



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL,
UNIDAD OAXACA**

**Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros (Familia:
Phyllostomidae), en tres tipos de hábitats contrastantes en Pluma Hidalgo,
Oaxaca.**

**TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:**

**DOCTOR EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

ANTONIO GARCÍA MÉNDEZ

**DIRECTOR:
DR. JOSÉ ANTONIO SANTOS MORENO**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México

Diciembre 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 13:30 horas del día 06 del mes de diciembre del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA

para examinar la tesis titulada:

Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros (Familia: Phyllostomidae), en tres tipos de hábitats contrastantes en Pluma Hidalgo, Oaxaca

Presentada por el alumno:

García
Apellido paterno

Nombre(s): Antonio

Méndez
Apellido materno

Con registro:

B	1	5	0	5	4	9
---	---	---	---	---	---	---

Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Director(a) de tesis

Dr. José Antonio Santos Moreno

Dr. Celerino Robles Pérez

Dr. Matthias Rös

Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro

Dr. Gustavo Hinojosa Arango

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
CIUDAD OAXACA
I.P.N.

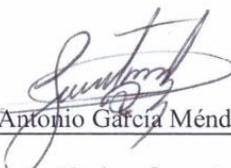


INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca el día 06 del mes de diciembre el año 2019, el (la) que suscribe Antonio García Méndez alumno(a) del Programa de Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro B150549, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. José Antonio Santos Moreno y cede los derechos del trabajo titulado: Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros (Familia: Phyllostomidae), en tres tipos de hábitats contrastantes en Pluma Hidalgo, Oaxaca al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección angamemar@gmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


Antonio García Méndez
Nombre y firma



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

DEDICATORIA

A Lili por su amor y apoyo

A mi hijo Toñito, quien es y será mi fuerza y razón de vivir

A mi mamá y papá quienes me han dado la oportunidad de seguir mis sueños

A mis hermanos que han sido mi apoyo moral y mi ejemplo a seguir

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de doctorado. A la Secretaría de Investigación y Posgrado (SIP) del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico brindado mediante los proyectos SIP-20171154 y SIP-20180613.

A la Dra. Demetria Mondragón Chaparro, Dr. Matthias Rös, Dr. Celerino Robles Pérez y Dr. Gustavo Hinojosa Arango, por su asesoría durante las evaluaciones y redacción de la tesis.

Al Dr. José Antonio Santos Moreno por darme la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo, por confiar en mí para la realización del proyecto y sobre todo por su asesoría y paciencia al momento de la realización de la tesis y por supuesto, por su amistad.

A la M. en C. Martha Virginia Olvera García, curadora de la Colección de Frutos y Semillas del Herbario Nacional (MEXU), del Instituto de Biología, UNAM, por asesorarme en la identificación de las semillas colectadas.

A las autoridades del municipio de Pluma Hidalgo por las facilidades brindadas para llevar a cabo el trabajo de campo. A cada uno de los dueños de los predios en donde se trabajó, particularmente al Sr. Rigoberto Ramos y familia, por su confianza, apoyo y pasión por conocer sobre los murciélagos.

A Omar Suárez García, David Cruz, Mariana Hernández, por su compañía y apoyo durante el trabajo de campo.

Resumen general

La familia Phyllostomidae contiene un grupo importante de murciélagos frugívoros que son considerados importantes dispersores de semillas. Las modificaciones en el paisaje por el cambio de uso de suelo, genera variaciones en los ensambles de murciélagos frugívoros, provocando de esta manera, que solamente algunas especies puedan atravesar áreas deforestadas y dispersar semillas. En el presente estudio se analizó la variación estacional de los ensambles de murciélagos y además se determinó qué especies de murciélagos son importantes en la dispersión de semillas en una selva estacional en la Sierra Sur del estado de Oaxaca, México. El estudio tuvo una duración de dos años (a partir de junio 2016 a mayo 2018). Los murciélagos fueron capturados mediante la instalación de redes de niebla abarcando la temporada de lluvias y de sequías. El patrón estacional en la diversidad y composición de los ensambles de murciélagos no fue un factor determinante, al no encontrarse diferencias estadísticamente significativas entre ni dentro de las temporadas. El gremio de los murciélagos frugívoros especialistas de *Ficus* y *Piper* estuvo presente en ambas temporadas (Capítulo II). Los murciélagos frugívoros consumen frutos de especies de plantas principalmente de las familias Piperaceae, Urticaceae, Moraceae y Solanaceae y dispersan especies pioneras ($n = 12$) y tardías ($n = 13$). Los arbustos fueron las formas de vida más frecuentes, seguidas de los árboles y herbáceas. *Sturnira hondurensis* y *S. parvidens* fueron las especies con el valor del índice de importancia del dispersor más altos. La dispersión de semillas entre los tres tipos de hábitats estadísticamente no fue significativa ($F_{2, 28} = 0.939$; $p = 0.34$; Capítulo III). La riqueza y abundancia de los murciélagos frugívoros no se ve afectada por la temporalidad. Por otro lado, la capacidad que tienen los murciélagos de visitar diferentes tipos de vegetación en una sola noche para alimentarse, permite que dispersen semillas de un sitio a otro. La región de la Sierra Sur y particularmente el municipio de Pluma Hidalgo, es un área importante para el estudio y conservación de los murciélagos, al presentar una diversidad de especies comparable con otras regiones del país.

Palabras clave: Pluma Hidalgo, Selva seca, Murciélagos frugívoros, Dispersión de semillas.

Abstract

The Phyllostomidae family have an important group of frugivorous bats that are considered important seed dispersers. The modifications in the landscape due to the change in land use, generates variations in the assemblages of fruit bats, thus causing only some species to cross deforested areas and disperse seeds. In the present study, we analyzed the seasonal variation of bats assemblages and it was also determined which species of bats are important in seed dispersal in a seasonal forest in the Southern Sierra of state of Oaxaca, Mexico. The study lasted two years (from June 2016 to May 2018). The bats were captures by mist nets in the rainy and drought season. The seasonal pattern in the diversity and composition of bat assemblages was not a determining factor, as no statistically significant differences were found between or within the seasons. The guild of fruits bats specialized in *Ficus* and *Piper* was present in both seasons (Chapter II). Frugivorous bats ate fruits of plant species mainly from Piperaceae, Urticaceae, Moraceae and Solanaceae families, and dispersed pioneer ($n = 12$) and late ($n = 13$) species. Shrubs were the most frequent life forms, followed by trees and herbaceous. *Sturnira hondurensis* and *S. parvidens* were the bats with the highest value of index of the disperser. Seed dispersion among the three types of habitats was not statistically significant ($F_{2, 28} = 0.939$; $p = 0.34$; Chapter III). The richness and abundance of frugivorous bats is not affected by temporality. On the other hand, the ability that bats have to visit different types of vegetation in one night to feed, allows them to disperse seeds from one site to another. The region of the Sierra Sur and particularly the municipality of Pluma Hidalgo is an important area for the study and conservation of bats, presenting a diversity of species comparable to other regions of the country.

Key Word: Pluma Hidalgo, Dry forest, Frugivorous bats, Seeds dispersal.

Índice

Capítulo 1. Introducción, Objetivos y Antecedentes	2
1.1.- Introducción	3
1.3.- Objetivos	4
1.3.1- General	4
1.3.2. Específicos.....	4
1.2.- Antecedentes	6
1.2.1.-Las selvas tropicales estacionales	6
1.2.2.- Efecto de la variación temporal en los ensamblajes de murciélagos	7
1.2.3.- Dispersión de semillas por murciélagos.....	8
1.4. Literatura citada.....	10
Capítulo II. Seasonal variation of bat assemblages in deciduous forests of Sierra Sur, Oaxaca, Mexico	15
Capítulo III. Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae), en tres tipos de hábitats contrastantes en la Sierra Sur, Oaxaca, México	47
3.1.- Resumen	48
3.2.- Introducción	49
3.3.- Método	51
3.4.- Resultados	54
3.5.- Discusión.....	56
3.6.- Literatura citada.....	59
3.7.- Tablas y Figuras	63
Capítulo IV. Conclusión general	70
4.1.- Conclusión general.....	71
4.2.- Literatura citada.....	73
Apéndice 1. New tent architecture roost by <i>Dermanura phaeotis</i> (Miller, 1902) (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Mexico.....	75

Capítulo 1. Introducción, Objetivos y Antecedentes

1.1.- Introducción

Los murciélagos frugívoros pueden desplazarse a través de áreas abiertas y cerradas en paisajes tanto fragmentados como continuos, participando en la configuración y establecimiento de la estructura y composición de la vegetación, a través de la dispersión de semillas (Medellín et al., 2000; Simmons, 2005). Un grupo importante de dispersores de semillas en los bosques tropicales, son los murciélagos frugívoros, pertenecientes a la familia Phyllostomidae (Estrada et al., 1993; Henry y Kalko, 2007; Medellín, 2009; Boyles et al., 2011), de las 173 especies que incluye la familia, 96 son murciélagos frugívoros (Fleming et al., 2005).

En el Neotrópico los filostómidos son dispersores de semillas de aproximadamente 549 especies de plantas pertenecientes a 62 familias (Altringham, 1996; Arteaga et al., 2006; Lobova et al., 2009; Ribeiro-Melo, 2009). Se ha reconocido su efectividad en la dispersión de semillas desde el punto de vista cuantitativo, al alimentarse en una noche de hasta siete frutos (Morrison, 1978). Además, son importantes desde el punto de vista de la regeneración, puesto que dispersan plantas pioneras de distintos hábitos: trepadoras, arbustos pioneros o árboles y palmas de bosque primario (Kalko et al., 1996; Kalko y Condon, 1998).

La capacidad que tienen los murciélagos frugívoros de sobrevolar zonas aledañas a los bordes de los bosques y dispersar semillas allí, parece no ser propia de otros importantes dispersores de semillas, como aves y primates (Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1984; Herrera, 2002). Gracias a esta característica, los murciélagos dispersan más semillas que las aves en hábitats que han sufrido intervención antrópica (Medellín y Gaona, 1999; Galindo-González et al. 2000). Sin embargo, se ha observado que los ensambles de murciélagos frugívoros presentan variaciones en la riqueza y abundancia de especies, de acuerdo al tipo de hábitat (Wilson et al., 1996; Galindo-González, 1998; Medellín y Gaona, 1999; Galindo-González et al., 2000), y la época del año en ambientes tanto fragmentados como conservados (Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010; Vleut et al., 2013; Bolívar-Cimé et al., 2014; García-García y Santos Moreno, 2014).

Particularmente, en las selvas secas los cambios estacionales en la disponibilidad de alimento están marcados por la variación en la precipitación (Janzen, 1976; Murphy y Lugo, 1995; Ramos-Pereira et al., 2010), presentándose máximos de fructificación durante la temporada de lluvias (Murphy y Lugo, 1995). De esta manera, los ensambles de murciélagos

frugívoros están determinados por la disponibilidad de los recursos entre temporadas (Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010; García-García y Santos Moreno, 2014). Sin embargo, en el Neotrópico, las selvas están siendo transformadas por el cambio de uso de suelo, en un mosaico heterogéneo de pastizales, vegetación secundaria, fragmentos de selvas y áreas de cultivo (Guevara et al., 1997; Noss et al., 2006). Debido a lo anterior, se ha documentado que los patrones estacionales de la composición y estructura de los ensambles de murciélagos frugívoros varían en mayor medida en selvas fragmentadas en comparación con selvas continuas (Chávez y Ceballos, 1994; Meyer et al., 2008). Sin embargo, poco se sabe de dicha variación estacional y la variación en la efectividad de dispersión en ambientes que han sido modificados en pastizales y cafetales, por las actividades humanas, por lo que nos planteamos los siguientes objetivos.

1.3.- Objetivos

1.3.1- General

Conocer el papel que tienen los murciélagos frugívoros en la dispersión de semillas en tres tipos de hábitats contrastantes, en una selva estacional en Pluma Hidalgo, Oaxaca.

1.3.2. Específicos

I. Evaluar si la temporalidad (lluvias y sequías) genera variaciones en la composición de los ensambles de murciélagos, considerando la diversidad, riqueza y abundancia de especies y de gremios tróficos.

- ¿Cómo están conformados los ensambles de murciélagos entre las temporadas climáticas en una selva seca?

Hipótesis 1: La composición de los ensambles de murciélagos será diferente entre las temporadas de lluvias y de sequía, debido a que durante la época de lluvias la disponibilidad de alimento es mayor, lo que genera un aumento en la riqueza y abundancia de murciélagos (Chávez y Ceballos, 2001; García-García y Santos-Moreno, 2014).

- ¿Qué gremio alimenticio presentará más variación entre temporadas? y ¿la variación será la misma entre y dentro de cada temporada?

Hipótesis 2: El gremio de los murciélagos frugívoros aumentará en número de especies e individuos durante la época de lluvias y dentro de cada una de las temporadas se espera que no haya cambios significativos en la riqueza, abundancia y composición de los gremios alimenticios. Dado que la fructificación y por lo tanto la disponibilidad de frutos aumentan durante la temporada de lluvias y disminuye durante la época de sequía, los murciélagos frugívoros son más abundantes y diversos cuando hay mayor disponibilidad de alimento (Aguar y Marinho-Filho, 2004; Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010).

- Determinar qué especies de murciélagos son los principales agentes dispersores de semillas y qué especies de plantas forman parte de la dieta de los murciélagos frugívoros, en la Selva, Cafetal y Pastizal.

Hipótesis 1: Las especies de murciélagos frugívoros generalistas, serán más abundantes y los principales dispersores de semillas en el Cafetal y Pastizal, que los murciélagos especialistas de frutos del dosel, quienes serán más frecuentes en la Selva. Debido a que la mayoría de las especies de plantas consumidas por los murciélagos frugívoros son árboles y arbustos de sucesión temprana (especies pioneras), predominantes en áreas deforestadas o con disturbio antropogénico (Gorchov et al., 1993; Galindo-González, 1998; Galindo-González et al., 2000).

- Hipótesis 2: Las especies de murciélagos de los géneros *Sturnira* y *Carollia* que tienen dieta especializada en especies pioneras de arbustos y herbáceas, presentarán el Índice de Importancia del Dispersor (IID) más alto en el Pastizal y el Cafetal comparado con la Selva, donde especies del género *Artibeus* y *Dermanura* consumen frutos de especies de árboles de sucesión tardía. Debido principalmente a que los géneros *Sturnira* y *Carollia* son frugívoros especialistas en plantas de *Piper* y *Solanum* que forrajean en el sotobosque. Mientras que especies del género *Artibeus* se enfocan en frutos de árboles de *Ficus* y *Cecropia*, pueden forrajear a nivel del dosel y del sotobosque (Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010; García-García y Santos-Moreno, 2014).

Cada uno de los objetivos e hipótesis planteados en este trabajo son abordados en los siguientes capítulos. El capítulo II analiza la variación estacional de los ensambles de murciélagos, tomando en cuenta la diversidad, riqueza y abundancia de especies y de gremios alimenticios. En el capítulo III se investiga qué especies de murciélagos son los que contribuyen más a la dispersión de semillas y qué especies de plantas constituyen en la dieta de los murciélagos. En el capítulo IV, se realiza una conclusión general de los resultados. En el apéndice 1 (nota científica publicada en la revista *Mammalia*) se describe una nueva arquitectura de tienda-refugio por *Dermanura phaeotis*, murciélago frugívoro registrado en el Pastizal, donde dispersó semillas de especies de plantas del género *Ficus*.

1.2.- Antecedentes

1.2.1.-Las selvas tropicales estacionales

Las selvas caducifolias y subperennifolias, denominadas selvas secas estacionales, se caracterizan por una marcada estacionalidad en la distribución de la precipitación y por presentar meses de prolongada sequía (Janzen, 1967; Mooney et al., 1995; Murphy y Lugo, 1995; Miles et al., 2006). Se distribuyen por la vertiente del pacífico en el oeste de México del centro de Sonora y sureste de Chihuahua hasta el sur de Chiapas, pasando por la costa de Guatemala hasta Costa Rica, y en Sudamérica se localiza al norte de Colombia y Venezuela y el noreste de Brasil (Ceballos, 1995; Trejo y Dirzo, 2002; Miles et al., 2006).

Las selvas del Neotrópico albergan una gran diversidad de flora y fauna (Ceballos, 1995). En cuanto a número de especies de mamíferos, las selvas lluviosas presentan la mayor riqueza (76-150 especies), con respecto a las selvas secas (46-110 especies). Sin embargo, en estas últimas se caracterizan por tener altos niveles de endemismos, principalmente de anfibios y reptiles, y específicamente de mamíferos (22-26 especies; Bullock et al., 1995; Ceballos, 1995; Trejo y Dirzo, 2002; Stoner y Timm, 2004), en tanto que muestran una alta diversidad de murciélagos (15-67 especies), en especial las selvas secas (Medellín, 1993; Medellín et al., 2000; Bernard y Fenton, 2002; Zortéa y Alho, 2008).

Los cambios estacionales que presentan las selvas caducifolias y subperennifolias provocados por la precipitación y la humedad tienen efectos directamente en la fenología de las plantas y las condiciones microclimáticas (Janzen, 1967; Bullock et al., 1995; Ramos-

Pereira et al., 2010). Estos cambios repercuten en la variación temporal de las fuentes de alimentación (insectos, frutos y néctar) para diferentes grupos de fauna (Janzel, 1967; Ceballos, 1995). Se ha observado que la abundancia, densidad y actividad de los insectos esta correlacionada con la precipitación, al presentar valores máximos en riqueza y abundancia en la estación húmeda (Palacios-Vargas et al., 2007; Castaño-Meneses, 2014).

La producción de frutos se presenta al menos dos veces al año, principalmente al inicio y finales de la estación lluviosa (Murphy y Lugo, 1995). Mientras que la floración se produce principalmente en la temporada de sequía, con máximos al principio y final de la temporada (Murphy y Lugo, 1995; Trejo y Dirzo, 2002). Por lo tanto, los ensambles (grupos de individuos filogenéticamente relacionados que usan un conjunto de recursos similar dentro de una comunidad, Fauth et al., 1996), de mamíferos presentan diversas respuestas de comportamiento y fisiológicas, para hacer frente a estas fluctuaciones en la disponibilidad del alimento (Ceballos, 1995; Mendes-Ponte, 2004; Stoner y Timm, 2004; Bauer y Hoye, 2014).

1.2.2.- Efecto de la variación temporal en los ensambles de murciélagos

Los cambios estacionales en la disponibilidad de alimento en las selvas tropicales secas influyen directamente en la composición y abundancias de especies de los ensambles de murciélagos (Fenton et al., 1992; Medellín et al., 2000; Kalko y Handley, 2001; Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010; Vleut et al., 2013; Bolívar-Cimé et al., 2014; García-García y Santos-Moreno, 2014). De esta manera, los murciélagos, debido a la gran diversidad de especies y gremios alimenticios, son considerados un grupo idóneo para analizar el efecto de la variación temporal y estacional en sus ensambles en selvas tropicales secas (Estrada et al., 1993; Galindo-González, 1998; Aguirre et al., 2003; Muscarella y Fleming, 2007; Lobo et al., 2009; Kunz et al., 2011).

