	Sonotipo 7	<b>S7</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
<b>Molossidae</b>	<i>Promops centralis</i>	<b>P.m.</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo
	<b>Molossinae</b> <sup>1</sup>	Sonotipo 5	<b>S5</b>	Insectívora	Espacio abierto
	Sonotipo 6	<b>S6</b>	Insectívora	Espacio abierto	Aéreo

Basado en Ávila-Torresgató et al. 2012; Estrada-Villegas et al. 2010; Jung & Kalko 2011; Kalko et al. 2008; Williams-Guillén & Perfecto 2011.

\*En espacio cerrado se consideran también especies de borde. <sup>1</sup>Clasificación de acuerdo a Rivero & Medellín 2015.

**Tabla 2.** Listado de posibles especies y/o géneros incluidos en los sonotipos de cada familia de murciélagos insectívoros aéreos en la RBMA y Marqués de Comillas en 2015.

<b>Familia</b>	<b>Sonotipo</b>	<b>Posible especie y/o género*</b>	<b>Observaciones</b>
Emballonuridae	S3	<i>Balantiopteryx sp.</i>	
Mormoopidae	S1	<i>Pteronotus personatus</i> <i>Pteronotus davyi</i>	
Molossidae	S5	<i>Eumops auripendulus</i>	Molósidos con frecuencias bajas
		<i>Eumops underwoodi</i>	<30 kHz
		<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	
	S6	<i>Molossus molossus</i> <i>Molossus sinaloae</i>	Molósidos con frecuencias altas >30 kHz
Vespertilionidae	S2	<i>Myotis keaysi</i> <i>Myotis elegans</i>	
		S4	<i>Myotis nigricans</i> <i>Myotis albescens</i>
	S7	<i>Lasiurus blossevilli</i> <i>Lasiurus ega</i>	

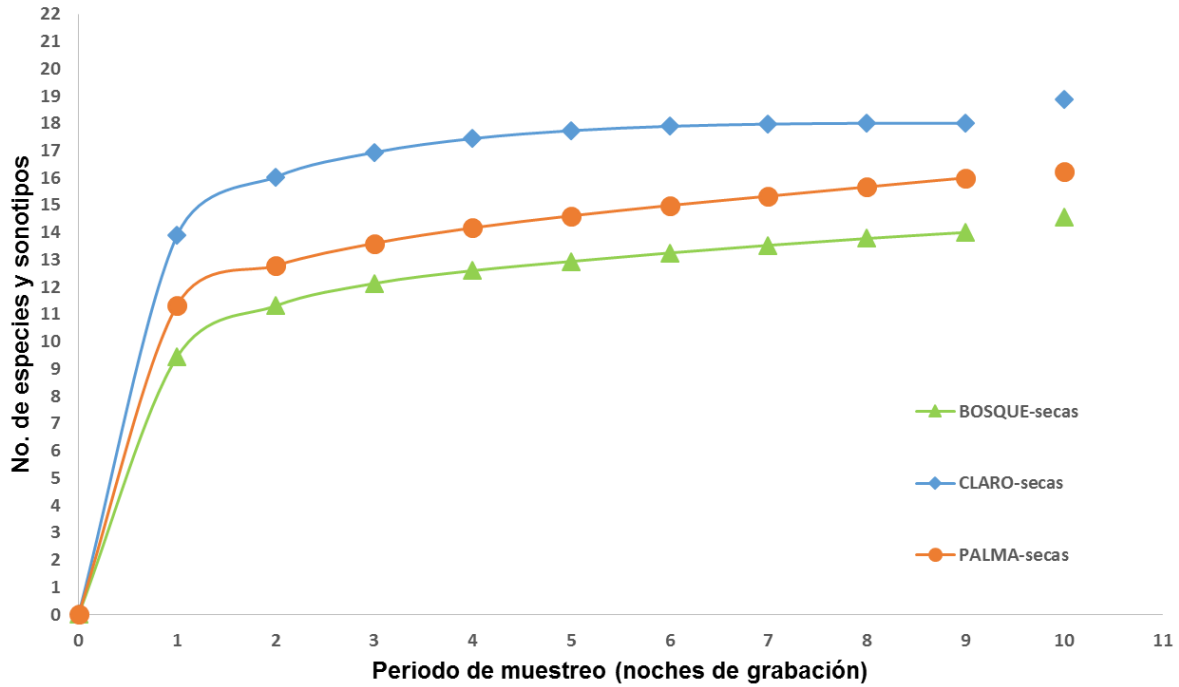
\*Las asignaciones fueron realizadas revisando la frecuencia pico de las llamadas con literatura previa y distribución geográfica (O'Farrel & Miller 1999; Rydell et al. 2002; Braun et al. 2009; Reid 2009; Szewczak 2009a, 2009b).

## Riqueza de Especies y Equitatividad

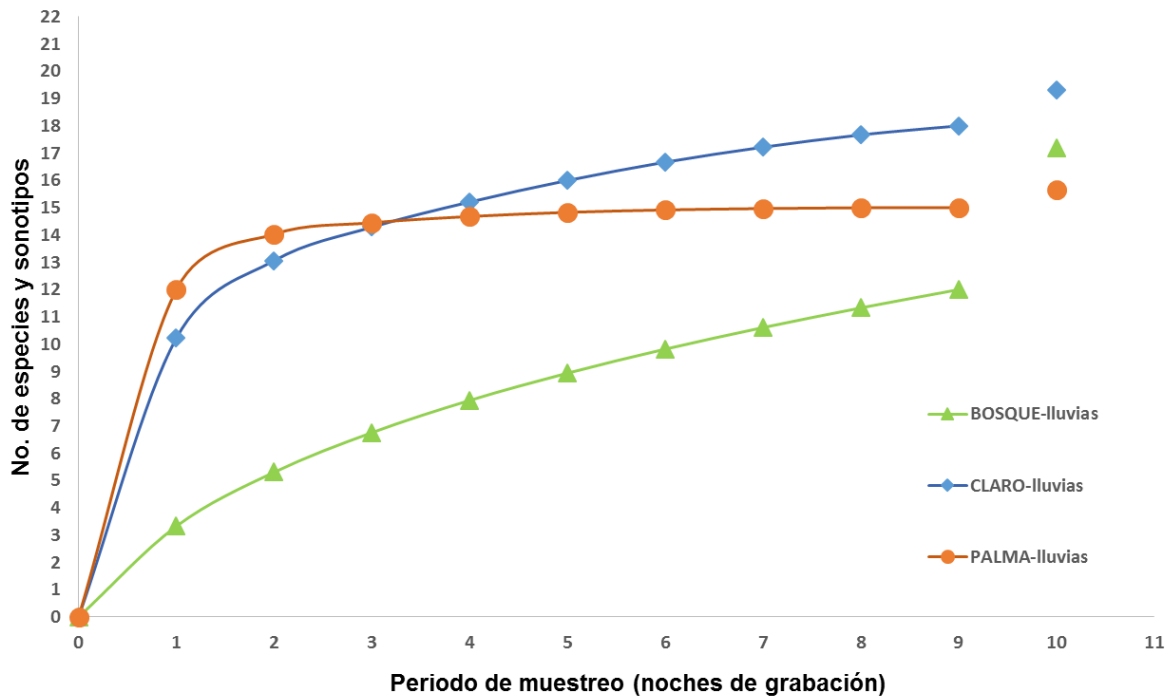
En la época de secas la riqueza observada en los sitios de bosque fue de 10 especies y 4 sonotipos, en las plantaciones de palma hubo 9 especies y 7 sonotipos, y en los claros 11 especies y 7 sonotipos. Las curvas de acumulación mostraron un crecimiento más rápido en los claros que en los otros dos tipos de hábitat, logrando acercarse más a la asíntota a partir de la sexta noche (Fig. 1A). La completitud del inventario para cada hábitat fue mayor al 95%. El índice de equitatividad mostró el valor más alto en los claros (0.70), seguido por las plantaciones de palma de aceite (0.68) y siendo menor en el bosque (0.63).

Para la época de lluvias la riqueza observada en los sitios de bosque fue de 9 especies y 3 sonotipos, en las plantaciones de palma hubo 8 especies y 7 sonotipos, y los claros tuvieron la mayor riqueza con 11 especies y 7 sonotipos. Las curvas de acumulación de especies mostraron que en las plantaciones de palma la curva se acerca más a la asíntota desde la segunda noche, a comparación del bosque cuya curva sigue creciendo en la novena noche. En los claros, al igual que en las plantaciones de palma, la curva de acumulación de especies tiene un crecimiento inicial rápido, sin embargo, no se observó claramente que se acerque a la asíntota (Fig. 1B). La completitud del inventario fue mayor al 90% para los claros y las plantaciones de palma, mientras que en el bosque se obtuvo un valor menor al 70%. El índice de equitatividad mostró el valor más alto para las plantaciones de palma (0.86), seguido por los claros (0.77) y los bosques (0.53).

A



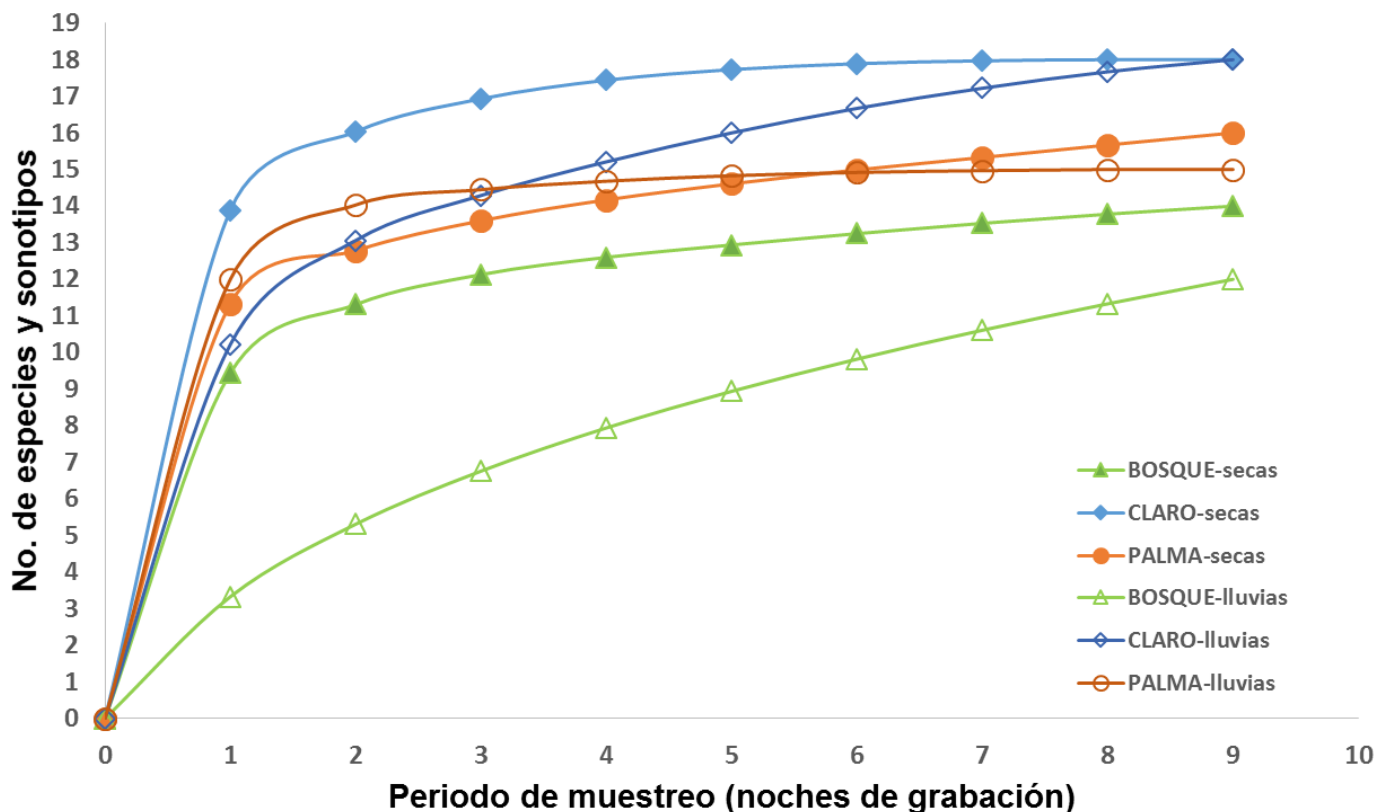
B



**Figura 1.** Curvas de acumulación de especies y sonotipos por noches de grabación en tres hábitats: bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de secas (A) y lluvias (B) en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Los símbolos aislados indican la estimación de especies y sonotipos basado en el estimador Michaelis-Menten Means.

## Comparación de la Estacionalidad

En la época de secas se observó que la curva de los tres hábitats se acerca a la asíntota a partir de la sexta noche, sin embargo, para la época lluviosa la asíntota se alcanza rápidamente en las plantaciones de palma. En el claro en época lluviosa se alcanzó el mayor número de especies en la última noche de muestreo. En el bosque de acuerdo al estimador hay aún especies por agregarse, por ello la línea es ascendente aún en la novena noche. Para conocer si hubo diferencias significativas entre pares de hábitats similares en diferente temporada hice una evaluación mediante la prueba U de Mann-Whitney. Solo se encontró mayor variación esperada por el azar entre la época de secas y de lluvias en el bosque ( $z=-3.046$ ,  $p=0.002$ ) (Fig. 2).



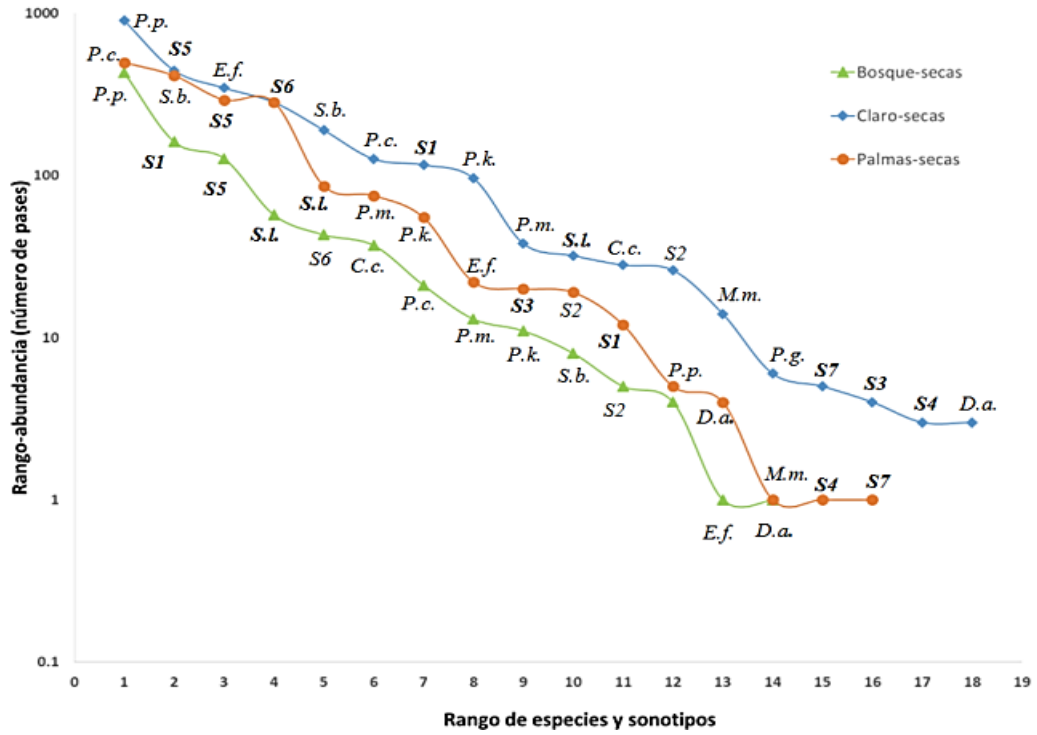
**Figura 2.** Curvas de acumulación de especies y sonotipos por noches de grabación en tres categorías: bosque, claros y plantaciones de palma de aceite de ambas épocas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Símbolos rellenos corresponde a época de secas y símbolos sin relleno a época de lluvias.

## Abundancia Relativa

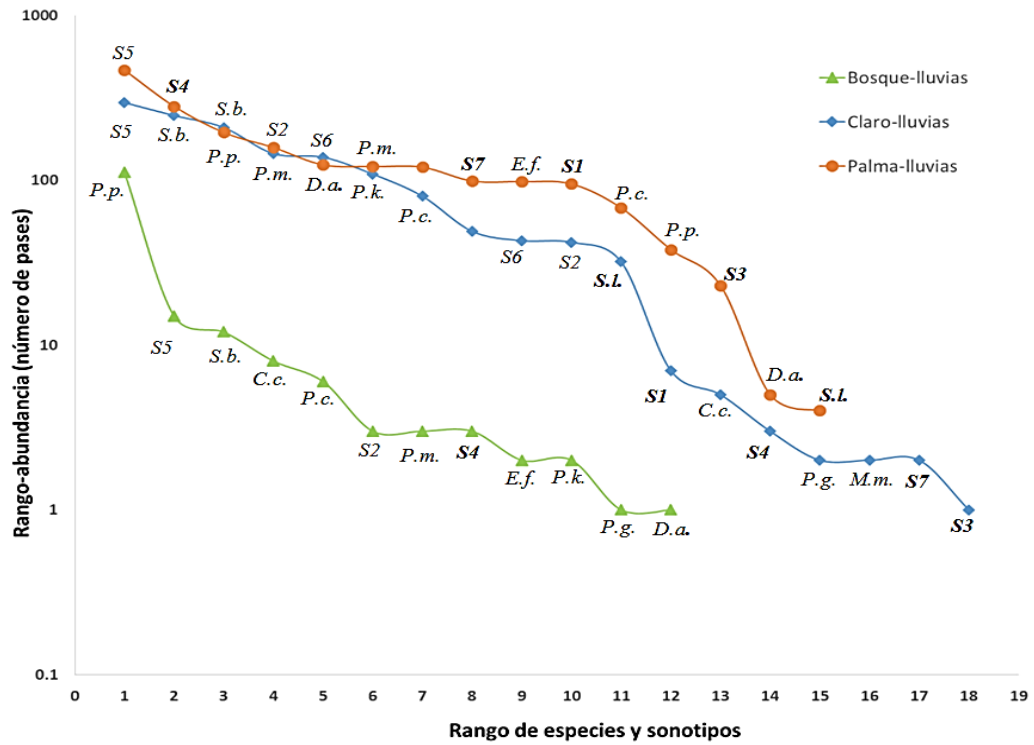
Utilizando el número de pases, las curvas de rango-abundancia para cada tipo de hábitat mostraron semejanza en las distribuciones en la época de secas. Algunas especies dominan los tres tipos de hábitat. En el claro y el bosque la especie dominante fue *Pteronotus parnellii*, mientras que en las plantaciones de palma fue *Promops centralis*. El sonotipo y las especies de la familia Mormoopidae estuvieron ausentes o con baja abundancia relativa en las plantaciones, al contrario de los sonotipos y la especie de la familia Molosidae cuya abundancia relativa fue similar o mayor en las plantaciones de palma a comparación de los otros tipos de hábitat (Fig. 3A y 5). Mediante la prueba de Kruskal-Wallis se encontraron diferencias significativas en la abundancia relativa entre los 3 tipos de hábitats ( $X^2= 9.13$ ,  $p=0.01$ ). A través de una prueba U de Mann-Whitney se mostró que hubo una variación de la abundancia relativa mayor que la esperada por el azar entre el claro y los bosques ( $z= -2.0227$ ,  $p=0.04$ ).

