



Diversidad de murciélagos bajo diferentes condiciones del hábitat en Pantanos de Centla, Tabasco, México

Bat diversity under different habitat conditions in Pantanos de Centla, Tabasco, Mexico

Víctor H. Mendoza-Sáenz^{1*}, Luis E. Villafuerte-Zea², José G. Colmenares-Nataren³ y Luis A. Cruz-Alfaro⁴

RESUMEN

La Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla es uno de los humedales más importantes de Mesoamérica, lo cual representa un área de interés para la conservación de la biodiversidad en el sureste de México. El presente trabajo evaluó la diversidad de murciélagos bajo diferentes condiciones del hábitat al interior de la reserva, definidas previamente como: áreas conservadas, moderadamente perturbadas y perturbadas. Se evaluó la diversidad alfa y beta, además del reemplazo de especies en las diferentes condiciones del hábitat, y se elaboraron curvas de rarefacción-extrapolación y de rango-abundancia. Se registraron 24 especies de murciélagos, encontrando la mayor riqueza en áreas moderadamente perturbadas, pero mayor diversidad en áreas conservadas. Se encontraron valores altos de diversidad beta y reemplazo de especies, lo cual indica que las diferentes condiciones del hábitat tienen un efecto en la composición y diversidad de especies de murciélagos. En áreas conservadas se registraron especies indicadoras de hábitat en buen estado de conservación, mientras que en áreas perturbadas fueron predominantemente generalistas. Para mantener la diversidad de murciélagos es primordial continuar protegiendo las áreas conservadas y controlar la presión antropogénica en zonas sujetas a conservación, sobre todo en manglares, selvas bajas (tintales) y medianas (pukté), ya que juegan el papel principal de la conservación de los murciélagos en los Pantanos de Centla. Por lo tanto, es fundamental detener y revertir los procesos que por muchos años han alterado la biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas.

Palabras clave: Áreas naturales protegidas, Chiroptera, conservación, humedales, perturbación, selvas inundables.

ABSTRACT

The Pantanos de Centla Biosphere Reserve is one of the most important wetlands in Mesoamerica, representing an area of interest for biodiversity conservation in southeastern Mexico. The present study evaluated the diversity of bats under different habitat conditions within the reserve, previously defined as: conserved, moderately disturbed and disturbed areas. Alpha and beta diversity were evaluated, as well as species replacement in the different habitat conditions; ra-

Relevancia:
Se evaluó la diversidad de murciélagos en sitios con diferentes grados de perturbación en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla y se emite una estrategia para su conservación

¹Granos y Semillas Mendoza S.P.R. de R.L. Avenida central oriente # 225, El Sabinalito, C.P. 30153, Frontera Comalapa; Chiapas, México.

²Desarrollo Rural y Medio Ambiente A.C. Belisario Domínguez # 42, Barrio El Cerrillo, C.P. 29220, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

³Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Parque Nacional Lagunas de Chacahua. La Grúa Chacahua, domicilio conocido S/N, C.P. 71830, Villa de Tututepec; Oaxaca, México

⁴Biosistemas Productivos Cocodrilo. Loc. Chiná, C.P. 24520, San Francisco de Campeche; Campeche, México
autor de correspondencia: victorhu-go_saenz@hotmail.com

refaction–extrapolation and range–abundance curves were constructed. 24 species of bats were recorded, with the highest richness found in moderately disturbed areas, but greater diversity in conserved areas. High values of beta diversity and species replacement were found, indicating that different habitat conditions influence composition and diversity bats species. In conserved areas, habitat indicator species in good conservation status were recorded, while in disturbed areas, they were predominantly generalists. To maintain bat diversity, it is essential to continue protecting conserved areas and control anthropogenic pressure in conservation zones, specially in mangroves, low jungles (tintales) and medium jungles (pukté), as they play the main role in bat conservation in the Pantanos de Centla. Therefore, it is essential to stop and reverse the processes that have altered the biodiversity and functionality of the ecosystems for many years.

Keywords: Chiroptera, conservation, disturbance, flooded jungles, protected natural areas, wetlands.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia, los ecosistemas han experimentado cambios acelerados por las modificaciones en el uso del suelo, resultado de las presiones antropogénicas, que involucran principalmente la deforestación, y como consecuencia la fragmentación y pérdida del hábitat (Lambin *et al.*, 2001; Potapov *et al.*, 2017; Pravalie, 2018). El cambio de uso de suelo se encuentra entre los principales procesos que impulsan la pérdida de biodiversidad en el siglo XXI (Shukla *et al.*, 2019). En México, el estado de Tabasco ha experimentado un acelerado proceso de cambios de uso de suelo, que ha provocado la pérdida de humedales y selvas, debido al crecimiento incesante de la frontera agropecuaria, las zonas urbanas e industriales (Zavala y Castillo, 2002; Ramos y Palomeque, 2023). Estos factores provocan la pérdida de biodiversidad y reducen las funciones ecológicas en los ecosistemas (Lambin *et al.*, 2001; Ricketts *et al.*, 2004; Faria *et al.*, 2023).

En este contexto, las Áreas Naturales Protegidas (ANP's) son esenciales para el resguardo de la biodiversidad y los procesos ecológicos. Por ejemplo, en Tabasco, la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla (RBPC) es el ANP de mayor extensión territorial, considerada como sitio Ramsar y uno de los humedales más importantes de Mesoamérica (SEMARNAP, 2000; Ramsar, 2017). Esta ANP

comprende diferentes tipos de vegetación como manglar, selva baja subperennifolia de tinto, selva mediana subperennifolia de pukté, matorral, palmar, asociaciones de vegetación hidrófila y pastizal (Guadarrama–Olivera y Ortiz–Gil, 2000; Guerra–Martínez y Ochoa–Gaona, 2008). Sin embargo, con el paso del tiempo se han reducido las selvas de pukté y tinto en las tres zonas de manejo, por efecto de la expansión agrícola–ganadera, la actividad petrolera y la infraestructura (camino, canales y poblados), situación que presiona constantemente la RBPC y sus servicios ambientales (Guerra–Martínez y Ochoa–Gaona, 2008; Barba–Macías *et al.*, 2018).

La pérdida y fragmentación del hábitat pueden generar la disminución de las poblaciones de diversos grupos taxonómicos, entre ellos los murciélagos (Medellín *et al.*, 2000; Galindo–González y Sosa, 2003; Klingbeil y Willig, 2009; Brandel *et al.*, 2020). No obstante, las diferentes especies de murciélagos responden de distinta manera a las condiciones ambientales, algunas especies principalmente frugívoras pueden aumentar su tamaño poblacional en bosques perturbados (Galindo–González, 2004; Peters *et al.*, 2006), pero cuando ocurren cambios drásticos en sus hábitats, las poblaciones suelen declinar (Jones *et al.*, 2001; Soriano y Ochoa, 2001; Bobrowiec y Gribel, 2010). En cambio, los murciélagos especialistas de hábitat (p. ej., carnívoros y artropodófagos del follaje), requieren de condiciones óptimas en el interior del bosque y son poco frecuentes en áreas perturbadas (Galindo–González, 2004; Clarke *et al.*, 2005; Farneda *et al.*, 2015; Rocha *et al.*, 2018). Los hábitats conservados son estructuralmente más complejos, habitualmente brindan mayor disponibilidad de alimentos y refugios para la fauna silvestre (Meyer *et al.*, 2016), por lo cual pueden mantener mayor diversidad taxonómica y funcional de murciélagos en comparación con hábitats perturbados o menos complejos en términos de estructura de vegetación (Carvalho *et al.*, 2021). La respuesta de los organismos a las modificaciones del hábitat depende de diversas condiciones, por ejemplo, las características intrínsecas de las especies, la calidad del hábitat, la escala a la que se produce la fragmentación, así como la composición y configuración del paisaje (Haynes y Cronin, 2004; Meyer *et al.*, 2016; Rocha *et al.*, 2017; Brandel *et al.*, 2020). Por lo cual, la respuesta de los murciélagos a la fragmentación y perturbación

del hábitat, suele ser específica para cada especie de acuerdo a sus rasgos funcionales (Farneda *et al.*, 2015; Brandel *et al.*, 2020).

