



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE
MURCIÉLAGOS EN PARCELAS DE
DIFERENTES EDADES DE SUCESIÓN EN EL
BOSQUE TROPICAL HÚMEDO DE MÉXICO:
IMPLICACIONES PARA LA REGENERACIÓN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

ERIKA IVETEE DE LA PEÑA CUÉLLAR

DIRECTORA DE TESIS: DRA. KATHRYN E. STONER

MORELIA, MICHOACÁN

MARZO, 2010



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.


Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre del 2009, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **De la Peña Cuellar Erika Ivete** con número de cuenta **508010679** con la tesis titulada: **"Estructura de la comunidad de murciélagos en parcelas de diferentes edades de sucesión en el bosque tropical húmedo de México: Implicaciones para la regeneración"** bajo la dirección de la **Dra. Kathryn E. Stoner**.

Presidente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal:	Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo
Secretario:	Dra. Kathryn E. Stoner
Suplente:	Dr. Alejandro Estrada Medina
Suplente:	Dra. Julieta Benitez Malvido

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 8 de febrero del 2010


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo recibido por el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Agradezco al CONACYT por el apoyo económico recibido a través de una beca de maestría.

Agradezco a la Coordinación de Estudios de Posgrado por la beca de fomento a la graduación que me otorgaron

La presente tesis fue financiada por el proyecto MABOTRO-CONACYT (2002-01-0597 y 2005-51043).

Reitero mis agradecimientos a todos los miembros del jurado: Dra. Kathryn E. Stoner, Dra. Julieta Benitez Malvido, Dr. Miguel Martínez Ramos, Dr. Alejandro Estrada Medina y Dr. Gerardo Herrera Montalvo, cuyas aportaciones fueron imprescindibles para la realización y mejoramiento de este trabajo.

De manera especial quiero agradecer a mi asesora Kathy por darme la oportunidad de formar parte de este proyecto, además de su apoyo y consejos invaluable en mi formación académica. Gracias a los miembros de mi comité tutorial Dr. Alejandro Estrada y Dr. Miguel Martínez por haberme compartido su experiencia y conocimientos, fue un honor colaborar en este trabajo. |

Quiero agradecer enormemente a Rafael Lombera Estrada “Don Rafa” por su valiosa colaboración y entusiasmo en este trabajo. Gracias por cuidarme y por sus enseñanzas en el trabajo de campo, sin usted la experiencia de conocer la Lacandona no hubiera sido igual.

Agradezco también a Adolfo Jamangapee por su participación y su entrega en el trabajo de campo, por su disposición para aprender sobre mi trabajo y enseñarme acerca del suyo. Gracias a todas las personas de los ejidos de Loma Bonita y Chajul que colaboraron para el desarrollo de este trabajo, compartiendo sus ideas y experiencias además de la hospitalidad brindada, en especial a Doña Chana y Don Manuel y a la familia Jamangapee por recibirme en sus casas siempre con una sonrisa y un lugar para compartir su mesa.

Gracias Juan Luis por estar a mi lado siempre, cuidarme e impulsarme, compartir tu experiencia y conocimientos, acompañarme a campo y aguantar tantos mosquitos, soportar mi neurosis, sacarme a flote en los momentos más difíciles, ayudarme a nunca perder de vista nuestro objetivo y sobre todo por sufrir y disfrutar la vida juntos.

Gracias Ana, por ser una gran amiga, estar siempre a mi lado, escucharme y compartir tantos momentos conmigo.

Gracias a todas las personas que colaboraron en campo: Santanita Martínez, Erika Urbiola y Francisco Martínez. A Luis Daniel, gracias por tu ayuda en los análisis de datos. A Juan Manuel Lobato-García, gracias por ayudarnos con el equipo de campo y los trámites. Agradezco a mis compañeros de laboratorio y maestría en el CIECO por su amistad y compañía.

Por último quiero agradecer a las personas que me han impulsado e inspirado a superarme, quienes me han apoyado incondicionalmente, mi familia, mis papás Olga y Luis, mis hermanos Luis y Omar y mis sobrinas Melanie y Ximena, gracias a ustedes he llegado hasta aquí, son mi motivación y alegría, gracias por estar conmigo.

INDICE

RESUMEN.....5

ABSTRACT.....7

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL.....8

 Destrucción de hábitat, fragmentación y sucesión en bosque tropical.....8

 Comunidades de quirópteros en el contexto de sucesión y fragmentación.....11

 Importancia de murciélagos en la dispersión de semillas.....14

 Hipótesis y objetivos generales.....18

 Literatura citada

CAPITULO II

Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico.....26

 Introduction.....29

 Methods.....32

 Study area and sampling sites.....33

 Bat sampling.....34

 Analyses.....34

 Results.....37

 Discussion.....40

 Literature cited.....45

CAPITULO III

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....63

 Literatura citada.....67

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Resumen de estudios sobre el efecto de la fragmentación y sucesión secundaria en la comunidad de murciélagos realizados en el Neotrópico.....	13.
Figura 1. Efecto de la dispersión en la probabilidad de sobrevivencia de los propágulos.	16
Table 1. Number of total captures (n), number of total species (s), bat abundance (bats per mist-net hour [MNH]) and species abundance (bats per mist-net hour [MNH]) in early, intermediate and late successional stage in the Lacandona region, Chiapas, Mexico.....	54
Table 2. Number of individuals captured at each successional stage in the Lacandona region, Chiapas, Mexico.....	55
Table 3. Results of the hypothesis tests (Montecarlo simulation).....	57
Figure 1. Location of the Montes Azules Biosphere Reserve in the region of Lacandona, Chiapas, southeastern Mexico and bat sampling sites within successional stages.....	59
Figure 2. Rank-abundance (dominance diversity) curves of bat species captured at Lacandona forest in all sampled sites.....	60
Figure 3. Individual-based rarefaction curves for bats at each successional stage at the Lacandona forest.....	61
Figure 4. Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (MDS) ordination of the study site based on bat abundance data in different successional stages in the Lacandona forest.....	62

RESUMEN

Pocos estudios han evaluado los cambios que presentan las comunidades animales a través de la sucesión secundaria en los bosques tropicales. Debido al papel que juegan en procesos como la dispersión de semilla y polinización, los cambios estructurales en la comunidad de murciélagos filostómidos tienen consecuencias directas sobre la regeneración y sucesión del bosque. El objetivo de este trabajo fue documentar los cambios en la estructura de los ensamblajes de murciélagos a través de la sucesión secundaria en el bosque tropical húmedo en Chiapas, México. El muestreo de murciélagos se realizó con redes de niebla a nivel del sotobosque durante 18 meses en 10 sitios que representan 3 estadios sucesionales. Cuatro sitios de sucesión temprana (2-8 años de abandono), cuatro sitios de sucesión intermedia (10-20 años de abandono) y dos sitios de sucesión tardía (bosque maduro). Se capturaron 1179 murciélagos que corresponden a 29 especies. En el bosque maduro se registró la mayor riqueza de especies, equidad y nueve especies fueron encontradas exclusivamente ahí. En contraste, los otros estadios sucesionales presentan solo una especie exclusiva y mostraron una menor riqueza de especies. Las capturas estuvieron dominadas por: *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perpicillata*, *Artibeus jamaicensis* y *Glossophaga soricina* quienes en conjunto representan el 88.2% de los murciélagos filostómidos. El 90% de las especies capturadas en los estadios sucesionales temprano e intermedio corresponden al gremio frugívoro y 84% en el estadio tardío. En promedio, aproximadamente la mitad de las especies se comparten entre hábitats (N=29 species). El índice de Jaccard mostró la mayor similitud entre los estadios temprano e intermedio, mientras que los estadios temprano y tardío son los menos similares. El número de capturas de especies de la subfamilia Phyllostominae se incrementó durante la sucesión. El gremio carnívoro fue encontrado exclusivamente en el estadio tardío. Se concluye que el bosque continuo es el principal reservorio de especies, especialmente de los gremios insectívoros de sustrato y carnívoro, sin embargo, los fragmentos

de bosque secundario poseen también alta diversidad de especies, principalmente del gremio frugívoro.

Palabras clave: Comunidad, diversidad, frugívoros, gremios, murciélagos filostómidos, sucesión

ABSTRACT

Few studies have evaluated changes in animal communities through secondary succession in tropical forests. Due to their role in seed dispersal and pollination, structural changes in the community of phyllostomid bats have direct consequences on forest regeneration and ecological succession. The objective of this work was to document changes in the structure of bat assemblages among secondary successional stages in a tropical rain forest in Chiapas, Mexico. The community of bats was mist-netted at ground level during 18 months in 10 sites belonging to 3 successional stages. Four sites were represented by early succession (2-8 years of abandonment), four sites intermediate succession (10-20 years of abandonment) and two sites late succession (mature forest). We captured 1179 bats comprising 29 species. Mature forest showed highest species richness and evenness, and possessed nine species that were exclusively found there. In contrast, early and intermediate successional stages contained only one exclusive species, and showed lower species richness. Captures were dominated by: *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perpicillata*, *Artibeus jamaicensis* and *Glossophaga soricina* which together represented 88.2% of the phyllostomid bats. Frugivores made up more than 90% of the species captured in successional stages and 84% in mature forest. On average, approximately half of the species were shared between habitats (N=29 species). The Jaccard index shows the greatest similarity between early and intermediate stages, and the lowest similarity between early and late. The number of gleaning insectivore species increased during succession. The carnivorous guild was exclusively found in the late stage (3 species). We conclude that the continuous forest is the main reservoir of species, especially in the gleaning insectivore and carnivore guilds; however, secondary vegetation also possesses a great diversity of species, including many in the frugivore guild.

Keywords: Community, diversity, frugivores, guilds, phyllostomid bats, succession.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Destrucción de hábitat, fragmentación y sucesión en bosque tropical

Actualmente en mesoamérica se encuentran paisajes conformados por mosaicos heterogéneos, integrados por fragmentos de vegetación natural, áreas de pastos, cultivos y diferentes etapas de sucesión ecológica y una gran matriz agropecuaria (Montero-Muñoz y Sáenz 2007). La reducción de la cubierta vegetal ocasiona problemas como modificaciones en los ciclos hídricos y cambios regionales de los regímenes de temperatura y precipitación, favoreciendo con ello el calentamiento global, la disminución en el secuestro de bióxido de carbono, así como la pérdida de hábitats o la fragmentación de ecosistemas (Chazdon 2003). En México el área con mayor cobertura de selvas húmedas es la Selva Lacandona (Chiapas) y se estima que el 31% de la superficie forestal se perdió durante la década de los noventa principalmente provocado por actividades agropecuarias (De Jong et al. 2000).

La fragmentación tiene como consecuencia inmediata cambios en las comunidades vegetales, lo que ocasiona la desaparición parcial o total de comunidades de algunos grupos como insectos, aves y mamíferos (Saunders et al. 1991, Dirzo y García 1992, Turner 1996, Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2007). Por ejemplo, se ha observado que la riqueza de insectos disminuye notablemente en los fragmentos y que el movimiento de algunos polinizadores se ve negativamente afectado (Harris y Johnson 2004). En el caso de los vertebrados existen numerosos reportes acerca del efecto negativo que tienen las poblaciones de aves (e.g. Daily et al. 2001) y primates ante la pérdida, transformación y fragmentación del hábitat (e.g. Estrada y Coates-Estrada 1995,1996).El futuro de la selva húmeda depende cada vez más de la distribución, extensión, dinámica y conservación de los fragmentos remanentes de selva. Por ello es necesario conocer el papel que juegan dichos fragmentos en los procesos de sucesión en campos degradados (Chazdon 2003).

Durante millones de años las selvas húmedas han estado sometidas a procesos ecológicos y evolutivos asociados a condiciones naturales. La caída habitual de ramas y árboles de gran tamaño da lugar a la dinámica de claros, la cual juega un papel crítico en el desarrollo de nuevas generaciones de plantas y animales. Los claros forman parte de un ciclo de regeneración natural a través del cual la estructura y la composición de la comunidad vegetal se renuevan espacial y temporalmente (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995, Martínez-Ramos et al. 1988).

Esto contrasta drásticamente con el cambio de uso de suelo derivado de las actividades antropogénicas como la deforestación con fines agropecuarios y de urbanización que son por lo general, disturbios de gran extensión, intensidad elevada y de larga duración (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). La deforestación es un proceso que afecta de manera negativa la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas disminuyendo considerablemente la capacidad de regeneración natural del bosque.

Cuando a la regeneración natural se le permite tomar su lugar, el área que fue alterada sufre un proceso de sucesión paralelo entre comunidades de plantas y animales dando paso a la formación de bosques secundarios (Fox et al. 2000). El concepto de sucesión secundaria se basa en la idea de que las especies tienen diferentes capacidades de adaptarse a las condiciones ambientales prevalecientes en determinado momento. De tal manera que sucesión ecológica es un término que se utiliza para identificar los cambios temporales que se presentan en la estructura, la composición taxonómica y las funciones de un ecosistema después de que éste es perturbado (Laska 2001). El cambio sucesional en comunidades biológicas también se puede definir como el cambio secuencial de las abundancias relativas de las especies dominantes en una comunidad (Muscarella y Fleming 2007).