De acuerdo a sus hábitos de forrajeo, dieta y vagilidad, los murciélagos responden diferencialmente a las variaciones en la disponibilidad de alimento (Aguirre et al., 2003; Kunz et al., 2011; da Rocha et al., 2015). Algunos gremios alimenticios presentan altas abundancias relativas en los meses de lluvias y otros en los meses de sequías (Ribeiro-Mello, 2009). Durante la temporada húmeda los ensambles de murciélagos frugívoros del dosel y

sotobosque aumentan considerablemente en riqueza y abundancia, principalmente por la abundancia de frutos maduros, y disminuyen en la época de sequía (Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010; Bolívar-Cimé et al., 2014; da Rocha et al., 2015). No obstante, el gremio de los frugívoros del sotobosque no presenta cambios significativos en abundancias relativa durante los meses de sequía, dado que hay especies de plantas de sucesión primaria que fructifican durante todo el año, siendo principalmente fuente de alimento para murciélagos frugívoros generalistas (Fenton et al., 1992; Willig et al., 2007; Ribeiro-Mello, 2009; Bolívar-Cimé et al., 2014).

Un patrón similar se observa en el gremio de los murciélagos insectívoros, que incrementan su riqueza y abundancia durante la estación de lluvias, al aumentar la disponibilidad de insectos durante esta temporada (Kalko et al., 1999; Kalko y Kalko, 2006). Por otro lado, el gremio de los nectarívoros tiende a ser más diverso durante la estación seca cuando hay máximos de floración (Chávez y Ceballos, 2001; da Rocha et al., 2015). En general la estructura de las comunidades de murciélagos cambia significativamente entre las temporadas climáticas, registrándose un número mayor de gremios alimenticios en la temporada de lluvias (Flores-Saldaña, 2008; da Rocha et al., 2015). De esta manera, la variación temporal de los ensamblajes de murciélagos es una consecuencia por lo menos parcial de la estacionalidad climática (Ceballos, 1995; Stoner y Timm, 2004), principalmente en especies fitófagas, murciélagos que utilizan como fuente de alimentación a las plantas, nectarívoros y frugívoros (Ribeiro-Mello, 2009; Bolívar-Cimé et al., 2013).

1.2.3.- Dispersión de semillas por murciélagos

Los murciélagos con 1,116 especies son el segundo Orden de mamíferos más diverso en el mundo, solo superados por los roedores (Simmons, 2005). Esta diversidad también se ve reflejada en su amplia variedad de hábitos alimenticios (Kalko, 1998), con especies que se alimentan de frutos, insectos, polen, néctar, peces, sangre y de pequeños vertebrados (Fenton, 1992; Kalko 1998; Patterson et al., 2003). Derivado de esta diversidad de especies y de gremios alimenticios, los murciélagos proveen una gran diversidad de servicios ecológicos tales como polinización, control de plagas y dispersión de semillas (Kunz 1973; Gorchov et al., 1993, Medellín 2009, Boyles et al., 2011).

A través de la dispersión de semillas los murciélagos frugívoros tienen un papel ecológico crucial para el mantenimiento y regeneración de los ecosistemas tropicales (Fleming, 1988; Medellín et al., 2000; Bernard y Fenton, 2007; Galindo-González et al., 2000), al consumir y dispersar semillas de un gran número de especies de plantas y formas de vidas (Arteaga et al., 2006; Ribeiro-Melo, 2009; Lobova et al., 2009). La mayoría de las especies de plantas consumidas por los murciélagos frugívoros, son árboles y arbustos de sucesión temprana (especies pioneras), predominantes en áreas deforestadas o con disturbio antropogénico (Gorchov et al., 1993; Arita, 1997). De igual manera, hay especies de murciélagos frugívoros que dispersan semillas de árboles de sucesión tardía de los fragmentos de bosque hacia sitios de vegetación secundaria (Kalko et al., 1996; Galindo-González, 1998; Galindo-González et al., 2000)

En la familia Phyllostomidae, las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae incluyen especies frugívoras, que dependiendo de los hábitos de forrajeo y la dieta se dividen en dos grandes gremios alimenticios (Bonaccorso, 1979). Frugívoros del dosel (Stenodermatinae), se alimentan de frutos de árboles, aunque hay miembros de esta familia que pueden forrajear al nivel del suelo, consumiendo frutos de arbustos y herbáceas (Bonaccorso, 1979; Ribeiro-Mello, 2009), y frugívoros del sotobosque (Carollinae) se especializan en frutos de arbustos y de árboles (Bonaccorso, 1979; Kalko, 1998).

Se ha demostrado que ciertas especies de murciélagos frugívoros son más abundantes en vegetación secundaria (sitios perturbados) que en bosques conservados, principalmente porque encuentran con más frecuencia su alimento en estas zonas (Fenton, 1993; Fleming, 1991; Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García-Morales, et al., 2012, Vleut et al., 2015). Además la efectividad de los murciélagos frugívoros como agente dispersores de semillas se ve influenciada tanto a nivel de paisaje, por el área de cobertura de bosques alrededor de los hábitats fragmentado (Vleut et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2013), como a nivel de hábitat, principalmente por la riqueza de especies de plantas (Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2013).

1.4. Literatura citada

- Aguiar, L. M. de S. y J. Marinho-Filho. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(2):385-390.
- Altringham, J. D. 1996. *Bats: biology and behavior*. Oxford University Press. Oxford, Inglaterra.
- Aguirre, L. F., L. Lens, R. Van Damme y E. Matthysen. 2003. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a Neotropical savanna in Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19:367-374.
- Arita, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology* 66:83-97.
- Arteaga, L., L. Aguirre y I. Moya. 2006. Seed rain produced by bats and birds in forest islands in a Neotropical Inglete. *Biotropica* 38(6): 718-724.
- Bauer, S. y B. J. Hoye. 2014. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* 344, 1242552–1242552.
- Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M. C. MacSwiney G., C. Muñoz-Robles y J. Tun-Garrido. 2013. Response of phytophagous bats to patch quality and landscape attributes in fragmented tropical semi-deciduous forest. *Acta Chiropterologica* 15(2):399-409.
- Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M. C. MacSwiney G. y V. J. Sosa. 2014. Effects of landscape matrix, patch quality and seasonality on the diet of frugivorous bats in tropical semi-deciduous forest. *Wildlife Research* 41:454-464.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. In *The Florida State Museum, Biological Sciences Bulletin* 24. The Florida State Museum, Gainesville. p. 359-408.
- Boyles, J. G., P. M. Cryan, G. F. McCracken y T. H. Kunz. 2011. Economic importance of bats in agriculture. *Science* 332(6025):41-42.
- Bernard, E. y M. B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests and savannas in Central Amazonia, Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 80(6):1124-1140.
- Bullock, S. H., A. Mooney y E. Medina. 1995. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge. p 450.
- Castaño-Meneses, G. 2014. Trophic guild structure of canopy ants community in a Mexican tropical deciduous forest. *Sociobiology* 61:35-42.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in Neotropical Deciduous Forests. *En Seasonally Dry Tropical Forests*, S. Bullock, E. Medina y H. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 195-220.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. *En Frugivores and seed dispersal*, A. Estrada y T. H. Fleming (Eds.). Dordrecht, Dr. W. Junk Publ. p. 119-135.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:27-44.
- Cosson, J. F., S. Ringuet, O. Claessens, J. C. De Massary, A. Dalecky, J. F. Villiers, L. Granjon y J. M. Pons. 1999. Ecological changes in recent land-bridges islands in

- French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biological Conservation*, 91: 213–222.
- da Rocha, A. P., J. Ruiz-Esparza, A. de S. Ribeiro y S. F. Ferrari. 2015. Species diversity and seasonal variation in the composition of a bat community in the semi-arid Brazilian caatinga. *Acta Scientiarum* 37(2):197-203.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y Jr. D. Meritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309-318.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Jr. Resetarits, J. Van Buskirk y S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*. 147(2):282–286.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist and D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440–446.
- Fleming, T. H., R. Breitwisch y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18:91-109.
- Fleming, T. H. 1988. *The short-tailed fruit bat. A study in plant-animal interactions.* University Chicago Press, Chicago.
- Fleming, T. H., N. Muchhala y J. F. Ornelas. 2005. New World nectar-feeding vertebrates: community patterns and processes. *En Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa, R. A. Medellín y V. Sánchez-Cordero (eds.)*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 161-184.
- Flores-Saldaña, M. G. 2008. Estructura de las comunidades de murciélagos en un gradiente ambiental en la reserva de la biosfera y tierra comunitaria de origen pilón lajas, Bolivia *Mastozoológica Neotropical* 15(2):309-322.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica, México* 73:57-74.
- 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.
- Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693–1703.
- García-García, J. L., y A. Santos-Moreno. 2014. Variación estacional en la diversidad y composición de ensamblajes de murciélagos filostómidos en bosques continuos y fragmentados en Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:228-241.
- Gorchov, D. L, F. Conerjo, C. Ascorra y M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after stripcutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 108:339-349.
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potrereros y Ganadería. *En Historia Natural de los Tuxtlas*, E. González-Soriana, R. Dirzo y R. Vogt (eds.). Instituto de Biología, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. p. 43-58.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.

- Henry, M. y E. K. V. Kalko. 2007. Foraging strategy and breeding constraints of *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae) in the Amazon lowlands. *Journal of Mammalogy* 88:81-93.
- Henry, M. y S. Jouard. 2007. Effect of bat exclusion on patterns of seed rain in tropical rainforest in French Guiana. *Biotropica* 1744-7429.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. *En Plant animal interactions: an evolutionary approach* C. M. Herrera y O. Pellmyr (eds.). Blackwell Science, Oxford, U.K.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Howe, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30:261-281.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21(3):620-637.
- Kalko, M. y E. K. V. Kalko. 2006. Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: dietary composition of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22:1-10.
- Kalko, E. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology: Analysis of Complex Systems* 101:281-297.
- Kalko, E. K. V., E. A. Herre y C. H. O. Handley .1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography* 23:565-576.
- Kalko, E. K. V. y M. A. Condon. 1998. Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of flagelliferous cucurbits. *Functional Ecology* 12:364-372.
- Kalko, V. K. E., D. Friemel, C. O. Handley, Jr and S. Hans-Ulrich. 1999. Roosting and foraging behavior of two neotropical gleaning bat *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosis* (Phyllostomidae). *Biotropical* 31(2):344-353.
- Kunz, T. H. 1973. Resource utilization: temporal and special components of bat activity in Central Iowa. *Journal of Mammalogy* 54(1):14-32.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobova, & T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1-38.
- Lobova, T. A., C. K. Geiselman y S. A. Mori. 2009. Seed Dispersal by Bats in the Neotropics. *Memoirs of the New York Botanical Garden, The New York Botanical Garden Press: Bronx, NY.* p. 471.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. *En Avances en El Estudio de los Mamíferos de México*, R. A. Medellín y G. Ceballos (eds.). Publicaciones Especiales 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, D. F. p. 331-354
- Medellín, R. A. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forests and disturbed of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31(3):478-485.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicator of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology*, 14:1666-1675.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 2008. Identificación de los murciélagos de México, clave de campo, 2a edición. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 78 pp.

- Medellín, R. A. 2009. Sustaining transboundary ecosystems services provided by bats. *En Conservation of shared environments: Learning from the United States and Mexico*, L. López-Hoffman, E. McGovern, R. Varady y K. Flessa (eds.). University of Arizona Press, Tucson. p. 170-187.
- Mendes-Ponte, A. R. 2004. Ecology of a community of mammals in a seasonally dry forest in Roraima, Brazilian Amazon. *Mammalian Biology* 69(3):319-336.
- Meyer, C. F. J., J. Fründ, W. P. Lizano y E. K. V. Kalko. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats *Journal of Applied Ecology* 45:381-391.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491-505.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-723.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina. 1995. Introduction. *En Seasonally dry tropical forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p 1-8.
- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, S. P. Hubbell y R. B. Foster. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and examples for tropical forest trees. *En Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* Wallingford, D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti (eds.). UK: CAB International. p. 35-53.
- Murphy, P.G. y A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. *En Seasonally dry tropical forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 9–34.
- Muscarella, R. y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 82:573-590.
- Noss, R., B. Custi y M. J. Groom. 2006. Habitat fragmentation. *En Principles of Conservation Biology*, M. J. Groom (ed.). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA. p. 213-251.
- Palacios-Vargas, J. C., G. Castaño-Meneses, J. A. Gómez-Anaya, A. Martínez-Yrizar, B. E. Mejía-Recaimer y J. Martínez-Sánchez. 2007. Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity Conservation* 16:3703-3717.
- Patterson, B. D., M. R. Willig and R. D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. *En Bat ecology*, T. H. Kunz y M. B. Fenton (eds). University of Chicago Press. p. 536-579.
- Ramírez-Pulido, J., N. González-Ruiz, A. Gardner y J. Arroyo-Cabrales. 2014. List of recent land mammals of Mexico. Number 63. Museum of Texas Tech University. Texas.
- Ramos Pereira, M. J., J. T. Marques y J. M. Palmeirim. 2010. Ecological responses of frugivorous bats to seasonal fluctuation in fruit availability in Amazonian forest. *Biotropica* 42(6):680-687.
- Ribeiro-Mello, M. A. 2009. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecologica* 35:280-286.

- Salas-Morales, S. H., A. Saynes-Vásquez y L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:21-58.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. *En Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference* (2nd edition), D. E. Wilson y D.M. Reeder (eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 312-529.
- Simmons, N. B. y T. M. Conway. 2003. Evolution of ecology diversity. *En Bat ecology*, T. H. Kunz y M. B. Fenton (eds.). The University of Chicago Press. Chicago. p 493-535.
- Stebbins, L. G. 1971. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: Seeds and seblings. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:237-260.
- Stoner, K. E. y R. M. Timm. 2004. Tropical Dry-forest mammals of Palo Verde, ecology and conservation in a changing landscape. *En Biodiversity conservation in Costa Rica, Learning the lessons in a seasonal dry forest*, W. Franki, A. Mata y S. Bradleigh Vinson (eds.) University of California Press, Berkeley y Los Angeles California. p. 48-66.
- Trejo, I. 2004. Clima. In: (García-Mendoza, A. J. M.J. Ordóñez and M. Briones-Salas, eds.) *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Foundation, México. p. 67–85.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2048.
- Vleut, I., S. I. Levy-Tacher, W. F. de Boer, J. Galindo-González y L-B Vazquez. 2013. Tropical secondary forest management influences frugivorous bat composition, abundance and fruit consumption in Chiapas, Mexico. *PLoS One* 8(10):e77584.
- Wetterer, A. L., M. V. Rockman y N. B. Simmons. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of American Museum of Natural History* 248:1-200.
- Willig, M. R., S. Presley, C. Bloch y C. Hice. 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39:737-746.
- Wilson, M. F., A. K. Irvine y N. G. Walsh. 1989. Vertebrate dispersal syndrome in some Australian and New Zealand plant-communities, with geographic comparisons. *Biotropica* 21:133-147.
- Wilson, D. E., C. F. Ascorra y S. Solari. 1996. Bats as indicators of hábitat disturbance. *En Manu, the biodiversity of southeastern Peru*, D. E. Wilson y A. Sandoval (eds.). US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Wahshington DC y Editorial Horizonte, Lima. p. 613-625.
- Zortéa, M. y C. J. R. Alho. 2008. Bat diversity of a Cerrado habitat in central Brazil. *Biodiversity Conservation* 17:791-805.

**Capítulo II. Seasonal variation of bat assemblages in deciduous forests of
Sierra Sur, Oaxaca, Mexico**

Antonio García-Méndez y Antonio Santos-Moreno

Artículo en revisión en *Mammalia*

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

**Seasonal variation of bat assemblages in deciduous forests of Sierra Sur, Oaxaca,
Mexico**

Antonio García-Méndez and Antonio Santos-Moreno*

Antonio García-Méndez, Laboratorio de Ecología Animal, Centro Interdisciplinario de
Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Instituto Politécnico
Nacional, Calle Hornos No. 1003, Colonia Noche Buena, 71230, Santa Cruz
Xoxocotlán, Oaxaca, Mexico, e-mail: angamemar@gmail.com

***Correspondence author: Antonio Santos-Moreno**, Laboratorio de Ecología Animal,
Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional
(CIIDIR), Instituto Politécnico Nacional, Calle Hornos No. 1003, Colonia Noche
Buena, 71230, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Mexico, e-mail:
asantosm90@hotmail.com

Running title: Seasonal variation of bat assemblages

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Abstract

In Neotropical environments, seasonality produces resource fluctuations with effects on the native fauna. During two annual cycles, we studied the temporal changes of composition and structure of bat assemblages in deciduous forests of the Pacific slope of Oaxaca (Sierra Sur), Mexico. We carried out monthly captures during 2016-2018 and analyzed species richness, abundance, diversity, and representation of trophic guilds. We recorded 647 bats represented by 15 species and six trophic guilds. We did not find statistically significant differences between the same seasons. Between different seasons, contrary to our expectations, the abundance of frugivorous bats and the representation of trophic guilds was higher in the dry seasons. Also, we observed a higher abundance of nectarivorous bats in the dry seasons, along with the presence of an exclusive species: *Choeronycteris mexicana* Tschudi, 1844. We suggest that our observations might be influenced by the magnitude of the fluctuation of resources in the transition of seasons and/or habitat heterogeneity in the study area, which can be related to the presence of plants with fruiting/flowering periods unrestricted to a specific season, offering bats a constant source of food throughout the year.

Keywords: frugivorous, nectarivorous, seasonality, composition, structure.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Introduction

Deciduous forests, also known as seasonal dry forests, are characterized by marked changes of precipitation and drought periods (Janzen 1967, Mooney et al. 1995, Murphy and Lugo 1995, Miles et al. 2006). In Mexico, this type of forest is distributed along the Pacific slope from Sonora and southeast Chihuahua to southern Chiapas; in Central America, through the coast of Guatemala to Costa Rica; in South America, in the north of Colombia and Venezuela, and northeast Brazil (Ceballos 1995, Sampaio 1995, Trejo and Dirzo 2002, Miles et al. 2006, Becerra and Venable 2008, Pennington et al. 2009).

Neotropical forests are characterized by a high diversity of flora and fauna (Ceballos 1995, Gentry 1995). Regarding mammals, rainforests exhibit the highest species richness (76-150 species), which decreases in deciduous forests (46-110 species); however, the latter type of forest is characterized by high levels of endemism (22-26 species; Bullock et al. 1995, Ceballos 1995, Gentry 1995, Trejo and Dirzo 2002, Stoner and Timm 2004). In deciduous forests, bat species richness is high (15-67 species; Medellín 1993, Medellín et al. 2000, Bernard and Fenton 2002, Zortéa and Alho 2008).