Lo anterior, permite considerar a los murciélagos como objeto de estudio para evaluar la sensibilidad de las especies a la fragmentación del hábitat (Galindo-González, 2004; Meyer *et al.*, 2008). La heterogeneidad del paisaje en la RBPC representa un escenario ideal para evaluar la dinámica de los murciélagos bajo diferentes condiciones del hábitat. Sobre la RBPC y zonas aledañas se han publicado algunos estudios sobre murciélagos (García-Morales *et al.*, 2014; Escalona-Segura *et al.*, 2017; Plasencia-Vázquez *et al.*, 2020; García-Morales, 2021), sin embargo, aún se requiere de mayor esfuerzo para conocer a detalle la riqueza potencial y la diversidad de murciélagos que resguarda la reserva, así como el efecto de las actividades antrópicas al interior de los Pantanos de Centla que podrían estar ocasionando una presión ambiental sobre este grupo de mamíferos. Por tal razón el objetivo de este estudio fue evaluar la diversidad de murciélagos bajo diferentes condiciones del hábitat en la RBPC. La hipótesis planteada en esta investigación es que las áreas conservadas albergan la mayor diversidad de especies de murciélagos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

La Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla se localiza en el noroeste del estado de Tabasco, México, tiene una superficie de 302,706 hectáreas. Abarca los municipios de Centla, Centro, Jonuta y Macuspana en Tabasco, y parte de los municipios de Palizada y Carmen en Campeche (INE y SEMARNAT, 2000). El clima predominante es cálido subhúmedo con lluvias en verano. Presenta una temperatura media anual de 26.5 °C, y una precipitación media anual de 1,638 mm (Medrano-Pérez *et al.*, 2021). La topografía del terreno es plana y las altitudes van de 0 a 7 m.s.n.m. (INEGI, 1989).

Sitios de muestreo

El trabajo de campo se realizó en seis localidades de la RBPC, pertenecientes al municipio de Centla: El Faisán, Tembladeras, Estación Central Tres Brazos, Nueva Esperanza-Ribera Alta 3ra sección, Tabasquillo y Laguna El Cometa. Los sitios de muestreo se establecieron con base en su accesibilidad, considerando los usos y manejos

del suelo. Para analizar la diversidad de murciélagos bajo diferentes condiciones del hábitat, se seleccionaron 15 sitios de muestreo, distribuidos en tres condiciones del hábitat que denominamos previamente como: conservado (6 sitios de muestreo), moderadamente perturbado (5 sitios de muestreo) y perturbado (4 sitios de muestreo); definidos de la siguiente manera (Figura 1):

1) *Áreas conservadas*: aquellas con vegetación madura y estratos de vegetación bien definidos, donde no se realizan actividades extractivas ni agropecuarias. Los hábitats principales fueron: selva mediana (pukteal), selva baja (tintal), manglar y comunidades hidrófilas.

2) *Áreas moderadamente perturbadas*: aquellas con vegetación madura y estratos de vegetación bien definidos, con actividad humana moderada, donde se realizan algunas actividades extractivas de baja magnitud (pesca, tala ilegal, extracción de leña y plantas medicinales/ornamentales), pero sin actividades agropecuarias. Los principales hábitats muestreados fueron: selva mediana (pukteal), selva baja (tintal), manglar y comunidades hidrófilas.

3) *Áreas perturbadas*: aquellas con o sin vegetación secundaria, donde se llevan a cabo todas las actividades agrícolas y pecuarias (áreas de cultivos, pesca y ganadería). Estas áreas están constituidas principalmente por potreros y acahuales degradados que originalmente fueron selvas de tinto y pukté.

Muestreo de murciélagos

Se llevaron a cabo un total de 26 noches de muestreos, de julio a noviembre de 2016. Se emplearon cuatro redes de niebla (12 x 2.6 m) para la captura de los murciélagos, distribuidas en cada sitio seleccionado. Las redes se colocaron entre la vegetación, caminos, cerca o sobre cuerpos de agua, y permanecieron abiertas a partir del crepúsculo, de 19:00 a 03:00 horas aproximadamente. Los murciélagos capturados fueron colocados en bolsas de manta, y de cada individuo se obtuvieron los siguientes registros: masa corporal, clase de edad, sexo, estado reproductivo y longitud de antebrazos (Findley *et al.*, 1972; Brunet-Rossinni y Wilkinson, 2009). Previo a su liberación, a cada individuo se le realizó un marcaje semipermanente con marcador indeleble, con el fin de llevar un control de los individuos capturados en la misma

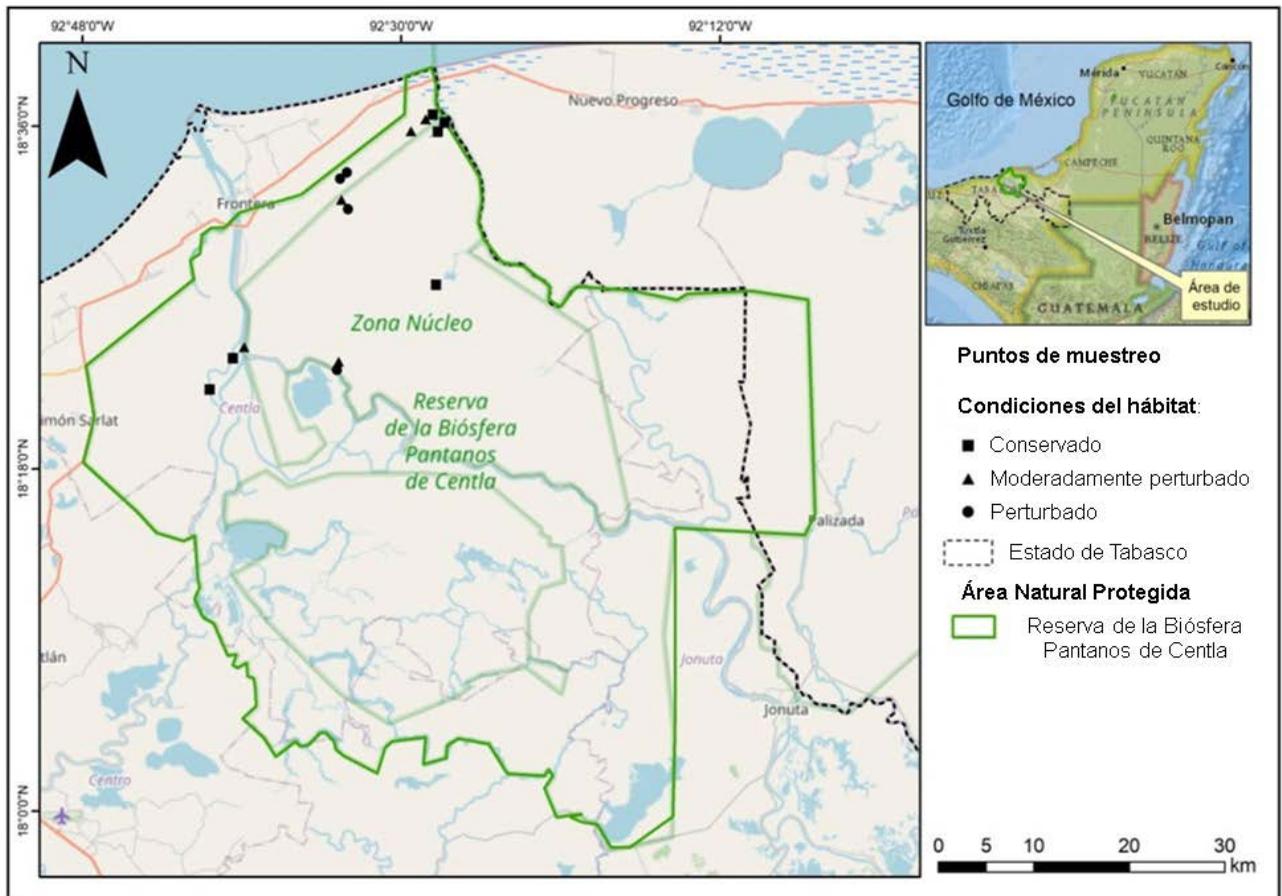


Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México.

noche de muestreo. Finalmente, se tomaron datos adicionales como el estado del tiempo, la hora y las coordenadas geográficas del sitio de captura. Los murciélagos se identificaron taxonómicamente hasta nivel de especie utilizando la clave de campo de Medellín *et al.* (2008). No obstante, para la clasificación taxonómica de las especies consultamos las bases de *Mammal Diversity Database* de la *American Society of Mammalogists* (2024) y *Bat Species of the World: A Taxonomic and Geographical Database* (Simmons y Cirranello, 2024), dado que en los últimos años se han producido actualizaciones en la taxonomía y nomenclatura de diversas especies de murciélagos.

Esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo se calculó a partir de los metros lineales de red (M) por el número total de horas (H) que las redes permanecieron funcionando en cada noche de muestreo (metros de red por hora; Medellín, 1993), obteniéndose 3,879 MxH distribuido de la siguiente manera: áreas conservadas = 1,631 MxH, áreas moderadamente

perturbadas = 1,099 MxH, y áreas perturbadas = 1,149 MxH.

Riqueza y abundancia de especies

Se obtuvo la riqueza (número de especies) y abundancia (número de individuos) de murciélagos en cada condición del hábitat. Con la finalidad de hacer comparables las abundancias en áreas con diferente esfuerzo de muestreo, se estimó el índice de abundancia relativa (IAR), dividiendo los individuos capturados entre el esfuerzo de muestreo y multiplicado por 100. Mediante el número de individuos se construyeron curvas de rango-abundancia, para explorar la dominancia y abundancia de las especies de cada condición del hábitat (Magurran, 1988). Se realizó un análisis de varianza (ANOVA paramétrico) para estimar si existían diferencias en la riqueza y abundancia de las especies entre las distintas condiciones del hábitat. Se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos utilizando las pruebas de Shapiro-Wilk y Leneve, respectivamente (Fox, 2016).

