UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DEL REFUGIO DE MURCIÉLAGOS ASOCIADOS A *Sabal mexicana* (ARECACEAE) EN UN ÁREA FRAGMENTADA DE LA COSTA DE CHIAPAS, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

LUIS ARTURO HERNÁNDEZ MIJANGOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MÉXICO, D.F. **AGOSTO, 2013**

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DEL REFUGIO DE MURCIÉLAGOS ASOCIADOS A *Sabal mexicana* (ARECACEAE) EN UN ÁREA FRAGMENTADA DE LA COSTA DE CHIAPAS, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

LUIS ARTURO HERNÁNDEZ MIJANGOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MÉXICO, D.F. **AGOSTO, 2013**

UNAM
POSGRADO
Ciencias Biológicas

COORDINACIÓN

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 08 de abril de 2013, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **HERNÁNDEZ MIJANGOS LUIS ARTURO** con número de cuenta 509021672 con la tesis titulada: **"Diversidad y ecología del refugio de murciélagos asociados a *Sabal mexicana* (Arecaceae) en un área fragmentada de la costa de Chiapas, México"**, realizada bajo la dirección del **DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA.**

Presidente:	DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGÜA
Vocal:	DR. JORGE ORTEGA REYES
Secretario:	DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Suplente:	DR. VÍCTOR MANUEL G. SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA
Suplente:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de julio de 2013.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por todo el apoyo otorgado durante mis estudios de posgrado.

La realización de la presente tesis fue posible gracias a la beca de estudios 225530, otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).

La presente tesis fue dirigida y fortalecida a partir de las observaciones del Comité Tutor:

Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta

Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Dr. Enrique Martínez Meyer

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mis padres y hermanas, por creer en mis sueños y alentarme a realizarlos, y por todo el apoyo durante mis estudios de maestría.

Al Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta por abrirme las puertas del laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres y darme la oportunidad de colaborar con él y con los demás compañeros del laboratorio.

A Patricia Martínez, por todo el apoyo que me brindó durante mis estudios de posgrado, sobre todo por auxiliarme en múltiples ocasiones a lo largo del proceso. También le agradezco a Érika Rodríguez por todo su apoyo durante la recta final del proceso de titulación.

A los Drs. Livia León, Víctor Sánchez-Cordero y Jorge Ortega, integrantes del Jurado, por sus valiosas observaciones a mi documento de tesis, gracias a lo cual quedó fortalecido.

A los Drs. Roger Guevara, Sergio López y Esteban Pineda, así como al M. en C. Roberto Gálvez, por el apoyo durante el análisis de los datos.

Agradezco profundamente a Cyntia Reyes Hartmann por todo el apoyo y comprensión durante mis estudios de posgrado. Gracias por haberme acompañado y asistido en el campo y por haber compartido los mosquitos, pululos, espinas de piñuelas, calor, pero sobre todo las largas jornadas de trabajo.

A Mati, Brenda, Dílex y Kaleb, por el apoyo en la toma de datos, recolección de muestras botánicas y determinación de las mismas. Para hacerle justicia a Mati diré que desde antes de iniciar el proceso de aplicación a la maestría y hasta la culminación del proceso, siempre estuvo involucrada y nunca me dejó solo, como debería de ser una gran amiga.

A Alicia, mi amiga Chiapaneca a quien la vida puso en mi paso por el D.F. Gracias Álix por todo lo compartido aquí y allá y por el apoyo con los trámites finales.

A Sandra Gómez, por apoyarme con la entrega y recepción de documentos con los integrantes del jurado.

A Raque, por la invitación a las fiestas monumentales, por hacerme sentir la cercanía de tu amistad y por alentarme a terminar.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres y a los del laboratorio vecino (del Dr. Ceballos), porque con la convivencia hicieron más ligera la carga académica y provocaron que la estancia en el D.F. fuera divertida.

Al Sr. Emeterio Fuentes de la localidad Salto de Agua y al Sr. Ramiro Ovalle de la localidad Ceniceros, ambas localidades del municipio de Pijijiapan, por permitirme llevar a cabo el estudio en sus parcelas. Al Sr. Emeterio Fuentes también le agradezco esas pláticas en el piñal y le reconozco su compromiso por la conservación.

A la familia de Madaí Pérez de la localidad de Salto de Agua, por brindarme su amistad y por hacerme sentir como en casa.

A Carlitos, “el niño del palmar”, porque con su compañía y apoyo las jornadas de trabajo fueron más ligeras.

A los pobladores de Salto de Agua y Ceniceros, por el compromiso en la conservación de los murciélagos de su comunidad.

Al Biol. Edmundo Aguilar y a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, por darme las facilidades para desarrollar este proyecto de investigación en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada. A todo el personal de La Encrucijada, varios de ellos amigos míos, por la compañía, aliento y motivación para culminar un buen trabajo.

Finalmente, a ti que llegaste estratégicamente al final de este proceso y me impulsaste a terminar el escrito y concluir con esta cuenta pendiente llamada maestría, gracias mi Verito hermosa.

DEDICATORIA

A mis padres, por todo el esfuerzo realizado y por ser mi ejemplo a seguir.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN 1

ABSTRACT 3

INTRODUCCIÓN 5

ANTECEDENTES 9

Construcción de tiendas 9

Características de hojas y del hábitat para la construcción de tiendas 10

Uso de tiendas 10

Sistemas sociales 11

OBJETIVOS 16

Objetivo general 16

Objetivos específicos 16

HIPÓTESIS 17

MÉTODO 18

Área de estudio 18

Detección de tiendas 22

Monitoreo y detección de nuevas tiendas 23

Identificación de especies y parámetros poblacionales 24

Parámetros de refugios 24

Caracterización del hábitat 25

ANÁLISIS ESTADÍSTICO 27

RESULTADOS 30

Murciélagos que utilizan tiendas 30

Densidad y registro mensual de tiendas 31
Ocupación y uso de tiendas 32
Características de hábitat 34
Características de palmas con tiendas 36
Arquitectura de las tiendas 41
Sistemas sociales 45
DISCUSIÓN 48
Murciélagos que utilizan tiendas 48
Densidad y registro mensual de tiendas 49
Ocupación de tiendas 50
Período de uso de tiendas 51
Características de hábitat 52
Características de palmas con tiendas 53
Arquitectura de las tiendas 55
Sistemas sociales 57
Implicaciones para la conservación 60
CONCLUSIONES 62
LITERATURA CITADA 64
APÉNDICE 75

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Medidas promedio de parámetros de tiendas ocupadas por distintas especies de murciélagos en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas México……..37

Cuadro 2. Tamaño de grupo y estructura social de *Artibeus lituratus* refugiados en tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México……...45

Cuadro 3. Tamaño de grupo y estructura social de *Uroderma bilobatum* refugiados en tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La encrucijada, Chiapas, México……...46

Cuadro 4. Tamaño de grupo y estructura social de *Artibeus phaeotis* refugiados en tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La encrucijada, Chiapas, México……...47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México……18

Figura 2. Parcela de estudio en la localidad de Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México…….…….20

Figura 3. Parcela de estudio en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México……..…20

Figura 4. Sitio de estudio en la localidad de Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México……..21

Figura 5. Sitio de estudio en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México…….21

Figura 6. Parcela de muestreo de la localidad de Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, dividida en cuadros de 50 x 50 m……..…….22

Figura 7. Parcela de muestreo de la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, dividida en cuadros de 50 x 50 m…….…..23

Figura 8. Esquema de parcela circular de 20 m de diámetro dividida en cuadrantes, centrada en la tienda o palma control para la obtención de variables del microhábitat……..25

Figura 9. Formación de polígono de vectores mediante la adición de vectores unitarios (v_i)……27

Figura 10. Murciélagos refugiados en frondas modificadas de *Sabal mexicana* en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México……..30

Figura 11. Curva acumulativa de registro de tiendas durante el período Diciembre 2009 a Mayo 2010 en la localidad Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México…….31

Figura 12. Número de tiendas ocupadas por especie de murciélago durante el período Diciembre de 2009 a Mayo de 2010, en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México……...…..32

Figura 13. Número de tiendas por tipo de ocupación durante el período Diciembre de 2009 a Mayo de 2010 en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México……..33

Figura 14. Número de tiendas por período de uso proporcionado por murciélagos durante el período Diciembre de 2009 a Mayo de 2010 en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México…….34

Figura 15. Ordenamiento de tiendas y controles de la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, de acuerdo al análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)……..35

Figura 16. Altura de palmas con presencia de tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México…….38

Figura 17. Alturas promedio de palmas con presencia de tiendas para cada especie de murciélago registrado en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. IC del 95%.....39

Figura 18. Alturas promedio de las tiendas ocupadas por cada especie de murciélagos en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. IC del 95%.....40

Figura 19. A) Representación circular de vectores de la orientación cardinal de las tiendas registradas en las localidades de Ceniceros y Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México; la flecha roja corresponde al vector medio (*r*= 0.19). B)

Representación poligonal de adición de vectores de la orientación cardinal representada en A; la flecha roja corresponde al vector resultante (*R*= 6.6)……41

Figura 20. Tienda de arquitectura tipo “toldo” (*nueva arquitectura*) en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. a) vista frontal-lateral de la tienda, b) vista inferior……42

Figura 21. Esquematización de cortes realizados por murciélagos en una fronda de *Sabal mexicana*, desde una vista inferior de la tienda……..…….43

Figura 22. A) Representación circular de vectores de ángulos de los cortes 1 de tiendas de Ceniceros y Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas; B) Polígono de vectores de ángulos de los cortes 1 representados en A. Las flechas en negro indican la adición de vectores y la línea roja corresponde al vector resultante (*R*). *R*= 28.96, *n*= 30, *r*= 0.96…….44

Figura 23. A) Representación circular de vectores de ángulos de los cortes 2 de tiendas de Ceniceros y Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas; B) Polígono de vectores de ángulos de los cortes 2 representados en A. Las flechas en negro indican la adición de vectores y la línea roja corresponde al vector resultante (*R*). *R*= 28, *n*= 30, *r*= 0.93……..44

RESUMEN

El presente estudio tuvo como objetivos determinar las especies de murciélagos que utilizan como refugio las frondas modificadas de *Sabal mexicana*; además de determinar la organización y estructura social de los grupos de murciélagos refugiados, así como definir las características de hábitat y de palmas importantes para la construcción de tiendas. El estudio se realizó durante los meses de diciembre de 2009 a mayo de 2010, mes tras mes, durante un período de 10 días en cada localidad.

Se llevó a cabo la detección de tiendas en parcelas de palmar de 3.5 ha en las localidades de Ceniceros y Salto de Agua, ubicadas en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas. Cada parcela de muestreo fue dividida en cuadros de 50 x 50 m para llevar a cabo la revisión sistemática de palmas. Se revisaron todas las frondas de cada una de las palmas en los cuadros de estudio. En aquellas frondas donde se presentaron cortes en la lámina foliar se tomaron diversas medidas de longitud de la fronda como de los cortes realizados.

Tomando como centro la fronda modificada se llevó a cabo la caracterización del hábitat circundante mediante el establecimiento de parcelas circulares de 20 m de diámetro. Este mismo procedimiento se realizó en parcelas control elegidas al azar, de las cuales se estableció una por cada tienda registrada.

En las tiendas donde se encontraron murciélagos refugiados se llevó a cabo la captura de murciélagos. A cada murciélago capturado se le tomaron las medidas somáticas estándares al grupo y se le determinó el sexo, la edad relativa y la condición reproductiva. Con la observación de estas últimas características referidas se estableció la constitución del grupo.

Cuatro especies de murciélagos utilizaron tiendas en los sitios de estudio, estas fueron: *Artibeus jamaicensis, A. lituratus, A. phaeotis* y *Uroderma bilobatum*. *Artibeus lituratus* se reporta por primera vez usando frondas modificadas como refugio. El 87% de las tiendas ocupadas presentó ocupación de tipo exclusiva durante todo el período de muestreo; mientras que el 13% presentó reemplazo de especie ocupante a lo largo del período de muestreo. La especie

reemplazante en todos los casos fue *A. lituratus*. El principal período de uso registrado para las tiendas fue el diurno, aunque algunas tiendas fueron utilizadas como refugio diurno y nocturno.

Las variables del hábitat que mejor explicaron la ocurrencia de tiendas fueron: área basal, densidad de herbáceas, densidad de arbustos y abundancia de árboles con alturas entre 10 y 15 m. *Artibeus lituratus* y *U. bilobatum* ocuparon tiendas construidas en palmas con alturas y DAP promedios mayores que los de aquellas palmas ocupadas por *A. phaeotis*. *Artibeus lituratus* y *U. bilobatum* ocuparon tiendas con medidas de alturas y diámetro del pecíolo mayores respecto a las ocupadas por *A. phaeotis*. Esto sugiere la posibilidad de que *A. phaeotis* sea constructor de las tiendas que ocupa esta especie.

Todas las tiendas detectadas mostraron el mismo patrón de cortes, el cual fue en forma de V y, dadas las diferencias respecto a otros tipos de arquitectura previamente descritos, se propone un nuevo tipo de arquitectura de tiendas, para la cual se propone denominarla como tipo “toldo”. En este tipo de arquitectura los cortes están realizados en la parte distal de la lámina foliar y pueden o no cortar el pecíolo en su parte distal. Si el pecíolo no presenta corte entonces los cortes de la tienda inician posterior al término del pecíolo en su parte distal. Los cortes en la lámina foliar están realizados en forma de V, cada corte realizado a cada lado del pecíolo está hecho con una orientación angular de 57° en promedio (S= 21°).

La organización social mostrada por *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *U. bilobatum* en las tiendas fue de machos solitarios, o bien de parejas de individuos de ambos sexos, o grupos constituidos por varias hembras y un único macho. Los grupos de *A. lituratus* y *U. bilobatum* mostraron una estructura social constituida por un macho adulto y hembras preñadas, o bien por un macho y hembras adultas y juveniles no voladores. El grupo de *A. phaeotis* estuvo constituido por un macho escrotado y hembras preñadas. Para *A. jamaicensis* no fue posible establecer el sistema social debido a que solo se obtuvo un registro.

ABSTRACT

This study aimed to determine the bat species that roost in modified leaves of *Sabal mexicana*, plus determine their organization and social structure as well as define the features of the habitat and the palms that are important for the construction of tents. The study was performed during the period of December, 2009 through May, 2010, month after month, during ten days in each locality.

Detection of tents in palmar grove plots measuring 3.5 ha was carried out in the localities of Ceniceros and Salto de agua, in La Encrucijada Biosphere Reserve, Chiapas. Each sample plot was divided into 50 x 50 m squares in order to systematically check the palms. All leaves in each one of the palms in the studied squares were checked. On the leaves where cuts on the foliar layer were found, several measures were taken as well as on the cuts.

Taking the modified leaf as center, the surrounding habitat was characterized by setting circular plots of 20 m in diameter. The same procedure was performed in control plots that were randomly chosen, and from which one was set per each registered tent.

In the tents where roosting bats were found, the bats were captured. Standard somatic measures for the group were taken on each captured bat, and its sex, relative age and reproductive condition were determined. By observing these characteristics, the formation of the group was determined.

Four bat species used these tents in the studied area: *Artibeus jamaicensis, A. lituratus, A. phaeotis* and *Uroderma bilobatum*. *Artibeus lituratus* is firstly reported as using modified leaves as roost. 87% of the occupied tents showed exclusive occupancy during all the sampling period while 13% showed replacement of the occupying species. The replacing species was, in all cases, *A. lituratus*. Daytime was the main period of use registered for the tents, although some of them were used both as diurnal and nocturnal roost.

The habitat variables that best explained the presence of tents were: basal area, herbaceous and bushes density and abundance of trees measuring 10 to 15 m high. *Artibeus lituratus* and *U. bilobatum* occupied tents built in taller palms and with a wider diameter at breast height in average than those occupied by *A. phaeotis*. *Artibeus lituratus* and *U. bilobatum* occupied tents that were taller and with a wider petiole than the ones occupied by *A. phaeotis*. This suggests that *A. phaeotis* could be the builder of the tents that this species occupies.

All detected tents showed the same V-shaped cut pattern, and given the differences from other architecture types previously described, a new one is proposed here. It is suggested to denominate it "canopy type". In this architecture type, the cuts are made on the distal part of the foliar layer and may be or not cut on the distal part of the petiole. If the petiole is not cut, then the cuts begin at the section behind the edge of the petiole on its distal part. The cuts on the foliar layer are made in form of a V and each cut on the sides of the petiole is made with a 57° angle orientation in average (S= 21°).

The social organization showed by *A. lituratus*, *A. phaeotis* and *U. bilobatum* in the tents was of lonely males, male and female couples, or groups formed by several females and a sole male. The groups of *A. lituratus* y *U. bilobatum* showed a social structure formed by a male adult and pregnant females, as well as an adult male, adult females and non-flying youngsters. The group of *A. phaeotis* was formed by a male with scrotal testes and pregnant females. It was not possible to characterize a social system for *A. jamaicensis* due to only one register was obtained.

INTRODUCCIÓN

Chiapas cuenta con 280 km de planicie costera sobre el Océano Pacífico (Müllerried, 1982). A lo largo de esta extensión se encuentran diversos tipos de vegetación como manglares, selvas bajas caducifolias, selvas medianas subperennifolias y subcaducifolias, popales, tulares, vegetación riparia y palmares (Miranda y Hernández, 1963).

Los palmares son un recurso natural que pueden proveer de diversos productos útiles para las sociedades humanas, tales como fibras, materiales para construcción, bebidas, alimentos, aceites o medicinas, por lo que hojas, meristemos apicales, frutos y raíces son las partes de las palmas que pueden aprovecharse (Kahn, 1991; González-Marín *et al.*, 2012; González-Marín *et al.*, 2012b). Los pobladores de la zona costera de Chiapas utilizan las hojas de las palmas, principalmente de palma real o guano (*Sabal mexicana*), en la construcción de techos de casas, palapas, y para la elaboración de artesanías y utensilios. Las palmas también ofrecen refugio y alimentación a diversas especies de fauna silvestre (Pimentel y Tabarelli, 2004; Beck, 2006; Welsh *et al*., 2010; Proud *et al.*, 2011), contribuyendo de esta manera al mantenimiento de la diversidad biológica y de los procesos ecológicos.

Las palmas, pertenecientes a la familia Arecaceae, constituyen una familia conspicua de monocotiledóneas perennes con tallo leñoso; comprenden aproximadamente 2,000 especies, agrupadas en 201 géneros, y distribuidas en las regiones tropicales y algunas subtropicales del mundo (Galeano, 1992). El género *Sabal* es uno de los más comunes en la región del Caribe y áreas adyacentes (Henderson *et al.*, 1995); sin embargo, en México los palmares de *Sabal mexicana* constituyen un tipo de vegetación seriamente amenazado de extinción (López y Dirzo, 2007). Este tipo de vegetación se encuentra distribuido en ambas vertientes de México (Pennington y Sarukhán, 2005) y en Chiapas la distribución está restringida a la Planicie Costera del Pacífico. Estos parches de palmar de la costa de Chiapas muestran ya niveles considerables de

perturbación y es posible que en el estado no existan palmares intactos. Algunas áreas de palmar han sido severamente sobreexplotadas, lo cual agudiza la necesidad del conocimiento de su importancia ecológica para proponer medidas de protección a beneficio del propio ecosistema y de los pobladores locales que se benefician del palmar.

