



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

Relación de la Complejidad y Diversidad del
Hábitat con la Diversidad de Murciélagos
en Campeche, México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA

Jorge Albino Vargas Contreras

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA

MÉXICO, D. F.

FEBRERO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

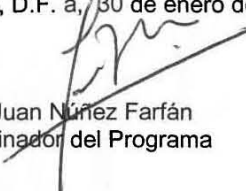
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **JORGE ALBINO VARGAS CONTRERAS** con número de cuenta **90807596** con la tesis titulada: **"RELACIÓN DE LA COMPLEJIDAD Y DIVERSIDAD DEL HÁBITAT CON LA DIVERSIDAD DE MURCIÉLAGOS EN CAMPECHE, MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA**:

| | |
|-------------|--|
| Presidente: | DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ |
| Vocal: | DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES |
| Vocal: | DR. JORGE REYES ORTEGA |
| Vocal: | DR. MIGUEL ANGEL BRIONES SALAS |
| Secretario: | DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA |
| Suplente: | DRA. LIVIA LEÓN PANIAGUA |
| Suplente: | DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO |

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 30 de enero de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Agradecimientos

Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (beca 60371)

Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM

Fundación Pablo García (Beca: 848/01)

Comité Tutorial:

Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta

Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Dr. Luís Gerardo Herrera Montalvo

De antemano pido disculpas si omito nombres de amigos, familiares, personas e instituciones que me ayudaron a llegar a este escalón académico. Al Instituto de Ecología de la UNAM por el apoyo institucional durante mi estancia en México, a El Colegio de la Frontera Sur – Unidad Campeche por el asilo académico y a la Facultad de Ciencias Químico Biológicas de la Universidad Autónoma de Campeche por la flexibilidad de combinar la docencia como profesor de asignatura con la investigación.

A la Dirección de la Reserva de la Biosfera Calakmul, al Instituto Nacional de Antropología e Historia de Campeche, a las autoridades municipales de Calakmul, Xbonil y Conhuás por permitirnos trabajar en el área y a los ejidatarios de los dos últimos ejidos por ayudarnos en campo. Agradezco a la Dirección General de Vida Silvestre-SEMARNAT por el permiso de colector científico y a la Comisión Nacional del Agua por proporcionarnos los datos de temperatura y precipitación para la zona de Calakmul.

Esta tesis es una contribución del Programa para la Conservación de los Murciélagos Mexicanos (PCMM).

A mis profesores: Dr. Rodrigo A. Medellín por que nos obligas a sacar el carácter para analizar y responder a una problemática académica y personal, por incluirnos en tu equipo de trabajo y por considerarme tú amigo; Dr. Joaquín Arroyo Cabrales que desde la maestría has sido un ejemplo a seguir, por tu sencillez y humildad, gracias por apoyarme; y Dr. Luís Gerardo Herrera Montalvo por esas recomendaciones atinadas en mi proceder.

A mí jurado: Dr. Gerardo Ceballos González, Dr. Jorge Ortega Reyes, Dr. Miguel Ángel Briones Salas y Dra. Livia León Paniagua por la confianza, los consejos y los estímulos que me proporcionaron para lograr esta etapa académica, pero además por ser amigos, buenos colegas y promover la superación académica de nuevos investigadores.

A mi esposa, Griselda Escalona, que junto conmigo hizo una tesis más. Por ayudarme en el campo, en el laboratorio y por soportar mi estrés para lograr la tesis y la meta, el doctorado. A Catalina, que es una luz para pensar en el futuro. Mi familia campechana Heredia Contreras me ha ayuda de manera incondicional, principalmente con mi hija al cuidarla para que yo avance en mi proceder en el posgrado. Mi familia tamaulipeca Flores Maldonado que me hecho porras a distancia para continuar. Mi familia política, particularmente a mi suegro Amancio Escalona y Castillo (R.I.P.), mis cuñados y cuñadas por considerarme como parte de la familia durante mi estancia en México y por hacerme la vida más placentera.

A mi gran amigo Rafael Herrera y a mi hermano Alejandro Vargas que siempre han apoyado y confiado en mí para salir adelante. A Manuel Weber, Adolfo Navarro y Enrique Meyer por estimularme a seguir adelante. A mis amigos de los laboratorios de Ecología y Conservación de Vertebrados y Ecología y Conservación de Fauna Silvestre del IE-UNAM porque de manera directa e indirecta me han ayudado a fortalecer mi saber en la biología. Particularmente a Osiris Gaona, Heliot Zarza, Yolanda Domínguez, Claudia Galicia, Cuauhtémoc Chávez, Pablo Ortega y Cesar Rodríguez, no sólo por su amistad sino por la disposición para ayudarme en cualquier ámbito. A Rurik List, Jesús Pacheco, José Luís Mena, Beatriz Hernández, Alejandro Gómez, Georgina O´Farril, Leonardo López, Ragde Sánchez, Bernal Rodríguez, Alejandro González, Laura Navarro y a las Maris por los buenos momentos, porras, pachangas y apoyo. A mis estudiantes que en algún momento me acompañaron para ayudar en el muestreo de campo. A los hermanos Pech por facilitarnos las cosas en campo.

Dedicatoria

Gris, te dedico este humilde trabajo por todo lo que me has dado, estímulo, valor, pasión y amor. Porque sin ti la vida no sería como es, gracias por estar conmigo y por darme algo más que nos une e identifica como seres realizados, nuestra hija Catalina.

A ti Caty, por enseñarme hacer padre, a ver la vida de una manera diferente, por sensibilizarme y hacerme pensar en lo bonito que es la vida

ÍNDICE

| | | |
|---|-------|----|
| Agradecimientos | | ii |
| Dedicatoria | | v |
| Resumen general | | 1 |
| Abstract | | 3 |
| CAPÍTULO 1: Introducción | | 5 |
| Disponibilidad del recurso | | 7 |
| Complejidad del hábitat | | 9 |
| Diversidad de murciélagos | | 12 |
| Literatura Citada | | 16 |
| Anexo | | 27 |
| CAPÍTULO 2 | | 30 |
| Bat-dispersed fruit in relationship with vegetation complexity and bat abundance in Calakmul, Mexico | | 33 |
| Abstract | | 34 |
| Introduction | | 35 |
| Methods | | 38 |
| Study area and sampling period | | 38 |
| Vegetation and bat sampling | | 39 |
| Fruit density | | 41 |
| Fruiting phenology | | 42 |
| Statistical analysis | | 42 |

| | |
|---|----|
| Plant diversity and habitat complexity | 42 |
| Fruit density and fruit mass estimation | 40 |
| Relationship among vegetation characteristic and bat ensemble | 43 |
| Results | 44 |
| Plant diversity and habitat complexity | 44 |
| Fruit species and fruit density | 45 |
| Fruit mass | 47 |
| Frugivorous bats | 48 |
| Relationship among vegetation characteristics and frugivorous bats abundance | 49 |
| Discussion | 49 |
| Complexity –diversity-productivity hypothesis | 49 |
| Phenological patterns | 51 |
| Complexity, fruit mass, and bats | 53 |
| Future studies | 54 |
| Acknowledgements | 54 |
| References | 55 |
| Figures | 63 |
| Tables | 69 |
| CAPÍTULO 3 | 74 |
| Frugivorous bat distribution in the understory of | 77 |

tropical forests in Southern Campeche Mexico

| | | |
|--|-------|-----|
| Abstract | | 78 |
| Introduction | | 79 |
| Materials and methods | | 80 |
| Study area and period | | 80 |
| Bat sampling | | 82 |
| Sampling vegetation | | 83 |
| Fruit availability | | 84 |
| Statistical analysis | | 85 |
| Results | | 86 |
| Vegetation and habitat complexity | | 86 |
| Fruit biomass | | 87 |
| Bat species richness and abundance | | 88 |
| Vertical understory distribution of bats | | 89 |
| Relationship of bat Assemblage with habitat complexity | | 90 |
| Discussion | | 90 |
| Acknowledgments | | 94 |
| Literature Cited | | 94 |
| Tables | | 103 |
| Figures | | 107 |
| CAPÍTULO 4: Conclusiones generales | | 112 |

| | |
|---|-----|
| Entendiendo la dinámica de los murciélagos frugívoros en Calakmul | 113 |
| La ecolocación | 114 |
| Calidad de los frutos y complementariedad alimentaria | 115 |
| Patrones de actividad estacional y diaria de los murciélagos | 117 |
| La reproducción | 120 |
| Proporción sexual | 123 |
| Conclusión final | 127 |
| Literatura citada | 128 |

Resumen general

El presente trabajo se desarrolló de agosto de 2002 a agosto de 2003 y versa sobre la relación de la disponibilidad de frutos, complejidad y diversidad del hábitat con la diversidad de murciélagos en Campeche, México. Se examinó la estacionalidad y diversidad vertical de frutos quiropterocoros relacionados con la complejidad de la vegetación en ambiente modificado, selva baja y selva mediana para probar que las comunidades vegetales más complejas tienen mayor diversidad de plantas, biomasa y densidad de frutos dispersados por murciélagos, y mayor número de murciélagos frugívoros que los ambientes menos complejos. Se estudió la distribución de los murciélagos frugívoros en el sotobosque en tres hábitats para probar que las comunidades más complejas albergan mayor diversidad y abundancia de murciélagos frugívoros que los ambientes menos complejos, y que la abundancia de los murciélagos frugívoros está correlacionada positivamente con la disponibilidad vertical y horizontal de los frutos.

La densidad de frutos fue estimada directamente y por extrapolación a <3 m, 3–6.5 m y >6.5 m de altura. Para determinar las especies quiropterocoras se colectaron excretas de los murciélagos capturados en redes de nylon. Se encontró que las comunidades vegetales variaron en diversidad florística (de 2.83 a 3.34) y complejidad (de 1.86 a 205.98, de un valor máximo de 405 del índice de Holdridge). También se encontraron diferencias significativas en la diversidad de frutos entre hábitat, niveles verticales y temporadas. Se registraron 10 especies quiropterocoras con un patrón corto de fructificación, ocho tuvieron un patrón largo y dos fueron multimodales. Se registró el primer pico de fructificación en la estación seca en la selva mediana y el segundo durante la estación de lluvias en la selva baja y ambiente modificado. Se registró la mayor densidad de frutos en el dosel que el sotobosque. El patrón asincrónico es apoyada por la variabilidad espacio temporal de la

producción de frutos. Las especies de *Ficus* spp., *Coccoloba acapulcensis* y *Piper* spp. tuvieron densidades $>40,000$ frutos ha^{-1} ; mientras que *Coccoloba reflexiflora*, *Maclura tinctoria*, *Spondias mombin* y *Vitex gaumeri*, produjeron de 10,000 a 40,000 frutos ha^{-1} . Otras 13 especies tuvieron $<10,000$ frutos ha^{-1} . Nuestros resultados mostraron que los ambientes boscosos son más complejos y albergan más especies quiropterocoras que los ambientes modificados. No se encontró relación entre la complejidad del hábitat con la abundancia de murciélagos, ni con la densidad y biomasa de frutos; pero si se encontró una relación positiva entre la biomasa de frutos y la abundancia de murciélagos lo que sugiere que la producción de frutos influye en el movimiento espacio temporal de los murciélagos.