Diversidad alfa y beta

La diversidad alfa es la diversidad de especies a nivel local, mientras que la diversidad beta (β) indica el cambio en la composición de las comunidades biológicas locales en una región (Baselga y Gómez-Rodríguez, 2019). Para obtener parámetros completos de la diversidad de especies en un hábitat, es recomendable cuantificar el número de especies y su representatividad (Moreno, 2001; Moreno *et al.*, 2011). Por lo tanto, como medida de la diversidad alfa, se estimó el número efectivo de especies (conocido también como diversidad verdadera) mediante el método de números de Hill (Jost, 2006). Se construyeron curvas de rarefacción-extrapolación mediante los tres primeros números de Hill: la diversidad de orden cero (0D) representa la riqueza y es insensible a la abundancia de las especies, la diversidad de orden uno (1D) le da peso a las especies comunes y se calcula como el exponencial del índice de entropía de Shannon, y la diversidad de orden dos (2D) le da mayor peso a las especies dominantes y se calcula con el inverso del índice de Simpson (Jost, 2006; Chao *et al.*, 2014). Las curvas de rarefacción-extrapolación expresan la acumulación de especies observadas y estimadas de acuerdo con los individuos capturados, con un intervalo de confianza obtenido mediante un bootstrap con 1,000 réplicas.

Para conocer el grado de similitud del ensamblaje de murciélagos entre las distintas condiciones del hábitat, se consideraron los índices de Sorensen, Morisita y Morisita-Horn, los cuales se basan en los tres primeros números de Hill (0D , 1D y 2D), respectivamente. Estos índices se relacionan con la diversidad beta verdadera (β), que indica el número hipotético de comunidades que pueden encontrarse en la región (Jost, 2007; Jost *et al.*, 2011). Los valores de β se sitúan entre 1 y 2, donde los valores mayores a 1 indican una composición distinta de las comunidades biológicas (Jost *et al.*, 2011). Para calcular el grado de recambio o reemplazo de especies entre condiciones del hábitat se utilizó el índice de diversidad beta de Wilson y Shmida (β_T), el cual se basa en la suma de especies ganadas y perdidas entre comunidades con relación al valor promedio de la riqueza (Wilson y Shmida, 1984).

Gremios tróficos, endemismo y estado de conservación

Los gremios tróficos se categorizaron en frugívoros, artropodófagos, piscívoros, nectarívoros,

hematófagos y carnívoros, para lo cual se consultó literatura que detalla aspectos ecológicos y conductuales de los murciélagos (Patterson *et al.*, 2003; Reid, 2009; Merritt, 2010). Con base en la literatura se consultó el grado de endemismo, y se identificaron especies bajo algún estado de conservación de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010), la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

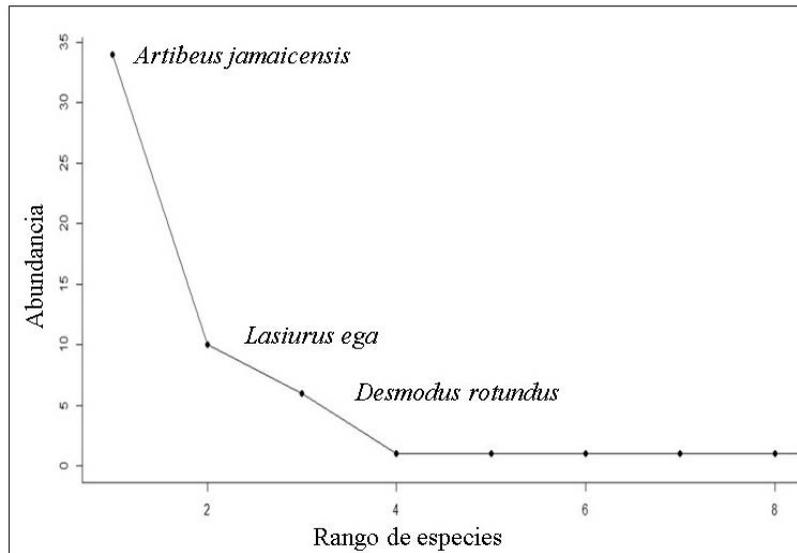
RESULTADOS

Riqueza de especies, abundancia y diversidad alfa

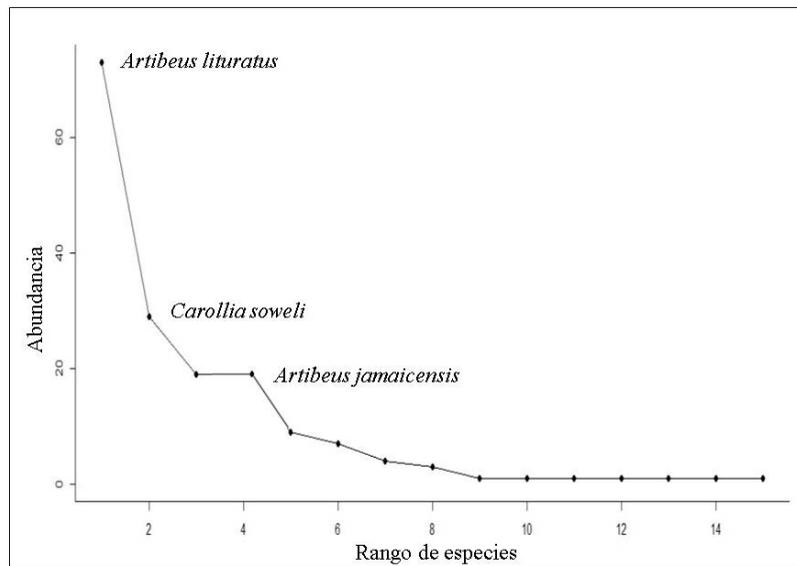
En la RBPC se registraron 345 individuos de murciélagos pertenecientes a 24 especies, 19 géneros y 5 familias. La familia Phyllostomidae presentó la mayor abundancia y riqueza de especies. Las áreas moderadamente perturbadas presentaron mayor abundancia (170 individuos) y riqueza de especies (0D = 15 especies). En las áreas conservadas y moderadamente perturbadas se capturaron 14 especies exclusivas (7 especies para cada condición), lo cual representa el 58 % de la riqueza total registrada. Para las familias Emballonuridae, Noctilionidae y Mollisidae, únicamente se registró una especie, y fueron registros exclusivos en áreas conservadas (Cuadro 1).

Las curvas de rango-abundancia muestran un patrón común de dominancia de pocas especies en las tres condiciones del hábitat, con abundancias que descienden gradualmente, excepto en las áreas perturbadas, donde el 62 % de las especies presentó un solo individuo, y el 89 % de la abundancia relativa estuvo representada por tres especies dominantes: *Artibeus jamaicensis* (AR = 60 %), *Lasiurus ega* (AR = 17.85 %) y *Desmodus rotundus* (AR = 10.7 %; Figura 2a). En áreas moderadamente perturbadas, el 82 % de la abundancia relativa estuvo representado por cuatro especies dominantes: *Artibeus lituratus* (AR = 42.9 %), *Carollia sowelli* (AR = 17 %), *A. jamaicensis* (AR = 11 %) y *Uroderma convexum* (AR = 11 %; Figura 2b). Mientras que en áreas conservadas las especies más abundantes fueron *Rhynchonycteris naso* (AR = 36 %), *A. jamaicensis* (AR = 20 %) y *A. lituratus* (AR = 17 %), que en su conjunto representan aproximadamente 75 % de la abundancia relativa (Figura 2c).

a)



b)



c)