Deciduous forests are influenced by changes in temperature, humidity, and precipitation, with a direct effect on plant phenology (Janzen 1967, van Schaik et al. 1993, Bullock et al. 1995, Ramos-Pereira et al. 2010). Such changes affect important food sources for several groups of fauna (Janzen 1967, van Schaik et al. 1993, Ceballos 1995). For instance, there is evidence that the availability of insects is correlated with precipitation, specifically higher activity in the rainy season (Palacios-Vargas et al. 2007, Castaño-Meneses 2014). Regarding fruiting, it occurs at least twice a year, with peaks at the beginning and end of the rainy season (Murphy and Lugo 1995). Similarly, flowering shows peaks at the beginning and end of the dry season (Murphy and Lugo

1
2
3 1995, Trejo and Dirzo 2002). Therefore, mammal assemblages exhibit various
4
5 behavioral and physiological adaptations, while facing food source fluctuations
6
7
8 (Ceballos 1995, Mendes-Ponte 2004, Stoner and Timm 2004, Bauer and Hoye 2014).
9

10 Bats, with approximately 1300 species over the world (Bat Conservation Trust
11
12 2016), are the second most species-rich mammal order after rodents (Simmons 2005),
13
14 and exhibit a wide range of food habits and hence ecological services; they feed on
15
16 fruits, insects, pollen, nectar, fish, blood and small vertebrates (Fenton et al. 1992,
17
18 Humphrey et al. 1993, Arita 1997, Kalko 1998, Patterson et al. 2003). Therefore, their
19
20 study may provide information about the effects of resource fluctuation in deciduous
21
22 forests (Estrada et al. 1993, Galindo-González 1998, Aguirre et al. 2003, Muscarella
23
24 and Fleming 2007, Lobova et al. 2009, Kunz et al. 2011); there is evidence that food
25
26 availability influences the composition and structure of bat assemblages (e.g. Fenton et
27
28 al. 1992, Medellín et al. 2000, Kalko and Handley 2001, Ribeiro-Mello 2009, Ramos-
29
30 Pereira et al. 2010, Vleut et al. 2013, Bolívar-Cimé et al. 2014, García-García and
31
32 Santos Moreno 2014).
33
34
35
36
37

38 According to diet, foraging behavior and vagility, bats respond differentially to
39
40 variations of food availability (Aguirre et al. 2003, Kunz et al. 2011, da Rocha et al.
41
42 2015). Some trophic guilds are more abundant in the rainy seasons, while others in the
43
44 dry seasons (Ribeiro-Mello 2009). For instance, species richness and abundance of
45
46 insectivorous bats are higher in the rainy seasons, as a response to higher availability of
47
48 insects (Kalko et al. 1999, Kalka and Kalko 2006). Also, species richness and
49
50 abundance of canopy frugivorous bats are higher in the rainy seasons, due to the
51
52 availability of ripe fruits, which decrease in quantity in the dry seasons (Ribeiro-Mello
53
54 2009, Ramos-Pereira et al. 2010, Bolívar-Cimé et al. 2014, da Rocha et al. 2015). Yet,
55
56 the understory frugivorous bats feed on succession plants that bear fruit throughout the
57
58
59
60

1
2
3 1). The municipality of Pluma Hidalgo, with an extension of 114 km², is characterized
4
5 by the presence of secondary vegetation (34%), crops (mainly shade coffee, 32%),
6
7 deciduous forests (27%), grasslands (6.5%), and urban-rural areas (0.5%) (INEGI
8
9 2018). Forests are characterized by a tree stratum of 25 to 30 m high, consisting mainly
10
11 of species such as *Brosimum alicastrum*, *Cojoba arborea*, *Castilla elastica*, *Cupania*
12
13 *dentata*, *Hymenaea courbarin*, *Guazuma ulmifolia*, *Poulsenia armata*, among others
14
15 (Salas-Morales et al. 2003).
16
17

18
19 The climate in the region is warm-humid (Trejo 2004). Based on the historical
20
21 record of a meteorological station, covering 38 years of data (1961-1999, registration
22
23 number 20089; CONAGUA 2019), we delimited the rainy season from June to
24
25 September (Figure 2), with an average monthly precipitation of 472.70 mm (SE =
26
27 36.88) and an average monthly temperature of 20.65 °C (SE = 0.0763), an the dry
28
29 season from November to April (Figure 2), with an average monthly precipitation of
30
31 55.8 mm (SE = 8.34) and an average monthly temperature of 20.8 °C (SE = 0.1202).
32
33
34
35

36 37 38 Bat captures

39
40 We sampled four sites in deciduous forests and two sites in grasslands (area = 2 ha)
41
42 surrounded by deciduous forests, with a minimum separation of 1.5 km straight line
43
44 (Figure 1). We carried out monthly captures from June 2016 to May 2018, including
45
46 two rainy seasons and two dry seasons. The first rainy season (Rain₁) comprised June to
47
48 September 2016, while the first dry season (Dry₁) comprised November to December
49
50 2016 and January to March 2017. The second rainy season (Rain₂) comprised June to
51
52 September 2017, while the second dry season (Dry₂) comprised November to December
53
54 2017 and January, February, April 2018.
55
56
57
58
59
60

1
2
3 We used six mist nets (6 m long x 2.5 m high, and 36 mm mesh) placed on
4
5 ground level up to 10 m high inside the vegetation, with a separation of 20 m between
6
7 each net. We started to operate the nets 30 mins before sunset, during six h each night.
8
9 We avoided sampling in nights with a full moon and heavy rain. We calculated the
10
11 sampling effort multiplying the length by the width of the nets (m^2), by the time of
12
13 operation (hours) and the total number of nets and nights sampled, each season and
14
15 globally (Straube and Bianconi 2002). We achieved 48 nights and 18 months of
16
17 sampling, with a total effort of 25,920 m^2 -net-hour. The average sampling effort between
18
19 seasons varied (6210 m^2 -net-hour and 6750 m^2 -net-hour for the rainy seasons and dry
20
21 seasons, respectively), so we performed a two-sample t-test and we did not find
22
23 significant statistical differences ($t = 0.823$, $d.f. = 2$, $p = 0.496$).
24
25

26
27 We identified bats with the help of the field key of Medellín et al. (2008) and
28
29 followed the taxonomic nomenclature of Ramírez-Pulido et al. (2014). We marked each
30
31 individual with nail polish to identify recaptures and avoid counting an individual twice
32
33 during sampling (García-Méndez et al. 2014). The marked individuals were released at
34
35 the same place of capture.
36
37
38
39
40

41 42 Data analyses

43
44 To assess the inventories completeness, we elaborated sample-based species
45
46 accumulation curves, each season and globally (Gotelli and Colwell 2001). The data
47
48 was randomized 1000 times to eliminate the order in which sampling was performed
49
50 (Colwell 2016). The expected number of species was calculated with the first-order
51
52 non-parametric estimator Jackknife 1, which is recommended for mobile taxa (Brose
53
54 and Martínez 2004). This estimator has a good performance of bias, precisión, and
55
56
57
58
59
60

1
2
3 accuracy (Walther and Moore 2005). We calculated the inventories' completeness as the
4
5 percentage of species observed to the estimation (Moreno and Halffter 2000).
6

7
8 We calculated species diversity with the Shannon-Wiener index (Krebs 1999).
9
10 For a simultaneous interpretation (paired comparisons), we used the Hutcheson
11
12 modified t-test (Zar 2010) to assess the statistical significance of differences between
13
14 seasons, applying a Bonferroni sequential correction test (Rice 1989). We calculated
15
16 relative abundance (AR) by species and season, dividing the number of individuals of
17
18 each species by the sampling effort, multiplied by 100 (Straube and Bianconi 2002). We
19
20 classified species each season based on relative abundance as follows: abundant (> 0.1),
21
22 common (> 0.02 and < 0.1), rare (> 0.01 and < 0.02 ; García-García and Santos-Moreno
23
24 2014). We carried out an analysis of variance (ANOVA) to explore the statistical
25
26 significance of differences between seasons. We used the NCSS 12 software (NCSS
27
28 2018). Finally, we elaborated range-abundance curves to visualize evenness changes
29
30 each season (Magurran 2011).
31
32
33
34

35 We grouped each species into trophic guilds, based on the dominant diet element
36
37 (insects, fruits, nectar, blood), foraging stratum (canopy, understory, open space), and
38
39 foraging strategy (gleaner, aerial) (Root 1967, Kalko 1998, Bernard 2001, Ribeiro-
40
41 Mello 2009). We considered 6 trophic guilds: 1) aerial insectivorous bats (InsA), 2)
42
43 frugivorous bats specialized on *Ficus* (FF), 3) frugivorous bats specialized on *Piper*
44
45 (FP), 4) nectarivorous bats (Nec), 5) hematophagous bats (Hem), 6) omnivorous bats
46
47 (Omn). The Hem and Omn guilds were represented by three individuals and two species
48
49 (*Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) and *Centurio senex* Gray, 1842), while the
50
51 InsA guild was represented by one individual (*Pteronotus parnellii* (Gray, 1843)).
52
53
54 Therefore, we focused our analysis on the phytophagous bats (FF, FP, Nec), which had
55
56 adequate temporal representation. We analyzed the statistical significance of differences
57
58
59
60

1
2
3 between seasons with a similarity analysis (ANOSIM), using the Bray-Curtis index
4
5 (Clarke 1993). This is a non-parametric test based on the similarity of matrices. We
6
7 used PAST v2.17 software (Hammer et al. 2001).
8
9

10 To assess the effects of year, season and trophic guilds on the number of species
11 and abundance, we performed a multivariate analysis using a Log-linear Model. This
12 model is a systematic technique that tests the interactions between variables, classifying
13 in terms of relative importance (Fienberg 1970). We used the NCSS 12 software (NCSS
14 2018). Given that the phytophagous guilds (FF, FP, Nec) were the best represented and
15 were present in all seasons, we did not evaluate the associations with the Log-linear
16 Model; instead, we carried out a comparison of the proportion of guilds between
17 seasons.
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30

31 **Results**

32 We registered 647 bats represented by 2 families, 11 genera and 15 species (Table 1). In
33 Rain₁ and Rain₂, the inventories completeness were 91.7 and 100%, respectively, while
34 in Dry₁ and Dry₂, the inventories completeness were 83.3 and 91.7%, respectively
35 (Table 1). The global inventory completeness was 93.8%. Species diversity was higher
36 in Dry₁, followed by Rain₂, Rain₁ and Dry₂ (Table 1). However, we did not find
37 significant statistical differences: between rainy seasons ($t = -0.34$, $p = 0.734$); between
38 dry seasons ($t = 1.836$, $p = 0.067$); between different seasons ($t = 0.326$, $p = 0.744$). We
39 did not find significant statistical differences of abundance between same nor different
40 seasons ($F_{3,55} = 0.5381$, $p = 0.658$).
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52

53 The most abundant species were *Sturnira hondurensis* Goodwin, 1940, *Artibeus*
54 *lituratus* (Olfers, 1818), *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766), *Dermanura tolteca*
55 Saussure, 1860, *S. parvidens* Goldman, 1917, *A. jamaicensis* Leach, 1821 and *D.*
56
57
58
59
60

1
2
3 *phaeotis* Miller, 1902, which together constituted 90% of captures. The rare species,
4
5 specifically *Pteronotus parnellii* (Gray, 1843), *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810),
6
7 *Choeronycteris mexicana* Tschudi, 1844, *Chiroderma salvini* Dobson, 1878, and
8
9 *Centurio senex* Gray, 1842, were represented by one to three individuals (Table 1).
10
11 *Sturnira hondurensis* Goodwin, 1940 was the most abundant species in Rain₁, Dry₁, and
12
13 Dry₂. *Dermanura tolteca* Saussure, 1860 was the most abundant species in Rain₂. In
14
15 Dry₁ there were more rare species than in Dry₂ (Figure 3). We did not find significant
16
17 statistical differences between rainy seasons ($R = 0.0018$, $p = 0.4618$) nor dry seasons
18
19 ($R = 0.036$, $p = 0.3088$). However, *C. mexicana* Tschudi, 1844, *Centurio senex* Gray,
20
21 1842, and *P. parnellii* (Gray, 1843) were exclusive in the dry seasons.
22
23

24
25 Representation in terms of number of species and individuals was greater for FF
26
27 ($S = 6$, $n = 274$), followed by FP ($S = 3$, $n = 274$), and Nec ($S = 3$, $n = 92$). On the other
28
29 hand, Omn, Hem and InsA were represented by one species each and three, three, and
30
31 one individuals, respectively (Table 1). In Dry₁, we registered 6 trophic guilds and the
32
33 best represented were FF ($S = 5$, $n = 101$), FP ($S = 3$, $n = 139$), and Nec ($S = 3$, $n = 15$).
34
35 In Rain₁ and Rain₂, we registered four trophic guilds (FF, FP, Nec, Hem). We did find
36
37 significant statistical differences of the proportion of trophic guilds between seasons: FF
38
39 ($X^2 = 24.74$, $p < 0.00001$) and FP ($X^2 = 12.93$, $p = 0.00032$) were more abundant in
40
41 Dry₁, while Nec ($X^2 = 14.80$, $p = 0.00012$) in Dry₂.
42
43

44
45 For the number of species, the best Log-Linear Model with a significant
46
47 statistical association was the one that included only Guild ($X^2 = 5.72$, d.f. = 9, $p =$
48
49 0.7681 ; Table 2). For abundance, the best model with a significant statistical association
50
51 was the full model, which includes effects of Year, Season and Guild ($X^2 = 306.83$, d.f.
52
53 $= 11$, $p < 0.0001$; Table 2).
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Discussion

Neotropical bat assemblages are characterized by a general pattern of few abundant species and many rare species (Medellín 1993, Chavez and Ceballos 2001, Zortéa and Alho 2008). This was evident in our study area, where the dominant species were represented by FF and FP bats, consistently throughout seasons. Such proportion of trophic guilds is also characteristic in this geographic domain (Fenton et al. 1992, Medellín et al. 2000, Stoner 2005, Zortéa and Alho 2008, García-García and Santos Moreno 2014). Dominant species are usually those that have abundances that fluctuate in response to food availability or maintain their population sizes by adjusting their diet according to temporal fluctuations (Bonaccorso 1979, Medellín 1993, Chávez and Ceballos 2001, Cruz-Lara et al. 2004).

Studies carried out in deciduous forests in Mexico (Chávez and Ceballos 2001, Vleut et al. 2012, García-García and Santos Moreno 2014, Mendoza-Sáenz et al 2017) and South America (Aguirre et al. 2003, Aguiar and Marinho-Filho 2004, Ribeiro-Mello 2009, Ramos-Pereira et al. 2010), have found that species diversity is significantly higher in the rainy season, mainly due to an increase of food availability. For instance, there is evidence that the abundance of frugivorous bats is higher in the rainy season when the fruiting of some plants is greater (e.g. Aguiar and Marilho-Filho 2004, Pennington et al. 2006, Zortéa and Alho 2008). This is typical in the Neotropics where climatic conditions between seasons are contrasting and hence fruit availability (Janzen 1967, Stoner 2005, Ribeiro-Mello 2009; Ramos-Pereira et al. 2010, Aguirre et al. 2003, Vleut et al. 2013, García-García and Santos-Moreno 2014). In our study area, we did not find similar evidence: species richness was relatively constant between seasons, and FF and FP bats were more abundant in the dry seasons.

1
2
3 Some bats were abundant regardless of season, specifically those with wide
4
5 geographic distributions and generalist habits, including consumption of *Ficus*,
6
7 *Cecropia*, *Solanum* and *Piper*, which may produce fruits throughout the year (Janzen
8
9 1967, Charles-Dominique 1986, Pennington et al. 2004, García-Estrada et al. 2006,
10
11 Vargas-Contreras et al. 2009). However, in the rainy seasons, we observed an increase
12
13 in the number of individuals of species that specialize on *Ficus* (Gardner 1977, Giannini
14
15 and Kalko 2004, Lobo et al. 2009): *A. jamaicensis* Leach, 1821, *D. tolteca* Saussure,
16
17 1860 and *D. phaeotis* Miller, 1902. In this season, the availability of ripe fruits is higher
18
19 and therefore the activity of FF bats (Ribeiro-Mello 2009, Ramos-Pereira et al. 2010,
20
21 García-García and Santos-Moreno 2014). Also, a strategy documented for these species
22
23 while facing scarcity in the dry seasons is the consumption of fruits of *Piper* and
24
25 *Cecropia*, which are available throughout the year (Stoner 2005, Olea-Wagner et al.
26
27 2007, Zortéa and Alho 2008, Bolívar-Cimé et al. 2014).

28
29 *Sturnira hondurensis* Goodwin, 1940, *S. parvidens* Goldman, 1917, and *Carollia*
30
31 *subrufa* (Hahn, 1905) which are species that specialize on *Solanum* and *Piper*,
32
33 respectively, were more abundant in the dry seasons. These species forage in the
34
35 understory, where they find fruits that are more abundant in this season (Aguirre et al.
36
37 2003, Aguiar and Marilho-Filho 2004, Ribeiro-Mello 2009). The FP bats are considered
38
39 generalists and change their diet according to availability; for instance, when the main
40
41 food element is scarce (Bonaccorso 1979, Fenton et al. 1992; Medellín 1993).

42
43 Regarding Nec bats, *G. soricina* (Pallas, 1766), *Anoura geoffroyi* Gray, 1838,
44
45 and *C. mexicana* Tschudi, 1844 were abundant in the dry seasons. It has been
46
47 documented that these species coincide with the flowering of chiropterophylic plants,
48
49 specifically in the dry season (Janzen 1967, Chávez and Ceballos 2001, Zortéa 2003, da
50
51 Rocha et al. 2015, da Rocha et al. 2018). *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) and *A.*
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 *geoffroyi* Gray 1838 may include other elements in their diets, such as fruits and
4
5 arthropods, mainly during the rainy season when the availability of nectar decreases
6
7 (Quesada et al. 2003, Zortéa 2003, Zortéa and Alho 2008). *Choeronycteris mexicana*
8
9 Tschudi, 1844 was captured exclusively in the dry season, which might be related to a
10
11 high specialization on nectar (Zortéa 2003).
12
13

14
15 Possible explanations for the lack of patterns in our study area could be related
16
17 to the magnitude of the fluctuation of resources and/or habitat heterogeneity. For
18
19 instance, it is possible that environmental conditions -and therefore vegetation (fruiting
20
21 and flowering)- do not undergo drastic changes during the transition of seasons (Janzen
22
23 1967, Haugaasen and Peres 2005, Stoner 2005). The fluctuation of food resources
24
25 between seasons does not necessarily imply scarcity, and changes may occur gradually
26
27 (Ramos-Pereira et al. 2010). Moreover, seasonality may be just a partial cause of
28
29 variation of bat assemblages in deciduous forests (Chávez and Ceballos 2001). For
30
31 instance, habitat heterogeneity also influences species diversity regardless of season due
32
33 to the presence of plants with continuous flowering and fruiting, which represent a
34
35 source of food throughout the year (Fenton et al. 1992, Willig et al. 2007, Flores-
36
37 Saldaña 2008, Vleut et al. 2012, Bolívar-Cimé et al. 2013), and in our study area there is
38
39 presence of secondary vegetation, shade coffee, among other land covers (INEGI 2018).
40
41
42
43
44
45

46 **Conclusions**

47
48 As we expected, we did not find significant differences in the composition and structure
49
50 of bat assemblages between the same seasons in two annual cycles. However, contrary
51
52 to our expectations, we did not find significant differences between different seasons:
53
54 species richness was relatively constant in the rainy and dry seasons; abundance was
55
56 higher in the dry seasons, specifically FF and FP bats; diversity did not show a seasonal
57
58
59
60

1
2
3 pattern; the representation of trophic guilds was greater in the dry seasons. Similar to
4
5 other studies, we did observe a higher abundance of Nec bats in the dry seasons, along
6
7 with the presence of an exclusive species: *C. mexicana* Tschudi, 1844.
8
9

10 Although food availability is markedly seasonal in deciduous forests, it does not
11
12 necessarily imply scarcity or represents the unique factor determining the composition
13
14 and structure of bat assemblages (Ceballos 1995, Olea-Wagner et al. 2007, Zortéa and
15
16 Alho 2008, Bolívar-Cimé et al. 2014). During the transition of seasons, some plants
17
18 produce fruits and flowers that are also a source of food for bats (Mooney et al. 1995,
19
20 Murphy and Lugo 1995). Therefore, a detailed analysis of plant phenology and
21
22 consumption by bats, as well as an analysis of the effects of habitat heterogeneity, are
23
24 required to corroborate our hypotheses. Given the ecological roles that bats play in
25
26 ecosystems (pollination, seed dispersión, and pest control), it is important to carry out
27
28 studies on animal-plant interactions, mainly for conservation purposes directed to the
29
30 deciduous forests of the Pacific slope of Oaxaca (Sierra Sur), Mexico.
31
32
33
34
35
36
37

38 **Acknowledgements:** Financial support for field expeditions was awarded by the
39
40 Secretaría de Investigación y Posgrado, Instituto Politécnico Nacional (IPN) (SIP-
41
42 20171154 and SIP-20180613). We thank the Pluma Hidalgo authorities for letting us
43
44 work in the municipality. Finally, we thank Liliana Tlapaya-Romero, Omar Suárez
45
46 García and David Cruz Ramírez for the support in the field work.
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

References

- Aguiar, L.M. de S. and J. Marinho-Filho. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 21: 385–390.
- Aguirre, L.F., L. Lens, R. Van Damme and E. Matthysen. 2003. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a Neotropical savanna in Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 19: 367–374.
- Arita, H.T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *J. Anim. Ecol.* 66: 83–97.
- Bauer, S. and B.J. Hoye. 2014. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* 344: 1242552–1242552.
- Bat Conservation Trust. 2016. Bats of the world. An introduction to the amazing variety of bats. Available at: <https://www.bats.org.uk>. Accessed July 21, 2019.
- Becerra, J.X. and D.L. Venable. 2008. Sources and sinks of diversification and conservation priorities for the Mexican tropical dry forest. *PLoS One* 3: 1–5.
- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 17: 115–126.
- Bernard, E. and M.B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests and savannas in Central Amazonia, Brazil. *Can. J. Zool.* 80: 1124–1140.
- Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M.C. MacSwiney G., C. Muñoz-Robles and J. Tun-Garrido. 2013. Response of phytophagous bats to patch quality and landscape attributes in fragmented tropical semi-deciduous forest. *Acta Chiropterol.* 15: 399–409.