Los murciélagos y su importancia ecológica y económica

Los murciélagos juegan un rol importante e indispensable en el mantenimiento de la diversidad de los bosques, así como en la continuidad de los procesos ecológicos y evolutivos (Kalko, 1997; Arteaga *et al.*, 2006; Henry y Jouard, 2007). Este grupo de animales cumple con papeles ecológicos fundamentales: son eficientes dispersores de semillas, desplazando generalmente a grandes distancias las semillas de los frutos consumidos, contribuyendo en la regeneración de los bosques (Galindo-González, 1998; Flores-Martínez *et al.*, 1999; Medellín y Gaona, 1999; Olea-Wagner *et al.*, 2007; Goncalves *et al.*, 2008) y jugando un importante papel en el mantenimiento de la composición heterogénea del bosque tropical (Fleming y Heithaus, 1981). Son fundamentales en los sistemas de polinización, polinizando una gran variedad de plantas de importancia económica y ecológica (Fleming y Sosa, 1994; Fleming *et al.*, 2001; Valiente-Banuet, 2002; Hodgkison *et al*., 2003; Thiruchenthil *et al.*, 2005). Con el consumo de diversos invertebrados (Gould, 1978, Humphrey *et al.*, 1983; Morton, 1989; Aguirre *et al.*, 2003) contribuyen al control natural de las poblaciones y a evitar la ocurrencia de plagas. También contribuyen al control de poblaciones de vertebrados, al consumir peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Medellín, 1988; Aguilar-Cervantes y Álvarez-Solórzano, 1991; Ibáñez *et al.*, 2001; Rocha *et al*., 2012). Asimismo, son elementos importantes en la cadena trófica, como presas de otros organismos (Fenton *et al.*, 1977; Rodrigues *et al.* 2006).

Ecología de refugios de murciélagos

La ecología de refugios de murciélagos es una compleja interacción de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de comportamiento, y respuestas demográficas que potencialmente pueden influir en la adecuación de la especie (Aguirre *et al.*, 2003). Los refugios proveen sitios para reproducción, hibernación, crianza de juveniles, protección contra condiciones ambientales adversas y de depredadores, y además promueven las interacciones sociales y la ingesta de alimento; no obstante, su uso puede estar condicionado para algunas especies de murciélagos por las especializaciones fisiológicas y morfológicas que presentan, es decir, pueden presentar especificidad por algunos sitios de refugio, mientras que otras pueden ser generalistas (Kunz, 1982), lo cual a su vez puede determinar el oportunismo o la especificidad en los hábitos de refugio. Por otro lado, se reconoce que los murciélagos pueden utilizar los refugios exclusivamente durante el día o la noche, o bien darle uso durante ambos períodos del día (Brooke, 1990; Charles-Dominique, 1993; Melo *et al.*, 2009).

Los murciélagos utilizan diferentes recursos como refugio, entre los cuales se encuentran cuevas, grietas, minas, árboles huecos y diversas construcciones humanas (Sánchez, 1990; Tuttle *et al.*, 2000). Más de la mitad de las más de 1,200 especies conocidas de murciélagos (Simmons, 2005) pueden utilizar plantas o partes de ellas como refugio, de manera exclusiva u oportunista (Kunz y Lumsden, 2003).

La amplia variedad de refugios utilizados por murciélagos va de efímero a permanente. Los refugios como cuevas, minas y grietas en rocas ofrecen como ventaja que son refugios permanentes con estabilidad termal y protección contra climas extremos, aunque pueden ser relativamente escasos. Por otro lado, los refugios localizados debajo de cortezas y follaje generalmente son efímeros y están sujetos a condiciones ambientales extremas, aunque son mas abundantes (Kunz y Lumsden, 2003).

Murciélagos que utilizan tiendas y los tipos de arquitectura

Veintitrés especies de murciélagos utilizan refugios hechos mediante la modificación de hojas, 18 de las cuales pertenecen a la familia Phyllostomidae, cuatro a Pteropodidae, y una a Vespertilionidae (Rodríguez-Herrera *et al*., 2007; Hernández-Mijangos y Medellín, 2013).

Los murciélagos de la familia Phyllostomidae que se refugian en tiendas corresponden a los géneros *Artibeus*, *Dermanura*, *Ectophylla*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Rhinophylla*, *Uroderma* y *Vampyressa* (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). Nueve de las especies que utilizan tiendas se distribuyen en México (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis*, *A. toltecus*, *A. watsoni*, *P. helleri*, *U. bilobatum*, *U. magnirostrum* y *V. thyone*) y todas éstas se distribuyen en Chiapas.

De manera general, las hojas modificadas mediante cortes han sido denominadas "tiendas" o "carpas" (Rodríguez-Herrera *et al*., 2007). Actualmente se reconocen ocho tipos de arquitecturas de tiendas, las cuales se definen de acuerdo al tamaño y forma de la hoja y al número de cortes realizados. De esta manera, los tipos de arquitectura reconocidos son: apical, bífida, bote invertido, bote/apical, cónica, paradoja, pinnada y sombrilla (Kunz *et al.*, 1994; Zortéa y De Brito, 2000).

ANTECEDENTES

Construcción de tiendas

Hasta el momento se ha documentado el uso de tiendas como refugio para 23 especies de murciélagos; sin embargo, solamente existe evidencia directa del momento de la construcción de la tienda para dos especies de murciélagos, *Cynopterus sphinx* y *Ectophylla alba* (Bhat y Kunz, 1995; Balasingh *et al.*, 1995; Rodríguez-Herrera *et al*., 2006). Debido a que existen muy pocas observaciones de murciélagos construyendo tiendas, es difícil distinguir entre los constructores y los que son usuarios secundarios de ellas, por lo que en la literatura normalmente se refieren a estas especies como las que "utilizan tiendas" (Rodríguez-Herrera *et al*., 2007). Por otro lado, entre las especies de murciélagos que utilizan tiendas también se ha documentado el comportamiento oportunista, por lo que algunas especies pueden refugiarse en las tiendas construidas por otras especies (Brooke, 1987; Foster, 1990; Charles-Dominique, 1993; Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007).

Para construir una tienda, los murciélagos realizan cortes en la vena central, en otras venas o en la lámina de la hoja (Timm, 1987; Rodríguez-Herrera *et al*., 2007). De esta manera, en el Neotrópico se han registrado 77 especies de plantas modificadas a manera de tiendas por murciélagos, agrupadas en 41 géneros y 18 familias, de las cuales las familias Araceae y Arecaceae agrupan el 55% de las especies registradas (Rodríguez-Herrera *et al*., 2007). La familia Arecaceae es la de mayor relevancia debido al número de especies de murciélagos (13 especies) que utilizan las tiendas construidas a partir de la modificación de las hojas de estas palmas (Barbour, 1932; Goodwin y Greenhall, 1961; Foster y Timm, 1976; Stoner, 2000; Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007; Hernández-Mijangos y Medellín, 2013).

Características de hojas y del hábitat para la construcción de tiendas

Algunos estudios han demostrado que la modificación de hojas no es un evento al azar, por lo que es necesario cumplir con requerimientos específicos, ya sea en cuanto a las características de las hojas o del hábitat. No obstante, algunas de estas especies que utilizan hojas modificadas pueden ser más específicas que otras, lo cual determina incluso el número de especies de plantas que pueden utilizar.

Ectophylla alba modifica hojas de *Heliconia* sp., y requiere que las hojas tengan menos de 30 días desde su emergencia y una longitud entre 0.8 y 1.2 m (Brooke, 1990); además, necesita que el área presente alta cobertura del dosel y la altura del sotobosque sea menor a 1 m de altura (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2008). Para *E. alba* se considera que las condiciones específicas de la tienda favorece o promueve la fidelidad de refugio (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2011).

En Costa Rica *Artibeus watsoni* utiliza hojas modificadas de *Anthurium ravenii* preferentemente en plantas localizadas a alturas entre 1.5 y 5 m del suelo (Choe y Timm, 1985). En *Asterogyne martiniana* las hojas con tiendas estuvieron a mayor altura que aquellas hojas sin modificar; la longitud de la hoja también fue significativamente mayor en tiendas, al igual que el diámetro del raquis (Stoner, 2000).

En Costa Rica *Uroderma bilobatum* utiliza tiendas construidas en palmas de *Cocos nucifera*. En estas palmas, las tiendas fueron encontradas en palmas de mayor altura respecto a las que no presentaron hojas modificadas y se determinó que no hay un patrón en la orientación de las hojas con cortes (Timm y Lewis, 1991).

Uso de tiendas

Se ha sugerido que las tiendas representan un recurso valioso para los murciélagos, que les proveen de protección contra lluvia, viento y radiación solar directa; así como protección contra

depredadores y parásitos; se ha sugerido además que, generalmente, están localizadas cerca de la fuente de alimento, lo que garantizaría que el gasto energético sea menor (Charles-Dominique, 1993; Kunz y Lumsden, 2003). Por otro lado, aún cuando la construcción de tiendas no es una actividad exclusiva de los machos (Rodríguez-Herrera *et al*., 2006), es posible que en las tiendas los machos puedan defender de manera más eficiente el espacio creado (Brooke, 1987), en comparación al establecimiento de harenes en el follaje sin modificar (Kunz y McCracken, 1996).

Sistemas sociales

Los sistemas sociales se componen de tres aspectos: la organización social, el sistema de apareamiento, y la estructura social. La organización social se define como el tamaño, composición sexual y cohesión espacio-temporal de una sociedad. El sistema de apareamiento se define como el subconjunto de interacciones que ocurren entre las parejas de apareamiento y sus consecuencias reproductivas. La estructura social se define como los patrones de interacciones sociales y las relaciones resultantes entre miembros de una sociedad (Kappeler y van Schaik, 2002).

Organización social

Los tres tipos de organización social reconocidos para el grupo de los murciélagos son: solitario, pareja y grupal (Lott, 1991; Kappeler y van Schaik, 2002). Entre los megaquirópteros solitarios se encuentran *Micropteropus pusillus, Myonycteris torquita, Megaloglossus woermanni* y *Epomops franqueti.* Entre las especies de microquirópteros solitarios se encuentran *Diclidurus albus, Eptesicus minutus, E. rendalli, Nycteris grandis, Rhinolophus beddomei, Pipistrellus nanus, Lasiurus borealis, Lasiurus cinereus* (Bradbury, 1977; Allen, 2004). Generalmente, suelen observarse los individuos solitarios de estas especies, o bien en asociación madre-cría.

Otras especies de murciélagos pueden organizarse en parejas integradas por adultos o en parejas de adultos y un juvenil (Bradbury, 1977). Algunas de las especies de murciélagos que típicamente pueden encontrarse en pares son *Vampyrum spectrum*, *Kerivoula picta*, *K. harrisoni*, *K. papillosa*, *Saccopteryx leptura*, *Taphozous peli*, *Cardioderma cor*, *Lavia frons*, *Nycteris hispida*, *N. arge* y *N. nana*, *Rhinolophus sedulus*, *Rhinolophus luctus*, *Hipposiderus beatus*, *H. brachyotis* y *Pteropus samoensis* (Bradbury, 1977; Neuweiler, 2000; Crichton y Krutzsch, 2000).

Otras especies más se agregan para conformar grupos que pueden estar constituidos por menos de una decena de individuos hasta grandes colonias de miles o millones de individuos. Entre estos murciélagos se encuentran varias especies de vespertiliónidos (e.g. *Myotis yumanensis*, *M. velifer*, *M. grisescens*, *M. thysanodes*) y molósidos (e.g. *Tadarida brasiliensis*; Allen, 2004).

Para las especies de murciélagos que utilizan tiendas como refugios se han reportado los tres tipos de organización social antes mencionados. Entre las especies del género *Artibeus* que utilizan tiendas se han reportado los tres tipos de organización y para algunas especies de este género se ha reportado la integración de grupos con individuos de ambos sexos o bien grupos integrados exclusivamente por individuos del mismo sexo (Timm, 1987; Rodríguez-Herrera *et al*., 2007).

Sistemas de apareamiento

Los sistemas de apareamiento han sido categorizados como: grupos de apareamiento integrados por una hembra y un macho; grupos de apareamiento conformados por varias hembras y un macho; o bien, grupos de apareamiento conformados por varias hembras y varios machos (McCracken y Wilkinson, 2000).

Los grupos de apareamiento también son ampliamente categorizados como monógamos, cuando machos y hembras se aparean típicamente con una sola pareja (e.g., *Saccopteryx leptura* y

Lavia frons); poligínicos cuando los machos se aparean con el mismo conjunto de hembras en sucesivos eventos de apareamiento (e.g., *A. jamaicensis*, *Glossophaga soricina* y *Phyllostomus hastatus*); poliándricos cuando las hembras se reproducen con el mismo conjunto de machos en sucesivos eventos reproductivos (e.g., *Hypsignathus monstrosus*); y promiscuos cuando machos y hembras se aparean con múltiples miembros del sexo opuesto y no se establece un enlace o relación de largo plazo entre parejas reproductivas (e.g. *Myotis* sp.; Clutton-Brock, 1989; Neuweiler, 2000).

Poco más del 90% de las especies de mamíferos de las que se ha documentado el sistema de apareamiento muestra sistemas de tipo poligínico. En este sistema un macho se aparea con varias hembras (Clutton-Brock, 1989). Por otra parte, la monogamia ha sido atribuida únicamente al 3% de los mamíferos (Whittenberge y Tilson, 1980). La mayoría de las especies de murciélagos están integrados al patrón general de los mamíferos y son pocas las especies de murciélagos que parecen ser monógamas (McCracken y Wilkinson, 2000).

Algunas especies de filostómidos mantienen sistemas de apareamiento de tipo poligínico (Kunz y McCracken, 1996; Ortega y Arita, 2005). Entre las especies de murciélagos de esa familia en las que se ha reportado la ocurrencia de este tipo de sistema de apareamiento están *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *Uroderma bilobatum* (Lewis, 1992; Ortega y Arita, 2000; Muñoz-Romo *et al.*, 2008), las cuales han sido reportadas como usuarias de tiendas en algunos estudios (Kunz *et al.*, 1994; Kunz y McCracken, 1996; Hernández-Mijangos y Medellín, 2013).

Con anterioridad se pensaba que debido a esta constitución de harenes, la construcción de tiendas era llevada a cabo exclusivamente por los machos, hipótesis que fue desechada, al menos para *Ectophylla alba*, en la que la evidencia indica que la construcción de tiendas también es realizada por parte de las hembras (Rodríguez-Herrera *et al*., 2006).

No obstante, la estrategia de apareamiento poligínico consiste en que los machos tienen la capacidad de monopolizar a varias hembras de una forma más o menos simultánea, por lo que las hembras se aparean únicamente con un macho. Un macho puede aparearse con varias hembras a la vez (poliginia simultánea) o de forma secuencial durante la temporada reproductora (poliginia sucesiva; Sanz, 2002). En la poliginia, las hembras son las que suelen encargarse de dar el cuidado parental necesario a la descendencia.

Para las especies de murciélagos que utilizan tiendas como refugio se ha sugerido que el sistema de apareamiento corresponde a un sistema poligínico de defensa del recurso (Brooke, 1990; McCracken y Wilkinson, 2000).

Estructura social

La estructura social incluye la estructura demográfica, tasas de interacción, tamaño de grupo, estabilidad de grupos, unidades o comunidades, estabilidad de relaciones, y diferenciación de funciones (Wilson, 1975; Whitehead, 2008).

Entre las especies que se refugian en tiendas es común la constitución de grupos relativamente pequeños, conformados generalmente por menos de 20 individuos (Chaverri y Kunz, 2010). *Ectophylla alba* y *Cynopterus brachyotis* son especies que pueden refugiarse en grupos de cerca de 20 individuos (Brooke, 1990; Campbell *et al*., 2006); mientras que *C. sphinx* y *U. bilobatum* pueden refugiarse en grupos de más de 40 individuos (Barbour, 1932; Storz *et al*., 2000).

En algunas especies usuarias de tiendas el tamaño y constitución del grupo puede mantenerse estable; mientras que en otras varían temporalmente. Entre las especies que mantienen grupos estables se encuentran *Ectophylla alba* y *Vampyressa thyone* (Zortéa *et al*., 2000; Rodríguez-Herrera *et al.*, 2006; Rodríguez-Herrera *et al.*, 2008), especies en las que el número y la

membresía de los individuos del grupo es usualmente estable e independiente de la presencia de otros grupos cercanos.

Por otra parte, especies como *Artibeus lituratus*, *Dermanura watsoni* y *Uroderma bilobatum* constituyen grupos en los que generalmente son las hembras las que cambian de tiendas y grupos, por lo que la constitución de los grupos cambia diariamente (Chaverri *et al.*, 2008; Muñoz-Romo *et al.*, 2008; Sagot y Stevens, 2012).

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar las especies de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) que utilizan como refugio las frondas de palma real (*Sabal mexicana*) en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas, así como los factores del hábitat y del refugio que condicionan su uso.

Objetivos específicos

- Determinar las especies de murciélagos que utilizan las hojas de *Sabal mexicana* como refugio en el área de estudio.
- Determinar la organización y estructura social de los grupos de murciélagos que se refugian en estas palmas.
- Definir parámetros de hojas modificadas (altura, longitud, ángulo, orientación, número de hojas por palma y etapa de desarrollo de la hoja) para determinar si existen preferencias por ciertas características para modificar hojas como tiendas.
- Determinar algunas características del hábitat circundante de las palmas en las que existen tiendas y en las que no.

HIPÓTESIS

- Dado que se considera que las especies de murciélagos que utilizan tiendas como refugio pueden presentar una organización social de tipo solitaria, pareja o grupal, en la que los individuos solitarios generalmente son machos, mientras que las parejas están constituidas por individuos de ambos sexos, y los grupos generalmente mantienen una composición tipo harén, es de esperarse entonces que la organización y estructura social de las especies del área de estudio concuerde con este patrón.
- Dado que algunas especies de murciélagos que utilizan tiendas seleccionan hábitats con requerimientos específicos para la construcción de tiendas, es de esperarse entonces que las tiendas del área de estudio estén construidas en parches de hábitat con características específicas, a diferencia de los parches seleccionados al azar.

MÉTODO

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos localidades de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada (REBIEN), localizada en la Planicie Costera del Pacífico de Chiapas, México (Figura 1).

