



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLAS DE HIDALGO**
FACULTAD DE BIOLOGÍA

**“IMPACTO POTENCIAL DE LA PÉRDIDA DE HÁBITAT SOBRE LOS
PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DE QUIRÓPTEROS
EN EL SURESTE DE MÉXICO”**

TESIS

Que presenta

YAZMIN ALEJANDRA LÓPEZ ARROYO

yazaleja.11@gmail.com

Como requisito para obtener el título profesional de

BIOLOGA

Director de tesis:

Doctor en Ciencias: Eduardo Mendoza Ramírez

mendoza.mere@gmail.com

Morelia, Michoacán, Mayo. 2014.

U.M.S.N.H



**FACULTAD
DE
BIOLOGÍA**

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al programa UC MEXUS-CONACyT por la beca otorgada para la realización de este trabajo como parte del proyecto “Un enfoque integral para evaluar los impactos del cambio de uso de suelo y del clima sobre la Biodiversidad tropical de México” con clave de registro 284031.

A mi asesor de tesis el Dr. Eduardo Mendoza, a quien le expreso mi más sincero agradecimiento y reconocimiento por su apoyo, consejos y observaciones para el presente proyecto y por la amistad brindada.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos, jefe del Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM campus Morelia, por el apoyo brindado durante el desarrollo de este trabajo.

A los integrantes de la comisión revisora: Dr. Leonel López Toledo y Dra. Yvonne Herrerías Diego, por sus aportaciones constructivas al presente proyecto.

Al Dr. Alejandro Flamenco y la M. en G. Gabriela Cuevas por su apoyo e información proporcionada.

INDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	3
1. Introducción.....	5
2. Antecedentes.....	7
2.1 Deforestación en México	10
2.1.1 Impacto de la deforestación tropical sobre los murciélagos.....	10
2.2 Estrategias para la conservación de la biodiversidad.....	15
2.3 Modelado de distribución de especies como una herramienta para evaluar la efectividad de las ANP's.....	18
3. Objetivos.....	27
4. Área de estudio.....	28
4.1 Tipos de vegetación predominante en el área de estudio.....	28
4.2 Relevancia del sureste para la conservación de la biodiversidad en México y su grado de amenaza.....	29
5. Materiales y Métodos.....	32
5.1 Especies de estudio y sus características ecológicas.....	32
5.2 Base de datos de presencia de especies.....	40

a.	Variables ambientales utilizadas para el modelado de la distribución de las especies.....	41
b.	Modelado de distribución de las especies.....	42
c.	Extensión del hábitat potencial de las especies de murciélagos contenida en áreas naturales protegidas.....	45
5.3	Cálculo de la magnitud de la pérdida de hábitat en las especies focales...	46
6.	Resultados.....	48
6.1.	Evaluación de los modelos.....	48
6.2.	Modelos de distribución de las especies generados con MaxEnt.....	49
6.2.1	Patrones de distribución de las especies.....	49
6.3	Modelos de distribución de las especies generados en GARP.....	56
6.3.1	Patrones de distribución de las especies.....	56
6.4	Áreas de mayor coincidencia del hábitat más idóneo para las especies de murciélagos analizadas.....	64
6.5	Efectividad de las áreas naturales protegidas para mantener el hábitat de las especies analizadas.....	72
6.6	Corredor Biológico Mesoamericano (CBM-Mx).....	78
6.7	Cambios en la cobertura vegetal y uso de suelo del hábitat potencial de las especies de murciélagos.....	80

6	Discusión.....	87
6.1	Modelación de la distribución de las especies de murciélagos.....	87
6.2	La efectividad del sistema de reservas del sureste para proteger el hábitat de las especies de murciélagos.....	92
6.3	Cambios de cobertura y uso de suelo del hábitat potencial de las especies focales.....	95
7	Conclusión.....	100
	Literatura citada.....	102

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1.** Diagrama que muestra las etapas involucradas en el proceso de modelado de distribución de las especies.....21
- Figura 2.** En color anaranjado se muestra el área de estudio, se indican los estados incluidos: Guerrero, Oaxaca, Puebla, Chiapas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo.....28
- Figura 3.** Principales tipos de vegetación potencial que se han identificado para el área de estudio. Modificado de Rzedowski (1978).....29
- Figura 4.** Mapas de distribución potencial de 6 especies de la familia Phyllostomidae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.....53
- Figura 5.** Mapas de distribución potencial de 4 especies de la familia Emballonuridae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.....54
- Figura 6.** Mapas de distribución potencial de 2 especies de la familia Vespertilionidae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.....55

Figura 7. Mapas de distribución potencial de 6 especies de la familia Phyllostomidae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.....62

Figura 8. Mapas de distribución potencial de 4 especies de la familia Emballonuridae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat63

Figura 9. Mapas de distribución potencial de 2 especies de la familia Vespertilionidae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat64

Figura 10. Áreas de coincidencia del hábitat más probables de las 12 especies de murciélagos generados por MaxEnt y GARP.....65

Figura 11. Áreas de mayor coincidencia de hábitat adecuado para las especies analizadas de acuerdo a MaxEnt. La escala de grises muestra los distintos niveles de idoneidad del hábitat para las especies analizadas.....71

Figura 12. Áreas de mayor coincidencia de hábitat adecuado para las especies analizadas de acuerdo a GARP. La escala de grises muestra los distintos niveles de idoneidad del hábitat para las especies analizadas.....72

Figura 13. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas que se incluye dentro del sistema de áreas naturales protegidas federales presentes en el sureste de México.....73

Figura 14. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas que se incluye dentro del sistema de áreas naturales protegidas estatales presentes en el sureste de México74

Figura 15. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas que se incluye dentro del sistema de áreas naturales protegidas comunales presentes en el sureste de México74

Figura 16. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluida dentro del sistema de reservas federales a nivel de familia.....77

Figura 17. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluida dentro del sistema de reservas estatales a nivel de familia.....77

Figura 18. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluida dentro del sistema de reservas estatales a nivel de familia.....78

Figura 19. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluida dentro del Corredor Biológico Mesoamericano-México (CBM-Mx).....79

Figura 20. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluida dentro del Corredor Biológico Mesoamericano-México (CBM-Mx) a nivel de familia.....80

Figura 21. Porcentaje del cambio en la cobertura vegetal y uso de suelo del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas durante el período 1993-2007.....81

Tabla 1. Especies de murciélagos que se incluyen en este estudio, clasificadas en términos de sus niveles de amenaza de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2010 y la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).....	40
Tabla 2. Variables bioclimáticas utilizadas como base para este estudio, obtenidas del sitio de WorldClim.....	42
Tabla 3. Categorías utilizadas en la leyenda de los mapas de cobertura y uso de suelo utilizadas para este estudio.....	47
Tabla 4. Valores de área bajo la curva (AUC) y del índice de Kappa de Cohen de las 12 especies analizadas.....	49
Tabla 5. Variables que tuvieron una mayor contribución en el poder explicativo de los modelos de distribución de las 12 especies de murciélagos de acuerdo a la prueba de “jackknife”.....	56
Tabla 6. Grado de protección para las 12 especies de murciélagos. Muy Protegidas (MP), Poco Protegidas (PP) y Desprotegidas (D).....	76

RESUMEN

El impacto de la deforestación y fragmentación del hábitat es particularmente alarmante en los ecosistemas tropicales por ser estos el principal repositorio de la biodiversidad del mundo. Resulta de gran importancia, por lo tanto, analizar cuál es el impacto de la pérdida de hábitat sobre atributos tales como el área de distribución de las especies. Se generaron modelos de distribución potencial de 12 especies de quirópteros distribuidos en el sureste de México a partir de registros de presencia y variables bioclimáticas para: 1) evaluar la efectividad de las ANP's para proteger el hábitat potencial de estas especies, 2) cuantificar el área potencial de distribución de las especies incluida dentro del Corredor Biológico Mesoamericano-México (CBM-Mx) y 3) cuantificar los cambios en la cobertura vegetal que han sufrido las área potenciales de distribución de estas especies, con base en el análisis de la cartografía de vegetación y uso de suelo INEGI (Serie II-1993 y Serie IV-2007). Las variables bioclimáticas con mayor contribución en los modelos de distribución de las especies fueron: precipitación del trimestre más húmedo (b16) y precipitación del trimestre más seco (b17). Por otra parte, se encontró que sólo 3 de las 7 especies analizadas y listadas en alguna categoría de riesgo de la NOM-059-SEMARNAT-2010, presentaron un nivel de protección relativamente alto (>19% de su área de distribución potencial contenida en ANP's). En general, se encontró un fuerte impacto de los cambios en uso y

cobertura del suelo sobre el área potencial de distribución de las especies analizadas, siendo los bosques y selvas maduras los hábitats que presentaron mayor pérdida de su cobertura. El presente estudio indica que existe un fuerte riesgo de que las tendencias recientes en el uso y cambio de la cobertura vegetal en el sureste del país estén reduciendo fuertemente el área de distribución de especies de murciélagos y que las áreas naturales existentes sean insuficientes para detener este impacto.