- 1
2
3 Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M.C. MacSwiney G. and V.J. Sosa. 2014. Effects of
4
5 landscape matrix, patch quality and seasonality on the diet of frugivorous bats in
6
7 tropical semi-deciduous forest. *Wildlife Res.* 41: 454–464.
8
9
10 Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat
11
12 community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 24: 359–
13
14 408.
15
16
17 Brose, U. and N.D. Martínez. 2004. Estimating the richness of species with variable
18
19 mobility. *Oikos* 105: 292–300.
20
21 Bullock, S.H., A. Mooney and E. Medina (eds.). 1995. *Seasonally dry tropical forest.*
22
23 Cambridge University Press, Cambridge. pp. 450.
24
25
26 Castaño-Meneses, G. 2014. Trophic guild structure of canopy ants community in a
27
28 Mexican tropical deciduous forest. *Sociobiology* 61: 35–42.
29
30
31 Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in Neotropical
32
33 deciduous forests. In: (S. Bullock, E. Medina and H. Mooney, eds.) *Seasonally*
34
35 *dry tropical forests.* Cambridge University Press, Cambridge. pp. 195–220.
36
37
38 Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and
39
40 pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In: (A. Estrada and
41
42 T.H. Fleming, eds.) *Frugivores and seed dispersal.* Dr. W. Junk Publishing,
43
44 Dordrecht. pp. 119–135.
45
46
47 Chávez, C. and G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas
48
49 secas de estacionalidad contrastante en el oeste de Mexico. *R. Mex. Mastozool.*
50
51 5: 27–44.
52
53
54 Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community
55
56 structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117–143.
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

- Cruz-Lara, L.E., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo and N. Ramírez-Marcial. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zool. Mex.* 20: 63–81.
- Colwell, R.K. 2016. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, ver. 8.2. Available at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>. Accessed February 28, 2019.
- CONAGUA. 2019. Comisión Nacional del Agua. Available at: <https://smn.conagua.gob.mx/tools/RECURSOS/Mensuales/oax/00020089.TX>. Accessed January 30, 2019.
- da Rocha, A.P., J. Ruiz-Esparza, A. de S. Ribeiro and S.F. Ferrari. 2015. Species diversity and seasonal variation in the composition of a bat community in the semi-arid Brazilian caatinga. *Acta Sci.* 37: 197–203.
- da Rocha, A.P., J. Ruiz-Esparza and S.F. Ferrari. 2018. Differences in the structure of the bat community between a cloud forest refuge and a surrounding semi-arid Caatinga scrubland in the northeastern Brazil. *J. Arid Environ.* 151: 41–48.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada and D. Meritt Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309–318.
- Fenton, M.B., L. Acharya, D. Audet, M.B.C. Hickey, C. Merriman, M.K. Obrist and D.M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24: 440–446.
- Fienberg, S.E. 1970. The analysis of multidimensional contingency tables. *Ecology* 51: 419–433.

- 1
2
3 Flores-Saldaña, M.G. 2008. Estructura de las comunidades de murciélagos en un
4
5 gradiente ambiental en la reserva de la biosfera y tierra comunitaria de origen
6
7 pilon lajas, Bolivia. *Mastozool. Neotrop.* 15: 309–322.
8
9
10 Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en
11
12 la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zool. Mex.* 73: 57–74.
13
14
15 García-García, J.L., and A. Santos-Moreno. 2014. Variación estacional en la diversidad
16
17 y composición de ensamblajes de murciélagos filostómidos en bosques continuos
18
19 y fragmentados en Los Chimalapas, Oaxaca, México. *R. Mex. Biodivers.* 85:
20
21 228–241.
22
23
24 García-Estrada, C., A. Damon, C. Sánchez-Hernández, L. Soto and G. Ibarra. 2006. Bat
25
26 diversity in montane rainforests and shade coffee under different management
27
28 regimes in southeastern Chiapas, Mexico. *Biol. Conserv.* 132: 351–361.
29
30
31 García-Méndez, A., C. Lorenzo, L. Bernardo V. and R. Reyna-Hurtado. 2014. Roedores
32
33 y murciélagos en espacios verdes en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas,
34
35 México. *Therya* 5: 615–632.
36
37
38 Gardner, A.L. 1977. Feeding habits. In: (R.J. Baker, K. Jones Jr. and D.C. Carter, eds.)
39
40 *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part II. Spec. Publ.*
41
42 *Mus. Tex. Tech Univ.* pp. 293–350.
43
44
45 Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: (S.
46
47 Bullock, E. Medina and H. Mooney, eds.) *Seasonally dry tropical forests.*
48
49 Cambridge University Press, Cambridge. pp. 195–220.
50
51
52 Giannini N.P. and E.K.V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of
53
54 phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105: 209–220
55
56
57 Gotelli, N.J. and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls
58
59 in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4: 379–391.
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

- Hammer, Ø., D.A.T. Harper and P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
- Haugaasen, T. and C. Peres. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *J. Trop. Ecol.* 21: 133–145.
- Humphrey, S.R., F.J. Bonaccorso and T.L. Zimm. 1993. Guild structure of surface-gleaning bats in Panamá. *Ecology* 64: 284–294.
- INEGI. 2018. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Available at: <https://www.inegi.org.mx/temas/usosuelo/>. Accessed January 30, 2019.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620–637.
- Kalka, M. and E.K.V. Kalko. 2006. Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: dietary composition of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *J. Trop. Ecol.* 22: 1–10.
- Kalko, E.K.V. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology: Analysis of Complex Systems* 101: 281–297.
- Kalko, E.K.V., D. Friemel, C.O. Handley Jr. and S. Hans-Ulrich. 1999. Roosting and foraging behavior of two neotropical gleaning bat *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosis* (Phyllostomidae). *Biotropica* 31: 344–353.
- Kalko, E.K.V. and C.O. Handley Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecol.* 153: 319–33.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd edition. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc., Canada. pp. 620.

- 1
2
3 Kunz, T.H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobo and T.H. Fleming. 2011.
4
5 Ecosystem services provided by bats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1223: 1–38.
6
7
8 Lobo, T.A., C.K. Geiselman and S.A. Mori. 2009. Seed dispersal by bats in the
9
10 Neotropics. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, The New York
11
12 Botanical Garden Press, New York. pp. 471.
13
14
15 Magurran, A. and B.J. McGill. 2011. *Biological Diversity. Frontiers in Measurement*
16
17 and Assessment. Oxford University Press, New York. pp. 345.
18
19 Mancina, C.A. and L. García Rivera. 2015. Murciélagos fitófagos. In: (R. Borroto-Páez
20
21 and C. Mancina) *Mamíferos en Cuba*. Spartacus Foundation and Sociedad
22
23 Cubana de Zoología, Cuba. pp. 135–147.
24
25
26 Medellín, R.A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el
27
28 trópico húmedo mexicano. In: (R.A. Medellín and G. Ceballos, eds.) *Avances en*
29
30 *el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones Especiales 1, Asociación
31
32 Mexicana de Mastozoología, A. C., México D.F. pp. 331–354.
33
34
35 Medellín, R.A., M. Equihua and M.A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as
36
37 indicators of disturbance in Neotropical rainforest. *Conserv. Biol.* 14: 1666–
38
39 1675.
40
41
42 Medellín, R.A., H.T. Arita and O. Sánchez. 2008. *Identificación de los murciélagos de*
43
44 *México, clave de campo*. Second edition. Instituto de Ecología, Universidad
45
46 Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 78.
47
48
49 Mendes-Ponte, A.R. 2004. Ecology of a community of mammals in a seasonally dry
50
51 forest in Roraima, Brazilian Amazon. *Mamm. Biol.* 69: 319–336.
52
53
54 Mendoza-Sáenz, V.H., A. Horváth, L. Ruiz M., G. Escalona S. y D.A. Navarrete G.
55
56 2017. Patrones de diversidad de murciélagos en la reserva de la biosfera selva El
57
58 Ocote, Chiapas, México. *Mastozool. Neotrop.* 24: 365–387.
59
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

- Miles, L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos and J.E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33: 491–505.
- Mooney, H.A., S.H. Bullock and E. Medina. 1995. Introduction. In: (S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina, eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. pp 1–8.
- Moreno, C.E. and G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.* 37: 149–158.
- Murphy, P.G. and A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. In: (S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina, eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 9–34.
- Muscarella, R. and T.H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 82: 573–590.
- NCSS 12. 2018. NCSS 12 Statistical Software. Available at: ncss.com/software/ncss. Accessed March 10, 2019.
- Olea-Wagner, A., C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz and L. León-Paniagua. 2007. Diversity of fruits consumed by three species of bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in the Lacandona rainforest, Chiapas, Mexico. *R. Mex. Biodivers.* 78: 191–200.
- Palacios-Vargas, J.C., G. Castaño-Meneses, J.A. Gómez-Anaya, A. Martínez-Yrizar, B.E. Mejía-Recaimer and J. Martínez-Sánchez. 2007. Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodivers. Conserv.* 16: 3703–3717.

- 1
2
3 Patterson, B.D., M.R. Willig and R.D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche
4 partitioning, and patterns of ecological organization. In: (T.H. Kunz and M. B.
5 Fenton, eds.) Bat ecology. University of Chicago Press, Chicago. pp. 536–579.
6
7
8
9
10 Pennington, R.T., M. Lavin, D.E. Prado, C.A. Pendry, S. Pell and C.A. Butterworth.
11
12 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest
13 plants show patterns of both tertiary and quaternary diversification. Philos.
14 Trans. R. Soc. Biol. Sci. 359: 515–538.
15
16
17
18
19 Pennington, R.T., G.P. Lewis and J.A. Ratter. 2006. An overview of the plant diversity,
20 biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry
21 forests. In: (R.T., Pennington, G.P. Lewis and J.A. Ratter, eds.) Neotropical
22 savannas and dry forest: diversity, biogeography, and conservation. Taylor and
23 Francis, New York. pp.1–29.
24
25
26
27
28
29
30 Pennington, R.T., M. Lavin and A. Oliveira-Filho. 2009. Woody plant diversity,
31 evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical
32 forests. Annu. Rev. Ecol. Evol. S. 40: 437–457.
33
34
35
36
37
38 Quesada, M., V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara and J.A. Lobo. 2003. Effects of
39 habitat disruption on the activity of nectarivorous bats in a dry forest:
40 implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba*
41 *grandiflora*. Oecologia 135: 400–406.
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
- Ramírez-Pulido, J., N. González-Ruiz, A. Gardner and J. Arroyo-Cabrales. 2014. List of recent land mammals of Mexico. Mus. Tex. Tech Univ. 63.
- Ramos Pereira, M.J., J.T. Marques and J.M. Palmeirim. 2010. Ecological responses of frugivorous bats to seasonal fluctuation in fruit availability in Amazonian forest. Biotropica 42: 680–687.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

- Ribeiro-Mello, M.A. 2009. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecol.* 35: 280–286.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 43: 223–225.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317–350.
- Salas-Morales, S.H., A. Saynes-Vásquez and L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72: 21–58.
- Sampaio, E.V.S.B. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In: (S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina, eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 35–63.
- Simmons, N.B. 2005. Order Chiroptera. In: (D.E. Wilson and D.M. Reeder, eds.) *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. pp. 312–529.
- Straube, F.C. and G.V. Bianconi. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotrop.* 8: 150–152.
- Stoner, K.E. and R.M. Timm. 2004. Tropical dry-forest mammals of Palo Verde, ecology and conservation in changing landscapes. In: (W. Franki, A. Mata and S. Bradleigh Vinson, eds.) *Biodiversity conservation in Costa Rica. Learning the lessons in a seasonal dry forest*. University of California Press, Berkeley. pp. 48–66.
- Stoner, K.E. 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forests. *Biotropica* 37: 591–599.

- 1
2
3 Trejo, I. 2004. Clima. In: (A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez and M. Briones-Salas,
4
5 eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Autónoma de
6
7 México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World
8
9 Wildlife Fund, México. pp. 67–85.
10
11
12 Trejo, I. and R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical
13
14 forests. *Biodivers. Conserv.* 11: 2063–2048.
15
16
17 van Schaik, C.P., J. Terborgh and S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests:
18
19 adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev.*
20
21 *Ecol. Evol. S.* 24: 353–377.
22
23
24 Vargas-Contreras, J.A., R.A. Medellín, G. Escalona-Segura and L. Interián-Sosa. 2009.
25
26 Vegetation complexity and bat-plant dispersal in Calakmul, Mexico. *J. Nat. Hist.*
27
28 43: 219–243.
29
30
31 Vleut, I., S.I. Levy-Tacher, J. Galindo-González, W.F. de Boer and N. Ramírez-
32
33 Marcial. 2012. Tropical rain-forest matrix quality affects bat assemblage
34
35 structure in secondary forest patches. *J. Mammal.* 93: 1469–1479.
36
37
38 Vleut, I., S.I. Levy-Tacher, W.F. de Boer, J. Galindo-González and L-B Vazquez. 2013.
39
40 Tropical secondary forest management influences frugivorous bat composition,
41
42 abundance and fruit consumption in Chiapas, Mexico. *PLoS One* 8(10): e77584.
43
44
45 Walther, B.A. and J.L. Moore. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and
46
47 their use in testing the performance of species richness estimators, with a
48
49 literature review of estimator performance. *Ecography* 28: 815–829.
50
51
52 Willig, M.R., S. Presley, C. Bloch and C. Hice. 2007. Phyllostomid bats of lowland
53
54 Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39: 737–746
55
56
57 Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th Edition. Prentice Hall Inc, New Jersey. pp.
58
59 944.
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Zortéa, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats
(Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Braz. J. Biol.* 63:
159–168

Zortéa, M. and C.J.R. Alho. 2008. Bat diversity of a Cerrado habitat in central Brazil.
Biodivers. Conserv. 17: 791–805.

For Review Only

1
2
3
4
5
6
7 **Tables**
8

9 Table 1. Bat species richness and abundance in deciduous forests in the municipality of Pluma Hidalgo, located in the Pacific slope of the state of
10 Oaxaca (Sierra Sur), Mexico.
11
12

13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46

	Season				Total	Guild	
	Rain ₁	Dry ₁	Rain ₂	Dry ₂			
<i>Pteronotus parnelli</i>		1 (0.004)			1	InsA	Pp
<i>Carollia subrufa</i>	7 (0.061)	8 (0.031)	7 (0.064)	9 (0.056)	31	FP	Cs
<i>Desmodus rotundus</i>		1 (0.004)	2 (0.018)		3	Hem	Dr
<i>Anoura geoffroyi</i>		1 (0.004)	6 (0.055)	7 (0.043)	14	Nec	Ag
<i>Choeronycteris mexicana</i>		3 (0.012)			3	Nec	Cm
<i>Glossophaga soricina</i>	11 (0.096)	11 (0.042)	7 (0.064)	46 (0.284)	75	Nec	Gs
<i>Artibeus jamaicensis</i>	8 (0.070)	17 (0.065)	29 (0.264)	5 (0.031)	59	FF	Aj
<i>Artibeus lituratus</i>	5 (0.043)	49 (0.188)	8 (0.073)	17 (0.105)	79	FF	Al
<i>Dermanura azteca</i>	5 (0.043)	2 (0.008)			7	FF	Da
<i>Dermanura phaeotis</i>	22 (0.191)	21 (0.081)	9 (0.082)	1 (0.006)	53	FF	Dp

1							
2							
3							
4							
5							
6							
7	<i>Dermanura tolteca</i>	5 (0.043)	12 (0.046)	32 (0.291)	24 (0.148)	73	FF Dt
8							
9	<i>Centurio senex</i>		3 (0.012)			3	Omn Csx
10							
11	<i>Chiroderma salvini</i>	1 (0.009)			2 (0.012)	3	FF Chs
12							
13	<i>Sturnira hondurensis</i>	45 (0.391)	72 (0.277)	10 (0.091)	47 (0.290)	174	FP Sh
14							
15	<i>Sturnira parvidens</i>	6 (0.052)	59 (0.227)		4 (0.025)	69	FP Sp
16							
17	Sampling effort (m ² net-hour)	5400	8100	7020	5400	25,920	
18							
19	Total individuals	115	260	110	162	647	
20							
21	Observed species	10	14	9	10	15	
22							
23	Jackknife 1	11	17	9	11	16	
24							
25	Inventory completeness (%)	91.7	83.3	100	91.7	93.8	
26							
27	Shannon-Wiener	1.86	1.97	1.90	1.81		
28							
29							
30							
31							
32							
33							
34							
35							
36							
37							
38							
39							
40							
41							
42							
43							
44							
45							
46							

Table 2. Best models selected to evaluate significant associations of year, season and trophic guild with the abundance and number of species.

Dependent variable	Factors	X ²		
		(Partial)	d.f.	p
Abundance	Year*Season*Guild	306.83	11	p < 0.0001
	Guild	119.27	2	p < 0.0001
	Season	59.63	1	p < 0.0001
	Year*Guild	57.27	2	p < 0.0001
	Season*Guild	22.06	2	p < 0.0001
	Year	15.66	1	p < 0.0001
	Year*Season	4.72	1	p = 0.0298
Number of especies	Guild	13.43	2	p = 0.0012
	Season	2.98	1	p = 0.0843
	Year*Guild	1.08	2	p = 0.5815
	Year	0.92	1	p = 0.3383
	Year*Season*Guild	0.36	2	p = 0.8342
	Season*Guild	0.35	2	p = 0.8409
	Year*Season	0.08	1	p = 0.7757

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

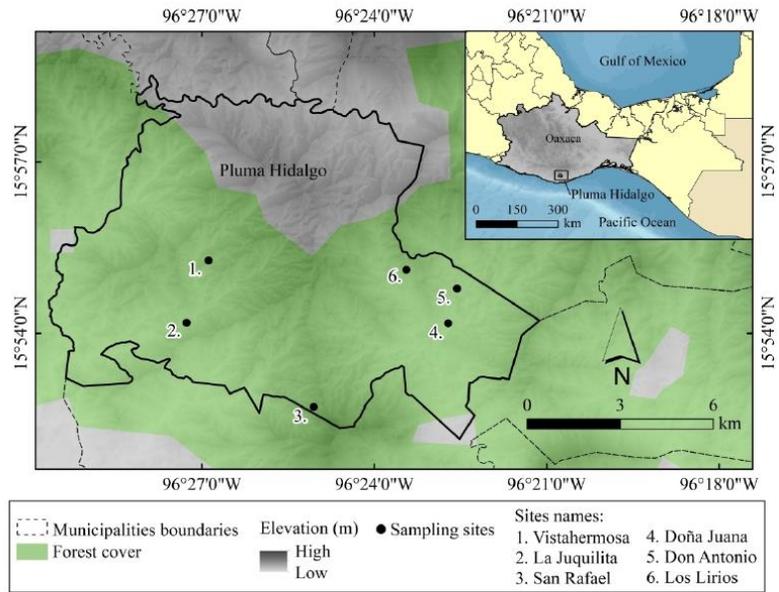
Figure legends

Figure 1. Study area in the municipality of Pluma Hidalgo, located in the Pacific slope of the state of Oaxaca (Sierra Sur), Mexico.