Se invirtió un esfuerzo de captura de 116,532 ($\pm 10,369.68$ SD) metros red horas, con los cuales se capturaron 729 murciélagos pertenecientes a ocho especies de filostómidos frugívoros. Nuestros resultados mostraron que el área modificada es menos compleja (1.86), pero más diversa en murciélagos ($H'=1.92$). Se encontró que el nivel inferior del sotobosque fue más diverso en murciélagos ($H'=1.81$) que los niveles medio ($H'=1.55$) y superior ($H'=1.53$). Por el contrario, la mayor disponibilidad de la biomasa de frutos estuvo por arriba de los 6.5 m de altura (679.89 kg/ha). Se encontraron coincidencias entre la mayor diversidad de murciélagos y el pico de fructificación durante la estación lluviosa en ambiente modificado y estación seca en selva mediana. No se sustenta la predicción, pareciera que el alimento influye en la distribución horizontal de los murciélagos mientras que otros factores lo hacen dentro del sotobosque.

Abstract

The present work treats on bat diversity, habitat diversity and complexity, and fruit availability in Campeche, Mexico. Field work was carried on from August 2002 to August 2003. Chiropterochorous fruit vertical diversity and seasonality was evaluated in relation with plant complexity in tropical semideciduous forest, tropical subhumid forest and modified open areas to test for a higher plant diversity, higher bat-dispersed fruit density and biomass, and higher frugivorous bat abundances in complex plant communities than less complex environments. Understory distribution of frugivorous bats in three different habitats was studied to test for higher frugivorous bat diversity and abundance in complex communities than in less complex environments. Frugivorous bat abundance was tested for a positive correlation with vertical and horizontal fruit availability.

Fruit density was estimated and extrapolated to three height categories (<3 m; 3-6.5 m and >6.5 m). Chiropterochorous bat species were determined by feces obtained by bat collection. Plant diversity (2.83 to 3.34, Shannon index), and complexity (1.86 to 205.98, Holdridge index) varied among plant communities. Significant differences in fruit diversity were found for habitats, vertical levels and seasons. Ten chiropterochorous plant species with short fructification patterns were registered, eight more with a long fructification pattern and two more as multimodal. First fructification peak was registered in dry season for tropical subhumid forest, and a second one in rainy season for tropical semideciduous forest and modified open areas. Higher fruit density for canopy than for understory was registered. An asynchronic pattern is supported by spatio temporal variability in fruit production. Some species, such as *Ficus* spp., *Coccoloba acapulcensis* and *Piper* spp., presented densities of >40,000 fruits per ha⁻¹; while *Coccoloba*

reflexiflora, *Maclura tinctoria*, *Spondias mombin* and *Vitex gaumeri*, produced from 10,000 to 40,000 fruits per ha⁻¹; and 13 other species with a production of <10,000 fruits per ha⁻¹. Results showed more chiropterochorus plants species and higher complexity for forest environments than for modified open areas. No relation of habitat complexity with bat abundance, nor with fruit density or fruit biomass where found; even though a positive relation among fruit biomass with bat abundance; which suggest that spatio temporal bat movements is influenced by fruit production.

Seven hundred and twenty nine individuals of eight phyllostomid frugivorous bat species were collected with a sampling effort investment of 116,532 ($\pm 10,369.68$ SD) meters net hours. Modified open areas showed less complexity (1.86 Holdridge index), but higher bat diversity ($H' = 1.92$). Bats in the lower understory level were more diverse ($H' = 1.81$) than middle ($H' = 1.55$), and upper ($H' = 1.53$) levels, whereas, a higher availability in fruit biomass was over 6.5 m height (679.89 kg/ha). Highest bat diversity and fructification peaks were coincident in rainy season for modified open areas and in dry season for tropical subhumid forest. Prediction was not supported by data, seems that food resource influences horizontal bat distribution, while some other factors do it for the understory.

CAPÍTULO 1:
INTRODUCCIÓN

Los pequeños mamíferos son un componente integral e importante de las comunidades que contribuyen significativamente al flujo de energía, al ciclo de nutrientes y juegan papeles importantes en los bosques, actuando como polinizadores, reguladores de poblaciones de organismos pequeños (insectos y vertebrados); así como depredadores y dispersores de semillas (Heithaus et al. 1975, Fleming 1975,1993; Findley 1993).

Diversas presiones antrópicas, principalmente el cambio de uso de suelo para la agricultura y la ganadería, están impactando los bosques tropicales (Turner et al. 2001, Roy Chowdhury 2006), afectando a la biodiversidad asociada a ellos (e.g., los mamíferos pequeños) al modificar la estructura de la población y la dinámica de la comunidad (Schulze et al. 2004, Roy Chowdhury 2006).

Asimismo, el grado de perturbación del hábitat es un factor crítico en determinar la diversidad de especies de los bosques tropicales. Por ejemplo, Connell (1978) encontró mayor número de especies en bosques donde la perturbación fue intermedia en frecuencia e intensidad y menor número de especies no sólo en sitios recientemente perturbados, sino también en comunidades estables. Estas diferencias entre la riqueza de especies en zonas perturbadas y no perturbadas, pueden estar asociadas al grado de complejidad del hábitat, independientemente de estar en áreas intactas o no. En todos los casos, esas actividades traen como consecuencia la reducción de la cubierta vegetal, la formación de paisajes heterogéneos y fragmentados con diferentes grados de perturbación y complejidad. Estos cambios conllevan a que las comunidades animales originales realicen ajustes cambios de los tamaños de ámbito hogareño, cambios en los hábitos alimentarios y cambios conductuales.

Es importante mencionar que la disponibilidad del recurso y la complejidad del hábitat son algunos de los factores que interactúan para determinar la dinámica de comunidades de murciélagos. Sin embargo, las definiciones de estos conceptos pueden tener diferentes interpretaciones, por lo que a continuación se revisa cada una de ellas.

DISPONIBILIDAD DEL RECURSO

El recurso puede ser definido como una condición ambiental, ser vivo, sustancia u objeto requerido por un organismo para su mantenimiento, crecimiento y reproducción. Como ejemplos del recurso podemos mencionar al alimento (caracterizado por tipo y tamaño) y el espacio (en términos Euclidianos como la altura de la vegetación y caracteres fisicoquímicos como el clima, tipo de sustrato, entre otros). A su vez, la disponibilidad se refiera a la presencia del recurso, el cual puede ser limitado (es relativamente escaso), renovable (se forma continuamente y no es agotado por el consumidor) o no renovable (esta presente en cantidades fijas, como el espacio, y puede ser utilizado completamente por el consumidor; Ricklefs & Millar 2000).

En términos de cantidad, el recurso alimentario refleja un gradiente de disponibilidad y de sobreposición. Hurlbert (1978) define al solapamiento de especies como la frecuencia de encuentro entre dos especies que puede ser alta o baja dependiendo del uso y abundancia del recurso que utiliza cada una de ellas. Además, el solapamiento indica la intensidad de competencia interespecífica en la comunidad por el uso de un recurso limitado, generando exclusión o especialización.

Las especies divergen cuando están sujetas a diferentes presiones ambientales con desiguales regímenes selectivos. La diferenciación ecológica incrementa la probabilidad

que las especies sobrepongan su distribución geográfica y compitan por un mismo recurso. De un par de especies con los mismos requerimientos alimentarios, una es excluida o eliminada por principio conocido como exclusión competitiva (Hutchinson 1978, Pianka 1978). Como un corolario biogeográfico sobre la exclusión competitiva, las especies con nichos similares no sobreponen sus áreas de distribución geográfica, de hacerlo difieren sustancialmente en el uso de sus recursos (Brown & Lomolino 1998).

La disponibilidad espacio-temporal del recurso alimentario es otro aspecto importante que rige a las comunidades. Se ha reconocido que los animales, como las aves y los murciélagos, se mueven en respuesta a la variación temporal de la disponibilidad del alimento. Además, si el recurso es escaso temporalmente, los quirópteros pueden cambiar su régimen alimentario, de frugívoros a nectarívoros o insectívoros (Heithaus et al. 1975) y de polinívoros e insectívoros a frugívoros (Tschapka 2004). Por ejemplo, la abundancia y diversidad de frutos, flores, polen e insectos en Centro América presentan una marcada fluctuación estacional (Smythe 1970, Frankie et al. 1974, Morrison 1978, Bonaccorso 1979, Graham 1987) y se refleja en el incremento de la abundancia y del número de especies de murciélagos en un sitio (Thorington et al. 1990, Valiente-Banuet et al. 1996).

En el caso de los murciélagos insectívoros, se ha sugerido una preferencia por un tipo de insecto para alimentarse, pero también pueden variar sus dietas dependiendo de la estación y de la disponibilidad de insectos (Fenton 1982). Por ejemplo, en un bosque deciduo en Rhodesia (África) se encontró que cuando hubo mayor abundancia de insectos en la estación húmeda, los murciélagos insectívoros se repartieron el alimento (escarabajos y mariposas nocturnas). Por el contrario, en la estación seca fría se halló escasez de alimento y los murciélagos se alimentaron de cualquier insecto disponible (Fenton et al.

1977, Fenton & Thomas 1980, Fenton 1982). En otra localidad, con diferentes tipos de bosques templados en los Estados Unidos, Black (1974) encontró resultados similares para la estación húmeda.

Por otro lado, Fleming et al. (1987) señalaron que la distribución y abundancia de frutos es un factor importante en determinar el tamaño y la complejidad de una comunidad de frugívoros. Por ejemplo, hay un incremento de especies frugívoras en sitios donde hay una mayor diversidad de plantas que producen frutos dispersados por vertebrados frugívoros (Willig et al. 2003). Goodman et al. (1997) mencionan que sitios ubicados a igual latitud pueden diferir en la riqueza de murciélagos frugívoros, si ellos difieren en la producción de frutos, es decir, sitios con baja producción de frutos soportan un menor número de especies.

Schulze et al. (2000) estudiaron una comunidad de murciélagos frugívoros en El Petén (Guatemala) encontrando que la abundancia de murciélagos frugívoros disminuye de bosques conservado a bosques modificados (fragmentados); asimismo sugieren la relación de mayor predominio de murciélagos de tamaño pequeño con la mayor disponibilidad de frutos pequeños a medianos. Lo anterior sugiere que las comunidades animales ajustan sus actividades en respuesta a la disponibilidad del alimento.

COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT

La complejidad del hábitat y el cómo medirla ha sido de interés para diversos autores. Los diferentes tipos de vegetación presentan variación en su estructura arquitectónica, morfológica y fisiológica, dando como resultado diferentes grados de complejidad (Monsi et al. 1973). El término complejidad recibe diferentes acepciones, pero todas están referidas

al número, composición y arreglo de las partes de la vegetación (Donoghue y Sanderson 1994). A continuación se describen algunas aproximaciones a este concepto:

- 1) El número de estratos de la vegetación o la diversidad de la altura del follaje (MacArthur y MacArthur 1961); adicionalmente August (1983) se refiere a la complejidad del hábitat como la variación vertical de la vegetación que presenta diversos estratos con follaje denso, mientras que un hábitat simple está representado por pocos estratos de la vegetación con menos follaje.
- 2) La complejidad de acuerdo a Holdridge incluye parámetros forestales y ecológicos como el número de especies, la densidad (número de individuos/unidad de área), el área basal (sección cruzada del tallo de un árbol medida a la altura del pecho del observador, expresada en m²/ha) y la altura (el promedio de los árboles más altos, referida en m) para obtener una expresión cuantitativa de la fisonomía de la vegetación arbórea (Holdridge et al. 1971). Para el propósito de este estudio seguimos a Holdridge por ser el concepto más incluyente.

Las hipótesis de interés de los autores que han trabajado con el concepto de complejidad, fueron probar que la diversidad de especies se incrementa con el aumento de la complejidad del hábitat. De esta manera, se puede pensar que potencialmente en ambientes complejos existe un mayor número de recursos que en ambientes estructuralmente simples (Klopfer & MacArthur 1960, August 1983). Este tema se ha tratado en los desiertos de Norte América, las selvas de América y el matorral de tierras bajas en Australia (MacArthur & MacArthur 1961, Holdridge et al. 1971, Murdoch et al. 1972, Wilson 1974, Terborgh 1977, Braithwaite et al. 1978, August 1983, Graham 1983, Medellín et al. 2000).