Finegan (1992) se refiere al bosque secundario como a la vegetación leñosa que se desarrolla en tierras que son abandonadas después de que su vegetación original o bosque

primario, es destruido por la actividad humana. La estructura y composición del bosque secundario cambia ampliamente respecto al bosque primario e igualmente cambia a lo largo de la sucesión. Los cambios que ocurren en el ecosistema en sucesión, así como la velocidad con la que ocurren estos cambios, dependen de las características del disturbio y la disponibilidad de propágulos regenerativos (semillas y plántulas), del ambiente biótico y de las condiciones abióticas (Pickett et al. 1987). En las regiones tropicales, la disponibilidad de propágulos regenerativos y la disponibilidad de micro hábitats propicios para el desarrollo de éstos, son dos factores que actúan como controladores de la sucesión vegetal en un campo agropecuario abandonado (Uhl 1987). La disponibilidad de propágulos depende de la cercanía al remanente de vegetación, extensión, y de la intensidad y la duración del uso del suelo. Entre mayor es la extensión del campo abandonado mayor es la distancia promedio a la fuente de propágulos que pueden arribar al campo por dispersión de animales o por el viento (Cubiña y Aide 2001).

El entendimiento de los cambios que ocurren en el ecosistema en sucesión es de vital importancia y constituye una de las más importantes áreas de estudio en la conservación de los ecosistemas tropicales. Esto puede ser evaluado mediante el estudio de grupos taxonómicos de dispersores que desempeñen papeles significativos en la estructura y dinámica del bosque y estar lo suficientemente bien representados en número de individuos que permitan el análisis (Brosset et al. 1996). Las aves fueron los primeros vertebrados dispersores en ser empleados en investigación sobre la sucesión y regeneración del bosque (Terborgh y Weske 1969, Cardoso-da Silva et al. 1996), sin embargo los murciélagos (Chiroptera) también pueden ser utilizados en este campo de estudio, ya que son los únicos mamíferos que presentan una movilidad semejante a la de las aves, además de que como grupo abarcan un amplio espectro trófico y muchas especies tienen una alta especificidad de hábitat (Fenton et al. 1992, Nowak 1994). En particular, aves y murciélagos tienen un papel fundamental asegurando la continuidad de los procesos ecológicos del bosque, ya que estos grupos son los mayores contribuidores a la dispersión de semillas en hábitats perturbados o fragmentados (Whittaker y

Jones 1994, Artega et al. 2006).

Comunidades de quirópteros en el contexto de fragmentación del hábitat y sucesión

La fragmentación del hábitat afecta de diversas maneras a la comunidad de quirópteros en los neotrópicos y diversos estudios ya han documentado la respuesta de éstos ante la fragmentación del hábitat (Tabla 1). En un estudio al este de Quintana Roo, Fenton et al. (1992) documentaron mayor diversidad de murciélagos en el bosque continuo que en áreas perturbadas. Además, que al igual que Medellín et al. (2000) reportan mayor número de especies de la subfamilia Phyllostominae (Phyllostomidae) capturadas en el bosque continuo que en áreas perturbadas; por lo que concluyen que los miembros de esta subfamilia son muy sensibles a la fragmentación, y sugieren que la falta de especies de esta subfamilia es un indicador de altos niveles de perturbación. Resultados similares fueron reportados por Cosson et al. (1999) en la Guyana Francesa, donde observaron un impacto negativo en la riqueza, abundancia y diversidad de especies, así como cambios importantes en la composición de los gremios siendo la distancia de aislamiento del fragmento el factor principal que afecta dichas características.

En contraste con lo anterior, en otros estudios la comunidad de murciélagos no mostró cambio en la diversidad a través de bosque continuo, fragmentos de bosque y mosaico agrícola, además, estos estudios subrayan la presencia de especies oportunistas, en especies de vegetación secundaria (*e.g. Carollia sp. y Stumira sp.*) en zonas con altos grados de perturbación y subrayan la importancia de los parches de bosque primario que incrementan las oportunidades de sobrevivencia de los murciélagos (Brosset et al. 1996, Estrada y Coates-Estrada 2002).

Sin embargo, también existen reportes en donde no se encuentran diferencias en las comunidades de murciélagos entre hábitats fragmentados y no fragmentados. Schulze, et al. (2000) en Petén Guatemala, reportan no haber encontrado diferencia en la riqueza de especies

entre bosque continuo y fragmentos de bosque. Asimismo Clake et al. (2005) compararon los efectos de dos sistemas de explotación y bosque primario sobre la diversidad y abundancia de murciélagos en la reserva forestal Victoria-Mayaro en Trinidad y Tobago y tampoco encontraron diferencia significativa entre los hábitats explotados y el bosque primario, sin embargo en ambos sistemas de explotación existe una declinación de carnívoros e incremento de frugívoros.

Es importante señalar que también se ha reportado un efecto positivo de la perturbación de hábitat en algunos casos. Gorresen y Willig (2004) en Paraguay obtuvieron que la riqueza de especies fue mayor en ambientes moderadamente deforestados; sin embargo, es relevante que el bosque continuo presentó mayor equidad. Otro trabajo en Iquitos, Perú, estudió como cambia la abundancia de la población de murciélagos a través de campos agrícolas, sitios abandonados (bosque secundario) y bosque maduro, en donde se observó que las especies frugívoras y nectarívoras fueron más abundantes en los campos agrícolas, con un decremento para los demás gremios (Willig et al. 2007).

No obstante, pocos estudios se han encauzado a documentar la estructura y cambios que ocurren en las comunidades de murciélagos durante la sucesión secundaria en los bosques tropicales (Tabla 1). Bajo este esquema, Castro-Luna et al. (2007), evaluaron la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos asociada a cuatro estados de vegetación secundaria, en el sureste de México y no encontraron diferencias significativas en riqueza y diversidad. No obstante la composición fue diferente, siendo los gremios frugívoros más abundantes en los estadios jóvenes y la mayoría de especies raras fueron encontradas únicamente en los estadios maduros.

Recientemente en el bosque tropical seco de Jalisco, México, Ávila-Cabadilla et al. (2009) evaluaron los cambios en la riqueza, diversidad y abundancia de los murciélagos filostómidos, durante el proceso de sucesión secundaria en parcelas con diferentes edades de regeneración. En las etapas sucesionales tardías ocurrieron la mayor cantidad de especies e

individuos y se observó un patrón aditivo en el número de especies con más especies en las etapas de sucesión más avanzadas.

Tabla 1. Resumen de estudios sobre el efecto de la fragmentación y sucesión secundaria en la comunidad de murciélagos realizados en el Neotrópico. Atributos (S: riqueza, Sp. D. densidad de especies, Div. Diversidad, Ab. Abundancia total). Efecto (NS: no significativo, (<): disminución, (>): Aumento. El efecto de fragmentación fue determinado comparando áreas con disturbio contra bosque maduro. El efecto de la sucesión secundaria corresponde a la tendencia encontrada durante dicho proceso (Modificado de Ávila-Cabadilla et al. 2009).

<u>Condición/Sitio</u>	<u>Tipo de Bosque</u>	<u>Efecto</u>				<u>Referencia</u>	
		<u>S</u>	<u>Sp. D.</u>	<u>Div.</u>	<u>Ab.</u>		
<u>Fragmentación</u>							Imp orta nci a de mur ciél ago s en la dis
Quintana Roo, México	lluvioso	—	NS	<	NS	Fenton et al. 1992	
Guyana Francesa	lluvioso	<	—	—	>	Brosset et al. 1996	
Guyana Francesa	lluvioso	—	<	<	<	Cosson et al. 1999	
Petén, Guatemala	lluvioso	NS	—	—	—	Schulze et al. 2000	
Maracayu, Paraguay	húmedo	>	—	—	—	Gorresen y Willig 2004	
<u>Perturbación/Disturbio</u>							
Chiapas, México	lluvioso	>	—	>	—	Medellín et al. 2000	
Los Tuxtlas, México	húmedo	NS	>	>	>	Estrada & Coates-Estrada 2002	
Trinidad y Tobago	húmedo	NS	—	NS	NS	Clarke et al. 2005	
Iquitos, Perú	lluvioso	—	—	—	>	Willig et al. 2007	
<u>Sucesión</u>							
Tabasco, México	lluvioso	—	NS	NS	NS	Castro-Luna et al. 2007	
Jalisco, México	seco	>	—	NS	NS	Ávila-Cabadilla et al. 2009	

persión de semillas

La comunidad animal afecta de diversas maneras el cambio sucesional. En particular, la zoocoria, además de que caracteriza especialmente a las plantas pioneras de ecosistemas tropicales, desempeña un papel primordial en la sucesión y regeneración del bosque tropical (Prévost 1983, Howe y Miriti 2004, Muscarella y Fleming 2007). Aproximadamente el 70-90% de las especies de plantas leñosas de selvas húmedas son dispersadas por vertebrados frugívoros (Wilson et al. 1989) y ha sido ampliamente documentada la importancia que tienen

los vertebrados en la dispersión de semillas en los bosques tropicales (Howe y Smallwood 1982).

La efectividad de un animal frugívoro como dispersor primario de las semillas de una especie de planta depende en gran medida de la cantidad y la calidad de la dispersión. La cantidad depende del número de visitas del dispersor a la planta y el número de semillas dispersadas por visita. En tanto la calidad depende del efecto que tiene el paso de la semilla a través de la boca y el aparato digestivo del dispersor y la calidad del establecimiento que se refiere a la probabilidad de que la semilla sea depositada en un lugar donde pueda sobrevivir y llegar a adulto (Schupp 1993).

Varios estudios han señalado el papel primordial que tienen las especies de murciélagos nectarívoras y frugívoras en la dinámica de bosques tropicales, ya que se ha demostrado que la interacción murciélago-planta favorece el entrecruzamiento de árboles tropicales y actúan como vectores de dispersión de semillas y polinizadores promoviendo la regeneración (Heithaus et al. 1975, Charles-Dominique 1986, Stoner et al. 2002). En el bosque tropical de Guyana Francesa, se determinó que aproximadamente la mitad de las especies vegetales más abundantes en las áreas perturbadas o en regeneración son dispersadas por murciélagos (Charles-Dominique 1986). En el bosque húmedo de la Selva Lacandona (Chiapas, México), se ha documentado que los quirópteros forman parte fundamental en los procesos sucesionales y de restauración del bosque húmedo tropical, ya que dispersan mayor número de semillas y especies que las dispersadas por aves, principalmente en sitios perturbados. Además, el 50% de las especies dispersadas por murciélagos son especies pioneras (Medellín y Gaona 1999).

El modelo de Janzen-Connell (Fig 1) predice que las plántulas reclutan con mejor éxito separadas por una cierta distancia de los adultos relacionados, manteniendo así una alta diversidad. La mortalidad dependiente de la densidad puede evitar que las especies comunes ocupen todo el espacio disponible, y por consiguiente puede ser importante en el

mantenimiento de la diversidad en bosques tropicales (Janzen 1970, Connell y Slatyer 1977).

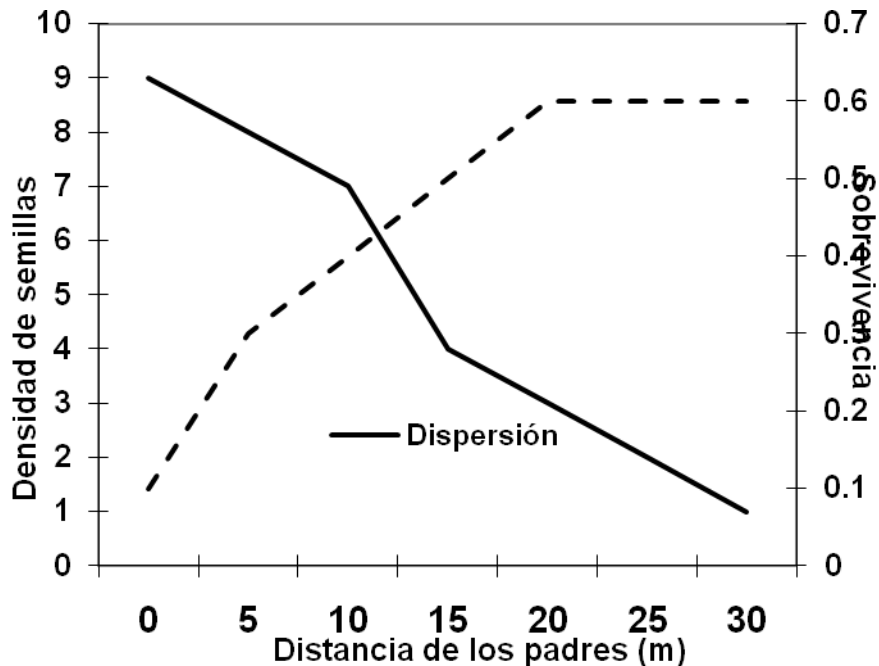


Figura 1. Efecto de la dispersión en la probabilidad de supervivencia de los propágulos.

También la dispersión permite la colonización de hábitats nuevos y micro sitios críticos para el establecimiento de plantas, lo que aumentaría las probabilidades de supervivencia hasta el estado reproductivo (Howe y Smallwood 1982). No obstante, la disposición espacial inicial de las semillas no es fija, ya que es rápidamente alterada por procesos de post-dispersión, principalmente por la remoción por roedores, hormigas y escarabajos coprófagos. Es decir, cuando se estudia la efectividad de un grupo animal como dispersor primario de semillas, no basta con analizar la cantidad de semillas que son dispersadas, sino que es necesario examinar además el lugar en donde son dispersada y su destino final, a través de los procesos de post-dispersión (Balcomb y Chapman 2003).