Figure 2. Average monthly precipitation in the municipality of Pluma Hidalgo, Oaxaca. The data covers 38 years. The dry season was delimited from November to April and the rainy season from June to September. May and October were considered transition months.

Figure 3. Range-abundance curves of bat assemblages: a) Rain₁, b) Dry₁, c) Rain₂, d) Dry₂. Circles represent abundant species, triangles common species, and squares rare species. Acronyms are presented in Table 1.

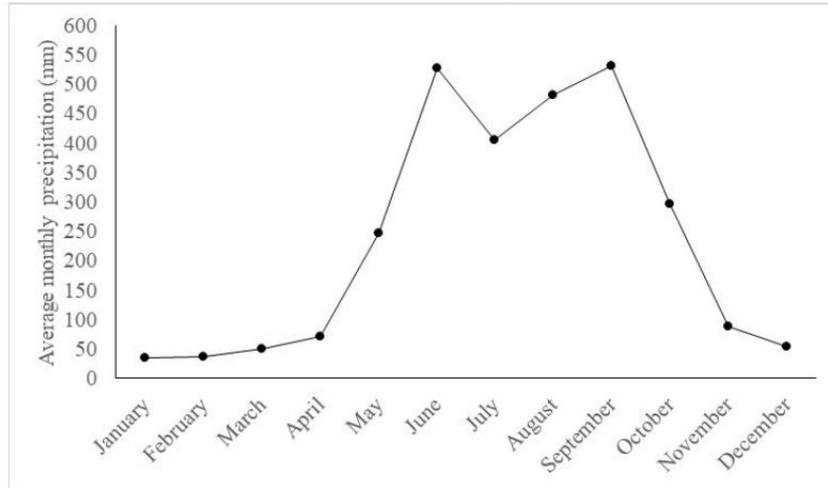
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



Study area in the municipality of Pluma Hidalgo, located in the Pacific slope of the state of Oaxaca (Sierra Sur), Mexico.

279x215mm (300 x 300 DPI)

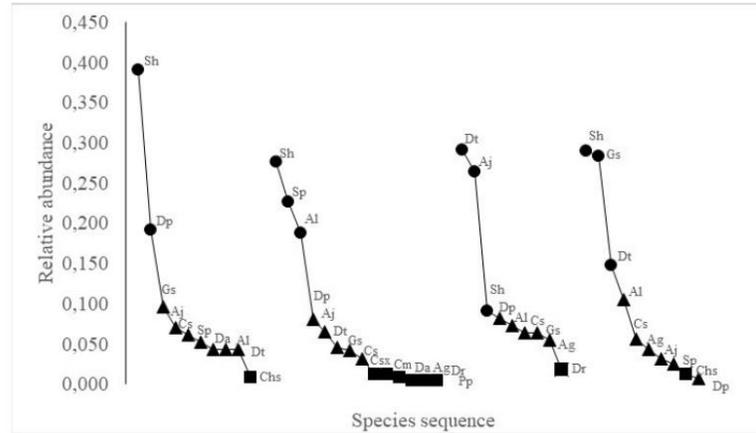
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



Average monthly precipitation in the municipality of Pluma Hidalgo, Oaxaca. The data covers 38 years. The dry season was delimited from November to April and the rainy season from June to September. May and October were considered transition months.

155x91mm (120 x 120 DPI)

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



Range-abundance curves of bat assemblages: a) Rain1, b) Dry1, c) Rain2, d) Dry2. Circles represent abundant species, triangles common species, and squares rare species. Acronyms are presented in Table 1.

153x87mm (120 x 120 DPI)

**Capítulo III. Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros
(Chiroptera: Phyllostomidae), en tres tipos de hábitats contrastantes en la
Sierra Sur, Oaxaca, México**

3.1.- Resumen

Las modificaciones en el paisaje por el cambio de uso de suelo, genera variaciones en los ensambles de murciélagos frugívoros, lo cuales responden diferentemente ya que solamente algunas especies puedan atravesar áreas deforestadas y dispersar semillas. El presente estudio tiene como objetivo determinar qué especies de plantas forman parte de la dieta de los murciélagos frugívoros y qué especie de murciélago hace la mayor contribución a la lluvia de semillas entre los tres tipos de hábitats (Cafetal, Pastizal y Selva). La dieta se determinó mediante excretas de murciélagos capturados con redes de niebla a partir de junio de 2016 a mayo de 2018, en tanto que la contribución a la lluvia de semillas se determinó a través del índice de importancia del dispersor. Se capturaron un total de 713 individuos de 13 especies de murciélagos fitófagos, de los cuales nueve especies fueron murciélagos frugívoros. En total se registraron 27 morfoespecies vegetales, de las cuales 21 fueron identificadas a nivel de especie, cuatro a género y dos no se pudieron identificar. En el Cafetal se registraron en las excretas de murciélagos 23 especies de plantas, mientras que en la selva se obtuvieron 21 y en el Pastizal 13. Basados en el análisis de las excretas de los murciélagos frugívoros se obtuvo que las familias más frecuentes en su dieta fueron Piperaceae, Urticaceae, Moraceae y Solanaceae. Doce especies de plantas fueron especies pioneras y 13 especies tardías. Los arbustos fueron las formas de vida más frecuentes, seguidas de los árboles y herbáceas. *Sturnira hondurensis* y *S. parvidens* fueron las especies de murciélagos con el valor del índice de importancia del dispersor más altos. No se encontraron diferencias significativas en las frecuencias de ocurrencias en las especies de plantas de acuerdo al estado de sucesión y formas de vida entre los tres tipos de hábitats ($F_{2, 28} = 0.939$; $p = 0.341$). De esta manera, se tiene que los murciélagos frugívoros están consumiendo y dispersando semillas de especies de plantas de los tres tipos de hábitats.

Palabras clave: Dispersión de semillas, Murciélagos frugívoros, Índice de importancia del dispersor, Especies pioneras y tardías.

3.2.- Introducción

La dispersión de semillas es un proceso ecológico importante para el mantenimiento y regeneración de los ecosistemas (Howe y Smallwood, 1982; Herrera, 2002; Muller-Landau et al., 2002), mediante este proceso las plantas colonizan nuevos hábitats, maximizando el número de sobrevivientes y garantizando el éxito reproductivo (Howe y Smallwood, 1982). La dispersión puede llevarse a cabo por factores abióticos o bióticos (Howe 1984). En los trópicos la mayoría de los árboles y arbustos (70% y 90%), son dispersados por animales (Howe, 1984; Wilson et al., 1989). Las aves, los primates y murciélagos son los principales dispersores de semillas en el Neotrópico (Fleming et al., 1987). Sin embargo, debido a su alta diversidad taxonómica y ecológica, su abundancia y la capacidad de desplazamiento a grandes distancias, aves y murciélagos, son los dos grupos de animales de mayor importancia en la dispersión de semillas (Howe, 1986; Fleming, 1988).

Los murciélagos frugívoros tienen un papel importante en la regeneración de los bosques neotropicales (Kalko, 1998; Galindo-González et al., 2000; Lobo et al., 2009), al ser los responsables de dispersar semillas y frutos de aproximadamente 549 especies de 62 familias (Arteaga et al., 2006; Ribeiro-Mello 2009; Lobo et al., 2009). La dieta de los murciélagos frugívoros está compuesta principalmente por especies de las familias Piperaceae, Solanaceae, Araceae, Moraceae, Urticaceae, Anacardiaceae, Chrysobalanaceae y Sapotaceae (Lobo et al., 2009; Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010). La mayoría de las especies de plantas consumidas por los murciélagos frugívoros son árboles y arbustos de sucesión temprana (especies pioneras), predominantes en áreas deforestadas o con disturbio antropogénico (Estrada et al., 1993; Gorchov et al., 1993). De igual manera, hay especies de murciélagos que dispersan semillas de árboles de sucesión tardía (Kalko et al., 1996; Galindo-González, 1998; Galindo-González et al., 2000).

Un grupo importante de murciélagos frugívoros, dispersores de semillas en los bosques tropicales, pertenecen a la familia Phyllostomidae (Estrada et al., 1993; Kalko, 1998; Lobo et al., 2009). Las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae incluyen especies frugívoras, que dependiendo de los hábitos de forrajeo y la dieta se dividen en dos grandes gremios alimenticios (Bonaccorso, 1979). Frugívoros del dosel (Stenodermatinae), se alimentan de frutos de árboles, aunque hay miembros de esta familia que pueden forrajear al nivel del suelo, consumiendo frutos de arbustos y herbáceas (Bonaccorso, 1979; Ribeiro-

Mello, 2009), y frugívoros del sotobosque (Carollinae) se especializan en frutos de arbustos y de árboles (Bonaccorso, 1979; Kalko, 1998).

La dieta de los murciélagos frugívoros es muy amplia y varía de acuerdo a la diversidad florística local y el tipo de hábitat (Fleming et al., 1987; Kalko, 1998). Se ha observado que en ambientes modificados por las actividades humanas como los pastizales y cafetales, la abundancia y riqueza de los murciélagos frugívoros se ve influenciada tanto a nivel de paisaje, por el área de cobertura de bosques alrededor de los hábitats fragmentado (Vleut et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2013), como a nivel de hábitat, principalmente por la riqueza de especies de plantas (Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2013). Además se ha mostrado que los murciélagos frugívoros son más abundantes en sitios con vegetación secundaria que en bosques conservados (Willig et al., 2007; García-García y Santos-Moreno, 2014).

De esta manera, se tiene que la composición y diversidad de especies de plantas consumidas por los murciélagos es similar entre sitios con vegetación secundaria y bosques conservados (Vleut et al., 2013). En donde áreas con vegetación secundaria y rodeados por bosques continuos, el número de especies de plantas consumidas es mayor comparado con los sitios con bosque, debido principalmente por la capacidad que tienen los murciélagos de visitar varios sitios de forrajeo en una noche (Galindo-González, 1998; Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2013). Además, se ha observado que en los sitios con disturbio humano (pastizales), los árboles aislados, juegan un papel importante para la atracción de murciélagos frugívoros y por lo tanto para la dispersión de semillas (Galindo-González et al., 2000; Galindo-González y Sosa 2003).

El presente estudio tiene como objetivo determinar qué especies de plantas forman parte de la dieta de los murciélagos frugívoros y qué especie de murciélago hace la mayor contribución a la lluvia de semillas entre los tres tipos de hábitats. Se espera encontrar que las especies de murciélagos frugívoros que son más frecuentes en áreas con disturbio humano (por ejemplo Pastizales y Cafetales) pueden ser los agentes dispersores más importantes, que aquellas especies que son capturadas principalmente en los sitios muestreados de Selva. También se espera encontrar que especies de murciélagos de los géneros *Sturnira* y *Carollia*, que tienen dieta especializada en especies pioneras de arbustos y herbáceas, presenten el Índice de Importancia del Dispersor (IID) más altos en el Pastizal y el Cafetal comparado a

la Selva, donde especies del género *Artibeus* y *Dermanura* consumen frutos de especies de árboles de sucesión tardía. Finalmente, dado al disturbio generado en los dos hábitats antes mencionados, se espera encontrar un mayor número de semillas de especies pioneras (principalmente del género *Piper*, *Solanum* y *Cecropia*) dispersadas en el Cafetal y Pastizal, mientras que, en la Selva se dispersarán más especies de sucesión tardía (especies del género *Ficus*).

3.3.- Método

Área de estudio.- El estudio se llevó a cabo en el municipio de Pluma Hidalgo, en la Sierra Sur del estado de Oaxaca (15°55'N y 96°25' W). El clima de la zona de estudio es cálido-húmedo, con lluvias en verano (Trejo, 2004). A través de una base histórica con 38 años de datos de precipitación (1961-1999) de la estación meteorológica ubicada en la cabecera municipal (No. de registro 20089; CONAGUA, 2019), se reconoció que la temporada de lluvias es entre los meses de junio a septiembre con una precipitación mensual promedio de 472.70 mm (Error Estándar = 36.88), mientras que la temporada de sequía corresponde a los meses de noviembre y abril con una precipitación mensual promedio de 55.8 mm (Error Estándar = 8.34).

El municipio de Pluma Hidalgo presenta un paisaje heterogéneo (con una extensión de 114 km²), con presencia de vegetación secundaria (34%), tierras de cultivo (principalmente cafetal de sombra, 32%), selva mediana subperennifolia (27%), pastizales (6.5%) y zonas urbanas-rurales (05 % INEGI, 2018). La selva mediana subperennifolia presenta un estrato arbóreo de 25 a 30 metros de altura, conformado principalmente por especies de *Brosimum alicastrum* Berg (1972), *Cojoba arbórea* (L) Britton y Rose, *Castilla elastica* Berg (1972), *Cupania dentata* Moc. et Sessé ex D.C., *Hymenaea courbarin* L. (1753), *Guazuma ulmifolia* Lam. (1789), *Poulsenia armata* (Miq.) Standl, entre otros (Salas-Morales et al., 2003). Las condiciones fisiográficas y climáticas de Pluma Hidalgo promueven el establecimiento de sistemas productivos de café bajo sombra, particularmente el sistema Policultivo Tradicional. La característica de este sistema de producción es la eliminación de arbustos y herbáceas del sotobosque para plantar los cafetos (plantas de café) bajo la cobertura arbórea original, acompañados de una gran variedad de especies de árboles,

arbustos y herbáceas útiles, tanto de la vegetación original como de las cultivadas, nativas o introducidas (Moguel y Toledo 1996).

Descripción de los hábitats.- Se muestrearon dos sitios por tipo de hábitat, para un total de seis sitios de muestreo, los cuales presentaron una separación mínima de 1.5 km en línea recta. Los sitios ubicados en la Selva (Figura 1: puntos 2 y 3), presentaron un dosel con altura variable (de 20 a 30 m de altura), al igual que lianas y epífitas. Mientras que, en el sotobosque se encontraron elementos arbóreos y herbáceos propios de la selva mediana subperennifolia. En el Cafetal, los sitios muestreados (puntos 1 y 6), fueron cafetales con un sistema Policultivo Tradicional, en donde el estrato arbóreo estuvo compuesto principalmente con especies de la selva y con árboles y arbustos cultivados como: cacao, naranja, plátano, mamey, chicozapote, aguacate, achiote, zapote negro, bambú, guanábana, guayaba, principalmente (Moguel y Toledo 1996; Moguel y Toledo, 2004). Los sitios ubicados en el Pastizal (puntos 4 y 5), se caracterizaron por ser áreas destinadas al pastoreo y por presentar árboles distribuidos en la periferia (usados como cercas vivas) e interior de los pastizales (árboles aislados que dan sombra al ganado). Los sitios estuvieron rodeados por cafetales y selva mediana subperennifolia.

Captura de murciélagos.- El trabajo de campo se llevó a cabo mensualmente, iniciando en junio de 2016 y finalizando en mayo de 2018. La captura de murciélagos se realizó mediante la instalación de seis redes de niebla (6 x 2.5 m y 36 mm de malla), colocadas desde el nivel del suelo hasta 10 m de altura entre la vegetación, con una separación de 20 m entre cada red. Las redes se abrieron 30 minutos antes del atardecer y estuvieron activas durante seis horas. Los murciélagos capturados fueron identificados con la ayuda de la clave de campo de Medellín et al. (2008) y la nomenclatura taxonómica seguida es la de Ramírez-Pulido et al. (2014). Cada individuo fue marcado con esmalte para uñas para identificar las recapturas y evitar contar un individuo dos veces durante los muestreos (García-Méndez et al. 2014). Los individuos marcados fueron liberados en el mismo lugar de captura.

Colecta de excretas.- Para coleccionar las semillas consumidas por los murciélagos, se colocó una lámina de plástico debajo de cada red (6 x 1 m), mediante esta técnica se obtienen un mayor número de muestras (Galindo-González et al., 2000). Las excretas obtenidas en plástico fueron asignadas a las especies de murciélago capturado en la red. Los individuos,

que no presentaron muestras al momento de retirarlos de la red, fueron colocados en bolsas de manta durante 30 minutos. Las muestras se depositaron en tubos Ependorf con agua destilada. Posteriormente, en el laboratorio, las semillas fueron separadas de otro tipo de material, como restos de frutos, insectos y pulpa.

Se identificaron las semillas dispersadas por los murciélagos hasta el nivel taxonómico más bajo posible (familia, género o especie), mediante la comparación con una colección de referencias del Laboratorio de Frutos y Semillas del Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, así como de frutos y semillas colectados durante los muestreos de campo.

Análisis de datos.- Las muestras que tuvieron una única especie de semilla fueron consideradas como un evento de dispersión, mientras que aquellas muestras en las cuales se registraron dos o más especies fueron consideradas como dos o más eventos. El análisis y cálculo de la dispersión de semillas se hizo considerando el número total de eventos por especie de murciélago y por tipo de hábitat. Cada especie de planta identificada fue clasificada de acuerdo a su estado de sucesión (pionera o tardía) y su forma de vida (árbol, arbusto, herbácea, epífita o hemiepífita; Guevara et al., 1994). A través de un Análisis de Componentes Principales (PCA) se identificaron las familias de plantas más relevantes para cada especie de murciélagos para el área de estudio. El PCA, se construyó mediante una matriz de correlación, los factores obtenidos se les aplicó una rotación ortogonal mediante la rotación Varimax. El análisis se llevó a cabo en el programa SPSS ver.17. (SPSS Inc., 2007).

La importancia de cada especie de murciélago como agente dispersor se evaluó por tipo de hábitat y en total para el área de estudio, usando el Índice de Importancia del Dispersor (IID) propuesto por Galindo-González et al. (2000). El IID considera la abundancia relativa de cada especie de murciélago (B) y el porcentaje de las muestras fecales con semillas obtenidas de cada especie de murciélago (S). De esta manera, $IID = (S * B) / 1000$, toma valores de 0 a 10. Especies de murciélagos con valores de IID cercanos a cero, indica que dispersan pocas especies de semillas, mientras que valores cercanos a 10 constituyen especies de murciélagos que dispersan todas las especies de semillas (Galindo-González et al., 2000).

Para determinar si la diversidad de semillas colectadas de las excretas de los murciélagos frugívoros varió entre los tres tipos de hábitats, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Krebs, 1989) y a través de una prueba de t modificada por Hutcheson

(Zar, 1996), se evaluó la significancia de las diferencias entre los tipos de hábitat, aplicando una prueba de Corrección Secuencial de Bonferroni para la interpretación simultánea de las comparaciones (Rice, 1989).