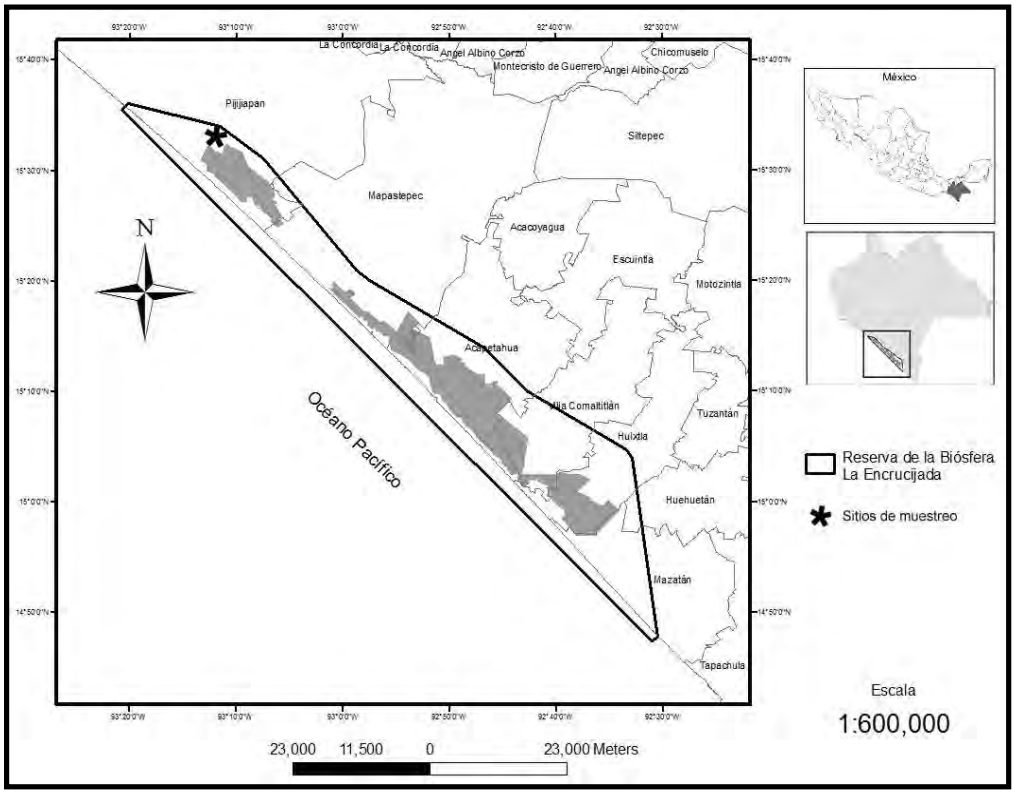

Figura 1. Localización de los sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

La REBIEN es un área natural protegida de suma importancia para la zona, debido a la alta diversidad que alberga y por proteger los sistemas costeros, además de constituir un corredor importante para el flujo de las poblaciones faunísticas del norte y centro de América (SEMARNAP, 1999).

El estudio se llevó a cabo en las localidades de Ceniceros y Salto de Agua, ubicadas en el municipio de Pijijiapan, dentro de la REBIEN. En cada localidad se estableció una parcela de estudio de 3.5 ha de dimensión (Figuras 2 y 3). El palmar de Ceniceros fue un sitio perturbado, con escasa presencia de árboles, entre los cuales se encontraron: papaturro (*Coccoloba cozumelensis*), morro (*Crescentia cujete*), mata palo (*Ficus cotinifolia*) y roble (*Tabebuia rosea*), además de palma real (*Sabal mexicana*). De esta manera, el estrato arbóreo está conformado principalmente por *S. mexicana*¸ mientras que el estrato arbustivo está poco representado. Este sitio es utilizado como potrero, por lo que en su mayor parte está cubierto por pasto forrajero (Figura 4), además de que a las palmas (*S. mexicana*) les son cortadas las frondas periódicamente, ya que son aprovechadas para la construcción de techos de casas y palapas.

El palmar de Salto de Agua es un sitio en relativo buen estado de conservación que se encuentra asociado a vegetación de selva mediana subcaducifolia. Presenta una mayor diversidad arbórea, en comparación con el sitio de Ceniceros, ocurriendo especies como ishcanal (*Acacia cornigera*), cacho de toro (*Acacia* sp.), madre sal (*Avicennia germinans*), pochota (*Ceiba pentandra*), *Celastrus* sp., papaturro (*Coccoloba cozumelensis*), morro (*Crescentia cujete*), cedro (*Cedrela odorata*), tamarindillo (*Cynometra oaxacana*), mata palo (*Ficus cotinifolia*), amate (*Ficus* sp.), fresno (*Fraxinus* sp.), cuahulote (*Guazuma ulmifolia*), mora (*Maclura tinctoria*), guamúchil (*Pithecellobium dulce*), mangle rojo (*Rhizophora mangle*) y roble (*Tabebuia rosea*), además de palma real (*Sabal mexicana*). En comparación con el sitio de Ceniceros, el estrato arbustivo del sitio de Salto de Agua se encuentra mejor representado (Figura 5). Cabe señalar que este sitio colinda con una laguna costera, y estuvo bajo perturbación constante durante la primera mitad del año 2009, período durante el cual se realizó el dragado de la laguna para la rehabilitación del flujo hídrico, por lo que diariamente el sitio estuvo sometido bajo el ruido constante de la maquinaria utilizada en dicha labor.

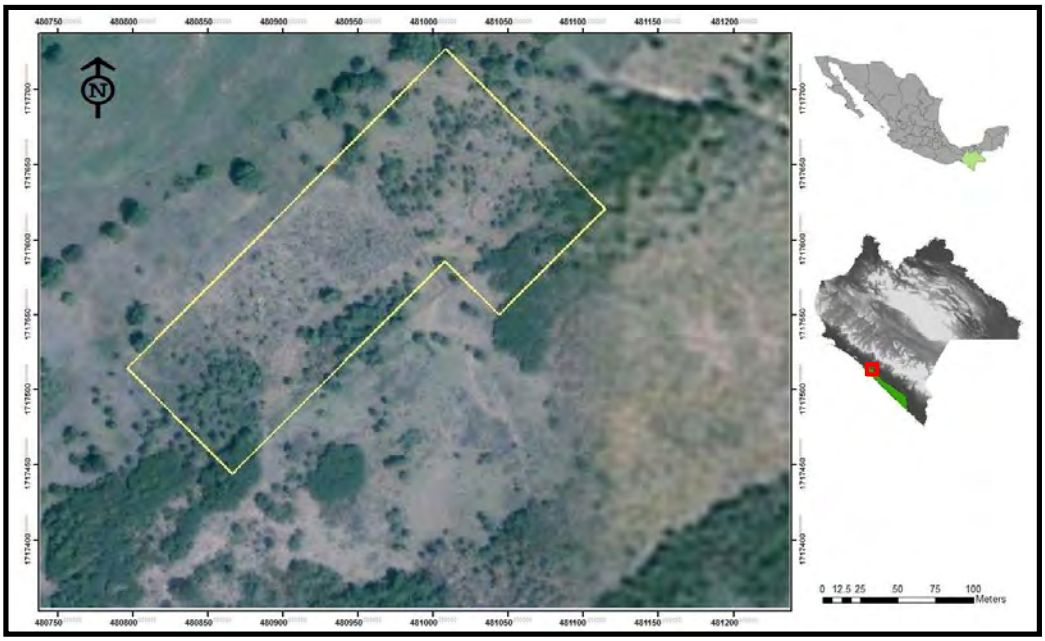

Figura 2. Parcela de estudio en la localidad de Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

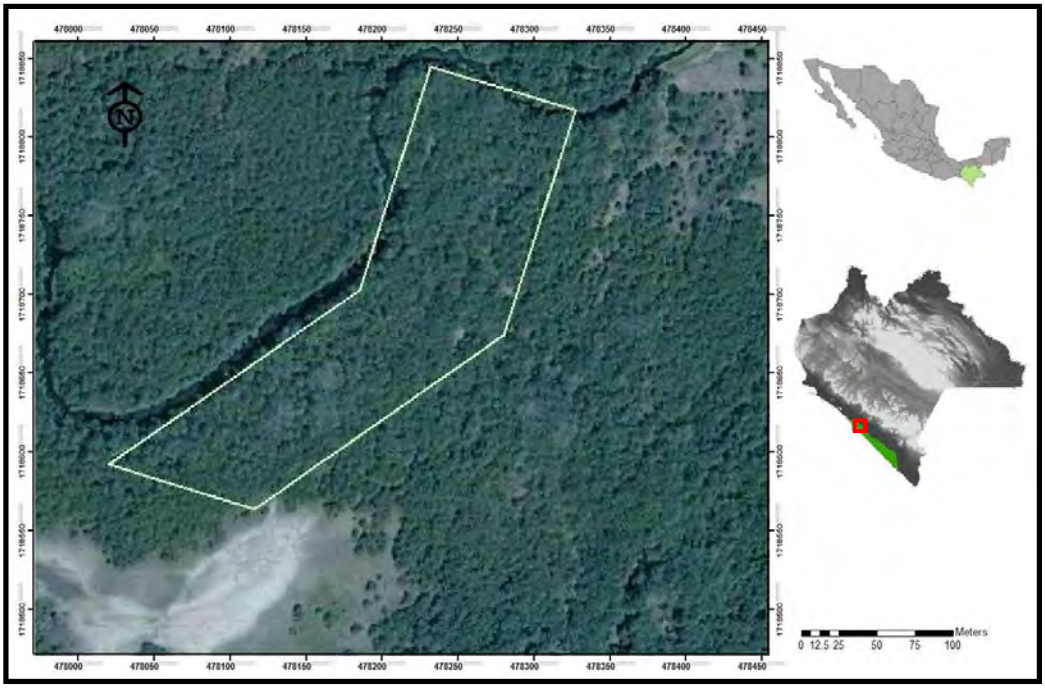

Figura 3. Parcela de estudio en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

Figura 4. Sitio de estudio en la localidad de Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

Figura 5. Sitio de estudio en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

Detección de tiendas

Cada parcela de 3.5 ha fue dividida en cuadros de 50 x 50 m (14 cuadros por parcela; Figuras 6 y 7) para llevar a cabo la revisión sistemática de palmas. Se observó cada palma de cada uno de los cuadros, con la finalidad de detectar frondas modificadas a manera de tiendas. Se realizó la búsqueda de tiendas en cada sitio durante un período de 10 días al mes durante los meses de Diciembre a Mayo del 2010. Para realizar las observaciones de los individuos en refugios localizados a mayor altitud y donde la visibilidad se dificultó fue necesario emplear binoculares para llevar a cabo una mejor observación. Cada palma donde se encontró una tienda fue marcada y georreferenciada para poder continuar monitoreándola durante los meses sucesivos.

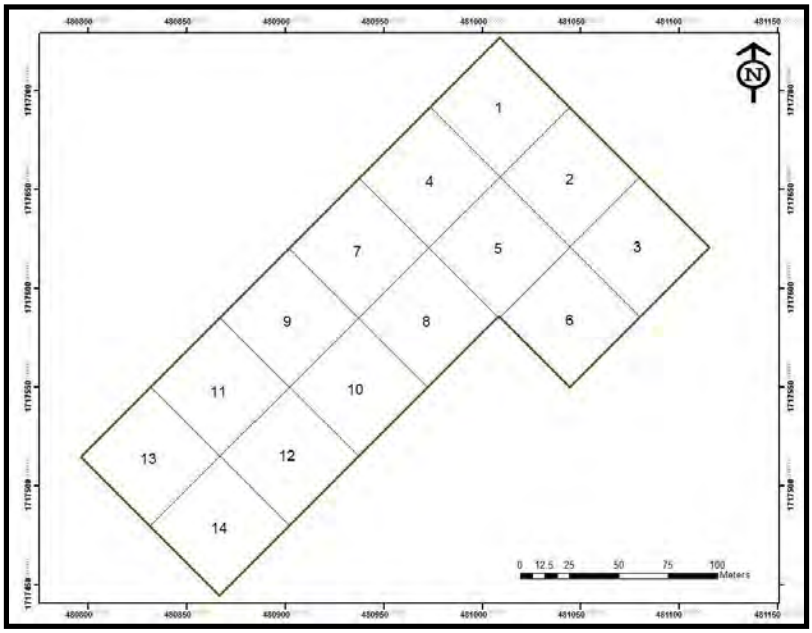

Figura 6. Parcela de muestreo de la localidad de Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, dividida en cuadros de 50 x 50 m.

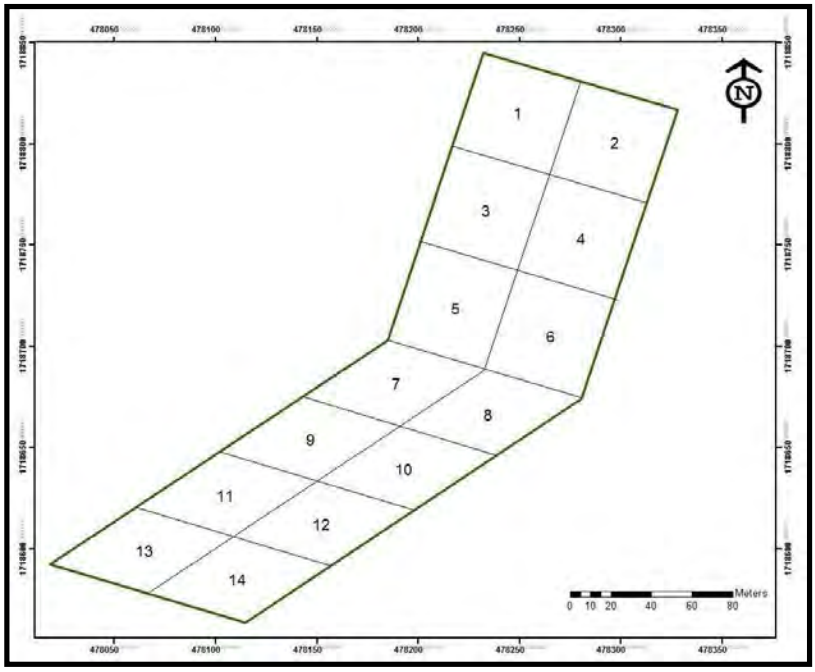

Figura 7. Parcela de muestreo de la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, dividida en cuadros de 50 x 50 m.

Monitoreo y detección de nuevas tiendas

El monitoreo de tiendas se realizó diariamente durante un período de 10 días, mes tras mes en cada una de las parcelas de muestreo establecidas en cada sitio, y a la vez se fueron detectando nuevas frondas modificadas en el sitio, con lo que se documentó la aparición de tiendas durante el período de muestreo. Para cada una de las tiendas detectadas se determinó el período y tipo de ocupación; de esta manera, el período de ocupación se definió a partir de la observación de murciélagos refugiados en la tienda durante los monitoreos mensuales. El tipo de ocupación de la tienda se determinó como exclusiva cuando los murciélagos refugiados durante todo el período de ocupación correspondieron a una sola especie, o bien como reemplazo cuando el refugio fue ocupado por dos o más especies en momentos distintos durante el período de ocupación.

Identificación de especies y parámetros poblacionales

Los murciélagos localizados en tiendas fueron identificados con el apoyo de la clave de campo de Medellín *et al.* (2008). Las variables poblacionales registradas para cada uno de los grupos de murciélagos refugiados fueron: a) número de individuos; b) edad relativa de cada individuo, que fue determinado mediante la observación de la osificación de falanges, clasificándolos como juveniles y adultos (Anthony, 1990); c) sexo de cada individuo, que se determinó mediante la observación de gónadas; d) condición reproductiva de cada individuo, en los machos se determinó mediante la observación de los testículos y se clasificaron como escrotados (testículos descendidos a la bolsa escrotal) o con testículos inguinales, mientras que las hembras se determinaron como preñadas (con presencia de embrión), lactantes (presencia de mamas hinchadas y producción de leche), poslactantes (presencia de mamas hinchadas sin secreción de leche) o inactivas (Racey, 1990). Para determinar la edad relativa y sexo de cada individuo fue necesario realizar la captura de los individuos en el refugio, mediante el empleo de una trampa de cubeta (Kunz y Kurta, 1988). Los murciélagos capturados en cada tienda fueron marcados mediante la colocación de una banda de plástico (Avinet, Inc., Dryden, NY; X3D tamaño/4.5 mm diámetro) en el antebrazo con la finalidad de establecer la constitución del grupo (Barclay y Bell, 1990). Estas observaciones se realizaron de manera mensual en cada uno de los sitios.

Parámetros de refugios

A cada fronda modificada se le midieron los siguientes parámetros: a) longitud de la fronda (LF); b) ancho de la fronda (AF); c) longitud de la lámina (LL); d) longitud de la base del pecíolo a la parte proximal de la lámina (LP-PL); e) longitud de la parte distal de la lámina a la parte distal del pecíolo (LDL-DP); f) altura a la parte proximal de la lámina (APL); g) altura al corte en el pecíolo (ACP); h) altura a la parte distal del pecíolo; i) ángulo de la fronda (ANF); j) orientación

cardinal; k) longitudes de cortes en la lámina. Estos parámetros también se midieron en aquellas tiendas que no estuvieron ocupadas al momento de la detección, pero que mostraron indicios de haber sido ocupadas recientemente.

Caracterización del hábitat

Para llevar a cabo la caracterización del hábitat se utilizó el método de muestreo por parcelas circulares, el cual permite medir atributos de diferentes formas de vida (árboles, arbustos, hierbas; Patton, 1997). De esta manera, se estableció una parcela circular de 20 m de diámetro alrededor de cada tienda detectada (Figura 8); además, se estableció una parcela control elegida al azar para cada una de las tiendas detectadas.

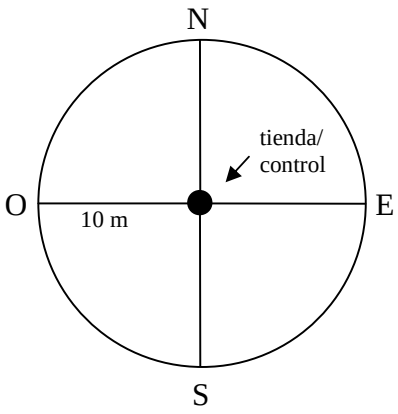

Figura 8. Esquema de parcela circular de 20 m de diámetro dividida en cuadrantes, centrada en la tienda o palma control para la obtención de variables del hábitat.

En dichas parcelas se obtuvieron las siguientes variables: a) densidad de palmas (No. palmas/área muestreada); b) densidad de árboles con DAP > 5 cm (No. árboles/área muestreada); c) diámetro a la altura del pecho (DAP) a cada árbol; d) distancia al árbol y palma más cercanos:

para obtener estas medidas se dividió en cuatro cuadrantes la parcela de muestreo (tienda o control) y en cada cuadrante se midió la distancia al árbol y palma más cercanos y promedié las cuatro medidas obtenidas para tener un único valor para cada tienda o control; e) número de árboles con alturas entre 2 y 5 m, entre 5 y 10 m, y entre 10 y 15 m; f) cobertura del sotobosque de 0 a 1 m y de 1 a 2 m: para obtener esta medida se establecieron los puntos de observación sobre los cuatro puntos cardinales, a una distancia de 5 m de la tienda o palma control, y estos cuatro valores obtenidos fueron promediados para obtener un solo valor de cobertura para cada tienda o planta control; g) cobertura del dosel: esta medida se obtuvo empleando un densiómetro, tomando una medida en cada punto cardinal a 5 m de la tienda o palma control y promediándolas para obtener un solo valor de cobertura; h) riqueza de árboles; i) riqueza de arbustos; j) riqueza de herbáceas; k) densidad de arbustos; l) densidad de herbáceas.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Características de tiendas

Para evaluar la existencia de preferencia en la orientación cardinal de las frondas modificadas se llevó a cabo un análisis de adición de vectores unitarios (v_i), que en conjunto forman un polígono de vectores (Figura 9). El vector resultante (R) es Σv_i. Al dividir el vector resultante por el número de vectores unitarios (n) obtenemos el vector promedio (r). La fórmula para calcular el vector medio es:

$r = R/n$ donde: r= vector medio

R= vector resultante

n= número total de vectores

La medida de longitud del vector promedio va de 0 a 1, y entre más cercano sea el valor a 1 es mayor la probabilidad de existencia de un patrón o preferencia en la dirección. Para determinar si existe evidencia estadística de unilateralidad o direccionalidad se aplicó la prueba de Rayleigh, en la que la distribución de probabilidad de r se tiene establecida. Si r es suficientemente grande, la hipótesis de aleatoriedad puede rechazarse en favor de unilateralidad. El valor crítico de P es determinado en relación al tamaño de muestra (n) y a la longitud del vector medio (r). El nivel de significancia considerado para la prueba de Rayleigh fue del 5%.