La eficiencia del dispersor de semillas depende en gran parte del tiempo de retención de las semillas que ingiere. El tiempo promedio de tránsito intestinal de los murciélagos frugívoros varía entre 15-40 minutos, y mientras más tiempo permanezcan las semillas en el intestino del

murciélago, mayor será la probabilidad de que éstas sean dispersadas a mayor distancia (Bonaccorso y Gush 1987, Morrison 1978). Un trabajo de revisión concluye que la germinación de la mayoría de semillas ingeridas por murciélagos frugívoros (Pteropodidae y Phyllostomidae) no mostró ser influenciada por el paso del tracto digestivo; sin embargo, existe mucha variación, depende de la especie, y factores como las condiciones ambientales, morfología, edad de las semillas y la época en que fue producida (Traveset 1998).

Se ha demostrado que las semillas de *Cecropia peltata* que han transitado a través del tracto digestivo de murciélagos, muestran un porcentaje de germinación significativamente mayor que las colectadas directamente del fruto (Fleming y Williams 1990). Esto es probablemente debido a que la pulpa de los frutos de muchas especies es rápidamente atacada por hongos que pueden afectar la viabilidad de la semilla; sin embargo aquellas que han pasado por el tracto digestivo de un frugívoro, reducen la probabilidad de contaminación, ya que los hongos no encuentran sustrato debido a la remoción del mesocarpo (Janzen 1977).

Los patrones de movimiento y forrajeo, así como la distribución espacial de algunos murciélagos frugívoros los sitúan como cruciales agentes de dispersión de semillas. Por ejemplo, estudios del comportamiento de forrajeo de *Artibeus jamaicensis*, en la isla Barro Colorado (Morrison 1978) determinaron que aunque se alimenta de diferentes especies de frutos como *Cecropia obtusifolia*, *Spondias mombin*, y *Quararibea asterolepsis*, muestra una marcada preferencia por el género *Ficus*, regresando al mismo árbol hasta por 8 noches consecutivas. El murciélago frugívoro *Carollia perspicillata* puede trasladarse más de 2.5km desde su sitio de descanso al área de alimentación, visitando al menos dos áreas de alimentación por noche. Durante la época seca, *C. perspicillata* extienden su área de forrajeo, cambiando incluso los senderos de vuelo, demostrando así, que el territorio utilizado por los murciélagos es amplio (Fleming 1988, Bernard y Fenton 2003). Mello et al. (2008), utilizaron radio telemetría para determinar los hábitos de forrajeo de *Sturnira lilium* y encontraron que este murciélago frugívoro usa amplias distancias durante el forrajeo (480–760m) y una variedad

de refugios durante una misma noche, lo que lo convierte en un excelente dispersor de semillas.

Los murciélagos filostómidos claramente ejercen un papel fundamental como dispersores en la regeneración y mantenimiento de especies en los bosques tropicales debido principalmente a la capacidad de vuelo que les permite cubrir largas distancias en cortos periodos de tiempo, cruzar diferentes tipos de vegetación, e incluso barreras físicas, difíciles de atravesar para otros mamíferos dispersores. Además el comportamiento de forrajeo de los murciélagos frugívoros los ubica como agentes de dispersión idóneos para la diseminación de semillas a grandes distancias al cambiar su área de alimentación o cuando regresan a sus sitios de descanso (Heithaus y Fleming 1978, Arita y Fenton, 1997, Galindo-González 1998). Por tanto es importante cuantificar como responden estos organismos a los cambios estructurales que ocurren durante el proceso de sucesión.

OBJETIVO GENERAL

Determinar cómo cambia la estructura de la comunidad de murciélagos filostómidos a través de la regeneración natural en bosque tropical húmedo.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar cómo cambia la composición y estructura de la comunidad filostómidos de murciélagos (e.g. riqueza, abundancia y equidad) a través de la sucesión secundaria en el bosque tropical húmedo.
2. Determinar si existen diferencias entre el promedio de individuos frugívoros y nectarívoros capturados por noche de muestreo en los estadios sucesionales
3. Explicar la composición de especies de murciélagos durante la sucesión secundaria.

HIPÓTESIS

1. La riqueza de la comunidad de murciélagos será mayor en los estadios más avanzados de la sucesión.
2. Las etapas de sucesión temprana serán las que presenten menor equidad. Debido a que la composición y estructura de la vegetación y los recursos utilizados por los diferentes gremios de murciélagos cambian a través de la sucesión, en los estadios tempranos existirán recursos diferentes, y se espera que especies frugívoras y nectarívoras (subfamilias: Stenodermatinae, Carollinae y Glossophaginae) que se alimentan principalmente de frutos y flores de especies pioneras se encuentren en mayor cantidad de que las pertenecientes a otros gremios tróficos.
3. Los sitios de estadio sucesional similar contienen similar composición de especies de murciélagos.

LITERATURA CITADA

- Arita, H. T. y M. B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends Ecol. Evol.* 12: 53-58.
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2007. Efecto de la fragmentación en la composición y estructura del bosque tropical lluvioso en México. En: *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Editado por: C. A. Harvey y J. C. Sáenz. 1ª ed. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Arteaga, L., L. F. Aguirre y M. I. Moya. 2006. Seed rain produced by bats and birds in forest islands in a Neotropical Savana. *Biotropica* 38(6): 718-724.
- Balcomb, S. R. y C. A. Chapman. 2003. Bridging the gap: influence of seed deposition on seedling recruitment in a primate-tree interaction. *Ecological monographs* 73(4): 625-642.
- Bernard, E., M. B. Fenton. 2003. Bat mobility and roost in fragmented landscape in central Amazonia, Brasil. *Biotropica* 35(2): 262-277.
- Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockie, J.C. Cosson y D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 74:1974-1982.
- Cabadilla, L.D.A., K. Stoner, M. Henry y M. Y. Álvarez-Añorve. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecol. Manage* (en prensa)
- Cardoso-da Silva, J. M., C. Uhl y G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10(2): 491-503.
- Castro-Luna, A. A., V. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007. Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation* 10: 219-228.

- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cercopia*, birds and bats in French Guyana. En: A. Estrada and T. H. Fleming (Eds.) *Frugivores and seed dispersal*, pp. 119-135.
- 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.
- Connell, J. H. y R. Slatyer. 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalists* 111:1119-1144.
- Cosson, J. F., J. M. Pons, D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 15(4): 515-534.
- Cubiña, A. y T. M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33(2): 260-267.
- Daily, G., P. Ehrlich y A. Sanchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11(1):1-13.
- De Jong, B. H. J., 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.
- Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1995. La contracción y fragmentación de las selvas y las poblaciones de primates silvestres: el caso de Los Tuxtlas, Veracruz. En: *Estudios Primatológicos en México Vol. II*. Editado por: E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz y J. Martínez-Contreras. Biblioteca de la Universidad Veracruzana, Veracruz.

- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* 17:759-783.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237-245.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. Hickey, C. Merriman, M. K. Orbist, D. M. Syme y B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera:Phyllostomidae) as Indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24(3): 440-446.
- Finegan; B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Fores Ecology and Management* 47:295-321.
- Fleming, T. H., 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago Illinois. Pp. 365.
- Fleming, T. H. y C. F. Williams. 1990. Phenology, seed dispersal and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rica tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*. 6(2):163-178.
- Fox, J., M. Truong Dao, A. T. Rambo, P. T. Nghiem, T. Cuc Le y S. Leisz. 2000 Shifting cultivation: a new old paradigm for managing tropical forest. *BioScience* 50: 521-528.
- Galindo-González, J., 1998, Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical, *Acta Zool. Mex.*, 73:57-74.
- Gorresen, P. M. y M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85(4): 688-697
- Harris, L. F. y S. D. Johnson. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *International Journal of Tropical Insect Science* 24(1): 29-43.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming & P. A. Opler, 1975, Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest, *Ecology*, 56(4):841-854.

- Heithaus, E. R., T. H. Fleming, 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae), *Ecological Monographs*, 48(2):127-143.
- Howe, H. F. y M. N. Miriti, 2004. When seed dispersal matters. *BioScience* 54(7):651-660.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *The American Naturalist*. 104(940): 501-528.
- Janzen, D. H., 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist* 111(980):691-713.
- Laska, G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* 157:77-99
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en selvas húmedas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:700-716.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80: 69-84.
- Medellín, R. A., O. Gaona, 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México, *Biotropica*, 31(3):478-485.
- Medellín R. A., M. Equihua, M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14: 1666-1675.
- Mello, R. M. A., E. K. V. Kalko y W. R. Silva. 2008. Movements of the bat *Sturnira lilium* and its role as a seed disperser of Solanaceae in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 24: 225-228.
- Montero-Muñoz, J. y J. C. Sáenz. 2007 Riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos en diferentes hábitats y su relación con la forma y el tamaño de los fragmentos en una zona

- de bosque seco tropical de Costa Rica. En: Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Editado por: C. A. Harvey y J. C. Sáenz. 1ª ed. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Morrison, D. W., 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-723
- Muscarella, R. y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol. Rev.* 82: 573-590.
- Nowak, R. 1994. Walker's Bats of the world. 1ª ed. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA. Pp. 287
- Pickett, S. T., S. L. Collins y J. J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Plant Ecology*. 69:109-114.
- Prévost, M. F. 1983, Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 38:122-145.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Schulze, M. D., N. E. Seavy y D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica* 32(1): 174-184.
- Schupp, E. W., 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- Stoner, K. E., M. Quesada, V. Rosas-Guerrero y J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. *Biotropica* 34(3): 462-467.
- Terborgh, J. y J. S. Weske. 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* 50:765-782.

- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores guts on germination: a review. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 1(2): 151-190.
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *The journal of Applied Ecology* 33(2): 200-209.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*. 75: 377-407.
- Whittaker, R. J. y S. H. Jones. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography* 21(3): 245-258.
- Willig, M. R., S. Presley, C. Bloch, C. L. Hice, S. P. Yanoviak, M. M Díaz, L. Arias, V. Pacheco y S. Weaver. 2007. Phyllostomid bats of lowland amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39(6): 737-746.
- Wilson, M., A. Irvine y N. Walsh. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographical comparisons. *Biotropica* 21:133-147.

1 **CAPITULO II**

2

3 **Phyllostomid bat assemblages in different sucesional stages of tropical rain forest in**

4 **Chiapas, Mexico**

5

6 De la Peña-Cuéllar, Erika¹, Kathryn E. Stoner¹, Luis Daniel Avila-Cabadilla¹, Miguel

7 Martínez-Ramos¹, Alejandro Estrada²

8

9 ¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

10 kstoner@oikos.unam.mx

11 ²Estacion de biología "Los Tuxtlas", Instituto de Biología, Universidad Nacional

12 Autónoma de México

13

14 ABSTRACT

15 Few studies have evaluated changes in animal communities through secondary
16 succession in tropical forests. Due to their role in seed dispersal and pollination, structural
17 changes in the community of phyllostomid bats have direct consequences on forest
18 regeneration and ecological succession. The objective of this work was to document
19 changes in the structure of bat assemblages among secondary successional stages in a
20 tropical rain forest in Chiapas, Mexico. The community of bats was mist-netted at ground
21 level during 18 months in 10 sites belonging to 3 successional stages. Four sites were
22 represented by early succession (2-8 years of abandonment), four sites intermediate
23 succession (10-20 years of abandonment) and two sites late succession (mature forest). We
24 captured 1179 phyllostomids comprising 29 species. Mature forest showed highest species
25 richness and evenness, and possessed nine species that were exclusively found there. In
26 contrast, early and intermediate successional stages contained only one exclusive species,
27 and showed lower species richness. Captures were dominated by: *Sturnira lilium*, *Artibeus*
28 *lituratus*, *Carollia perpicillata*, *Artibeus jamaicensis* and *Glossophaga soricina* which
29 together represented 88.2% of the phyllostomid bats. Frugivores made up more than 90%
30 of the species captured in successional stages and 84% in mature forest. On average,
31 approximately half of the species were shared between habitats (N=29 species). The
32 Jaccard index shows the greatest similarity between early and intermediate stages, and the
33 lowest similarity between early and late. The number of gleaning insectivore species
34 increased during succession. The carnivorous guild was exclusively found in the late stage
35 (3 species). We conclude that the continuous forest is the main reservoir of species,
36 especially for the gleaning insectivore and carnivore guilds, however, secondary vegetation
37 also possesses a great diversity of species, including many frugivores.

38 Keywords: Community, diversity, frugivores, guilds, phyllostomid bats, succession.

39 **RESUMEN**

40 Pocos estudios han evaluado los cambios que presentan las comunidades animales a
41 través de la sucesión secundaria en los bosques tropicales. Debido al papel que juegan en
42 procesos como la dispersión de semilla y polinización, los cambios estructurales en la
43 comunidad de murciélagos filostómidos tienen consecuencias directas sobre la
44 regeneración y sucesión del bosque. El objetivo de este trabajo fue documentar los cambios
45 en la estructura de los ensamblajes de murciélagos a través de la sucesión secundaria en el
46 bosque tropical húmedo en Chiapas, México. El muestreo de murciélagos se realizó con
47 redes de niebla a nivel del sotobosque durante 18 meses en 10 sitios que representan 3
48 estadios sucesionales. Cuatro sitios de sucesión temprana (2-8 años de abandono), cuatro
49 sitios de sucesión intermedia (10-20 años de abandono) y dos sitios de sucesión tardía
50 (bosque maduro). Se capturaron 1179 filostómidos que corresponden a 29 especies. En el
51 bosque maduro se registró la mayor riqueza de especies, equidad y nueve especies fueron
52 encontradas exclusivamente ahí. En contraste, los otros estadios sucesionales presentan solo
53 una especie exclusiva y mostraron una menor riqueza de especies. Las capturas estuvieron
54 dominadas por: *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perpicillata*, *Artibeus*
55 *jamaicensis* y *Glossophaga soricina* quienes en conjunto representan el 88.2% de los
56 murciélagos filostómidos. El 90% de las especies capturadas en los estadios sucesionales
57 temprano e intermedio corresponden al gremio frugívoro y 84% en el estadio tardío. En
58 promedio, aproximadamente la mitad de las especies se comparten entre hábitats (N=29
59 especies). El índice de Jaccard mostró la mayor similitud entre los estadios temprano e
60 intermedio, mientras que los estadios temprano y tardío son los menos similares. El número
61 de capturas de especies de la subfamilia Phyllostominae se incrementó durante la sucesión.