En la época de lluvias las curvas de rango-abundancia mostraron una distribución similar entre los claros y las plantaciones de palma de aceite, el *Sonotipo 5* es el que domina en ambos hábitats. En los sitios de bosque domina la especie *Pteronotus parnellii*. La curva de abundancia para el bosque muestra que hay algunas especies más abundantes que otras. Para las plantaciones de palma, el *Sonotipo 4*, representa especies de la familia Vespertilionidae, llega a ser dominante en esta época. En las plantaciones de palma la abundancia relativa se observa repartida entre las diferentes especies y sonotipos de manera equitativa principalmente por Molósidos y Vespertilionidos. (Fig. 3B y 6). Mediante la prueba de Kruskal-Wallis se encontraron diferencias significativas en la abundancia relativa entre los diferentes hábitats ( $X^2= 36.48$ ,  $p=<0.00$ ). La variación en la abundancia relativa fue mayor a la esperada por el azar entre el claro y el bosque mediante una prueba U de Mann-Whitney ( $z= -3.011$ ,  $p=0.003$ ).

A



B

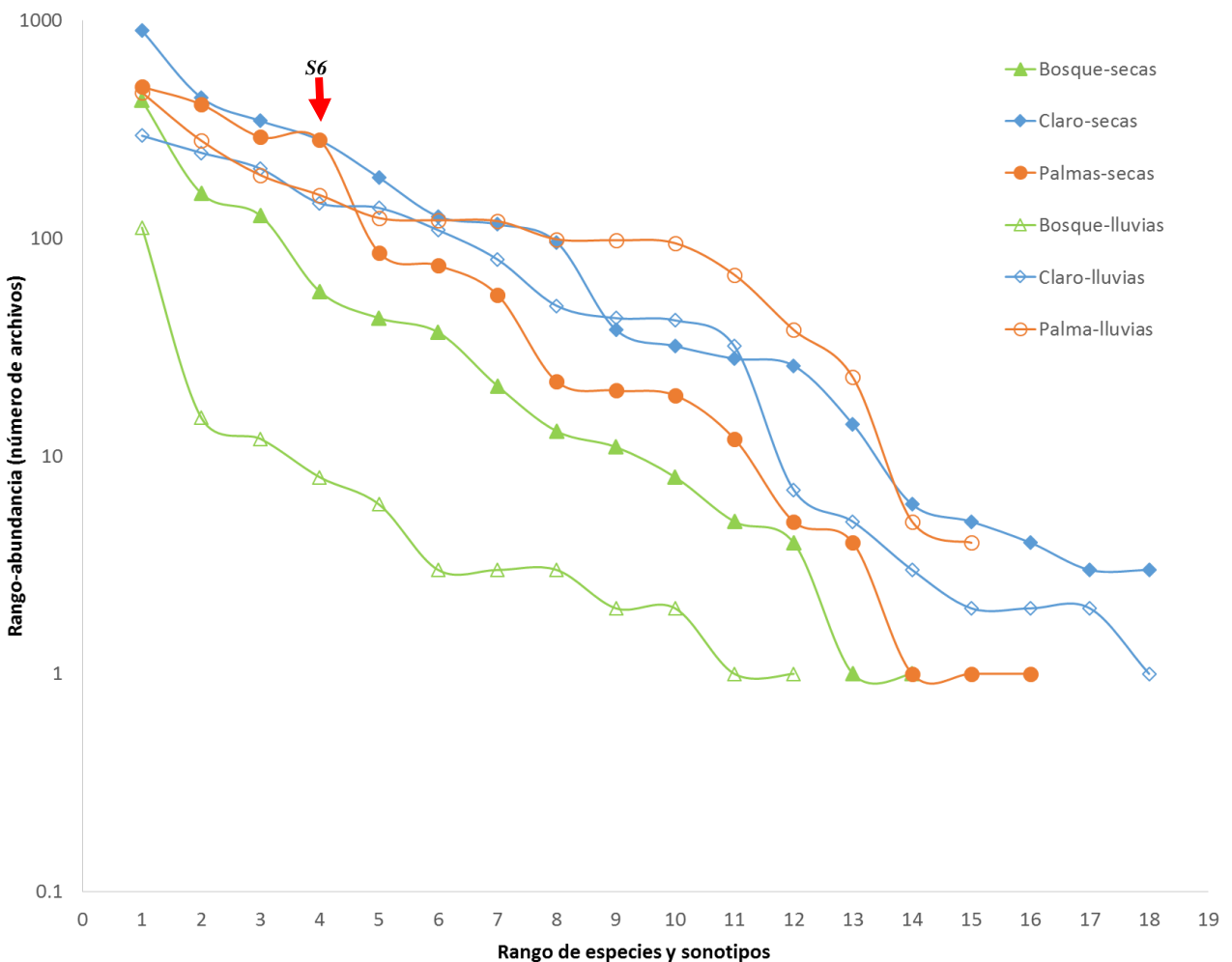


**Figura 3.** Gráfica de rango-abundancia basado en el número de pases de los murciélagos insectívoros aéreos en bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de secas (A) y lluvias (B) en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Ver Tabla 1 para abreviaciones de especies y sonotipos.

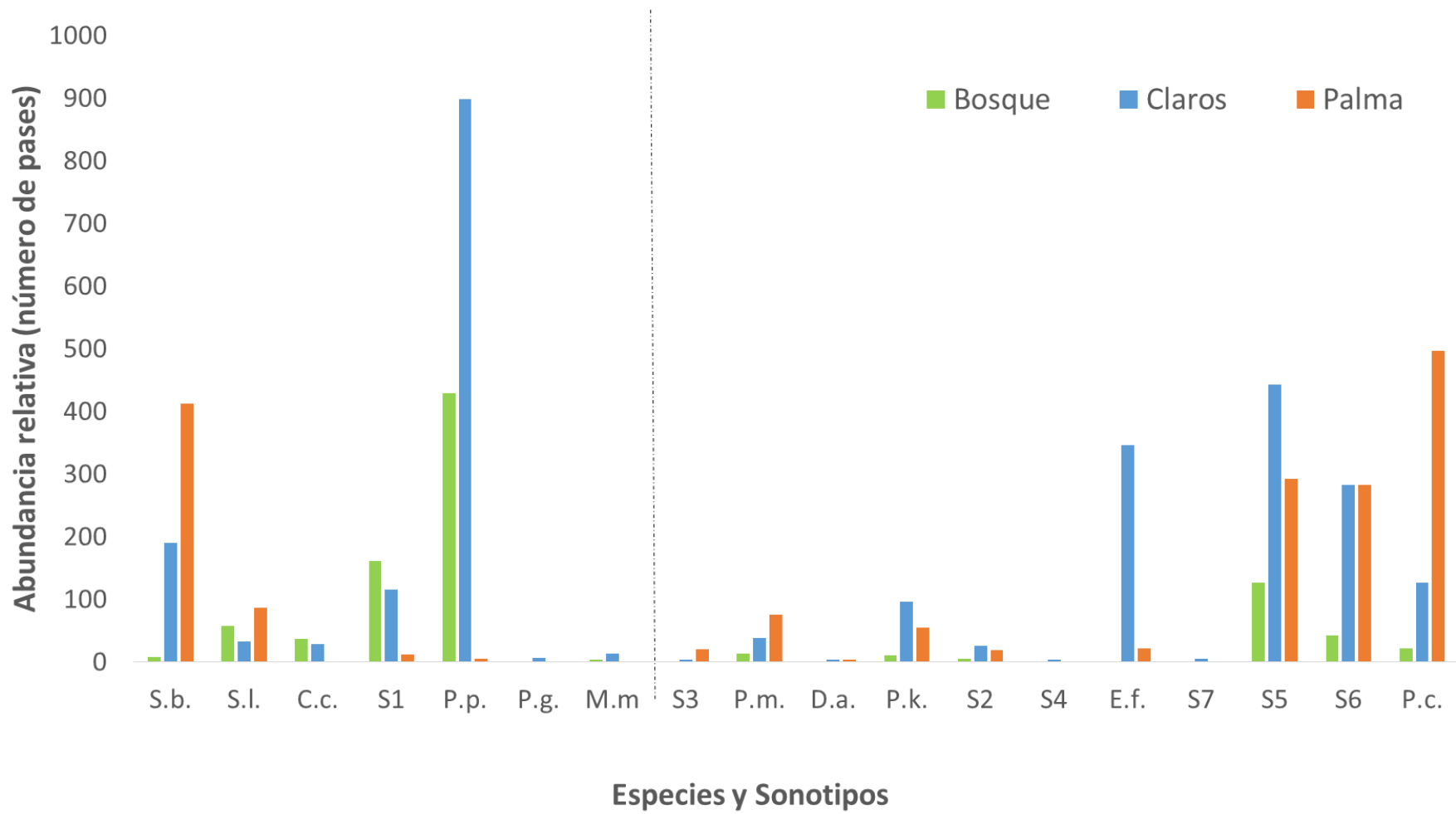


## Comparación de la Estacionalidad

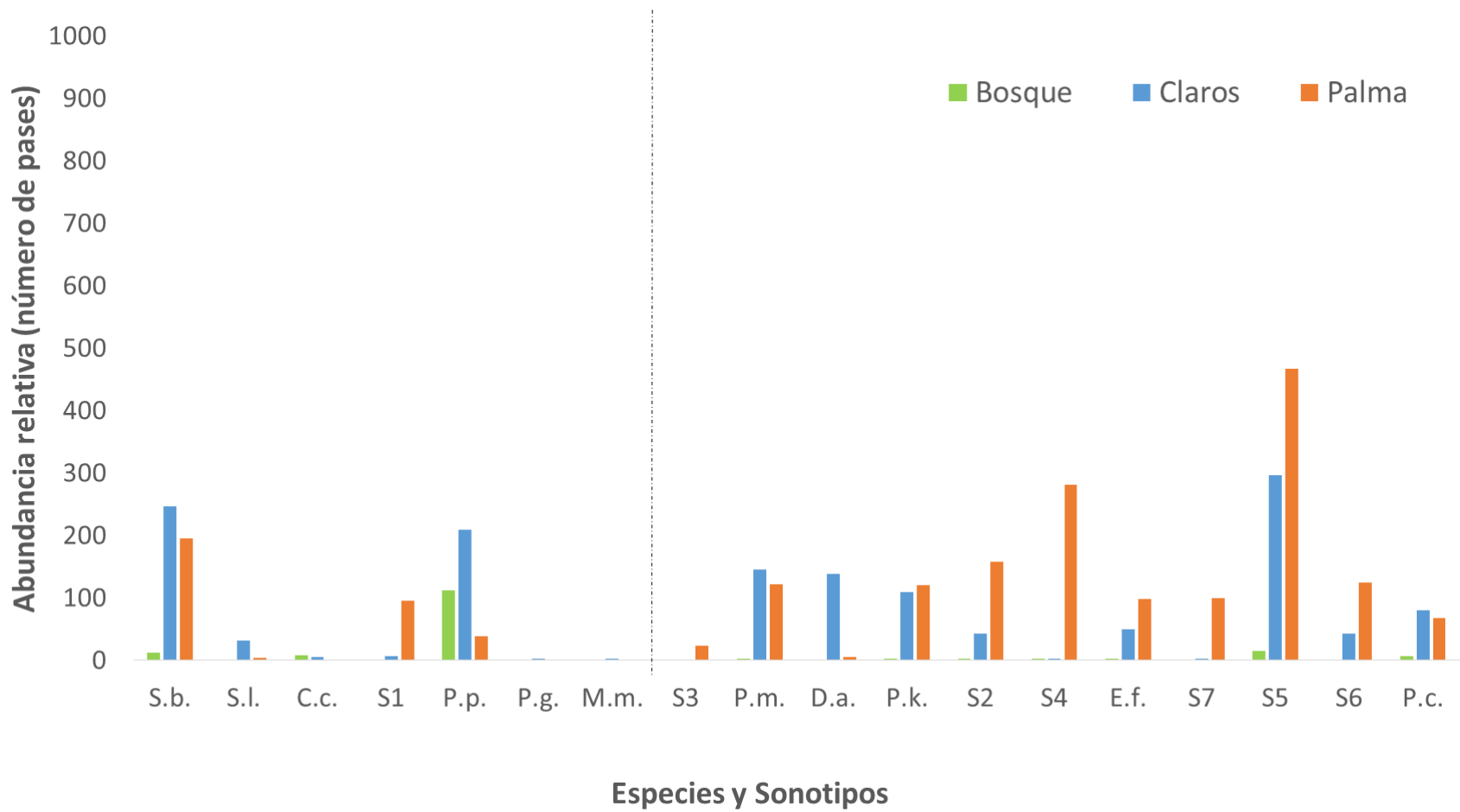
En el caso de las plantaciones de palma, se observó que la curva de la época de secas está más empinada que la de lluvias. Esto se observa a partir del rango número 4 en la curva, que corresponde al *Sonotipo 6* de la familia Molossidae. Esto puede indicar algunas especies/sonotipos dominan en las plantaciones de palma en secas. El bosque no tuvo sobrelape entre las épocas, ya que la distribución de la abundancia relativa de la época de lluvias es menor que la de secas. Sin embargo, se observa una especie/sonotipo dominante en la curva de la época de lluvias. El hábitat de claro muestra curvas con un comportamiento similar en ambas épocas. Los resultados no difirieron de lo esperado por el azar ( $p > 0.05$ ) entre las diferentes épocas para cada hábitat (Fig. 4 bosque  $z = -0.95$ ,  $p = 0.34$ ; claro  $z = -0.76$ ,  $p = 0.44$ ; palma  $z = -1.84$ ,  $p = 0.66$ ).



**Figura 4.** Curvas de rango-abundancia de las especies y sonotipos en tres categorías: bosque, claros y plantaciones de palma de aceite de ambas épocas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Símbolos rellenos corresponde a época de secas y símbolos sin relleno a época de lluvias.



**Figura 5.** Gráficas de barras basada en la abundancia relativa (número de pases) de las especies y sonotipos de murciélagos insectívoros aéreos en bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de secas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). A la izquierda de la línea punteada se encuentran especies de espacio cerrado y a la derecha de espacio abierto de acuerdo a la literatura (Rydell et al. 2002; Jung et al. 2007; Teixeira & Jesus 2009; Rivera-Parra 2011; Jakobsen et al. 2013).

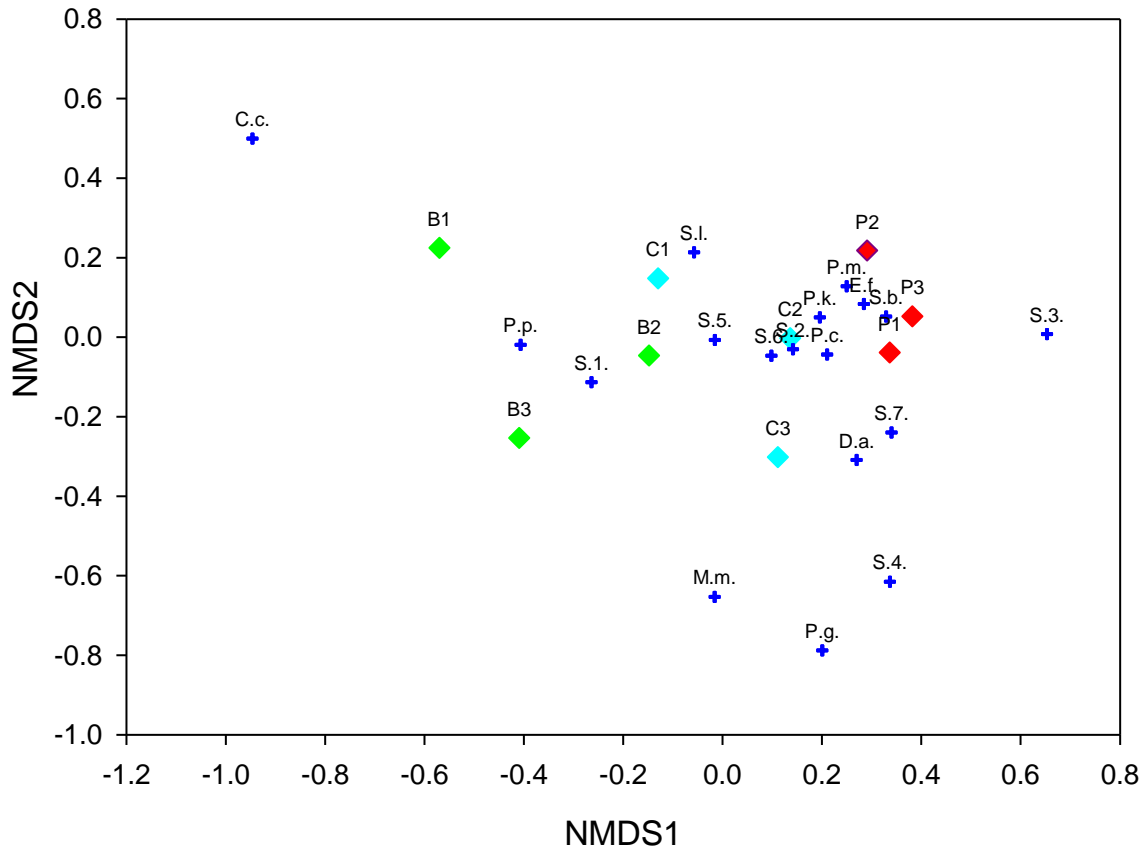


**Figura 6.** Gráficas de barras basada en la abundancia relativa (número de pases) de las especies y sonotipos de murciélagos insectívoros aéreos en bosque, claros y plantaciones de palma de aceite para la época de lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el Municipio de Marqués de Comillas (2015). A la izquierda de la línea punteada se encuentran especies de espacio cerrado y a la derecha de espacio abierto de acuerdo a la literatura (Rydell et al. 2002; Jung et al. 2007; Teixeira & Jesus 2009; Rivera-Parra 2011; Jakobsen et al. 2013).