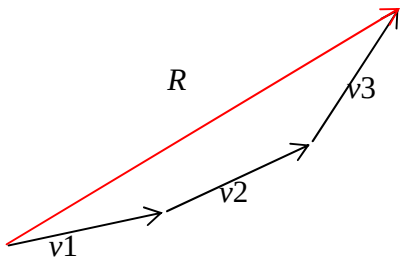

Figura 9. Formación de polígono de vectores mediante la adición de vectores unitarios (v_i).

Para determinar la existencia de un patrón en los ángulos de cortes de las tiendas registradas en ambas localidades, se realizó la adición de vectores unitarios descrita anteriormente y para determinar la evidencia estadística que permitiera rechazar la hipótesis de aleatoriedad también se aplicó la prueba de Rayleigh. El ángulo medio (ø) de los cortes fue obtenido mediante las siguientes ecuaciones:

$\bar{ø}$= arc tan ($\bar{y}$/ $\bar{x}$) (corte 1)

$\bar{ø}$= 180 + arc tan ($\bar{y}$/ $\bar{x}$) (corte 2, debido a que x<0)

donde $\bar{ø}$ = ángulo medio de la muestra

$$\bar{x} = \frac{1}{n}(\cos ø_1+\cos ø_2+\ldots+\cos ø_n)$$

$$\bar{y} = \frac{1}{n}(\text{sen } ø_1+\text{sen } ø_2+\ldots+\text{sen } ø_n)$$

Características del hábitat

Para determinar los componentes del hábitat que mejor explican la ocurrencia de tiendas en los sitios de estudio se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis- DCA) en el programa MVSP (Multivariate Statistical Package). El análisis de correspondencia sin tendencia es un método multivariado que corrige el efecto de herradura que presenta el análisis de componentes principales (Principal Components Analysis- PCA) en la presentación gráfica de los datos, y además corrige el efecto de acortamiento de distancia en los bordes de los gradientes de distribución como ocurre en el análisis de correspondencia (Correspondence Analysis- CA).

Características de palmas con tiendas

Para determinar la existencia de características específicas de las palmas donde hubo tiendas construidas, ocupadas por las distintas especies de murciélagos, se llevó a cabo un análisis discriminante (Discriminant Analysis-DA) en el programa XLSTAT.

RESULTADOS

Murciélagos que utilizan tiendas

Durante el período comprendido entre Diciembre de 2009 y Mayo de 2010 se registraron cuatro especies de murciélagos utilizando tiendas en la parcela de Salto de Agua, estas fueron *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *Uroderma bilobatum* (Figura 10); mientras que en Ceniceros únicamente se registró a *A. lituratus* utilizando tiendas en la parcela de muestreo.

Figura 10. Murciélagos refugiados en frondas modificadas de *Sabal mexicana* en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. a) *Artibeus jamaicensis*; b) *A. lituratus*; c) *A. phaeotis*; d) *Uroderma bilobatum*.

Densidad y registro mensual de tiendas

La densidad de tiendas encontrada en la localidad de Ceniceros fue de 0.85 tiendas/ha (n=3); mientras que para la localidad de Salto de Agua la densidad fue de 8.85 tiendas/ha (n=31). Dos de las tiendas de Ceniceros fueron ocupadas por *A. lituratus*, por lo que la densidad de tiendas ocupadas por esta especie en dicha localidad sería de 0.57 tiendas/ha. En la localidad de Salto de Agua *A. lituratus* ocupó 13 tiendas, en 10 de las cuales fue el primero en ocupar la tienda; *U. bilobatum* ocupó nueve tiendas; *A. phaeotis* ocupó tres tiendas y *A. jamaicensis* solamente ocupó una tienda, por lo que la densidad de tiendas ocupadas por cada especie en la localidad de Salto de Agua fue de 2.85 tiendas/ha para *A. lituratus*, 2.57 tiendas/ha para *U. bilobatum*, 0.85 tiendas/ha para *A. phaeotis* y 0.28 tiendas/ha para *A. jamaicensis*. Por otro lado, durante el período comprendido de Diciembre de 2009 a Mayo de 2010 el registro de tiendas pasó de dos al inicio a 31 al final del muestreo (Figura 11).

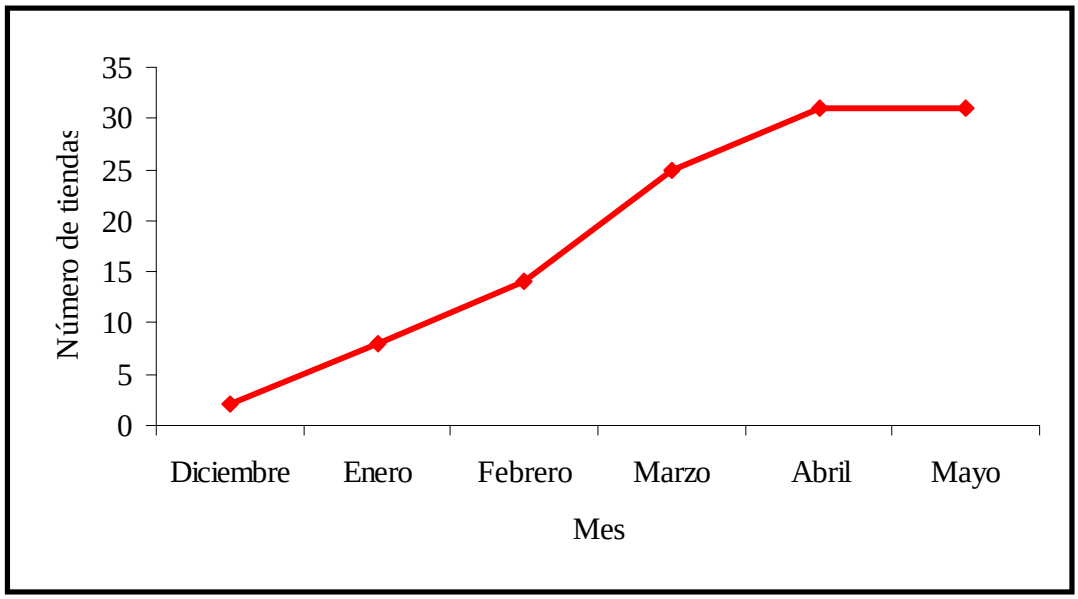

Figura 11. Curva acumulativa de registro de tiendas durante el período Diciembre 2009 a Mayo 2010 en la localidad Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

Ocupación y uso de tiendas

En la localidad de Ceniceros solamente se registró la ocupación de dos de las tres tiendas detectadas y en cada una de ellas se refugió un individuo de *A. lituratus*. En la localidad de Salto de Agua el 32.25 % del total de tiendas registradas (n= 31) fueron ocupadas por individuos de *A. lituratus*, mientras que la menor proporción de tiendas ocupadas lo fueron para *A. jamaicensis* (Figura 12).

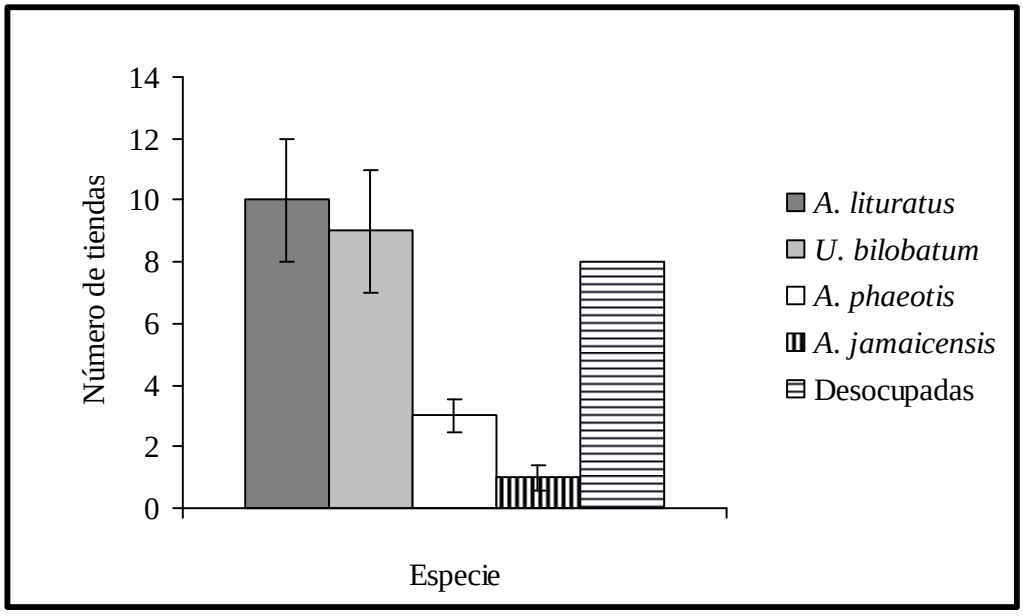

Figura 12. Número de tiendas ocupadas (± *SE*) por especie de murciélago durante el período Diciembre de 2009 a Mayo de 2010, en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

Veintitrés de las 31 tiendas (74%) de Salto de Agua estuvieron ocupadas en algún momento durante el período de muestreo. La mayor cantidad de tiendas (87%) presentó una ocupación exclusiva, es decir, que solamente fue ocupada por una especie durante el período de muestreo; mientras que pocas tiendas (13%) fueron ocupadas por más de una especie a lo largo del período

de muestreo, es decir, hubo reemplazo de la especie inicialmente ocupante durante el período de muestreo (Figura 13).

Una de las tiendas con reemplazo de especie ocupante fue ocupada inicialmente durante el mes de Marzo por dos individuos adultos y un juvenil de *U. bilobatum* y se mantuvo ocupada hasta el mes de Abril por esta especie; posteriormente, durante el mes de Mayo fue ocupada por un individuo de *A. lituratus*. Una segunda tienda fue ocupada inicialmente en el mes de Marzo por un individuo de *U. bilobatum*, quedando desocupada durante el mes de Abril y vuelta a ocupar en el mes de Mayo por dos individuos de *A. lituratus.* Una tercera tienda fue ocupada inicialmente en el mes de Abril por un macho de *A. phaeotis* y durante el mes de Mayo fue ocupada por una hembra adulta con su juvenil de *A. lituratus*.

Por otro lado, las dos tiendas de Ceniceros que fueron ocupadas, lo fueron únicamente por individuos de *A. lituratus.*

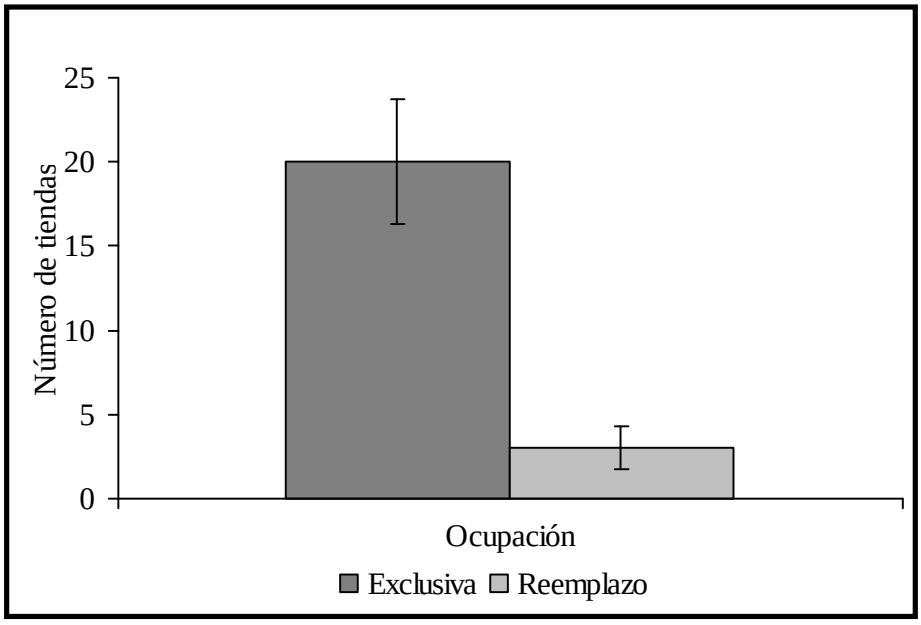

Figura 13. Número de tiendas (± *SE*) por tipo de ocupación durante el período Diciembre de 2009 a Mayo de 2010 en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

En las tiendas de Salto de Agua en que se registró ocupación se determinó el período de uso, ya sea diurno, nocturno o ambos. De éstos, el principal período de uso fue el diurno (Figura 14). Por otro lado, una de las tiendas ocupadas de la localidad de Ceniceros presentó tanto uso diurno como nocturno; mientras que la otra solamente fue utilizada como refugio diurno.

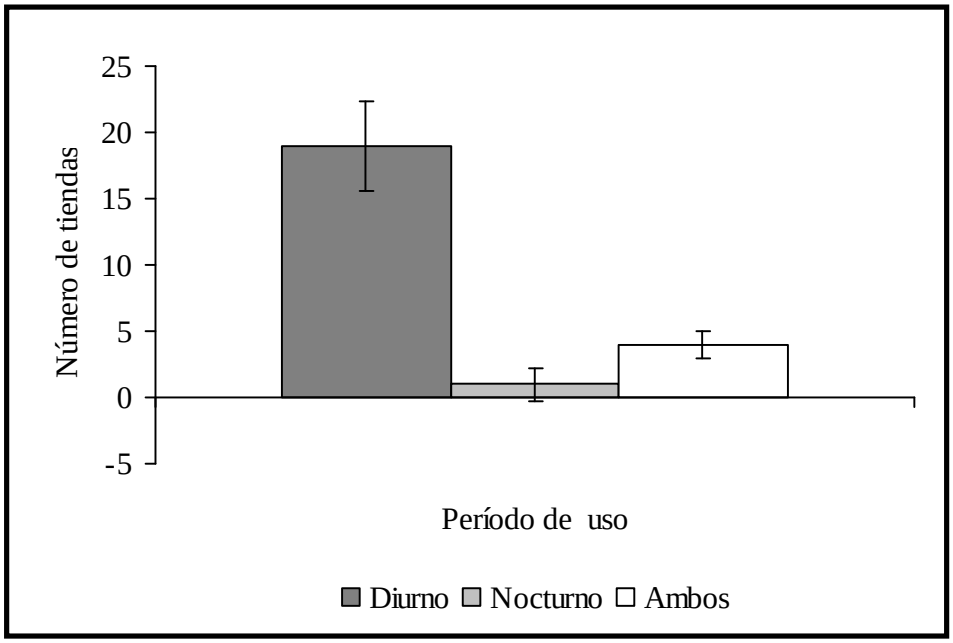

Figura 14. Número de tiendas (± *SE*) por período de uso proporcionado por murciélagos durante el período Diciembre de 2009 a Mayo de 2010 en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

Características de hábitat

De acuerdo al análisis de DCA, los ejes 1 y 2 explican el 25% de la varianza acumulada, que es mayor que la acumulada por los ejes 2 y 3 que fue del 15%, por lo que son los dos primeros ejes los considerados para la graficación.

En el eje 1, con un valor propio de 0.315, las dos variables con los valores más altos correspondieron al área basal de palmas y a la densidad de herbáceas; mientras que para el eje 2,

con un valor propio de 0.163, las variables de mayor importancia fueron la densidad de arbustos y la abundancia de árboles con alturas entre 10 y 15 m. Estas son características relacionadas principalmente con el sotobosque y la estructura del palmar.

Puede apreciarse que la mayoría de las tiendas se agrupan en el intervalo de 0.5 a 1.4 del eje 1 y entre 0.1 y 0.9 del eje 2, lo que sugiere la ocurrencia de características de hábitat similares entre las tiendas de este grupo (Figura 15). No obstante, existen también algunos controles que ocurren dentro del agrupamiento de tiendas, lo cual podría sugerir una alta probabilidad de construcción de tiendas en esas parcelas control en un momento posterior.

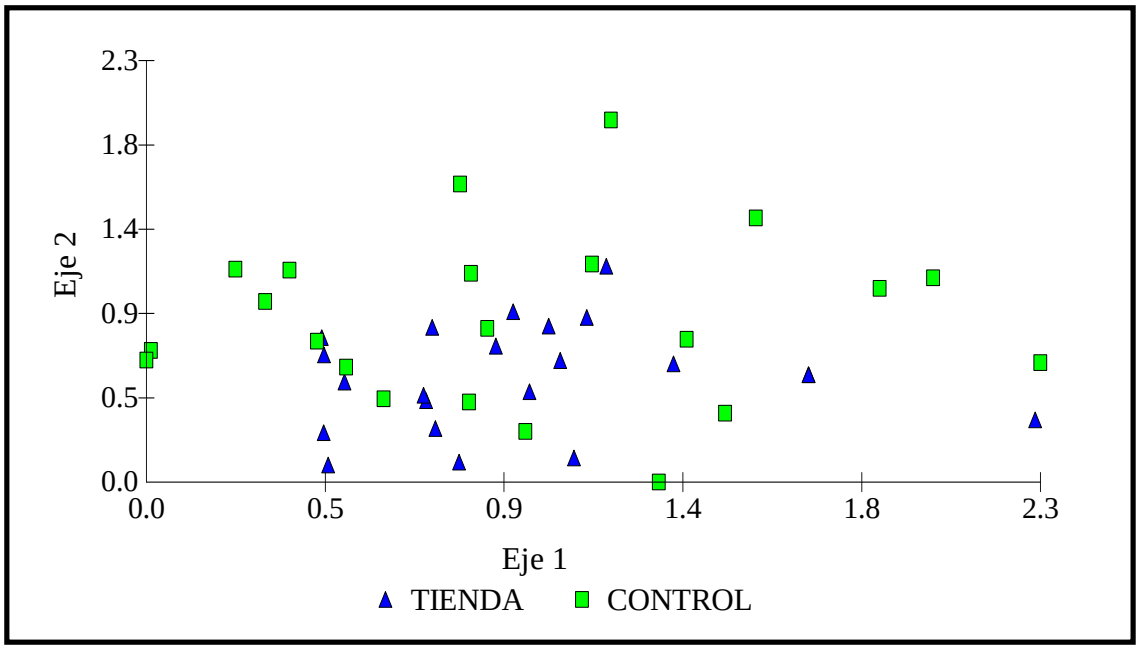

Figura 15. Ordenamiento de tiendas y controles de la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, de acuerdo al análisis de correspondencia sin tendencia (DCA).

Características de palmas con tiendas

Estadísticamente, cuatro de las variables medidas mostraron diferencias significativas, estas fueron: altura de la palma ($F_{2,24}$=4.925, P<0.05), diámetro de la palma ($F_{2,24}$=3.9, P<0.05), altura de la tienda ($F_{2,24}$=3.504, P<0.05) y diámetro del pecíolo ($F_{2,24}$=3.776, P<0.05). De manera general, tanto *A. lituratus* como *U. bilobatum* utilizaron palmas adultas; mientras que *A. phaeotis*, en contraste, utilizó palmas juveniles. De esta manera, las tiendas ocupadas por *A. lituratus* y *U. bilobatum* estuvieron construidas en palmas con alturas y diámetro de la palma promedios mayores que los de aquellas palmas en las que *A. phaeotis* ocupó tiendas. Por otro lado, tanto *A. lituratus* como *U. bilobatum* ocuparon tiendas localizadas a alturas promedio mayores respecto a las ocupadas por *A. phaeotis*; además de que las frondas modificadas ocupadas por *A. phaeotis* presentaron pecíolos más delgados que los utilizados por *A. lituratus* y *U. bilobatum*. *Artibeus jamaicensis* fue omitido de este análisis debido a que solamente se obtuvo el registro de una tienda, por lo que únicamente se mencionan los valores absolutos de cada variable medida. (Cuadro 1).