62 El gremio carnívoro fue encontrado exclusivamente en el estadio tardío. Concluimos que el
63 bosque continuo es el principal reservorio de especies, especialmente del gremios
64 insectívoro de sustrato y carnívoro, sin embargo, los fragmentos de bosque secundario
65 poseen también alta diversidad de especies, principalmente del gremio frugívoro.

66 Palabras clave: Comunidad, diversidad, frugívoros, gremios, murciélagos filostómidos,
67 sucesión

68

69 **INTRODUCTION**

70 In the Neotropics, changes in land use derived from human activities are in general,
71 disturbances of great extension and long duration (Martínez-Ramos and García-Orth 2007).

72 When natural regeneration is allowed, altered habitats experience a parallel succession
73 process between communities of plants and animals opening the way for the formation of
74 secondary forests (Fox et al. 2000). Such successional change has been defined as the
75 sequential change of the relative abundances of the dominant species in a community
76 (Muscarella and Fleming, 2007).

77 Studies on successional dynamics in tropical systems have mainly focused on plant
78 community composition and structure despite the numerous contributions made by animals
79 (Muscarella and Fleming 2007). Bat species (Chiroptera) are of particular importance in
80 Neotropical forests because they are numerically more abundant than all other mammalian
81 groups, and therefore they greatly influence species richness and diversity of mammals in
82 these ecosystems (Fleming 1988). Furthermore, bats in particular, are crucial in forest
83 dynamics by their role in seed dispersal, pollination, and population control of small
84 vertebrate and large quantities of invertebrate populations (Whitaker 1994, Hutson et al.
85 2001; Geiselman et al. 2007, Kalka et al. 2006, Williams-Guillén et al. 2008). Finally, a

86 recent extensive review documents the important use of bats as bioindicators (Jones et al.
87 2009)

88 Several studies have documented how bat communities respond to fragmentation
89 (Fenton et al. 1992, Brosset et al. 1996, Cosson et al. 1999, Schulze et al. 2000, Estrada and
90 Coates-Estrada 2002, Gorresen and Willig 2004), however, only a few studies have
91 attempted to document the recovery of bat assemblages during secondary succession in
92 Neotropical forests. Bats appear to respond to habitat fragmentation and forest succession
93 in different manners. Some studies suggest phyllostomid diversity is higher in undisturbed
94 than in disturbed fragmented habitats, whereas species richness and abundance is
95 unaffected between habitats (Fenton et al. 1992, Brosset et al. 1996, Cosson et al. 1999,
96 Schulze et al. 2000, Estrada and Coates-Estrada 2002). In contrast some others report that a
97 partly deforested landscape results in increased species richness (Gorresen and Willig 2004,
98 Medellín et al. 2000). Finally, low impact logging appears to have no effect on species
99 diversity, but it does affect bat community structure (Clarke et al. 2005). It is evident that
100 landscape heterogeneity resulting from deforestation and fragmentation affect bat
101 communities in a complex manner.

102 The two published studies evaluating the effect of successional change on bat
103 assemblages show contrasting results. Avila-Cabadilla et al. (2009) comparing bat
104 communities in tropical dry forest in Jalisco, Mexico show that species richness increases
105 through the successional process in an additive manner reaching greatest diversity in old
106 growth forest. In contrast, Castro-Luna et al. (2007), found no differences in bat richness,
107 diversity or abundance during the successional process in the tropical wet forest of Tabasco,
108 Mexico, attributing the observed pattern to changes in the relative composition and
109 abundance of different bat species. They concluded that the small size of their patches and

110 close distance among them may have masked the effect of succession on bat community
111 structure.

112 In the neotropics, bats are particularly important in forest succession because of
113 their role dispersing many pioneer species (e. g. *Solanum*, *Cecropia*, *Piper* and *Vismia*)
114 which are dominant in secondary vegetation of tropical rain forests (Charles-Dominique
115 1986, Gorchov et al. 1993). For example in French Guyana, approximately half of the most
116 abundant plant species in disturbed or regenerating areas are dispersed by bats (Charles-
117 Dominique 1986). In the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico, bats disperse more seeds than
118 birds—primarily pioneer species to disturbed areas (Medellín and Gaona 1999).

119 Understanding the role of frugivorous bats in forest succession is an important progress
120 towards improving conservation programs and restoration efforts (Muscarella and Fleming
121 2007). In our study we focus on the Phyllostomidae family because of the ecosystem
122 services they provide for forest regeneration, in particular seed dispersal and pollination.
123 Also this is the most speciose and functionally diverse bat family in the Neotropics and
124 their specialized requirements make them a useful indicator of habitat change (Fenton et al.
125 1992, Medellín et al. 2000, Jones et al. 2009).

126 We report the composition and structure of phyllostomid bat assemblages occurring
127 in different successional stages in a fragmented landscape of a tropical rainforest in the
128 Lacandona region in southern Mexico. Our first objective was to assess how the number of
129 bat species (richness), abundance of all species (total abundance) and evenness (diversity)
130 differed through forest succession. We expected the most diverse phyllostomid bat
131 assemblages to occur in mature forest because this presents the most diverse and
132 structurally complex vegetation (Cosson et al. 1999). Our second objective was to evaluate
133 changes in abundance of bat feeding guilds through forest succession. Specifically we

134 compared the average number of frugivores and nectarivores captured each sampling night
135 in the different successional stages. We expected frugivores and nectarivores that primarily
136 feed on successional plant species to exhibit higher abundance in areas undergoing
137 secondary succession (Fenton et al. 1992, Willig et al. 2007). Our third objective was to
138 determine the replacement of bat species among successional stages and our final objective
139 was to compare species composition of bats during forest succession, using an ordination
140 technique. We expected that sites with a similar successional stage would contain a similar
141 composition of bats and therefore would be clustered together. Finally, we discuss the
142 implications of our results for the management and conservation of phyllostomid bats and
143 their ecological services in mosaics of conserved and secondary tropical wet forest.

144

145 **METHODS**

146 **Study area and sampling sites.**-The study was conducted in the region of the Lacandon
147 rain forest, Chiapas, Mexico. Study sites of different successional ages were located in the
148 fragmented landscape of the Marquéz de Comillas region (MCR), on the south of the
149 Lacantun river and mature forest sites were located in the Montes Azules Biosphere
150 Reserve (MABR) on the north side of the river (16°04'N; 90°45' W; Fig. 1). Mean annual
151 temperature is 24°C and average annual rainfall is 3000mm. The largest concentration of
152 rain occurs mainly from June to October (551mm month) and the dry period occurs from
153 February to April (< 100mm month) accountings for less than 10% of the total annual
154 rainfall (CFE 2006, Breugel et al. 2006).

155 The original vegetation in the MCR and MABR regions consists mainly of lowland
156 tropical rain forests and semi-deciduous forests. Around 3,400 species of vascular plants
157 have been recorded for this region, of which 573 are trees. *Dialium guianense*

158 (Leguminosae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Guarea glabra* (Meliaceae),
159 *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae), *Spondias radkoferi* (Anacardiaceae), *Licania platypus*
160 (Chrysobalanaceae) and *Cupania dentata* (Sapindaceae) are the dominant canopy species
161 (Martínez et al. 1994). The Lacandona region is one of the most diverse ecosystems found
162 in Mexico and harbors the greatest mammal species richness in the country, 57% of which
163 are bats. The bat fauna consist of 94 species and 48 genera, grouping in eight families
164 representing 75.3% of the species, 84.5% of the genera, and 100% of the families of
165 Mexico (Medellín 1994).

166 As part of a government program, the colonization of the region began in the 1970's
167 and 1980's when many people migrated from states in central Mexico to new lands in
168 Chiapas, contributing to a doubling of the population since the 80s (Ramírez León and
169 Carrera Pola 2004). This resulted in large scale deforestation, strongly reducing the total
170 area of closed forest from 95% in 1976 to 56% in 1996. Currently, main land use types in
171 MCR consist of grazing pastures, areas dedicated to cultivation of maize and other crops,
172 and patches of secondary and primary forests (De Jong et al. 2000). The MABR consists of
173 approximately 300,000 ha of mature undisturbed forest (Gómez-Pompa and Dirzo 1995).

174

175 **Site selection.**-We selected ten sampling sites representing three successional stages: four
176 sites 2-8 years of abandonment (early), four sites 10-20 years of abandonment
177 (intermediate) and two mature forest sites as a control (late). Secondary forest sites were
178 selected with similar geomorphology and the same land-use history, and approximately 2
179 ha in size. Closest distance between secondary forest sites was ca. 1 km and distance
180 between secondary forest and late stage varied from 1-4 km. The two late stage sites were 5
181 km from each other. Fallow age and land-use history were determined based on information

182 of landowners and other local people. Plots were selected on abandoned cornfields (milpas)
183 in areas between 115-300 masl. The cornfields had been established after clear-cutting the
184 original old-growth forest, used for corn cultivation once, and subsequently abandoned
185 (Breugel et al. 2006).

186

187 **Bat sampling.**-Bats were surveyed at all sites using the same standardized sampling
188 method one night every 3 months from January 2007 to July 2009, for a total of 10 nights
189 per site. Five nets (12m long x 2.6 m high) were set at ground level in natural corridors that
190 represented flyways for bats within each site. Nets were opened at dusk for four
191 consecutive hours, which corresponds to peak foraging hours for most phyllostomid bats
192 (La Val 1970; Fenton and Kunz 1977); nights of full moon and abundant rain were not
193 sampled (Morrison 1978).

194 Nets were checked approximately every 30 minutes and the captured individuals
195 were temporarily stored in cloth bags for processing. Each captured bat was identified to
196 species using a dichotomous field key (Timm and LaVal 1998) and marked on the forearm
197 with an individually numbered aluminum band. We used the classification of Koopman
198 (1993) for bat families, subfamilies and genera. The species were classified into six feeding
199 guilds (Timm and La Val 1998): aerial insectivores, carnivores, gleaning insectivores,
200 frugivores, nectarivores, and sanguivores.

201

202 **Statistical analyses**

203 **Bat sampling completeness.**-We assessed the completeness of the bat survey by
204 calculating the percentage of the total estimated species richness that effectively was
205 covered by samples. To ensure a good representation of bat richness for each successional

206 stage, species richness was estimated by computing the average of the following indices:
207 ICE, Chao2 and Bootstrap (Colwell et al. 2004). Ninety percent of completeness was
208 considered as a satisfactory level of sampling efficiency (Moreno and Halffter 2001).

209

210 **Bat assemblage and guild level.**-Rank-abundance (dominance-diversity) curves were built
211 for each sampling site. These curves constitute a useful tool for visualizing some important
212 aspects of the assemblage such as species richness (number of points), evenness (slope),
213 number of rare species (tail of the curve) and relative abundance of each species (order of
214 the species in the curve), and have been suggested as an alternative way of comparing
215 communities in different habitats (Feinsinger 2001).

216 We constructed individual-based rarefaction curves using the Mao Tau function and
217 scale to compare species richness among successional stages (EstimateS software, Version
218 7.0, Copyright R. K. Colwell: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>). The 95% confidence
219 intervals of the moment-based estimator for species richness (sobs Mao Tau) were used to
220 determine if significant differences existed among successional stages (Colwell et al. 2004).

221 Additionally, we compared the number of phyllostomid individuals, the number of
222 guilds, the abundance of frugivores and the abundance of nectarivores captured by
223 sampling night among the three successional stages using hypothesis test based on
224 Montecarlo simulations. This procedure is appropriate to carry out comparisons among
225 unequal sample numbers as we have for our different successional stages (40 sampling
226 nights for the early and intermediate and 20 for late). The randomization was carried out
227 comparing, for each one of the parameters tested, the real difference among the averages
228 among the sampling nights vs. the frequency distribution of the differences of these
229 parameters, obtained from the random reorganization of the original data (sampling nights)

230 of the two stages considered in each test. The frequency distribution was built in each case
231 using 10,000 randomizations with the R program (R Development Core Team, 2006). To
232 compare the observed values vs. the distribution of the simulated values we calculated the
233 standardized effect of sample size (SES). This parameter was calculated as a transformed Z
234 "score" ($Z = [x - \mu] / \sigma$) and was used to compare the observed value vs. the distribution of
235 the simulated values (x = observed value, μ = mean, σ = standard deviation of the 10,000
236 simulations of the value). Values of SES below -2.0 or above 2.0 indicate a statistical
237 significance with 5% error (two-tailed test). The SES value is derived from meta-analyses
238 and can be used to compare results from different studies (Gurevitch et al. 1992).