Palabras clave: Modelos de distribución potencial, murciélagos, análisis espacial, conservación de biodiversidad.

ABSTRACT

The impact of deforestation and habitat fragmentation on tropical forests, which are the main repository of world's biodiversity, is particularly alarming in. It is of great relevance, therefore, to analyze to what extent human activity is affecting attributes such as the range of distribution of tropical species. The goals of this study are: 1) to model the potential distribution of 12 species of bat, using presence records and bioclimatic variables, whose occurrence is highly associated to the presence of tropical forests in the region of the Mesoamerican Biological Corridor-Mexico (CBM-Mx); 2) to evaluate the effectiveness of ANP's to protect potential habitat for these species of bat and 3) to quantify the impact of land cover change on the potential distribution of these bat species. Bioclimatic variables with a greater contribution to models of species distribution were: precipitation of the wettest quarter (b16) and precipitation of the driest quarter (b17). We found that only 3 of the 7 species analyzed that are listed as endangered in the NOM-059-SEMARNAT-2010, showed a relatively high level of protection (>19% of its potential distribution area contained in ANP's). Overall, I did find that land cover change has negatively affected the extent of tropical forest in the CBM-Mx region which in turn has reduced the potential distribution area of the bat species analyzed. This study shows that recent trends in land cover/use change are

threatening bat species associated to tropical forests and that the current network of protected areas might be insufficient to reduce this impact.

Keywords: Potential distribution models, bats, spatial analysis, conservation of biodiversity.

1. INTRODUCCIÓN

La época que vivimos se distingue por evidenciar el drástico impacto que las actividades humanas han ejercido sobre la biodiversidad en todas sus facetas (Dirzo y Raven, 2003). Una de las causas próximas de este impacto que destaca de manera especial por su magnitud, es la deforestación y la fragmentación de los hábitats naturales. La drástica alteración de las variables bióticas y abióticas que resulta de la transformación de los hábitats naturales a campos agrícolas y potreros para ganado tiene un fuerte efecto sobre la biodiversidad. El caso de la destrucción de los bosques tropicales es particularmente crítico por ser estos el repositorio de aproximadamente el 80% de las especies del planeta (Dirzo y Sarukhán, 1992). En las décadas recientes la extensión de los bosques tropicales ha disminuido de forma alarmante. En México se ha estimado que anualmente se pierden entre 545 000 y 631 000 hectáreas de bosques y selvas (Mas *et al.*, 2004). Por ello, se estima que para el 2002 sólo persistía entre el 17.5% y 26% del área de selvas húmedas y secas que originalmente existía en el país (Challenger *et al.*, 2009).

Dados los patrones actuales de cambios en el uso del suelo y la cobertura vegetal y su impacto sobre la extensión y configuración de los bosques tropicales resulta de gran importancia evaluar su efecto sobre la gran biodiversidad que estos ecosistemas albergan. Un aspecto de la biodiversidad que es de esperar

sea afectado por la destrucción del hábitat son las áreas de distribución de las especies. En este contexto el reciente incremento en la disponibilidad de herramientas analíticas que permiten caracterizar los patrones de distribución de las especies, abre la oportunidad para abordar este tema de una manera más detallada (Soberón y Peterson, 2005). Este estudio se centra en analizar el impacto que la intensa deforestación que ha tenido lugar en el sureste de México, una región particularmente notoria por su gran biodiversidad, ha tenido sobre el área de distribución potencial de 12 especies de murciélago cuya presencia se asocia fuertemente con la existencia de selvas.

2. ANTECEDENTES

México es reconocido como uno de los países con mayor diversidad de vertebrados a nivel mundial, ya que en su territorio están presentes 525 especies de mamíferos (Ceballos y Oliva, 2005). La mayor riqueza de mamíferos se concentra en los grupos constituidos por los murciélagos y los roedores (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993). Esta gran diversidad surge de la combinación de factores biogeográficos y de la historia geológica de la región (Sarukhán *et al.*, 1996). En este sentido un rasgo particularmente notorio del país es que en su territorio se da la confluencia de dos regiones biogeográficas: la Neotropical y la Neártica o Boreal.

En México existen tres grandes regiones que han sido identificadas a escala mundial como “hotspots” es decir sitios que se distinguen por presentar una extraordinaria riqueza biológica pero que al mismo tiempo experimentan una fuerte amenaza debido al impacto de las actividades humanas (Mittermeier *et al.* 2004). Estos hotspots son: 1) la provincia florística de California (que se extiende hasta la parte norte de la península de Baja California); 2) Los bosques de pino-encino que cubren gran parte del Eje Neovolcánico transversal) y 3) Mesoamérica, que se extiende por el centro-sur de México. De acuerdo a una reciente evaluación, en general estas regiones presentan un nivel insuficiente de protección en relación a la biodiversidad que albergan (Mittermeier *et al.*, 2004). En el caso de

Mesoamerica su gran riqueza biológica se manifiesta, entre otras cosas, en el hecho que los estados de la república que cuentan con un mayor número de especies de mamíferos (Chiapas y Oaxaca) se encuentran en esta región (Ceballos y Navarro, 1991; Ceballos, 1999).

Un grupo que contribuye de manera particularmente significativa a la biodiversidad de mamíferos existente en el sureste de México son los murciélagos (orden Quiróptera). Los murciélagos son el grupo de mamíferos más diversos y ampliamente distribuidos en el Neotrópico, sólo superado por los roedores (O'Shea y Bogan, 2003). En México se han registrado 138 especies de murciélago, dentro de 8 familias, lo que representa la cuarta parte del total de mamíferos que existen en el país (Simmons, 2005; Medellín *et al.*, 2008). De estas 138 especies, 111 presentan parte o el total de su distribución en el sureste de México. Chiapas es el estado del país que posee la mayor diversidad de murciélagos de nuestro país con 96 especies (Ceballos y Oliva, 2005).

Los murciélagos explotan una amplia gama de fuentes de alimentos, pudiéndose reconocer los siguientes gremios tróficos: insectívoros, nectarívoros, frugívoros, piscívoros, carnívoros, omnívoros y hematófagos. En consecuencia los murciélagos desempeñan un importante papel ecológico en las selvas que habitan al actuar como polinizadores, dispersores de semillas y control biológico de las poblaciones de insectos y pequeños vertebrados (Medellín y Gaona, 1999). Asimismo, existe evidencia de que los murciélagos pueden tener efectos indirectos

sobre otros niveles tróficos al, por ejemplo, influir sobre los niveles de herbivoría causada por insectos fitófagos (McNab, 1982; Kalka *et al.*, 2008). En este sentido, el estado de las poblaciones y comunidades de murciélagos pueden ofrecer una aproximación al estado que guarda la integridad funcional de un ecosistema porque su presencia está influida y al mismo tiempo influye sobre diferentes niveles tróficos (Fenton *et al.*, 1992). Asimismo, los murciélagos son considerados un importante grupo indicador del estado de conservación de los ecosistemas que habitan porque: 1) varias especies dentro de este grupo alcanzan una alta abundancia en sitios conservados, 2) presentan una amplia variedad en términos de sus requerimientos de refugio y alimento, y 3) existen especies dentro de este grupo que son sumamente sensibles a las perturbaciones del hábitat (Fenton, 1997; Kalko, 1996; Medellín *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2009).

Las características de los murciélagos recién señaladas coinciden en buena medida con las características que autores como Brosset y colaboradores (1996) han indicado que son deseables en comunidades de vertebrados en donde se evalúa el impacto de la deforestación: 1) presencia de especies simpátricas y parapátricas, 2) desempeño de un papel importante dentro de la dinámica del ecosistema y 3) abundancia relativamente alta de manera que se posibilite realizar análisis cuantitativos.

Por otra parte, las razones que se han identificado están detrás del fuerte impacto sobre las poblaciones de murciélagos son:

- 1) La destrucción de sus refugios y fuentes de alimento causados por la pérdida de su hábitat (Fleming, 1988)
- 2) El consumo de pesticidas químicos que son aplicados de manera indiscriminada para controlar insectos que son consumidos por los murciélagos (Kunz, 1982).