La riqueza de especies en muchos taxa está positivamente correlacionada con los hábitats estructuralmente complejos. Los hábitats estructuralmente simples generalmente presentan pocas especies que aquellos estructuralmente complejos. En muchos ambientes terrestres, las plantas proveen el mayor componente de la estructura física dentro del cual las actividades de todos los organismos son realizadas. Estructuralmente las comunidades complejas tienen la mayor variedad de microclimas, la mayor variedad de recursos, el mayor número de formas para explotar esos recursos, y más lugares en el cual encuentran refugios para protegerse de los depredadores y del ambiente físico (August 1983, Orians 1997).

La heterogeneidad del paisaje presenta variación horizontal en la fisonomía del hábitat. Un pequeño parche de bosque tropical puede ser extremadamente complejo pero muy homogéneo, mientras que en una sabana puede ser menos compleja pero altamente diferente. Ambas situaciones incrementan la complejidad y heterogeneidad que hipotéticamente proveen más nichos por unidad de espacio (MacArthur et al. 1962). Estos nichos potenciales están distribuidos verticalmente en hábitats complejos, pero también lo está horizontal y verticalmente en un mosaico de hábitats (August 1983). Adicionalmente, la altura de las plantas es un factor determinante en la competencia por la disponibilidad de la luz; las plantas que dominan el incremento de la productividad del hábitat tienden a ser más altas, más voluminosas (cubren más área para suministrarse recurso) y menos abundantes. Estos cambios en el tamaño de la planta influyen en la heterogeneidad espacial de un hábitat, lo cual permite un incremento en la diversidad animal (Givnish 1982, Rosenzweig & Abramsky 1993).

Terborgh (1977) mencionó que la combinación del componente vertical (altura variable del follaje) y horizontal (tipos de vegetación) produce una medida global de la complejidad del hábitat. Esta variable es uno de los factores que determina la estructura y la distribución espacio-temporal de una especie o grupos de especies (Bonaccorso 1979, Anthony et al. 1981).

En diferentes grupos de animales, como en las aves (MacArthur & MacArthur 1961, Wilson 1974) y los insectos (Murdoch et al. 1972), se ha demostrado una asociación positiva entre la diversidad de especies y la diversidad de altura del estrato arbóreo. Sin embargo, cuando se mide parcialmente esta asociación en fragmentos de vegetación, se demuestra una débil relación (Murdoch et al. 1972).

Graham (1983) consideró a la variación en la altura del follaje como una medida de la complejidad del hábitat vertical y demostró una reducción continua de la diversidad de la altura del follaje a lo largo de un gradiente altitudinal. Esta reducción en la altura de la vegetación (estratos) se asocia positivamente con la riqueza de especies de murciélagos. Por otra parte, Medellín et al. (2000) demostraron una correlación positiva entre la estructura y la diversidad de la vegetación y la riqueza de especies, el número de especies raras y el índice de diversidad de murciélagos.

DIVERSIDAD DE MURCIÉLAGOS

En este apartado es importante definir dos conceptos muy relacionados (riqueza de especies y diversidad), que en ocasiones son usados como sinónimos. La riqueza de especies se considera como el número de especies en un determinado lugar, mientras que la diversidad

es la medida de la complejidad estructural de una comunidad basada en la riqueza de especies y sus abundancias relativas (el número de individuos en cada especie; Magurran 1988, Krebs 1999).

Se estima que la riqueza de especies de murciélagos en el mundo es aproximadamente de 1116 (Simmons 2005), de las cuales aproximadamente 140 viven en México (Medellín et al. 1997, Ceballos et al. 2002). De acuerdo con Arita (1993), la mayor parte de estas especies están albergadas en los estados de Oaxaca, Chiapas, Veracruz y Jalisco (cada uno con más de 70 especies). Arita (1993) ubicó a Campeche entre los 10 estados del país con menor riqueza de murciélagos. Sin embargo, después del 1995 el conocimiento de la riqueza de especies del Estado aumentó aproximadamente al doble (de 29 a 47), colocándose entre los 10 primeros estados del país con mayor número de especies de murciélagos. Del total de esas especies, en la zona de Calakmul se han registrado 45, lo cual representan el 86% de lo reportado para el Estado (Ramírez-Pulido et al. 1983, Sánchez & Romero 1995, Evelyn 1996, Sosa et al. 1999, Hernández-Huerta et al. 2000, Escalona-Segura et al. 2002, García-Escalona 2003, Vargas-Contreras et al. 2004, 2005; ver anexo).

La quiropterofauna de la zona de Calakmul esta integrada por tres especies de embalonúridos, cuatro especies de mormópidos, 24 especies de filostómidos, una especie de natálido, nueve especies de vespertiliónidos y cuatro especies de molósidos. Considerando los registros potenciales sugeridos en Medellín et al. (1997), se espera que el listado quiropterológico se incremente de 45 a 56; es decir, falta por registrar cuatro especies de embalonúridos, una especie de noctiliónido, dos especies de filostómidos, una especie de vespertiliónido y cuatro especies de molósidos.

Otro aspecto de la diversidad de murciélagos, es considerar la amplia gama de recursos alimentarios que utilizan; caracterizándose en frugívoros, folívoros, nectarívoros, carnívoros, insectívoros, omnívoros y hematófagos (Wilson 1973, Smith 1976, Gardner 1977, Wetterer et al. 2000, Van Cakenberghe et al. 2002). En este sentido, en la zona de Calakmul se encuentran representados todos los gremios tróficos, siendo los insectívoros los más ricos con 26 especies, seguido por los frugívoros (14), carnívoros (3), hematófagos (2), omnívoros (2) y nectarívoros (1, ver anexo).

De acuerdo a la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT 2002), aproximadamente el 31% de la quiropterofauna de Calakmul se encuentra bajo un estatus de protección. Las especies que conforman este porcentaje pertenecen a las familias Emballonuridae (con *Peropteryx kappleri* en protección especial), Phyllostomidae [con ocho especies en la categoría amenazada, una especie en protección especial (*Artibeus watsoni*) y una especie en peligro (*Vampyrum spectrum*),] y Vespertilionidae (con *Rhogeessa parvula* como endémica; ver anexo).

El estudio de la ecología de comunidades de murciélagos en México ha sido realizado por Estrada et al. (1993a, b), Medellín (1993, 1994), Íñiguez (1993), Arita & Vargas (1995), Arita (1996), Chávez & Ceballos (2001), Stoner (2005) y Montiel *et al.* 2006, entre otros; pero pocos han analizado la relación entre la complejidad del hábitat (número de especies, densidad, cobertura vegetal, estratos y tipo de vegetación) y su diversidad quiropterofaunística (Medellín et al. 2000, Moreno & Halffter 2000). En particular, el factor de estratificación vertical de los murciélagos es importante dada las evidencias que el dosel alberga entre el 60 y 70 % de la diversidad mastofaunística en las

selvas de América (Eisenberg & Thorington 1973, Terborgh 1986). Así, es importante analizar como están organizadas las comunidades animales verticalmente.

Se sabe que las especies que coexisten en un área están distribuidas en espacio y tiempo para disminuir o evitar la competencia por los recursos. Por ejemplo, las aves de un bosque decíduo en Perú (Pearson 1971), las aves de matorral y praderas de Texas e Illinois en Estados Unidos (Roth 1976) y las aves de una selva lluviosa de Nueva Guinea (Bell 1982) forman grupos que se distribuyen verticalmente en los bosques, desde el suelo hasta el dosel. Similarmente, los murciélagos usan diferentes estratos de los bosques (Handley 1967, Bonaccorso 1979, Cosson 1995, Francis 1989, 1990; Gaskell 1984, Ingle 1993, Zubaid 1994, Ascorra et al. 1996, Kalko et al. 1996, Simmons y Voss 1998, Bernard 2001). Por hacer mención, *Carollia castanea* obtiene más alimentos al ras de suelo que en el sotobosque y dosel, caso contrario lo presenta *C. perspicillata* (Fleming 1991). Sin embargo, hay una aparente contraposición en los resultados de que estrato de la vegetación es más rico. Por ejemplo, Handley (1967) y Bernard (2001) encontraron mayor abundancia y riqueza de especies de murciélagos en el dosel que a ras de suelo; mientras que Simmons y Voss (1998) reportan lo contrario.

Por lo anterior, el presente trabajo versa sobre la relación de la disponibilidad de frutos, complejidad y diversidad del hábitat con la diversidad de murciélagos en Campeche, México. Adicional a esta introducción (capítulo 1), se examinó la relación de los frutos quiropterocoros con la complejidad de la vegetación y la abundancia de murciélagos frugívoros (capítulo 2) y se estudió la distribución de los murciélagos frugívoros en el sotobosque (capítulo 3). Por último, se exponen conclusiones generales sobre el ensamble de murciélagos en Calakmul, Campeche (capítulo 4).

CAPÍTULO 4:
CONCLUSIONES GENERALES

ENTENDIENDO LA DINÁMICA DE LOS MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS EN CALAKMUL

En el capítulo dos se examinó la relación de la diversidad de frutos quiropterocoros y su variación estacional con la complejidad del hábitat para probar la hipótesis que las comunidades de plantas más complejas presentan mayor disponibilidad del recurso fruto que las más simples. Esperábamos que los ambientes más complejos alberguen mayor diversidad de plantas (hierbas, arbustos y árboles), mayor biomasa y densidad de frutos dispersados por murciélagos que los menos complejos. Nuestros datos apoyan el patrón asincrónico al encontrar que las especies quiropterocoras presentan diferentes patrones de producción de frutos tanto espacial como temporalmente. Si bien existen dos picos de fructificación en la región, estos reflejan la superproducción de frutos de pocos individuos en períodos breves. Se demostró que las áreas boscosas son más complejas y albergan más especies quiropterocoras que los ambientes modificados. Sin embargo, no se encontró relación entre la densidad y biomasa de frutos con la complejidad del hábitat, pero si una relación directa entre la biomasa de frutos y la abundancia de murciélagos frugívoros.

En tanto que en el capítulo tres se estudió la distribución de los murciélagos frugívoros en el sotobosque evaluando dos hipótesis: 1) los ambientes más complejos albergan mayor diversidad de murciélagos que los ambientes menos complejos y 2) la disponibilidad del recurso alimento está correlacionada con la abundancia vertical de los murciélagos. Sin embargo, no existen suficientes evidencias que apoyen ambas hipótesis. Además, se registró que los murciélagos siguen la fenología de las plantas dado que muchos de ellos fueron encontrados durante los picos de fructificación en cada hábitat (en lluvias en áreas modificadas y secas en las selvas medianas).

El rechazo de las últimas hipótesis nos lleva a enlistar algunos factores que podrían ayudar a entender la dinámica del ensamble de murciélagos y cómo éstos aportan elementos para explicar su diversidad y distribución. Entre estos factores se encuentran la ecolocalización, las sustancias odoríferas de los frutos, la calidad de los frutos, patrones de actividad de los murciélagos, la reproducción y la proporción de sexos.