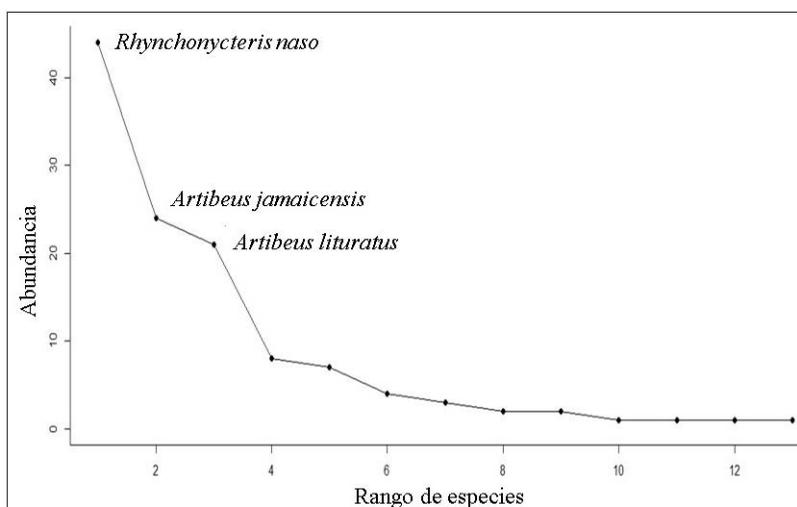
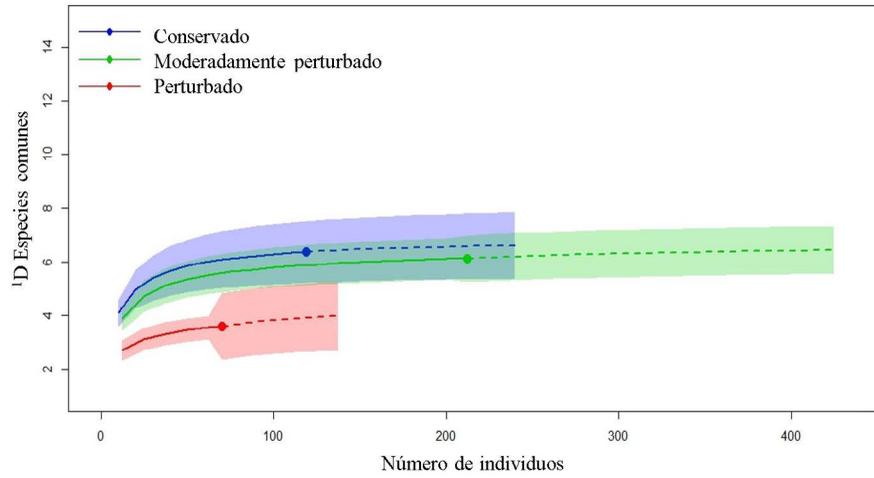
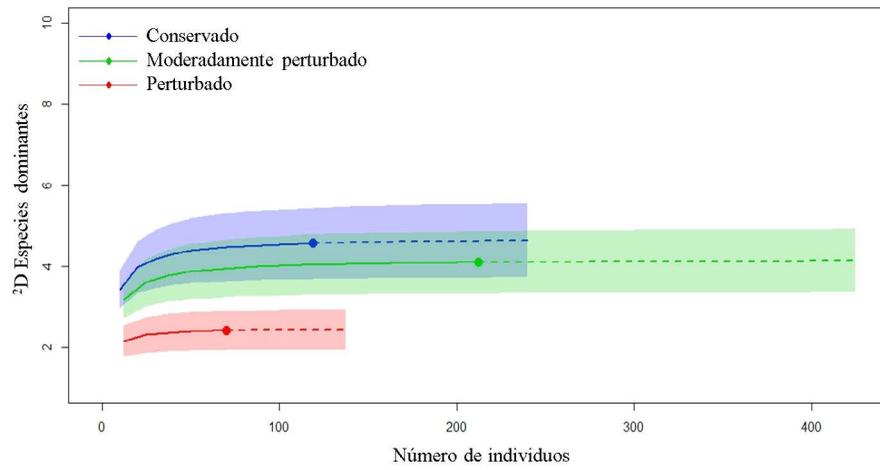


Figura 2. Curvas de rango–abundancia de las especies de murciélagos registradas en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla: a) Áreas perturbadas; b) Áreas moderadamente perturbadas; c) Áreas conservadas.

a)



b)



c)

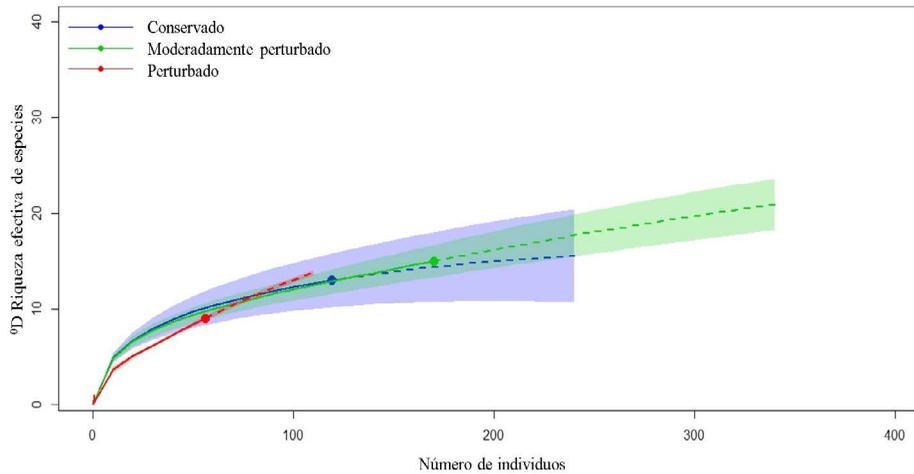


Figura 3. Curvas de rarefacción–extrapolación de murciélagos en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México. a) Especies comunes 1D ; b) Especies dominantes 2D ; c) Riqueza efectiva de especies 0D .

Cuadro 1. Clasificación taxonómica y abundancia de las especies de murciélagos registradas en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México. Clasificación taxonómica de acuerdo a la *ASM Mammal Diversity Database*, de la *American Society of Mammalogists*, 2014.

| Familia | Subfamilia | Especie | Condiciones del hábitat | | | Abundancia total |
|----------------|-----------------|-------------------------------|-------------------------|----|----|------------------|
| | | | C | MP | P | |
| Phyllostomidae | Stenodermatinae | <i>Artibeus jamaicensis</i> | 24 | 19 | 34 | 77 |
| | | <i>Artibeus lituratus</i> | 21 | 73 | 1 | 95 |
| | | <i>Centurio senex</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Chiroderma villosum</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | <i>Dermanura phaeotis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | <i>Dermanura watsoni</i> | 1 | 7 | 1 | 9 |
| | | <i>Sturnira parvidens</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | <i>Uroderma convexum</i> | 0 | 19 | 1 | 20 |
| | Carollinae | <i>Carollia perspicillata</i> | 0 | 9 | 0 | 9 |
| | | <i>Carollia sowelli</i> | 0 | 29 | 0 | 29 |
| | Desmodontinae | <i>Desmodus rotundus</i> | 3 | 3 | 6 | 12 |
| | | <i>Diaemus youngii</i> | 2 | 0 | 0 | 2 |
| | Glossophaginae | <i>Glossophaga mutica</i> | 0 | 4 | 1 | 5 |
| | Phyllostominae | <i>Lophostoma nicaraquae</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | <i>Lophostoma evote</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Trachops coffini</i> | 2 | 0 | 0 | 2 |
| | Micronycterinae | <i>Micronycteris microtis</i> | 1 | 1 | 0 | 2 |
| | | | | | | 268 |
| Emballonuridae | Emballonurinae | <i>Rhynchonycteris naso</i> | 44 | 0 | 0 | 44 |

Cuadro 1. Clasificación taxonómica y abundancia de las especies de murciélagos registradas en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México. Clasificación taxonómica de acuerdo a la ASM Mammal Diversity Database, de la American Society of Mammalogists, 2014.

| Familia | Subfamilia | Especie | Condiciones del hábitat | | | Abundancia total |
|------------------|------------------|---------------------------------|-------------------------|------------|-----------|------------------|
| | | | C | MP | P | |
| Noctilionidae | | <i>Noctilio leporinus</i> | 8 | 0 | 0 | 8 |
| Molossidae | Molossinae | <i>Nyctinomops laticaudatus</i> | 7 | 0 | 0 | 7 |
| Vespertilionidae | Vespertilioninae | <i>Neoptesicus furinalis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | <i>Lasiurus ega</i> | 4 | 1 | 10 | 15 |
| | | <i>Lasiurus intermedius</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | <i>Myotis pilosatibialis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | | | | | 18 |
| | | 24 especies | | | | |
| | | Abundancia total | 119 | 170 | 56 | 345 |

Condición del hábitat: C= Conservado, MP= Moderadamente perturbado, P= Perturbado.

* Las áreas sombreadas en azul representan las especies registradas únicamente en una condición ambiental y las áreas sombreadas en gris muestran la abundancia por familia.

Cuadro 2. Rarefacción y extrapolación de los datos de diversidad de orden $^{\circ}D$, 1D y 2D , con base en sus especies efectivas de murciélagos en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México.

| | Rarefacción | | | Extrapolación | | |
|--------------------------|--------------------|-------------|-------------|--------------------|-------------|-------------|
| | $^{\circ}D$ | 1D | 2D | $^{\circ}D$ | 1D | 2D |
| Conservado | $^{\circ}D= 10.34$ | $^1D= 5.97$ | $^2D= 4.43$ | $^{\circ}D= 15.54$ | $^1D= 6.60$ | $^2D= 4.63$ |
| Moderadamente perturbado | $^{\circ}D= 9.96$ | $^1D= 5.62$ | $^2D= 3.96$ | $^{\circ}D= 20.94$ | $^1D= 6.42$ | $^2D= 4.13$ |
| Perturbado | $^{\circ}D= 9$ | $^1D= 3.6$ | $^2D= 2.4$ | $^{\circ}D= 13.78$ | $^1D= 3.98$ | $^2D= 2.44$ |

Cuadro 3. Porcentajes de similitud con base en la diversidad de orden ¹D, valores de diversidad beta y reemplazo de especies entre condiciones del hábitat en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México.

| Porcentaje de similitud y valores Beta | | | | Reemplazo de especies | | |
|--|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| | C | MP | P | C | MP | P |
| C | | 37% | 45% | | | |
| | - | ⁰ β = 1.57 | ⁰ β = 1.54 | | | |
| | | ¹ β = 1.43 | ¹ β = 1.33 | - | β _T = 0.57 | β _T = 0.54 |
| | | ² β = 1.39 | ² β = 1.40 | | | |
| | 37% | | 39% | | | |
| | ⁰ β = 1.57 | | ⁰ β = 1.41 | | | |
| MP | ¹ β = 1.43 | | ¹ β = 1.35 | β _T = 0.57 | - | β _T = 0.41 |
| | ² β = 1.39 | | ² β = 1.60 | | | |
| | 45% | 39% | | | | |
| P | ⁰ β = 1.54 | ⁰ β = 1.41 | | | | |
| | ¹ β = 1.33 | ¹ β = 1.35 | - | β _T = 0.54 | β _T = 0.41 | - |
| | ² β = 1.40 | ² β = 1.60 | | | | |

⁰β = Valor de diversidad beta considerando la diversidad de orden ⁰D, ¹β = Valor de diversidad beta considerando la diversidad de orden ¹D, ²β = Valor de diversidad beta considerando la diversidad de orden ²D, β_T= Reemplazo de especies.