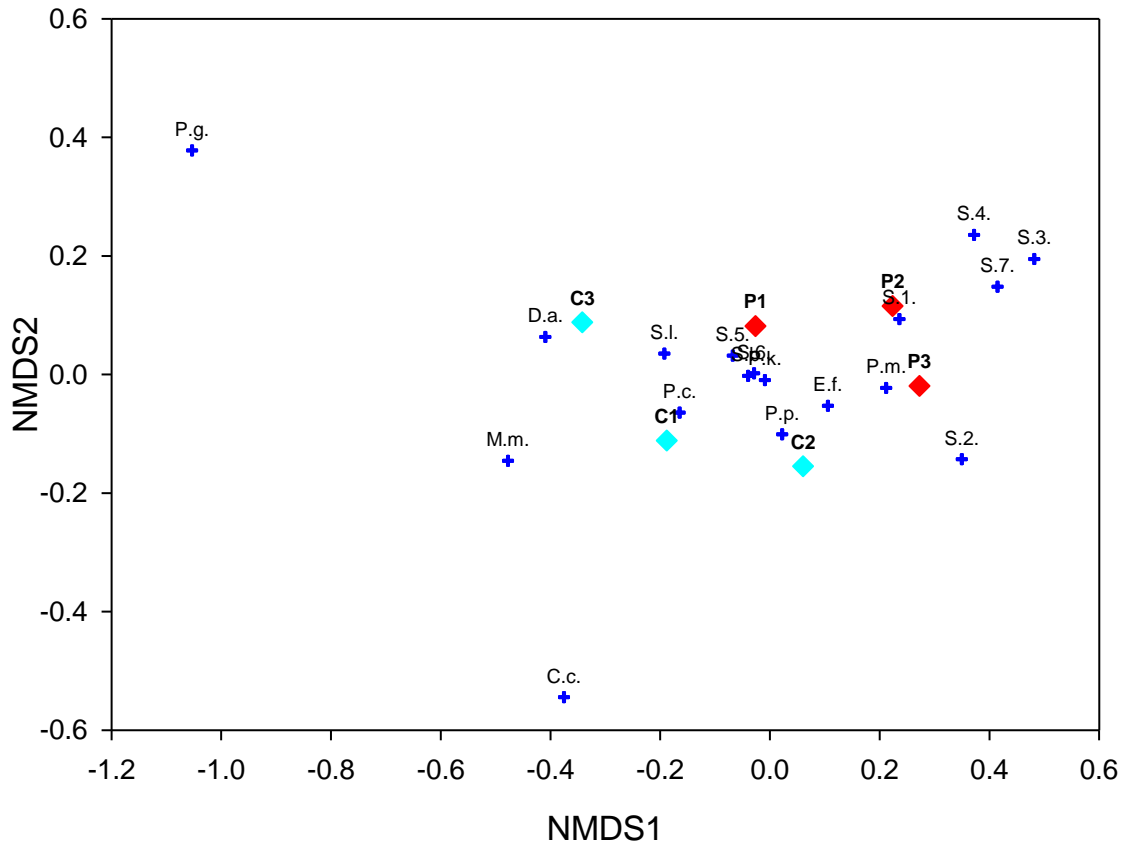
## Composición del ensamble

En la época de secas ( $stress = 7.5$ , ajuste lineal  $R^2=0.96$ ) se observó un gradiente en el eje NMDS1 por la composición de los ensambles, que va de los sitios de bosque, a los claros y finalmente a las plantaciones. Las especies de espacio cerrado se mantienen cercanas a sitios de claro y bosque. Las especies de espacio abierto se agrupan cerca de los claros y plantaciones. Por lo tanto, los claros son intermedios entre los otros dos hábitats. Los tres sitios de las plantaciones de palma se agrupan más entre ellos mismos dada la similitud en composición de especies, a diferencia de los sitios de los otros hábitats (Fig. 7A). En la época de lluvias usando conteo de ocurrencias, no se pudo realizar el análisis NMDS con todos los sitios, ya que al tener datos insuficientes por parte del bosque el  $stress$  era casi cero. Esto genera que el ajuste este casi completo, no haya convergencias y no se obtengan diagramas adecuados. Por ello, se eliminaron todos los sitios de bosque y se calculó la ordenación NMDS ( $stress = 8.76 \times 10^{-5}$ , ajuste lineal  $R^2= .1$ ) únicamente con los sitios de claro y plantación de palma. En la gráfica no se observan agrupaciones definidas de los sitios para cada hábitat. Sin embargo, las especies de espacio cerrado se siguen manteniendo cercanos a los claros (Fig.7B). En el dendrograma para la época de secas, los sitios de plantaciones de palma (P1-P3) son más cercanos entre sí, así como los sitios de bosque (B2-B3). Mientras que los sitios de claro son más diferentes entre ellos. Se pueden hacer dos agrupaciones, una de ellas engloba a todas las plantaciones y un sitio de claro (C2) y otra incluye a todos los sitios de bosque con dos sitios de claro (C3 y C1) (Fig. 8A). En el caso de la época de lluvias, a pesar de las bajas ocurrencias, fue posible incluir en el dendrograma a los sitios de bosque. Se pudo observar que los sitios de bosque tuvieron mayor similitud entre ellos mismos (Fig. 8B).

A

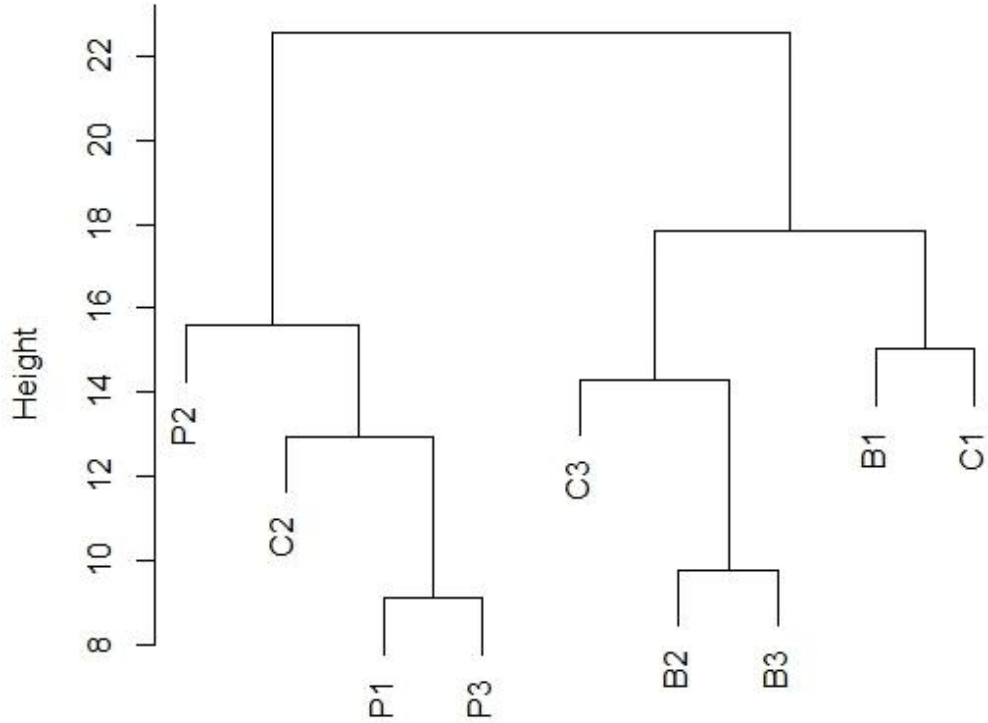


B

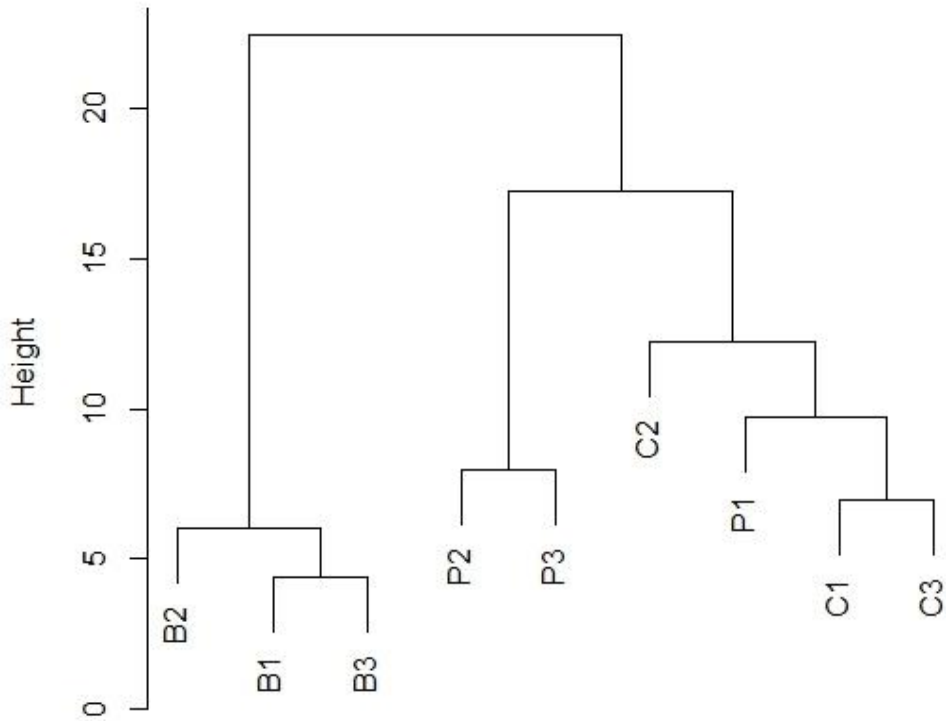


**Figura 7.** Ordenación de todos los sitios para cada categoría. La distancia se basó en la disimilitud de Bray-Curtis de la ocurrencia acumulada de los sonotipos y especies por todas las noches en época de (A) secas y (B) lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Los rombos representan a los sitios de bosque, a los claros y a las plantaciones de palma. Los símbolos de suma indican a las diferentes especies y sonotipos.

A



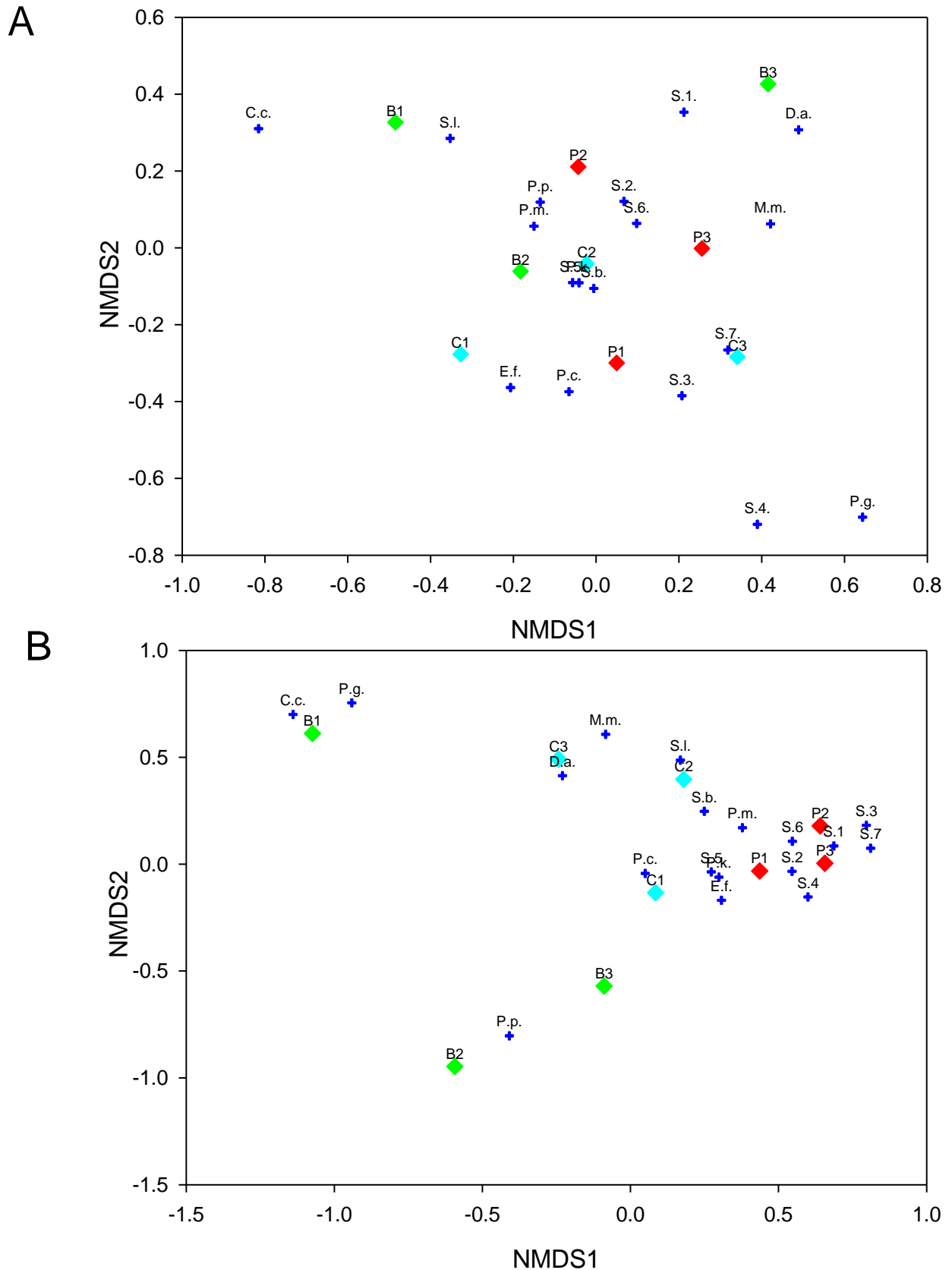
B



**Figura 8.** Dendrograma basado en la composición de especies de murciélagos insectívoros aéreos (conteo de ocurrencias) que muestra la similitud entre los diferentes sitios de muestreo para la época de (A) secas y (B) lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). El índice utilizado fue el de Jaccard que incluye a la disimilitud de Bray-Curtis.

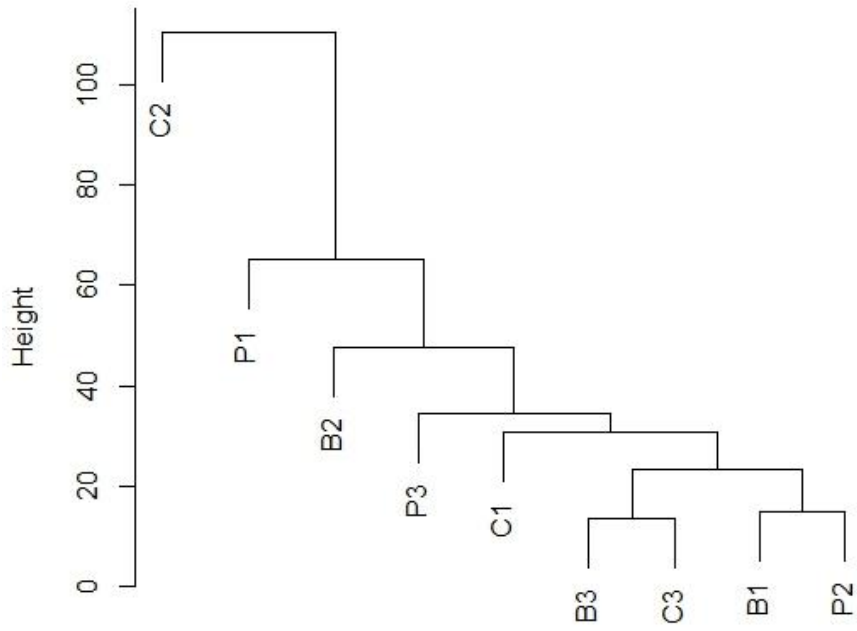
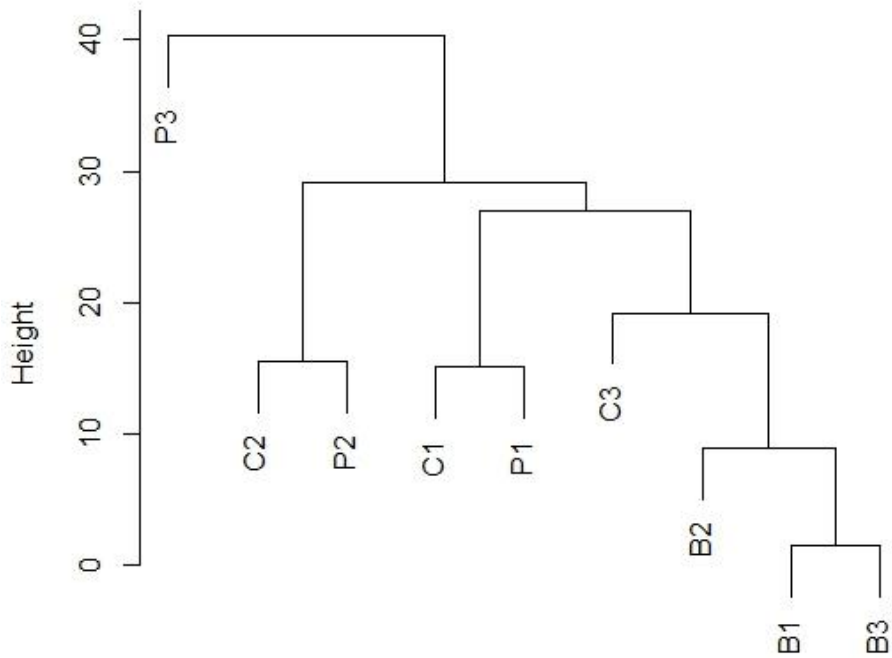
## Uso del hábitat del ensamble

Para conocer el uso del hábitat por las especies de murciélagos insectívoros aéreos entre los diferentes hábitats en época de secas y de lluvias, realicé un análisis NMDS utilizando la actividad media (por especie, por sitio durante las 9 noches) y basándome en la disimilitud de Bray-Curtis para cada época. En la ordenación NMDS para la época seca ( $stress = 13.9$ , ajuste lineal  $R^2 = 0.871$ ), no se observaron agrupamientos claros. Sin embargo, hay cierta cercanía entre sitios de plantaciones de palma y claros. Las especies de espacio abierto se mantienen cercanas a claros y plantaciones de palma, aunque *P.parnellii* que es de espacio cerrado se presenta entre estos hábitats. La mayoría de especies de espacio cerrado se mantienen más cercanas a los sitios de bosque (Fig. 9A). Para el NMDS en época de lluvias ( $stress = 8.5$ , ajuste lineal  $R^2 = 0.963$ ) se observó un gradiente en el eje NMDS1 por la composición de los ensambles, que va de los sitios de bosque, a los claros y finalmente a las plantaciones (Fig. 9B). Cercanos a los sitios de bosque o claro se observaron especies exclusivas de estos sitios, por ser de espacio cerrado. Los sitios de plantación de palma se agruparon juntos y cercanas a ellos se observaron especies y sonotipos de espacio abierto, por ejemplo, pertenecientes a las familias Vespertilionidae y Molossidae. De igual forma para corroborar los resultados con la ordenación NMDS, obtuve dendrogramas que muestran las distancias entre los sitios para el muestreo en la época seca. Al igual que la ordenación no se observaron agrupaciones claras entre los sitios (Fig. 10A). En el caso del dendrograma para la época de lluvias si se observó una mayor similitud entre los sitios de bosque (Fig. 10B).