239 Finally, in order to evaluate patterns of species composition during forest
240 succession, we used an ordination technique, Non-Metric Multidimensional Scaling
241 (NMDS) with PCORD (version 4.01; McCune and Mefford 1999). Using a pilot test
242 considering 6 axes, we determined that an ordination based on three axes was sufficient to
243 capture the variation among the phyllostomid assemblages. The scores of the three resulting
244 axes for the 10 sites were compared using MANOVA to determine if significant differences
245 exist in phyllostomid composition among the successional stages. The MANOVA was
246 carried out with the R program using the Pillai test (R Development Core Team, 2006).
247 Also we used a Mantel test (a non-parametric, multivariate evaluation of test matrices) to
248 determine whether there was spatial autocorrelation in bat species composition. This test
249 allows a comparison to be made between two variables, while controlling for a third (Fortin
250 and Gurevitch 1993). We computed the correlation between one matrix representing the
251 distance (m) among sites, and the other the number of individuals of each species captured
252 per site, with the third matrix indicating successional stage at each site. The Mantel test was
253 carried out with the PCORD software, v. 4.01 (McCune and Mefford 1999).

254 RESULTS

255 Completeness, richness and diversity

256 One hundred sampling nights at the 10 sites resulted in a total capture effort of 800
257 net hours in early and intermediate stages, and 400 net hours in the late stage. One thousand
258 two hundred and twenty individuals belonging to 34 species and four families (Table1)
259 were captured of which 21 (1.7%) were recaptures. Phyllostomidae were the most speciose
260 and abundant family, with 29 species (85.2% of all species) and 1,179 individuals (96.6%
261 of all captures, Table 2). The non-phyllostomid bats captured belong to the families
262 Vespertilionidae (3 species), Mormoopidae (1) and Emballonuridae (1), and represented
263 1.8%, 1.3% and 0.1% of the total captures respectively. The rest of the results will present
264 data only from the phyllostomid bats.

265 The sampling effort was considered sufficient to characterize the phyllostomid bat
266 assemblages given that completeness values were close to 90% for all of the sites (Table 2).
267 Phyllostomid species richness was 17 in early stage, 18 in the intermediate stage and 24 in
268 the late stage (Fig. 2). The individual-based rarefaction curves (Fig. 3) suggest that we
269 sampled all species occurring in all treatments after about 350 captures.

270 Captures were dominated by five species: *Sturnira lilium* (34.2%), *Artibeus*
271 *lituratus* (18.3%), *Carollia perpicillata* (16.3%), *Artibeus jamaicensis* (13.8%) and
272 *Glossophaga soricina* (5.5%) which together represented 88.2% of the phyllostomid bats
273 (Fig. 2). Seven species presented an intermediate level of abundance and four rare species
274 were represented by a single individual. One of the rare species (*Dermanura azteca*) was
275 captured in an early successional site and, one in an intermediate successional site
276 (*Micronycteris sylvestris*). The other two rare species (*Chrotopterus auritus* and
277 *Lonchorina aurita*), as well as six of the species with an intermediate level of abundance

278 (*Chirodema salvini*, *Mimon bennetti*, *Tonatia evotis*, *Tonatia saurophila*, *Trachops*
 279 *cirrhosus* and *Vampyrum spectrum*) were exclusively captured in mature forest (Table 2).

280 On average, approximately half of the phyllostomid species were shared between
 281 habitats (N= 29 species) being 14 between early and intermediate, 13 between early and
 282 mature, and 14 between intermediate and late. The Jaccard index of similarity showed a
 283 replacement of species through successional stages with the largest similarity between early
 284 and intermediate stages (0.67), and the smallest similarity between early and late stages
 285 (0.46).

286 During the study we recaptured 21 bats of 8 species. The majority of within-habitat
 287 recaptures (N=12) were recorded in mature forest followed by the intermediate (N=8) and
 288 early stages (N=2). The species recorded in within-habitat recaptures were *C. perspicillata*,
 289 *S. lilium*, *D. azteca*, *G. soricina*, *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *C. auritus*, and *T. evotis*. Only
 290 one between-habitat bat recapture was observed—*S. lilium*, originally marked in mature
 291 forest, was recaptured the next day in an intermediate site approximately 1 km from where
 292 it had been marked.

293

294 **Bat guilds**

295 Frugivores accounted for the highest percentage of both captured species and
 296 individuals (55.1% of species and 91.1% of individuals) followed by gleaning insectivores
 297 in captured species (27% of species and 2% of individuals) and nectarivores in captured
 298 individuals (3.4% of species and 5.5% of individuals; Table 3) .Two guilds recognized in
 299 the pool of captured species were represented by just one species (nectarivore:
 300 *Glossophaga soricina* and sangivore: *Desmodus rotundus*) with 65 individuals of *G.*
 301 *soricina* and 10 individuals of *D. rotundus* (Table 2).

302 The late stage contained all 5 foraging guilds of Phyllostomidae, while the early and
303 intermediate successional stages only had 4 guilds, being the carnivorous guild completely
304 absent (Table 2). The number of frugivorous species in the assemblages varied from 13 in
305 early sites, 14 in intermediate stages and 12 in mature forest. Three frugivorous species
306 were captured only in the early and intermediate stages (*C. villosum*, *D. phaeotis* and *V.*
307 *caraccioli*), one species was exclusively captured in the early stage (*D. azteca*), and one
308 was exclusively captured in mature forest (*C. salvini*). The number of species of gleaning
309 insectivores increased with forest succession with only 2 in the early stage (*M. crenulatum*,
310 *M. schmidtorum*) and intermediate stage (*M. sylvestris*, *T. brasiliense*) and 7 in the mature
311 forest (*L. aurita*, *M. bennetti*, *M. crenulatum*, *M. schmidtorum*, *T. brasiliense*, *T. evotis*, *T.*
312 *saurophila*). Only one nectarivorous species (*G. soricina*) was observed in all three
313 successional stages. The carnivorous guild was exclusively found in mature forest with 3
314 species *C. auritus*, *T. cirrhosus* and *V. spectrum* (Table 2).

315 The Montecarlo simulations revealed significant differences between the late stage
316 and the early and intermediate successional stages for all of the parameters compared
317 (number of phyllostomid individuals, number of guilds, and frugivore abundance by
318 sampling night) with the exception of nectarivore abundance in the early and late
319 successional stages (Table 3). No differences were found between the early and
320 intermediate successional stages for any of the parameters compared.

321

322 **Species composition**

323 The Non-Metric Multidimensional Scaling (MDS) analysis showed axes 1, 2 and 3
324 explained 41, 35 and 17% respectively, of the variation contained in the analyzed matrix,
325 for a total of 93%. The stress value reached in the ordination was of 2.81 (the standardized

326 measure of stress of Kruskal was used, transformed with the square root and multiplied by
327 100 to express it in a scale from 0 to 100; McCune and Grace 2002). This level of stress is
328 considered to be excellent (Kruskal 1964, Clarke 1993). We only used scores from axes 1
329 and 2 for the construction of the plot, because together they explained the majority of the
330 variation (76%). The MDS plot showed a clear separation between successional stages
331 (early and intermediate) and late stage for axis 2 (Fig 4). This result was confirmed by the
332 MANOVA test ($F_2 = 9.345$, $P = 0.010$). Bat composition did not show spatial structure
333 according to the Mantel test, ($P = 0.751$). Hence, bat compositions of sites that were closer
334 together were not more similar than those of sites that were farther apart.

335

336 **DISCUSSION**

337 **Completeness, richness and diversity**

338 Our results show differences among bat assemblages among successional stages.
339 Bat assemblages with lower species richness, diversity and abundance were found in early
340 and intermediate successional stages, whereas greater species richness and abundance were
341 found in late stage (mature forest) bat assemblages. However contrary to our expectations,
342 species richness and diversity were not significantly different among early and intermediate
343 successional stages (Figs. 2 and 3). These results are similar to those found in some other
344 studies in neotropical fragmented areas and secondary forests (Clarke et al. 2005, Castro-
345 Luna et al. 2007 and Avila-Cabadilla et al. 2009).

346 The mature forest presented the bat assemblage with the highest species richness
347 (24 of the 29 phyllostomid species reported in this work), of which nine were found
348 exclusively in this stage. This pattern is likely a consequence of the extensive tract of
349 mature forest containing the greatest vegetative diversity and structural complexity, and

350 hence resources for bats, compared to the early and intermediate successional stages in the
351 fragmented landscape (Chazdon et al. 2007). Similar results have been reported for tropical
352 rain forest (Castro-Luna et al. 2007 and Medellín et al. 2000) and in tropical dry forest
353 (Avila-Cabadilla et al. 2009) with bat diversity directly proportional to habitat diversity and
354 structural complexity.

355 The most abundant species in the late stage (e.g. *C. perspicillata* and *S. lilium*) also
356 occurred in all the other successional stages. This pattern may be explained by the fact that
357 species that occur naturally at high abundance may be less susceptible to habitat
358 disturbance due to their generalist dietary requirements or because the probability to arrive
359 to modified areas is higher compared to less abundant species (Cosson et al. 1999). In
360 contrast species that occur naturally at low abundance may be more sensitive to habitat
361 modification due to an increased risk of local stochastic extinction (Davies et al. 2000 and
362 Henle et al. 2004). In our study 66% of the captured species could be classified as low
363 abundance (< 9 individuals in the total sample), therefore susceptible to this risk.

364 Several studies have found that the naturally most abundant species are also more
365 abundant in disturbed areas (Estrada et al. 1993, Willig et al. 2007) while the rare species
366 are mostly associated with mature forest (Brosset et al 1996, Medellín et al. 2000 and
367 Avila-Cabadilla et al. 2009). This is the case of all of the rare species reported here (*C.*
368 *auritus*, *M. bennettii*, *T. cirrhosus*, and *V. spectrum*), also identified as rare species of
369 mature forest in other studies (Fenton et al. 1992, Estrada et al. 1993, Schulze et al. 2000,
370 Medellín et al. 2000). The two individuals of *V. spectrum* captured in this study constitute
371 the second and third reported records of the species for the state of Chiapas (Estrada and
372 Coates-Estrada 2002, López et al. 1998).

373 We found more recaptures in mature forest (12) compared to successional stages (2
374 in early and 10 in intermediate) probably because this is the most stable habitat with regard
375 to year round resource availability (Chazdon et al. 2007). A more stable resource base
376 would allow bats to remain in a smaller area and thus bats would not have to move long
377 distances in comparison with bats in the successional stages. The recapture of *S. lilium*
378 between habitats suggests the importance of this species as a seed disperser (Mello et al.
379 2008, Loayza et al. 2008); nevertheless, more intensive capture-recapture studies or radio-
380 tagging are required to ascertain the frequency of inter-habitat movements and foraging
381 distances covered in the region.

382

383 **Replacement of bat species among successional stages**

384 Frugivores constituted the trophic guild best represented in our bat assemblages.
385 The mature forest showed the highest abundance of frugivorous bats followed by gleaning
386 insectivores and carnivores. Nectarivores, represented only by *G. soricina*, reached their
387 highest abundance in the intermediate successional stage. Frugivores like *Sturnira* spp. and
388 *Carollia* spp. were numerically dominant in the early and intermediate successional stages,
389 probably due to the high density of plant species of the genera *Piper* spp. and *Solanum* spp.
390 (Fleming 1988, Marinho-Filho 1991) in secondary forests. Other studies have suggested
391 that species in the subfamily Stenodermatinae benefit from a certain degree of perturbation,
392 because they take advantage of many fruits species common in secondary vegetation.
393 *Artibeus jamaicensis* and *A. lituratus* were common in early and intermediate successional
394 sites, but they were most abundant in mature forest. *Artibeus jamaicensis* travel up to 10
395 km from day roosts to feeding sites (Morrison 1978) and some individuals include patches
396 of secondary vegetation, as well as mature forest in their foraging areas (Estrada and

397 Coates-Estrada 2002, Schulze et al. 2000). In contrast, species in our study from the
398 subfamily Phyllostominae (e. g. *C. auritus*, *Tonatia* spp., *T. cirrhosus* and *V. spectrum*) are
399 generally found in mature forest and because of their roosting and foraging behavior these
400 bats may serve as indicator species for habitat quality and level of forest disturbance
401 (Brosset et al 1996, Schulze et al. 2000, Medellín et al. 2000 and Gorresen and Willig
402 2004). For example the genus *Tonatia* seems to be limited to continuous forest due to their
403 preference for roosting in hollow arboreal termite nests, small foraging areas, and
404 reluctance to cross open spaces. In the case of *T. cirrhosus* its selection of well watered
405 habitats and its preference for frogs are the critical factors limiting its distribution and
406 abundance (Kalko et al. 1999). Other studies document that the large carnivorous bats are
407 predicted to be among the most sensitive indicators of habitat modification (Crooks 2002)
408 and the apparent absent of *C. auritus* and *V. spectrum* in the secondary forest fragments
409 corroborate this observation.

410

411 **Species composition changes between successional stages**

412 The MDS analysis showed distinct assemblages of bat species in the early and
413 intermediate successional stages compared to mature forest sites, suggesting that
414 successional stage influences species composition. The variation in the composition and
415 structure of the bat assemblages is bigger in the early and intermediate stages than in the late
416 stage. This variation is probably due to the heterogeneity present in the transformed
417 landscapes, as found in secondary forest fragments.