C: Áreas conservadas, MP: Áreas moderadamente perturbadas, P: Áreas perturbadas.

De acuerdo a los números de Hill, las áreas conservadas presentaron mayor diversidad de especies de murciélagos (${}^1D = 6.35$ especies efectivas), a pesar de albergar menor riqueza que las áreas moderadamente perturbadas (${}^1D = 6.12$ especies efectivas; Figura 3a). De igual manera para la diversidad de orden 2D , que pondera las especies dominantes, las áreas conservadas siguen siendo más diversas con ${}^2D = 4.56$ especies efectivas (Figura 3b). Las áreas perturbadas presentaron la menor diversidad de especies, considerando ambas medidas de diversidad (Figura 3a y 3b).

Al analizar la riqueza de especies 0D por rarefacción, considerando la condición del hábitat con el menor número de registros (perturbada), el número de especies disminuye considerablemente para las otras dos condiciones, sin embargo, las áreas conservadas presentarían la mayor riqueza de especies (${}^0D = 10.34$ especies efectivas), seguida de las áreas moderadamente perturbadas (${}^0D = 9.96$ especies efectivas; Cuadro 2). Por otro lado, cuando se analizan los datos por extrapolación, es decir, que si se duplica el número de capturas, las áreas moderadamente perturbadas seguirían presentando mayor riqueza de especies (${}^0D = 20.94$ especies efectivas), seguido de las áreas conservadas (${}^0D = 15.54$ especies efectivas; Figura 3c). Para ambos casos los sitios conservados siguen siendo los más diversos (Cuadro 2).

Diversidad beta: Similitud y reemplazo de especies por condición del hábitat

Se encontraron valores altos de diversidad beta, lo cual sugiere poca similitud en la composición de especies entre las diferentes condiciones del hábitat. Lo anterior coincide con los valores relativamente altos de reemplazo de especies. Las áreas conservadas y moderadamente perturbadas compartieron únicamente el 27 % de sus especies y el 37 % de su diversidad de orden 1D . Las áreas conservadas y perturbadas compartieron el 29 % de sus especies y el 45 % de su diversidad de orden 1D . Las áreas moderadamente perturbadas y perturbadas compartieron el 41 % de sus especies y el 39 % de su diversidad de orden 1D . Las áreas conservadas y moderadamente perturbadas presentaron el mayor reemplazo de especies ($\beta_T = 0.57$), mientras que las áreas moderadamente perturbadas y perturbadas presentaron el menor reemplazo de especies ($\beta_T = 0.41$; Cuadro 3).

Gremios tróficos de las especies de murciélagos

Se registraron especies de seis gremios tróficos: frugívoro, artropodófago, hematófago, piscívoro, nectarívoro y carnívoro. El gremio frugívoro presentó la mayor abundancia relativa (AR = 70.4 %) y fue el mejor representado en términos de abundancia y riqueza de especies en áreas moderadamente perturbadas y perturbadas. Para las áreas conservadas, el gremio artropodófago presentó la mayor abundancia y riqueza de especies, y fue el segundo gremio con mayor abundancia relativa (AR = 21.15 %). Los gremios piscívoro y carnívoro fueron registrados exclusivamente en áreas conservadas (Cuadros 2 y 4).

Endemismo y estado de conservación

Únicamente se registraron dos especies endémicas para Mesoamérica, *Lophostoma evote* y *Trachops coffini*. Se registraron siete especies bajo algún estado de conservación en la NOM-059-SEMARNAT-2010: tres especies amenazadas (*Lophostoma nicaraguae*, *L. evote* y *T. coffini*) y cuatro especies bajo protección especial (*Chiroderma villosum*, *Dermanura watsoni*, *Diaemus youngii* y *Rhynchonycteris naso*). La IUCN considera a todas en preocupación menor y la CITES no considera en riesgo a ninguna de estas especies de murciélagos (Cuadro 4).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La riqueza de especies de murciélagos registrada en este estudio representa aproximadamente el 28 % de la riqueza reportada para el estado de Tabasco (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2016) y el 66 % de la reportada hasta el momento para la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla (García-Morales, 2021). Los resultados muestran una diferenciación de la riqueza, abundancia, diversidad y composición de especies de acuerdo a las condiciones del hábitat, lo cual indica que las intensidades de perturbación tienen un efecto en el ensamblaje de murciélagos en la RBPC.

Las áreas conservadas presentaron mayor diversidad de murciélagos, lo cual indica que poseen las condiciones necesarias para albergar una comunidad más compleja de murciélagos en la RBPC, confirmando la hipótesis planteada inicialmente. Se ha mencionado que la complejidad de la vegetación influye en la diversidad, abundancia y composición de especies de murciélagos, debido a que brindan mejor y mayores recursos (Starik

Cuadro 4. Gremios tróficos, condiciones del hábitat, endemismo y estado de conservación de los murciélagos registrados en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México.

| Especie | Gremio trófico | Condiciones del hábitat | Endemismo | Estado de conservación | | |
|---------------------------------|----------------|-------------------------|-----------|------------------------|-------|------|
| | | | | NOM-059 | CITES | IUCN |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | F | C, MP, P | NE | - | - | LC |
| <i>Artibeus lituratus</i> | F | C, MP, P | NE | - | - | LC |
| <i>Dermanura phaeotis</i> | F | MP | NE | - | - | LC |
| <i>Dermanura watsoni</i> | F | C, MP, P | NE | Pr | - | LC |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F | P | NE | Pr | - | LC |
| <i>Uroderma convexum</i> | F | MP, P | NE | - | - | LC |
| <i>Sturnira parvidens</i> | F | P | NE | - | - | LC |
| <i>Centurio senex</i> | F | C | NE | - | - | LC |
| <i>Carollia sowelli</i> | F | MP | NE | - | - | LC |
| <i>Carollia perspicillata</i> | F | MP | NE | - | - | LC |
| <i>Desmodus rotundus</i> | H | C, MP, P | NE | - | - | LC |
| <i>Diaemus youngii</i> | H | C | NE | Pr | - | LC |
| <i>Glossophaga mutica</i> | N | MP, P | NE | - | - | LC |
| <i>Trachops coffini</i> | C | C | EMS | A | - | LC |
| <i>Lophostoma nicaraguae</i> | A | MP | NE | A | - | LC |
| <i>Lophostoma evote</i> | A | C | EMS | A | - | LC |
| <i>Micronycteris microtis</i> | A | C, MP | NE | - | - | LC |
| <i>Rhynchonycteris naso</i> | A | C | NE | Pr | - | LC |
| <i>Noctilio leporinus</i> | P | C | NE | - | - | LC |
| <i>Nyctinomops laticaudatus</i> | A | C | NE | - | - | LC |
| <i>Neoptesicus furinalis</i> | A | MP | NE | - | - | LC |

Cuadro 4. Gremios tróficos, condiciones del hábitat, endemismo y estado de conservación de los murciélagos registrados en la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, Tabasco, México.

| Especie | Gremio trófico | Condiciones del hábitat | Endemismo | Estado de conservación | | |
|------------------------------|----------------|-------------------------|-----------|------------------------|-------|------|
| | | | | NOM-059 | CITES | IUCN |
| <i>Lasiurus ega</i> | A | C, MP, P | NE | - | - | LC |
| <i>Lasiurus intermedius</i> | A | MP | NE | - | - | LC |
| <i>Myotis pilosatibialis</i> | A | MP | NE | - | - | LC |

Gremio trófico: F= Frugívoro, H= Hematófago, A= artropodófago, C= Carnívoro, N= Nectarívoro, P= Piscívoro.
 Condición del hábitat: C= Conservado, MP= Moderadamente perturbado, P= Perturbado.
 Estado de conservación: Pr= Sujeta protección especial, A= Amenazada, LC= Preocupación menor.
 Endemismo: NE: No endémica, EMS: Endémica a Mesoamérica.

et al., 2019). Estas áreas albergaron especies con requerimiento de hábitats especializados (p. ej., *T. coffini*, *Micronycteris microtis* y *L. evote*), que se consideran sensibles a la perturbación y suelen forrajear en áreas conservadas (Castro-Luna et al., 2007; Galindo-González, 2007). Aunque hay registros de *T. coffini* en selvas bajas perturbadas de tinto, es altamente probable que este tipo de especies estén sometidas a una fuerte presión por la alteración de su hábitat en esta región (Plasencia-Vázquez et al., 2020). Esta situación suele ser muy delicada, debido a que las especies con algún tipo de especialización morfológica y funcional son más sensibles a los cambios porque los rasgos únicos las restringen a pocos entornos y recursos (Newbold et al., 2018; Staude et al., 2020).