Los eventos de dispersión (frecuencia de ocurrencia) categorizados por la forma de vida (árbol, arbusto, herbácea y epífita/hemiepífita) y el estado de sucesión (especies pionera o tardía) se analizaron entre los tipos de hábitats a través de un ANOVA. Los análisis se efectuaron en el programa SPSS ver. 17. (SPSS Inc., 2007).

3.4.- Resultados

Murciélagos frugívoros.- Se capturaron un total de 713 individuos de 13 especies de murciélagos fitófagos, de los cuales 690 pertenecientes a nueve especies fueron murciélagos frugívoros o murciélagos que se alimentaron de frutos al menos una parte del año. En la Selva se registraron 282 murciélagos frugívoros de 9 especies, mientras que en el Cafetal 271 individuos de 9 especies y en el Pastizal se capturaron 143 individuos de 10 especies de murciélagos frugívoros. Las especies más abundantes fueron *Sturnira hondurensis* (n = 203 individuos), *Artibeus lituratus* (n = 84), *Sturnira parvidens* (n = 84), *Glossophaga soricina* (n = 78), *Dermanura tolteca* (n = 73) y *Artibeus jamaicensis* (n = 61), representando el 81% del total de las capturas. *Sturnira hondurensis* fue la especie más abundante en la Selva y el Cafetal, mientras que, *S. parvidens* lo fue en el Pastizal (Tabla 1).

Dispersión de semillas.- Se colectaron 297 muestras de excretas con semillas, la mayoría de las cuales presentaron semillas de una sola especie de planta (252), aunque hubieron muestras con semillas de dos (32 muestras), tres (11 muestras) y cuatro especies de plantas (2 muestras), para dar un total de 357 eventos de dispersión (Tabla 1). En total se registraron 27 morfoespecies vegetales, de las cuales 21 fueron identificadas a nivel de especie, cuatro a género y dos no se pudieron identificar (Tabla 2). Las familias de plantas más frecuentes en los tres tipos de hábitats fueron Piperaceae (41% de las muestras), Urticaceae (21%), Moraceae (15.4%) y Solanaceae (8.6%; Tabla 3). Doce especies de plantas fueron clasificadas como especies pioneras y 13 como especies tardías. Los arbustos fueron la forma de vida más frecuentes (10 especies), seguidas de los árboles (7 especies) y herbáceas (3 especies; Tabla 2).

En la Selva se registraron semillas de 21 especies de plantas, mientras que en el Cafetal se obtuvieron 23 especies, en ambos tipos de hábitats *Piper aduncum* y *Cecropia obtusifolia* fueron las especies más frecuentes en las muestras (42.5% y 17.2%, y 22.3% y 31% respectivamente). Por otro lado, en el Pastizal se obtuvieron semillas de 13 especies de plantas, siendo más frecuente *Piper aduncum* y *Solanum umbellatum* (31.6% y 19% respectivamente; Tabla 2). No se encontraron diferencias significativas en el índice de diversidad entre Cafetal y Selva ($t = 0.348$, $p = 0.728$), entre Cafetal y Pastizal ($t = 1.407$, $p = 0.142$), y Selva y Pastizal ($t = 1.132$, $p = 0.258$; Figura 2).

El Análisis de Componentes Principales agrupó a las principales familias que son relevantes en la dieta de los murciélagos frugívoros en los tres primeros Componentes Principales, explicando en conjunto el 92.3% de la varianza. El primer Componente explicó el 41.6% de la variación, en donde especies de plantas de las familias Piperaceae, Rubiaceae y Urticaceae fueron las principales plantas que constituyeron la dieta de los murciélagos la mayor parte del tiempo, mientras que, el segundo componente con el 27% de la variación indicó que los murciélagos se alimentan de frutos de plantas de la familia Moraceae. Finalmente, en el tercer componente (23.6% de la varianza) se obtuvo que especies de plantas de la familia Solanaceae son elementos que integran la dieta de los murciélagos frugívoros (Tabla 4).

Importancia de la especie de murciélago como agente dispersor.- *Sturnira hondurensis* presentó el mayor número de especies de semillas en sus excretas, tanto en la Selva como en el Cafetal (21 y 17 especies de plantas respectivamente), y en ambos tipos de hábitats tuvo valores de IID más altos (Tabla 5). A pesar del gran número de especies dispersadas por *S. hondurensis*, su dieta estuvo constituida en los dos hábitats en 60% y 55% por dos especies de plantas pioneras (*Piper aduncum* y *Cecropia obtusifolia*). Por otro lado, en el Pastizal *S. parvidens* dispersó 10 especies de plantas, mientras que *Artibeus jamaicensis* tres especies, ante lo cual fueron los murciélagos que presentaron el mayor valor de Índice de Importancia de Dispersor (IID = 3.453 y 0.194 respectivamente). La dieta de *S. parvidens* estuvo representado en un 60% por dos especies de plantas (*Solanum umbellatum* y *Cecropia obtusifolia*), mientras que *A. jamaicensis* consumió frutos de *Ficus obtusifolia* (55.5%) y *Muntingia calabura* (33.3%).

La frecuencia de ocurrencia de los eventos de dispersión categorizados por forma de vida (árbol, arbusto, herbácea y epífita/hemiepífita) y el estado de sucesión (especies pionera o tardía) entre los tres tipos de hábitats no difirieron estadísticamente ($F_{2, 28} = 0.939$; $p = 0.341$).

3.5.- Discusión

En el municipio de Pluma Hidalgo, el ensamble de murciélagos frugívoros estuvo compuesto por especies que son tolerantes a hábitats con disturbio antropogénico, ya que siete de las nueve especies fueron registradas en los tres tipos de hábitats. Lo reportado en este trabajo, es un patrón muy común en ambientes del Neotrópico (Olea-Wagner et al., 2007; Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García-Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2013). Por lo general, el gremio de los frugívoros es predominante, tanto en hábitats modificados como conservados, ya que estas especies presentan una gran vagilidad y adaptación a las condiciones ambientales (Cosson et al., 1999; Galindo-González, 2004; García-García y Santos-Moreno, 2014).

Los murciélagos filostómidos son dispersores de semillas de un número elevado de plantas (Arteaga et al., 2006; Lobo et al., 2009; Riberiro-Mello, 2009). Nuestros resultados demostraron que los murciélagos consumieron frutos y dispersaron semillas de por lo menos 25 especies de plantas entre los tres tipos de hábitats en la región de la Sierra Sur del estado de Oaxaca. A pesar del número de especies de plantas registradas es alto al compararse con otros trabajos llevados a cabo en la selva Lacandona (Goncalvez da Silva et al., 2008; Vleut et al., 2015; 17 y 28 especies respectivamente) y en Guatemala (Lou y Yurrita, 2005; 28 especies), e incluso mayor que en regiones de la Península de Yucatán (11 especies) y Huasteca Potosina en México (15 especies; García-Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2014), la importancia de los murciélagos frugívoros como agentes dispersores de semillas, recae no solo en el número de especies de plantas dispersadas, sino en que las especies que son dispersadas son especies pioneras que son las primeras en establecerse en ambientes con disturbios humanos (Gorchov et al., 1993; Estrada-Villegas et al., 2007).

Contrario a lo esperado, la diversidad de especies de plantas entre los tres tipos de hábitats no fue estadísticamente significativa. Se ha reportado una gran abundancia de murciélagos frugívoros en áreas con disturbio y conservadas, debido principalmente a la

diversidad de especies de plantas que se encuentran en ambos tipos de ambientes (Fenton et al., 1992; Medellín et al., 2000; Galindo-González et al., 2000; Castro-Luna y Galindo-González et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2013). Las familias de plantas más frecuentes en las muestras de excretas, en los tres tipos de hábitats fueron Piperaceae, Urticaceae, Moraceae y Solanaceae. Esto es consistente con lo reportado en estudios realizados en México, Centroamérica y Suramérica, en donde el mayor porcentaje de las semillas colectadas corresponden a especies de las familias Moraceae, Piperaceae y Solanaceae (Olea-Wagner et al., 2007; Goncalves da Silva et al., 2008; Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García-Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2014).

Conforme a lo esperado, se registraron más especies de sucesión tardía dispersadas en la Selva, con respecto a el Cafetal y Pastizal, sin embargo, al considerar el total de los eventos de dispersión, se encontró que la frecuencia de ocurrencia de especies pioneras y tardía (de las formas de vida registradas en este trabajo) no difirió entre los tres tipos de hábitats. Lo anterior es debido principalmente porque los murciélagos consumen frutos de una gran variedad de especies de plantas de diferentes formas de vida y estados sucesionales, que incluyen principalmente especies pioneras y tardías de árboles, arbustos, herbácea y epífitas (Galindo-González et al., 2000; Olea-Wagner, 2007; Vleut et al., 2015). Además que los murciélagos tienen la capacidad de visitar diversos tipos de vegetación en una sola noche (Galetti y Morellato, 1994; Galindo-González et al. 2000) y transportar semillas de un sitio a otro (Heithaus et al., 1975; Galindo-González, 1998).

Como se predijo, los principales agentes dispersores de semillas en los tipos de hábitats con disturbio humano (Cafetal y Pastizal) fueron especies del género *Sturnira*. Un patrón similar ha sido reportado para otras partes del país (Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García-Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2014; García-García y Santos-Moreno, 2014; Vleut et al., 2015), en donde especies frugívoras del sotobosque (*Sturnira* y *Carollia*) son las más abundantes (correspondiendo entre el 23% y 30% de las capturas totales) y por lo tanto las que presenta la mayor contribución en la dispersión de semillas (Mello et al., 2008). Mientras que en la Selva, se encontró que *Sturnira hondurensis* fue el dispersor más importante y no especies de murciélagos frugívoros del dosel. Tanto *S. hondurensis* como *S. parvidens* contribuyeron en mayor medida en la dispersión de semillas

en los tres tipos de hábitats, debido principalmente a que fueron especies con abundancias altas y por el número de especies de plantas dispersadas (21 y 12 respectivamente).

Por otro lado, las especies de murciélagos de los géneros *Artibeus* y *Dermanura* presentaron valores del índice de importancia del dispersor, bajos en la Selva y Cafetal, debido principalmente a que fueron especies con abundancias bajas. Sin embargo, su dieta estuvo constituida en mayor medida por especies de la familia Moraceae (del género *Ficus*), que forman parte del dosel en ambos hábitats. Las especies de estos género son considerados frugívoros del dosel y son más frecuentes en ambientes conservados (Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García-García y Santos-Moreno, 2014; Vleut et al., 2012), en donde dispersan semillas principalmente de frutos de árboles de la familia Moraceae.

A pesar de que en este estudio no se evaluó la viabilidad de las semillas encontradas en las excretas de los murciélagos frugívoros, hay diversos estudios en donde han demostrado la efectividad de los murciélagos, como agentes dispersores, de las plantas que forman parte de su dieta (Fleming y Sosa, 1994), indicado que las semillas que pasan por el tracto de los murciélagos no presentan daños y que son viables e incluso que aumentan su tasa de germinación (Fleming, 1988; Fleming y Williams, 1990; Galindo-González et al 2000). De esta manera y aunado al número de especies de plantas dispersadas reportado en este estudio, los murciélagos frugívoros tienen un papel importante en el mantenimiento y regeneración de la selva mediana subperennifolia, en Pluma Hidalgo.

Se ha indicado que la configuración del paisaje y las características del hábitat tienen efectos en la composición y estructura de los ensambles de murciélagos y principalmente en el gremio de los murciélagos frugívoros (Vleut et al., 2012; García-García y Santos-Moreno, 2014) y por lo tanto en la dispersión de semillas (Galindo-González et al., 2002; Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García-Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al. 2014). Si bien en el presente estudio, no se consideró ni evaluó la configuración del paisaje ni la estructura de la vegetación de los sitios estudiados, hay una clara evidencia de que la heterogeneidad del paisaje del área de estudio (con presencia de vegetación secundaria, cafetal de sombra, selva mediana subperennifolia y pastizales; INEGI, 2018), y la estructura de la vegetación de los sitios de muestreos, afectó positivamente en la diversidad y composición de las especies de semillas dispersadas, así como en la abundancia de los murciélagos frugívoros.

Los sistemas Policultivo tradicional de café bajo sombra que hay en el municipio de Pluma Hidalgo, ayudan a mantener la diversidad de especies de murciélagos, facilitando la dispersión de semillas de especies pioneras y tardías, ya que, en estos sistemas productivos, se puede encontrar una gran diversidad de especies de plantas que son fuente de recursos para los murciélagos (Moguel y Toledo, 2004). De esta manera, la conservación de los sitios de selva y el buen manejo de los sistemas productivos de café de sombra, podrían ser una estrategia importante para el mantenimiento de la diversidad y abundancia de especies de murciélagos, por lo tanto, para la recuperación y regeneración de las áreas perturbadas a través de la dispersión de semillas.

3.6.- Literatura citada

- Aldrich, P. R. y J. L. Hamrick. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103–105.
- Arteaga, L., L. Aguirre y I. Moya. 2006. Seed rain produced by bats and birds in forest islands in a Neotropical Inglete. *Biotropica* 38(6): 718-724.
- Augspurger, C. K. y S. E. Franson. 1993. Consequences for seed ditributions of intra-crop variation in wing-loadig of wind-dispersed species. In *Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects* (T. H. Fleming y A. Esrtrada, eds.). *Advances in vegetation science* 15. p 121-132.
- Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M. C. MacSwiney G., C. Muñoz-Robles y J. Tun-Garrido. 2013. Response of phytophagous bats to patch quality and landscape attributes in fragmented tropical semi-deciduous forest. *Acta Chiropterologica* 15(2):399-409.
- Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M. C. MacSwiney G. y V. J. Sosa. 2014. Effects of landscape matrix, patch quality and seasonality on the diet of frugivorous bats in tropical semi-deciduous forest. *Wildlife Research* 41:454-464.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. In *The Florida State Museum, Biological Sciences Bulletin* 24. The Florida State Museum, Gainesville. p. 359-408.
- Bernard, E. y M. B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests and savannas in Central Amazonia, Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 80(6):1124-1140.
- Bullock, S. H., A. Mooney y E. Medina (eds.). 1995. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp: 450.
- Castro-Luna, A. A. y J. Galindo-González. 2012. Enriching agroecosystems with fruit-producing tree species favors the abundance and richness of frugivorous and nectarivorous bats in Veracruz, Mexico. *Mammalian Biology* 77, 32–40.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana, In *Frugivores and seed dispersal* (Estrada, A. y T. H. Fleming, Eds.). Pp. 119-135. Dordrecht, Dr. W. Junk Publ.
- Comisión Nacional del Agua. CONAGUA. 2019. Consultado en: <https://smn.conagua.gob.mx/tools/RESOURCES/Mensuales/oax/00020089.TXT>

- Cosson, J. F., S. Ringuet, O. Claessens, J. C. De Massary, A. Dalecky, J. F. Villiers, L. Granjon y J. M. Pons. 1999. Ecological changes in recent land-bridges islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biological Conservation*, 91: 213–222.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y Jr. D. Meritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309-318.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist and D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440–446.
- Fleming, T. H., R. Breitwisch y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18:91-109.
- Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat. A study in plant-animal interactions. University Chicago Press, Chicago.
- Fleming, T. H. y V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75:845-851.
- Fleming, T. H. y C. F. Williams. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rica tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:163-178.
- Galetti, M. y L. P. C. Morellato. 1994. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brazil. *Mammalia* 58:661-665.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica, México* 73:57-74.
- Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693–1703.
- Galindo-González, J. y V. J. Sosa. 2003. Bats species richness in man-made pastures in a fragmented tropical landscapes. *Southwestern Naturalis* 48:579-589.
- 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.
- Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14: 1693–1703.
- García-García, J. L., y A. Santos-Moreno. 2014. Variación estacional en la diversidad y composición de ensambles de murciélagos filostómidos en bosques continuos y fragmentados en Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:228-241.
- García-Méndez, A., C. Lorenzo, L. Bernardo V. y R. Reyna-Hurtado. 2014. Roedores y murciélagos en espacios verdes en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. *Therya* 5(2): 615-632.
- García-Morales, R., L. Chapa-Vargas, J. Galindo-González, y E. I. Badano. 2012. Seed dispersal among three different vegetation communities in the Huasteca Region, Mexico, analyzed from bat feces. *Acta Chiropterologica* 14, 357–367.
- Goncalvez da Silva, A., O. Gaona y R. A. Medellín. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon forest, Mexico. *Journal of Mammalogy* 89:43-49.

- Gorchov, D. L., F. Conerjo, C. Ascorra y M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after stripcutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 108:339-349.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde y S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de los Tuxtlas. *Acta Botánica Mexicana* 28:1-27.
- Heiathus, E. R., T. H. Fleming y 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. 2002. Seed dispersal by vertebrates. *En* Plantanimal interactions: an evolutionary approach, C. M.Herrera y O. Pellmyr (eds.). Blackwell Science, Oxford, U.K.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Howe, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30:261-281.
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. *En* Sees Dispersal, D. R. Morgan (ed.). Academic Prees. Australia. p. 123-196.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. INEGI. 2018. Consultado en: <https://www.inegi.org.mx/temas/usosuelo/>
- Kalko, E. K. V. y M. A. Kalko, E. K. V., E. A. Herre y C. H. O. Handley .1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography* 23:565-576.
- Kalko, E. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology: Analysis of Complex Systems* 101:281–297.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper and Row.
- Lobova, T. A., C. K. Geiselman and S. A. Mori. 2009. Seed Dispersal by Bats in the Neotropics. *Memoirs of the New York Botanical Garden, The New York Botanical Garden Press: Bronx, NY*. Pp. 471.
- Lou, S. y C. L. Yurrita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexico (N.S.)* 21:83-94.
- Mack, A .L. 1993. The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a neotropical paleotropical comparison. *The American Naturalist* 142: 840-856.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicator of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology*, 14:1666-1675.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 2008. Identificación de los murciélagos de México, clave de campo, 2a edición. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 78 pp.
- Mello, M. A. R., E. K. V. Kalko y W. S. Silva. 2008. Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Mammalogy* 89: 485–492.
- Moguel, P. y V. M. Toledo. 1996. El café en México, ecología, cultura indígena y sustentabilidad. *Ciencias* 43:40-51.
- Moguel, P. y V. M. Toledo. 2004. Conservar produciendo: Biodiversidad, café orgánico y jardines productivos. *CONABIO. Biodiversitas* 55:1-7.
- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, S. P. Hubbell y R. B. Foster. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and examples for tropical forest trees. Pp. 35-53. *En*: (Levey, D. J., W. R. Silva y M. Galetti, eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* Wallingford, UK: CAB International.