LA ECOLOCACIÓN, LAS SUSTANCIAS ODORÍFERAS DE LOS FRUTOS Y LA DETECCIÓN DE FRUTOS

Los murciélagos estenodermatinos son los murciélagos frugívoros representativos de las regiones tropicales y subtropicales del Nuevo Mundo (Koopman 1993, Novack 1997, Kalko 1998), los cuales tienen bien desarrollados la visión y el olfato (Wimsatt 1970, Hill & Smith 1984), emiten sonidos cortos, multiarmónicos y de señales moduladas de alta frecuencia (Belwood 1988). Los sonidos ayudan a los murciélagos a conocer el tamaño, forma y textura de los frutos, así como evitar obstáculos que se localizan entre él y el objeto, como lo es el follaje que cubre los frutos (Simmons & Stein 1980, Kalko 1998, Schnitzler & Kalko 2001). La ecolocalización puede operar en lapsos cortos, como es el caso de los estenodermatinos, porque las señales de alta frecuencia son atenuadas por el aire (Griffin et al. 1958, Fenton 1970, 1988; Fenton et al. 1977).

Por otro lado, algunos microquirópteros usan señales químicas para detectar, localizar y clasificar el recurso alimento (Bloss 1999). Las flores polinizadas y los frutos dispersados por murciélagos se caracterizan por producir olores fuertes y desagradables (van der Pijl 1957, Suthers 1970, Kalko & Condon 1998). El estudio de las características químicas (con el trampeo y análisis de la composición del aire o espectroscopia de masa) de la esencia de las flores y de los frutos, ayudan a comprender la ecología alimentaria de

los murciélagos (Knudsen & Tollsten 1995, Bestmann et al. 1997, Bloss 1999).

Ciertos murciélagos frugívoros (familia Phyllostomidae) localizan su alimento en una primera etapa mediante el olfato, como sucede con miembros del género *Carollia*. En una segunda fase, una vez localizado el área donde se encuentran árboles con flores y frutos, los murciélagos usan la ecolocalización para detectar los frutos maduros (Kalko 1998). Así, uno esperaría que en el área de estudio, donde encontramos 14 especies frugívoras, éstas utilicen ambas tácticas de detección de los frutos dependiendo de la complejidad del ambiente.

CALIDAD DE LOS FRUTOS Y COMPLEMENTARIEDAD ALIMENTARIA

La evolución química de flores y frutos, incluyendo calidad de los frutos y del néctar, probablemente es el resultado de la interacción de varios factores, incluyendo la frugivoría y la nectarivoría (Herrera-Montalvo 1999). Esta calidad viene dada por la variación en cantidades relativas de azúcares encontrados en su pulpa y néctar que rigen la preferencia de un tipo de agente dispersor y polinizador (Baker & Baker 1983). Es decir, la dominancia de ciertos azúcares en el néctar o frutos que el agente prefiere, actúa como una fuerza selectiva que mantiene la composición de azúcar en la planta (Martínez del Río et al. 1992). Por ejemplo, las plantas que interactúan con los murciélagos del Nuevo Mundo tienen un patrón consistente en la composición del néctar y de los frutos, con bajas cantidades de sacarosa y alta cantidad de glucosa y fructosa (Baker & Baker 1983, Scogin 1985). Sin embargo, este patrón no se repitió para tres especies de murciélagos frugívoros que prefirieron sacarosa en un estudio experimental (Herrera-Montalvo 1999).

Por otra parte, Schaefer et al. (2002) investigaron la estratificación de la cantidad y calidad de la producción de frutos en diferentes estratos de un bosque tropical al sur de Venezuela. Ellos encontraron que los frutos no estuvieron distribuidos uniformemente en los diferentes estratos del bosque (fueron escasos entre 4 y 12 m de altura y más abundantes arriba de los 16 m). Sin embargo, el valor calórico total alcanzó su nivel máximo entre 12 y 16 m de altura, a pesar de la escasez de frutos presentes en el estrato medio. Adicionalmente, documentaron que la calidad del fruto puede variar a través del tiempo.

Además de azúcares, hay un suplemento alimentario en la dieta de los murciélagos frugívoros al ingerir proteínas y minerales de origen animal (insectos) o vegetal (polen y hojas), dado que los frutos poseen bajas cantidades de éstos (Gardner 1977, Thomas 1984, Herrera 1987, Barclay 1994, Kunz & Díaz 1995, Herrera-Montalvo et al. 2001, Nelson et al. 2005). Estos suplementos son importantes para la reproducción de los murciélagos. Por ejemplo, el calcio es el componente más importante de los huesos, la madre durante la gestación y crianza suministra al joven murciélago el calcio hasta que se vale por sí solo y toman este calcio de insectos (Barclay 1994, Racey & Entwistle 2000, Nelson et al. 2005).

Las concentraciones de sacarosa en frutos quiropterocoros reportadas en la literatura van de 0% en una especie de la familia Araceae hasta 21% en una especie de la familia Sapotaceae (Baker et al. 1998). En este estudio se obtuvieron algunos valores de concentración de azúcar de algunos frutos que variaron entre el 9.65 % (*Spondias mombin*) hasta 30.82% (*Bursera graveolans*), cuyos intervalos presentan una tendencia similar. Adicionalmente, se encontraron algunas especies de frugívoros alimentándose de materia vegetal (*Artibeus jamaicensis* y *Carollia sowelli*). Por lo anterior, este tema deberá ser tratado con profundidad para comprender la variabilidad de los hábitos alimentarios y sus

efectos en la evolución de las plantas en el sur de la Península de Yucatán. Complementariamente, el análisis espacio temporal de la disponibilidad y calidad del alimento debe incluir, adicional a los frutos, al néctar, a los insectos y vertebrados pequeños que son consumidos por los murciélagos y como están distribuidos espacio temporalmente.

PATRONES DE ACTIVIDAD ESTACIONAL Y DIARIA DE LOS MURCIÉLAGOS

Se ha reportado que las especies de murciélagos que coexisten se distribuyen espacio-temporalmente para disminuir la competencia por un recurso (McNab 1971, Caire et al. 1988, Fleming 1991, Agosta et al. 2005). Por ejemplo, Caire et al. (1988) cita que la separación regional de los sexos de murciélagos insectívoros podría permitir, por un lado, un mayor forrajeo cuando las hembras están amamantando a finales del verano y, por otro lado, mayor apareamiento poco después del destete de las crías a finales del verano.

Por su parte, Agosta et al. (2005) comentan sobre el uso diferencial del refugio, ya que las hembras llegaron más tarde que los machos o cambian de refugio. En tanto que para los murciélagos frugívoros, Stoner (2001) encontró mayor presencia de hembras en la estación seca y mayor presencia de machos al inicio de la estación de lluvias, sugiriendo forrajeo y movimiento temporal en un sitio por parte de esos quirópteros.

Los murciélagos presentan diferentes picos de mayor actividad diaria. Por ejemplo, los quirópteros insectívoros sincronizan sus períodos de actividad con la actividad de los insectos nocturnos presentando así un patrón bimodal, donde el primer período se registra en el crepúsculo y el segundo ocurre antes del alba (Erkert 1982). En tanto que los murciélagos frugívoros aparentemente son activos toda la noche y los hematófagos lo son cuando los vertebrados diurnos están inactivos o dormidos (Brown 1968).

Tabla 1. Abundancias de 20 especies de murciélagos por sexos, condición reproductiva e intervalos de actividad. Los murciélagos fueron capturados con redes de niebla a diferentes alturas en Calakmul, Campeche. El muestreo se desarrolló en condiciones de fase de luna nueva y no lluvia intensa de agosto del 2002 a agosto del 2003. Abreviaturas: A = actividad antes de la media noche y D = actividad después de la media noche.

| | Hembras | | | | | | | | | | | | | | | Machos | | | | | | | | | | | | | | | TOT AL |
|-----------------------------------|-----------|----|----------------|----|------------|----|-----------|----|----------------|---|------------|---|----------|----|----------------|--------|------------|----|------------------------|----|----------------|----|------------|----|-----------------------|----|----------------|----|------------|----|-----------|
| | Inactivas | | | | | | Lactantes | | | | | | Preñadas | | | | | | Testículos abdominales | | | | | | Testículos escrotados | | | | | | |
| | < 3 m | | 3.1 a 6.4 m | | > 6.5 m | | < 3 m | | 3.1 a 6.4 m | | > 6.5 m | | < 3 m | | 3.1 a 6.4 m | | > 6.5 m | | < 3 m | | 3.1 a 6.4 m | | > 6.5 m | | < 3 m | | 3.1 a 6.4 m | | > 6.5 m | | |
| | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | |
| <i>Artibeus lituratus</i> | 11 | 17 | 16 | 22 | 12 | 12 | 1 | 6 | 7 | 3 | 4 | 7 | 5 | 7 | 4 | 5 | 3 | 7 | 11 | 11 | 118 | 13 | 8 | 5 | 14 | 14 | 118 | 21 | 7 | 13 | 302 |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | 6 | 12 | 21 | 13 | 6 | 10 | | 3 | 1 | | | 2 | 2 | 2 | 4 | 2 | 1 | | 13 | 11 | 13 | 5 | 6 | 6 | 15 | 7 | 10 | 11 | 4 | 5 | 191 |
| <i>Artibeus phaeotis</i> | 7 | 5 | 8 | 6 | 2 | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | 1 | 2 | | 2 | | 2 | 5 | 5 | 7 | 5 | 2 | 2 | 4 | 2 | | 2 | | 1 | 78 |
| <i>Sturnira lilium</i> | 9 | 3 | 2 | 3 | | 2 | | | | | | | 4 | 3 | | | | 1 | 3 | 4 | 6 | 1 | 1 | | 3 | 4 | 1 | 2 | | 2 | 54 |
| <i>Centurio senex</i> | 3 | 6 | | 2 | 3 | 5 | | | | 1 | | | | | 3 | | 1 | | 1 | 3 | | | 2 | | | 8 | 2 | 2 | 1 | 4 | 47 |
| <i>Carollia sowelli</i> | 9 | | 1 | 1 | | | | | | | | | 2 | 1 | | | | | 4 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | | 1 | 30 |
| <i>Glossophaga soricina</i> | 3 | 9 | 3 | | 1 | | | | | | | | 1 | | | 1 | | | 2 | 4 | | | | 2 | | 1 | | | | | 27 |
| <i>Carollia perspicillata</i> | 1 | 2 | 2 | | | | 1 | | | | | | | 1 | | | | | 1 | 1 | | | | | 1 | 4 | | 2 | | 1 | 17 |
| <i>Pteronotus parnellii</i> | 4 | | 1 | | | | | | | | | | 2 | 1 | | 1 | | | 1 | 2 | | 1 | | | | | | | | | 13 |
| <i>Nyctinomops laticaudatus</i> | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | 1 | | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | 6 |
| <i>Chiroderma villosum</i> | | | 1 | | | 1 | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | 2 | | | | 5 |
| <i>Pteronotus personatus</i> | | | | | | | 1 | | | | | | | 1 | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | 3 |
| <i>Vampyrum spectrum</i> | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Desmodus rotundus</i> | | 1 | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Diphylla ecaudata</i> | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Molossus rufus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 1 | | 2 |
| <i>Lampronyciteris brachyotis</i> | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Mormoops megalophylla</i> | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Myotis keaysi</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Pteronotus davyi</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| TOTAL | 56 | 56 | 55 | 48 | 25 | 35 | 3 | 11 | 10 | 4 | 4 | 9 | 18 | 18 | 11 | 11 | 5 | 10 | 45 | 43 | 49 | 28 | 21 | 16 | 38 | 41 | 33 | 42 | 13 | 27 | 785 |

En el presente trabajo se encontró que de las 549 horas y 53 noches muestreadas los murciélagos son más activos de las 20:00 a las 03:00 h. Dentro de este período se registró mayor riqueza de murciélagos de las 22:00 a 23:00 h (14 especies de 98 murciélagos), mientras que la mayor abundancia lo fue de la 01:00 a las 02:00 h (12 especies de 115 individuos). Las especies que dominaron en este lapso son frugívoras como *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *Sturnira lilium*, aunque también se les registró a lo largo de la noche de muestreo. En el resto de las especies, tanto frugívoras, polinívoras, insectívoras, como hematófagas, no se determinaron patrones debido a sus bajas abundancias y presencia irregular durante el muestreo nocturno.