**Figura 9.** Ordenación de todos los sitios para cada categoría. La distancia se basó en la disimilitud de Bray-Curtis de la actividad media acumulada de las especies y los sonotipos registrados por todas las noches en época de (A) secas y (B) lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el Municipio de Marqués de Comillas (2015). Los rombos representan a los sitios de bosque, a los claros y a las plantaciones de palma. Los símbolos de suma indican a las diferentes especies y sonotipos.

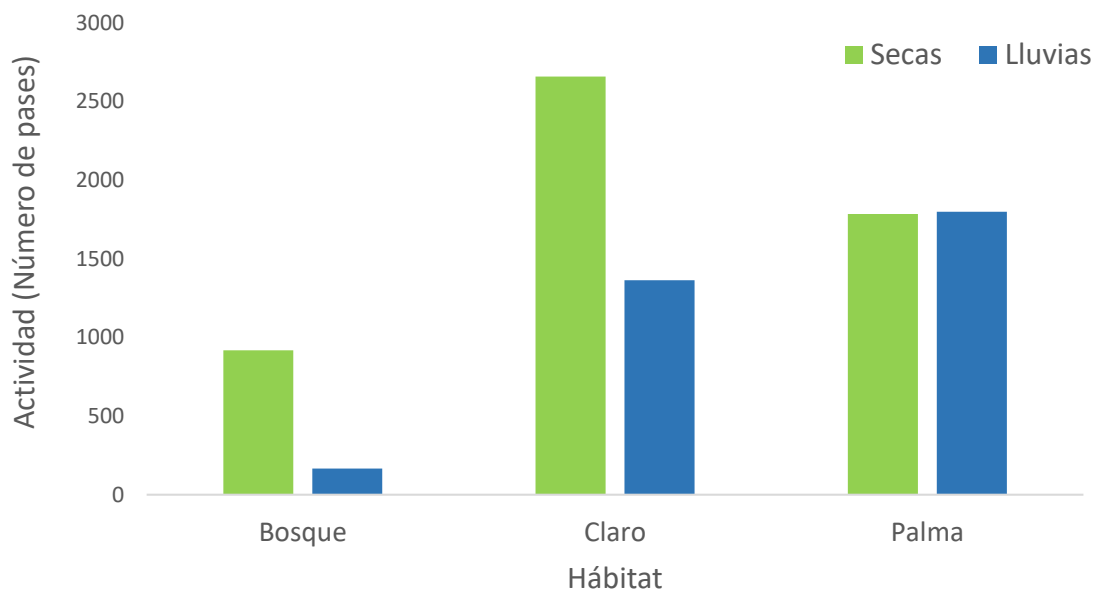


**A****B**

**Figura 10.** Dendrograma basado en la actividad media (media de número de pases) de especies de murciélagos insectívoros aéreos que muestra la similitud entre los diferentes sitios de muestreo para la época de (A) secas y (B) lluvias en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). El índice utilizado fue el de Jaccard que incluye a la disimilitud de Bray-Curtis.

## Actividad de los murciélagos insectívoros aéreos

En la comparación de los niveles de actividad entre tipos de hábitat y por época. La actividad total (todas las especies/sonotipos) para los hábitats de bosque y claro fue mayor en la época de secas siendo la diferencia mayor de la esperada según el azar ( $p < 0.05$ ), mientras que en la plantación de palma se mantuvo muy similar la actividad en ambas épocas lo cual es menor a lo esperado por el azar ( $p > 0.05$ ) (Fig. 11). La actividad total en los claros fue alta en comparación con las plantaciones y con el bosque.



**Figura 11.** Actividad total (número de pases) para cada hábitat por época en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015).

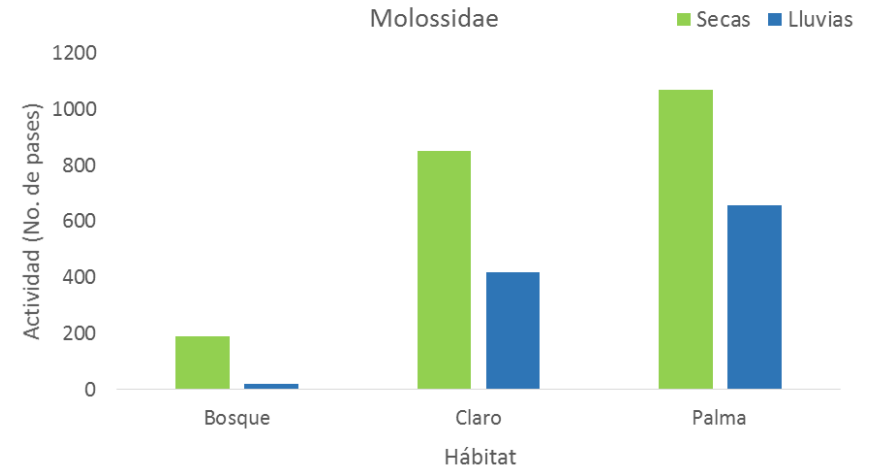
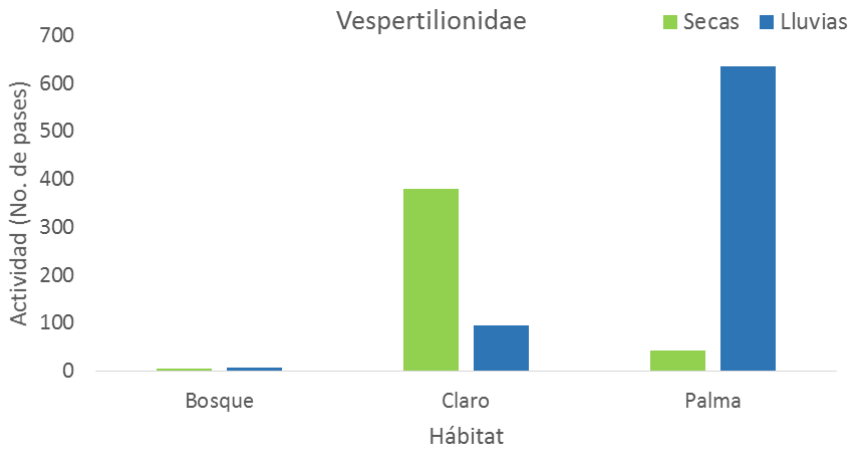
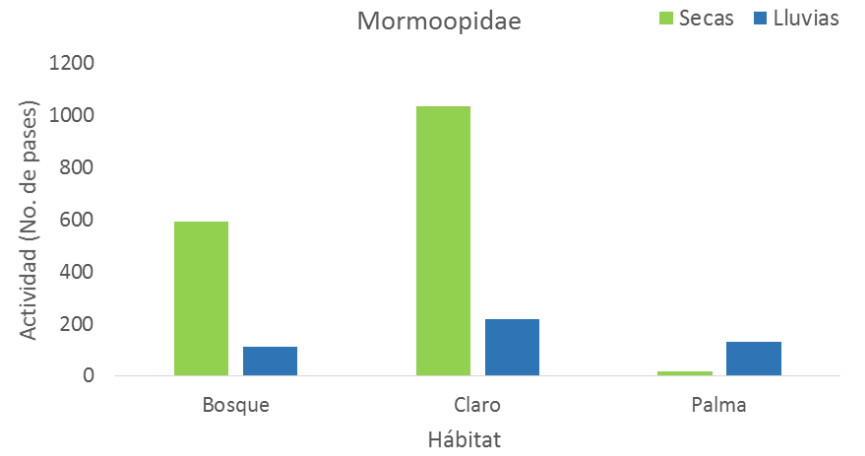
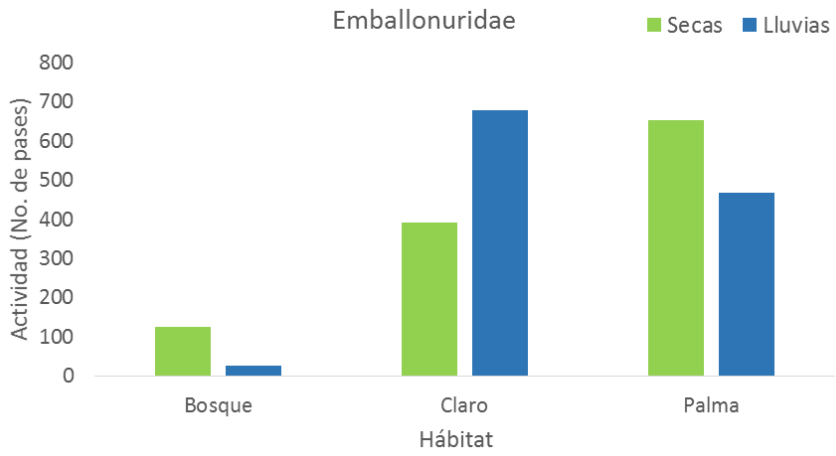
La actividad total de las familias cambió de acuerdo a la época (Fig.12). La actividad de la familia Emballonuridae en la época de secas fue mayor en las plantaciones de palma, seguida por los claros y el bosque, mientras que en lluvias el claro presenta más actividad que las plantaciones y el bosque. La actividad de esta familia de murciélagos insectívoros aéreos es mayor en espacios abiertos (plantaciones de palma y claros) que en espacios cerrados (interior de bosque).

Para la época de secas, la familia Mormoopidae presentó su menor nivel de actividad en las plantaciones de palma, con la mayor actividad en los claros seguidos por el bosque. En lluvias la actividad de esta familia disminuyó en los hábitats de bosque y claro a comparación de la época seca, sin embargo, en las plantaciones de palma aumentó.

La familia Vespertilionidae tuvo una mayor actividad en los claros y menor actividad en las palmas para la época de secas. En general se detectó una mayor actividad en los tres hábitats para la época de lluvias, con la mayor actividad en las plantaciones de palma.

Finalmente, la familia Molossidae mostró mayor actividad en los claros y en las plantaciones de palma que en el bosque, siendo estas últimas las que tuvieron mayores valores en época de secas y lluvias. La actividad en los claros fue intermedia para las dos épocas, y la actividad en el bosque fue menor que en los otros dos hábitats en ambas épocas.

Cabe mencionar que en el caso de los Vespertilionidos como de los Molósidos el bosque mostró una reducción de actividad en época de lluvias en comparación con la época de secas.

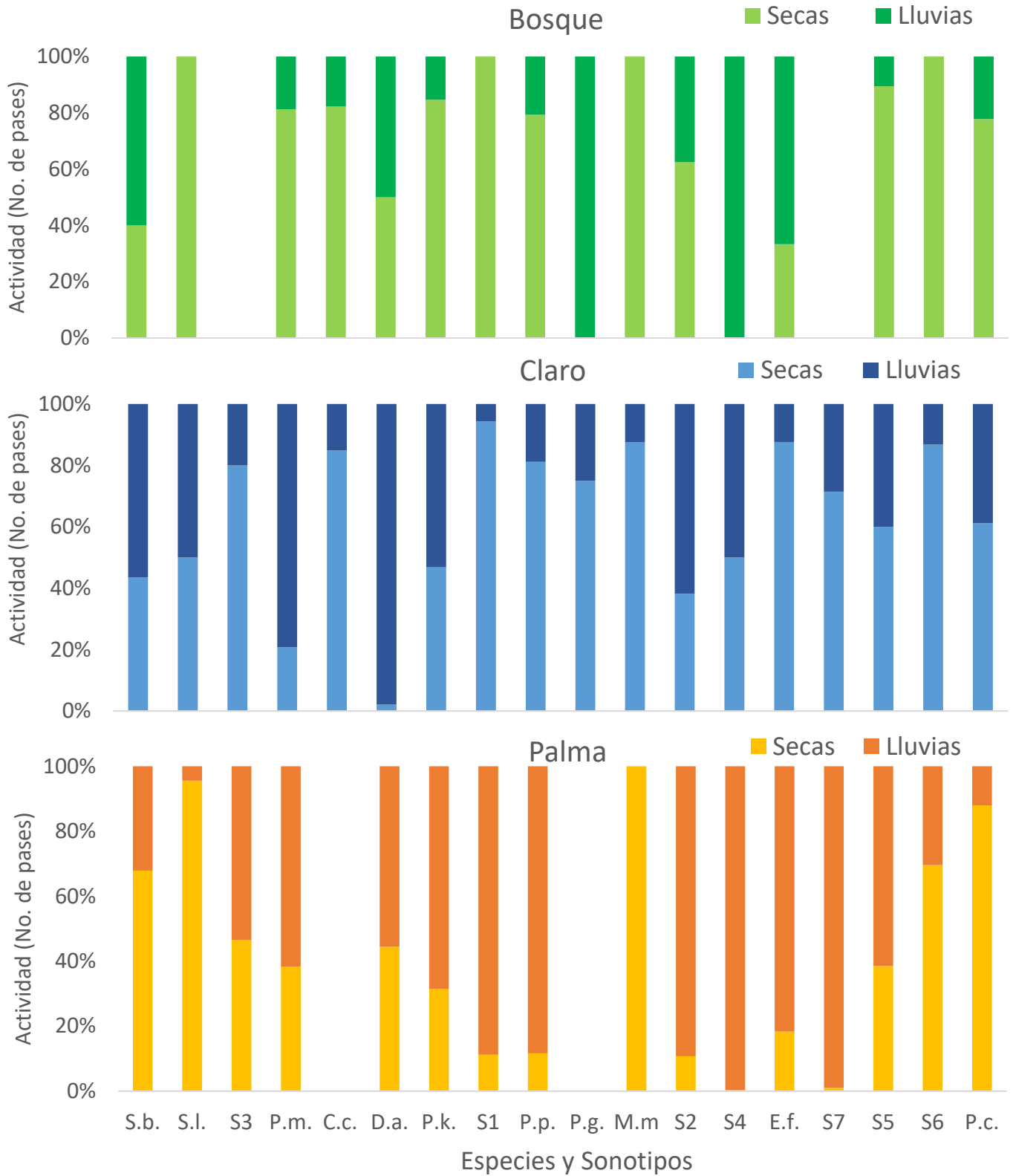


**Figura 12.** Actividad total (número de archivos) por familia de murciélagos insectívoros aéreos en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015).

Dentro de cada familia los niveles de actividad de cada especie/sonotipo tuvieron patrones diferentes de acuerdo al hábitat y dependiendo de la época (Fig. 13). En general se observó que en época de secas la mayoría de todas las especies/sonotipos usarón el bosque y el claro, pero en la época de lluvias la actividad aumentó en las plantaciones de palma de aceite.

En la familia Emballonuridae la especie *Peropteryx macrotis* aumentó sus niveles de actividad en hábitat cerrado como el bosque en la época de secas, mientras que la actividad fue mayor en hábitats abiertos (claro y palma) que en el bosque en lluvias. *Diclidurus albus* estuvo presente en los tres hábitats con alta actividad en ambas épocas, en los claros predominó en la época lluviosa. En la familia Mormoopidae, el *Sonotipo 1* y la especie *Pteronotus parnellii* tuvieron mayor actividad en las plantaciones de palma que la especie del mismo género *Pteronotus gymnonotus*, quien tuvo mayor actividad en el bosque para la época de lluvias. A pesar de pertenecer al mismo género las especies *Saccopteryx bilineata* y *Saccopteryx leptura* tuvieron diferentes patrones de actividad. *S. bilineata* tuvo mayor actividad que *S. leptura* en lluvias en lluvias para los tres hábitats. El *Sonotipo 2* y *7* que representan a miembros de la familia Vespertilionidae, tuvieron mayor actividad en las plantaciones de palma en época de lluvias que en secas. Asimismo, el *Sonotipo 4* tuvo alta actividad en plantaciones de palma, pero también en el bosque en la época de lluvias.