Cuadro 1. Medidas promedio de parámetros de tiendas ocupadas por distintas especies de murciélagos en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas México. Abreviaturas: LF= longitud de fronda; AF= ancho de fronda; LL= longitud de lámina; AT= altura de tienda; AIF= altura de inserción de la fronda en el tallo de la palma; ANF= ángulo de la fronda (en grados); OC= orientación cardinal de la tienda (en grados); AP= altura de la palma; DPB= diámetro de la palma en la base; DPE= diámetro del pecíolo. Los números entre paréntesis indican valores de desviación estándar. Análisis discriminante; nivel de probabilidad: * $P<0.05$.

Especie	LF	AF	LL	AT	AIF	ANF	OC	AP	DPB	DPE
Artibeus jamaicensis (n=1)	446	206	128	381	42	12	354	500	17.83	3.5
Artibeus lituratus (n=15)	464.17 (65.5)	230.2 (27.2)	156.7 (15.4)	454.46 (83.1)*	122.33 (77.5)	20.4 (13.1)	152.8 (111.9)	577.8 (88.3)*	33.12 (9.6)*	4.4 (0.9)*
Artibeus phaeotis (n=3)	369.33 (121.5)	206.67 (27)	132 (19.5)	307 (99.5)*	48 (15)	16.33 (12.8)	170 (124.4)	333 (104.4)*	15.92 (3.8)*	2.52 (0.7)*
Uroderma bilobatum (n=9)	478.83 (90.6)	221.44 (38.1)	159.89 (39.9)	445.44 (96.4)*	91.67 (76.7)	12.33 (5.8)	197.89 (98.3)	543 (171.1)*	29.42 (11)*	4.04 (1.2)*

Las tiendas registradas ocurrieron en palmas con alturas entre los 2.5 y 8 m; de las cuales el 74% de las tiendas ocurrió en palmas con alturas entre 3 y 6 m (Figura 16).

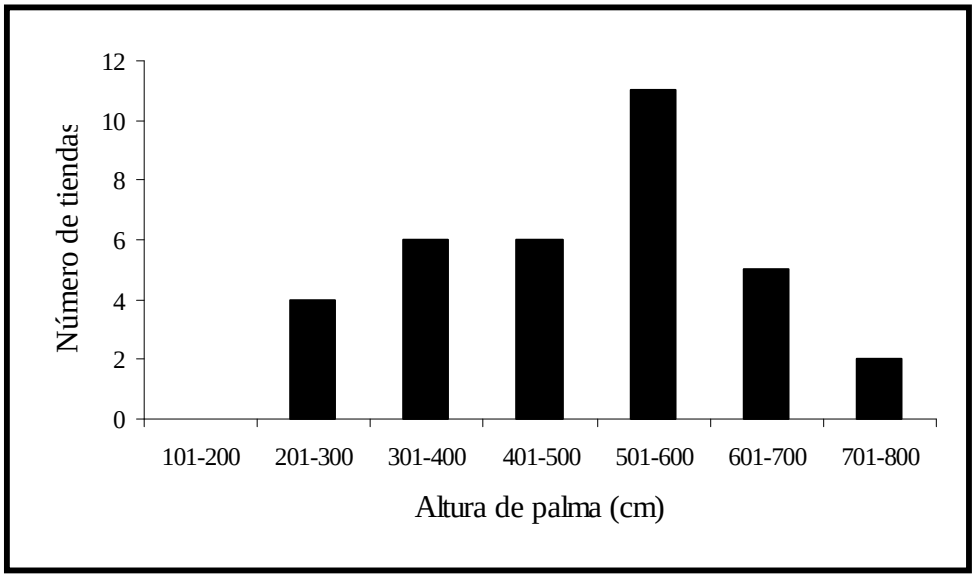

Figura 16. Altura de palmas con presencia de tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México.

Los individuos de *A. lituratus* y *U. bilobatum* ocuparon tiendas en palmas con altura promedio de 5.77 m (*S*= 0.88 m) y 5.43 m (*S*= 1.71 m), respectivamente; mientras que los individuos de *A. phaeotis* ocuparon tiendas en palmas con altura promedio de 3.33 m (*S*= 1.04 m). La única tienda ocupada por *A. jamaicensis* se localizó en una palma de 5 m de altura (Figura 17).

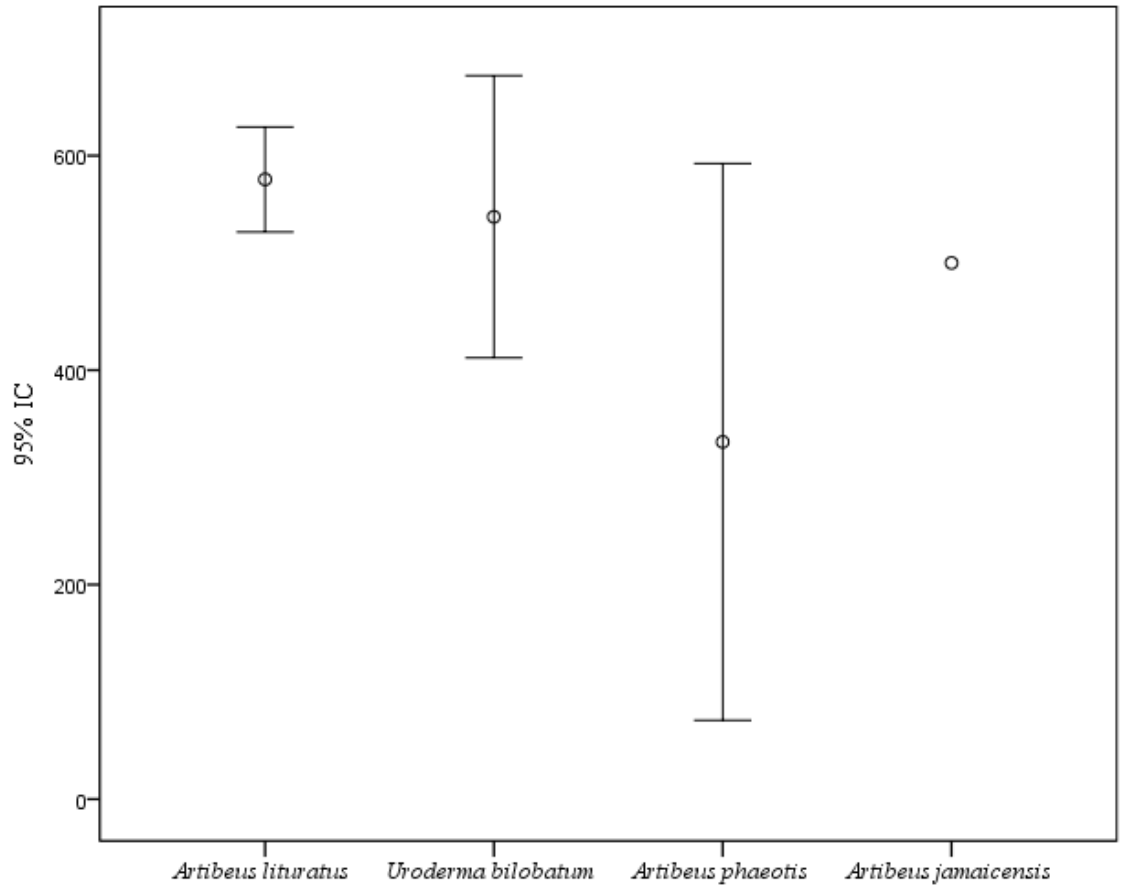

Figura 17. Alturas promedio (± *SE*) de palmas con presencia de tiendas para cada especie de murciélago registrado en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. IC del 95%.

Las tiendas ocupadas por individuos de *A. lituratus* tuvieron una altura promedio de 4.54 m (*S*= 0.83 m); mientras que las tiendas ocupadas por individuos de *U. bilobatum* estuvieron localizadas a una altura promedio de 4.45 m (*S*= 0.96 m); las tiendas ocupadas por individuos de *A. phaeotis* estuvieron localizadas a una altura promedio de 3.07 m (*S*= 0.99 m); finalmente, para *A. jamaicensis* solamente se registró una tienda localizada a 3.81 m (Figura 18).

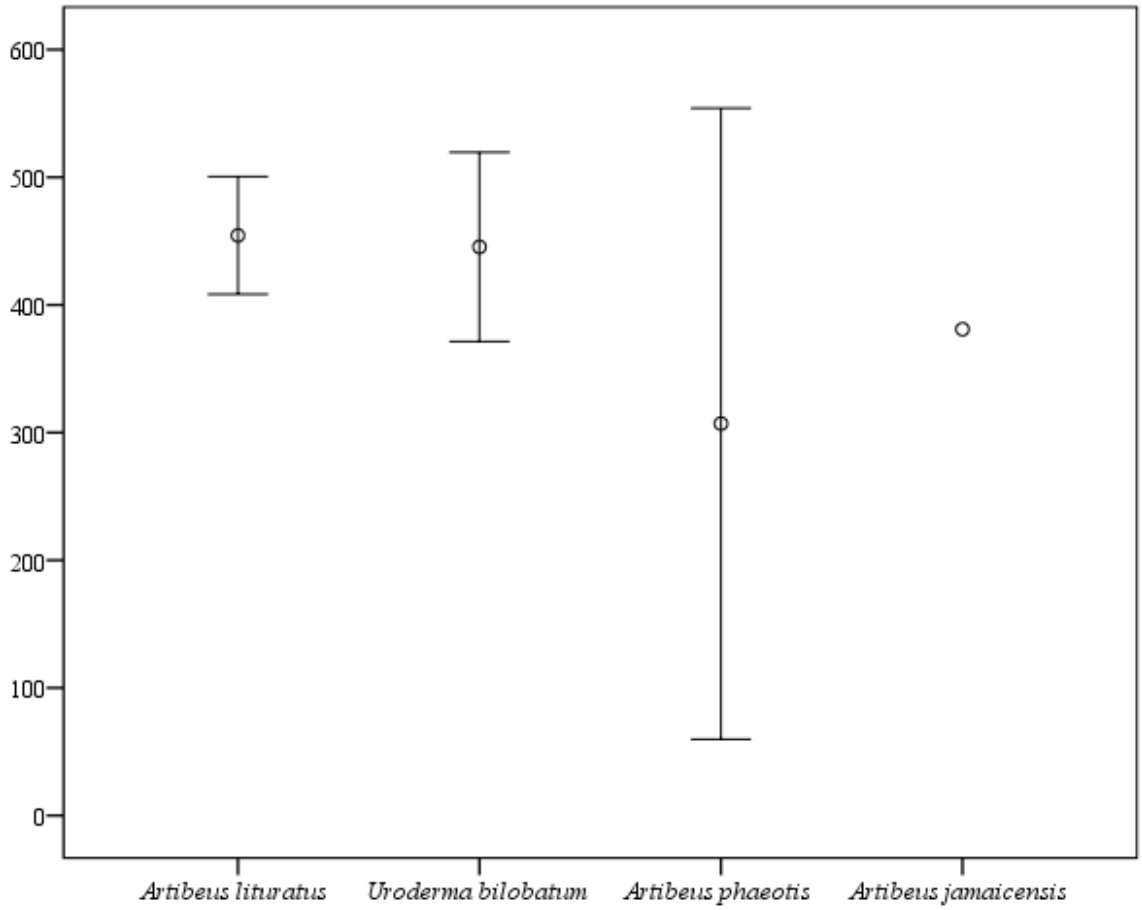

Figura 18. Alturas promedio (± *SE*) de las tiendas ocupadas por cada especie de murciélagos en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. IC del 95%.

La orientación cardinal de las tiendas no presentó una distribución unimodal, por lo que estadísticamente el vector medio no fue significativamente diferente de la unidad vectorial (r= 0.19, n= 34, P>0.05), de tal manera que no hay una dirección preferida en cuanto a la orientación

cardinal de las frondas modificadas; es decir, existe aleatoriedad en cuanto a la dirección de las frondas modificadas (Figura 19).

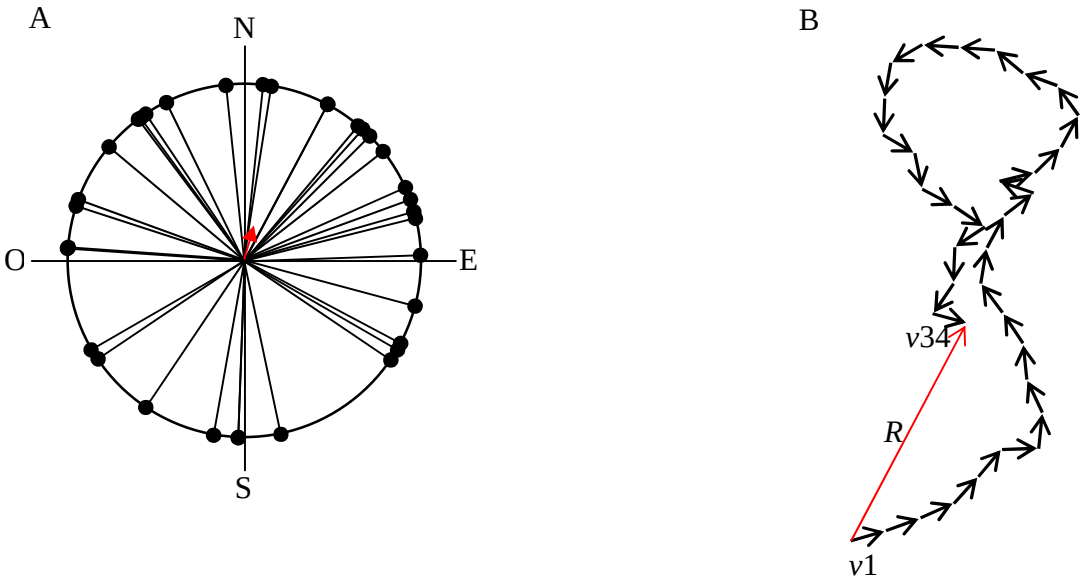

Figura 19. A) Representación circular de vectores de la orientación cardinal de las tiendas registradas en las localidades de Ceniceros y Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México; la flecha roja corresponde al vector medio (r= 0.19). B) Representación poligonal de adición de vectores de la orientación cardinal representada en A; la flecha roja corresponde al vector resultante (R= 6.6).

Arquitectura de las tiendas

Todas las tiendas detectadas fueron realizadas en frondas de *Sabal mexicana*; todas mostraron el mismo patrón de cortes, por lo que los cortes en la lámina foliar estuvieron realizados en forma de V; es decir, un corte a cada lado del pecíolo y convergiendo dichos cortes en la parte más distal del pecíolo o ligeramente por encima de la parte distal del pecíolo cuando éste no fue cortado.

Cada corte realizado a cada lado del pecíolo fue hecho con una orientación angular de 57° en promedio (*S*= 21°). Los cortes estuvieron realizados en la parte más distal de la lámina foliar, por lo que tanto venas como lámina foliar fueron cortados, y el pecíolo pudo o no ser cortado en su parte distal.

De acuerdo a la disposición de los cortes, la arquitectura de las tiendas registradas en Salto de Agua y Ceniceros correspondería a la conocida como "sombrilla" (Kunz *et al.*, 1994; Rodríguez-Herrera *et al.* 2007; Figura 20), para la cual se menciona que el murciélago hace cortes en las venas y la lámina foliar de hojas de palma, los cuales pueden tener forma circular, semicircular, ovoide, de corazón o de espátula (polígonos), dejando el pecíolo intacto (Kunz *et al*., 1994). Dicha descripción es congruente con el patrón de cortes encontrado en Salto de Agua y Ceniceros, con la diferencia de que en estas tiendas algunas presentaron el pecíolo cortado en su parte distal.

Figura 20. Tienda de *nueva arquitectura*, referida como "sombrilla" por Kunz *et al.* (1994), en la localidad de Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. a) vista frontal-lateral de la tienda, b) vista inferior.

Puesto que los cortes de las tiendas registradas convergieron en forma de V, se determinó considerar que la arquitectura de estas tiendas estaba integrada por dos cortes realizados uno a cada lado del pecíolo, incluyendo o no el corte del mismo. De esta manera, considerando una vista inferior de la tienda y frontal a la palma, se determinó como corte 1 al localizado del lado izquierdo del pecíolo y como corte 2 al localizado del lado derecho (Figura 21).

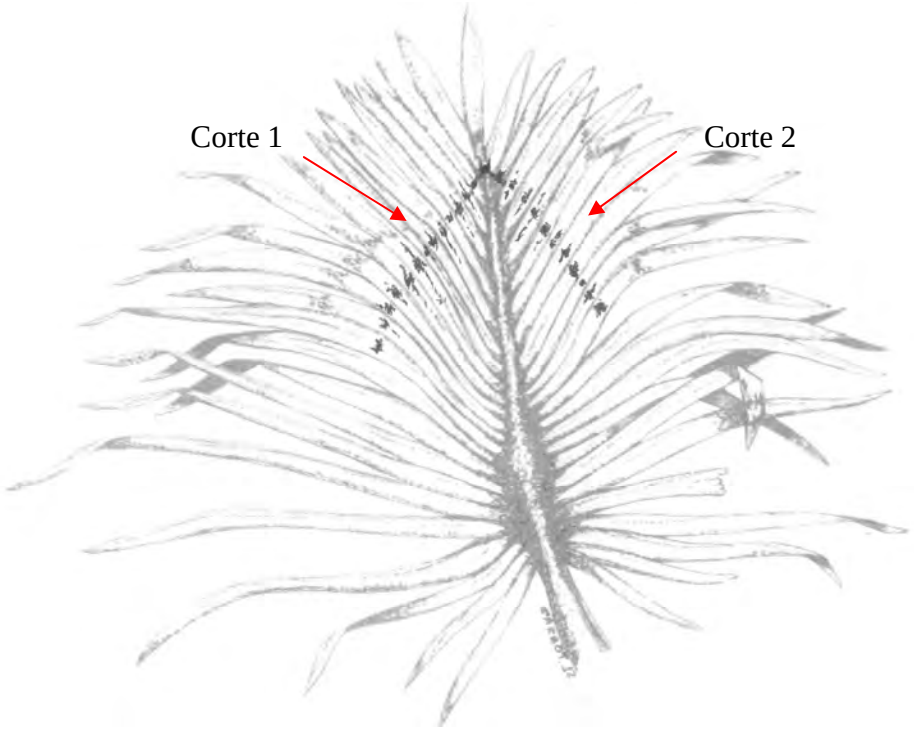

Figura 21. Esquematización de cortes realizados por murciélagos en una fronda de *Sabal mexicana*, desde una vista inferior de la tienda. Ilustración de Gerardo Carbot.

El ángulo medio resultante del corte 1 fue 58.3° (n= 30, S= 16°); mientras que para el corte 2 el ángulo medio resultante fue de 57.6° (n= 30, S= 21°). La prueba de Rayleigh demuestra diferencias significativas en los ángulos de cortes (P<0.001), por lo que se rechaza la hipótesis de aleatoriedad y se confirma que los cortes son realizados en una dirección específica (Figuras 22 y 23); es decir, existe un patrón de cortes.