2.1 Deforestación en México

La disminución de la cobertura forestal en México es preocupante. Un análisis reciente reporta a nivel nacional una tasa de pérdida de la cubierta forestal de 0.43%/año (equivalente a 545,000 hectáreas) durante el período de 1976 al 2000 (Velázquez *et al.*, 2002). Acumulado para el periodo de estudio, esta tasa de deforestación representa la pérdida de más de 6 millones de hectáreas de bosques tropicales y la conversión de otros 5 millones a vegetación secundaria (Velázquez *et al.*, 2002). Estimaciones de las tendencias futuras de deforestación en México indican que para el año 2020 los cultivos y pastizales incrementarán su extensión aún más a expensas de áreas actualmente cubierta por bosques y selvas (Mas *et al.*, 2004).

2.1.1 Impacto de la deforestación tropical sobre los murciélagos.

Los bosques tropicales proporcionan servicios ecológicos como la captación del agua, el mantenimiento del suelo, la fijación del CO₂, además, proporcionan un

gran número de bienes con valor comercial (Brown y Lugo, 1994; Myers, 1993; Cairns *et al.*, 2000). Son abundantes los casos que ilustran el grado de biodiversidad que existe en los bosques tropicales en comparación con otros ecosistemas. Por ejemplo, se ha documentado que el número de especies de hormigas que se pueden encontrar en un árbol de bosque tropical se compara con el número de especies existentes en las islas británicas (Wilson, 1987).

Los bosques tropicales son, por otra parte, unos de los ecosistemas que se encuentran más amenazados por las actividades humanas. El principal factor que amenaza a la biodiversidad tropical es la pérdida de hábitat producto de la deforestación y fragmentación impulsada por la conversión de bosques a potreros y áreas de cultivo así como la extracción de recursos forestales (Whitmore, 1997; Lambin *et al.*, 2001). Esta drástica transformación del paisaje provoca fuertes impactos en las poblaciones de organismos cuya permanencia depende de la presencia de bosque bien conservado. Aún en los casos cuando la transformación del bosque no es total y permanecen en el paisaje fragmentos de la vegetación original, el tamaño generalmente pequeño de los mismos y su grado de aislamiento provocan que las poblaciones de los organismos que albergan disminuyan o desaparezcan del todo en el mediano y largo plazo. Las consecuencias de la deforestación van más allá de la pérdida de poblaciones y especies, ya que también afectan procesos ecológicos de gran importancia tales

como la polinización y dispersión de semillas. La gran mayoría de las plantas con flores presentes en los bosques tropicales son polinizadas por vectores bióticos, por lo que un declive en la abundancia de animales como los murciélagos puede tener efectos sobre la reproducción de las plantas no sólo del bosque sino también de las áreas agrícolas circundantes. Los murciélagos, al igual que otras especies, son afectados por la destrucción y fragmentación de su hábitat (Estrada *et al.*, 1993; Turner, 1996; Wilson *et al.*, 1996; Medellín *et al.*, 2000; Galindo-González y Sosa, 2003). Sin embargo, la respuesta de las especies a la deforestación varían dependiendo de sus requerimientos específicos de hábitat (Turner, 1996).

Los miembros de la subfamilia Phyllostominae (familia Phyllostomidae), por sus características ecológicas (e.g., tipo de dieta, necesidad de refugio, hábitos de forrajeo) son muy sensibles a las perturbaciones de la selva (Fenton *et al.*, 1992). Estos murciélagos desarrollan la mayor parte de su actividad al interior de bosques estratificados y por lo tanto pueden disminuir su abundancia o incluso desaparecer cuando el bosque es transformado. Por otra parte, las especies de la subfamilia Stenoderminae se benefician con cierto grado de perturbación ya que aprovechan en gran medida las infrutescencias de las especies de vegetación secundaria y pionera, estas especies tiene una carga alar significativamente mayor que los de los subfamilia Phyllostominae (e.g., alas más largas y delgadas) que les permiten realizar vuelos rápidos en áreas abiertas. Las especies en este

grupo utilizan recursos alimenticios de baja o ninguna movilidad (principalmente frutos) que fácilmente pueden ser encontrados en paisajes rurales dominados por el hombre (Fenton *et al.*, 1992; Galindo-González *et al.*, 2000; Medellín *et al.*, 2000).

De acuerdo a los resultados de un estudio en la región de Los Tuxtlas en Veracruz, Galindo-González (2004) clasificó a las especies de murciélagos en tres grupos dependiendo de su respuesta a la transformación del hábitat: a) dependientes del hábitat, b) vulnerables y c) adaptables.

Los primeros son murciélagos que dependen fuertemente de un hábitat no perturbado, habitan en la selva o en grandes fragmentos de vegetación con poca perturbación. Estas especies evitan los espacios abiertos, y son altamente especializados en cuanto a sus requerimientos de alimento y hábitat. En paisajes fragmentados estas especies hacen un uso muy limitado de los pastizales con árboles y arbustos aislados y los corredores riparios que atraviesan los pastizales por lo que quedan aisladas en los fragmentos y remanentes de vegetación original aumentando la probabilidad de extinción local de sus poblaciones (Galindo-González, 1999). Ejemplos de estas especies son: *Micronycteris brachyotis* y *Mimon bennettii* entre otras.

Las especies vulnerables pueden habitar en la selva y sus remanentes, además de utilizar los corredores riparios que atraviesan los pastizales pero sin

hacer muchas incursiones hacia campo abierto (Galindo-González, 2004). Un ejemplo de este tipo de especies es *Phyllostomus discolor* entre otros. Finalmente, las especies adaptables son murciélagos generalistas que son capaces de aprovechar los recursos disponibles en todo el paisaje lo que les permite ser tolerantes a las perturbación e incluso beneficiarse de esta. Ejemplos de este tipo de especies son: *Sturnira lilium*, *Carollia perspicilata*, *Artibeus jamaicensis* y *Vampyrodes caraccioli*. Estas especies pueden utilizar remanentes de selva, corredores riparios, vegetación secundaria e incluso árboles y arbustos aislados en los pastizales de géneros como *Piper*, *Cecropia* y *Solanum* (Galindo-Gonzales, 1998; Galindo-Gonzales *et al.*, 2000).

Medellín y colaboradores (2000) reportaron patrones similares a los encontrados en Los Tuxtlas (Galindo-González, 2004), en cuanto a la respuesta de las especies de murciélagos a la perturbación de la selva en la región de la Selva Lacandona en Chiapas. Estos investigadores encontraron que algunas especies de murciélagos sólo eran capturadas en la selva, mientras que otras se podían encontrar en plantaciones de cacao y campos abandonados y un tercer grupo estaba presente en zonas aún más transformadas como cultivos de maíz (Crome y Richards, 1988; Fenton *et al.*, 1992; Ekman y de Jong, 1996; Medellín *et al.* 2000).

2.2 Estrategias para la conservación de la biodiversidad

Se han planteado diferentes estrategias para mitigar el impacto de la pérdida de hábitat sobre la diversidad biológica. Estas se pueden dividir a grandes rasgos en *ex situ* e *in situ*. Las primeras involucran el mantenimiento de algunos componentes de la biodiversidad en condiciones controladas, fuera de sus hábitats naturales. Ejemplos de este tipo de estrategias para la conservación son:

a) Bancos de germoplasma para la preservación de semillas, polen o clones de plantas u órganos y tejidos vegetativos y reproductivos en el caso de animales.

Otro tipo de estrategias *ex situ* son los zoológicos y jardines botánicos. Estas estrategias, sin bien valiosas, son muy costosas y sólo permiten enfocarse a un grupo muy restringido de especies. Por otra parte, si bien permiten preservar algunas especies, no conservan los procesos ecológicos en los que éstas intervienen. La forma más común de estrategia de conservación *in situ* son las áreas naturales protegidas (ANP's) (Primack *et al.*, 1998). Las ANP's son porciones del territorio, terrestre o acuático, en donde el ambiente original no ha sido fuertemente alterado por actividades antropogénicas, que se destinan para la conservación de porciones del territorio que se considera son representativas de los diferentes ecosistemas y la biodiversidad regional (Bruner *et al.*, 2001).

En México durante la década de 1930 se dio un gran impulso a la creación de ANP's estableciéndose 82 de las cuales, 42 correspondieron a parques

nacionales. Entre 1976 y 1982 se decretaron 8 parques nacionales más así como 17 zonas de protección y refugio de fauna. Entre 1983 y 1996 se registró un incremento aún más importante en la superficie del país destinada a la conservación al decretarse 32 ANP's que incluían islas y ecosistemas marinos. De acuerdo a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), actualmente México cuenta con 174 ANP's que cubren un total de 25,384,818.00 ha, lo que equivale a 12.92% de la superficie del territorio nacional. Sesenta y seis de estas ANP's se encuentran ubicadas en el sureste de México (SEMARNAT, 2003).