En la familia Molossidae el *Sonotipo 5* presentó un patrón de actividad que fue de las plantaciones de palma a los bosques en época de secas y en época de lluvias la actividad incrementó en las plantaciones de palma, seguido por los claros, siendo el bosque el hábitat con la menor actividad en lluvias. Para el *Sonotipo 6* la mayor actividad fue en el bosque en la época de secas. La especie *Promops centralis* tuvo alta actividad en las plantaciones de palma en la época seca, y en lluvias la actividad se observó en los claros.



**Figura 13.** Actividad total (número de pases) por especie por hábitat de murciélagos insectívoros aéreos en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el municipio de Marqués de Comillas (2015). Emballonuridae (Sb a Pk), Mormoopidae (S1 a Mm), Vespertilionidae (S2 A S7), Molossidae (S5 a Pc).

## Discusión

Las 18 identificaciones obtenidas en este estudio representan aproximadamente el 37% de los murciélagos insectívoros aéreos (MIA) reportados para Chiapas (49 especies) (Rivero & Medellín 2015). Para la región de la Selva Lacandona, en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, se habían reportado 22 especies de MIA (Medellin 1994). En el presente trabajo se registraron 7 sonotipos que pueden englobar diferentes especies en algunos de ellos. Por la dificultad de discriminar entre especies con llamados de ecolocalización parecidos se decidió agrupar las llamadas con parámetros similares, para evitar sobreestimar especies. Esta agrupación engloba en sonotipos que corresponden a la misma familia taxonómica. Por tal motivo, en el presente trabajo se reporta un menor número de especies a las reportadas en la literatura (Rivero & Medellín 2015). Sin embargo, existen otras posibilidades que pudieron influir en general para obtener un menor número de especies que las reportadas por la literatura. Posiblemente ampliar el muestreo a otros sitios o en diferentes fechas, porque puede que los individuos tengan distribuciones dinámicas. Aunque es difícil discriminar especies dentro de los sonotipos, fue importante incluirlos en los análisis, aunque sea como grupo porque forman parte del ensamble de murciélagos insectívoros presentes en la zona.

Dentro de las familias Molossidae y Vespertilionidae las posibles especies que pueden estar incluidas en los sonotipos son llamadas con poca variación o solapamiento en el rango de valores de la frecuencia pico. En el caso de la familia Vespertilionidae todas las posibles especies tienden a usar claros dentro del bosque, zonas abiertas o de borde al bosque, así como caminos abiertos (Reid 2009). En la familia Molossidae las posibles especies del *Sonotipo 5* pueden estar dos especies del género *Eumops* que presentan llamadas con frecuencias bajas e incluso pudiera estar incluida la especie *Nyctinomops laticaudatus* por tener llamadas bajas. El *Sonotipo 6* incluyen dos especies del género *Molossus* las cuales fueron difíciles de discriminar por la similitud en sus llamados, presentan patrones similares de actividad de forrajeo.

## Riqueza de especies

La riqueza específica fue mayor en los claros, con las plantaciones de palma en segundo lugar y los bosques con la menor riqueza específica entre los tres tipos de hábitat. Las plantaciones de palma tuvieron una riqueza de especies intermedia entre los tres tipos de hábitat tanto en época de secas como de lluvias. Esto puede deberse a que las plantaciones están contiguas con fragmentos de bosque, y algunas especies que no son tan dependientes del bosque, logren desplazarse a sitios abiertos (Jung & Kalko 2011). También pudiera deberse a la detectabilidad, ya que es probable que sea menor en el interior de bosque con mayor cobertura de dosel que en zonas abiertas como las plantaciones de palma, y por ello se aumente el registro de especies. Para evitar el sesgo de detectabilidad, el colocar detectores en claros de bosque ayudo a minimizar la variación y sesgo de la detectabilidad, ya que se pudo tener un espacio dentro del bosque que permitiera una mejor detección de las llamadas (Patriquin et al. 2003).

De acuerdo con lo esperado, de los tres tipos de hábitat, los claros tuvieron el mayor número de especies en ambas épocas. La alta riqueza de especies en los claros a comparación del interior de bosque va acorde a lo encontrado por Alpízar et al. 2012. Los claros en los bosques tropicales forman parte importante en la conformación de ese ecosistema, ya que en ellos se encuentran diferentes condiciones como luz y humedad, que pueden funcionar como otro espacio de forrajeo respecto al bosque cerrado (Sloan 2016). Este espacio puede facilitar el forrajeo de ciertas especies, así como una posible disponibilidad de presas diferente al bosque cerrado (Crome & Richards 1988; Hill et al. 2001; Alpízar et al. 2012). Por ello, se considera que los claros mantienen una alta heterogeneidad de hábitat de borde que genera más diversidad de presas porque mantienen una alta densidad de follaje (Duverge et al. 2000). La mayor riqueza en los claros también puede deberse a factores metodológicos como la detectabilidad, por ser un área con mejores condiciones acústicas para un forrajeo efectivo. En ellos existen menos obstáculos para la ecolocalización, ya que el eco producido por objetos (Ej. ramas, troncos, hojas, etcétera) puede dificultar la localización y persecución de las presas (Crome & Richards 1988; Alpízar et al. 2012). Hay que recordar que, aunque en los claros de bosque se detecten otras especies no detectadas en el interior de bosque, siguen estando inmersos en la matriz de bosque conservado. De esta forma se tiene una



complementariedad de especies entre el bosque y las detectadas en el claro, generando un aumento en conjunto de la riqueza de especies de murciélagos insectívoros aéreos. Por lo tanto, el efecto aditivo de la riqueza encontrada en bosque y en claros es mayor comparando con las plantaciones de palma. La mayoría de las especies y sonotipos encontradas en las plantaciones de palma fueron de espacio abierto, probablemente en las áreas de plantaciones de palma sea como zona de forrajeo de estas especies de espacio abierto.

Por otro lado, es posible que los claros, al mantenerse dentro de la matriz del bosque, sean sitios menos expuestos a depredadores (Rydell et al. 1996), lo cual permita que especies más dependientes de espacios con alta cobertura a nivel dosel puedan salir a estos espacios.

El bosque tuvo la menor riqueza de especies en ambas épocas, especialmente en la época de lluvias en la que se registraron solo fue de 12 especies/sonotipos en comparación a la época de secas en la que se registraron 14 especies/sonotipos. La lluvia pudo dificultar la emisión y alcance del sonido, por lo que puede reducir la probabilidad de grabación de las llamadas de los murciélagos. Aunque en la época de secas se registraron más especies que en la de lluvias, es posible que no se alcanzará el número de especies registradas en los claros por los obstáculos como ramas, troncos u hojas que limitan la buena recepción de las llamadas.

Las especies *Centronycteris centralis* y *Pteronotus gymnonotus* no se encontraron en las plantaciones de palma. A ambas especies se les considera afectadas negativamente por cambios en su hábitat (Jung & Kalko 2010; Estrada-Villegas et al. 2010). La especie *C. centralis* depende del bosque por sus características morfológicas como una baja relación de aspecto y alas anchas permiten un aleteo ágil, vuelo lento, pero más capaces de maniobrar para evadir obstáculos en espacios cerrados (Miller 2003). Esto puede no ser adecuado para desplazarse por largo tiempo en zonas abiertas por el costo energético que representa (Crome & Richards 1988; Estrada-Villegas et al. 2010). El no encontrar *C. centralis* ni *P. gymnonotus* en las plantaciones de palma puede ser un resultado que no se deba limitaciones metodológicas. Esto porque se utilizaron réplicas en las plantaciones de palma que tuvieron características físicas similares. Las tres plantaciones de palma tienen aproximadamente ocho años y un manejo similar

(remoción de hojas secas y limpieza de herbáceas). La distancia mínima del sitio donde se colocó el detector dentro de la plantación de palma al fragmento de bosque más próximo fue de 80 metros y la máxima de 650 metros. Es una distancia corta para algunas especies que se desplazan kilómetros cada noche, por lo cual podrían moverse del bosque a las plantaciones. Incluso podrían hacer este recorrido especies dependientes de bosque, aunque con menor frecuencia. El muestreo en dos temporadas permite reforzar la posibilidad de detección de estas especies, sin embargo, tampoco se registró en el segundo muestreo en época de lluvias. Por ello, *C. centralis* y *P. gymnonotus* pudieran estar restringidas al uso del bosque.

En los claros para ambas épocas se registró la misma riqueza específica. Sin embargo, en el bosque hubo especies que se registraron solamente en la época de lluvias (*Pteronotus gymnonotus* y *Sonotipo 7*), y, por el contrario, especies que solo se encontraron en secas, pero en lluvias no (*Saccopteryx leptura*, *Mormoops megalophylla* y *Sonotipo 1*). El caso del *Sonotipo 1* engloba a las especies de tamaño pequeño del género *Pteronotus* (*Pteronotus davyi* y *Pteronotus personatus*), especies consideradas dependientes de bosque o dosel cerrado, sin embargo, se encuentran grabadas en el claro. En el caso de las plantaciones de palma de aceite la especie *Mormoops megalophylla* no se registró para la época de lluvias, pero si para la época de secas en las plantaciones de palma de aceite. Es necesario remarcar que el único registro de *M. megalophylla* en las plantaciones de palma fue para la época seca, por lo que la presencia en lluvias puede reducirse o ser más difícil de detectar.

### Equitatividad del ensamble

La equitatividad del ensamble en plantaciones de palma fue intermedia entre los claros y el bosque para la época seca, mientras que en la época de lluvias tuvo el mayor valor de equitatividad. Este resultado puede deberse a una mayor probabilidad de detección de las llamadas de los murciélagos por las características acústicas del espacio abierto, libre de obstáculos. En un espacio más libre de obstáculos, las llamadas pueden ser registradas por no tener ecos de objetos alrededor o que dificulten su recepción para grabarla. Sin embargo, es probable que las plantaciones de palma los murciélagos insectívoros aéreos solo se desplacen entre parches de bosque. Ya que las plantaciones

de palma tienen una estructura uniforme, un microclima poco estable, un dosel bajo y escasa vegetación bajo el dosel (Fitzherbert et al. 2008), entonces pueden no proveer diversidad de alimento para que la mayoría de las especies de murciélagos insectívoros aéreos forrajeen. Por lo tanto, solo algunas especies pueden forrajear las plantaciones de palma generando menor equitatividad en el ensamble. También las plantaciones de palma del presente estudio se encuentran cercanas a fragmentos de bosque por alguno de sus límites, por lo que puede influir en más registros de algunas especies.

Los claros mantienen una estructura heterogénea con una alta disponibilidad y gran diversidad de recursos alimenticios y de refugio. Esto permite registros similares de especies tanto de espacio cerrado como de espacio abierto. En la época de secas se observó mayor equitatividad en los claros que en los otros dos hábitats, puede que en la época de lluvias en los claros haya menor equitatividad porque algunas especies se beneficien del pico de recursos disponibles en tal época. El tamaño pequeño de los claros utilizados, originados por caída de árboles, puede generar un área con menor riesgo por depredadores sobre todo para especies dependientes de bosque, por la cual los murciélagos pueden desplazarse y forrajear (Fukui et al. 2011). También los claros pueden ser puntos de referencia para las emergencias y rutas de navegación de los murciélagos (Alpizar et al. 2012; Denzinger & Schnitzler 2013).

En el bosque la equitatividad fue menor que en los claros y las plantaciones de palma en ambas épocas por presentar pocos registros en aproximadamente la mitad de las especies y sonotipos encontrados en ese hábitat. La distribución en la equitatividad del ensamble en el bosque estuvo dominada por la especie *Pteronotus parnellii* en ambas temporadas. Es un caso particularmente interesante, por su llamada de ecolocalización con un componente de frecuencia constante que le permite buena detección de obstáculos y presas en espacios cerrados (Kalko et al. 2008b; Emrich et al. 2014). Esta especie es considerada como un buen consumidor de polillas en espacios cerrados por la capacidad de detección que le permite su ecolocalización (Emrich et al. 2014). En la época seca *P. parnellii* fue la especie dominante también en los claros, probablemente a que pueda encontrar alimento en este hábitat. La morfología y ecolocalización están en relación al hábitat que usan y su forrajeo. Las especies con ocurrencia en espacios cerrados tienden a tener alas anchas, alta maniobrabilidad, un vuelo lento, llamadas con

altos ciclos de frecuencias altas y de baja intensidad para discriminar entre los obstáculos (Kalko & Schnitzler 2001; Lazure & Fenton 2011; Phommexay et al. 2011; Emrich et al. 2014). Sin embargo, en lluvias en los claros fue dominante el *Sonotipo 5*, este sonotipo incluye a Molósidos con frecuencias bajas. Lo que puede tener relación a la ventaja de que sus frecuencias bajas y llamadas de larga duración (Jung et al. 2014a) disminuye la atenuación de la señal a distancia, lo cual ayuda en condiciones de mayor absorción atmosférica como en la época de lluvias (Snell-Rood 2012). Para especies con frecuencias altas en sus llamadas las condiciones de temperatura y humedad altas genera gran atenuación atmosférica, lo que significa que se reduce la frecuencia del espectro de la llamada conforme aumenta distancia (Griffin 1971; Lawrence & Simmons 1982). Esto sumado a la pérdida normal de intensidad cuando aumenta la distancia (Griffin 1971), disminuye la efectividad de la emisión y recepción del eco de forma eficaz.

#### Composición de especies y sonotipos

Usando el conteo de ocurrencia acumulada de murciélagos insectívoros aéreos mediante la ordenación NMDS y los dendrogramas de similitud, se observó que los ensambles de las plantaciones de palma son más similares entre ellas, así como los sitios de bosque lo son entre ellos mismos. De acuerdo con lo esperado, los claros son más parecidos a las plantaciones, aunque también presentan similitud con bosque al compartir especies exclusivas del área conservada que no ocurren en las plantaciones (*P. gymnonotus* y *C. centralis*). Entre las especies que también ocurren en bosques están *P. parnellii*, *P. personatus* y *P. davyi* (*Sonotipo 1*). Sin embargo, estas especies se registraron también en las plantaciones en la época de lluvias. Es posible que exista cierta tolerancia de poder moverse a zonas más abiertas cercanas a los fragmentos de bosque, en parte por las características morfológicas. Estas especies son comúnmente llamadas “Mormoópidos pequeños” y tienen llamadas con ciclos bajos, esto quiere decir, que la habilidad de detectar presas se reduce, teniendo menor porcentaje de aproximaciones a ellas, cuando existen más obstáculos de fondo (espacios más cerrados) (Lazure & Fenton 2011). Por lo tanto, el *Sonotipo 1* pudo tener ocurrencia en las plantaciones como una zona con menor ruido de fondo.

Las plantaciones de palma mostraron una gran similitud con los claros, aunque en la época de secas comparten dos sonotipos de la familia Vespertilionidae y una especie de Mormoópido (*M. megalophylla*), en las plantaciones estas tienen una única ocurrencia. No hubo especies o sonotipos exclusivos en las plantaciones de palma, esto puede deberse a que no representan un hábitat exclusivo de alguna especie puesto que no mantiene las condiciones óptimas del hábitat, como las áreas naturales de bosque (Fitzherbert et al. 2008). La heterogeneidad entre los sitios puede deberse a características como diferente cobertura de dosel de acuerdo a la estratificación vertical, y por ende, de presas para el caso de los bosques (Willottf 1999), así como diferencias en la estructura de la vegetación. Los claros y el bosque comparten algunas especies que puede deberse a que, como ya se mencionó, los claros están inmersos en la matriz del bosque, puesto que los claros naturales generados por caída de árboles es una dinámica común en los bosques tropicales (Sloan 2016). En el caso de las especies/sonotipos que tuvieron ocurrencia en los claros y no en el bosque, puede deberse a estas se beneficien de las condiciones en los claros. Esto es porque los claros presentan una apertura de dosel, incidencia de luz, así como diversidad de presas pueden influir en una composición diferente con el bosque e incluso en las diferencias entre sitios de claro.

Para el caso de las plantaciones de palma la variación de ocurrencias entre sitios se puede dar por la poca distancia de las plantaciones de palma a fragmentos de bosque o el manejo de ellas (Hill et al. 2001; Yue et al 2015). La composición de especies también se relaciona a la complejidad estructural de los bosques (Jung et al. 2012). La alta similitud entre los sitios de bosque para la época de lluvias puede estar relacionada a una homogeneidad de condiciones acústicas que limitan la detectabilidad de algunas especies (Snell-Rood 2012). Por lo tanto, las bajas ocurrencias de algunas especies/sonotipos pueden determinar la similitud entre los sitios de bosque.

En la época de secas no se agrupan tan cercanamente entre sitios de bosque probablemente a que las ocurrencias de algunas especies/sonotipos son más similares a espacios abiertos.

### Actividad del ensamble

La actividad fue menor en general en el bosque a comparación de los claros y de las plantaciones de palma en la época de lluvias. En la época de lluvias debería existir mayor actividad de los murciélagos insectívoros aéreos, si lo relacionamos con el incremento de su actividad reproductiva (Williams-Guillén et al. 2008), y a que requieren más alimento. Además, existe mayor disponibilidad de alimento en la época de lluvias, lo cual se relaciona a que hay etapas juveniles de una gran diversidad de insectos generando una alta herbivoría porque necesitan más alimento para crecer y mantenerse. Lo contrario a la época de secas, en la que la mayoría de los insectos se encuentra en etapa adulta, por lo que la cantidad de alimento que se necesita es menor (Jenzen, D & Schoener 1968). Williams-Guillén et al. (2008) mostró que, en experimentos de exclusión de murciélagos de un sistema agroforestal, hubo un aumento significativo en la densidad de artrópodos en la época de lluvias comparado con la de secas. Sin embargo, la actividad en el presente estudio fue menor en época de lluvias a comparación de la época de secas. Este resultado no fue el esperado porque quizá el periodo de grabación no alcanzo a registrar toda la actividad, puesto que la lluvia pudo retrasar la actividad de los insectos voladores, del cual depende el pico de actividad de los MIA (Rydell et al. 1996; Dixon 2012).