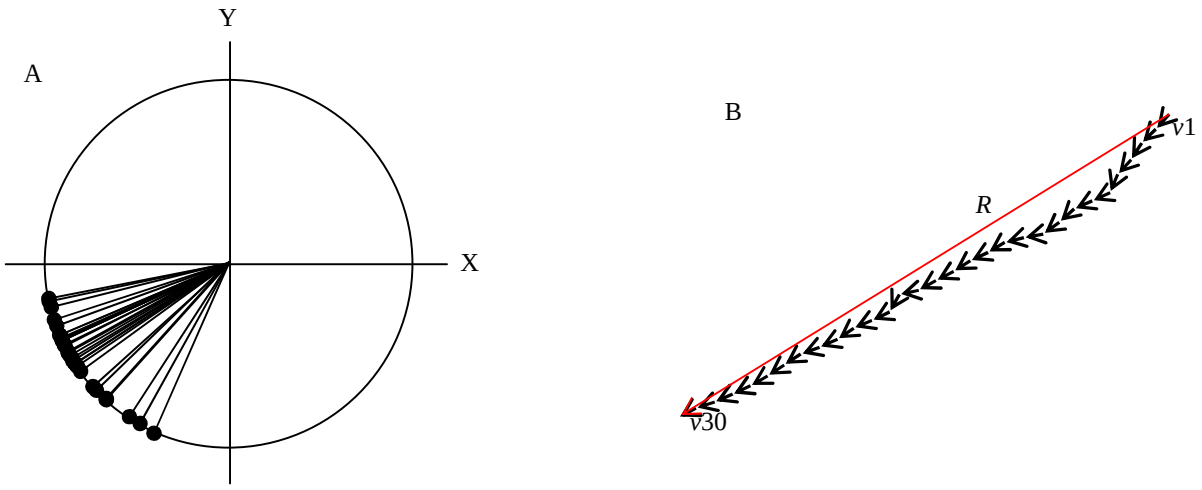

Figura 22. A) Representación circular de vectores de ángulos del corte 1 de tiendas de Ceniceros y Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas; B) Polígono de vectores de ángulos de los cortes 1 representados en A. Las flechas en negro indican la adición de vectores y la línea roja corresponde al vector resultante (*R*). *R*= 28.96, *n*= 30, *r*= 0.96.

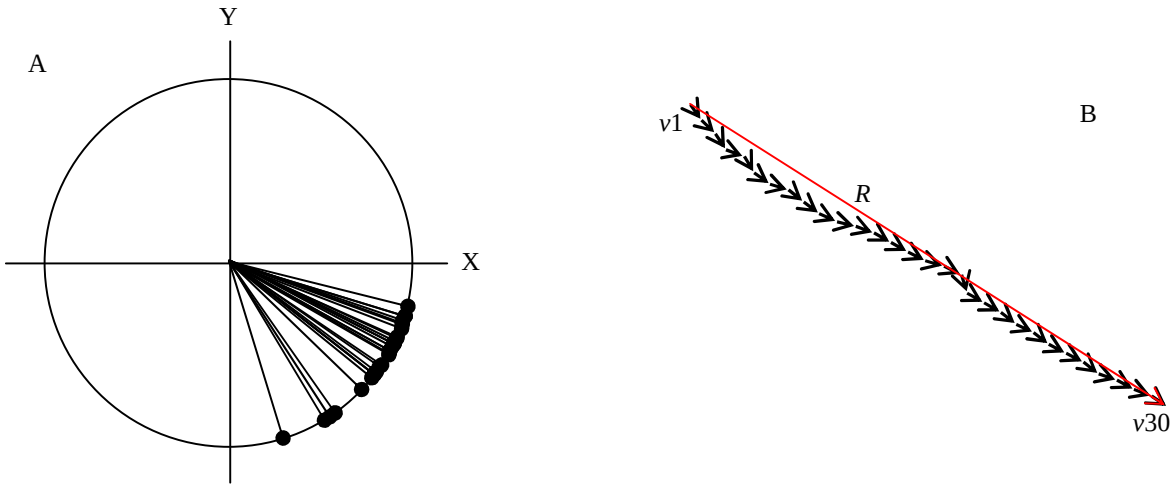

Figura 23. A) Representación circular de vectores de ángulos del corte 2 de tiendas de Ceniceros y Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas; B) Polígono de vectores de ángulos de los cortes 2 representados en A. Las flechas en negro indican la adición de vectores y la línea roja corresponde al vector resultante (*R*). *R*= 28, *n*= 30, *r*= 0.93.

Sistemas sociales

Las tiendas ocupadas por individuos de *A. lituratus*, en las cuales fue posible capturar a los individuos refugiados, estuvieron ocupadas por machos solitarios, o bien por grupos compuestos por individuos de ambos sexos. El tamaño de los grupos de *A. lituratus* fue de 2 a 10 individuos, con un macho asociado a ellos y de 1 a 8 hembras asociadas al grupo (Cuadro 2), por lo que los grupos de *A. lituratus* podrían referirse como de tipo harén.

Cuadro 2. Tamaño de grupo y estructura social de *Artibeus lituratus* refugiados en tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. Abreviaturas: CENT=Tienda de Ceniceros; SAT= Tienda de Salto de Agua. Entre paréntesis se indica el número de individuos capturados y marcados.

Tienda	Tamaño de grupo	Machos	Hembras	Adultos	Juveniles	Hembras con actividad reproductiva
CENT2	1 (1)	1		1		
CENT3	1 (0)					
SAT1	8 (8)	1	7	8		0
SAT2	1 (0)	1		1		
SAT3	10 (9)	1	8	9		8
SAT4	1 (0)					
SAT7	1 (1)	1		1		
SAT9	9 (9)	1	8	9		8
SAT18	4 (0)			3	1	1
SAT21	1 (0)				1	
SAT22	2 (1)	1		1		
SAT24	1 (1)	1		1		

Las tiendas habitadas por individuos de *U. bilobatum* estuvieron ocupadas por individuos solitarios o bien por grupos de individuos. En las tiendas en las cuales fue posible capturar a los individuos refugiados los grupos presentaron una composición por individuos pertenecientes a un solo sexo o de ambos sexos. El tamaño del grupo varió de 2 a 9 individuos y estuvieron compuestos exclusivamente por adultos, o bien por adultos y juveniles. Uno de estos grupos estuvo compuesto por dos hembras (SAT31); otro de los grupos estuvo compuesto por un macho y dos hembras y, al momento de estar siendo marcados, acudió otro macho a la tienda de la cual se habían capturado a los tres individuos (SAT13), por lo que posiblemente los grupos de *U. bilobatum* pueden estar compuestos por hembras y más de un macho, aunque para apoyar esta hipótesis solamente cuento con evidencia circunstancial. De esta manera, tampoco es posible establecer con claridad el tipo de estructura social para *U. bilobatum* (Cuadro 3).

Cuadro 3. Tamaño de grupo y estructura social de *Uroderma bilobatum* refugiados en tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La encrucijada, Chiapas, México. Abreviaturas: CENT=Tienda de Ceniceros; SAT= Tienda de Salto de Agua.

Tienda	Tamaño de grupo	Machos	Hembras	Adultos	Juveniles	Hembras con actividad reproductiva
SAT5	1 (0)					
SAT6	1 (0)					
SAT12	2 (1)	1		2		
SAT13	4 (4)	2	2	4		2
SAT14	9 (0)			7	2	2
SAT15	1 (0)					
SAT29	1 (0)					
SAT30	3 (0)			2	1	1

SAT31	2 (2)		2	2		

Las tiendas ocupadas por individuos de *Artibeus phaeotis* estuvieron ocupadas por machos solitarios, o bien por un macho y hembras asociadas al grupo (Cuadro 4), lo que sugiere una agrupación de tipo harén.

Cuadro 4. Tamaño de grupo y estructura social de *Artibeus phaeotis* refugiados en tiendas en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La encrucijada, Chiapas, México. Abreviaturas: CENT=Tienda de Ceniceros; SAT= Tienda de Salto de Agua.

Tienda	Tamaño de grupo	Machos	Hembras	Adultos	Juveniles	Hembras con actividad reproductiva
SAT8	3 (3)	1	2	3		2
SAT25	1 (1)	1		1		
SAT27	1 (1)	1		1		

Individuos de *Artibeus jamaicensis* solamente fueron encontrados en una tienda, y como dato peculiar de este registro los dos individuos refugiados fueron machos adultos.

DISCUSIÓN

Murciélagos que utilizan tiendas

Hasta antes de este estudio 22 especies de murciélagos tropicales eran conocidas como usuarias de tiendas (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). Diecisiete de las 22 especies reportadas con anterioridad como usuarias de tiendas corresponden a la familia Phyllostomidae, las cinco especies restantes corresponden a las familias Pteropodidae y Vespertilionidae. Durante el desarrollo de este estudio se registraron individuos de *A. lituratus* usando tiendas como refugio, lo que incrementa a 18 el número de especies de murciélagos filostómidos conocidos como usuarios de tiendas. Con anterioridad no se habían registrado individuos de *A. lituratus* utilizando estructuras parecidas a tiendas (Chaverri y Kunz, 2010). Para *A. jamaicensis*, *A. phaeotis* y *Uroderma bilobatum* ya se había documentado con anterioridad el uso de tiendas (Barbour, 1932; Foster y Timm, 1976; Timm, 1987).

A. lituratus es una especie generalista en el uso de refugios (Hernández-Mijangos, 2010), ya que lo mismo utiliza refugios artificiales (construcciones abandonadas, puentes, minas, alcantarillas) como naturales (cuevas, huecos de árboles, follaje; Dalquest y Walton, 1970; Reid, 2009). *A. jamaicensis*, al igual que *A. lituratus*, es una especie generalista en el uso de refugios; sin embargo, *A. phaeotis* y *U. bilobatum*, mantienen una mayor afinidad por el uso de hojas, ya sea modificadas o sin modificar, aunque también se les ha registrado en otros tipos de refugios, como cuevas y troncos huecos (Villa-Ramírez, 1967; Timm, 1987; Timm y Lewis, 1991; Lewis, 1992). Durante el desarrollo de este estudio y en un estudio alterno acerca de los refugios diurnos utilizados por murciélagos en el área urbanizada de las localidades de Ceniceros y Salto de Agua, se pudo conocer que *U. bilobatum* utiliza exclusivamente las frondas de *Sabal mexicana*, modificadas y sin modificar, para refugiarse; mientras que un individuo de *A. phaeotis* fue

registrado utilizando como refugio el techo de palma de una palapa, por lo que para ambas especies al parecer existe una estrecha relación con *S. mexicana* como recurso de refugio.

Algunos investigadores han documentado que los murciélagos que utilizan tiendas para refugiarse son especies de tamaño pequeño a mediano (8 a 65 g; Kunz y Lumsden, 2003). Las cuatro especies registradas durante este estudio como usuarias de tiendas se encuentran dentro de este intervalo de peso, aunque *A. lituratus* representaría la especie de murciélago de mayor talla en el Neotrópico que utiliza tiendas.

Densidad y registro mensual de tiendas

La densidad es uno de los aspectos poco evaluados en los estudios enfocados al conocimiento de tiendas como refugios de murciélagos. La densidad de tiendas ocupadas por *A. lituratus* y *U. bilobatum* (2.85 tiendas/ha y 2.57 tiendas/ha, respectivamente) en la localidad de Salto de Agua se encuentra por encima de las densidades de tiendas reportadas para otras especies de murciélagos filostómidos en diferentes partes del continente.

Al estudiar tiendas utilizadas por *Ectophylla alba* en la Reserva Biológica La Tirimbina y en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, se encontró una densidad de 2.56 tiendas/ha en La Tirimbina y 0.56 tiendas/ha para La Selva, aunque no se precisa si todas las tiendas estuvieron ocupadas por *E. alba* o algunas de ellas estuvieron desocupadas (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2008).

Al estudiar las tiendas utilizadas por *Mesophylla macconnelli* en el Parque Nacional Manu, Perú, se encontró una densidad de 1.92 tiendas/ha (Foster, 1992).

La densidad de tiendas ocupadas por *A. phaeotis* (0.85 tiendas/ha) en Salto de Agua y por *A. lituratus* (0.57 tiendas/ha) en Ceniceros se encuentra por encima de la densidad de tiendas reportada para *E. alba* en La Selva y por debajo de lo reportado para la misma especie en La

Tirimbina; mientras que la densidad de tiendas ocupadas por *A. jamaicensis* (0.28 tiendas/ha) en Salto de Agua se encuentra por debajo de las densidades reportadas con anterioridad.

El registro de tiendas en el sitio de Salto de Agua pasó de un registro inicial de dos tiendas en el mes de Diciembre de 2009 a un acumulado final de 31 para el mes de Mayo de 2010. Cabe considerar que durante la primera mitad del año 2009 el sitio fue perturbado por ruido constante, por lo que durante observaciones realizadas en el mes de Julio de 2009, al establecer la parcela de estudio en el sitio, pude apreciar la ausencia de murciélagos; de tal manera que el sitio partió de una ocupación cero a causa de las perturbaciones, lo cual se ve reflejado en la acumulación progresiva de tiendas durante el período de muestreo. De esta manera, es muy probable que la construcción de tiendas de manera mensual ocurra de una manera diferente en sitios que están poblados de manera regular por murciélagos tenderos, por lo que para poder establecer esta tendencia en Salto de Agua, sería necesario llevar a cabo un ciclo semestral más de observaciones, sin el efecto de perturbaciones. Por otro lado, para poder establecer si la actividad reproductiva puede ser un factor que esté relacionado con una mayor aparición de nuevas tiendas en el sitio de estudio será necesario continuar con investigaciones, aunque para murciélagos como *Ectophylla alba* el período reproductivo no está relacionado con la aparición de nuevas tiendas (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2011).

Ocupación de tiendas

A. lituratus fue la especie que ocupó el mayor número de tiendas en Salto de Agua, con cerca de la tercera parte de las 31 tiendas registradas (n=13), incluso por encima de *U. bilobatum* (n=9), que es una especie conocida por tener gran afinidad por el uso de tiendas.

Como ya se ha hecho mención con anterioridad, de entre los murciélagos que utilizan tiendas como refugio en el Neotrópico, *A. lituratus* es la especie de mayor talla. En otros estudios

llevados a cabo en el Neotrópico se ha documentado una mayor ocupación de tiendas por especies de menor talla, entre ellas *A. watsoni*, *Ectophylla alba* y *U. bilobatum* (Tim y Mortimer, 1976; Timm, 1987; Stoner, 2000; Chaverri y Kunz, 2006).

Por otro lado, 20 de las tiendas fueron ocupadas por individuos pertenecientes a una sola especie durante el período de estudio, por lo que se determinó como ocupación exclusiva de la tienda, y 3 fueron ocupadas de manera alternada por individuos pertenecientes a dos especies, por lo que se determinó como un reemplazo en cuanto a la ocupación de la tienda. El oportunismo en el uso de refugios ha sido documentado en diversas especies: *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *Mesophylla macconnelli* y *Rhinophylla pumilio* (Brooke, 1990; Foster, 1992; Charles-Dominique, 1993; Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). En este estudio, el comportamiento oportunista podría establecerse para *A. lituratus*, ya que individuos de esta especie fueron observados ocupando tiendas previamente ocupadas por individuos de las especies *A. phaeotis* y *U. bilobatum*. No obstante, este comportamiento podrá establecerse con claridad hasta documentar a la especie responsable de la construcción de la tienda. Chaverri y Kunz (2006) encontraron que refugios utilizados primeramente por *A. watsoni* también fueron utilizados posteriormente por otras especies de murciélagos tenderos, entre ellas *Vampyressa pusilla, U. bilobatum* y *A. jamaicensis*.

Período de uso de tiendas

En general, en la mayoría de estudios se menciona el uso diurno de las tiendas, dejando de considerar el uso nocturno de las mismas. Charles-Dominique (1993) evaluó el uso nocturno de tiendas por parte de individuos de *R. pumilio*. Brooke (1990) también menciona el uso nocturno de tiendas por parte de individuos de *E. alba*, en ambos casos el uso nocturno corresponde a la actividad alimenticia en el refugio. Melo *et al*. (2009) evaluaron específicamente la importancia

del pequeño murciélago tendero *A. watsoni* como dispersor de semillas de gran porte, por lo que llevaron a cabo la obtención de sus muestras debajo de las tiendas ocupadas por esta especie. En este estudio, el principal período de uso registrado para las tiendas fue el diurno, aunque algunas tiendas fueron utilizadas como refugio diurno y nocturno. El uso diurno incluye el uso del refugio únicamente durante el período reproductivo, ya que algunas tiendas estuvieron desocupadas antes y después de dicho período. El uso nocturno corresponde al uso de la tienda como refugio alimentario, ya que los murciélagos trasladaron frutos de diversas especies de plantas para consumirlos en las tiendas, y pocas tiendas fueron utilizadas con este fin. De esta manera, podría considerarse que las tiendas son utilizadas principalmente como sitios de descanso que proporcionan a los murciélagos protección contra las condiciones ambientales adversas, además de ser sitios donde se desarrollan actividades como la reproducción, crianza de juveniles y alimentación.

Características de hábitat

Algunos estudios que han evaluado distintas características del hábitat donde se localizan tiendas ocupadas por murciélagos han demostrado que la construcción de una tienda no ocurre como un evento al azar, sino que los murciélagos seleccionan sitios con características específicas (Timm, 1987; Brooke, 1990; Rodríguez-Herrera *et al.*, 2008), lo cual puede contribuir principalmente a la protección de los individuos refugiados ante depredadores, además de protegerlos contra condiciones ambientales adversas (Timm y Lewis, 1991; Foster y Timm, 1996).

En el presente estudio cuatro variables fueron las más importantes en los sitios donde ocurrieron las tiendas, estas fueron el área basal de palmas, densidad de herbáceas, densidad de arbustos y abundancia de árboles con altura de entre 10 y 15 m. Las tiendas estuvieron localizadas en sitios donde existe un mayor número de palmas adultas y de tallo grueso y con

poca densidad de herbáceas y arbustos, en comparación con los sitios control. Por otro lado, también resulta importante que en los sitios existan pocos árboles de alturas superiores a 10 m para que pueda considerarse como un sitio potencial para la construcción de tiendas, considerando además que será necesario que se presenten palmas con características específicas.

Otros investigadores han encontrado otros requerimientos de hábitat por parte de murciélagos para llevar a cabo la construcción de tiendas. Brooke (1990) encontró que es más común encontrar tiendas de *Ectophylla alba* en bosques secundarios viejos que en bosques primarios, donde además las heliconias son menos abundantes. Rodríguez-Herrera *et al*. (2008) mencionan además que *E. alba* selecciona heliconias rodeadas por una estructura de vegetación específica, donde la cobertura del dosel y la densidad del sotobosque son factores importantes. Timm (1987) menciona que los sitios de refugio de *A. phaeotis* generalmente están localizados a la sombra de los árboles del bosque circundante.

Características de palmas con tiendas

La partición de recursos alimentarios y de refugio son considerados elementos clave en la organización de las comunidades de murciélagos (Aguirre *et al.*, 2003). En un estudio llevado a cabo en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros se encontró que existe una partición de recursos de refugio, ya que mientras especies de murciélagos molósidos y vespertiliónidos ocupan los interiores de techos de teja y de palma, murciélagos embalonúridos y filostómidos carolinos y glosofaginos ocupan los interiores de casas, y filostómidos estenodermátinos (incluyendo a *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *U. bilobatum*) ocupan el follaje como único o principal refugio (Hernández-Mijangos *et al.*, *in litt.*).