Originalmente las primeras ANP's se establecieron en cuencas hidrográficas que aseguraban la provisión de agua para la agricultura y los asentamientos urbanos, en paisajes de gran calidad estética y atractivo para el turismo o en lo que se ha denominado "tierras sin valor" (tierras no cultivables). En estos casos la planeación y los fondos para el manejo de las ANP's eran limitados o simplemente no existían (Flores-Villela y Gerez, 1994; Ordoñez-Díaz y Flores-Villela, 1995).

Afortunadamente, los criterios de selección de ANP's han ido evolucionando gracias a los aportes conceptuales de la biología de la conservación y el manejo de ecosistemas así como la mayor disponibilidad de herramientas analíticas de diversos tipos. Actualmente algunos de los criterios que son más utilizados para la selección de áreas protegidas incluyen: a) presencia de especies amenazadas, b)

presencia de hábitats con alta diversidad de especies y c) cantidad de especies endémicas residentes (Medellín *et al.*, 1998).

Dada la gran diversidad de criterios que han existido para el establecimiento de las reservas que actualmente existen en nuestro país, resulta de gran importancia contar con enfoques que permitan evaluar su efectividad para la conservación de la biodiversidad. Una alternativa en este sentido consiste en analizar qué tanto del área de distribución de especies de particular relevancia para la conservación está contenida en las ANP's. Esto es particularmente importante si se considera que a nivel global se ha encontrado que aproximadamente el 12% de las especies de vertebrados terrestres no tienen ninguna parte de su área de distribución contenida dentro de una ANP (Rodríguez *et al.*, 2004).

De acuerdo a diversos autores en México el actual sistema de áreas protegidas es insuficiente para lograr un adecuado nivel de conservación de varios de los grupos biológicos presentes en el país (Flores-Villela y Gerez, 1994; Pérez-Arteaga, 2005; Ceballos, 2007). Los estudios que se han enfocado a analizar el nivel de cobertura de los sistemas de áreas protegidas en México a escala local, regional o nacional (Rodríguez *et al.* 2004; Brandon *et al.*, 2005; Koleff y Moreno, 2005) indican que es insuficiente para proteger una fracción

representativa de la biodiversidad ya que frecuentemente están sesgadas hacia tierras con un bajo valor económico (Koleff *et al.*, 2007).

2.3 Modelado de distribución de especies como una herramienta para evaluar la efectividad de las ANP's

Contar con información confiable sobre la distribución actual de las especies, en particular aquellas en peligro, resulta fundamental para establecer estrategias de conservación efectivas (Anderson *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002). Sin embargo, los registros de presencia de las especies son sumamente incompletos y en gran medida sesgados hacia las zonas de mejor acceso (Peterson *et al.*, 2002). Este hecho hace necesario la implementación de métodos que permitan pasar de información fragmentaria, consistente en registros individuales de presencia de las especies, a estimación de su áreas de distribución (Stockwell y Peterson, 2002; Peterson, 2001; Peterson *et al.*, 2002; Peterson y Kluza 2003).

En los últimos años ha existido una gran expansión en la cantidad de herramientas disponibles para auxiliar en la descripción de los patrones de distribución de las especies (Guisan y Zimmermann, 2000). Estos modelos se pueden clasificar dentro de dos categorías generales: (1) los que utilizan un enfoque mecanicista y (2) los que emplean un enfoque correlativo (Soberón y Peterson, 2005). En los primeros, se parte de mediciones directas de las respuestas fisiológicas, que la especie de interés experimenta a la modificación de

condiciones tales como la temperatura y humedad. Una vez que se identifica en qué intervalos de la variación de estas condiciones se presenta la respuesta fisiológica óptima en el organismo estudiado se procede a identificar, con el uso de herramientas de SIG, las regiones geográficas en donde estas condiciones ambientales están presentes (Guizan y Zimmermann, 2000).

En comparación, en el enfoque correlativo se busca identificar el espacio, definido en términos de variables climáticas, topográficas y edáficas, entre otras, en donde se presenta la especie (registros geo-refenciados). Una vez identificado este espacio ambiental se establece una relación estadística o matemática entre la distribución de las especies (variables dependientes) y la variación espacial en las condiciones ambientales. Una vez que se determina esta relación, el siguiente paso es utilizarla para ubicar, en la totalidad del espacio geográfico analizado, las áreas que más se asemejan a las condiciones ambientales asociadas con la presencia de la especie. Estas áreas se pueden considerar como una estimación del área de distribución potencial de las especies y algunos autores la consideran incluso una aproximación al nicho fundamental de la especie (Figura 1). Sin embargo, es muy importante tomar en cuenta que hay una serie de factores que hacen que los resultados de esta modelación puedan desviarse en gran medida de la distribución real de la especie. Entre estos factores se incluyen : a) variaciones en la disponibilidad de condiciones y recursos necesarios para que la

especie esté presente, que no son incorporados durante el proceso de modelado; b) interacciones bióticas que de manera positiva o negativa determinan la presencia de la especie (e.g., competencia interespecifica o mutualismo) y c) incapacidad de la especie para dispersarse y ocupar áreas que en términos de condiciones, recursos e interacciones bióticas resultan adecuados para su presencia (Soberón y Peterson, 2005).

Se distinguen dos categorías de métodos para la modelación de la distribución de especies de acuerdo a la información que requieren para ser aplicados. En los casos donde se cuenta con información sobre las localidades donde está presente la especie de estudio, pero también sobre las localidades donde la especie no está presente, se pueden aplicar métodos estadísticos tales como: regresión logística, bosque aleatorio (Randomforest), y modelos aditivos generalizados (Guisan y Zimmermann, 2000). En los casos donde sólo se cuenta con datos de presencia se utilizan métodos como DOMAIN, BIOCLIM, GARP y MaxEnt. Estos últimos métodos que trabajan con sólo presencia han adquirido gran relevancia dado que la fuente más importante de información sobre la presencia de especies son los datos contenidos en las colecciones científicas de los museos y herbarios y éstas concentran básicamente registros de presencia pero no de ausencia.

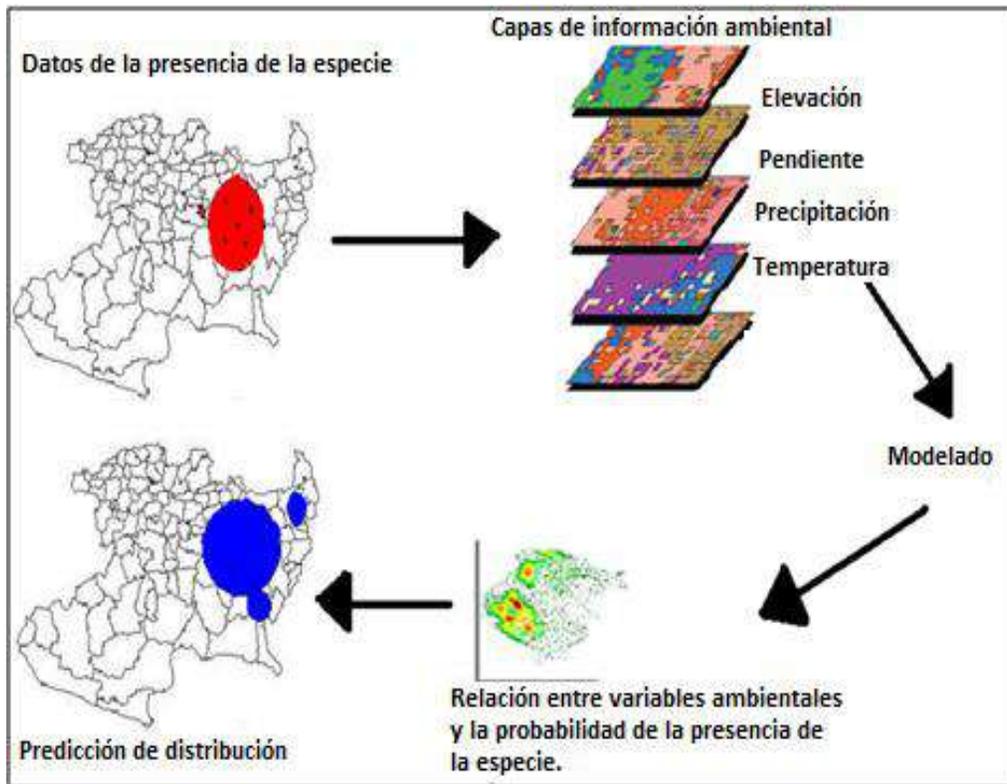


Figura 1. Diagrama que muestra las etapas involucradas en el proceso de modelado de distribución de especies.