- Muscarella, R. y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 82:573-590.
- Olea-Wagner, A., C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz y L. León-Paniagua. 2007. Diversity of fruits consumed by three species of bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in the Lacandona rainforest, Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:191-200.
- Ramírez-Pulido, J., N. González-Ruiz, A. Gardner y J. Arroyo-Cabrales. 2014. List of recent land mammals of Mexico. Number 63. Museum of Texas Tech University. Texas.
- Ramos-Pereira, M. J., J. T. Marques y J. M. Palmeirim. 2010. Ecological responses of frugivorous bats to seasonal fluctuation in fruit availability in Amazonian forest. *Biotropica* 42(6):680-687.
- Ribeiro-Mello, M. A. 2009. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecologica* 35:280-286.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 43(1): 223-225.
- Salas-Morales, S. H., A. Saynes-Vásquez y L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:21-58.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. In *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference* (Wilson, D. E. y D.M. Reeder, eds.). Pp. 312-529. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- SPSS Inc. 2007. SPSS. Version 17.0. Chicago, IL: SPSS Inc.
- Stebbins, L. G. 1971. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: Seeds and seblings. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:237-260.
- Trejo, I. 2004. Clima. In: (García-Mendoza, A. J. M.J. Ordóñez and M. Briones-Salas, eds.) *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México. pp. 67-85.
- Vargas-Contreras, J. A., R. A. Medellín, G. Escalona-Segura y L. Interián-Sosa. 2009. Vegetation complexity and bat-plant dispersal in Calakmul, Mexico. *Journal of Natural History* 43:219-243.
- Vleut, I., S. I. Levy-Tacher, J. Galindo-González, W. F. de Boer y N. Ramírez-Marcial. 2012. Tropical rain-forest matrix quality affects bat assemblage structure in secondary forest patches. *Journal of Mammalogy* 93(6):1469-1479.
- Vleut, I., S. I. Levy-Tacher, W. F. de Boer, J. Galindo-González y L-B Vazquez. 2013. Tropical secondary forest management influences frugivorous bat composition, abundance and fruit consumption in Chiapas, Mexico. *PLoS One* 8(10):e77584.
- Willig, M. R., S. Presley, C. Bloch y C. Hice. 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39:737-746.
- Willson, M. F., A. K. Irvine y N. G. Walsh. 1989. Vertebrate dispersal syndrome in some Australian and New Zealand plant-communities, with geographic comparisons. *Biotropica* 21:133-147.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third Edition. Prentice Hall Inc, New Jersey. U.S.A.

3.7.- Tablas y Figuras

Tabla 1. Abundancia de las especies de murciélagos frugívoros de Pluma Hidalgo, Oaxaca por tipo de hábitat. Entre paréntesis se indica el número total de eventos de dispersión.

Especies de murciélagos	Tipos de hábitats			Total	Acrónimo
	Cafetal	Pastizal	Selva		
<i>Anoura geoffroyi</i>	9	0	5	14	Ag
<i>Dermanura azteca</i>	0	3 (1)	5 (2)	8 (3)	Da
<i>Artibeus jamaicensis</i>	18 (9)	24 (9)	19 (4)	61 (22)	Aj
<i>Artibeus lituratus</i>	46 (13)	20 (3)	18 (2)	84 (18)	Al
<i>Dermanura phaeotis</i>	28 (7)	2	24 (8)	54 (15)	Dp
<i>Dermanura tolteca</i>	38 (8)	0	35 (12)	73 (20)	Dt
<i>Carollia subrufa</i>	22 (18)	3 (2)	20 (18)	45 (38)	Cs
<i>Centurio senex</i>	0	3	0	3	Csx
<i>Chiroderma salvini</i>	2	1	0	3	Chs
<i>Choeronycteris mexicana</i>	2	0	1	3	Cm
<i>Glossophaga soricina</i>	18 (8)	13	47 (5)	78 (13)	Gs
<i>Sturnira hondurensis</i>	87 (69)	3 (3)	113 (87)	203 (159)	Sh
<i>Sturnira parvidens</i>	12 (7)	71 (55)	1 (1)	84 (63)	Sp
Total individuos	282 (139)	143 (79)	288 (139)	713 (357)	
Riqueza	11	10	11	13	

Tabla 2. Frecuencias de ocurrencia de especies de plantas registradas en las muestras de excretas por forma de vida y categoría sucesional en tres tipos de hábitats en Pluma Hidalgo, Oaxaca.

Familia	Especies de plantas	Tipos de hábitats			Frecuencia	Forma de vida/Sucesión
		Cafetal	Pastizal	Selva		
Actinidiaceae	<i>Saurauia villosa</i>	3		3	6	Árbol/Tardía
Araceae	<i>Philodendron inaequilaterum</i>	2	2	2	6	Hemiepifitas/Tardía
	<i>Philodendron tripartitum</i>	2			2	Hemiepifitas/Tardía
	<i>Philodendron</i> sp.			1	1	Hemiepifitas/Tardía
Bromeliaceae	<i>Aechmea</i> sp.	1			1	Epífita/Tardía
Moraceae	<i>Ficus aurea</i>	10			10	Árbol/Tardía
	<i>Ficus cotinifolia</i>	2	3	12	17	Árbol/Tardía
	<i>Ficus maxima</i>	6		3	9	Árbol/Tardía
	<i>Ficus obtusifolia</i>	10	5	4	19	Árbol/Tardía
Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i>		4		4	Árbol/Pionera
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i>	31	25	50	106	Arbusto/Pionera
	<i>Piper auritum</i>	5	6	2	13	Arbusto/Pionera
	<i>Piper hispidum</i>	5		3	8	Arbusto/Pionera
	<i>Piper peltatum</i>	3	1		4	Arbusto/Pionera
	<i>Piper scabrum</i>	1		1	2	Arbusto/Pionera
	<i>Piper tuberculatum</i>	1		1	2	Arbusto/Pionera
	<i>Piper umbelatum</i>	5	1	4	10	Arbusto/Pionera
	<i>Piper</i> sp.	1		1	2	Arbusto/Pionera
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i>		2	1	3	Herbácea/Pionera
	<i>Solanum umbellatum</i>	1	15	7	23	Herbácea/Pionera
	<i>Juanollosa mexicana</i>	1		1	2	Arbusto/Tardía
	<i>Solanum</i> sp.		3		3	Herbácea/Pionera
Rubiaceae	<i>Hamelia versicolor</i>	3		5	8	Arbusto/Tardía
	<i>Sommeria grandis</i>	1		6	7	Árbol/Tardía
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	43	10	23	76	Árbol/Pionera

Desconocida	Morfo especie 1	1		1	2	Desconocido
	Morfo especie 2	1	2	8	11	Desconocido
<hr/>						
	Total de frecuencia	139	79	139	357	
	Riqueza	23	13	21	27	
	Índice de Shannon	2.32	2.10	2.27		

Tabla 3. Frecuencia de ocurrencia de especies de plantas en muestras de excretas de nuevas especies de murciélagos frugívoros en Pluma Hidalgo, Oaxaca (ver tabla 1 para los nombres de las especies de murciélagos).

Familia	Especies de plantas	Especies de murciélagos frugívoros									Total
		Da	Aj	Al	Dp	Dt	Cs	Gs	Sh	Sp	
Actinidiaceae	<i>Saurauia villosa</i>								6		6
	<i>Philodendron</i>										
Araceae	<i>inaquilaterum</i>		1						4	1	6
	<i>Philodendron tripartitum</i>								1	1	2
	<i>Philodendron</i> sp.						1				1
Bromeliaceae	<i>Aechmea</i> sp.						1				1
Moraceae	<i>Ficus aurea</i>							1	6	3	10
	<i>Ficus cotinifolia</i>	2	2		2	2	1	1	5	2	17
	<i>Ficus maxima</i>		2	3	3	1					9
	<i>Ficus obtusifolia</i>		8	3	2	2			4		19
Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i>		3	1							4
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i>	1		1	3	1	19	4	56	21	106
	<i>Piper auritum</i>				1	1	2	2	4	3	13
	<i>Piper hispidum</i>				1	1	1		5		8
	<i>Piper peltatum</i>						1		2	1	4
	<i>Piper scabrum</i>						1		1		2
	<i>Piper tuberculatum</i>								2		2
	<i>Piper umbelatum</i>				1		6		3		10
	<i>Piper</i> sp.						1		1		2
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i>								1	2	3
	<i>Solanum umbellatum</i>							1	8	14	23
	<i>Juanollosa mexicana</i>							1	1		2
	<i>Solanum</i> sp.									3	3
Rubiaceae	<i>Hamelia versicolor</i>					2			6		8
	<i>Sommeria grandis</i>		1			1	1		4		7
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>		5	10	2	3	2	9	35	10	76
Desconocida	Morfo especie 1						1		1		2
	Morfo especie 2					6			3	2	11
	Total	3	22	18	15	20	38	19	159	63	357
	Riqueza de especies	2	7	5	8	10	13	7	21	12	

Tabla 4. Proporción de varianza de cinco familias que integran los murciélagos frugívoros en su dieta, reducido por tres componentes principales a través de una rotación ortogonal Varimax.

Familia	Componente principales		
	1	2	3
Piperaceae	,900		,360
Rubiaceae	,835	,461	
Urticaceae	,670	,449	,313
Moraceae		,948	
Solanaceae			,971
Porcentaje de Varianza	41.67%	27.05%	23.6%
Varianza acumulada	41.67%	68.72%	92.32%

Tabla 5. Índice de importancia del dispersor para las especies de murciélagos frugívoros en tres tipos de hábitats y para el total.

Especies de murciélagos	Cafetal	Pastizal	Selva	Total
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0,041	0,194	0,018	0.052
<i>Artibeus lituratus</i>	0,152	0,053	0,008	0.059
<i>Dermanura phaeotis</i>	0,05	0	0,04	0.031
<i>Dermanura azteca</i>	0	0,0026	0,002	0.0009
<i>Dermanura tolteca</i>	0,077	0	0,104	0.057
<i>Carollia subrufa</i>	0,1	0,0052	0,09	0.067
<i>Glossophaga soricina</i>	0,036	0,0683	0,058	0.058
<i>Sturnira hondurensis</i>	1,53	0,0079	2,45	1.267
<i>Sturnira parvidens</i>	0,021	3,453	0,0002	0.207

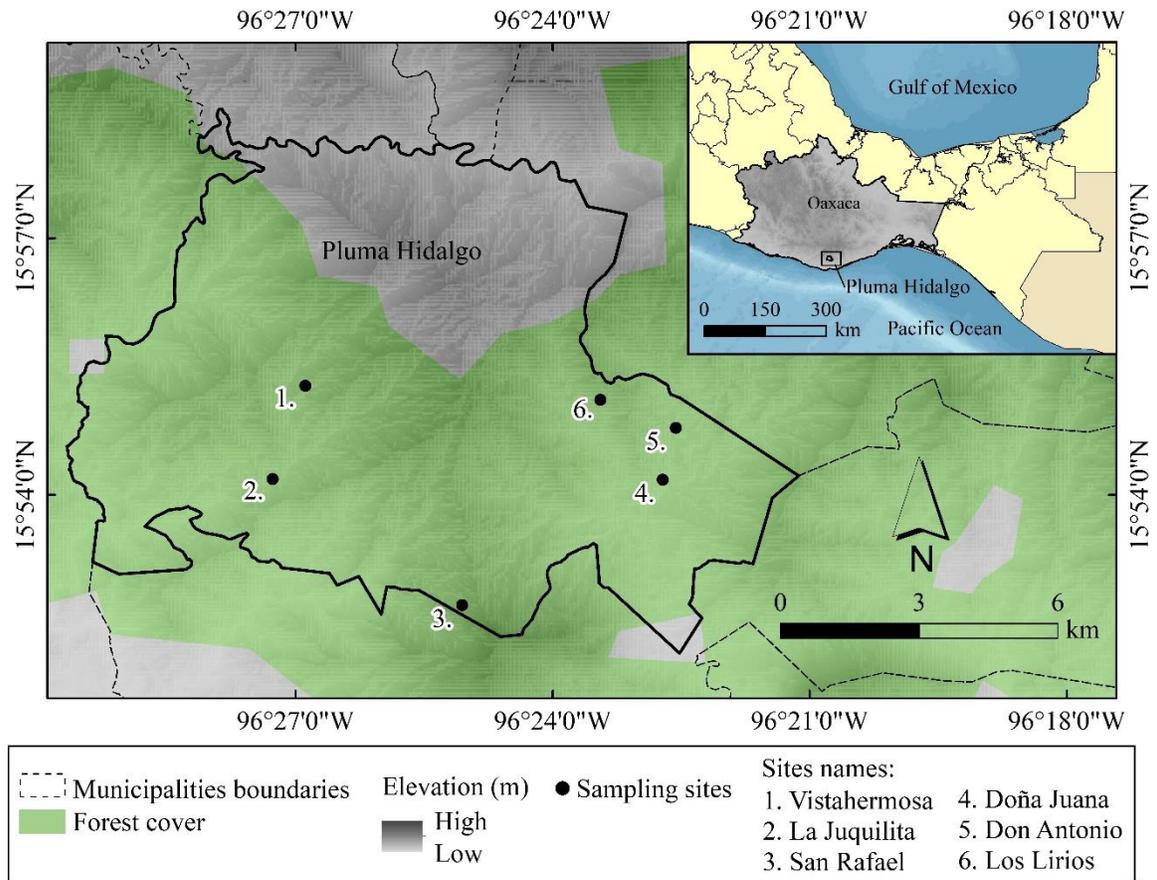


Figura 1. Ubicación del área de estudio y de los sitios de muestreo en Pluma Hidalgo, Oaxaca. Los números corresponden a los sitios de muestreos: 1 y 6 Cafetal; 2 y 3 Selva; y 5 y 4 Pastizal.

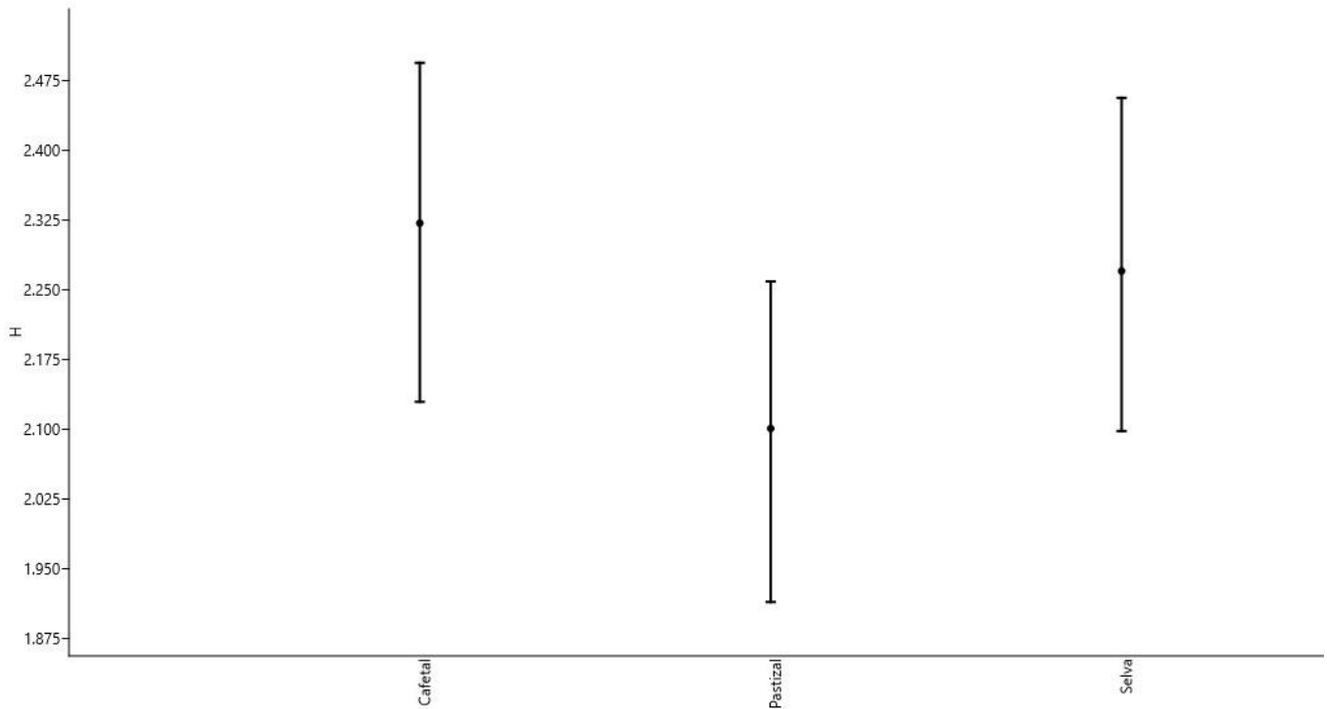


Figura 3. Índice de diversidad de especies de plantas en los tres tipos de hábitats en Pluma Hidalgo, Oaxaca. Las barras de error indican 95% de intervalos de confianza. Las categorías las cuales los intervalos de confianza se sobrelapan asumen la no diferencia significativa.

Capitulo IV. Conclusión general

4.1.- Conclusión general

En el presente trabajo se abordaron y evaluaron temas relacionados con la variación estacional de ensambles de murciélagos filostómidos y la importancia de éstos en la dispersión de semillas en tres tipos de hábitats contrastantes. En el primer estudio se analizó la variación de la diversidad, riqueza y abundancia de especies y gremios tróficos asociados a la estacionalidad, así como sus variaciones dentro de cada una de ellas en una selva mediana subperennifolia, en la Sierra Sur en el estado de Oaxaca. Se encontró que la composición de especies de los ensambles de murciélagos fue similar entre las dos temporadas climáticas y que la comunidad de murciélagos estuvo dominada por especies frugívoras especialistas en género de plantas de *Ficus* y *Piper* en todas las temporadas. De esta manera, no se observó un patrón estacional en la diversidad y composición de los ensambles de murciélagos. Posiblemente el no haber variaciones estacionales en la composición de los ensambles de murciélagos a nivel de diversidad, riqueza y abundancia de especies y de gremios tróficos, se deba a que el paisaje en el área de estudio es heterogéneo (el cual es resultado de los diferentes usos de suelo que existen en el municipio de Pluma Hidalgo) y hay presencia de especies de plantas con periodos de fructificación y floración continua (Fenton et al., 1992; Willig et al., 2007; Ribeiro-Mello, 2009; Bolívar-Cimé et al., 2014).

Nuestro resultados contrastan con los patrones reportados en estudios llevados a cabo en otras selvas estacionales tanto de México (Chávez y Ceballos, 2001; Vleut et al., 2012; García-García y Santos Moreno, 2014; Mendoza-Sáenz et al., 2017), como de Brazil y Bolivia (Aguirre et al., 2003; Aguiar y Marinho-Filho, 2004; Ribeiro-Mello, 2009; Ramos-Pereira et al., 2010), donde la diversidad de murciélagos es significativamente mayor durante la temporada de lluvias, debido principalmente al aumento en la disponibilidad de alimento durante esta temporada.

La variación en la disponibilidad de alimento entre temporadas no necesariamente implica que el recurso sea limitado o escaso, sino que la abundancia de frutos y flores disminuye gradualmente en el tiempo de transición entre una temporada y otra (Ramos-Pereira et al., 2010). La comunidad de murciélagos en el área de estudio estuvo dominada por especies frugívoras (frugívoros especialista del género *Ficus* y *Piper*), lo cual fue consistente a través de las temporadas y los dos ciclos anuales, confirmando la aseveración inicial, que el cambio en la disposición de alimento es gradual.

En cuanto a la variación en la dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en los tres tipos de hábitats, se encontró que la diversidad de especies de plantas dispersadas no varió significativamente entre Selva, Cafetal y Pastizal. Lo anterior, se debe a que las especies de murciélagos frugívoros capturados en los tres tipos de hábitats pueden desplazarse varios kilómetros (hasta 10 km) en busca de alimento, en diferentes tipos de hábitats y de esta manera consumen especies de plantas de diferentes estados sucesionales y formas de vida disponibles en todos los tipos de vegetación (Galindo-González, 1998; Bernard y Fenton, 2003), lo cual conlleva a transportar semillas largas distancias entre los sitios (Galindo-González, 1998).

Además las especies de murciélagos que dispersaron el mayor número de especies de plantas y por lo tanto presentaron valores altos del Índice de Importancia del Dispersor fueron *Sturnira hondurensis*, *S. parvidens*, *Carollia subrufa*, *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* que por lo general, forrajean en ambientes con disturbio humano, en donde contribuyen en la dispersión de semillas de especies de plantas pioneras (Charles-Dominique, 1986; Castro-Luna y Galindo-González, 2012; García-Morales et al., 2012; Bolívar-Cimé et al., 2014). Se observó además, que la dieta de los murciélagos filostómidos se basa principalmente en especies de familias de plantas de Piperaceae (41%), Urticaceae (21%), Moraceae (15.4%) Solanaceae (8.6%) y Rubiaceae (4.2%), en los tres hábitats. Esto indica que en el área de estudio la disponibilidad de alimento no se restringe a un sitio en particular y que los murciélagos pueden estar alimentándose de igual manera en los tres hábitats analizados.