En este estudio se encontró que siete especies de murciélagos estuvieron mejor representados por sexo e intervalos de actividad (antes y después de la media noche, Tabla 1), no encontrándose suficiente evidencia estadística para determinar diferencias significativas entre los sexos con relación a sus periodos de actividades (*A. lituratus* $\chi^2=0.97$, gl = 1, $P= 0.32$; *A. jamaicensis* $\chi^2= 1.29$, gl = 1, $P= 0.25$; *A. phaeotis* $\chi^2= 0.04$ gl = 1, $P= 0.84$; *C. sowelli* $\chi^2= 2.83$, gl = 1, $P= 0.09$; *S. lilium* $\chi^2= 0.00$, gl = 1, $P= 1$; *C. senex* $\chi^2= 1.22$, gl = 1, $P= 0.27$; *G. soricina* $\chi^2= 0.5$, gl = 1, $P= 0.48$; Zar 1984, Statsoft 2000). No obstante, se definieron dos patrones de actividad: 1) Aquellas especies de murciélagos que fueron activas toda la noche como *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *A. phaeotis* y *S. lilium*. 2) Aquellas especies de quirópteros que dividieron su actividad en un intervalo de tiempo. Entre los murciélagos activos antes de la media noche se encontró a *C. sowelli*, mientras que *G. soricina* y *C. senex* lo fueron después de la media noche. Es importante mencionar que el resto de las especies no se establecieron patrones de actividad debido la baja

abundancia registrada a lo largo del muestreo nocturno.

Caire et al. (1988) no encontró diferencias en la distribución vertical de los sexos en *Lasiurus borealis* en Oklahoma. Similarmente, en este estudio no se encontraron diferencias significativas en la distribución vertical de las especies de murciélagos dentro de la vegetación considerando los sexos por intervalos de actividad (estrato inferior $\chi^2 = 0.08$, $gl = 1$, $P = 0.77$; estrato medio $\chi^2 = 0.00$, $gl = 1$, $P = 0.99$; estrato superior $\chi^2 = 0.31$, $gl = 1$, $P = 0.57$; Zar 1984, Statsoft 2000). Sin embargo, para los murciélagos de ambos sexos se encontró que entre los 3 y 6.5 m de altura son más activos antes de la media noche, mientras que entre 6.5 y 9 m los son después de la media noche. En tanto que por debajo de los 3 m los murciélagos son más activos toda noche. Por lo tanto, las tendencias mencionadas en las especies de murciélagos más abundantes sugieren una distribución espacio-temporal diferencial.

LA REPRODUCCIÓN

Los mamíferos presentan variaciones en sus estrategias reproductivas. Estas variaciones pueden ser severas estacionalmente y en ocasiones durante el apareamiento, nacimiento o lactancia (Fleming et al. 1972, Bonaccorso 1979, Racey 1982, Bronson 1989). En las zonas áridas o semiáridas las condiciones ambientales son más impredecibles por la baja precipitación, influyendo en la disponibilidad del recurso alimentario y en los períodos reproductivos. En bosques húmedos montanos y tropicales las condiciones son más predecibles, existe disponibilidad alternante y continua de recursos por lo que la reproducción de los mamíferos es a lo largo del año. Sin embargo, en algunos bosques

tropicales hay otros factores ecológicos, como la competencia y depredación que juegan un papel más importante en la reproducción (Bronson 1989). Así, cuando el recurso alimento escasea temporalmente, los quirópteros responden con diferentes estrategias reproductivas como ser monoestro o poliestro (Fleming et al. 1972, 1986; Heithaus et al. 1975, Bonaccorso 1979, Racey 1988, Medellín 1993). Bonaccorso (1979) y Medellín (1993) encontraron concordancia de evidencia reproductiva de algunas especies de murciélagos durante el período de lluvias. Además, si el alimento no varía estacionalmente, los murciélagos se reproducen asincrónicamente, tal es el caso de *Desmodus rotundus* (Bronson 1989, Medellín 1993, Vargas Contreras 1998).

La relación entre factores abióticos, bióticos y aspectos reproductivos de los murciélagos está sustentada por varios estudios. Por ejemplo, O'Shea y Vaughn (1980) y McWilliam (1982) encontraron una correlación entre la proporción de hembras lactando de quirópteros insectívoros, la lluvia y la disponibilidad del alimento en Kenya. Asimismo, en México (Medellín 1993, Vargas-Contreras 1998) y en Panamá (Bonaccorso 1979) también se encontró concordancia de mayor número de evidencias reproductivas en algunas especies de murciélagos durante el período de lluvias. En particular, Bonaccorso (1979) encontró que los murciélagos frugívoros de dosel y de sotobosque son tipo poliestro estacional con un pico de nacimiento entre el período de transición de secas a lluvias y otro a mediados de la estación húmeda. Sin embargo, Bonaccorso (1979) no aportó mayor información sobre la preferencia de un nivel de altura de la vegetación por parte de los quirópteros cuando se reproducen.

En la comunidad de murciélagos estudiada se registraron 73 hembras preñadas en 12 especies (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis*, *C. sowellii*, *C. perspicillata*, *S. liliium*, *C.*

senex y *G. soricina*), 41 hembras estaban lactando pertenecientes a siete especies (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *C. senex*) y 275 hembras inactivas de 17 especies. Mientras que para los machos se reconocieron 202 con testículos escrotados de 11 especies y 194 con testículos abdominales de 16 especies (Tabla 1).

Se encontraron diferencias significativas estacionalmente considerando la condición reproductiva de los murciélagos ($\chi^2 = 35.83$, $gl = 11$, $P < 0.00018$; Zar 1984, Statsoft 2000), registrándose más hembras preñadas y machos con testículos escrotados en la estación lluviosa (29 y 99, respectivamente) que en secas (16 y 44) y nortes (21 y 27). Por el contrario, más hembras lactando fueron registradas en la estación de secas (24) en comparación a las otras dos estaciones en conjunto (13). En este caso cuatro especies contribuyen con la información, pero sólo una sobresale (*A. lituratus*, Tabla 2). De esta manera, nuestros datos concuerdan con lo expuesto en la literatura sobre la relación entre el período de reproducción y la estación lluviosa.

No se encontraron diferencias significativas en el uso de los niveles de altura en la vegetación por parte de murciélagos con distintas condiciones reproductivas ($\chi^2 = 6.18$, $gl = 8$, $P = 0.63$; SigmaStat 1992). Sin embargo, esta conclusión debe tomarse con cautela ya que el poder estadístico (0.36) está debajo de lo deseado (0.8). Además, la proporción de hembras preñadas encontradas en este estudio reflejan una tendencia a preferir el nivel bajo de la vegetación.

Lo anterior nos lleva a considerar el alto costo energético que invierten los murciélagos cuando se reproducen. Así, hay un incremento del costo energético para el mantenimiento y el vuelo durante la preñez (Racey & Entwistle 2000). También se debe

tener en cuenta el tamaño del neonato, que dependiendo de la especie la masa corporal oscila entre el 20 y 30 % con respecto a la masa corporal de la madre (Kurta & Kunz 1987, Badwaik & Rasweiler 2000). Lo anterior sugiere que estos factores influyen en las hembras preñadas para volar bajo. Así, la posible tendencia de las hembras a utilizar diferencialmente algún nivel de la vegetación de acuerdo a su condición reproductiva debe realizarse con mayor profundidad.

PROPORCIÓN SEXUAL

La propuesta de Fisher sobre la proporción sexual plantea que en la mayoría de las especies la proporción de sexos es igual o cercana a uno ($1♀:1♂$). Es decir, que en cualquier población sexualmente reproductiva, la mitad de los genes proviene de cada sexo (Maynard Smith 1978, Fisher 1999). Sin embargo, la proporción de sexos puede estar marcada por la determinación del sexo por influencia genotípica (heterogamia, por ejemplo en aves y mamíferos) o ambiental (por ejemplo peces, anfibios y reptiles; Pieau et al. 1994), conllevando a una proporción de sexos desigual (Bulmer & Bull 1982).

En muchas aves y mamíferos se ha demostrado una proporción sexual de la población cercana a uno (Mares & Wilson 1971, Clutton-Brock 1986, Clutton-Brock & Iason 1986, Fleming 1988), pero también existen desviaciones hacia un sexo. Por ejemplo, en algunas especies de murciélagos insectívoros se encontró una desviación hacia los machos (Agosta et al. 2005, Caire et al. 1988, Kurta & Matson 1980, Mares & Wilson 1971), mientras que en otras especies, como frugívoras, el sesgo fue hacia las hembras (Kunz & McCracken 1996, Mares & Wilson 1971, McCracken & Wilkinson 2000, Ortega & Arita 1999, Stoner 2001).

Tabla 2. Número de murciélagos con algún rasgo reproductivo registrados estacionalmente en Calakmul, Campeche. Los datos dentro de la celda corresponden a hembras preñadas/hembras lactando/machos con testículos escrotados.

| | Lluviosa | | | | | Norte | | Secas | | | Lluviosa | | |
|-------------------------------|----------|------------|---------|-----------|-----------|-------|---------|--------|-------|-------|----------|-------|--------|
| | 2002 | | | | | 2003 | | | | | | | |
| | Agosto | Septiembre | Octubre | Noviembre | Diciembre | Enero | Febrero | Marzo | Abril | Mayo | Junio | Julio | Agosto |
| <i>Artibeus lituratus</i> | 3/6/12 | 1/2/8 | 1/3/14 | 4/0/11 | 3/0/7 | 0/0/2 | 10/0/7 | 4/10/2 | 1/3/7 | 3/1/8 | 0/0/1 | 1/3/5 | 0/0/3 |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | 2/0/9 | 1/0/5 | 1/0/8 | | 0/0/2 | | 2/0/1 | 2/1/2 | 1/4/8 | 2/1/6 | | 0/0/4 | 0/0/6 |
| <i>Artibeus phaeotis</i> | 2/1/0 | 1/0/0 | 0/0/2 | 1/0/0 | | | 2/0/3 | 1/2/1 | 0/1/1 | 0/0/1 | 0/0/1 | | |
| <i>Sturnira lilium</i> | 4/0/4 | | 1/0/2 | 1/0/2 | | | 1/0/2 | 1/0/1 | | 0/0/1 | | 0/0/1 | |
| <i>Centurio senex</i> | 1/1/9 | | | 1/0/5 | 1/0/1 | | 1/0/1 | | | | | 0/0/1 | |
| <i>Carollia sowelli</i> | | | | 1/0/0 | | | 1/0/1 | | 0/0/2 | 0/0/1 | 1/0/0 | | |
| <i>Glossophaga soricina</i> | 2/0/1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Carollia perspicillata</i> | 0/0/3 | | | 1/0/3 | | | | | 0/1/0 | 0/0/1 | 0/0/1 | | |
| <i>Pteronotus parnellii</i> | | | | | | | | | | 1/0/0 | | 3/0/0 | |
| <i>Chiroderma villosum</i> | | | | | | | | 0/0/1 | | 0/0/1 | | | |
| <i>Desmodus rotundus</i> | | | | | | | | | | | 1/0/0 | | |
| <i>Molossus rufus</i> | 0/0/1 | | | | | | | | | | 0/0/1 | | |
| <i>Pteronotus personatus</i> | | | | | | | | | | | 1/1/0 | | |

En el Orden Chiroptera se han documentado diferentes sistemas de apareamiento. Krebs y Davies (1993) y MacCracken y Wilkinson (2000) citan que muchas especies usan el sistema de apareamiento poligínico (un macho se aparea con varias hembras), mientras que pocas especies usan el sistema de apareamiento poliándrico (una hembra se aparea con varios machos) y un número reducido son monógamos (un macho se aparea solamente con una hembra). Adicionalmente, hay especies que son promiscuas donde la hembra y el macho se aparean varias veces con diferentes individuos.