De esta manera, puede hablarse acerca de una partición de recursos de refugio, al menos entre las especies *A. lituratus*, *U. bilobatum* y *A. phaeotis*, ya que mientras las dos primeras

especies utilizaron palmas adultas principalmente, *A. phaeotis* utilizó palmas juveniles, lo cual también estuvo reflejado en las características de las frondas modificadas y de las palmas en las que se encontraron esas frondas modificadas, determinadas por el estadio de desarrollo de la palma, tales como la altura de la palma, altura de la tienda, diámetro de la palma y diámetro del pecíolo, que en general fueron mayores para *A. lituratus* y *U. bilobatum*. Esta última característica de las frondas modificadas podría estar relacionada al tamaño de grupo que podría soportar la tienda, que además está directamente relacionado al peso de los individuos de la especie ocupante.

En Costa Rica, las tiendas ocupadas por *A. watsoni* estuvieron entre 1.5 y 5 m de altura, mostrando preferencia por la posición de las hojas, ya que las tiendas estuvieron construidas en las hojas más bajas de plantas de *Anthurium ravenii*. Tampoco se encontró relación obvia entre el tamaño de la hoja y la posición vertical de la misma, aunque parece que prefieren hojas de tamaño medio y evitan utilizar hojas jóvenes o muy pequeñas, al igual que las hojas viejas y grandes (Choe y Timm, 1985).

En este estudio, *A. phaeotis* ocupó tiendas localizadas a alturas entre 2 y 4.5 m, que corresponden a alturas comprendidas dentro del intervalo reportado para *A. watsoni* en Costa Rica. Por otro lado, las palmas donde se encontraron las tiendas utilizadas por *A. phaeotis* fueron juveniles, y las frondas modificadas pueden mencionarse como de mediano tamaño, al igual que las hojas utilizadas por *A. watsoni* en *A. ravenii*.

Las palmas juveniles presentan tejidos más blandos en comparación con las adultas, por lo que es importante tomar en consideración esta condición, ya que una especie como *A. phaeotis* que presenta una estructura dentaria y muscular bucal menos robusta que *U. bilobatum* o *A. lituratus* difícilmente podría cortar las venas de la fronda de una palma adulta para construir una tienda.

De esta manera, aunque sin evidencia directa, podría ser que *A. phaeotis* sea la especie constructora de tiendas en palmas juveniles de *Sabal mexicana*.

En un estudio realizado en Costa Rica se encontró que *U. bilobatum* construyó tiendas en frondas de *Cocos nucifera* dentro de un intervalo de altura de la palma superior a la altura promedio, aunque no en las palmas más altas, y preferentemente en frondas jóvenes (Timm y Lewis, 1991).

En otro estudio realizado en Costa Rica se encontró que al parecer *A. phaeotis* selecciona hojas de plátano con características específicas, por lo que selecciona hojas maduras completamente extendidas, localizadas a poco más de 2 m de altura, con la vena central casi horizontal al suelo (Timm, 1987).

Por otra parte, especies como el murciélago blanco (*Ectophylla alba*) utilizan hojas de *Heliconia* sp. que cumplen con dos características, tamaño de hoja y ángulo de la misma respecto al suelo (Timm y Mortimer, 1976); además de que selecciona hojas pequeñas con poca vegetación debajo y a una altura de 1 a 1.5 m (Brooke, 1990). En Costa Rica, *A. watsoni* prefiere las palmas con los pecíolos más altos, las hojas de mayor tamaño y la vena central gruesa (Stoner, 2000). *Vampyressa nymphaea* selecciona hojas jóvenes de *Pentagonia donell-smithii*, presumiblemente porque son más suaves y, por lo tanto, más fáciles de cortar (Brooke, 1987).

Arquitectura de las tiendas

Todas las tiendas registradas durante este estudio corresponderían al tipo de arquitectura conocida como “sombrilla”. Este tipo de arquitectura ha sido reportada con anterioridad en plantas pertenecientes a las familias Arecaceae y Cyclanthaceae (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). En este tipo de arquitectura el murciélago realiza cortes en las venas y la lámina foliar de hojas de palma, los cuales pueden tener forma circular, semicircular, ovoide, de corazón, o de espátula

(polígonos), dejando el pecíolo intacto (Kunz *et al.*, 1994). Las especies que se han registrado con anterioridad utilizando este tipo de arquitectura son *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *U. bilobatum* y *Vampyressa nymphaea*.

No obstante, en algunas de las tiendas registradas en este estudio se presenta un patrón de corte en el que la parte más distal del pecíolo (la costa) también es cortada, característica que difiere de lo mencionado en la descripción de la arquitectura tipo sombrilla. Por otro lado, al menos para las tiendas de Ceniceros y Salto de Agua, los cortes realizados en la lámina a ambos lados del pecíolo siguen un patrón bien definido; estos son realizados a partir de la parte más distal del pecíolo, en línea recta y con una orientación angular de entre 57 y 58° en promedio hacia cada lado de la lámina, por lo que la arquitectura no presenta formas circulares, semicirculares, ovoides o acorazonadas, es totalmente en forma de "V".

En la arquitectura tipo sombrilla se presentan otras formas distintas a la "V", debido a que no es un patrón de cortes "rectos" los que se presentan, sino los cortes son orientados en un patrón circular a semicircular, además de que en ese tipo de arquitectura el pecíolo no sufre cortes. Otro detalle a considerar es que al parecer la arquitectura tipo sombrilla se presenta generalmente en palmas con frondas palmadas; mientras que la de tipo "V", registrada en este estudio, ocurre en palmas con frondas costapalmadas.

De esta manera, a partir de los datos obtenidos sobre las tiendas de Ceniceros y Salto de Agua, quizá sea posible considerar al tipo de arquitectura encontrada durante este estudio como una arquitectura diferente al tipo "sombrilla" y, por lo tanto, aún no descrita, por lo que para esta nueva arquitectura se propone el nombre de tienda tipo "toldo".

Para *A. jamaicensis* se ha reportado la ocupación de tiendas tipo apical, bote-apical, pinnada y sombrilla. Para *A. phaeotis* no había sido documentado el uso de arquitecturas tipo sombrilla, con anterioridad solamente se le había registrado ocupando tiendas con arquitectura tipo apical, bífida

y bote. *U. bilobatum* es una de las especies para la cual se ha reportado la ocupación de tiendas que comprenden casi la totalidad de arquitecturas conocidas, por lo que con excepción de bote/apical, ha sido registrada en arquitecturas tipo apical, bífida, bote, cónica, paradoja, pinnada y sombrilla (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007).

Tanto *A. jamaicensis* como *U. bilobatum* han sido reportados ocupando tiendas construidas en palmas del género *Sabal* (Timm, 1987; Kunz *et al.*, 1994; Kunz y McCracken, 1996). *Artibeus phaeotis* ha sido registrado ocupando tiendas en palmas, aunque no se determinó el género al que correspondía la palma (Kunz *et al.*, 1994). Para *A. lituratus*, como ya se mencionó, la ocupación de tiendas construidas en frondas de *Sabal* constituye el primer reporte de uso de tiendas (Hernández-Mijangos y Medellín, 2013).

Dado que existen otros tres tipos de arquitectura (bífida, pinnada y sombrilla) que han sido reportadas en palmas, en el presente estudio se menciona una breve clave dicotómica que podría contribuir a definir el tipo de arquitectura correspondiente, y en la que se considera la incorporación de la nueva arquitectura (Apéndice 1).

Sistemas sociales

Artibeus lituratus mostró dos tipos de organización social, el grupal y el de individuos solitarios. Los grupos que conformaron fueron de tipo harén, por lo que básicamente estuvieron compuestos por un macho y varias hembras. Este mismo tipo de organización social presentan los grupos de *A. jamaicensis* (Morrison, 1979; Ortega y Arita, 2005), al igual que otras especies de murciélagos que utilizan tiendas (McCracken y Wilkinson, 2000).

En Venezuela se han reportado agrupamientos tipo harén para *A. lituratus* refugiados en palmas sin modificar, reportándose además que esos grupos están conformados por 2 a 14

individuos (Muñoz-Romo *et al.,* 2008), intervalo en el cual se encuentran los grupos registrados durante este estudio.

En cuanto a la estructura social, en Venezuela se ha reportado que los grupos de *A. lituratus* son inestables, ya que las hembras se mueven constantemente entre refugios adyacentes ocupados por distintos machos, mientras que los machos se mantienen ocupando refugios exclusivos, de tal manera que se ha sugerido que *A. lituratus* presenta un comportamiento consistente con la hipótesis poligínica de defensa del recurso (Muñoz-Romo *et al.*, 2008).

Por otro lado, la organización social reportada para *U. bilobatum* en tiendas puede ocurrir de dos maneras; la primera de ellas es la ocurrencia de individuos solitarios refugiándose en la tienda, ya sean machos o hembras; la segunda es por grupos compuestos de 2 a 14 individuos, de ambos sexos (Lewis, 1992).

En cuanto a la estructura social, uno de los grupos de *U. bilobatum* estuvo compuesto por dos hembras; mientras que otro grupo estuvo compuesto por un macho y dos hembras. Sin embargo, mientras se marcaban los tres individuos de este último grupo, un segundo macho acudió a la tienda, por lo que al parecer ese individuo también estaba asociado al grupo. Lewis (1992) reporta la observación de un par de machos refugiándose juntos en una tienda y grupos constituidos por un macho y varias hembras, incluso hembras solitarias refugiándose en las tiendas.

En Costa Rica, tres grupos de *U. bilobatum* refugiados en palmas de coco (*Cocos nucifera*) mostraron un comportamiento inestable, ya que en observaciones realizadas durante tres noches consecutivas los grupos variaron de tamaño, por lo que mientras un grupo disminuía en uno o dos individuos otro grupo crecía en tamaño en la misma cantidad de individuos (L. A. Hernández-Mijangos, *obs. pers.*). Este comportamiento de constitución de grupos inestables por parte de *U. bilobatum* también ha sido observado por Sagot y Stevens (2012).

Para *A. phaeotis* se registraron tanto individuos solitarios ocupando tiendas como un grupo conformado por un macho y dos hembras preñadas, lo que sugiere una estructura social tipo harén. En Costa Rica se encontró un grupo de siete individuos en una tienda construida en una planta del género *Musa*; el grupo estuvo integrado por un macho escrotado y seis hembras preñadas; otras dos hembras solitarias fueron registradas refugiándose en hojas de *Musa* sp. (Timm, 1987).

Para *A. jamaicensis* solamente se obtuvo un registro, encontrándose dos individuos machos adultos compartiendo la tienda. La ocupación de una tienda por dos machos de esta especie ha sido reportada con anterioridad en Costa Rica (Foster y Timm, 1976), en donde uno de ellos presentó los testículos escrotados. Por otro lado, en cuevas *A. jamaicensis* constituye harenes compuestos hasta por 25 individuos, con presencia de un solo macho alfa y varios machos subordinados (Ortega y Arita, 2000).

Se ha propuesto que muchas de las especies de murciélagos que viven en tiendas presentan estructura social tipo harén (Kunz y McCracken, 1996), aunque lo cierto es que poco se sabe acerca de los sistemas sociales de varias de esas especies. No obstante, entre las especies de murciélagos que utilizan tiendas que presentan una estructura tipo harén estables se encuentra *A. jamaicensis* (Kunz y McCracken, 1996). *Ectophylla alba* es otra de las especies que presenta este tipo de estructura, aunque de tipo estacional (Brooke, 1990). Otros filostómidos como *U. bilobatum* (Kunz y McCracken, 1996) y *Vampyressa nymphaea* (Brooke, 1987) también presentan estructuras sociales tipo harén, aunque poco estables en cuanto a la composición de hembras.

Se ha documentado que la duración de las tiendas tiene una fuerte implicación en la estabilidad del sistema social entre las especies de murciélagos que utilizan tiendas (Sagot y Stevens, 2012), por lo que especies que utilizan tiendas de corta duración pueden presentar mayor

estabilidad de grupo que aquellas que utilizan tiendas de larga duración. Sagot y Stevens (2012) consideraron a las tres especies de *Artibeus* mencionadas en este estudio y a *U. bilobatum* como usuarias de refugios de larga duración y con constitución de grupos inestables, por lo que además las mencionan como especies con longevidades de grupo de tipo estacional, características que, como ya se refirió en párrafos anteriores, pueden apreciarse en los sitios de estudio al menos para *A. lituratus* y *U. bilobatum*.

Implicaciones para la conservación

Todas las especies de murciélagos que utilizan tiendas son frugívoras, por lo que tienen una importante implicación en el proceso de dispersión de semillas. Estos murciélagos dispersan semillas de plantas de bosques maduros como de aquellos en etapas sucesionales, y en algunos sitios pueden llegar a ser importantes dispersores de semillas (Melo *et al.*, 2009) y contribuir al mantenimiento de la diversidad arbórea y a la promoción de la regeneración del bosque en paisajes perturbados (Wright *et al.*, 2007).

Se considera que 24% de las especies de murciélagos del mundo se encuentran amenazadas debido a actividades humanas como la cacería, pérdida de hábitat de forrajeo y pérdida de refugios (Racey y Entwistle, 2003). De esta manera, el aprovechamiento irracional de las frondas de palma de *Sabal mexicana* para la construcción de techos de casas y palapas podría representar una grave amenaza para los murciélagos que utilizan tiendas, cuya disminución poblacional podría significar también una pérdida de bienes y servicios ecosistémicos.

Las amenazas locales podrían afectar más severamente a *U. bilobatum* que a las otras especies, ya que presenta mayor afinidad por los recursos de follaje para refugiarse, de los cuales la palma *S. mexicana* parece ser el más importante recurso de refugio para la especie. Además, *U. bilobatum* es considerada en México como una especie rara (Pacheco, 2005), mientras que en la

localidad de Salto de Agua, como en otras localidades de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, esta especie presenta un nivel de abundancia poblacional alto (L. A. Hernández-Mijangos, *obs. pers.*).

Necesariamente debería regularse el aprovechamiento de la palma *S. mexicana* en La Encrucijada y, mejor aún, establecer unidades de manejo ambiental que permitan reproducir esta palma para poder realizar el aprovechamiento y comercialización basado en el manejo adecuado de la misma, de tal manera que permita satisfacer la demanda de frondas a escala local y regional y además permita obtener nuevas plantas para llevar a cabo la reforestación de áreas sin cobertura forestal, lo que a su vez podría propiciar la recuperación de bienes y servicios ecosistémicos.

CONCLUSIONES

1. Cuatro especies de murciélagos fueron las que utilizaron frondas modificadas de Sabal mexicana en las localidades de Salto de Agua y Ceniceros, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas; estas fueron *Artibeus jamaicensis, A. lituratus, A. phaeotis* y *Uroderma bilobatum*. *Artibeus lituratus* es reportado por primera vez como especie que utiliza hojas modificadas y representa la especie Neotropical de mayor peso que ocupa este tipo de refugios. Tanto *A. jamaicensis* como *A. lituratus* son conocidas como generalistas en cuanto a la elección de refugios, pues lo mismo utilizan refugios naturales como artificiales. *Artibeus phaeotis* y *U. bilobatum* son especies conocidas por tener mayor afinidad por refugios de follaje. No obstante, *A. lituratus* ocupó una mayor cantidad de tiendas.
2. En cuanto a la organización social, para *A. lituratus, A. phaeotis* y *U. bilobatum* las tiendas fueron ocupadas por machos solitarios, o bien por parejas de individuos de ambos sexos o grupos constituidos por varias hembras y un único macho; para *A. jamaicensis* únicamente se registró una pareja de individuos del mismo sexo. *Artibeus lituratus* y *A. phaeotis* mostraron claramente una estructura social tipo harén, por lo que los grupos encontrados estuvieron conformados por una o más hembras y un solo macho. Para *A. jamaicensis* no es posible establecer el tipo de estructura social, dado que solamente se obtuvo un registro. Grupos de *A. lituratus* y *U. bilobatum* estuvieron constituidos por un macho adulto y hembras preñadas o bien por un macho y hembras adultas y juveniles no voladores. El grupo de *A. phaeotis* estuvo constituido por un macho escrotado y hembras preñadas; mientras que el único registro de *A. jamaicensis* correspondió a la presencia de dos machos adultos en una tienda.

3. Las tiendas de Salto de Agua fueron construidas en sitios que cumplen con características específicas, tal como se ha documentado para otras especies de murciélagos tenderos. Las características de hábitat importantes para la construcción de una tienda fueron el área basal de palmas, densidad de arbustos y herbáceas, y la abundancia de árboles con alturas entre 10 y 15 m.
4. *Artibeus lituratus* y *U. bilobatum* mostraron preferencia por ocupar las tiendas construidas en palmas adultas mientras que *A. phaeotis* ocupó tiendas construidas en palmas juveniles; de esta manera, *A. lituratus* y *U. bilobatum* ocuparon tiendas en palmas de mayor altura y tallos más gruesos respecto a las ocupadas por *A. phaeotis*. *Artibeus lituratus* y *U. bilobatum* mostraron preferencia por frondas con pecíolos gruesos, mientras que *A. phaeotis* mostró preferencia por frondas juveniles con pecíolos de diámetro angosto. Indirectamente esto sugiere la posibilidad de que *A. phaeotis* sea constructor de las tiendas que ocupa la especie, dada la preferencia por frondas de palmas juveniles, que obviamente tienen el tejido laminar más blando, lo cual podría ser propicio para la modificación por parte de esta especie; soportado además por la observación del primer ocupante de tiendas de nueva aparición en el sitio de estudio y por la menor altura que presentan las tiendas ocupadas por *A. phaeotis*. Es difícil establecer a la especie constructora de las tiendas encontradas en palmas adultas; sin embargo, de acuerdo a la observación del primer ocupante en tiendas de nueva aparición, *A. lituratus* ocupó algunas tiendas que primeramente fueron ocupadas por *U. bilobatum*, lo cual podría sugerir un comportamiento oportunista por parte de *A. lituratus* y la construcción de tiendas por parte de *U. bilobatum*, aunque esto solo es apoyado por evidencia circunstancial.

LITERATURA CITADA

Aguilar-Cervantes, M. y T. Álvarez-Solórzano. 1991. Notas sobre la dieta alimenticia del murciélago pescador *Noctilio leporinus* (Mammalia: Chiroptera). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 35: 123-137.

Aguirre, L. F., L. Lens y E. Matthysen. 2003. Patterns of roost use by bats in a neotropical savanna: implications for conservation. Biological Conservation, 111: 435-443.

Allen, G. M. 2004. Bats: biology, behavior and folklore. Dover Publications. Mineola, New York. 368 pp.

Anthony, E. L. P. 1990. Age Determination in Bats. Pp. 47-57, En: Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.

Arteaga, L. L., L. F. Aguirre y M. I. Moya. 2006. Seed Rain Produced by Bats and Birds in Forest Islands in a Neotropical Savanna. Biotropica, 38 (6): 718-724.

Balasingh, J., J. Koilraj y T. H. Kunz. 1995. Tent construction by the frugivorous bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. Ethology, 100: 210-229.

Barbour, T. 1932. A peculiar roosting habit of bats. Quarterly Review of Biology, 7: 307-312.

Barclay y Bell. 1990. Marking and Observational Techniques. Pp. 59-75, En: Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.

Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. Journal of Mammalogy, 87 (3): 519-530.

Bhat, H. R. y T. H. Kunz. 1995. Altered flower/fruit clusters of kitul palm used as roosts bythe short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). Journal of Zoology (London), 235: 596-604.