Sin embargo, se recomienda realizar seguimientos fenológicos en la fructificación de las especies de plantas que forman parte de la dieta principal de los murciélagos frugívoros, para tener certeza sobre el uso espacial y temporal que los murciélagos hacen de los recursos disponibles en el área de estudio. Además precisa evaluar el efecto que tiene la configuración del paisaje y la estructura de la vegetación en los ensambles de murciélagos frugívoros. Lo anterior para poder establecer estrategias de conservación de las áreas con cobertura boscosas y de mecanismos de restauración en sitios con disturbio humano, como en el Pastizal.

4.2.- Literatura citada

- Aguiar, L. M. de S. y J. Marinho-Filho. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(2):385-390.
- Aguirre, L. F., L. Lens, R. Van Damme y E. Matthysen. 2003. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a Neotropical savanna in Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19:367-374.
- Bernard, E. y M. B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests and savannas in Central Amazonia, Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 80(6):1124-1140.
- Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M. C. MacSwiney G. y V. J. Sosa. 2014. Effects of landscape matrix, patch quality and seasonality on the diet of frugivorous bats in tropical semi-deciduous forest. *Wildlife Research* 41:454-464.
- Castro-Luna, A. A. y J. Galindo-González. 2012. Enriching agroecosystems with fruit-producing tree species favors the abundance and richness of frugivorous and nectarivorous bats in Veracruz, Mexico. *Mammalian Biology* 77, 32–40.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana, In *Frugivores and seed dispersal* (Estrada, A. y T. H. Fleming, Eds.). Pp. 119-135. Dordrecht, Dr. W. Junk Publ.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:27-44.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist and D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440–446.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica, México* 73:57-74.
- García-García, J. L., y A. Santos-Moreno. 2014. Variación estacional en la diversidad y composición de ensambles de murciélagos filostómidos en bosques continuos y fragmentados en Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:228-241.
- García-Morales, R., L. Chapa-Vargas, J. Galindo-González, y E. I. Badano. 2012. Seed dispersal among three different vegetation communities in the Huasteca Region, Mexico, analyzed from bat feces. *Acta Chiropterologica* 14, 357–367.
- Mendoza-Sáenz, V. H., A. Horváth, L. Ruiz M., G. Escalona S. y D. A. Navarrete G. 2017. Patrones de diversidad de murciélagos en la reserva de la biosfera selva El Ocote, Chiapas, México. *Mastozoología Neotropical* 24(2):365-387.
- Ramos Pereira, M. J., J. T. Marques y J. M. Palmeirim. 2010. Ecological responses of frugivorous bats to seasonal fluctuation in fruit availability in Amazonian forest. *Biotropica* 42(6):680-687.
- Ribeiro-Mello, M. A. 2009. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecologica* 35:280-286.

- Vleut, I., S. I. Levy-Tacher, J. Galindo-González, W. F. de Boer y N. Ramírez-Marcial. 2012. Tropical rain-forest matrix quality affects bat assemblage structure in secondary forest patches. *Journal of Mammalogy* 93(6):1469-1479.
- Willig, M. R., S. Presley, C. Bloch y C. Hice. 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39:737-746

Apéndice 1. New tent architecture roost by *Dermanura phaeotis* (Miller, 1902) (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Mexico

Antonio García-Méndez y Antonio Santos-Moreno

Nota aceptada en la revista *Mammalia*

Short Note

Antonio García-Méndez and Antonio Santos-Moreno*

New tent architecture roost by *Dermanura phaeotis* (Miller, 1902) (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Mexico

<https://doi.org/10.1515/mammalia-2019-0047>

Received April 12, 2019; accepted August 27, 2019

Abstract: Some phyllostomid bats modify leaves of certain plant species in order to build tents as daytime roosts. Most tent-roosting members of the *Artibeus* and *Dermanura* genus have a widespread geographic distribution; nevertheless, there are few reports regarding roost architecture. This is the first report in Mexico of boat/apical tents built by the pygmy fruit-eating bat *Dermanura phaeotis*.

Keywords: banana leaves; boat/apical tents; daytime roost; Oaxaca; Stenodermatinae.

The bats of the Neotropical family Phyllostomidae make use of a great variety of roost structures, such as caves, hollow trees, logs, foliage, leaves and modified leaves known as “tents” (Kunz et al. 1994, Kunz and Lumsden 2003, Rodríguez-Herrera et al. 2007, Voss et al. 2016). This family includes 166 species (following Simmons 2005), of which 23 use modified leaves as daytime roosts (Barbour 1932, Kunz and Lumsden 2003, Chaverri and Kunz 2006, Rodríguez-Herrera et al. 2007, Garbino and Tavares 2017). The tent-roosting bats modify leaves of plant species from 18 families by cutting the midrib, veins or blade (Timm 1987, Kunz et al. 1994, Kunz and Lumsden 2003, Rodríguez-Herrera et al. 2007). Although it is well known which members of the *Artibeus* Leach, 1821 and *Dermanura*

Gervais, 1856 genera (subfamily Stenodermatinae) build tents, in Mexico few publications describe the architecture used by these species (e.g. Evelyn and Stiles 2003, Ortiz-Ramírez et al. 2006, Hernández-Mijangos and Medellín 2013, García-García and Santos-Moreno 2014).

Dermanura phaeotis (Miller 1902) exhibits a widespread geographic distribution, and occurs from Mexico through Central America to northwestern South America (Miller et al. 2015). In Mexico, it is found in the Pacific slopes, from Sonora to Chiapas, and in the Gulf of Mexico from Veracruz to the Yucatán Peninsula (Timm 1985, Simmons 2005) (Figure 1). It is a fruit-eating bat that roosts in caves, unmodified leaves and tents (Bonaccorso 1979, Timm 1985, Rodríguez-Herrera et al. 2007), known to modify banana (*Musa paradisiaca*) and false bird-of-paradise (*Heliconia imbricata*) leaves in order to construct boat-type roosts (Timm 1985, Kunz et al. 1994, Rodríguez-Herrera et al. 2007, Rodríguez-Herrera et al. 2018), *Sterculia apetala* leaves for umbrella-type roosts (Artavia-Durán 2014), *Philodendron mediocostatum* leaves for apical roosts and a non-identified species of the family Arecaceae for bifid roosts (Rodríguez-Herrera et al. 2007).

During field expeditions in 2017–2018 in Pluma Hidalgo, Oaxaca, southeastern Mexico, we observed individuals of *Dermanura phaeotis* (Miller, 1902) using tents close to the end of the rainy season (November and December 2017, and November 2018). Specifically, the observations occurred inside a 0.5-ha plot in an agroforestry system of a shaded coffee plantation associated with banana plants (with a canopy of 25–30 m high trees) in the locality known as Santa María Magdalena (15.903527°, -96.376488°, 423 m of elevation, Figure 1). This zone presents a humid-warm climate, with an annual precipitation of 2500 mm, and predominance of medium semi-deciduous forest and coffee plantations (Trejo 2004).

We registered six tents made of modified *Musa paradisiaca* leaves. Five of them were occupied by *Dermanura phaeotis* individuals as daytime roosts. The

*Corresponding author: Antonio Santos-Moreno, Laboratorio de Ecología Animal, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Instituto Politécnico Nacional, Calle Hornos No. 1003, Colonia Noche Buena, 71230, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Mexico, e-mail: asantasm90@hotmail.com. <https://orcid.org/0000-0003-3950-9325>

Antonio García-Méndez: Laboratorio de Ecología Animal, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Instituto Politécnico Nacional, Calle Hornos No. 1003, Colonia Noche Buena, 71230, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Mexico, <https://orcid.org/0000-0003-2658-7228>

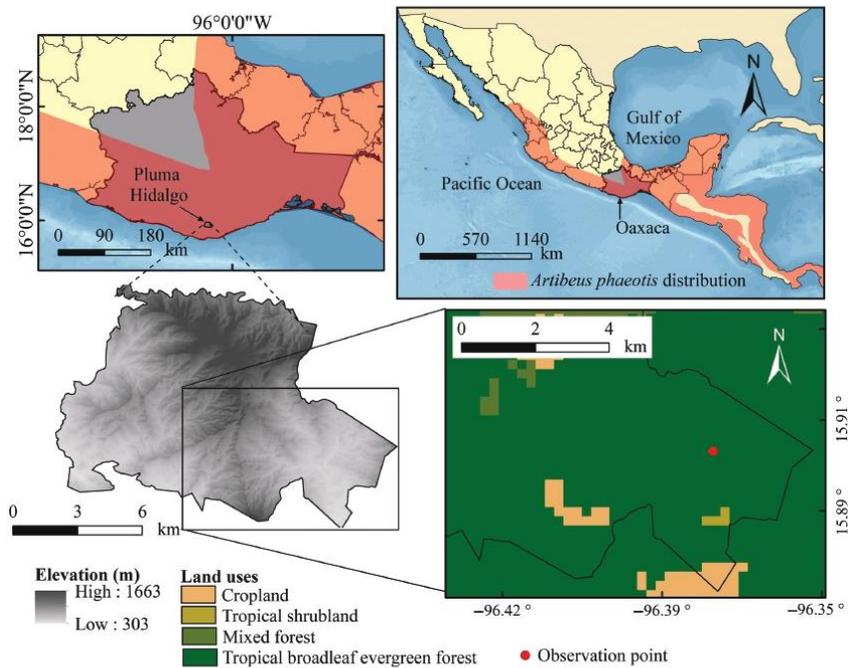


Figure 1: Geographic distribution of *Dermanura phaeotis* in Mexico and Central America, study area in Oaxaca, Mexico, and observation point in Santa María Magdalena, Pluma Hidalgo.

number of individuals per tent varied between one and four. During November 2017, we observed two occupied tents in separate plants: the first plant with a group of four individuals (Figure 2A), and the second plant with one individual. In December 2017, we also observed two occupied tents in separate plants: the first plant with a group of three individuals (Figure 2B), and the second plant with one individual. Lastly, in November 2018, we observed a bat roosting in a different plant from the previous year (Figure 2C). According to our observations and information provided by the landowner of the plantation who saw bats using banana leaves as daytime roosts since August 2017, individuals of *D. phaeotis* remained in the same tents during 4 months; they used leaves from a different plant as a roost in the next rainy season.

Dermanura phaeotis used only leaves that were always under the shade at an average height of 1.80 m from the ground and in all cases, the leaves used as tents were located toward the northwest. The minimum distance among roosts was 3 m, while the maximum was 10 m. The leaves presented parallel cuts along the

midrib, from the base to a third part of the blades, in such a way that both sides of the blades fold downward; also, deep cuts on the midrib were present provoking the leaves' tips to hang perpendicular to the ground (Figure 2D). All shelters presented the same patterns, with bites made parallel along the central vein of the leaf and deep cuts on the midrib. Both cut types produced a boat/apical tent architecture (Figure 2E). A distinct trait of boat-type tents are the "v" and "j" cuts parallel to the leaf midrib, mainly on long banana and false bird-of-paradise leaves. Deep cuts on the leaf midrib, which cause leaf tip breakdown, are typical of apical tents, architecture mainly observed in epiphytic species of Araceae (Kunz et al. 1994, Rodríguez-Herrera et al. 2007). The boat/apical tent architecture combines the latter distinctive traits: parallel cuts to the midrib and deep cuts on the midrib (Rodríguez-Herrera et al. 2007). We observed this type of tent architecture in Santa María Magdalena. There are no previous records of *Dermanura phaeotis* using this tent architecture, only known for *Artibeus jamaicensis* Leach, 1821, *Dermanura watsoni* (Thomas, 1901), *Vampyressa pusilla* (Wagner, 1843) and

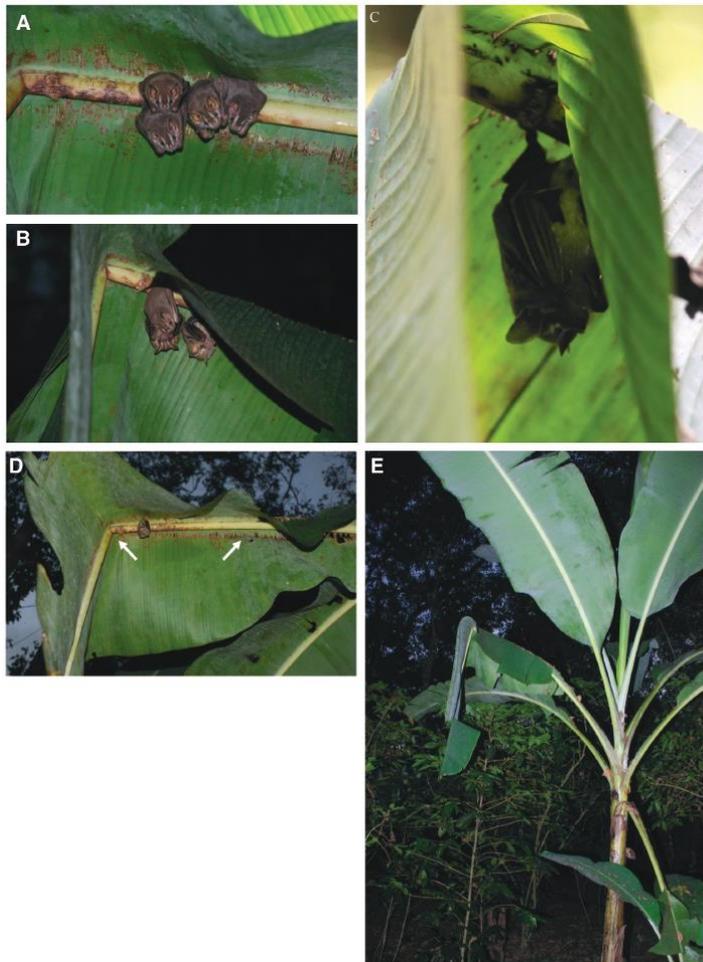


Figure 2: Boat/apical tents by *Dermanura phaeotis* in *Musa paradisiaca* leaves, registered in Oaxaca, Mexico. Tents observed in (A) November (A. García-Méndez); (B) December 2017 (© L. Tlapaya Romero, with permission); (C) November 2018 (© E. López Ososrio, with permission); (D) leaf of *Musa paradisiaca* with parallel cuts along the midrib from the leaf base, and deep cuts on the midrib (white arrows) (A. García-Méndez); (E) The resulting boat/apical tent architecture (A. García-Méndez).

Vampyressa thuyone Thomas, 1909 (Rodríguez-Herrera et al. 2018). Even though the banana plant is a non-native species of the Neotropics, it is very common in the region and provides roost sites for certain bat species (Timm 1987, Rodríguez-Herrera et al. 2007). When *Heliconia*, *Calathea* and palm species are not present, *D. phaeotis* recurs to banana leaves (Timm 1987).

Information regarding tent architecture and roosting requirements of tent-roosting bats has been largely

compiled in Central and South America (Barbour 1932, Timm 1987, Kunz et al. 1994, Kunz and Lumsden 2003, Chaverri and Kunz 2006, Rodríguez-Herrera et al. 2007, Voss et al. 2016, Garbino and Tavares 2017, Rodríguez-Herrera et al. 2018). In Mexico, these observations are limited to conserved environments in the states of Campeche, Chiapas and Oaxaca (see Evelyn and Stiles 2003, Ortiz-Ramírez et al. 2006, Hernández-Mijangos and Medellín 2013, García-García and Santos-Moreno

2014). In the region *Musa paradisiaca* is very abundant, being a common plantation among agroforestry systems which offer an important source for food and shelter for bats. Therefore, we consider it an important task to gather more information in order to establish the respective importance of native and introduced plants as bat tent-roosts, mainly because these may represent limiting resources in this environment.

Acknowledgments: Financial support for field expeditions was awarded by the Secretaría de Investigación y Posgrado, Instituto Politécnico Nacional (IPN) (SIP-20171154 and SIP-20180613). We thank the Pluma Hidalgo authorities for letting us work in the municipality, especially Rigoberto Ramos: we are deeply grateful for his friendship and interest in bat conservation. Finally, we thank Liliana Tlapaya-Romero and Erwin López Osorio who provided photographs for this work.

References

- Artavia-Durán, E. 2014. Primer registro de *Dermanura phaeotis* (Chiroptera: Phyllostomidae) acampando en hojas de *Sterculia apetala* (Sterculiaceae). *Brenesia* 81: 121–122.
- Barbour, T. 1932. A peculiar roosting habit of bats. *Q. Rev. Biol.* 7: 307–312.
- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Fla. Mus.* 24: 359–408.
- Chaverri, G. and T.H. Kunz. 2006. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *Biotropica* 38: 77–84.
- Evelyn, M.J. and D.A. Stiles. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lillium* and *Artibeus intermedius*) in fragmented Neotropical forest. *Biotropica* 35: 405–418.
- Garbino, G.S.T. and V.C. Tavares. 2017. Roosting ecology of Stenodermatinae bats (Phyllostomidae): evolution of foliage roosting and correlated phenotypes. *Mammal Rev.* 48: 75–89.
- García-García, J.L. and A. Santos-Moreno. 2014. Uso de la palma *Attalea butyracea* como tienda de percha por el murciélago *Uroderma bilobatum* en Oaxaca, México. *Acta Zool. Mex.* 30: 434–438.
- Hernández-Mijangos, A.L. and R.A. Medellín. 2013. Use of tents by the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Chiapas, Mexico. *Southwest. Nat.* 58: 107–109.
- Kunz, T.H. and L.F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In: (T.H. Kunz and M.B. Fenton, eds.) *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 3–87.
- Kunz, T.H., M.S. Fujita, A.P. Brooke and G.F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and ten-making behavior among Neotropical and Palearctic bats. *J. Mamm. Evol.* 2: 57–78.
- Miller, B., F. Reid, J. Arroyo-Cabrera, A.D. Cuarón and P.C. de Grammont. 2015. *Dermanura phaeotis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015:e.T83683287A21997769. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T83683287A21997769.en>.
- Ortiz-Ramírez, D., C. Lorenzo, E. Naranjo and L. León-Paniagua. 2006. Selección de refugios por tres especies de murciélagos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 77: 261–270.
- Rodríguez-Herrera, B., R.A. Medellín and R.M. Timm. 2007. Neotropical tent-roosting bats. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Rodríguez-Herrera, B., M.E. Rodríguez and M.F. Otárola. 2018. Ecological networks between tent-roosting bats (Phyllostomidae: Stenodermatinae) and the plants used in a Neotropical rainforest. *Acta Chiropterol.* 20: 139–145.
- Simmons, N.B. 2005. Order Chiroptera. In: (D.E. Wilson and D.M. Reeder, eds.) *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA. pp. 312–529.
- Timm, R.M. 1985. *Artibeus phaeotis*. *Mammal. Species* 235: 1–5.
- Timm, R.M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. In: (B.D. Patterson and R.M. Timm, eds.) *Studies in Neotropical Mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz*. *Field. Zool., N.S.* 39: 187–212.
- Trejo, I. 2004. Clima. In: (A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez and M. Briones-Salas, eds.) *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México. pp. 67–85.
- Voss, R.S., D.W. Fleck, R.E. Strauss, P.M. Velazco and N.B. Simmons. 2016. Roosting ecology of Amazonian bats: evidence for guild structure in hyperdiverse mammalian communities. *Am. Mus. Novit.* 3870: 1–43.