418

419 **Implications for management and conservation**

420 In accordance with our results many bat species show flexible responses to forest
421 disturbance, as evidenced by 10 species that were found in all 3 successional stages.
422 Nevertheless, our results also show that several habitat specialists, particularly in the
423 gleaning insectivore and carnivore guilds, may disappear if mature forest is eliminated and
424 only forests undergoing early and intermediate succession are found. The rare species
425 would be most affected since they are those most strongly associated with mature forest.

426 Additionally, our results show that the areas with secondary vegetation represent
427 important habitats for many phyllostomid bats, especially in the frugivore guild. The high
428 incidence of frugivorous species in the different successional stages emphasizes the
429 importance of phyllostomid bats in the regeneration of tropical forests (Muscarella and
430 Fleming 2007). Early successional vegetation appears to increase the abundance of bats that
431 feed in these areas (e.g. *Carollia* spp. and *Sturnira* spp.) due to increased food availability
432 (Fleming 1988); however, these bats and other species require mature forest for additional
433 resources (e. g., food and shelter). Based on the above information we recognize the
434 importance of both mature and secondary forest for maintaining bat assemblages in tropical
435 rainforest. We suggest that conservation efforts focus on the maintenance of connectivity
436 among mosaics of secondary vegetation and mature forest. This type of conservation
437 strategy may result in benefits to bat populations such as increased area of vegetation,
438 increased diversity of resources and habitats available serving to sustain common and rare
439 bat species, and ultimately increase the number of species preserved (Estrada and Coates-
440 Estrada 2002).

441 **ACKNOWLEDGEMENTS**

442 This research was supported by grants from SEMARNAT-CONACyT, Mexico
443 (Grants 2002-01-0597 and 2005-51043). We thank the Comisión Nacional de Areas
444 Naturales Protegida (CONANP) for granting permits to work in the MABR and to the
445 Posgrado en Ciencias Biológicas and Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM,
446 for providing logistical support. We are grateful to R. Lombera-Estrada, A. Jamangapee
447 and J. L. Peña-Mondragón for their valuable assistance in the field. We are grateful for
448 technical support provided by J. M. Lobato-García.

449 **REFERENCES**

- 450 Avila-Cabadilla, L.D., K.E. Stoner, M. Henry & M. Y. Alvarez-Añorve. 2009.
451 Composition, structure and diversity of phyllostomid bats assemblages in different
452 successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*
453 258:986-996.
- 454 Breugel, M., M. Martínez-Ramos and Frans Bongers. 2006. Community dynamics during
455 early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical*
456 *Ecology* 22:663-674.
- 457 Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockie, J.C. Cosson and D. Masson. 1996. Bat
458 communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*
459 74:1974-1982.
- 460 Castro-Luna, A. A., V. J. Sosa and G. Castillo-Campos. 2007. Bat diversity and abundance
461 associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in
462 south-eastern Mexico. *Animal Conservation* 10:219-228.

- 463 Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers and B.
464 Finegan, 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests
465 following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362:273-289.
- 466 Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer
467 plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In: A. Estrada and T. H. Fleming
468 (eds.) *Frugivores and seed dispersal*, pp. 119-135.
- 469 Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure
470 to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 92:205-219.
- 471 Clarke, F. M., L. V. Rostant and P. A. Racey. 2005. Life after logging: post-logging
472 recovery of a neotropical bat community. *Journal of Applied Ecology* 42:409-420.
- 473 Colwell, R. K., C. X. Mao and J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating and comparing
474 incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10):2717-2727.
- 475 Comisión Federal de Electricidad. 2006. División Hidrométrica Sureste. Estación Lacantún,
476 Marqués de Comillas, Chiapas, México.
- 477 Cosson, J. F., J. M. Pons and D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on
478 frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*.
479 15(4): 515-534.
- 480 Davies, K. F. y C. R. Margules. 1998. Effects of forest fragmentation on Carabid beetles:
481 experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67:460-471.
- 482 de Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial and M. A.
483 Cairns. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land cover change in the selva
484 Lacandona, Mexico. *Ambio*. 29:504-511.

- 485 Dirzo, R. and M. C. García. 1992. Rates of deforestation in los Tuxtlas, a neotropical area
486 in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6(1): 84-90.
- 487 Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Merrit Jr. 1993. Bat species richness and abundance in
488 tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico.
489 *Ecography* 16:309-318.
- 490 Estrada, A. and R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in
491 an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological*
492 *Conservation* 103:237-245.
- 493 Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press,
494 Washington, DC.
- 495 Fenton, M. B. and T. H. Kunz. 1977. Movements and behavior. In: R. J. Baker, J. K. Jones,
496 Jr. and D. C. Carter (eds). *Biology of bats of the new world family*
497 *Phyllostomatidae*, part 2, pp. 351-364. Texas Tech University Press, Lubbock,
498 Texas.
- 499 Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. Hickey, C. Merriman, M. K. Orbist, D. M.
500 Syme and B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera:Phyllostomidae) as
501 Indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24(3): 440-446.
- 502 Fleming, T. H., 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*.
503 University of Chicago Press, Chicago Illinois. Pp. 365.
- 504 Fox, J., M. Truong Dao, A. T. Rambo, P. T. Nghiem, T. Cuc Le and S. Leisz. 2000 Shifting
505 cultivation: a new old paradigm for managing tropical forest. *BioScience* 50:521-
506 528.

- 507 Fortin, M. and J. Gurevitch. 1993. Mantel tests: spatial structure in field experiments. In: S.
508 M. Scheiner and J. Gurevitch. Eds. Design and analysis of ecological experiments
509 Chapman & Hall, New York.
- 510 Geiselman, C. K., S. A. Mori and F. Blanchard. 2007 Database of Neotropical Bat/Plant
511 Interactions. http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase_fr
512 [ameset.htm](http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase_fr).
- 513 Gómez-Pompa, A. and R. Dirzo. 1995. Atlas de las áreas naturales protegidas de México.
514 CONABIO-INE, Mexico City.
- 515 Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra and M. Jarmillo. 1993. The role of seed dispersal in
516 the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon.
517 *Vegetatio* 107/108: 339-349.
- 518 Gorresen, P. M. and M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat
519 fragmentation in atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85(4): 688-697
- 520 Gotelli, N. J. and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in
521 the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- 522 Gurevitch, J., L. V. Morrow, A. Wallace and J. A. Walsh. 1992. A meta-analysis of field
523 experiments on competition. *American Naturalist* 140:539-572.
- 524 Henle, K., K. F. Davies, M. Kleyer, C. Margules, and J. Settele. 2004. Predictors of species
525 sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207-251.
- 526 Hutson, A. M., S. P. Mickleburg, P. A. Racey. 2001. Microchiropteran Bats: Global
527 Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC, Chiroptera Specialist
528 Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- 529 Jones, G., D. S. Jacobs, T. H. Kunz, M. R. Willig and P. A. Racey. 2009. Carpe noctem: the
530 importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 1-23.

- 531 Kalka, M., and E. K. V. Kalko. 2006. Gleaning bats as underestimated predators of
532 herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama.
533 *Journal of Tropical Ecology* 22:1-10
- 534 Kalko, E.K.V., D. Friemel, C. O. Handley, and J.H. Schnitzler. 1999. Roosting and
535 foraging behavior of two neotropical gleaning bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops*
536 *cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica* 31(2):344-353
- 537 Koopman, K. F., 1993. Order Chiroptera. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal*
538 *Species of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., pp. 137-
539 232.
- 540 Kruskal, J, B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric
541 hipótesis. *Psychometrika* 29:1-27.
- 542 LaVal, R. K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats.
543 *Southwest. Nat.* 15: 1-10.
- 544 Loayza, A. P., and B. A. Loiselle. 2008. Preliminary information on the home range and
545 movement patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a Naturally fragmented
546 Landscape in Bolivia. *Biotropica* 40:630-635.
- 547 López, T.M.C., R. A. Medellín y G. Yanes. 1998. *Vampyrum spectrum* en Chiapas,
548 México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3:135-136.
- 549 Marinho-Filho, J. S., 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the
550 phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:59-67.
- 551 Martínez, E., A. C. H. Ramos and F. Chiang. 1994. Floristic list of the lacandona, Chiapas.
552 *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 99-177.

- 553 Martínez-Ramos, M. and X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las
554 selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80: 69-84.
- 555 McCune, B. and M. J. Mefford. 1999. *Multivariate analysis of ecological data*. Version
556 4.01. MjM software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- 557 McCune, B. and J. B. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM software
558 Design, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- 559 Medellín, R. A., 1994. Mammal diversity and conservation in the selva Lacandona,
560 Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*. 8:780-799.
- 561 Medellín R. A., M. Equihua and M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as
562 indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology*. 14:1666-
563 1675.
- 564 Mello, R. M. A., E. K. V. Kalko and W. R. Silva. 2008. Movements of the bat *Sturnira*
565 *lilium* and its role as a seed disperser of Solanaceae in the Brazilian Atlantic forest.
566 *Journal of Tropical Ecology* 24:225-228.
- 567 Minchin, P. R., 1987. An evaluation of the relative robustness techniques for ecological
568 ordination. *Vegetatio*. 69:89-107.
- 569 Montero-Muñoz, J. and J. C. Sáenz. 2007 Riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos
570 en diferentes hábitats y su relación con la forma y el tamaño de los fragmentos en
571 una zona de bosque seco tropical de Costa Rica. In: C. A. Harvey and J. C. Sáenz
572 (eds) *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de*
573 *Mesoamérica*. 1ª ed. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

- 574 Moreno, C. E. and G. Halffter. 2001. Assessing the completeness of bat biodiversity
575 inventories using species accumulation curves. *The Journal of Applied Ecology*
576 37(1):149-158
- 577 Morrison, D. W. 1978. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat,
578 *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy* 59:622-624.
- 579 Muscarella, R. and T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest
580 succession. *Biol. Rev.* 82:573-590.
- 581 Ramírez-León, R. H. and M Carrera-Pola. 2004 Población en Chiapas. Universidad
582 Autónoma de Chiapas.
- 583 R Development Core Team. 2006. R: A Language and Environment for Statistical
584 Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
585 <http://www.R-project.org>.
- 586 Schulze, M. D., N. E. Seavy and D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the phyllostomid
587 bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-
588 and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica* 32(1): 174-184.
- 589 Timm, R. M. and R. K. La Val. 1998. A field key to the bats of Costa Rica. Occasional
590 Publication Series, Center of Latin American Studies, The University of Kansas
591 22:1-32.
- 592 Whittaker, R. J. and S. H. Jones. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the
593 rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of*
594 *Biogeography* 21(3):245-258.
- 595 Williams-Guillén, K., I. Perfecto, J. Vandermeer. 2008. Bats limit insects in a neotropical
596 agroforestry system. *Science* 320:70.

- 597 Willig, M. R., S. Presley, C. Bloch, C. L. Hice, S. P. Yanoviak, M. M Díaz, L. Arias, V.
598 Pacheco and S. Weaver. 2007. Phyllostomid bats of lowland amazonia: effects of
599 habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39(6): 737-746.

600 Table 1. Number of total captures (n), number of total species (s), bat abundance (bats per
601 mist-net hour [MNH]) and species abundance (bats per mist-net hour [MNH]) in early,
602 intermediate and late successional stage in the Lacandona region, Chiapas, Mexico.

603

604 Table 2. Number of individuals captured at each successional stage in the Lacandona
605 region, Chiapas, Mexico.

606

607 Table 3. Results of the hypothesis tests (Montecarlo simulation). Each parameter value
608 constitutes an average of the night sample value for each successional stage. *Total*
609 *Phyllostomids*: number of phyllostomid individuals, *Number of frugivores*: number of
610 frugivorous individuals, *Number of nectarivores*: number of nectarivorous individuals,
611 *Number of guilds*: number of trophic guilds; Index_{obs}: differences between the averages of
612 the analyzed values for each successional stage; p_(obs<=exp): significance level considering
613 the number of simulated values which were smaller or equal to the real index value; p
614 _(obs>=exp): significance level considering the number of simulated values which were larger
615 or equal to the real index value; SES: standardized effect size.

616

617 Table 1

Successional stage	n	s	No. of unique species ^a	MNH ^b	bats/MNH	species/MNH
Early	363	20	1	800	0.45	0.025
Intermediate	404	21	1	800	0.50	0.026
Late	453	29	9	400	1.13	0.072

618 ^aSpecies recorded exclusively in a given habitat.