Se han utilizado distintos nombres para hacer referencia a los modelos que se aplican cuando sólo se cuenta con datos de presencia: de idoneidad (Lobo, 2000), predictivos del hábitat (Felicísimo *et al.*, 2005), del hábitat potencial (Kearney, 2006), de nicho ecológico (Pulliam, 2000; Araújo y Guisan, 2006). Existe aún controversia en cuanto a cuál es la mejor denominación de estos modelos y en qué medida son representaciones del nicho ecológico de las especies analizadas (Felicísimo *et al.*, 2005). Para los fines de este estudio se utilizó la acepción que equipara este modelado con la estimación del área de distribución potencial de la especie.

La selección del método de modelado de distribución de las especies más apropiado es un aspecto fundamental en el proceso del modelado e influye en gran medida sobre su resultado final (Segurado y Araújo, 2004; Austin, 2007). Prueba de esto son los múltiples trabajos de comparación de métodos que han sido publicados y que presentan resultados a veces discordantes (Muñoz y Felicísimo, 2004; Elith *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2006; Austin, 2007). Como indican Ferrier y Guisan (2006), es necesario un análisis de estos métodos y de las diferentes opciones de modelado que ofrecen con el fin de alcanzar mejores descripciones de los patrones espaciales de distribución de la biodiversidad.

Dentro de los modelos que trabajan con registros de sólo presencia destacan MaxEnt (Máxima entropía) y GARP (Genetic algorithm of rule-set prediction) por el amplio uso que se ha hecho de ellos. Algunas de las ventajas y desventajas principales que presentan estas técnicas de modelado son:

- 1) **GARP**. Utiliza un método basado en inteligencia artificial para modelar la distribución de la especie usando registros de presencia de la especie y datos ambientales en forma de mapas digitales, manejados en un ambiente de sistema de información geográfico (SIG). Este programa utiliza varios algoritmos de modelación predictiva, por ejemplo: atómico, de regresión logística, reglas de rango y rango negado, entre otros, en una forma interactiva para desarrollar un conjunto de “reglas”. Usando estos

algoritmos, GARP busca interactivamente correlaciones no azarosas entre la presencia de especies y su ausencia (pseudo-ausencias generadas por el algoritmo) y los predictores ambientales. Una corrida de GARP comienza dividiendo los elementos del conjunto de datos de presencia en dos subconjuntos; uno usado para entrenar al modelo y otro para probarlo. La primera regla se genera aplicando uno de cuatro algoritmos, evaluando los errores de omisión y comisión del modelo resultante usando el conjunto de datos de prueba. En la siguiente iteración GARP remuestrea los datos de presencia otra vez, dividiéndolos en conjuntos de entrenamiento y de prueba, aplicando otro algoritmo para crear otra regla. Este modelo es evaluado y los cambios en la exactitud de la predicción determinan si se incorpora o se desecha la regla respectiva. Este proceso se repite hasta que no es posible crear un modelo mejor o hasta que se alcanza el número máximo de iteraciones establecido por el usuario. El programa reporta medidas de omisión y comisión para cada modelo generado y proporciona la opción para seleccionar el mejor sub-conjunto basado en tales medidas de precisión, estos modelos pueden ser combinados para generar un mapa final único.

- Ventajas: La salida del software puede ser en los formatos ASCII o GRID. Implementación de todo el proceso en un solo software. Para

generar un modelo combina un conjunto de reglas (atómicas, regresión logística, envueltas ambientales, regla de rango).

- Desventajas: Actúa como caja negra, los mapas de predicción no son determinísticos, ya que cada corrida de GARP producirá salidas diferentes aún cuando se use el mismo conjunto de datos. Genera pseudo-ausencias y no permite sustituirlas por datos colectados de ausencia en caso de existir. No tiene procedimientos para selección de variables.

2) **MAXENT**. Es un método de inteligencia artificial que se basa en el principio estadístico de máxima entropía. Este método calcula la probabilidad de distribución de máxima entropía (es decir, la distribución más próxima a la uniforme). MaxEnt pondera cada variable ambiental por una constante. La distribución de probabilidad es la suma de cada variable ponderada dividida por una constante de escalamiento para asegurar que los valores de probabilidad se mantengan en el ámbito 0-1. El modelo inicia con una distribución de probabilidad uniforme que de manera iterativa se va modificando para maximizar la posibilidad de alcanzar la probabilidad de distribución óptima. El algoritmo está diseñado para converger y por tanto las salidas siempre son determinísticas.

- Ventajas: Permite interacciones entre variables y evaluar el efecto que cada una tiene sobre la capacidad predictiva del modelo.

Además, es de fácil ejecución, funciona bien con tamaños de muestra pequeños, permite tomar un porcentaje aleatorio del total de los datos a analizar para validar el modelo y permite calcular de manera muy simple las curvas ROC a partir de las cuales se obtienen los valores de las Áreas bajo la Curva (AUC).

- Desventajas: Es un método poco flexible, ya que no permite interacciones entre variables y tiende a sobreajustar los modelos.

A pesar de las diferencias de ambos programas, cuando se ha comparado su eficiencia predictiva se han encontrado diferencias relativamente pequeñas (Peterson *et al.*, 2007).

Un aspecto importante es que tanto GARP como Maxent, al igual que todos los modelos actuales de distribución de las especies, no incorporan factores tales como interacciones bióticas, las limitantes a la dispersión y la perturbación como factores que afectan los patrones de distribución de las especies (Anderson *et al.*, 2002). Finalmente, otro aspecto importante en el proceso de modelación es la selección de las capas de información (variables ambientales), la cual debe ser muy cuidadosa. Debe existir una correspondencia temporal entre estas capas y los registros de presencia de las especies, asimismo, estas variables ambientales deben afectar la distribución de las especies a una escala relevante, determinada

por la extensión geográfica (Pearson *et al.* 2004; Anderson y Martínez-Meyer, 2003).

Este estudio se enfocara a evaluar la magnitud del impacto humano sobre el área potencial de distribución de 12 especies de murciélagos en el sureste de México. Estas especies comparten las características de que la mayor parte de su área de distribución en el país se encuentra en el sureste y que su presencia se asocia a la existencia de selvas bien conservadas (Ceballos y Oliva, 2005).

3. OBJETIVOS

Objetivos Generales

- Estimar la magnitud de la pérdida del hábitat potencial de 12 especies de murciélagos presentes en el sureste de México.
- Analizar qué proporción del hábitat potencial de 12 especies de murciélagos focales está protegido en áreas naturales protegidas.

Objetivos Particulares

1. Recopilar una base datos de registros geo-referenciados de presencia de un conjunto de 12 especies de murciélagos presentes en el sureste de México, altamente dependientes de las selvas.
2. Modelar la distribución potencial de estas especies de murciélagos con base en métodos probabilísticos.
3. Cuantificar el área de hábitat potencial que cada especie ha perdido debido a la deforestación.
4. Cuantificar el porcentaje del área de la distribución potencial de estas especies de murciélagos que se incluyen dentro de las áreas naturales protegidas existentes en el sureste de México.
5. Con base en la magnitud de la reducción de su área de hábitat potencial y el porcentaje de su área de distribución actual contenida en áreas naturales protegidas identificar las especies con una mayor amenaza.

4. ÁREA DE ESTUDIO

El área en la que se enfoca este estudio es el sureste de México particularmente en los siguientes estados: Guerrero, Oaxaca, Puebla, Chiapas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán, y Quintana Roo. En conjunto esta región abarca una superficie de 502,738 km², lo que equivale a un 25.7% del territorio mexicano (Figura 2).



Figura 2. En color anaranjado se muestra el área de estudio, se indican los estados incluidos: Guerrero, Oaxaca, Puebla, Chiapas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo.

4.1 Tipos de vegetación predominante en el área de estudio

Los principales tipos de vegetación que se presentan en el sureste de México de acuerdo a Rzedowski (1978) son: bosque tropical perennifolio (BTP), bosque

tropical subcaducifolio (BTS), bosque tropical caducifolio (BTC), bosque de coníferas y encino (BCE), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque espinoso (BE), matorral xerófilo (MX) y pastizal (P) (Figura 3).

Los tipos de clima presentes en la zona son: cálido-semihúmedo, cálido-húmedo, templado-húmedo, templado-semihúmedo y seco.