En áreas perturbadas o moderadamente perturbadas ocurre lo contrario, pues la mayor abundancia de murciélagos estuvo representada por especies que toleran cierto grado de perturbación (p. ej., *A. jamaicensis*, *C. sowellii* y *D. rotundus*), que pueden beneficiarse al incrementar la oferta de alimento, e incluso aumentar su abundancia y distribución en respuesta a cambios en el ambiente (Goncalves et al., 2017). Farneda et al. (2020) mencionan que los hábitats perturbados se caracterizan por una menor diversidad taxonómica y funcional. La abundancia del murciélago vampiro común *D. rotundus* es un ejemplo conocido de las consecuencias del cambio de uso de suelo,

aunque en los sitios de estudio se encontró poca ganadería, se sabe que en otras áreas de la reserva esta actividad es mayor, por lo cual se espera que un aumento de esta actividad incremente la abundancia poblacional de esta especie. Esto sería sumamente delicado si tomamos en cuenta el papel del murciélago vampiro común en la salud pública y animal por la trasmisión del virus de la rabia, y que, el cambio de uso de suelo modifica las condiciones del ecosistema, lo cual puede facilitar la dispersión biogeográfica de las especies y sus patógenos asociados, así como sus interacciones (Foley et al., 2005). En años anteriores, algunos pobladores han realizado sacrificios indiscriminados de murciélagos cuando se incrementan las mordeduras del murciélago vampiro común en el ganado, principalmente mediante la quema de huecos de árboles y palmas de guano – *Sabal mexicana*, lo cual debe evitarse porque afecta a las poblaciones de murciélagos no hematófagos que utilizan estos refugios y cumplen funciones ecológicas importantes en los Pantanos de Centla.

Actualmente, algunos autores como Goncalves et al. (2021) pronostican que las comunidades de murciélagos neotropicales se homogeneizarán, de tal manera que los murciélagos generalistas de hábitat se expandirán, mientras que habrá una contracción del área de distribución de los murciélagos especialistas de hábitat. Por lo cual recomiendan aumentar la conectividad del paisaje

y salvaguardar las áreas protegidas, debido a que la dispersión será probablemente la clave para el futuro de la diversidad de los murciélagos neotropicales. Los murciélagos especialistas de hábitats son muy complejos, debido al uso de una gama restringida de hábitats es poco probable que crucen espacios hostiles para colonizar parches aislados adecuados, es por ello que no solo están amenazados por las alteraciones en su hábitat, sino también por la falta de acceso a nuevos hábitats que sean apropiados (Goncalves *et al.*, 2021). Para muchas especies de murciélagos, la conectividad del hábitat es muy importante, especialmente para aquellas especies que utilizan llamados de ecolocación de alta frecuencia para su desplazamiento y tienen un ámbito de sonar corto (menor longitud de onda), que regularmente son especies de hábitats conservados que no se adaptan a áreas abiertas. Contrario a lo que ocurre con especies generalistas que utilizan frecuencias más bajas para su desplazamiento y tienen una mayor longitud de onda, por lo cual pueden tolerar y desplazarse en áreas abiertas (Verboom y Huitema, 1997).

Bajo este contexto, la RBPC juega un papel significativo como ANP y como parte de un corredor ecosistémico con el Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos, que en conjunto integran 1 millón 9 mil 520.92 hectáreas. Este complejo ecosistémico proporciona una conectividad del paisaje trascendental para las especies y las interacciones ecológicas (CONANP y PNUD, 2020), por lo cual se recomienda mantener e incrementar las áreas conservadas en los Pantanos de Centla, evitando urgentemente las actividades humanas en las zonas núcleo y respetar las áreas destinadas exclusivamente a la conservación.

La diversidad beta indicó un recambio alto de especies entre las diferentes condiciones del hábitat, principalmente entre áreas conservadas y moderadamente perturbadas, ya que ambas condiciones aportan al reemplazo de especies. Contrario a lo que ocurre con las áreas perturbadas, que aportan muy poco al recambio, debido a que albergan menor riqueza y la mayoría de sus especies están representadas en las otras dos condiciones del hábitat. Por lo tanto, para conservar la diversidad de murciélagos en la RBPC es necesario: 1) seguir protegiendo las áreas conservadas, independientemente del tipo de hábitat, 2) evitar actividades agropecuarias, y 3) restaurar las

áreas degradadas mediante la reconversión de las actividades agropecuarias tradicionales a regenerativas dentro de zonas de aprovechamiento. Bajo este panorama, resalta la importancia de conservar los manglares, las selvas bajas (tintales) y medianas (pukteal), debido a que se ha reportado que son hábitats cruciales para la conservación de los murciélagos (Plasencia-Vázquez *et al.*, 2020; Valdez-Leal *et al.*, 2022; Pirod-Alayola y Sélem-Salas, 2023). Estos tipos de vegetación son significativos para especies como *R. naso* y *Noctilio leporinus* en la RBPC, que por sus hábitos de forrajeo y sus requerimientos de hábitat están estrechamente asociados a estos ecosistemas con cuerpos de agua (Borges-Jesús *et al.*, 2021). Por lo cual, la pérdida o modificación de estos ambientes afectarían drásticamente las poblaciones de estas y otras especies de murciélagos.

En el estado de Tabasco, la deforestación y el cambio de uso del suelo han sido radicales. Desafortunadamente, los Pantanos de Centla no han sido la excepción a estos problemas a lo largo de los años. De acuerdo con Guerra-Martínez y Ochoa-Gaona (2008) y De la Rosa (2016), en la RBPC, las selvas bajas inundables han sufrido la mayor transformación, perdiendo aproximadamente el 87 % de su extensión, en el período de 1990 al 2014. Así mismo, se han perdido 1,648 ha de manglar (11 % de la extensión de 1990), para expansión de parcelas agropecuarias. A partir del año 2014, se ha destinado aproximadamente 32 % (98,326 ha) de la superficie de la reserva para uso agropecuario, tres veces más que en 1990 (31,275 ha); incluso las actividades agropecuarias se realizan dentro de las zonas núcleo (De la Rosa, 2016). Estos datos alarmantes exhortan urgentemente la necesidad de proteger estos ecosistemas para el resguardo de la biodiversidad, sobre todo si consideramos que los remanentes de vegetación fuera de la reserva son significativamente más escasos (García-Morales *et al.*, 2014).

La mayoría de los registros de murciélagos corresponden a la familia Phyllostomidae y al género frugívoro, lo que en teoría supone una contribución fundamental en la dispersión de semillas, y por consecuencia, en la restauración vegetal de los Pantanos de Centla. En América tropical la familia Phyllostomidae es la más abundante y diversa, funcional y taxonómicamente (McNab, 1971; Fenton *et al.*, 1992; Cirranello y Simmons, 2020; Fle-

ming *et al.*, 2020). El gremio artropodófago fue el más representativo en áreas conservadas, principalmente por los registros de *R. naso*, una especie asociada a selvas inundables y áreas de manglar, debido a que estos ecosistemas le conceden un hábitat importante como sitios de refugio y forrajeo, además de brindarle mayor protección contra depredadores debido a las intrincadas raíces de los mangles (Borges-Jesús *et al.*, 2021). Estas áreas conservadas también fueron el hábitat exclusivo de especies de los gremios piscívoro y carnívoro. Esta diferenciación en la composición de especies y gremios tróficos indica que el ensamblaje de murciélagos responde acorde a las condiciones del hábitat, remarcando la importancia de proteger las áreas conservadas, principalmente si consideramos la variedad de funciones ecológicas que cumplen estas especies en el ecosistema (Kunz *et al.*, 2011; Castillo-Figueroa, 2020), y que la diversidad funcional está relacionada con el mantenimiento de los procesos ecológicos y los servicios ecosistémicos (Cadotte *et al.*, 2011).