De las especies capturadas de murciélagos mejor representadas en este estudio (Tabla 1), se encontró que en ninguna especie la proporción de sexos difiere 1:1 (para todos los casos $P \approx 0.99$). Sin embargo, se observan tres patrones: a) especies cuya proporción de hembras y machos es cercano a uno (*A. lituratus*, *C. senex* y *S. liliun* $\chi^2 = 0$, $gl = 1$), b) especies que tienen un ligero sesgo hacia mayor número de hembras (*A. phaeotis*, $\chi^2 = 0.02$; *G. soricina*, $\chi^2 = 0.13$; *C. villosum* $\chi^2 = 0.08$ y *P. parnellii*, $\chi^2 = 0.3$) y c) especies que tienen un ligero sesgo hacia mayor número de machos (*A. jamaicensis*, $\chi^2 = 0.03$; *C. sowellii*, $\chi^2 = 0.01$; *C. perspicillata*, $\chi^2 = 0.06$ y *Nyctinomops laticaudatus*, $\chi^2 = 0.22$).

Sin embargo, se detectan tendencias de la proporción sexual de estas especies de murciélagos al considerar los niveles de altura dentro de la vegetación. Por debajo de los 3 m de altura se encontró que en *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *C. senex* y *C. perspicillata* la proporción sexual favoreció a los machos, mientras que en *A. phaeotis*, *S. liliun*, *C. sowellii*, *G. soricina* y *P. parnellii* el sesgo fue hacia las hembras. Entre 3 y 6.5 m de altura se halló que en *A. lituratus*, *S. liliun* y *C. sowellii* el sexo favorecido son los machos, en tanto que en *A. jamaicensis*, *A. phaeotis*, *C. senex*, *C. perspicillata*, *P. parnellii* y *C. villosum* el sexo

dominante son las hembras. Por arriba de los 6.5 m de altura se detectó que en *A. jamaicensis* la proporción sexual favorece a los machos, mientras que en *A. lituratus*, *A. phaeotis*, *S. liliium*, *C. senex* y *N. laticaudatus* la proporción sexual se desvía hacia las hembras. En los tres niveles no se encontró la proporción 1:1, pero si el sesgo hacia algún sexo. Además, la tendencia es mayor para las hembras conforme aumenta la altura. Es decir, las hembras podrían hacer mayor uso de los niveles más altos de su distribución vertical en la vegetación en comparación con los machos.

En la reproducción el propósito no es sólo aparearse, sino asegurar la descendencia que transmitirá la variación genética de los padres a los hijos. Sin embargo, cada sexo enfrenta diversas situaciones a vencer para asegurar la transferencia genética, siendo la forma de llevarlo a cabo igual o desviar la proporción sexual que favorece a uno de ellos. En otros términos, esto se podría entender de dos maneras: 1) si hay más hembras que machos, la adecuación favorece a los machos. En este caso los machos generalmente invierten en competir con otros machos para aparearse y asegurar su descendencia, además de tener una baja o nula inversión en el cuidado parental, y 2) cuando hay más machos que hembras, la adecuación favorece a las hembras; las cuáles compiten con sus congéneres para tener mayor posibilidad de aparearse e invierten menos en el cuidado parental de la descendencia.

La proporción sexual está asociada con la distribución espacial y los recursos. Por ejemplo, el patrón de dispersión de las hembras está primeramente influenciado por la distribución del recurso, mientras que el patrón de dispersión de los machos está determinado por la dispersión de las hembras. En mamíferos sin cuidado parental, el sistema de apareamiento podría ser definido porque los machos no defienden a las hembras

y al recurso requerido por ellas, como es el caso de los lek (Bradbury & Vehrencamp 1977, Emlen & Oring 1977, Bradbury 1981, McCracken & Wilkinson 2000).

La proporción sexual provee elementos que ayudan a evaluar parte de la comunidad. El conocer qué sexo está mejor representado dará una idea de la posible competencia que existe en y dentro de los sexos de una población, incluso inter-específicamente, así como interpretar la disponibilidad de recursos (por ejemplo el espacio, la pareja reproductiva y el alimento). En consecuencia, las desviaciones de la proporción sexual 1:1 representan un tema potencial de investigación para entender los factores que las determinan y su relación con la distribución vertical en los murciélagos.

En resumen, la dinámica de los ensambles de murciélagos en el sur de Campeche está influenciada por múltiples factores, entre ellos el presente estudio sustenta que la disponibilidad del alimento en espacio y tiempo juega un papel predominante en la distribución de los murciélagos. Además, confirma que la tercera parte de las plantas en Calakmul son consumidas por murciélagos. Así, la interacción murciélago-planta debe ser considerada como un elemento estratégico en la conservación de la biodiversidad de las selvas del sureste mexicano al considerar áreas con especies bajo protección, de forrajeo, con disponibilidad de refugios y con especies de plantas importantes para los vertebrados frugívoros, entre otras.

LITERATURA CITADA

- Agosta, S. J., D. Morton, B. D. Marsh & K. M. Kuhn. 2005. Nightly, seasonal, and yearly patterns of bat activity at night roosts in the Central Appalachians. *Journal of Mammalogy* 86: 1210-1219.
- Badwaik, N. K. & J. J. Rasweiler IV. 2000. Pregnancy. Pp. 220-293. *In*: Crichton, E. G. & P. H. Krutzsch (eds.). *Reproductive biology bats*. Academic Press.
- Baker, H. G. & I. Baker. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. Pp. 126-152. *In*: Bentley, B. & T. Elias (eds.). *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York.
- Baker, H. G., I. Baker & S. A. Hodges. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30:559-586.
- Barcley, R. M. R. 1997. Constraints on reproduction by flying vertebrates: energy and calcium. *American Naturalist* 144:1021-1031.
- Belwood, J. J. 1988. Foraging behavior, prey selection, and echolocation in phyllostomine bats (Phyllostomidae). Pp. 610-605. *In*: Nachtigall P. E. & P.W. B. Moore (eds). *Animal sonar: processes and performance*. Plenum Press, New York.
- Bestmann, H. J., L. Winkler & O. V. Helversen. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry* 46:1169-1172.
- Bloss, J. 1999. Olfaction and the use of chemical signals in bats. *Acta Chiropterologica* 1:31-45.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in Panamian bat community. *Bulletin Florida State Museum Biological of Science* 4:359-408.

- Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. Pp. 138-173. *In: Alexander, R. D. & D. W. Tinkle (eds.). Natural selection and social behavior.* Chiron Press, New York.
- Bradbury, D. W. & S. L. Vehrencamp. 1977. Social organization and foraging in Emballonurid bats, III. Mating systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:1-17.
- Bronson, F. H. 1989. *Mammalian reproductive biology.* The University Chicago Press, Chicago, USA. Chapters: 3, 9.
- Brown, J. H. 1968. Activity patterns of some Neotropical bats. *Journal of Mammalogy* 49:754-757.
- Bulmer, M. G. & J. J. Bull. 1982. Models polygenic sex determination and sex ratio control. *Evolution* 36:13-26.
- Caire, W., R. M. Hardisty & K. E. Lacy. 1988. Capture heights and time of *Lasiurus boreales* (Chiroptera: Vespertilionidae) in southeastern Oklahoma. *Proceedings of the Oklahoma Academia of Science* 68:51-53.
- Clutton-Brock, T. H. 1986. Sex ratio variation in birds. *Ibis* 128:317-329.
- Clutton-Brock, T. H. & G. R. Iason. 1986. Sex ratio variation in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 61:339-374.
- Fenton, M. B. 1970. A technique for monitoring bat activity with results obtained from different environments in southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 48: 847-851.
- Fenton, M. B. 1988. Detecting, recording and analyzing vocalizations of bats. Pp. 91-104. *In: Kunz, T. H. (ed.). Ecological and behavioral methods for the study of bats.* Washington, D. C. Smithsonian Institution Press.
- Fenton, M. B., N. G. H. Boyle, T. R. Harrison & D. J. Oxley. 1977. Activity patterns, habitat use, and prey selection by some African insectivorous bats. *Biotropica* 9:73-

- Fisher, R. A. 1999. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press. 318 pp.
- Fleming, T. H. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Fleming, T. H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 72:493-501.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper & D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555-569.
- Emlen, S. T. & L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Erkert, H. G. 1982. Ecology aspects of bat activity rhythms. Pp. 201-242. *In*: Kunz, T. H. (ed.). *The Ecology of Bats*. New York. Plenum press.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350. *In*: Baker, R. J., D. C. Carter & J. K. Jones (Eds). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part II. Special Publications. Museum of Texas Tech University, Lubbock, United States.
- Griffin, D. R., A. Novick & M. Kornfield. 1958. The sensitivity of echolocation in the fruit bat, *Rousettus*. *Biological Bulletin* 115:107-113.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming & P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854.

- Herrera, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305-331.
- Herrera Montalvo, L. G. 1999. Preferences for different sugars in Neotropical nectarivorous and frugivorous bats. *Journal of Mammalogy* 80:683-688.
- Herrera Montalvo, L. G., K. A. Hobson, A. Manzo A., D. Estrada B., V. Sánchez-Cordero & G. Méndez C. 2001. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica* 33: 520-528.
- Hill, J. E. & J. D. Smith. 1984. *Bats, a natural history*. British Museum (Nat. Hist.). Crounwell Road. London.
- Kalko, E. K. V. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101:281-297
- Kalko, E. K. V. & M. A. Codon. 1998. Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit flagelliferous cucurbits. *Functional Ecology* 12:364-372.
- Knudsen, J. T. & L. Tollsten. 1995. Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119:45-57.
- Koopman, K. F. 1993. Order Chiroptera. Pp. 137-241 in Wilson, D. E. & D. M. Reeder (eds.). *Mammalian species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 2nd Ed. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies. 1993. An introduction to behavioural ecology. 3rd ed. Blackwell Scientific publication. Massachusetts. Pp. 208-243.
- Kunz, T. H. & C. A. Diaz. 1995. Folivory in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica* 27:106-120.

- Kunz, T. H. & G. F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology* 12:121-137.
- Kurta, A. & T. H. Kunz. 1987. Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symposia of the Zoological Society of London* 57:79-106.
- Kurta, A. & J. O. Matson. 1980. Disproportionate sex ratio in the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *American Midland Naturalist* 104:367-369.
- Mares, M. A. & D. E. Wilson. 1971. Bat reproduction during the Costa Rica dry season. *BioScience* 21:471-472.
- Martínez del Río, C., H. G. Baker & I. Baker. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of oral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48:544-551.
- Maynard Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge University Press. Pp. 146-167.
- McCracken, G. F. & G. S. Wilkinson. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362. *In*: Crichton, E. G. & P. H. Krutzsch (eds.). *Reproductive biology bats*. Academic Press.
- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52:353-358.
- McWilliam, A. N. 1982. Adaptive responses to seasonality in four species of Microchiroptera in coastal Kenya. Ph. D. diss. University of Aberdeen.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354. *In*: Medellín, R. A. & G. Ceballos (eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, D. F.
- Nelson, S. L., D. V. Masters, S. R. Humphrey & T. H. Kunz. 2005. Fruit choice and calcium block use by Tongan fruit bats in American Samoa. *Journal of Mammalogy*

86:1205-1209.