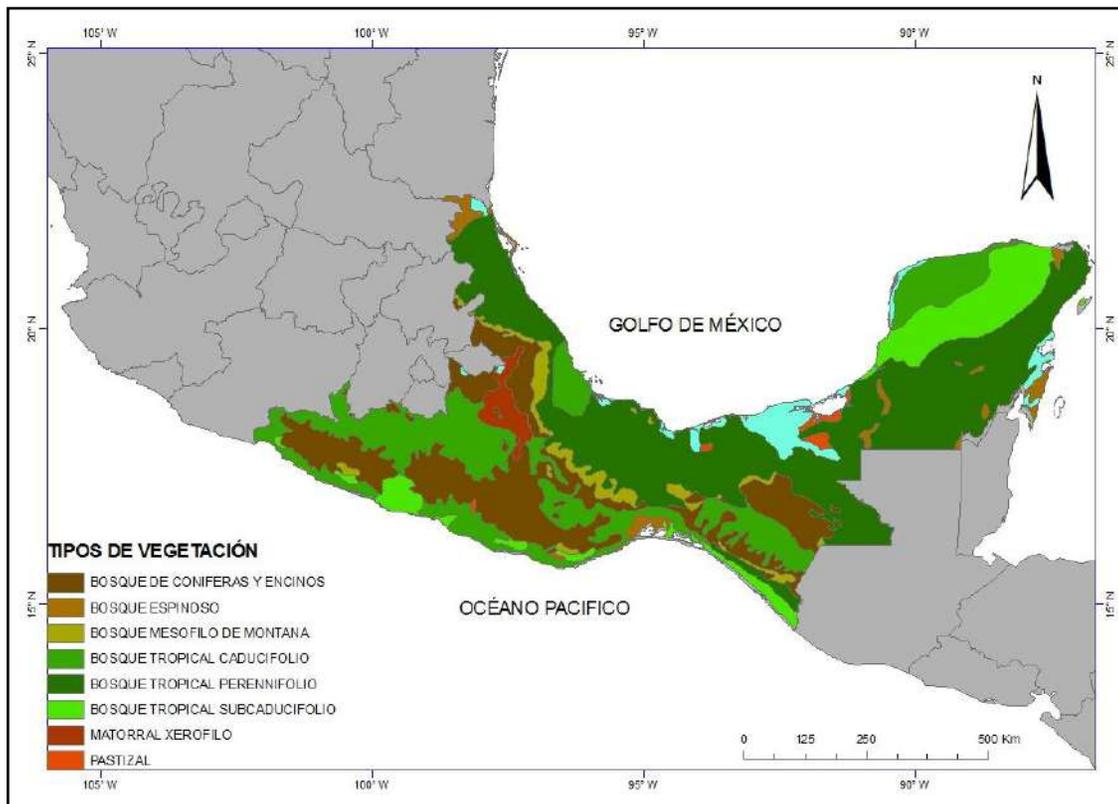


Figura 3. Principales tipos de vegetación potencial que se han identificado para el área de estudio. Modificado de Rzedowski (1978).

4.2 Relevancia del sureste para la conservación de la biodiversidad en México y grado de amenaza.

El sureste de México alberga una alta biodiversidad y conserva una gran parte del último bloque continuo de selvas en Mesoamérica. De esta manera, el sureste de

México alberga la mayor extensión de bosques tropicales perennifolios, subperennifolios, caducifolios y subcaducifolios del país así como una gran diversidad de su flora y fauna. Sin embargo, esta región está sujeta a una severa crisis ambiental como consecuencia, principalmente, de la deforestación (Díaz-Gallegos *et al.*, 2008). Se calcula que la pérdida total de la cubierta forestal en el sureste de México fue de 4.8 millones de hectáreas durante el periodo 1978 a 2000. Los tipos de vegetación con las mayores tasas de deforestación son los bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios (-1.6%/año), los bosques tropicales perennifolios y subperennifolios (-1%/año) y el bosque mesófilo de montaña (-0.8%/año). En contraste, los pastizales inducidos y cultivados así como las áreas agrícolas han tenido un incremento en su superficie del 32% y 39%, respectivamente (Díaz-Gallegos *et al.*, 2010). En la zona tropical húmeda de los estados de Veracruz, Tabasco, Oaxaca y Chiapas, 13% de la superficie ha sido convertida a terrenos de cultivo y 19% a potreros. De esta manera la cubierta vegetal presentó una reducción neta de 13 millones de hectáreas, es decir, una disminución de 68% de su superficie original (Toledo *et al.*, 1989).

El Corredor Biológico Mesoamericano (CBM) es una de las iniciativas más importantes de conservación en el mundo por su extensión y la magnitud de la biodiversidad presente en su área de influencia (Miller *et al.*, 2001). La porción Mexicana del CBM (CBM-Mx) se extiende actualmente por 4 estados (Quintana Roo, Yucatán, Campeche y Chiapas) cubriendo una extensión cercana a las

21.3x10⁶ ha lo que equivale al 10.8% del territorio nacional (Escalante, 2003). La diversidad de especies registradas en el CBM-Mx es muy elevada e incluye aproximadamente 75% de las aves residentes de México, cerca del 60% de mamíferos, 30% de las especies de anfibios y reptiles (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Dentro del área que comprende el CBM-Mx se encuentran incluidas algunas áreas naturales protegidas de carácter federal como son: Reserva de la Biosfera El Triunfo, Reserva de la Biosfera La Sepultura, Reserva de la Biosfera El Ocote, Reserva de la Biosfera Montes Azules, todas ubicadas en el estado de Chiapas, también se encuentran la Reserva de la Biosfera de Calakmul y la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, ubicadas en los estados de Campeche y Quintana Roo respectivamente.

Un análisis de la deforestación del CBM-Mx realizado por Díaz-Gallegos y colaboradores (2008) a través de la comparación de la cartografías de INEGI Serie I (1974-1981) y del Inventario Forestal Nacional 2000 (1999-2000) encontró que se registró una pérdida de 1x10⁶ ha de bosque (tasa de deforestación de -0.7%/año) a costa de un incremento marcado en la extensión cubierta por pastizales.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1 Especies de estudio y sus características ecológicas

Las especies de murciélagos analizadas en este estudio se seleccionaron con base a las siguientes características:

- a) Presentan la totalidad o la mayor parte de su distribución, en el país, dentro del sureste de México.
- b) Tiene una distribución fuertemente asociada a la presencia de selvas bien conservadas.
- c) Están incluidas en la Norma Oficial Mexicana (NOM-59-SEMARNAT-2010) o en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).
- d) Cuentan con un número de registros geo-referenciados ≥ 30 que se pudieran obtener de base de datos en línea o de la literatura que fueran confiables en términos de presentar una identificación taxonómica certera.

Estos criterios llevaron a la selección de las siguientes 12 especies:

- I. Familia **Phyllostomidae**: *Micronycteris brachyotis* (Dobson, 1879), *Lonchorhina aurita* (Tomes, 1863), *Mimon bennettii* (Goldman, 1914) y *Mimon crenulatum* (E. Geoffroy, 1810), *Phyllostomus discolor* (Wagner, 1843), *Uroderma bilobatum* (Peters, 1866).

II. Familia **Emballonuridae**: *Balantiopteryx io* (Thomas, 1904), *Peropteryx kappleri* (Peters, 1867) y *Peropteryx macrotis* (Wagner, 1843), *Rhynchonycteris naso* (Wied-Neuwied, 1820).

III. Familia **Vespertilionidae**: *Myotis albescens* (E. Geoffroy, 1806) y *Rhogeessa aeneus* (Goodwin, 1958).

A continuación se presentan las características principales de las especies seleccionadas.

I. Familia Phyllostomidae



1) *Micronycteris brachyotis*. Esta especie es predominantemente insectívora e incluye en su dieta: coleópteros, himenópteros, dípteros, homópteros y arácnidos. En general forma colonias pequeñas de hasta diez individuos; sin

embargo, Medellín *et al.* (1983) reportan una colonia de aproximadamente 300 individuos en Veracruz. Esta especie utiliza huecos de árboles, cuevas, minas y el interior de ruinas arqueológicas con escasa iluminación como refugio. La presencia de esta especie se ha asociado con el bosque tropical perennifolio desde el nivel del mar hasta los 525 m s.n.m. Medellín y Aríta (1997) clasifican a esta especie como frágil dada la aparente dependencia de sus poblaciones del bosque tropical sin perturbar (Ceballos y Oliva, 2005)



2) *Lonchorhina aurita*. Es una especie insectívora que utiliza como refugio el interior de cuevas profundas y anegadizas, así como túneles y alcantarillas en las carreteras. Estos refugios son generalmente compartidos con otras

especies de murciélagos, por lo que esta especie se clasifica como “integracionista”. Esta especie forma colonias que pueden ir desde unas cuantas decenas de individuos hasta grupos de 500 animales. En México se han registrado en el bosque tropical perennifolio y subperennifolio, desde el nivel del mar hasta los 1 537 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).