Únicamente se registraron dos especies endémicas a Mesoamérica, capturadas en áreas conservadas. Mientras el 29 % de las especies registradas están catalogadas bajo algún estado de conservación. En el caso de los murciélagos, Sil-Berra *et al.* (2022) mencionan que existen pocas especies endémicas en comparación con otros grupos de mamíferos terrestres, debido principalmente a su capacidad de vuelo. Sin embargo, una desventaja de ser endémica y presentar una distribución restringida, es que regularmente son más vulnerables a las modificaciones del hábitat por actividades humanas, por lo que más de la mitad de las especies endémicas a México se encuentran en alguna categoría de riesgo. En la actualidad, este tipo de información es transcendental en los esfuerzos de conservación, ya que además de la vulnerabilidad de este tipo de especies, se suma el problema del cambio climático, que está provocando alteraciones en los patrones de distribución de las especies (Sil-Berra *et al.*, 2022).

La Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla juega un papel fundamental en la conservación de las especies de murciélagos, al encontrarse en un estado que conserva menos del 4 % de su vegetación original (Bello-Gutiérrez, 2004). Sin embargo, es necesario detener y revertir los procesos que por muchos años han alterado la biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas. Debido a que las

estimaciones de vulnerabilidad sugieren que en el Neotrópico, el impacto combinado del cambio climático y la pérdida de hábitat será mayor (Colwell *et al.*, 2008). Por lo tanto, comprender la dinámica de las especies bajo diferentes condiciones del hábitat es relevante para dirigir las acciones de manejo y conservación en los Pantanos de Centla.

Agradecimientos

Agradecemos a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por el financiamiento y la oportunidad de realizar el proyecto “Efecto del cambio de uso del suelo en la comunidad de murciélagos en Pantanos de Centla”. Al personal de la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla por su valioso apoyo como enlaces con las comunidades y la disposición en todo momento para desarrollar eficazmente el proyecto. Al personal de la reserva en la estación Tres Brazos, por su amabilidad durante los días de trabajo y estadía en la estación. A la asociación civil “Desarrollo y Medio Ambiente A.C.” (DERMAC) por ser la organización responsable del proyecto y a su personal por las facilidades otorgadas para su realización. A los grupos de monitores comunitarios de las localidades Tembladeras y El Faisán por apoyarnos en el trabajo de campo. A Fredy Falconi por su apoyo en la elaboración del mapa de ubicación de la RBPC. A José Pérez, Mario Villafuerte, José Ríos, Esteban Vázquez, y a todas las personas que de una u otra manera nos apoyaron en el trabajo de campo y oficina. Agradecemos a los editores de la Revista Mexicana de Mastozoología nueva época y dos revisores anónimos, por los comentarios y sugerencias que han mejorado la calidad y claridad del presente manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Barba-Macías, E., M.A. Mesa-Jurado, A. Espinoza-Tenorio y A. Ortega-Argueta. 2018. Biodiversity conservation in the Pantanos de Centla Biosphere Reserve: Ecological and socioeconomic threats. Pp. 455-477, en: *Mexican natural resources management and biodiversity conservation: Recent case studies* (A. Ortega-Rubio, ed.). Springer International Publishing. New York, EE. UU.
- Baselga, A. y C. Gómez-Rodríguez. 2019. Diversidad alfa, beta y gamma: ¿cómo medimos diferencias entre comunidades biológicas? *Nova Acta Científica Compostelana* (Biología), 26: 39-45.
- Bello-Gutiérrez, J. 2004. Mamíferos del estado de Tabasco: Diversidad y especies amenazadas. *Kuxulkab*, 9: 5-9.
- Borges-Jesús, K.P., J. Cu-Vizcarra, G. Escalo-Segura y J. Vargas-Contreras. 2021. Refugios diurnos del murciélago *Rhynchonycteris naso* (Chiroptera: Emballonuridae) en Laguna

- de Términos, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 69:274–290. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i1.43595>
- Bobrowiec, P.E. y R. Gribel. 2010. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation*, 13:204–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00322.x>
- Brandel, S.D., T. Hiller, T.K. Halczok, G. Kerth, R.A. Page y M. Tschapka. 2020. Consequences of fragmentation for Neotropical bats: the importance of the matrix. *Biological Conservation*, 252:108792. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108792>
- Brunet-Rossini, A.K. y G.S. Wilkinson. 2009. Methods for age estimation and the study of senescence in bats. Pp. 315–325, en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. (Kunz T. y S. Parsons, eds). The Johns Hopkins University Press. Baltimore, U.S.A.
- Cadotte, M.W., K. Carscadden y N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48:1079–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Carvalho, W.D., K. Mustin, F.Z. Farneda, I.J. de Castro, R. Hilário, A.C.M. Martins, J.D. Miguel, B.S. Xavier y J. Toledo. 2021. Taxonomic, functional and phylogenetic bat diversity decrease from more to less complex natural habitats in the Amazon. *Oecologia*, 197:223–239. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05009-3>
- Castillo-Figueroa, D. 2020. Why bats matters: a critical assessment of bat-mediated ecological processes in the Neotropics. *European Journal of Ecology*, 6:77–101. <https://doi.org/10.17161/eurojcol.v6i1.13824>
- Castro-Luna, A., V. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007. Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation*, 10:219–228. <https://doi.org/10.1111/j.14691795.2007.00097.x>
- Chao, A., N. Gotelli, T.C. Hsieh, E. Sander, K.H. Ma, R. Colwell y A. Ellison. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84:45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Cirranello, A.L. y N.B. Simmons. 2020. Diversity and Discovery: A golden age. Pp. 43–62, en: *Phyllostomid bats: A unique mammalian radiation* (Fleming, T.H., L.M. Dávalos y M.A.R. Mello, eds.). University of Chicago Press, Chicago, EE. UU.
- Clarke, F., M. Rostant y P. Racey. 2005. Life after logging: post-logging recovery of a neotropical bat community. *Journal of Applied Ecology*, 42:409–420. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01024.x>
- Colwell, R.K., G. Brehm, C.L. Cardelús, A.C. Gilman y J.T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322:258–261. <https://doi.org/10.1126/science.1162547>
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) y PNUD México (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo). 2020. *Resumen Ejecutivo del Programa de Adaptación al Cambio Climático del Complejo de las ANP's Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla-Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos*.
- De La Rosa, M. 2016. *Evaluando la eficacia de un área protegida costera ante el cambio de uso del suelo; la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla, México*. Tesis de Maestría, El Colegio de la Frontera Sur. Tabasco, México.
- Escalona Segura, G., J. Correa-Sandoval, J.A. Vargas-Contreras, X.L. García-Reynosa, A.H. Plasencia-Vázquez, G. Castillo-Vela E. y A. Vallarino-Moncada. 2017. *Inventario de aves y mamíferos en humedales de Laguna de Términos y Pantanos de Centla en Tabasco y Campeche*. El Colegio de la Frontera Sur Unidad Campeche. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. LH009. Ciudad de México, México.
- Faria, D., J.C. Morante-Filho, J. Baumgarten, et al. 2023. The breakdown of ecosystem functionality driven by deforestation in a global biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 283:110–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110126>
- Farneda, F.Z., R. Rocha, A. López-Baucells, et al. 2015. Trait related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *Journal of Applied Ecology*, 52:1381–1391. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12490>
- Farneda, Z., C.F.J. Meyer y C.E.V. Grelle. 2020. Effects of land-use change on functional and taxonomic diversity of Neotropical bats. *Biotropica*, 52:120–128. <https://doi.org/10.1111/btp.12736>
- Fenton, M.B., L. Acharya, D. Audet, et al. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruptions in the neotropics. *Biotropica*, 24:440–446. <https://doi.org/10.2307/2388615>
- Findley, J.S., E.H. Studier y D.E. Wilson. 1972. Morphological properties of bat wings. *Journal of Mammalogy*, 53:429–444. <https://doi.org/10.2307/1379035>
- Fleming, T.H., L.M. Dávalos y M.A.R. Mello. 2020. *Phyllostomid Bats: A unique mammalian radiation*. University of Chicago Press. Chicago, U.S.A. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226696263.001.0001>
- Foley, J., R. Defries, G. Asner, et al. 2005. Global consequences of land use. *Science*, 309:570–574. doi:10.1126/science.1111772.
- Fox, J. 2016. *Applied Regression Analysis and Generalized Linear Models*. 3 Edition. McMaster University, Sage Publications. New York, EE. UU.
- Galindo-González, J. y V. Sosa. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist*, 48:579–589. [https://doi.org/10.1894/00384909\(2003\)048<0579:FBIITA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/00384909(2003)048<0579:FBIITA>2.0.CO;2)
- Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana*, 20:239–243. <https://doi.org/10.21829/azm.2004.2022344>
- Galindo-González, J. 2007. Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones de mamíferos; el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 97–114, en: *Tópicos de sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos*. (Sanchez-Rojas, G. y A. Rojas-Martínez, eds.). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Hidalgo, México.
- García-Morales, R., E. Gordillo-Chávez, J. Valdez-Leal y C. Pacheco-Figueroa. 2014. Las áreas naturales protegidas y su papel en la conservación de los murciélagos del estado de Tabasco, México. *Therya*, 5:725–736. <https://doi.org/10.12933/therya-14-217>
- García-Morales, R. 2021. Lista actualizada de los murciélagos de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, cuencas Grijalva – Usumacinta. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 1:e2656. <https://doi.org/10.19136/era.a8n1.2656>
- Goncalves, F., E. Fisher y R. Dirzo. 2017. Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of Neotropical bats. *Biological Conservation*, 210:343–348. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.021>
- Goncalves, F., L. Sales, M. Galetti y M. Pires. 2021. Combined impacts of climate and land use change and the future restructuring of Neotropical bat biodiversity. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19:454–463. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.07.005>
- Guadarrama-Olivera, M. y G. Ortiz-Gil. 2000. Análisis de la flora de la Reserva de la Biosfera de los Pantanos de Centla,

- Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 15:67-104. <https://doi.org/10.19136/era.a15n30.620>
- Guerra-Martínez, V. y S. Ochoa-Gaona. 2008. Evaluación del programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla en Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 24:135-146.
- Haynes, K. y J. Cronin. 2004. Confounding of patch quality and matrix effects in herbivore movement studies. *Landscape Ecology*, 19:119-124. <https://doi.org/10.1023/B:LAND.0000021721.41349.85>
- Hidalgo-Mihart, M.G., F. Contreras-Moreno, A. de la Cruz, D. Jiménez-Domínguez, R. Juárez-López, S. Oporto-Peregrino y R. Ávila-Flores. 2016. Mamíferos del estado de Tabasco. Pp. 441-472, en: *Riqueza y Conservación de los Mamíferos en México a Nivel Estatal* (Briones-Salas, M., Y. Hortelano-Moncada, G. Magaña-Cota, G. Sánchez-Rojas y J.E. Sosa-Escalante, eds.). Instituto de Biología-UNAM, Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. y Universidad de Guanajuato. México.
- INE (Instituto Nacional de Ecología) y SEMARNAP (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). 2000. *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla*. México, D.F.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 1989. Mapas topográficos E15B61, E15B62, E15B63, E15B71, E15B72, E15B73, E15B81, E15B82, E15B83, E15D11, E15D12 Y E15D13. Escala 1:50,000. México.
- Jones, K., K.E. Barlow, N. Vaughan, A. Rodríguez-Durán y M. Gannon. 2001. Short-term impacts of extreme environmental disturbance of Puerto Rico. *Animal Conservation*, 4:59-66. <https://doi.org/10.1017/S1367943001001068>
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2):363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88:2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Jost, L., A. Chao y R. Chazdon. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. Pp. 66-87, en: *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* (Magurran, A. y B. McGill, eds.). Oxford University Press. New York, EE. UU.
- Klingbeil, B. y M. Willig. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 46:203-213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01594.x>
- Kunz, T.H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobova y T. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223:1-38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Lambin, E.F., B.L. Turner, H.J. Geist, et al. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, 11:261-269. [https://doi.org/10.1016/S0959-3780\(01\)00007-3](https://doi.org/10.1016/S0959-3780(01)00007-3)
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. First edition. Princeton University Press. New York, EE. UU.
- Mammal Diversity Database of the American Society of Mammalogists. 2024. *Mammal Diversity Database*, version 1.6. Disponible en: <<https://www.mammaldiversity.org/>>. [Consultado el 23 de octubre de 2024].
- McNab, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52:352-358. <https://doi.org/10.2307/1934596>
- Medellín, R. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el Neotrópico húmedo mexicano. Pp. 333-354, en: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds). Vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozoología. México.
- Medellín, R.A., M. Equihua y M.A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14:1666-1675. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x>
- Medellín, R., H. Arita y O. Sánchez. 2008. *Identificación de los murciélagos de México: Clave de campo*. Segunda edición. México. D.F.
- Medrano-Pérez, O.R., R. Payano-Almánzar y L.N. López-Jiménez. 2021. Caracterización geomorfológica e hidroclimatológica de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, México. *Acta Universitaria*, 31:e2846. <http://doi.org/10.15174.au.2021.2846>
- Merritt, J. 2010. *The biology of small mammals*. Johns Hopkins University. Baltimore, EE. UU.
- Meyer, C.F.J., J. Frund, W. Pineda-Lizano y E. Kalko. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology*, 45:381-391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x>
- Meyer, C.F.J., M.J. Struebig y M.R. Willig. 2016. Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. Pp. 63-103, en: *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world* (Voigt C.C. y T. Kingston, eds.). Springer Open.
- Moreno, C.E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, España.
- Moreno, C.E., F. Barragán, E. Pineda y N.P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82:1249-1261. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.745>
- Newbold, T., L.N. Hudson, S. Contu, et al. 2018. Widespread winners and narrow-ranged losers: land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide. *PLOS Biology*, 16:1-24. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006841>
- Plasencia-Vázquez, A.H., G. Escalona-Segura, J.D. Cú-Vizcarrá, K.P. Borges-Jesús, A. Serrano, Y. Ferrer-Sánchez y J.A. Vargas-Contreras. 2020. Diversidad de murciélagos en la selva baja inundable del sureste de México. *Revista de Biología Tropical*, 68:623-640. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i2.38899>
- Patterson, B., M. Willig y R. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. Pp. 536-579, en: *Bat ecology* (Kunz, T. y M. Fenton, eds.). University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- Peters, S., J. Malcom y B. Zimmerman. 2006. Effects of selective logging on bat communities in the Southeastern Amazon. *Conservation Biology*, 20:1410-1421. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00526.x>
- Pirod-Alayola, J.A. y C.I. Sélem-Salas. 2023. Los manglares: un hogar para los murciélagos. *Desde el Herbario CICY*, 15:50-56.
- Potapov P., M.C. Hansen, L. Laestadius, et al. 2017. The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science Advances*, 3:e1600821. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600821>
- Pravalié R. 2018. Major perturbations in the Earth's forest ecosystems. Possible implications for global warming. *Earth-Science Reviews*, 185:544-571. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.06.010>
- Ramos, R. y M.A. Palomeque de la Cruz. 2023. Cambio de uso de suelo y escenarios prospectivos en el estado de Tabasco (México). *Anales de Geografía de la Universidad Complutense*, 43:185-209. <https://doi.org/10.5209/aguc.85944>
- Ramsar - Convención Sobre los Humedales. 2017. *Convención relativa a los humedales de importancia internacional*. Disponible en: <<http://www.ramsar.org/es>>. [Consultado el 07 de junio de 2017].
- Reid, F. 2009. *A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico*. Oxford University Press. New York, EE. UU.

- Ricketts, T., G.C. Daily, P. Ehrlich y C.D. Michener. 2004. Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101:12579-12582. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405147101>
- Rocha, R., A. López-Baucells, F.Z. Farneda, et al. 2017. Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats: disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. *Landscape Ecology*, 32:31-45. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0425-3>
- Rocha, R., O. Ovaskainen, A. López-Baucells, et al. 2018. Secondary forest regeneration benefits old-growth specialist bats in a fragmented tropical landscape. *Scientific Reports*, 8:3819. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21999-2>
- Shukla, P.R., J. Skeg, E.C. Buendia, et al. 2019. *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Sil-Berra, LM., M. Aguilar, M.A. Márquez-Medero y J.M. Cervantes-Cruz. 2022. De México para el mundo... Los murciélagos endémicos. *Therya ixmana*, 1:29-31. https://doi.org/10.12933/therya_ixmana-22-193.
- Simmons, N.B. y A.L. Cirranello. 2024. *Bat species of the world: A taxonomic and geographic database*. Version 1.6. Disponible en: < <https://batnames.org/> >. [Consultado el 23 de octubre de 2024].
- Staude, I.R., L.M. Navarro y H.M. Pereira. 2020. Range size predicts the risk of local extinction from habitat loss. *Global Ecology and Biogeography*, 29:16-25. <https://doi.org/10.1111/geb.13003>
- Starik, N., T. Gottert, E. Heitlinger y U. Zeller. 2019. Bat community responses to structural habitat complexity resulting from management practices within different land use types - A case study from North-Eastern Germany. *Acta Chiropterologica*, 20:387-405. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.2.010>
- Soriano, P. y J. Ochoa. 2001. The consequences of timber exploitation for bat communities in tropical America. Pp. 153-166, en: *The cutting edge: conserving wildlife in logged tropical forests* (Fimbel, R.A., A. Grajal y J.G. Robinson, eds.). Columbia University Press. New York, EE. UU.
- Valdez-Leal, JD., E. Hernández-Morales, C. Pacheco-Figueroa, F.J. Hernández-Sánchez y E.J. Moguel-Ordoñez. 2022. Bat community structure in the Tabasco plain wetlands. *Agro Productividad*, <https://doi.org/10.32854/agrop.v14i6.2200>
- Verboom, B. y H. Huitema. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology*, 12:117-125. <https://doi.org/10.1007/BF02698211>
- Wilson, M. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72:1055-1062.
- Zavala, J y O Castillo. 2002. Cambios de uso de la tierra en el estado de Tabasco. Pp. 38-54, en: *Plan de uso sustentable de los suelos de Tabasco* (Palma-López, D. y A. Triano, eds.). Vol. II. Colegio de Postgraduados ISPROTAB, Tabasco, México.