La baja actividad de los murciélagos insectívoros aéreos en el bosque pudo estar relacionado a que el forrajeo es más difícil con alta cobertura vegetal, ya que puede haber un enmascaramiento del eco de las presas con el eco de las hojas al moverse los murciélagos (Jones 2005). En la época lluviosa, el cazar durante la lluvia usando la ecolocalización se dificulta, puede que los murciélagos insectívoros aéreos esperen a que la lluvia sea ligera para salir a obtener su alimento de manera eficiente. Extender el tiempo de muestreo por noche para la época de lluvias ayudaría a conocer si el pico de actividad se desplaza a los momentos de lluvia más ligera, con mayor posibilidad de una alimentación más efectiva.

La baja actividad registrada de murciélagos insectívoros aéreos en la época de lluvia también puede relacionarse con la atenuación atmosférica que presentan algunas especies en sus llamadas. Debido a que es un factor que influye en que las llamadas no logren ser registradas a larga distancia (Duverge et al. 2000) o que sean de muy baja

calidad para su identificación. En la época de lluvias la calidad y detección de las llamadas disminuye por la atenuación que se genera en ellas debido al ruido que produce la lluvia (Erkert 1982; Erickson & West 2002; Patriquin et al. 2003). Las llamadas de murciélagos tienen mayor atenuación de la señal con una alta absorción atmosférica durante la época de lluvias que en secas, siendo más difíciles de detectar (Snell-Rood 2012). Es posible que el factor de la atenuación de las llamadas contribuya a la baja detección que se tuvo en la época de lluvias en comparación con la época de secas.

En las plantaciones de palma la actividad para ambas épocas fue muy similar, posiblemente debido a que existe una constancia en la disponibilidad y diversidad de insectos. Aunque la actividad de los murciélagos insectívoros que usan la palma pueden ser dependientes de la actividad de los insectos voladores (Gareth & Rydell 1994), en este estudio no hubo gran variación en la actividad total a pesar de que la época lluviosa (con alta humedad) la producción aumenta y con ello, posiblemente, la abundancia y actividad de algunos insectos. Las plantaciones de palma que se utilizaron para el muestreo, de acuerdo a los dueños, no son tratadas con insecticidas. El uso de insecticidas es requerido en el establecimiento y mantenimiento de las plantaciones de palma, pero con efectos negativos para el ambiente y la biodiversidad (Foster et al. 2011). El nulo uso de insecticidas puede generar una constancia en la disponibilidad de algunas especies de insectos durante todo el año. Si no hay uso de insecticidas en las plantaciones de palma puede llevar a que siga manteniéndose cierta diversidad tanto de insectos como de sus depredadores, como los murciélagos. En un estudio realizado en la zona de la RBMA y Marqués de Comillas mostró que la abundancia de insectos tiene dos picos, uno por los meses de secas (marzo) y otro al inicio de la época lluviosa (julio). El orden de los dípteros fue el más abundante en las dos épocas. Los órdenes más consumidos por murciélagos insectívoros aéreos fueron Díptera y Lepidóptera (López-Tellez 1998). Esto probablemente se debe a que los dípteros son el orden con mayor actividad alrededor de la puesta de sol (Rydell et al. 1996). En el caso de las plantaciones de palma, es posible que mantengan una constante en la abundancia de dípteros a lo largo del año y genere la poca variación de los niveles de actividad entre épocas. Aunque también existen factores abióticos que pueden limitar la abundancia y actividad de algunos insectos, como la baja estabilidad de la temperatura (por ejemplo, el incremento

de la temperatura durante el día), debido a la mayor apertura del dosel en las plantaciones que en el dosel del bosque (Foster et al. 2011). Sería recomendable hacer una revisión de las grabaciones enfocándose en las secuencias terminales, que indicarían si los murciélagos se están alimentando en las plantaciones de palma o solo se desplazan sobre ellas. Así como de manera más individual a cada especie y sonotipo para relacionar su actividad a su forrajeo.

El nivel de actividad similar entre épocas para las plantaciones, también puede deberse a que en la época de lluvias especies de dípteros y lepidópteros sean más fáciles de cazar por cuestiones de detectabilidad y capturabilidad. (Rydell et al 1996). La morfología, las variaciones en las llamadas de ecolocalización y los hábitos de forrajeo influyen en la actividad de los murciélagos insectívoros aéreos dependiendo de los hábitats que usen (Estrada-Villegas et al. 2010). Las especies que suelen usar espacios cerrados a nivel dosel tienen una maniobrabilidad alta, pero son de vuelo lento. Por el contrario, los que utilizan zonas abiertas vuelan rápido pero su maniobrabilidad es baja, ya que no tienen que evitar obstáculos (Crome & Richards 1988). La morfología de las alas también varía ya que los de vuelo en zonas cerradas presentan baja carga alar y bajo aspecto de radio, opuesto a las especies con vuelo en zonas más abiertas (Crome & Richards 1988; Denzinger & Schnitzler 2013). El que especies dependientes de espacios cerrados tengan nula o baja actividad en zonas abiertas, como las plantaciones de palma, posiblemente se relaciona a que suelen utilizar elementos lineales y continuos del paisaje para evitar depredadores (Rydell et al. 1996).

Los Molósidos por su alto desplazamiento y vuelo a grandes altitudes (O'Farrel & Miller 1999) pueden moverse en zonas abiertas como los claros de bosque u otros sitios como las plantaciones (Avila-Flores & Fenton 2005; Jung & Kalko 2011). La mayor actividad de Molósidos fue en época seca en los tres hábitats, a pesar de que sus llamadas se vean menos atenuadas por la precipitación, sí influye en la actividad total que puedan tener. En el caso de los Vespertilionidos generalmente están presentes en zonas abiertas teniendo una preferencia por ellas (Meyer et al. 2014), pero algunas especies pueden también usar áreas con alta cobertura de dosel (Denzinger & Schnitzler 2013). Lo cual se muestra en el presente estudio, ya que fueron pocas ocurrencias en el bosque y más en claro y en plantaciones de palma. El incremento en la época de lluvias



de estos sonotipos y especie en las plantaciones de palma pudo deberse a un aumento en la disponibilidad y detectabilidad de las presas (Rydell et al. 1996). En la época lluviosa es cuando incrementa la producción del fruto (Sandoval 2011), lo que puede aumentar la abundancia de insectos.

Especies de la familia Molossidae como Vespertilionidae se reportan que para generar mayor direccionalidad de sus llamadas reducen la frecuencia en la fase terminal de sus llamadas. Esto para poder enfocar más a la presa. En la familia Vespertilionidae puede haber especies que ensanchen el haz de ecolocalización, que es el campo de visión que tiene el murciélago, para poder seguir presas que intentan escapar. (Jakobsen & Surlykke 2010). Es posible que esto les confiera un beneficio para las especies de estas familias para obtener eficazmente su alimento a pesar de la lluvia. E incluso, esta flexibilidad en sus llamados puede permitirles usar espacios abiertos en los que existen menos obstáculos y solo enfocan a la presa.

Las especies de la familia Emballonuridae pueden cazar bajo condiciones muy distintas, ya que algunas especies tienden a forrajear en claros o en bordes de bosque y otras están más restringidas a zonas con alta cobertura a nivel de dosel (Jung et al. 2007; Estrada-Villegas et al. 2010). Existen especies que tuvieron alta actividad en bosque, claro, e incluso en plantaciones de palma. Esto porque pueden llegar a variar sus llamadas de acuerdo al hábitat y a si están forrajeando (Ratcliffe et al. 2011). La morfología también puede limitar la movilidad de las especies, y con ello, su presencia en diversas áreas, como zonas urbanas (Jung & Kalko 2011). La plasticidad en sus llamados de ecolocalización permite que algunas especies usen hábitats modificados como las plantaciones de palma, sin embargo, especies como *C. centralis* se restringe al uso de plantaciones de palma.

El impacto de la modificación de los hábitats naturales a monocultivos como de la palma de aceite, evaluado en grupos como los murciélagos insectívoros aéreos debe tomar cada vez más importancia. Esto por la relevancia del servicio ecosistémico en el control de plagas en cultivos y en el mantenimiento de la herbivoría en los ecosistemas naturales. El que esté presente una especie/sonotipo en las plantaciones de palma de aceite basadas en monocultivos no asegura su permanencia a largo plazo, ya que las condiciones del área de cultivo se van degradando conforme aumenta la edad de la

plantación. Estudios con plantaciones adultas y mayor aislamiento pueden proveer información que revele que la pérdida de heterogeneidad influya en el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos a largo plazo.

### Consideraciones metodológicas

La cercanía de los fragmentos de bosque en el municipio de Marqués de Comillas a las plantaciones de palma puede ser un factor que permita que la palma muestre valores de riqueza y equitatividad intermedios entre los tres tipos de hábitat. Por ello, realizar más estudios que evalúen el impacto sobre este grupo en plantaciones con mayor aislamiento de fragmentos de bosque permitiría conocer si plantaciones más lejanas funcionan como barreras para el paso de algunas especies de murciélagos insectívoros aéreos.

La detectabilidad pudiera ser limitante en la toma de datos acústicos en algunas condiciones ambientales. Sería recomendable realizar estudios que evalúen la efectividad del micrófono en diferentes condiciones de humedad y precipitación, para conocer si la baja actividad en época de lluvias es derivada del equipo utilizado.

Para evitar tener variación espacial en los diferentes sitios y en cada noche, en este estudio tal variación fue reducida al realizar un muestreo simultáneo utilizando varios detectores y muestreando nueve noches (Fischer et al. 2010).

### Implicaciones para la conservación

El cambio de uso de suelo a plantaciones de palma de aceite parece restringir la presencia de algunas especies del ensamble de murciélagos insectívoros aéreos. Esto es relevante especialmente cuando existen especies que dependen del bosque y se encuentran en riesgo. En el presente estudio algunas de las especies se encuentran bajo la categoría de amenazada o en protección especial por la Norma Oficial Mexicana 059 (SEMARNAT 2010). Los monocultivos de palma de aceite pueden ser otro factor que contribuya a los efectos negativos sobre las poblaciones de estas especies ya en riesgo. Ante organismos internacionales el estado de conservación que llegan a tener los murciélagos insectívoros aéreos, incluidos algunos registrados en este trabajo, es de preocupación menor (LC) (IUCN 2016). Esto indica que puede haber especies que sean

vulnerables a la perturbación de su hábitat y se desconozca el riesgo que esto trae para ellas a corto y largo plazo.

Por otro lado, están ciertas especies pueden hacer uso de áreas perturbadas, como las urbanas (Avila-Flores & Fenton 2005), debido a la plasticidad de sus llamados de ecolocalización y a su modo de forrajeo (Jung & Kalko 2011). También la morfología y la ecolocalización de cada especie coincide con diferencias en el comportamiento del vuelo y la dieta, lo que puede llevar a restringir a las especies a ciertos hábitats (Emrich et al. 2014). Por ello, perturbaciones en el hábitat que generan una reducción en su complejidad estructural pueden volver limitante el mantener biodiversidad. Por ejemplo, en zonas de intensificación agrícola como en plantaciones de café, la pérdida de la heterogeneidad estructural se relaciona a la disminución de la actividad de murciélagos insectívoros (Williams-Guillén & Perfecto 2011). En el caso de los murciélagos insectívoros en las plantaciones de café, las disminuciones en actividad las presentan especies adaptadas a forrajear en espacios cerrados; mientras que especies que suelen forrajear en espacios abiertos no presentan cambios (ibíd.). Las características especie-específicas de los murciélagos insectívoros aéreos pueden permitir adaptarse a otro tipo de hábitat, incluso un ambiente modificado.

Este estudio permite complementar otros trabajos que evalúan a murciélagos de la familia Phyllostomidae en plantaciones de palma en Costa Rica (Freudmann et al. 2015) y tener una visión amplia del impacto en los murciélagos. El efecto de la conversión al cultivo de *E. guineensis* en los murciélagos insectívoros aéreos puede no mostrar un efecto inmediato sobre la riqueza de especies como en los Filostómidos, sin embargo, no se conocen los efectos a largo plazo. Las plantaciones de palma de aceite se dejan crecer hasta los 30 o 40 años (Foster et al. 2011), en los cuales la erosión de los suelos, el continuo uso de pesticidas y fertilizantes no permitan la regeneración de la biodiversidad (Emanuelli et al. 2009). Si no se permite el establecimiento de poblaciones viables de organismos como insectos, esto generaría una carencia de los recursos alimenticios para murciélagos, que pueden aportar las plantaciones de palma en sus etapas juveniles. Esto pudiera generar que se redujeran el número y la actividad de las especies de murciélagos insectívoros aéreos que fueran capaces de utilizar estas áreas para forrajeo.

Lo anterior nos lleva al planteamiento de alternativas de manejo en las plantaciones ya establecidas. Se ha recomendado mantener sotobosque en las plantaciones de palma, ya que pueden guardar una alta diversidad y abundancia de diferentes grupos (Ej. escarabajos), debido en parte a la producción de hojarasca (Chung et al. 2000; Foster et al. 2011). Sin embargo, ocurre lo contrario en la práctica ya que las indicaciones para el establecimiento de cada palma es tener el área alrededor de cada una sin vegetación (aproximadamente 2.5 metros), para que el fertilizante aplicado sea mejor absorbido por la palma (Clay 2004). La reducción en el uso de fertilizantes y de pesticidas permitiría reducir el efecto negativo sobre la biodiversidad, tomando alternativas como el uso de pesticidas naturales (Foster et al. 2011). En el caso de las plantaciones que se muestrearon para este estudio en el municipio de Marqués de Comillas, de acuerdo a los productores, no hacen uso de insecticidas ni pesticidas, pero sí de fertilizantes de manera ocasional, lo cual pudiera estar favoreciendo una riqueza de especies intermedia y alta actividad de ciertas especies en tales plantaciones, por una posible disponibilidad de presas.

Es inminente que el aceite de palma seguirá siendo consumido, ya que es uno de los aceites vegetales con mayor demanda por su producción a menor costo (Aratrakorn et al. 2006; Koh & Wilcove 2008). Pero es posible que se desacelere, e incluso se reduzca la conversión de las áreas naturales remanentes del Neotrópico. Es viable reducir la demanda por el aceite de palma si se toman acciones individuales como evitar el uso de productos derivados (CSPI 2005). Se requieren también acciones adecuadas de planeación del uso de suelo para evitar el establecimiento de los cultivos de palma de aceite en zonas adyacentes a Áreas Naturales Protegidas, ya que, aunque existen límites geográficos para las ANP's, las especies con alta movilidad las traspasan, como los murciélagos (Clay 2004). En la zona de estudio (Marqués de Comillas), una opción para reducir el impacto de las crecientes plantaciones de palma es el permitir el mantenimiento de corredores para las especies con alta vagilidad, entre los remanentes de bosque, para que las plantaciones de palma no funcionen como barreras geográficas.

La selección de las zonas para la plantación de la palma de aceite puede conducirse a terrenos con antecedentes de degradación (Clay 2004; Koh & Wilcove 2008). Utilizar potreros o áreas usadas para otros cultivos no disminuye el éxito en el

establecimiento ni en la producción de la palma de aceite (*Productores Marqués de Comillas Com. Pers.*). De hecho, esto es una forma que se reporta que en varios países de Centroamérica y Latinoamérica llevan el cultivo de palma de aceite, utilizando zonas previamente degradadas para cultivar palma de aceite (Furumo & Aide 2017).

Otras alternativas que se ha planteado para reducir el impacto en la biodiversidad por el cultivo de la palma de aceite es el establecimiento de sistemas agroforestales. En ellos se permite que en el área donde se cultiva la palma de aceite se dejan árboles nativos que reduzcan la homogeneidad de las plantaciones. El intercalar palma de aceite con árboles nativos ha funcionado como en el caso de sistemas agroforestales de café. Este sistema se convirtió en un mejor hábitat para el forrajeo y desplazamiento de los murciélagos insectívoros aéreos, que el tener solo el monocultivo de palma de aceite (Williams-Guillén & Perfecto 2011). También existe la opción de diversificar las áreas de cultivo de palma africana con especies de sotobosque que generen una mayor riqueza de especies como insectos (Clay 2004; Aratrakorn et al. 2006). Cabe mencionar que el rescate del valor intrínseco y económico de los bosques tropicales puede ser una oportunidad para incentivar el pago por servicios ambientales que provee un bosque prístino (Wilcove & Pin Koh 2010). Sin embargo, por cuestiones muchas veces económicas tanto pequeños como grandes productores de aceite de palma descartan esta opción. Por ello, parte del enfoque para reducir la intensificación y expansión de las plantaciones de aceite de palma es la educación ambiental al resaltar la importancia de la biodiversidad. Así como de realizar una búsqueda de opciones económicas junto con el gobierno u Organizaciones No Gubernamentales (ONG's) que retribuyan de forma similar la ganancia obtenida por el cultivo de palma africana.

Este es el primer estudio en el que se evalúa el efecto en el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos en las plantaciones de palma de aceite en el Neotropico. La introducción de *E. guineensis* a México desde 1948 ha mostrado un continuo aumento, con algunos años de baja producción, pero a la par de programas gubernamentales que incentivan su cultivo. Tan solo en el año 2016 se realizó una entrega al Municipio de Marqués de Comillas, en Chiapas de 22 mil plantas de palma de aceite (Instituto de Comunicación Social del Estado de Chiapas 2016). Es necesario establecer una mayor

comunicación entre las diferentes instituciones de gobierno, para que se establezcan normas de manejo en este tipo de programas de forma sinérgica tomando en cuenta tanto el beneficio económico del productor y con la conciencia del cuidado de la biodiversidad.

## Conclusiones

- 1) Las plantaciones de palma tuvieron una riqueza de especies intermedia entre claro y bosque, con especies de murciélagos insectívoros aéreos que usan áreas abiertas.
- 2) La riqueza de especies de murciélagos insectívoros aéreos en el claro fue más alta en época de secas y de lluvias, debido a las condiciones ambientales más heterogéneas que pueden permitir mayor diversidad de insectos, y por lo tanto la presencia de diferentes especies de murciélagos.
- 3) En las plantaciones de palma el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos tuvo la mayor equitatividad en la época de lluvias, mientras que en la época seca fueron los claros los que presentaron la equitatividad más alta.
- 4) La similitud en composición del ensamble de murciélagos insectívoros aéreos fue mayor entre claros y plantaciones de palma en ambas épocas del año.
- 5) Los niveles de actividad de los murciélagos insectívoros aéreos fueron más altos en los claros en la época de secas, seguido por las plantaciones de palma y el bosque.
- 6) La conversión de áreas de bosque a plantaciones de palma de aceite pone en riesgo el hábitat para especies de murciélagos insectívoros aéreos que dependen del bosque, las cuales se encuentran en amenaza o sujetas a protección especial en México.