3) *Mimon bennettii*. Esta especie se alimenta primordialmente de insectos, aunque algunos individuos han sido observados alimentándose de frutos y vertebrados pequeños como lagartijas y aves. Esta especie forma colonias de hasta 10

individuos, que generalmente habitan en cuevas, minas y troncos huecos. En México la distribución de esta especie se asocia fuertemente a la presencia de bosque tropical perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, desde el nivel del mar hasta los 600 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).



4) *Mimom crenulatum*. Esta especie se alimenta de coleópteros, lepidópteros, dípteros, himenópteros y algunos vertebrados pequeños. Se refugia en el interior de árboles huecos y a veces en construcciones humanas. Las colonias

son muy pequeñas, de menos de diez individuos. En México han sido capturados en bosque tropical perennifolio, desde el nivel del mar hasta alrededor de 600 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).



5) *Phyllostomus discolor*. Es una especie que se alimenta de coleópteros, himenópteros, dípteros y lepidópteros, flores y néctar de diversos géneros de plantas tropicales tales como: *Ceiba*, *Parkia*, *Manilkara*, *Bauhinia*, *Hymenaea*,

Crescentia y *Pseudobombax* y frutas de árboles como *Spondias*, *Ficus*, *Diospyros*, *Manilkara*, *Piper*, *Acnistus* y *Musa*. Por su dieta, es posible que los individuos de esta especie desempeñen un importante papel como polinizadores. Esta especie se refugia en huecos de árboles y en cuevas formando grupos de hasta 25 animales organizados en unidades poligínicas con 1 a 12 hembras por macho. Habita en bosques tropicales perennifolios y deciduos, desde el nivel del mar hasta los 1 160 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).



6) *Uroderma bilobatum*. Esta especie es principalmente frugívora, aunque también se alimentan de insectos, polen y néctar. Los miembros de esta especie utilizan como refugio el follaje de plantas en especial las hojas de

plátano y de palmas las cuales modifica para acondicionarlas como refugio. Dentro de estos refugios se pueden encontrar viviendo individuos aislados o grupos de 2 a 59 murciélagos de ambos sexos. La presencia de esta especie está estrechamente asociada con el bosque tropical perennifolio, aunque también habita en bosques tropicales subcaducifolios. Se ha reportado desde el nivel del mar hasta los 1800 m s.n.m. Sin embargo, la mayoría de los registros en México se localizan por debajo de la cota de los 300 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).

II. Familia Emballonuridae



1) *Balantiopteryx io*. Esta especie se refugia principalmente en cuevas, huecos, grietas, formando colonias de 500 a 1000 individuos. Es una especie insectívora aérea. Comparte sus refugios con otras especies de murciélagos como

Saccopteryx bilineata, *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga soricina*, *Artibeus jamaicensis* y *Desmodus rotundus*. Se ha registrado en áreas de bosque tropical

perennifolio, desde el nivel del mar hasta los 1 500 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).



2) *Peropteryx kappleri*. Esta especie es insectívora aérea en el bosque, porque generalmente utiliza espacios abiertos en la parte superior del dosel, los ríos y raramente las zonas de cultivos. Habita cuevas o acantilados de roca

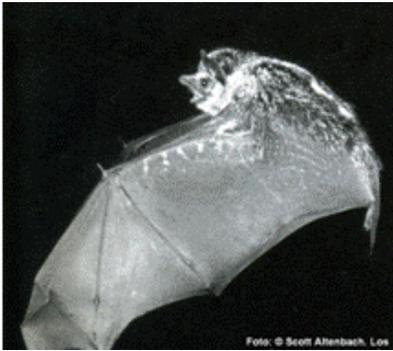
caliza, ocupando generalmente los intersticios entre grandes rocas, también se les encuentran perchando en troncos huecos, cerca del suelo, generalmente formando grupos compactos de hasta 7 individuos. Se ha registrado principalmente en el bosque tropical perennifolia, desde el nivel del mar hasta los 750 m s.n.m y parece ser una especie dependiente de la presencia de selva primaria (Ceballos y Oliva, 2005).



3) *Peropteryx macrotis*. En una especie insectívora que se alimenta de coleópteros y dípteros durante el vuelo. Usualmente forrajea en el bosque tropical maduro aunque también usa espacios abiertos y plantaciones. Se ha reportado

que en ocasiones puede ser atraído por las luces provenientes de asentamientos humanos. Habita en cuevas o riscos en los intersticios que se forman en la piedra caliza. Generalmente está en las zonas de penumbra, aunque también se le ha

encontrado en los pasajes subterráneos de ruinas arqueológicas y perchados en troncos huecos. Suele encontrarse junto con individuos de *Balantiopteryx plicata*, *Glossophaga soricina* y *Artibeus jamaicensis*. Se ha reportado principalmente en zonas de bosque tropical perennifolio desde 150 a 1 500 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).



4) *Rhynchonycteris naso*. La dieta de esta especie consiste de insectos pequeños como mosquitos, escarabajos y polillas. Forrajea sobrevolando cuerpos de agua a baja altura. Esta especie forma colonias de 3 a 45 individuos, pero por lo general se agrupan en conjuntos de 5 a 11 individuos en troncos huecos, rocas, cuevas y vegetación en la orilla de ríos con un caudal lento. Cada colonia puede ocupar de 3 a 6 sitios de refugios entre los cuales los individuos se mueven periódicamente. *Rhynchonycteris naso* es una especie común en los bosques tropicales perennifolios, desde el nivel del mar hasta los 300 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).

III. Familia Vespertilionidae.



1) *Myotis albescens*. Es una especie insectívora que captura sus presas al vuelo. Se ha registrado a individuos de esta especie refugiándose en troncos de árboles huecos formando pequeños grupos, en cuevas e incluso

en edificios. Su presencia parece estar asociados con los cuerpos de agua. En México esta especie sólo ha sido capturada en el bosque tropical perennifolio en sitios que van desde el nivel del mar hasta 350 m s.n.m. (Ceballos y Oliva, 2005).



2) *Rhogeessa aeneus*. Se tiene poca información con respecto a esta especie. Se ha reportado en bosques tropicales, especialmente en el perennifolio, y en menor medida en el subcaducifolio y caducifolio, por debajo de 50 m

s.n.m. Los individuos de esta especie se han llegado a capturar cerca o dentro de casas habitación (Ceballos y Oliva, 2005).

Siete de las 12 especies seleccionadas se encuentran listadas en la NOM-59-SEMARNAT y una en la Lista Roja de la UICN (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de murciélagos que se incluyen en este estudio, clasificadas en términos de sus niveles de amenaza de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2010 y la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

ESPECIE	NOM-059-SEMARNAT	LISTA ROJA DE LA UICN
<i>Micronycteris brachyotis</i>	Amenazada	Riesgo mínimo (Least Concern)
<i>Lonchorhina aurita</i>	Amenazada	Riesgo mínimo (Least Concern)
<i>Mimon bennettii</i>	Amenazada	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Mimon crenulatum</i>	Amenazada	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Phyllostomus discolor</i>	--	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Uroderma bilobatum</i>	--	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Balantiopteryx io</i>	--	Vulnerable (Vulnerable)
<i>Peropteryx kappleri</i>	Protección especial	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Peropteryx macrotis</i>	--	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Rhynchonycteris naso</i>	Protección especial	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Myotis albescens</i>	Protección especial	Riesgo mínimo(Least Concern)
<i>Rhogeessa aeneus</i>	--	Riesgo mínimo(Least Concern)

5.2 Base de datos de presencia de especies

Se recopilaron registros con coordenadas geográficas de las especies de estudio a partir de la información obtenida de las siguientes fuentes: 1) Sistema Nacional de Información sobre la Biodiversidad (SNIB) de la Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO) y 2) Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). De los datos recopilados se trabajó con los más recientes (<1991) ya que estos se consideran más confiables en términos de la georeferenciación, la identidad taxonómica y las condiciones ambientales asociadas al sitio de registro (e.g. presencia de selva) (ver sección 6.2 y 6.3). De cualquier

manera se realizó una verificación de la información de presencia de las especies desplegándolos en el programa Google Earth© para revisar que su ubicación coincidiera con la información asociada de localidad de registro. Los datos en donde no había coincidencia y los que se encontraban duplicados fueron eliminados.

a. Variables ambientales utilizadas para el modelado de la distribución de las especies.