619 ^bOne 12 × 2.6m net open for 1 h equals 1 mist-net-hour (MNH)

Table 2

FAMILY Subfamily Specie	Guild ^a	SUCCESSIONAL STAGE			Total
		Early	Intermediate	Late	
EMBALLONURIDAE					
<i>Sacopteryx bilineata</i>	AI	0	0	2	2
MORMOOPIDAE					
<i>Pteronotus parnelli</i>	AI	2	3	11	16
PHYLLOSTOMIDAE					
Caroliinae					
<i>Carollia perspicillata</i>	F	65	70	58	193
Desmodontinae					
<i>Desmodus rotundus</i>	S	4	2	4	10
Glossophaginae					
<i>Glossophaga soricina</i>	N	20	23	22	65
Phyllostominae					
<i>Chrotopterus auritus</i>	C	0	0	1	1
<i>Lonchorina aurita</i>	GI	0	0	1	1
<i>Mimon bennetti</i>	GI	0	0	8	8
<i>Mimon crenulatum</i>	GI	1	0	1	2
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	GI	1	0	2	3
<i>Micronycteris sylvestris</i>	GI	0	1	0	1
<i>Tonatia brasiliense</i>	GI	0	2	3	5
<i>Tonatia evotis</i>	GI	0	0	2	2
<i>Tonatia saurophila</i>	GI	0	0	2	2
<i>Trachops cirrhosus</i>	C	0	0	2	2
<i>Vampyrum spectrum</i>	C	0	0	2	2
Stenodermatinae					
<i>Artibeus intermedius</i>	F	0	3	13	16
<i>Artibeus jamaicensis</i>	F	38	36	89	163
<i>Artibeus lituratus</i>	F	52	53	111	216
<i>Centurio senex</i>	F	1	1	1	3
<i>Chiroderma salvini</i>	F	0	0	2	2
<i>Chiroderma villosum</i>	F	4	2	0	6
<i>Dermanura azteca</i>	F	1	0	0	1
<i>Dermanura phaeotis</i>	F	6	6	0	12
<i>Dermanura tolteca</i>	F	0	4	3	7
<i>Dermanura watsoni</i>	F	2	5	2	9
<i>Platyrrhinus helleri</i>	F	6	2	4	12

<i>Sturnira lilium</i>	F	142	175	87	404
<i>Uroderma bilobatum</i>	F	9	6	6	21
<i>Vampyresa pusilla</i>	F	1	2	5	8
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	F	1	1	0	2
VESPERTILIONIDAE					
Vespertilioninae					
<i>Bauerus dubiaquercus</i>	AI	2	3	2	7
<i>Eptesicus fuscus</i>	AI	0	0	3	3
<i>Myotis keaysi</i>	AI	5	4	4	13
Total Abundance		363	404	453	1220
Phyllostomid abundance		354	394	431	1179
Observed number of phyllostomid species		17	18	24	29
Completeness (%)^b		96	83	88	--
Number of samples		40	40	20	100

^a Guild code: AI: aerial insectivore; GI: gleaning insectivore; F: frugivore; N: nectarivore; and S: sanguivore.

^b Based on the average of the three non-parametric estimators: ICE, CHAO2 and Bootstrap

Table 3

Variable Comparisons	Index_{obs}	p (obs <= exp)	p (obs >= exp)	SES
<i>Total Phyllostomids</i>				
E-I	-0.76	0.3171	0.6863	-0.4836
E-L	-13.08	0.0001	1.0000	-3.9650
I-L	-12.30	0.0002	0.9999	-3.5864
<i>Number of frugivores</i>				
E-I	1.25	0.2007	0.8023	-0.8430
E-L	11.60	0.0001	1.0000	-3.9727
I-L	10.35	0.0006	0.9995	-3.2708
<i>Number of nectarivores</i>				
E-I	-0.13	0.2700	0.7337	-0.6832
E-L	-0.70	0.0378	0.9680	-1.8428
I-L	-0.58	0.0751	0.9250	-1.4513
<i>Number of guilds</i>				
E-I	0.05	0.7249	0.3446	0.4738
E-L	-1.15	0.0001	1.0000	-4.5381
I-L	-1.20	0.0001	1.0000	-4.6657

Figure 1. Location of the Montes Azules Biosphere Reserve in the region of Lacandona, Chiapas, southeastern Mexico and bat sampling sites within successional stages. E: early succession, I: intermediate succession, and L: late succession sites.

Figure 2. Rank-abundance (dominance diversity) curves of bat species captured at Lacandona forest in all sampled sites. Numbers represents species captured. 1: *Artibeus intermedius*, 2: *A. jamaicensis*, 3: *A. lituratus*, 4: *Carollia perspicillata*, 5: *Centurio senex*, 6: *Chiroderma salvini*, 7: *Ch. vilosum*, 8: *Chrotopterus auritus*, 9: *Dermanua azteca*, 10: *D. phaeotis*, 11: *D. tolteca*, 12: *D. watsoni*, 13: *Desmodus rotundus*, 14: *Glossophaga soricina*, 15: *Lonchorina aurita*, 16: *Mimon bennetti*, 17: *M. crenulatum*, 18: *Mycronicteris schidtorum*, 19: *M. sylvestris*, 20: *Platyrrhinus helleri*, 21: *Sturnira lilium*, 22: *Tonatia brasiliense*, 23: *T. evotis*, 24: *T. saurophila*, 25: *Trachops cirrhosus*, 26: *Uroderma bilobatum*, 27: *Vampyresa pusilla*, 28: *Vampyrodes caraccioli*, 29: *Vampyrum spectrum*.

Figure 3. Individual-based rarefaction curves for bats at each successional stage at the Lacandona forest. Dotted lines delineate de 95% confidence intervals.

Figure 4. Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (MDS) ordination of the study site based on bat abundance data in different successional stages in the Lacandona forest. Stress: 2.81. E: early succession (circles), I: intermediate succession (squares), and L: late succession (triangles) sites.