## Referencias

- Adams, A. M. 2013. Assessing and analyzing bat activity with acoustic monitoring: challenges and interpretations. The University of Western Ontario.
- Adams, A. M., M. K. Jantzen, R. M. Hamilton, y M. B. Fenton. 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. *Methods in Ecology and Evolution* **3**:992–998.
- Adams, M. D., B. S. Law, y K. O. French. 2009. Vegetation structure influences the vertical stratification of open- and edge-space aerial-foraging bats in harvested forests. *Forest Ecology and Management* **258**:2090–2100. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112709005404> (Revisado en abril, 2014).
- Adams, R. A., y S. C. Pedersen. 2013. Bat Evolution, Ecology, and Conservation. Págs. 549.
- Alpizar, P., L. Viquez-R, F. Hong, B. Rodríguez-Herrera y J.F. González-Maya. 2012. Efecto de los claros de bosque en la composición de murciélagos insectívoros en la Reserva Biológica la Tirimbina, Sarapiquí, Costa Rica. *Revista de Biodiversidad Neotropical* **2**:138–142.
- Aratrakorn, S., S. Thunhikorn, y P. Donald. 2006. Changes in bird communities following conversion of lowland forest to oil palm and rubber plantations in southern Thailand. *Bird Conservation International* **16**:71. Disponible en [http://www.journals.cambridge.org/abstract\\_S0959270906000062](http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0959270906000062) (Revisado en enero, 2014).
- Arias-Aguilar, A., E. Chacón-Madriral, y B. Rodríguez-Herrera. 2015. El uso de los parques urbanos con vegetación por murciélagos insectívoros en San José, Costa Rica. *Mastozoología Neotropical* **22**:229–237.
- Ávila, A., L. Ávila, y J. L. Sulvarán. 2014. Impactos socioambientales del cultivo de la Palma Africana (*Elaeis guineensis*) en el Ejido Boca de Chajul, Chiapas, México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*. Págs. 14
- Avila-Flores, R., y M. B. Fenton. 2005. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *BioOne* **86**:1193–1204.
- Berry, N., W. O'connor, M. W. Holderied, y G. Jones. 2004. Detection and Avoidance of Harp Traps by Echolocating Bats. *Acta Chiropterologica* **6**:335–346. Disponible en <http://www.bioone.org/doi/abs/10.3161/001.006.0211>.
- Boyles, J. G., P. M. Cryan, G. F. McCracken, y T. H. Kunz. 2011. Conservation. Economic importance of bats in agriculture. *Science (New York, N.Y.)* **332**:41–42.
- Braun, J. K., Q. D. Layman y M. A. Mares. 2009. *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Species* **846**:1–9.



- Brose, U. y N. D. Martínez- 2004. Estimating the richness of species with variable mobility. *Oikos* **105**: 292-300.
- Carabias, J., P. Meli, y G. Hernández. 2012. Evaluación de los impactos de proyectos de desarrollo sustentable sobre la reducción del cambio de uso de suelo en ejidos de Marqués de Comillas, Chiapas. Informe Final:122.
- Carter, C., W. Finley, J. Fry, D. Jackson, y L. Willis. 2007. Palm oil markets and future supply. *European Journal of Lipid Science and Technology* **109**:307–314.
- Castillo, M. A. 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: un estudio de caso en Marqués de Comillas. Universidad Nacional Autónoma de México
- Ceballos, G., y A.C. Joaquín. 2012. Lista Actualizada De Los Mamíferos De México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología*:54.
- Chung, A. Y. C., P. Eggleton, M. R. Speight, P. M. Hammond, y V. K. Chey. 2000. The diversity of beetle assemblages in different habitat types in Sabah, Malaysia. *Bulletin of entomological research* **90**:475–496. Disponible en [https://www.researchgate.net/profile/Paul\\_Eggleton2/publication/12221366\\_The\\_diversity\\_of\\_beetle\\_assemblages\\_in\\_different\\_habitat\\_types\\_in\\_Sabah\\_Malaysia/links/552fc6d10cf20ea0a06e0d5d.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Paul_Eggleton2/publication/12221366_The_diversity_of_beetle_assemblages_in_different_habitat_types_in_Sabah_Malaysia/links/552fc6d10cf20ea0a06e0d5d.pdf).
- Clarke, F. M., L. V. Rostant, y P. A. Racey. 2005. Life after logging: post-logging recovery of a neotropical bat community. *Journal of Applied Ecology* **42**:409–420. Disponible en <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2005.01024.x> (Revisado en Febrero, 2014).
- Clay, J. 2004. *World Agriculture and the Environment*. Págs. 585.
- Cleveland, C. J. et al. 2006. Estimation of the Economic Value of the Pest Control Service Provided by the Brazilian Free-tailed Bat in the Winter Garden Region of South-Central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**:238–243.
- Colwell, R. K. 2013. Estimate S: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Disponible en [purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates).
- Cortés-Calva, P. 2013. Echolocation (a vision to bats). *Therya* **4**:9–14. Available from <http://www.mastozoologiamexicana.org/doi/10.12933/therya-13-121/therya-13-121.pdf> (Revisado en febrero, 2014).
- Crome, F. H. J., y G. C. Richards. 1988. Bats and Gaps : Microchiropteran Community Structure in a Queensland Rain Forest. *Ecology* **69**:1960–1969.
- CSPI (Center for Science in the Public Interest). 2005. How palm oil harms health, rainforest & wildlife. Págs. 48.
- Cuarón, A. D. 2000. A Global Perspective on Habitat Disturbance and Tropical Rainforest Mammals. Special section: A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest

mammals. *Conservation Biology* **14**:1574–1579. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.01464.x>.

- Danielsen, F. et al. 2009. Biofuel plantations on forested lands: double jeopardy for biodiversity and climate. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* **23**:348–58. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19040648> (Revisado en enero, 2014).
- Danielsen, F., y M. Heegaard. 1995. Impact of logging and plantation development on species diversity: a case study from Sumatra. *Management of tropical forests: towards an integrated perspective*:73–92.
- De la Maza, J. 2015. Caracterización de la subcuenca del Lacantún. Pag. 694 en Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (coords.) 2015. *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*.
- Denzinger, A., y H. U. Schnitzler. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology* **4 JUL**:1–15.
- Dick, C. W., O. J. Hardy, F. A. Jones, y R. J. Petit. 2008. Spatial Scales of Pollen and Seed-Mediated Gene Flow in Tropical Rain Forest Trees. *Tropical Plant Biology* **1**:20–23.
- Dirzo, R., y P. H. Raven. 2003. Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources* **28**:137–167. Disponible en <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>.
- Dixon, M. D. 2012. Relationship between land cover and insectivorous bat activity in an urban landscape. *Urban Ecosystems* **15**:683–695.
- Donald. 2004. Biodiversity Impacts of Some Agricultural. *Issues in International Conservation* **18**:17–37.
- Duverge, P. L., G. Jones, J. Rydell, y R. D. Ransome. 2000. Functional significance of emergence timing in bats. *Ecography* **23**:32–40. Disponible en <http://www.blackwell-synergy.com/links/doi/10.1034/j.1600-0587.2000.230104.x>.
- Emanuelli, M. S. et al. 2009. Red sugar, Green deserts. Págs. 303.
- Emrich, M. A., E. L. Clare, W. O. C. Symondson, S. E. Koenig, y M. B. Fenton. 2014. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology* **23**:3648–3656.
- Erickson, J. L., y S. D. West. 2002. The Influence of Regional Climate and Nightly Weather Conditions on Activity Patterns of Insectivorous Bats. *Acta Chiropterologica* **4**:17–24. Disponible en <http://www.bioone.org/doi/abs/10.3161/001.004.0103>.
- Estrada-Villegas, S., C. F. J. Meyer, y E. K. V. Kalko. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation* **143**:597–608. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320709004741> (Revisado en abril, 2014).

- FAO. 2015. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Disponible en <http://faostat3.fao.org> (Revisado en febrero, 2016).
- FAO. 2016. Agroforestry. Disponible en [www.fao.org](http://www.fao.org) (Revisado en febrero, 2016).
- Fedepalma. 2013. La agroindustria de la palma de aceite: un negocio sostenible e inclusivo. Págs. 67.
- Federico, P. et al. 2008. Brazilian free-tailed bats as insect pest regulators in transgenic and conventional cotton crops. *Ecological Applications* **18**:826–837.
- Fenton. 1998. Emergence, echolocation, diet and foraging behavior of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae). *Biotropica* **30**:314–320.
- Fenton, M. B. 2003. Eavesdropping on the echolocation and social calls of bats. *Mammal Review* **33**:193–204.
- Fenton, M. B. 2013a. Questions, ideas and tools: Lessons from bat echolocation. *Animal Behaviour* **85**:869–879. Elsevier Ltd. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.024>.
- Fenton, M. B., y J. H. Fullard. 1981. Moth Hearing and the Feeding Strategies of Bats. *American Scientist* **69**:266–275.
- Fernández-Montes de Oca, A., A. Gallardo-Cruz, y M. Martínez. 2015. Deforestación en la Región Selva Lacandona. Pags. 61–67 Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (coords.). 2015. En *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*.
- Fischer, M. et al. 2010. Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: The Biodiversity Exploratories. *Basic and Applied Ecology* **11**:473–485.
- Fitzherbert, E. B., M. J. Struebig, A. Morel, F. Danielsen, C.A. Brühl, P. F. Donald, Y B. Phalan. 2008. How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in ecology & evolution* **23**:538–45. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18775582> (Revisado en enero, 2014).
- Fleming, T. H., C. Geiselman, y W. J. Kress. 2009. The evolution of bat pollination: A phylogenetic perspective. *Annals of Botany* **104**:1017–1043.
- Foster, W.A. et al. 2011. Establishing the evidence base for maintaining biodiversity and ecosystem function in the oil palm landscapes of South East Asia. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **366**:3277–91. Disponible en <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/366/1582/3277>.
- Freudmann, A. 2013. Impacts of oil palm plantations on Neotropical bat assemblages. University of Vienna.

- Freudmann, A., P. Mollik, M. Tschapka, y C. H. Schulze. 2015. Impacts of oil palm agriculture on phyllostomid bat assemblages. *Biodiversity and Conservation* **24**:3583–3599. Springer Netherlands. Disponible en "<http://dx.doi.org/10.1007/s10531-015-1021-6>.
- Frick, W. F. 2013. Acoustic monitoring of bats, considerations of options for long-term monitoring. *Therya* **4**:69–78. Disponible en <http://www.mastozoologiamexicana.org/doi/10.12933/therya-13-109/therya-13-109.pdf>  
<http://www.scielo.org.mx/pdf/therya/v4n1/v4n1a7.pdf>.
- Frick, W. F., P. a. Heady, y J. P. Hayes. 2009. Facultative Nectar-Feeding Behavior in a Gleaning Insectivorous Bat (*Antrozous pallidus*). *Journal of Mammalogy* **90**:1157–1164.
- Fukuda, D., O. B. Tisen, K. Momose, y S. Sakai. 2009. Bat diversity in the vegetation mosaic around a lowland dipterocarp forest of Borneo. *Raffles Bulletin of Zoology* **57**:213–221.
- Fukui, D., T. Hirao, M. Murakami, y H. Hirakawa. 2011. Effects of treefall gaps created by windthrow on bat assemblages in a temperate forest. *Forest Ecology and Management* **261**:1546–1552. Elsevier B.V. Disponible en <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378112711000788> (Revisado en mayo, 2014).
- Furumo, P.R. y T.M. Aide. 2017. Characterizing commercial oil palm expansion in Latin America: land use change and trade. *Environment Research Letters*. Págs. 12.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* **73**:57–74.
- Gareth, J., y J. Rydell. 1994. Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*:445–455.
- Gehrt, S. D., y J. E. Chelsvig. 2016. Species-Specific Patterns of Bat Activity in an Urban Landscape. *Ecological Applications* **14**:625–635.
- Ghazali, A., S. Asmah, M. Syafiq, M. S. Yahya, N. Aziz, L. P. Tan, A. R. Norhisham, C. L. Puan, E. C. Turner, y B. Azhar. 2016. Effects of monoculture and polyculture farming in oil palm smallholdings on terrestrial arthropod diversity. *Journal of Asia-Pacific Entomology* **19**:415–421. Disponible en <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1226861515302028>.
- Giannini, N. P., and E. K. V Kalko. 2005. The guild structure of animalivorous leaf-nosed bats of Barro Colorado Island , Panama , revisited The guild structure of animalivorous leaf-nosed bats of Barro Colorado Island , Panama , revisited **7**:131–146.
- Gibbs, H. K., A.S. Ruesch, F. Achard, M. K. Clayton, P. Holmgren, N. Ramankutty, y J. a Foley. 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**:16732–16737. Disponible en <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0910275107>.
- Griffin, D. R. 1971. the Importance of Atmospheric Attenuation for the Echo Location of Bats Chiroptera. *Animal Behaviour* **19**:55–61. Disponible en: //BIOSIS:PREV197253006011.

- Griffin, D. R., F. a. Webster, y C. R. Michael. 1960. The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour* **8**:141–154.
- Guillén-Servent, A., y C. Ibáñez. 2007. Unusual echolocation behavior in a small molossid bat, *Molossops temminckii*, that forages near background clutter. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**:1599–1613.
- Hansen, M. C. et al. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* **342**:850–854.
- Harvey, C., y J. González-Villalobos. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* **16**:2257–2292.
- Hayes, J. P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy* **78**:514–524.
- Hill, J., K. Hamer, J. Tangah, y M. Dawood. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia* **128**:294–302.
- IBM Corp. Released 2012. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. México.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2007. Reserva de la Biosfera Montes Azules.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (n.d.). México en cifras. Marqués de Comillas, Chiapas.
- Instituto de Comunicación Social del Estado de Chiapas, Icosoc. 2016. Velasco entrega 22 mil plantas de palma de aceite en Marqués de Comillas. Disponible en: <http://www.icosochiapas.gob.mx/2016/05/14/velasco-entrega-22-mil-plantas-de-palma-de-aceite-en-marques-de-comillas/>.
- IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3 Disponible en: <http://www.iucnredlist.org>.
- Jakobsen, L., S. Brinkløv, y A. Surlykke. 2013. Intensity and directionality of bat echolocation signals. *Frontiers in Physiology* **4 APR**:1–9.
- Jakobsen, L., y A. Surlykke. 2010. Vespertilionid bats control the width of their biosonar sound beam dynamically during prey pursuit. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:13930–13935.
- Jenzen, D y T. Schoener, 1968. Differences in Insect Abundance and Diversity Between Wetter and Drier Sites During a Tropical Dry Season. *Ecology* **49**:96–110.

- Jones, G. 2005. Echolocation. *Current Biology* **15**:R484–R488.
- Jones, G., D. Jacobs, T. Kunz, M. Willig, y P. Racey. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* **8**:93–115. Disponible en <http://www.int-res.com/abstracts/esr/v8/n1-2/p93-115/> (Revisado en May, 2014).
- Jong, B. H. J. De, S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, y M. A. Cairns. 2000. Carbon Flux and Patterns of Land-Use/Land-Cover Change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**:504–511.
- Jung & Kalko, E. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy* **91**:144–153.
- Jung, K., y E. Kalko. 2011. Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity and Distributions* **17**:262–274. Disponible en <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1472-4642.2010.00738.x> (Revisado en enero, 2014).
- Jung, K., E. Kalko, y O. von Helversen. 2007. Echolocation calls in Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology* **272**:125–137. Disponible en <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-7998.2006.00250.x> (Revisado en enero, 2014).
- Jung, K., y E. K. V. Kalko. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy* **91**:144–153.
- Jung, K., J. Molinari, and E. K. V Kalko. 2014b. Driving factors for the evolution of species-specific echolocation call design in new world free-tailed bats (Molossidae). *PLoS ONE* **9**:1-9.
- Kalko, M., S. AR, y K. EKV. 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* **71**.
- Kalko, E. K. V., S. Estrada-Villegas, M. Schmidt, M. Wegmann, y C. F. J. Meyer. 2008a. Flying high--assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and comparative biology* **48**:60–73. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21669773> (Revisado en Febrero, 2014).
- Kalko, E. K. V., S. E. Villegas, M. Schmidt, M. Wegmann, y C. F. J. Meyer. 2008b. Flying high assessing the use of the aerosphere by bats **48**:60–73.
- Kalko, E. K. V., y H.U. Schnitzler. 2001. How Echolocating Bats Approach and Acquire Food. *BioScience* **51**:557–569.
- Kalko, E. K. V, y C. O. Handley. 2001. Neotropical bats in the canopy : diversity , community structure , and implications for conservation. *Plant Ecology* **153**:319–333.
- Kalko, E. K. V, y H. U. Schnitzler. 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **33**:415–428.