Nowak, R. M. 1997. *Walker's Mammals of the World*. Johns Hopkins University Press. 2 vol.

Pieau, C., M. Girondot, G. Desvages, M. Dorizzi, N. Richard-Mercier & P. Zaborski. 1994. Environmental control of gonadal differentiation. Pp. 433-448. *In*: Short, R. V. & E. Balaban (eds.). *The differences between the sexes*. Cambridge University Press.

Ortega, J. & H. T. Arita. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 80:1173-1185.

O'Shea, T. J. & T. A. Vaughn. 1980. Ecological observations on an east Africa bats community. *Mammalia* 44:485-496.

Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-93. *In*: Kunz, T. H. (ed.). *Ecology of bats*. New York Plenum.

Racey, P. A. & A. C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. Pp. 363-414. *In*: Crichton, E. G. & P. H. Kruttsch (eds.). *Reproductive biology bats*. Academic Press.

Schaefer, H. M., Schmidt, V. & Wesenberg, J. 2002. Vertical stratification and caloric content of the standing fruit crop in the tropical lowland forest. *Biotropica* 34:244-253.

Schnitzler, H. & E. K. V. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51:557-569.

Scogin, R. 1985. Nectar constituents of the Cactaceae. *The Southwestern Naturalist* 30:77-82.

Sigmastat. 1992. Sigmastat for windows Version 2.03. SPSS Inc.

- Simmons, J. A. & R. A. Stein. 1980. Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signal and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology* 135:61-84.
- Statsoft, Inc. 2000. Statistica for Windows (Computer program manual). Version 5.5. Tulsa, OK.
- Stoner, K. 2001. Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology* 79:1626-1633.
- Suthers, R. A. 1970. Vision, olfaction, taste. Pp. 265-309. In: Wimsatt, W. A. (ed.). *Biology of bats*. Vol. II. Academia Press. N. Y.
- Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology* 57: 457-467.
- Vargas-Contreras, J. A. 1998. Factores microclimáticos y selección del refugio diurno por murciélagos cavernícolas en Gómez Farías, Tamaulipas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias de la UNAM.
- van der Pijl, L. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). *Acta Botanica Neerlandica* 6:291-315.
- Wimsatt, W. A. (ed.). 1970. *Biology of bats*. Vol. II. Academia Press. N. Y.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2^a Ed. Prentice-Hall. U.S.A.

LITERATURA CITADA

- Anthony, R. G., L. J. Niles & J. D. Spring. 1981. Small-mammal associations in forested and old-field habitat— a quantitative comparison. *Ecology* 62:955-963.
- Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-128. In: Medellín, R. A. & G. Ceballos (eds.). *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publ. Esp. Vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F. 464 pp.
- Arita, H. T. 1996. The conservation of cave-roosting bats in Yucatan, Mexico. *Biological Conservation* 76:177-185.
- Arita, H. T. & J. A. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of the cave bats of Yucatan, Mexico. *Southwestern Naturalist* 40:29-37.
- Ascorra, C., S. Solari & D. E. Wilson. 1996. Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza. Pp. 593-612. In: Wilson, D. E. & A. Sandoval (eds.). *The biodiversity of Southeastern Peru, Manu*. Editorial Horizonte, Lima, Perú.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507.
- Bell, H. L. 1982. A bird community of lowland rain forest in New Guinea. III. Vertical Stratification of the avifauna. *Emu* 82:143-162.
- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17:115-126.
- Black, H. L. 1974. A north temperate bat community: structure and prey population. *Journal of Mammalogy* 55:138-157.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in Panamian bat community.

Bulletin Florida State Museum Biological of Science 4:359-408.

Braithwaite, R. W., A. Cockburn & A. K. Lee. 1978. Resource partitioning by small mammals in lowland heath communities of south-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 3:423-445.

Brown, J. H. & M. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.

Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales & R. Medellín. 2002. The mammals of Mexico: composition, distribution, and conservation status. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* 218:1-27.

Chávez, C. & G. Ceballos. 2004. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:27-44.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reef. *Science* 199:1302-1310.

Cosson, J. F. 1995. Captures of *Myonictoris torquata* (Chiroptera: Pteropodidae) in forest canopy in South Cameroon. *Biotropica* 27:395-396.

Donoghue, M. J. & M. J. Sanderson. 1994. Complexity and homology in plants. Pp. 393-421. *In*: Hall, B. (ed.). *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. San Diego Academic Press.

Eisenberg, J. F. & R. W. Thorington. 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammals fauna. *Biotropica* 5:150-161.

Escalona-Segura, G., J. A. Vargas-Contreras & L. Interián-Sosa. 2002. Registros importantes de mamíferos para Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 6:95-99.

Estrada, A., R. Coates-Estrada & D. Meritt, Jr. 1993a. Bat species richness and abundance

- in a tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309-318.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Merritt, Jr., S. Montiel & D. Curiel. 1993b. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107/108:245-257.
- Evelyn, M. J. 1996. The effects of forest fragmentation on bats community structure and composition in southeastern Mexico. Inedit report. Stanford University.
- Fenton, M. B. 1982. Echolocation, insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. Pp. 261-285. *In*: Kunz, T. H. (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press. New York. 425 pp.
- Fenton, M. B. & D. W. Thomas. 1980. Dry-season overlap in activity patterns, habitat use, and prey selection by sympatric African insectivorous bats. *Biotropica* 12:81-90.
- Fenton, M. B., N. G. H. Boyle, T. R. Harrison & D. J. Oxley. 1977. Activity patterns, habitat use, and prey selection by some African insectivorous bats. *Biotropica* 9:73-85.
- Findley, J. S., Jr. 1993. *Bats, a community perspective*. Cambridge University Press. 167pp.
- Fleming, T. H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. Pp. 269-298. *In*: Golloy, F. B., K. Petruszewicz & L. Ryszkowski (eds.). *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press. N. Y. 451pp.
- Fleming, T. H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 72:493-501.
- Fleming, T. H. 1993. Plant-visiting bats. *American Science* 81:460-467.

- Fleming, T. H., R. Breitwisch & G. H. Whitesides. 1987. Patterns of vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:91-109.
- Francis, C. M. 1989. A comparison of mistnets and two designs of harp traps for capturing bats. *Journal of Mammalogy* 70:865-870.
- Francis, C. M. 1990. Trophic structures of bats communities in the understory of lowland dipterocarp rain forest in Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 64:421-431.
- Frankie, G. W., H. G. Baker & P. A. Opler. 1974. Competitive phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- García Escalona, M. 2003. El papel ecológico de las aguadas para murciélagos insectívoros en un bosque tropical subhúmedo. Tesis de Maestría. ECOSUR-Chetumal. 39 pp.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293 – 350. *In*: Baker, R.J., J. K. Jones Jr. & D. C. Carter (eds.). *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae*. Part II. Especial Publications The Museum Texas Tech University, No. 13.
- Gaskell, B. H. 1984. Flying fruit bats faunas of the upper canopy in two palaeotropical rain forests. Pp. 303. *In*: Chadwinck, A. C. & S. L. Sutton (eds.). *Tropical forest: The Leeds Symposium* Leeds Phil. Lit. Soc. Leeds.
- Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *American Naturalist* 120:353-381.
- Goodman, S. M., J. U. Ganzhorn & L. Wilmé. 1997. Observation at a *Ficus* tree in Malagasy humid forest. *Biotropica* 29:480-488.
- Graham, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up The Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571.

- Graham, G. L. 1987. Seasonality of reproduction in Peruvian bats. *Fieldiana: Zoology*, n. s. 39:173-186.
- Handley, C. O., Jr. 1967. Bats of the canopy of an Amazonian forest. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazonica* 5:211-215.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming & P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854.
- Hernández, A., V. J. Sosa, J. M. Aranda & J. Bello. 2000. Noteworthy records of small mammals from the Calakmul biosphere reserve in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Southwestern Naturalist* 45:340-344.
- Holdridge, L. R., W. C. Wrnke, W. H. Hatheway, T. Liang & J. A. Tosi, Jr. 1971. *Forest environments in Tropical life zone*. Pergamon Press, N. Y. 747 pp.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton University Press. Princeton, N. J. 375 pp.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59:67-77.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An introduction to population ecology*. New Haven: Yale University Press.
- Ingle, N. R. 1993. Vertical stratification of bats in Phillipine rainforest. *Asia Life Sciences* 2:215-222.
- Iñiguez D., L. I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos en la Sierra de Manantlán. Pp. 355-370. *In: Medellín, R. A. & G. Ceballos (eds.). Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publ. Esp. Vol. 1. Asociación Mexicana de

- Mastozoología, A. C., México, D. F. 464 pp.
- Kalko, E. K. V., C. O. Handley, Jr. & D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Pp. 503-553. *In: Cody, M. L. & J. A. Smallwood (eds.). Long-term studies of vertebrate communities.* Academic Press, USA. 597 pp.
- Klopfer, P. H. & R. MacArthur. 1960. Niche size and faunal diversity. *American Naturalist* 94:293-300.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology.* HarperCollins College Publisher.
- MacArthur, R. H. & J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R. H., J. W. MacArthur & J. Preer. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96:167-174.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement.* Princeton University Press. Great Britain. 179pp.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354. *In: Medellín, R. A. & G. Ceballos (eds.). Avances en el estudio de los mamíferos de México* Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, D. F. 464 pp.
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology* 8:788-799.
- Medellín, R. A., H. T. Arita & O. Sánchez H. 1997. *Identificación de los Murciélagos de México. Clave de Campo.* Asociación Mexicana de Mastozoología A. C.

Publicaciones Especiales No. 2.

- Medellín, R. A. M., Equihua & M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1675.
- Monsi, M., Z. Uchijima & T. Oikawa. 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Annual Review Ecology and Systematics* 8: 301-327.
- Montiel, S., Estrada, A. & León, P. 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology* 22:267-276.
- Moreno, C. & G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37:149-158.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-723.
- Murdoch, W. W., F. Evans & C. H. Peterson. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53:819-829.
- Orians, G. H. 1997. Global Biodiversity I. Patterns and processes. Pp. 87-121. In: Meffe, G. K., C. R. Carroll & Contributors. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 729pp.
- Pearson, D. L. 1971. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. *Condor* 73:46-55.
- Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary ecology*. 2nd Edition. Harper and Row Publishers, New York. 397 pp.
- Primarck, R. B. 2000. *A primer of conservation biological*. 2nd ed. Sinauer Associationes,

Inc. Pp. 1-38.

Ramírez-Pulido, J., R. López-Wilchis, C. Müdspacher Ziechl & I. E. Lira. 1983. *Lista y bibliografía reciente de los mamíferos de México*. Dpto. Biol. U. A. M.- Iztapalapa. México. 363pp.

Ricklefs, R. E. & G. L. Miller. 2000. *Ecology*. 4th ed. W. H. Freeman and Company, N. Y. 822 pp.

Rosenzweig, M. L. & Z. Abramsky. 1993. How are diversity and productivity related? Pp. 52-65. *In: Ricklefs, R. E. & D. Schluter (eds.). Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. The University Chicago Press. 414 pp.

Roth, R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57:773-782.

Roy Chowdhury, R. 2006. Landscape change in the Calakmul Biosphere Reserve, Mexico: Modeling the driving forces of smallholder deforestation in land parcels. *Applied Geography* 26:129-152.

Sánchez Hernández, C. & M. L. Romero Almaráz. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche una propuesta para su conservación. Cuadernos 24 Instituto de Biología, UNAM.