Bradbury, J. W. 1977. Social organization and communication. Pp. 1-72, En: Biology of bats (W. A. Wimsatt, ed.). Academic Press. United Kingdom.

Brooke, A. P. 1987. Tent Construction and Social Organization in *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology, 3 (2): 171-175.

Brooke, A. P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. Journal of Zoology, 221: 11-19.

Charles-Dominique, P. 1993. Tent-Use by the Bat *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae: Carolliinae) in French Guiana. Biotropica, 25 (1): 111-116.

Chaverri, G. y T. H. Kunz. 2006. Roosting Ecology of the Tent-Roosting Bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. Biotropica, 38 (1): 77-84.

Chaverri, G. y T. H. Kunz. 2010. Ecological determinants of social systems: perspectives on the functional role of roosting ecology in the social behavior of tent roosting bats. Pages 275-318 in *Advances in the study of behavior* (R. Macedo, editor), Elsevier, New York.

Choe, J. C. y R. M. Timm. 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology, 1 (3): 241-247.

Clutton-Brock, T. H., 1989. Mammalian mating systems. Proceedings of the Royal Society of London B, 236: 339–372.

Dalquest, W. W. y D. W. Walton. 1970. Diurnal retreats of bats. Pages 162-187 in: About Bats (B. H. Slaughter and D. W. Walton, editors). Southern Methodist University Press, Dallas, Texas.

Fenton, M. B., D. H. M., Cumming y D. J. Oxley. 1977. Prey of Bat Hawks and Availability of Bats. The Condor, 79 (4): 495-497.

Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous Bats, Seed Shadows, and the Structure of Tropical Forests. Biotropica, 13 (2): 45-53.

Fleming, T. H., V. J. Sosa. 1994. Effects of Nectarivorous and Frugivorous Mammals on Reproductive Success of Plants. Journal of Mammalogy, 75 (4): 845-851.

Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason, J. L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert Columnar Cacti and the Evolution of Generalized Pollination Systems. Ecological Monographs, 71 (4): 511-530.

Flores-Martínez, J. J., J. Ortega y G. Ibarra-Manríquez. 1999-2000. El hábito alimentario del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en Yucatán. Revista Mexicana de Mastozoología, 4: 22-39.

Foster, M. S. 1992. Tent roosts of Macconnelli's bat (*Vampyressa macconnelli*). Biotropica, 24: 447-454.

Foster, M. S. y R. M. Timm. 1976. Tent-Making by Artibeus jamaicensis (Chiroptera: Phyllostomatidae) with Comments on Plants Used by Bats for Tents. Biotropica, 8 (4): 265-269.

Galeano, G. 1992. Las palmas de la región de Araracuara. Estudios en la Amazonia colombiana. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. 2ª edición. Bogotá, Colombia. 179 pp.

Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie), 73: 57-74.

Goncalves, A., O. Gaona y R. A. Medellín. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, Mexico. Journal of Mammalogy, 89 (1): 43-49.

González-Marín, R. M., P. Moreno-Casasola, R. Orellana y A. Castillo. 2012. Traditional wetland palm uses in construction and cooking in Veracruz, Gulf of Mexico. Indian Journal of Traditional Knowledge, 11 (3): 408-413.

González-Marín, R. M., P. Moreno-Casasola, R. Orellana y A. Castillo. 2012b. Palm use and social values in rural communities on the coastal plains of Veracruz, Mexico. Environment, Development and Sustainability, 14 (4): 541-555.

Goodwin, G. G., y A. M. Greenhall. 1961. A review of bats 0f Trinidad and Tobago: Descriptions, rabies infection, and ecology. Bulletin of the American Museum o Natural History, 122: 187-302.

Gould, E. 1978. Opportunistic Feeding by Tropical Bats. Biotropica, 10 (1): 75-76.

Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press. New Jersey, United States of America. 352 pp.

Henry, M. y S. Jouard. 2007. Effect of Bat Exclusion on Patterns of Seed Rain in Tropical Rain Forest in French Guiana. Biotropica, 39 (4): 510-518.

Hernández-Mijangos, L. A. 2010. Uso de termitero como refugio por *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chiapas, México. Revista Mexicana de Mastozoología, 14: 59-63.

Hernández-Mijangos, L. A. y R. A. Medellín. 2013. Use of tents by the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Chiapas, Mexico. Southwestern Naturalist, 58: 109-110.

Hernández-Mijangos, L. A., K. Zárate-Gálvez y C. Reyes-Hartmann. 2011. Murciélagos refugiados en las comunidades de Ceniceros y Salto de Agua, Reserva de la Biosfera La Encrucijada,Chiapas, México. Tierra Verde Naturaleza y Cultura, A. C., Chiapas, México. 47 p.

Hodgkison, R., S. T. Balding, A. Zubaid y T. H. Kunz. 2003. Fruit Bats (Chiroptera: Pteropodidae) as Seed Dispersers and Pollinators in a Lowland Malaysian Rain Forest. Biotropica, 35 (4): 491-502.

Humphrey, S. R., F. J. Bonaccorso y T. L. Zinn. 1983. Guild Structure of Surface-Gleaning Bats in Panamá. Ecology, 64 (2): 284-294.

Ibáñez, C., J. Juste, J. L. García-Mudarra y P. T. Agirre-Mendi. 2001. Bat predation on nocturnally migrating birds. PNAS, 98 (17): 9700-9702.

Kahn, F. 1991. Palms as a key swamp forest resource in Amazonia. Forest Ecology and Management, 38: 133-142.

Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pp. 13-43. En: Tropical biodiversity and Systematics (Ulrich, H. ed.). Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Kappeler, P. M. y C. P. van Schaik. 2002. Evolution of primate social systems. International Journal of Primatology, 23 (4): 707-740.

Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-55, En: Ecology of bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York.

Kunz, T. H. y A. Kurta. 1988. Capture methods and holding devices. Pp. 1-30, En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Kunz, T. H. y G. F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. Journal of Tropical Ecology, 12: 121-137.

Kunz, T. H. y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of Cavity and Foliage Roosting Bats. Pp. 3-89, En: Bat Ecology (Kunz, T. H. y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Presss. Estados Unidos de América.

Kunz, T. H., M. S. Fujita, A. P. Brooke y G. F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and Paleotropical bats. Journal of Mammalian Evolution, 2: 57-78.

Lewis, S. E. 1992. Behavior of Peter's tent-making bat, *Uroderma bilobatum*, at maternity roosts in Costa Rica. Journal of Mammalogy, 73 (3): 541-546.

López, J. C. y R. Dirzo. 2007. Floristic diversity of sabal palmetto woodland: an endemic and endangered vegetation type from Mexico. Biodiversity and Conservation, 16: 807-825.

Lott, D. F. 1991. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. 238 pp.

McCracken, G. F. y G. S. Wilkinson. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362, En*:* Reproductive biology of bats (Crichton, E. G. y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press. Gran Bretaña.

Medellín, R. A. 1988. Prey of *Chrotopterus auritus*, with notes on feeding behavior. Journal of Mammalogy, 69: 841-844.

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

Medellín, R., H. T. Arita y O. Sánchez. 2008. Identificación de los Murciélagos de México, Clave de Campo. 2ª edición. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.

Melo, F. P. L., B. Rodríguez-Herrera, R. L. Chazdon, R. A. Medellín y G. G. Ceballos. 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a Neotropical forest. Biotropica, 41 (6): 737-743.

Miranda, F. y E. Hernández. 1963. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 28: 29-179.

Morrison, D. W. 1979. Apparent male defense of tree hollows in the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. Journal of Mammalogy, 60: 11-15.

Morton, P. 1989. Murciélagos Tropicales Americanos. World Wildlife Found. Estados Unidos de América. 48 p.

Müllerried, F. K. G. 1982. Geología de Chiapas. 2ª ed. Gobierno del Estado. México. 180 p.

Muñoz-Romo, M., E. A. Herrera y T. H. Kunz. 2008. Roosting behavior and group stability of the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). Mammalian Biology, 73: 214-221.

Neuweiler, G. 2000. The biology of bats. Oxford University Press. New York, United States of America. 310 pp.

Ortega, J. y H. T. Arita. 2000. Defense of females by dominant males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Ethology, 106: 395-407.

Ortega, J. y H. T. Arita. 2005. Estructura social y movimientos de los murciélagos zapoteros (*Artibeus jamaicensis*) en un ambiente poligínico. Pp. 363-374. En: Contribuciones Mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa (Sánchez-Cordero V. y R. A. Medellín, editores). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Olea-Wagner, A., C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz y L. León-Paniagua. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 78: 191-200.

Pacheco, J. 2005. *Uroderma bilobatum*. Pp. 249-251. En: Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G. y G. Oliva, editores). CONABIO – Fondo de Cultura Económica. México, D. F.

Patton, D. R. 1997. Wildlife habitat relationships in forested ecosystems. Timber Press. Oregon, E.U.A. 502 p.

Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles Tropicales de México, manual para la identificación de las principales especies. 3ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 523 p.

Pimentel, D. S. y M. Tabarelli. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. Biotropica, 36: 74-84.

Proud, D. N., J. A. Tibbetts, M. K. Moore y V. R. Townsend, Jr. 2011. Diversity of Neotropical harvestmen (Arachnida: Opiliones) inhabiting logs and palm fronds in the rain forests of Trinidad. Annals of the Entomological Society of America, 104 (2): 241-248.

Racey, P. A. 1990. Reproductive Assessment in Bats. Pp. 31-45, En: Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.

Racey, P. A, y A. C. Entwistle. 2003. Conservation ecology of bats. Pp 680–743. En: Bat Ecology (Kunz T. H. y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos de Norteamérica.

Reid, F. 2009. A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico. 2a edición. Oxford University Press, New York, United States of America. 346 pp.

Rocha, R., I. Silva, A. M. dos Reis, G. M. Rosa. 2012. Another frog on the menu: predation of *Trachops cirrhosus* (Chiroptera: Phyllostomidae) upon *Osteocephalus oophagus* (Anura: Hylidae). Chiroptera Neotropical, 18 (2): 1136-1138.

Rodrigues, M., L. Rabello y A. Lúcio. 2006. New evidence of bat predation by the woolly false vampire bat *Chrotopterus auritus*. Chiroptera Neotropical, 12 (2): 286-288.

Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín y M. Gamba-Ríos. 2006. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. Acta Chiropterologica.

Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín y R. M. Timm. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. Edit. INBio. Costa Rica. 178 p.

Rodríguez-Herrera, R. A. Medellín y M. Gamba-Ríos. 2008. Roosting requirements of white tent- making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). Acta Chiropterologica, 10 (1): 89-95.

Rodríguez-Herrera, B., G. Ceballos y R. A. Medellín. 2011. Ecological aspects of the tent building process by *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). Acta Chiropterologica, 13 (2): 365-372.

Sagot, M. y R. D. Stevens. 2012. The evolution of group stability and roost lifespan: perspectives from tent-roosting bats. Biotropica, 44: 90-97.

Sánchez, O. 1990. Los Murciélagos de México. Biodiversitas, 20: 1-11.

Sanz, J. J. 2002. Evolución de los sistemas de apareamiento. Pp. 271-282, En: Evolución: la base de la biología. Proyecto Sur. España.

SEMARNAP. 1999. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera La Encrucijada. Instituto Nacional de Ecología. México. 184 p.

Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529. En: Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. 3 ed. Johns Hopkins University Press. United States of America.

Stoner, K. E. 2000. Leaf selection bay the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. Journal of Tropical Ecology, 16: 151-157.

Storz, J. F., J. Balasingh, P. Thiruchenthil, K. Emmanuel y T. H. Kunz. 2000. Dispersion and site fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) in southern India. Journal of Tropical Ecology, 16: 117-131.

Thiruchenthil, P., H. Raghuram, V. Elangovan, T. Karuppudurai y G. Marimuthu. 2005. Bat pollination of kapok tree, *Ceiba pentandra*. Current Science, 88 (10): 1679-1681.

Timm, R. M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. Pp. 187-212. En: Studies in Neotropical mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz (Patterson, B. D. y R. M. Timm, eds.). Fieldiana: Zoology (New Series), 39.

Timm, R. M. y J. Mortimer. 1976. Selection of Roost Sites by Honduran White Bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). Ecology, 57 (2): 385-389.

Timm, R. M. y S. E. Lewis. 1991. Tent construction and use by *Uroderma bilobatum* in coconut palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. Pp. 251-260. En: Contributions to mammalogy in honor of Karl F. Koopman (Griffiths, T. A. y D. Klingener, editores). Bulletin of theAmerican Museum of Natural History, 206: 251-260.

Tuttle, M. D., D. A. Taylor, R. A. Medellín y S. Walker. 2000. Murciélagos y Minas. Bat Conservation International. Estados Unidos de Norteamérica. 56 pp.

Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. Revista Chilena de Historia Natural, 75: 99-104.

Villa-Ramírez, B. 1967. Los murciélagos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.492 pp.

Welsh, H. H., Jr., W. H. Clark, E. Franco-Vizcaíno y J. H. Valdez-Villavicencio. 2010. Herpetofauna associated with palm oases across the Californian-Sonoran transition in Northern Baja California, Mexico. The Southwestern Naturalist, 55(4): 581-585.

Whitehead, H. 2008. Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis. University of Chicago Press. Chicago, United States of America. 320 pp.

Whittenberger, J. F. y R. L. Tilson. 1980. The evolution of monogamy: hypothesis and evidence. Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 197–232.

Wilson, E. O. 1975. Sociobiology: the new synthesis. Belknap Press. Cambridge, MA. 697 pp.

Wright, S. J., K. E. Stoner, N. Beckman, R. T. Corlett, R. Dirzo, H. C. Muller-Landau, G. Núñez-Iturri, C. A. Peres y B. C. Wang. 2007. The plight of large animals in tropical forest and the consequences for plant regeneration. Biotropica, 39: 289-291.

Zortéa, M. y A. G. Chiarello. 1994. Observations on the big fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* in an urban reserve of south-east Brazil. Mammalia, 58: 665-670.

Zortéa, M. y B. F. A. De Brito. 2000. Tent used by *Vampyressa pusilla* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Brazil. Journal of Tropical Ecology, 16: 475-480.

APÉNDICE

Clave de campo para la identificación de arquitecturas de tiendas en palmas (Adaptado de Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007).

1. Hoja dividida que termina en dos puntas, los cortes están realizados en forma de J o V ..…….. tienda bífida (Figura 24)

1’. Hoja que no termina en dos puntas claramente notables ...…….. 2

2. Hoja pinnada (dividida), los cortes hacen que las pinnas cuelguen hacia abajo, cada pinna puede tener uno o varios cortes ...…….…….. tienda pinnada (Figura 25)

2’. Hoja no pinnada, con lámina foliar continua en forma de círculo o semicírculo …… 3

3. Hoja con cortes en la base de la lámina foliar que tiene el pecíolo en el medio (hoja palmada), los cortes están dispuestos en forma circular o poligonal ……..... tienda sombrilla (Figura 26)

3’. Hoja en la que el pecíolo recorre de manera longitudinal la lámina foliar (hoja costapalmada), los cortes en la lámina foliar están realizados en forma de V, cada corte realizado a cada lado del pecíolo está hecho con una orientación angular de 57° en promedio (*S*= 21°). Los cortes están realizados en la parte más distal de la lámina foliar, pueden o no cortar el pecíolo en su parte distal; si el pecíolo no presenta corte entonces los cortes de la tienda inician posterior al término del pecíolo en su parte distal ……..tienda toldo-*nueva tienda* (Figura 27)

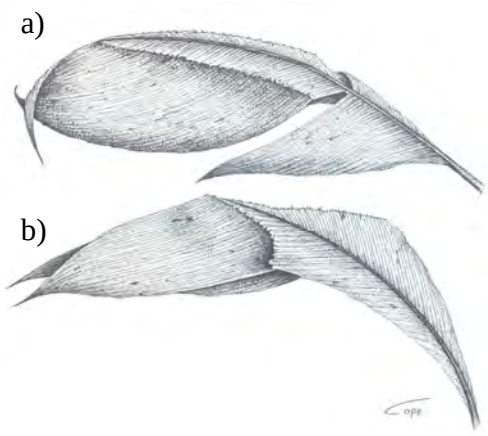

Figura 24. a) Tienda bífida en hoja de palma con corte en forma de V. b) Tienda bífida en hoja de palma con corte en forma de J. Ilustración de José Alberto Pérez (Cope).

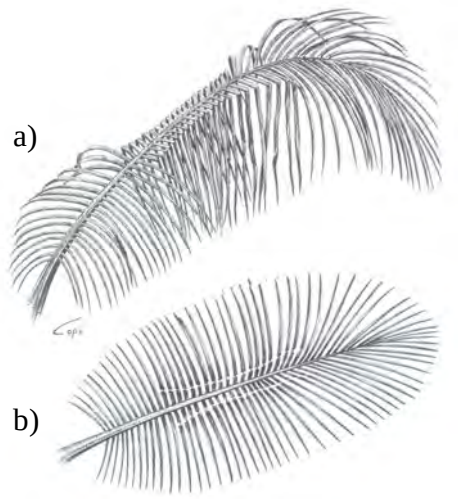

Figura 25. a) Hoja de palma con la forma final de una tienda de arquitectura pinnada. b) cortes a los lados de la vena central; algunas veces tienen forma de V, uniéndose en la vena central. Ilustración de José Alberto Pérez (Cope).

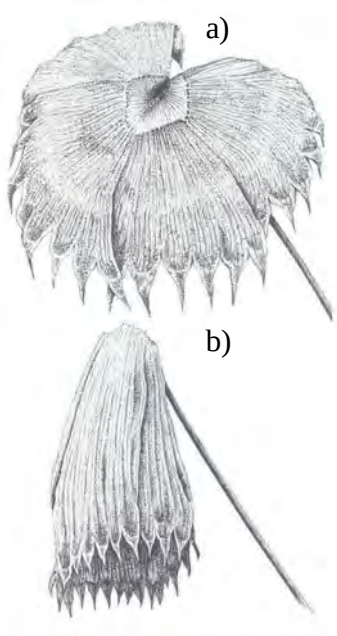

Figura 26. a) Hoja de *Carludovica* mostrando los cortes en la base. b) Tienda de arquitectura sombrilla en *Carludovica* con la apariencia final. Ilustración de José Alberto Pérez (Cope).

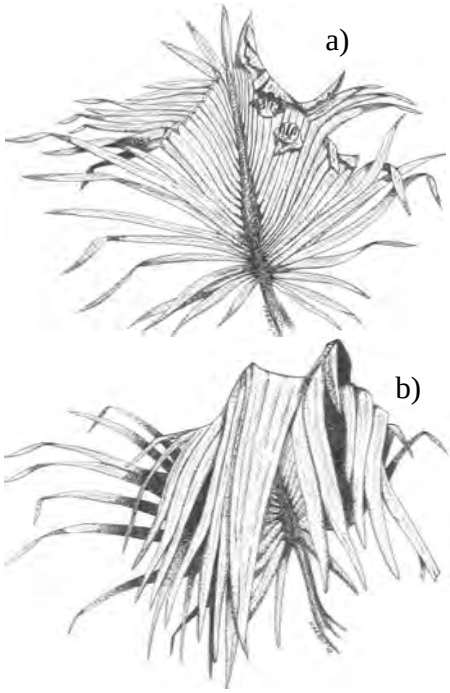

Figura 27. a) Hoja de *Sabal mexicana* mostrando los cortes en la lámina. b) Tienda de arquitectura tipo toldo (*nueva arquitectura*) con la apariencia final. Ilustración de Gerardo Carbot.