- Karp, D. S., y G. C. Daily. 2014. Cascading effects of insectivorous birds and bats in tropical coffee plantations. *Ecology* **95**:1065–1074.
- Kasso, M., y M. Balakrishnan. 2013. Ecological and economic importance of bats (Order Chiroptera). *ISRN Biodiversity* **2013**:1–9.
- Koh, L. P., y D. S. Wilcove. 2008. Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity? *Conservation Letters*:1–5.
- Korine, C., y E. K. V. Kalko. 2000. Echolocation call design by aerial insectivorous bats in lowland tropical forest **46**:166. Disponible en: //BCI:BCI200000465256.
- Kunz, T. H. et al. 2008. Aeroecology: Probing and modeling the aerosphere. *Integrative and Comparative Biology* **48**:1–11.
- Kunz, T. H., y C. E. Brock. 1975. A comparison of mist nets and ultrasonic detectors for monitoring flight activity bats. *Journal of Mammalogy* **48**:907–911.
- Kunz, T. H., E. B. de Torrez, D. Bauer, T. Lobova, y T. H. Fleming. 2011a. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1223**:1–38.
- Kunz, T. H., E. B. de Torrez, D. Bauer, T. Lobova, and T. H. Fleming. 2011b. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1223**:1–38.
- Kunz, T. H., J. O. Whitaker, y M. D. Wadanolli. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecologia* **101**:407–415.
- Landres, P. B., J. Verner, y J. W. Thomas. 1988. Ecological Uses of Vertebrate Indicator Species : A Critique. *Conservation Biology* **2**:316–328.
- Laurance, W., y C. Peres. 2006. Emerging threats to tropical forest. Págs. 541.
- Lawrence, B. D., y J. a Simmons. 1982. Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. *The Journal of the Acoustical Society of America* **71**:585–590.
- Lazure, L., y M. B. Fenton. 2011. High duty cycle echolocation and prey detection by bats. *The Journal of experimental biology* **214**:1131–1137.
- Liow, L. H., N. S. Sodhi, y T. Elmqvist. 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology* **38**:180–192.
- Lisón, F. G. 2011. Clave de identificación para las llamadas de ecolocación de los murciélagos de la Península Ibérica.
- López-Tellez, M. C. 1998. Composición, diversidad y estructura de una comunidad de murciélagos de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México.

- López-Toledo, L., y M. Martínez-Ramos. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**:663–678.
- MacSwiney, C., F. Clarke, y P. Racey. 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology* **45**:1364–1371. Disponible en <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x> (Revisado en enero, 2014).
- Maddox, T., D. Priatna, E. Gemita, y A. Salampessy. 2007. The conservation of tigers and other wildlife in oil palm plantations, Jambi Province, Sumatra, Indonesia (October 2007). *ZSL Conservation Report* **7**:1–66.
- Mathur, P. K., H. Kumar, J. F. Lehmkuhl, a Tripathi, V. B. Sawarkar, y R. De. 2011. Mammal indicator species for protected areas and managed forests in a landscape conservation area of northern India. *Biodiversity and Conservation* **20**:1–17. Disponible en [://WOS:000286992700001](http://WOS:000286992700001).
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* **8**:780–799.
- Medellín, R. A. 2003. Diversity and conservation of bats in Mexico: research priorities, strategies, and ions. *Wildlife Society Bulletin* **31**:87–97.
- Medellín, R. A., y O. Gaona. 1999. Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* **31**:478–485.
- Medellín, R., M. Equihua, y M. Amin. 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* **14**:1666–1675. Disponible en <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x>.
- Meli, P., G. Hernández-Cárdenas, J. Carabias, L. Ruiz, R. Aguilar-Fernández, y A. Toledo-Guzmán. 2015. La deforestación de los ecosistemas naturales en Marqués de Comillas. Pags. 247–259 Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (coords.). 2015. En *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos*. Págs. 694.
- Meyer, C. F. J., y E. K. V Kalko. 2008. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: Land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography* **35**:1711–1726.
- Meyer, C. F. J., C. J. Schwarz, J. Fahr, F. J. Meyer, y J. Schwarz. 2014. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest-savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology* **20**:397–407.
- Miller, B. W. 2003. Community Ecology of the Non-phyllostomid bats of Northwestern Belize, with a landscape level assessment of the bats of Belize.
- Molina, M. de, y J. A. Martinez. 2011. Ecolocación y detectores de quirópteros. Págs. 1–9.



- Morris, A. D., D. A. Miller, y M. C. Kalcounis-Rueppell. 2010. Use of Forest Edges by Bats in a Managed Pine Forest Landscape. *The Journal of Wildlife Management* **74**:26–34. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/20616825> <http://www.jstor.org/stable/pdfplus/20616825.pdf?acceptTC=true>.
- Murray, K. L., E. R. Britzke, y L. W. Robbins. 2001. Variation in Search-Phase Calls of Bats. *Journal of Mammalogy* **82**:728–737.
- O'Farrel, M. J., y B. W. Miller. 1999. Use of Vocal Signatures for the Inventory of Free-Flying Neotropical Bats†. *Biotropica* **31**:507–516. Disponible en <http://www.lw20.com/20110822182326750.html>.
- Ocón, H. B. F. 2013. Pequeños productores , reestructuración y expansión de la palma africana en Chiapas. *Región y Sociedad*:37.
- OILWORLD. 2014. The Independent Forecasting Service for Oilseeds, Oils & Meals Disponible en <http://www.oilworld.biz/app.php>.
- Oksanen, J. 2015. *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R : vegan tutorial*.
- Patriquin, K. J., L. K. Hogberg, B. J. Chruszcz, M. R. Robert, K. J. Patriquin, L. K. Hogberg, B. J. Chruszcz, y R. M. B. Barclay. 2003. The influence of habitat structure on the ability to detect ultrasound using bat detectors. *Wildlife Society Bulletin* **31**:475–481.
- Pech-Canche, J. M., E. Estrella, D. L. López-Castillo, S. F. Hernández-Betancourt, y C. E. Moreno. 2011. Complementarity and efficiency of bat capture methods in a lowland tropical dry forest of Yucatan, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**:896–903. Disponible en <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-80155199300&partnerID=tZOtx3y1>.
- Peres, C., J. Barlow, y W. Laurance. 2006. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in ecology & evolution* **21**:227–9. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16697907>.
- Persey, S., y S. Anhar. 2010. Biodiversity Information for Oil Palm. *International Conference on Oil Palm and Environment*. Págs. 1-7
- Phommexay, P., C. Satasook, P. Bates, M. Pearch, Y S. Bumrungsri. 2011. The impact of rubber plantations on the diversity and activity of understorey insectivorous bats in southern Thailand. *Biodiversity and Conservation* **20**:1441–1456.
- Pocock, M. J. O., y N. Jennings. 2008. Testing biotic indicator taxa: The sensitivity of insectivorous mammals and their prey to the intensification of lowland agriculture. *Journal of Applied Ecology* **45**:151–160.
- Poku, K. 2002. Small-scale palm oil processing in Africa. *Fao Agricultural Services Bulletin* 148:1–56.

- R Core Team. 2015. R: A language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en <http://www.R-project.org/>.
- Ratcliffe, J. M., L. Jakobsen, E. K. V Kalko, y A. Surlykke. 2011. Frequency alternation and an offbeat rhythm indicate foraging behavior in the echolocating bat, *Saccopteryx bilineata*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **197**:413–423.
- Reid, F. A. 2009. A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico. Page 384.
- Rivera-Parra, P. 2011. Caracterización de la fauna de quirópteros del Parque Nacional Yasuní en base a llamadas de ecolocación.
- Rivero, M., y R. A. Medellín. 2015. Mamíferos del Estado de Chiapas. *Revista Mexicana de Mastozoología* **5**:60–74.
- Rocha, M., S. V. Good-Avila, F. Molina-Freaner, H. Arita, C. Castillo, A. Garcia-Mendoza, A. Silva-Montellano, B. S. Gaut, V. Souza, y L. Eguiarte. 2006. Pollination Biology and Adaptive Radiation of Agavaceae, With Special Emphasis on the Genus *Agave*. *Aliso* **22**:329–344.
- Rodríguez-Aguilar, G., C. L. Orozco-Lugo, I. Vleut, y L.-B. Vazquez. 2016. Influence of urbanization on the occurrence and activity of aerial insectivorous bats. *Urban Ecosystems*. Disponible en <http://link.springer.com/10.1007/s11252-016-0608-3>.
- Rodríguez-San Pedro, A., y J. a. Simonetti. 2013. Foraging Activity by Bats in a Fragmented Landscape Dominated by Exotic Pine Plantations in Central Chile. *Acta Chiropterologica* **15**:393–398. Disponible en <http://www.bioone.org/doi/abs/10.3161/150811013X679017> (Revisado en mayo, 2014).
- Roverud, R. C., V. Nitsche, y G. Neuweiler. 1991. Discrimination of wingbeat motion by bats, correlated with echolocation sound pattern. *Journal of Comparative Physiology A* **168**:259–263.
- Ruiz, T. (en prep.) Software-aided identification of Neotropical bat calls: an active learning approach. University of Ulm.
- Rydell, J., H. T. Arita, M. Santos, y J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology* **257**:27–36. Disponible en <http://ida.lib.uidaho.edu:2054/journal/118924850/abstract>.
- Rydell, J., A. Entwistle, y P. A. Racey. 1996. Timing of Foraging Flights of Three Species of Bats in Relation to Insect Activity and Predation Risk. *Oikos* **76**:243–252.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). 2010. Monografía: Palma de Aceite. Págs. 19.
- Sandoval, E. A. 2011. Paquete Tecnológico Palma de Aceite ( *Alaëis guinnensis* Jacq . ) Establecimiento y mantenimiento. Pages 1–22 SAGARPA-INIFAP.

- Savilaakso, S. et al. 2014. Systematic review of effects on biodiversity from oil palm production. *Environmental Evidence* **3**:1–20. Disponible en <http://www.environmentalevidencejournal.org/content/3/1/4>.
- SEMARNAT. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF), jueves 30 de diciembre de 2010.
- Sloan, J. D. 2016. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:431–451.
- Snell-Rood, E. C. 2012. The effect of climate on acoustic signals: Does atmospheric sound absorption matter for bird song and bat echolocation? *The Journal of the Acoustical Society of America* **131**:1650.
- Stahlschmidt, P., y C. a. Brühl. 2012. Bats as bioindicators - the need of a standardized method for acoustic bat activity surveys. *Methods in Ecology and Evolution* **3**:503–508.
- Stoner, K. E., y M. Henry. 2011. Seed Dispersal and Frugivory in Tropical Ecosystems *Sc Ls Sc Ls. International Commission on Tropical Biology and Natural Resources* **360**:163–166.
- Syafiq, M., A. R. Nur Atiqah, A. Ghazali, S. Asmah, M. S. Yahya, N. Aziz, C. L. Puan, y B. Azhar. 2016. Responses of tropical fruit bats to monoculture and polyculture farming in oil palm smallholdings. *Acta Oecologica* **74**:11–18. Disponible en <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X1630087X>.
- Szewczak, J. M. 2009a. Echolocation Call Characteristics of Arizona Bats:1–4.
- Szewczak, J. M. 2009b. Echolocation Call Characteristics of Eastern US Bats.
- Szewczak, J.M. 2010. Full Spectrum and Zero Crossing.
- Team, R. C. 2015. R: A language and Environment for Statistical Computing. R.
- Teixeira, S., y J. Jesus. 2009. Echolocation Calls of Bats from Madeira Island: Acoustic Characterization and Implications for Surveys. *Acta Chiropterologica* **11**:183–190.
- Threlfall, C. G., B. Law, y P. B. Banks. 2012. Sensitivity of insectivorous bats to urbanization: Implications for suburban conservation planning. *Biological Conservation* **146**:41–52. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320711004459> (Revisado en abril, 2014).
- Tilman, D., J. Fargione, B. Wolff, C. D'Antonio, A. Dobson, R. Howarth, D. Schindler, W. H. Schlesinger, D. Simberloff, y D. Swackhamer. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science (New York, N.Y.)* **292**:281–4. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11303102> (Revisado en abril, 2014).
- Towns, V., R. León-Pérez, J. de la Maza, y S. Morató. 2015. Mamíferos de la Subcuenca del Lacantún. Pags. 145–159 Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (coords.). 2015. En

Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos. Págs. 694

Turner, E. C., y W. A. Foster. 2009. The impact of forest conversion to oil palm on arthropod abundance and biomass in Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* **25**:23.

Vos, J. 2002. Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona, 1950-2000. Págs. 505.

Wang, Z.Y., J. H. W. Lee, y C. S. Melching. 2014. River, Dynamics and Integrated River Management. Págs. 673.

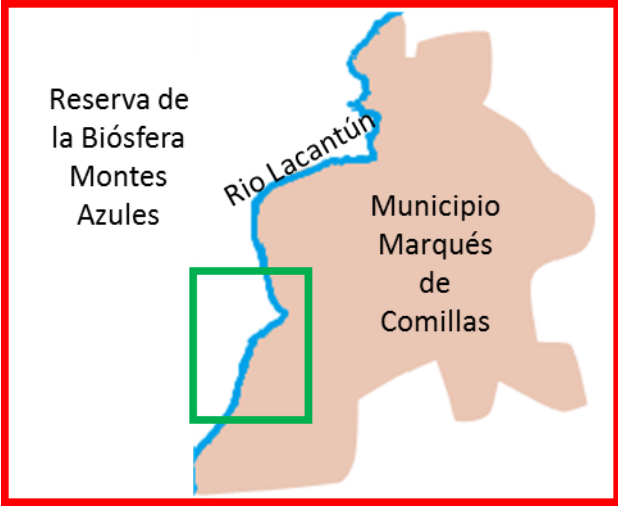
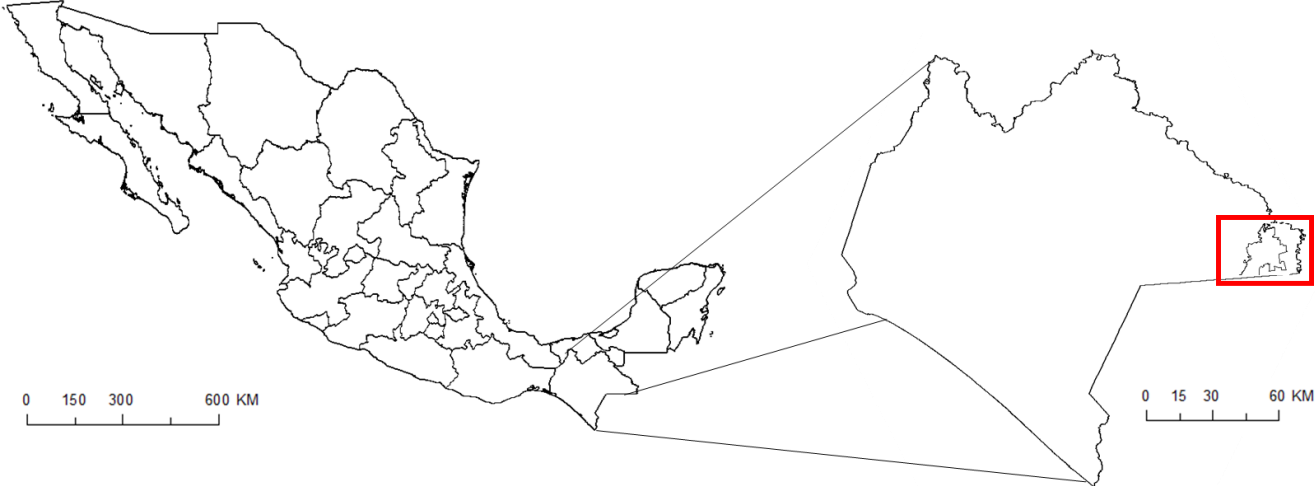
Wilcove, D., y L. Pin Koh. 2010. Addressing the threats to biodiversity from oil-palm agriculture. *Biodiversity and Conservation* **19**:999–1007. Disponible en <http://link.springer.com/10.1007/s10531-009-9760-x> (Revisado en enero, 2014).

Williams-Guillén, K., y I. Perfecto. 2011. Ensemble composition and activity levels of insectivorous bats in response to management intensification in coffee agroforestry systems. *PloS one* **6**:e16502. Disponible en <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-79551550017&partnerID=tZOtx3y1> (Revisado en Abril, 2014).

Williams-Guillén, K., I. Perfecto, y J. Vandermeer. 2008. Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science (New York, N.Y.)* **320**:70.

**Anexo 1**

Zona de estudio



Localización de la región de estudio, así como el límite entre la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y el Municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México. El cuadro verde indica la zona de estudio.

## Anexo 2

### Sitios de grabación



Imágenes de la zona de estudio. Arriba: El triángulo muestra los sitios de bosque y claro en la Reserva de la Biósfera Montes Azules y los cuadrados las diferentes plantaciones de palma de aceite (*Elaeis guineensis*). Abajo: Un acercamiento a los sitios dentro de la Reserva, los triángulos son los sitios de bosque y los rombos los de claro.

### Anexo 3

<i>Parámetros utilizados en el muestreo en la RBMA y Marqués de Comillas (2015).</i>	
Espectro completo	384 kHz
Formato	WAV
Ganancia	Automática
Frecuencia mínima	12 kHz
Frecuencia máxima	192 kHz
Duración mínima	1.5 ms
Duración máxima	200 ms
Nivel de disparo	12 dB
Ventana de disparo	9.9 s
Máxima duración del disparo	10.0 s
Hora de inicio	18:00 / 17:30 *
Tiempo total de activación	3:00:00

\*18:00 para época seca y 17:30 para época lluviosa de acuerdo a la media hora antes de la puesta del sol.

#### Glosario de parámetros

**Espectro completo:** Representación completa de la grabación (señal, eco, ruido). Debe ser doble a la máxima frecuencia que se puede grabar. Proporciona intensidad de las llamadas.

**Formato:** En WAV se consume menos batería y es compatible en cualquier software de audio.

**Ganancia:** Los decibeles mínimos para grabar (en condiciones de mucho ruido 12 dB).

**Frecuencia mínima:** límite inferior de frecuencia para considerar la llamada de un murciélago.

**Frecuencia máxima:** límite superior de frecuencia para considerar la llamada de un murciélago.

**Duración mínima:** límite más restringido en tiempo para considerarse una llamada de murciélago.

**Duración máxima:** límite más amplio en tiempo para considerarse una llamada de murciélago.

**Nivel de disparo:** Define el valor mínimo del umbral que se necesita para comenzar una grabación. Es el nivel en el que se considera un murciélago y se descarta el ruido de fondo.

**Ventana de disparo:** El tiempo que continúa grabando una vez iniciada la grabación por la señal de interés.

**Máxima duración del disparo:** Una vez iniciada la grabación, es el máximo tiempo que tendrá el archivo de grabación en ausencia de otra señal.

**Hora de inicio:** Hora predeterminada al encendido automático del equipo para mantenerse en espera de señales que disparen las grabaciones.

**Tiempo total de activación:** el periodo de tiempo que la grabadora estará encendida para grabar las señales al momento de detectarlas.