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

SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental – especies nativas de México de flora y fauna silvestres – categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – lista de especies en

- riesgo. Diario Oficial de la Federación, miércoles 6 de marzo 2002, 80 pp.
- Simmons, N. B. 2005. Orden Chiroptera. Pp. 312-529. *In*: Wilson, D. E. & D. M. Reeder (eds.). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 2 vols.
- Simmons, N. B. & R. S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*.
- Smith, J. D. 1976. Chiroptera evolution. Pp. 49-70. *In*: Baker, R.J., J. K. Jones Jr. & D. C. Carter (eds.). *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae*. Part I. Especial Publications The Museum Texas Tech University, No. 10.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting season and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *American Naturalist* 104:25-35.
- Sosa-Fernández, V. J., A. Hernández-Huerta, M. Aranda-Sánchez, C. E. Pérez-Sánchez, O. Muñoz-Jiménez, J. A. Álvarez-Palacios & N. E. Corona-Callejas. 1999. Listado actualizado de los mamíferos de la Reserva de la Biosfera Calakmul con un análisis sobre las implicaciones de su distribución y rareza para la zonificación de la reserva. Reporte final para PRONATURA península de Yucatán, A. C. 45 pp.
- Stoner, K. E. 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forest. *Biotropica*, 37:591-599.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007-1019.
- Terborgh, J. 1986. Communities aspects of frugivory in tropical forests. Pp. 381-384. *In*: Estrada, A. and T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed disperson*. Dr. W. Junk

Publications. Dordrecht, Netherlands.

- Thorington, R. W., B. Tannenbaum, A. Tarak & R. Rudran. 1990. Distribución de los árboles en la isla de Barro Colorado: una muestra de cinco hectáreas. Pp. 129-140. *In*: Leigh, E. G., Jr., A. Stanley & D. M. Windsor (eds.). *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá. 546 pp.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 262:1-15.
- Turner, B. L., II, S. Cortina Villar, D. Foster, J. Geoghegan, E. Keys, P. Klepeis, D. Lawrence, P. M. Mendoza, S. Manson, Y. Ogneva-Himmelberger, A. B. Plotkin, D. Pérez Salicrup, R. Roy Chowdhury, B. Savitsky, L. Schneider, B. Schmook & C. Vance. 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management* 154:353-370.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez & L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:1-17.
- Van Cakenberghe, V. A. Herrel & L. F. Aguirre. 2002. Evolutionary relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalia: Chiroptera). Pp. 205-236. *In*: Aerts, P., K. D'Aoút, A. Herrel & R. Van Damme (eds.). *Topics in functional and ecological vertebrate morphology*. Shaker Publishing.
- Vargas-Contreras, J. A., J. R. Herrera-Herrera & J. E. Escobedo-Cabrera. 2004. Noteworthy records of mammal from Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 8.

- Vargas Contreras, J. A., G. Escalona Segura, J. Arroyo Cabrales, R. R. Calderón Mandujano, L. Interián Sosa & R. Reyna Hurtado. 2005. Especies prioritarias de vertebrados terrestres en Calakmul, Campeche. *Vertebrata Mexicana* 16:11-32.
- Wetterer, A. L., M. V. Rockman & N. B. Simmons. 2000. Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 248:1-200.
- Willig, M. R., B. D. Patterson & R. S. Stevens. 2003. Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera. Pp. 580-621. *In*: Kunz., T. H. & M. B. Fenton (eds.). *Bat ecology*. The University of Chicago Press. Chicago. 777pp.
- Wilson, D. E. 1973. Bat faunas: a trophic comparison. *Systematics Zoology* 22:14-29.
- Wilson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017-1029.
- Zubaid, A. 1994. Vertical stratification of pteropodid bats in a Malaysian lowland rainforest. *Mammalia* 58:309-311.

ANEXO

Especies de murciélagos confirmados y potenciales a encontrar en la zona de Calakmul, Campeche, México. Los registros de murciélagos de Campeche están basados en Ramírez-Pulido et al. (1983) y Sánchez y Romero (1995), mientras que los registros potenciales están apoyados en Medellín et al. (1997). Estas referencias están señaladas como superíndices 1, 2 y 3, respectivamente. El ajuste del cambio nomenclatural es de acuerdo con Simmons (2005). Los datos personales fueron registrados durante el período de 1998 a la fecha. Abreviaturas: hábitos alimentarios (H. A.) de murciélagos tomado de Gardner (1977), Kalko et al. (1996), Wetterer et al. (2000) y Van Cakenberghe et al. (2002): F = frugívoros, N = nectarívoros, f = folívoros, I = insectívoros, H = hematófagos, C = carnívoros y O = omnívoros. Los estatus de protección son tomados de SEMARNAT (2002): A = amenazada, E = endémico, Pr = protección especial y P = en peligro; y UICN (2006): LR = bajo riesgo, ln = cercanamente amenazado pero no al grado de ser vulnerable, VU = vulnerable, A2C = la población y el área disminuye en un 20% en 10 años o en tres generaciones y D2 = poblaciones muy pequeñas y bastante restringidas. * El primer registro fue dado por Mac-Swiney González et al. (2003) al noroeste de Campeche, mientras que el segundo registro es reciente (localizado al noroeste de la Reserva de la Biosfera Calakmul) en Campeche.

| FAMILIA | ESPECIE | H. A. | Estatus (NOM-059-2001, UICN 2006) | Campeche | | Calakmul | | | | | | | |
|----------------|-------------------------------|-------|---|------------------|----------------|------------------|--------------------------|--|---|-------------------------------|--|--|-------------------------|
| | | | | Registro | | Evelyn (1996) | Sosa et al. (1999) | Hernández- Huerta et al. (2000) | Escalona- Segura et al. (2002) | García- Escalona (2003) | Vargas- Contreras et al. (2004) | Vargas- Contreras et al. 2005 | Registros personales |
| | | | | Real | Potencial | | | | | | | | |
| EMBALLONURIDAE | <i>Rhynchonycteris naso</i> | I | Pr | | X ³ | | | | | | | | |
| EMBALLONURIDAE | <i>Balantiopteryx io</i> | I | LR/nt | | X ³ | | | | | | | | |
| EMBALLONURIDAE | <i>Balantiopteryx plicata</i> | I | | | X ³ | | | | | | | | |
| EMBALLONURIDAE | <i>Saccopteryx biliniata</i> | I | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | 1 | | 1 | | | 1 |
| EMBALLONURIDAE | <i>Peropteryx kappleri</i> | I | Pr | X | | | | | | 1 | | | |
| EMBALLONURIDAE | <i>Peropteryx macrotis</i> | I | | X ^{1,2} | | | 1 | 1 | | | | | |
| EMBALLONURIDAE | <i>Diclidurus albus</i> | I | | | X ³ | | | | | | | | |
| NOCTILIONIDAE | <i>Noctilio leporinus</i> | C | | X ^{1,2} | | | | | | | | | |
| MORMOOPIDAE | <i>Pteronotus davyi</i> | I | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| MORMOOPIDAE | <i>Pteronotus parnellii</i> | I | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 |
| MORMOOPIDAE | <i>Pteronotus personatus</i> | I | | X ^{1,2} | | | 1 | | 1 | | | | 1 |
| MORMOOPIDAE | <i>Mormoops megalophylla</i> | I | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | 1 |

| | | | | | | | | | | | |
|------------------|-----------------------------------|---|----------|------------------|----------------|---|---|---|---|---|---|
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Micronycteris microtis</i> | I | | X ² | | 1 | 1 | 1 | | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Micronycteris schmidtorum</i> | I | A | X | | 1 | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Lampronnycteris brachyotis</i> | I | A | X | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Lonchorhina aurita</i> | I | A | | X ² | | | | | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Lophostoma brasiliense</i> | I | A | X | | 1 | 1 | | | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Lophostoma evotis</i> | I | A, LR/nt | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Mimon cozumelae</i> | I | A | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | | 1 | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Mimon crenulatum</i> | I | A | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Phyllostomus discolor</i> | I | | | X ³ | | | | | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Chrotopterus auritus</i> | C | A | X ² | | 1 | | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Trachops cirrhosus</i> | C | A | X ^{1,2} | | | 1 | | | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Vampyrum spectrum</i> | C | P, LR/nt | X | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Glossophaga soricina</i> | N | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Hylonycteris underwoodi</i> | N | LR/nt | | X ² | | | | | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Carollia sowelli</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Carollia perspicillata</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Sturnira lilium</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Uroderma bilobatum</i> | F | | X ² | | 1 | | | | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Platyrrhinus helleri</i> | F | | | X ³ | | | | | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Vampyressa thylene</i> | F | | X ^{1,2} | | | 1 | | | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Chiroderma villosum</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Artibeus jamaicensis</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Artibeus lituratus</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Artibeus phaeotis</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Artibeus watsoni</i> | F | Pr | X | | | 1 | | 1 | | |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Centurio senex</i> | F | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Desmodus rotundus</i> | H | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | 1 |
| PHYLLOSTOMIDAE | <i>Diphylla ecaudata</i> | H | LR/nt | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | | 1 | 1 |
| NATALIDAE | <i>Natales stramineus</i> | I | | X ^{1,2} | | | | | 1 | | 1 |
| THYROPTERIDAE | <i>Thyroptera tricolor</i> | I | Pr | | X ² | | | | | | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Myotis elegans</i> | I | LR/nt | X ^{1,2} | | | | | 1 | | |

| | | | | | | | | | | | | |
|------------------|---------------------------------|---|-----------|------------------|---|---|---|---|---|----------------|---|---|
| VESPERTILIONIDAE | <i>Myotis fortidens</i> | I | LR/nt | X ² | | | | | | | | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Myotis keaysi</i> | I | | X ^{1,2} | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Myotis nigricans</i> | I | | X ^{1,2} | | | | | | | | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Eptesicus furinalis</i> | I | | X ^{1,2} | | 1 | 1 | | 1 | | | 1 |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Pipistrellus subflavus</i> | I | | | | | | | | X ³ | | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Rhogeessa aeneus</i> | I | E | | | | | | | X ³ | 1 | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Rhogeessa tumida</i> | I | | X ^{1,2} | 1 | 1 | 1 | | 1 | | | 1 |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Lasiurus blossevillii</i> | I | | X | | | | | 1 | | | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Lasiurus ega</i> | I | | X ^{1,2} | | | | | 1 | | | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Lasiurus intermedius</i> | I | | X | | | | | 1 | | | |
| VESPERTILIONIDAE | <i>Bauerus dubiaquercus</i> | I | VU A2C D2 | X | | 1 | 1 | | | | | 1 |
| MOLOSSIDAE | <i>Cynomops greenhalli</i> | I | | X | | | | | 1 | | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Nyctinomops laticaudatus</i> | I | | X ^{1,2} | | | | 1 | 1 | | | 1 |
| MOLOSSIDAE | <i>Eumops auripendulus</i> | I | | | | | | | | X ² | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Eumops bonariensis</i> | I | | | | | | | | X ² | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Eumops glaucinus</i> | I | | | | | | | | X ³ | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Eumops underwoodi</i> | I | LR/nt | X* | | | | | | | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Promops centralis</i> | I | | | | | | | | X ³ | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Molossus molossus</i> | I | | X | | | | | 1 | | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Molossus rufus</i> | I | | X ² | | | 1 | 1 | 1 | | | 1 |
| MOLOSSIDAE | <i>Molossus sinaloae</i> | I | | | | | | | | X ³ | | |
| MOLOSSIDAE | <i>Molossus azteca</i> | I | LR/nt | | | | | | | X ³ | | |