Figure 1

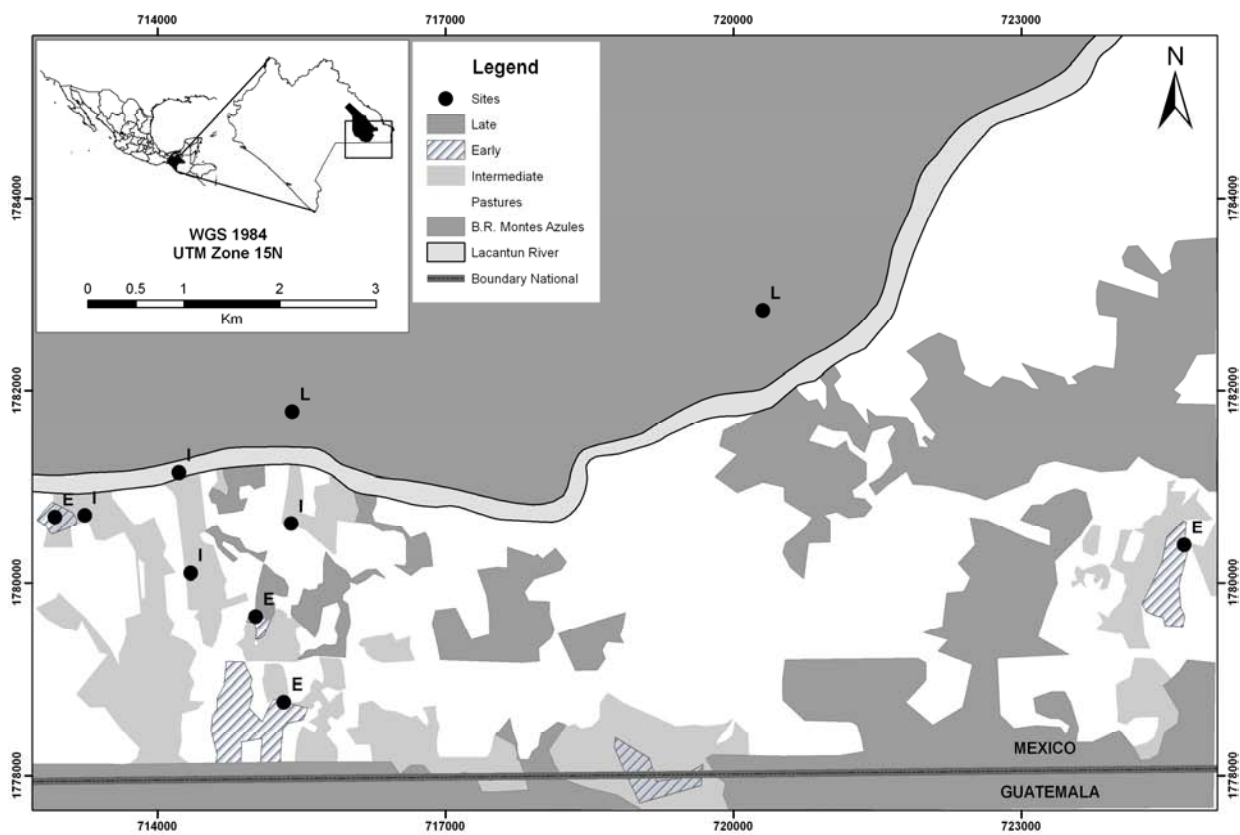


Figure 2

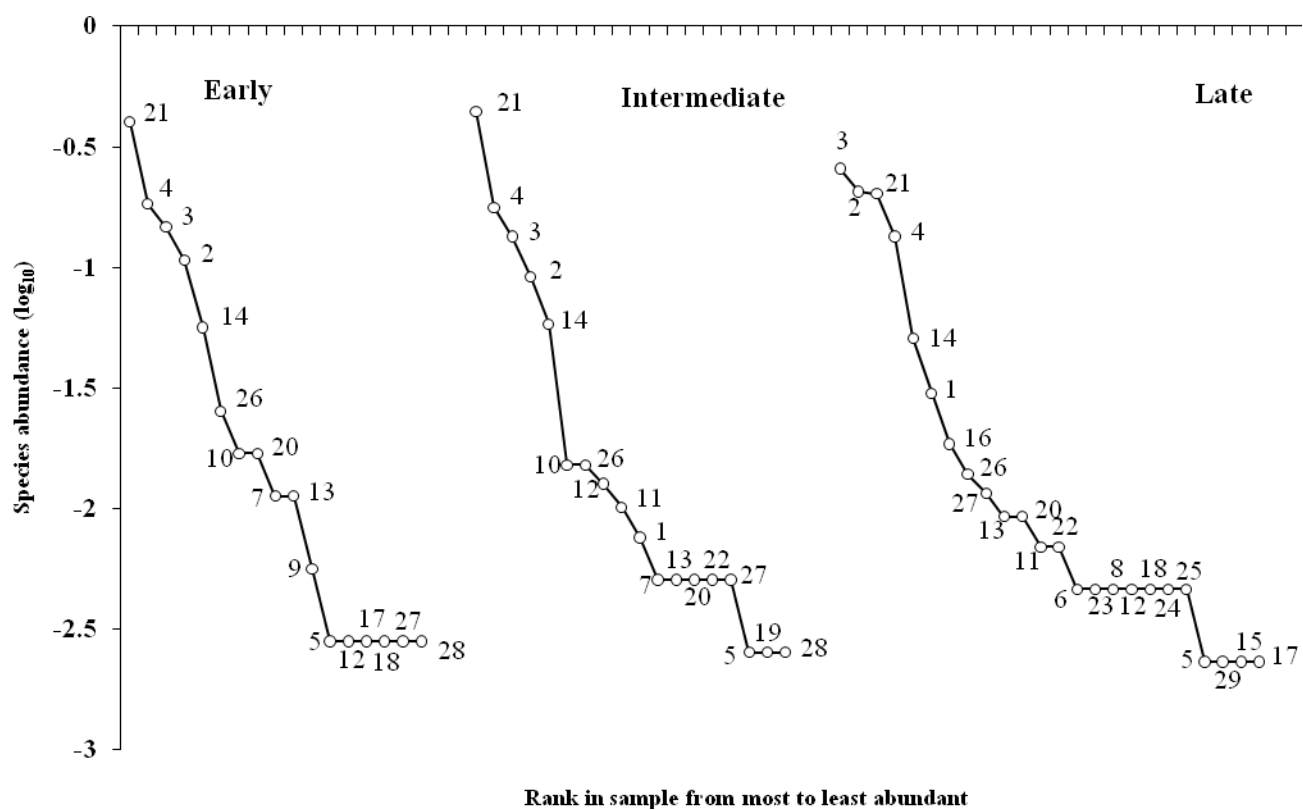


Figure 3

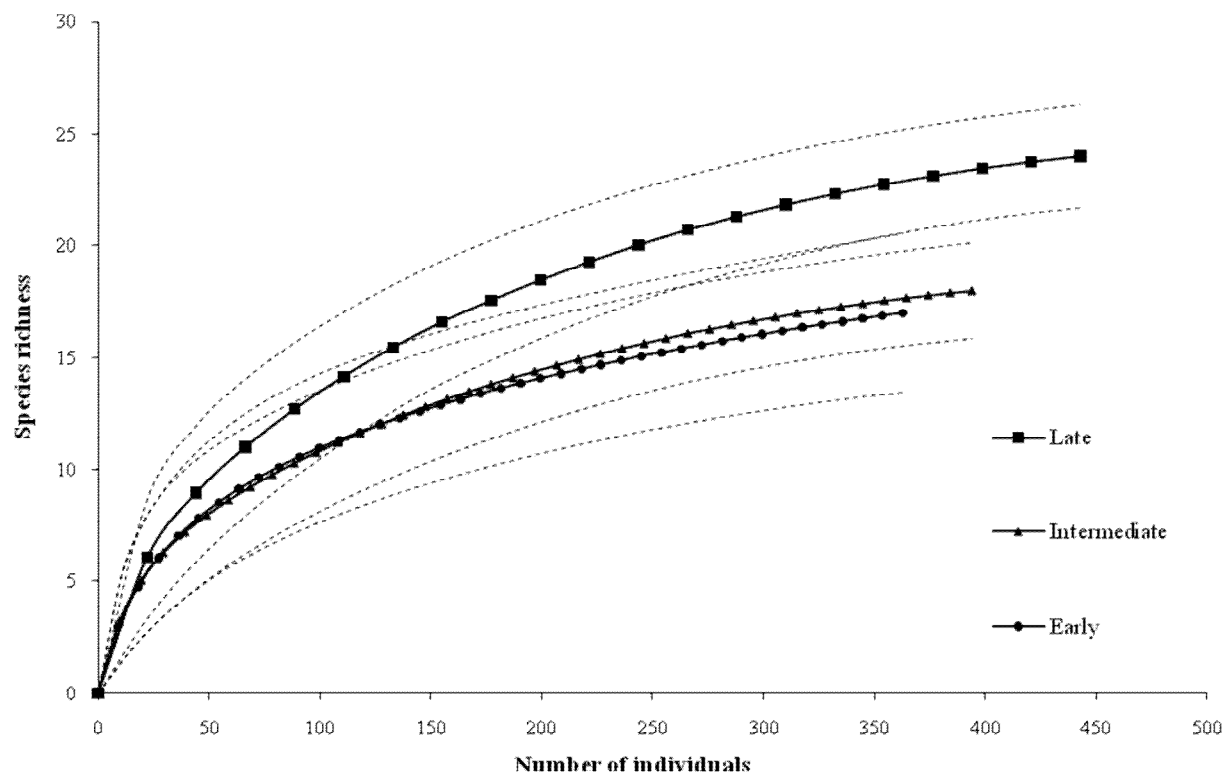
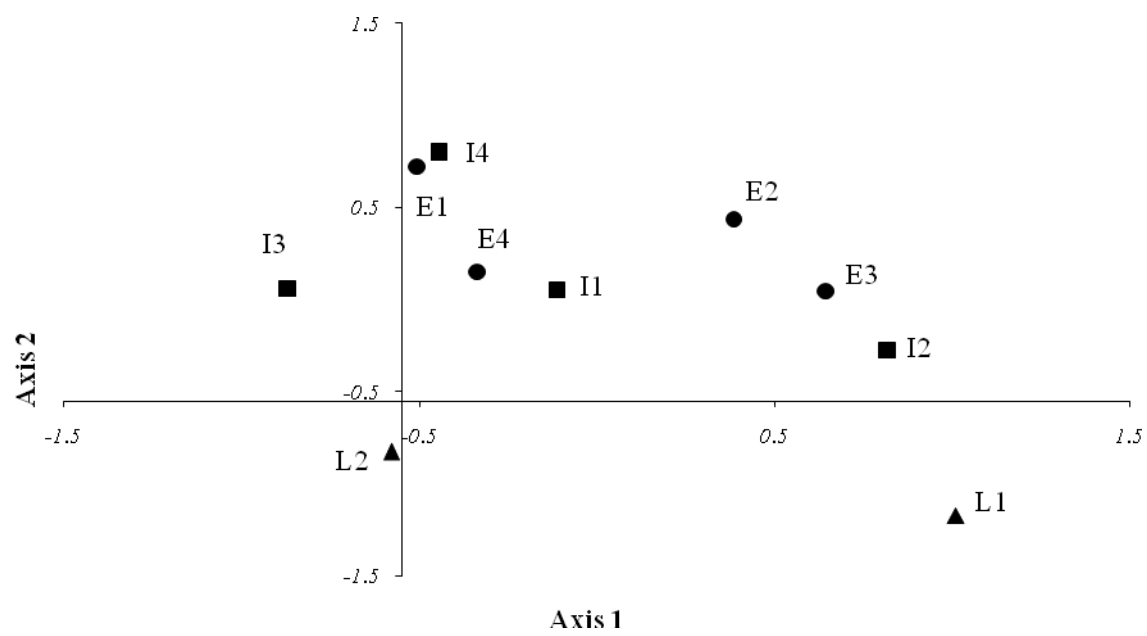


Figure 4



CAPITULO III

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Comunidad de murciélagos: riqueza y diversidad

El primer objetivo del presente estudio consistió en evaluar el cambio en el número de especies de murciélagos y en su abundancia a través de la sucesión secundaria del bosque tropical húmedo de la región Lacandona Chiapas, México. Los resultados muestran que existen diferencias entre los ensamblajes de murciélagos a través de las etapas de sucesión. El ensamblaje de murciélagos con menor riqueza de especies, diversidad y abundancia se encontró en las etapas temprana e intermedia, mientras que la etapa tardía presentó la mayor riqueza de especies y abundancia. Sin embargo, contrario a las expectativas, la riqueza de especies y la diversidad no fueron significativamente diferentes entre las etapas sucesionales (figuras 2 y 3). Estos resultados son similares a los reportados en otros trabajos realizados en áreas fragmentadas y en bosque secundario (Clarke et al. 2005, Castro-Luna et al. 2007 y Ávila-Cabadilla et al. 2009).

El bosque maduro presenta el ensamblaje de murciélagos con mayor riqueza de especies (24 de las 29 especies de filostómidos reportados en este trabajo), de los cuales nueve se encuentran exclusivamente en esta etapa sucesional. Este patrón es debido probablemente a que el bosque maduro contiene mayor diversidad vegetal y complejidad estructural en comparación con las etapas sucesionales tempranas e intermedias y por lo tanto hay más recursos para algunas especies (Chazdon et al. 2007). Resultados similares se encontraron en los bosques tropicales lluviosos (Castro-Luna et al. 2007 y Medellín et al. 2000) y en el bosque seco tropical (Ávila-Cabadilla et al. 2009), donde la diversidad de murciélagos es directamente proporcional a la diversidad y complejidad estructural de la hábitat.

Las especies más abundantes en la etapa tardía también se encuentran las demás etapas de sucesión. Este patrón puede explicarse por el hecho de que las especies que presentan alta abundancia de forma natural podrían ser menos sensibles a la alteración del hábitat debido a sus requerimientos alimenticios generalistas o porque su probabilidad de llegar a las zonas perturbadas es mayor en comparación con las especies menos abundantes (Cosson et al. 1999). En contraste las especies que ocurren naturalmente en baja abundancia pueden ser más sensibles a la modificación del hábitat, debido a que corren mayor riesgo de extinción estocástica local (Davies y Margules 2000, Henle et al. 2004). En nuestro estudio el 65% de las especies capturadas podrían ser clasificados como raras (<9 individuos en la muestra total), por lo tanto susceptibles a este riesgo.

En otros estudios se ha reportado que las especies más abundantes naturalmente, también son más abundantes en áreas alteradas (Estrada et al. 1993, Willig et al. 2007) y que las especies raras están fuertemente asociadas a bosques maduros (Brosset et al. 1996, y Medellín, et al. 2000). Este es el caso de las especies raras encontradas en éste trabajo (*C. auritus*, *M. bennettii*, *T. cirrhosus* y *V. spectrum*), que ya han sido reportadas como especies raras y residentes de bosques maduro en otros estudios (Fenton et al. 1992, Estrada, et al. 1993, Schulze et al. 2000, Medellín, et al. 2000). Es importante señalar que los dos ejemplares de *V. spectrum* capturados en este estudio constituyen el segundo y tercer registro de la especie para el estado de Chiapas. El primer registro de esta especie para la misma zona, ocurrió el 22 de octubre de 1994 a un kilómetro al oeste de la Estación de Biología Chajul (López et al. 1998).

Se registraron mayor numero de recapturas en el bosque maduro, probablemente porque éste es el hábitat más estable con respecto a la disponibilidad de recursos (Chazdon et al. 2007), por lo tanto los murciélagos no tienen que desplazarse largas distancias en comparación con los murciélagos en las etapas de sucesión. La recaptura de *S. liliium* entre hábitats reafirma la importancia de esta especie como dispersor de

semillas (Mello et al. 2008, Loayza et al. 2008), sin embargo, se necesita un esfuerzo mayor en estudios de captura y recaptura o radio telemetría para determinar la frecuencia de los movimientos entre hábitats y las distancias de vuelo en la región.

Gremios tróficos

El segundo objetivo consistió en determinar el reemplazo de especies de murciélagos a través del proceso sucesional. Los frugívoros constituyen el gremio mejor representado en la comunidad de murciélagos filostómidos en el sistema. Se encontró variación significativa en la abundancia de murciélagos frugívoros entre las etapas sucesionales temprana e intermedia con la etapa tardía, también en el total de los gremios registrados, pero no en abundancia de nectarívoros. El bosque maduro obtuvo mayor abundancia de murciélagos frugívoros seguido por los animalívoros y los carnívoros. Los nectarívoros, representados únicamente por *G. soricina* alcanzaron mayor abundancia en la etapa intermedia. Frugívoros como *Sturnira* spp. y *Carollia* spp. fueron numéricamente dominantes en las etapas sucesionales temprana e intermedia, debido probablemente a la presencia de altas concentraciones de especies de platas *Piper* spp. y *Solanum* spp. (Fleming 1988, Marinho-Filho, 1991). Los resultados son similares a los encontrados en otros estudios, que han sugerido que la subfamilia Stenodermatinae se beneficia de cierto grado de perturbación o de sucesión, porque aprovechan los frutos de muchas especies comunes en la sucesión secundaria. Por el contrario, debido a sus necesidades más especializadas (hábitos alimentarios y refugio) especies de la subfamilia Phyllostominae son más sensibles a la perturbación y, en general se encuentran solo en el bosque maduro (Schulze et al. 2000, Medellín, et al. 2000 y Gorresen y Willig 2004), semejante a nuestros resultados.

En los sitios de bosque secundario *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* fueron comunes, pero fueron numéricamente dominantes en el bosque maduro. Otros estudios

han documentado que *A. jamaicensis* se traslada alrededor de 10 km entre los sitios de percha a los sitios de alimentación (Fleming 1988, Fenton et al 1992) y que al parecer, los individuos de esta especie incluyen parches de vegetación secundaria y bosques maduros en su rango de alimentación (Estrada y Coates -Estrada 2002, Schulze et al. 2000).

Composición de especies

El MDS mostro diferentes ensamblajes de murciélagos en las etapas sucesionales tempranas e intermedias en comparación con la etapa tardía de bosque maduro

Implicaciones para el manejo y conservación

De acuerdo con los resultados varias especies de murciélagos muestran respuestas flexibles a la perturbación de los bosques, como lo prueban las 10 especies que se encuentran en los 3 estados sucesionales. Sin embargo, los resultados muestran también que varios especialistas del hábitat, especialmente de los gremios insectívoro de sustrato y carnívoro desaparecerían si se elimina el bosque maduro y solo se encontrarán etapas de sucesión de bosque secundario. Las especies raras se verán más afectadas, ya que son las que están más fuertemente asociadas con el bosque maduro.

Sin embargo, los resultados muestran que las áreas con vegetación secundaria representan un hábitat para una importante cantidad de murciélagos frugívoros. Etapas tempranas de bosque secundario aumentarán la abundancia de murciélagos que se alimentan en esas zonas (*e.g. Carollia* spp. y *Sturnira* spp.), debido a la mayor disponibilidad de alimentos (Fleming 1988). Sin embargo, estos murciélagos y otras especies que requieren del bosque maduro como fuente adicional de alimento y refugio. Basándome en esta información, se reconoce la importancia de ambos tipos de hábitat. Ya que no es muy probable que se conserven áreas intactas de bosque maduro

especialmente en esta zona, se sugiere que los planes de manejo y uso de suelo, se centren en el mantenimiento de la conectividad de los mosaicos de las áreas con vegetación secundaria y el bosque maduro. Escenarios como el anterior ayudarían a mantener especies de murciélagos con hábitos alimentarios generalistas y especialistas, incrementando así el número de especies conservadas (Estrada y Coates-Estrada 2002). La alta incidencia de especies de frugívoros en las diferentes etapas de la sucesión hace hincapié en la importancia de los murciélagos filostómidos en la regeneración de los bosques tropicales (Muscarella y Fleming 2007).

LITERATURA CITADA

- Avila-Cabadilla, L.D., K.E. Stoner, M. Henry y M. Y. Alvarez-Añorve. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bats assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258:986-996.
- Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockie, J.C. Cosson y D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 74:1974-1982.
- Castro-Luna, A. A., V. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007. Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation* 10: 219-228.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan, 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362:273-289.
- 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.

- Cosson, J. F., J. M. Pons y D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 15(4): 515-534.
- Davies, K. F. y C. R. Margules. 1998. Effects of forest fragmentation on Carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67:460-471.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Merrit Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309-318.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237-245.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. Hickey, C. Merriman, M. K. Orbist, D. M. Syme y B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera:Phyllostomidae) as Indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24(3): 440-446.
- Fleming, T. H., 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago Illinois. Pp. 365.
- Gorresen, P. M. y M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85(4): 688-697
- Henle, K, K. F. Davies, M. Kleyer, C. Margules, y J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207-251.
- Loayza, A. P. y B. A. Loiselle. 2008. Preliminary information on the home range and movement patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a Naturally fragmented Landscape in Bolivia. *Biotropica* 40:630-635.
- López, T.M.C., R. A. Medellín y G. Yanes. 1998. *Vampyrum spectrum* en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3:135-136.

- Marinho-Filho, J. S., 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:59-67.
- Medellín R. A., M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1675.
- Mello, R. M. A., E. K. V. Kalko y W. R. Silva. 2008. Movements of the bat *Sturnira lilium* and its role as a seed disperser of Solanaceae in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 24: 225-228.
- Muscarella, R. y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol. Rev.* 82: 573-590.
- Schulze, M. D., N. E. Seavy y D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica* 32(1): 174-184.
- Willig, M. R., S. Presley, C. Bloch, C. L. Hice, S. P. Yanoviak, M. M Díaz, L. Arias, V. Pacheco y S. Weaver. 2007. Phyllostomid bats of lowland amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39(6): 737-746.