Se obtuvieron 19 variables bioclimáticas para el área de estudio del sitio Worldclim (<http://www.worldclim.org>) (Hijmans *et al.*, 2005). Estas variables bioclimáticas se derivan de datos de temperaturas mínimas y máximas y precipitaciones mensuales obtenidos de estaciones climatológicas de todo el mundo durante el periodo 1950-2000. Esta información se interpola para generar superficies con una resolución de 30" (aproximadamente 1 km²) por pixel. Como una forma de eliminar la redundancia en las variables bioclimáticas utilizadas para la modelación se realizó un análisis de correlación de Pearson de las 19 variables bioclimáticas para encontrar los datos bioclimáticos altamente correlacionados ($r > 0.9$). Esto permitió eliminar algunas de las variables que presentaban un mayor grado de correlación.

En el caso de variables que presentaban niveles similares de correlación se optó por dejar en el análisis aquellas cuya interpretación en términos de su influencia sobre la distribución de las especies analizadas fuera más directo.

Como consecuencia del análisis de correlación se obtuvieron 11 variables para este estudio (Tabla 2). Los análisis de correlación de las variables bioclimáticas se realizaron con el programa ENM tools (<http://enmtools.blogspot.mx/>).

Tabla 2. Variables bioclimáticas utilizadas como base para este estudio, obtenidas del sitio WorldClim (<http://www.worldclim.org>)

VARIABLE	ATRIBUTO AMBIENTAL QUE DESCRIBE
B1	Temperatura media anual
B2	Ámbito medio diario (media mensual (T° máx.- T° min.))
B4	Temperatura estacional (desviación estándar * 100)
B5	Temperatura máxima del mes más cálido
B6	Temperatura mínima del mes más frío
B12	Precipitación anual (Suma de las precipitaciones mensuales)
B15	Precipitación estacional (Coeficiente de variación (cociente entre la desviación tipo y la media, expresado en %))
B16	Precipitación del trimestre más húmedo
B17	Precipitación del trimestre más seco
B18	Precipitación del trimestre más cálido
B19	Precipitación del trimestre más frío

b. Modelado de distribución de las especies.

Para estimar la distribución potencial de las especies de quirópteros, se utilizaron dos técnicas: 1) El algoritmo MaxEnt (Máxima Entropía) (Phillips *et al.*, 2006) y 2) El algoritmo GARP (Algoritmo Genético de Reglas de Predicción) (Stockwell y Noble, 1992; Stockwell y Peters, 1999). Ambos métodos utilizan como información básica los registros espaciales (longitud-latitud) de presencia de las especies analizadas y capas de información que describen variables ambientales que pueden ser: temperatura, precipitación, topografía, altitud, presencia de ríos, etc.

Estos algoritmos permiten hacer extrapolaciones para detectar áreas que reúnen las condiciones ambientales adecuadas para que la especie analizada este presente.

El programa MaxEnt genera archivos en formato raster cuyos pixeles presentan valores de probabilidad que reflejan que tan similar es un sitio a las condiciones ambientales donde la especie está presente. En contraste GARP genera mapas binarios (0 y 1), en donde el valor de 0 se asocia a las áreas que no presentan las condiciones óptimas para ser habitada por la especie de estudio y el valor de 1 se asocia a las áreas adecuadas para que la especie esté presente.

En el caso de los modelos generados con GARP se generaron 100 corridas por especie con un límite de convergencia de 0.1 y un número máximo de 1000 iteraciones. Asimismo, se empleó un umbral de omisión duro (*hard*), un error de omisión máximo de 10% y uno de comisión del 50%. Se utilizó la opción "*best subset selection*" para obtener el subconjunto de los 10 modelos en los que el patrón de distribución de las especies resultó más estable (Anderson *et al.*, 2003).

Una vez que se definieron estos 10 modelos se combinaron en uno sólo que se obtuvo superponiéndolos usando ArcMap 9.3 (ESRI, 2008) para obtener un "mapa consenso". De esta manera, los valores de los pixeles de este mapa consenso variaron entre 0 y 10, estos valores se dividieron entre 10 para tener valores entre 0 y 1. Para medir la capacidad predictiva en cada caso se determino el índice de Kappa de Cohen promedio de cada modelo (Phillips y Dudik, 2008).

Este índice determina hasta qué punto la concordancia observada es superior a la que es esperable obtener por el azar, valores de 0-0.4 indican que el modelo es malo, valores de 0.4-0.7 indican que el modelo es bueno y valores de 0.7-1 indican que el modelo es excelente. Finalmente, el mapa consenso de cada especie fue reclasificado utilizando los siguientes intervalos: 0.1-0.3, 0.3-0.5, 0.5-0.7 y ≥ 0.7 , los cuales reflejan hábitats con distintos niveles de “idoneidad” para la especie analizada.

En la elaboración de los modelos con el algoritmo MaxEnt se empleó el mismo conjunto de variables ambientales y datos de presencia que en GARP. Se emplearon los valores preestablecidos del programa con un umbral de convergencia de 10^{-5} con 500 iteraciones como un límite superior para cada corrida. Se utilizó la opción de “validación cruzada” que permitió generar 5 modelos de distribución (réplicas) por cada especie así como un “mapa promedio” de estas 5 réplicas. Este método tiene la ventaja que permite utilizar todos los registros en el proceso de validación del modelo. Se mantuvo una relación aproximada de 70% de los registros para el entrenamiento del modelo y 30% para su validación. Se utilizó la opción en MaxEnt para calcular la contribución relativa de cada variable al modelo con el método de Jackknife, que es una técnica de simulación que reutiliza los datos observados para constituir un universo del cual se extraen muestras de manera repetitiva. Los resultados de esta evaluación se expresan con una medida conocida como ganancia y esta información es de suma

importancia para evidenciar los requerimientos ecológicos de cada especie que determinan su área de distribución potencial (Phillips *et al.*, 2006). Para analizar la capacidad predictiva de los modelos se calculó el área bajo la curva (AUC) promedio de cada modelo. Usualmente, se considera que valores de AUC de 0.5-0.7 indican una confiabilidad baja del modelo, valores de 0.7-0.9 indican que el modelo es útil y valores >0.9 indican un alto grado de predictibilidad del modelo (Elith 2002; Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008).

Finalmente el mapa promedio de cada especie fue reclasificado utilizando los siguientes intervalos: 0.1-0.3, 0.3-0.5, 0.5-0.7 y ≥ 0.7 , los cuales reflejan hábitats con distintos niveles de “idoneidad” para la especie analizada.

Posteriormente se realizó un análisis para cuantificar el porcentaje del área convergente entre GARP y MaxEnt, generando un mapa para cada especie el cual se obtuvo superponiendo los mapas generados por ambos modelos (GARP y MaxEnt) para cada especie usando ArcMap 9.3 (ESRI, 2008).

c. Extensión del hábitat potencial de las especies de murciélagos contenida en áreas naturales protegidas.

Se conjuntaron los mapas reclasificados generados con GARP y MaxEnt para las 12 especies de murciélago, la cobertura de áreas naturales protegidas (ANP's) ubicadas en el área de estudio (CONANP, 2010) y la cobertura del Corredor Biológico Mesoamericano en su porción correspondiente al sureste de México (CBM-Mx) (www.conabio.gob.mx/informacion/gis/).

Para los análisis que siguieron se consideraron las categorías con una probabilidad ≥ 0.5 . Estos mapas y la información sobre la ubicación de las ANP's y el CBM-Mx se incorporó dentro de del sistema de información geográfica Arcmap (ESRI, 2008), utilizando como sistema de coordenadas común el World Geodetic System 1984 (WGS84). Utilizando este mismo programa se calculó, para cada especie, la proporción de su área de distribución más probable (>0.5) contenida en las ANP's y el CBM-Mx.

Como un indicador alternativo del grado de protección que las reservas ofrecen a las distintas especies de murciélagos se hizo un análisis sobre la protección que ofrecen los distintos tipos de reservas al hábitat potencial de las especies (federal, estatal y comunal). Para ello se tomó en cuenta tres categorías: a) "Muy protegidas" las especies que se encuentran protegidas por dos o tres sistemas distintos tipos de reservas; b) "Poco protegidas" las especies que se encuentran protegidas por un tipo de reservas y finalmente c) "Desprotegidas" las especies cuyo hábitat más probable no está contenido dentro de ningún tipo de reservas.

5.3 Cálculo de la magnitud de la pérdida del hábitat en las especies focales

Para caracterizar cuantitativamente los procesos de cambio en la distribución potencial más probable (≥ 0.5) de las 12 especies de quirópteros en el sureste de México se utilizó como base la cartografía digital de uso del suelo y vegetación elaborada por el Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI)

Serie II (1993) y Serie IV (2007) ambas a escala 1:250 000. Para facilitar los cálculos de los cambios en la cobertura y uso de suelo se simplificó la leyenda utilizada en la cartografía de uso de suelo y vegetación de INEGI con el fin de hacerla equivalente y comparable entre las dos series. Este procedimiento se llevó a cabo usando el software ArcGIS 9.3 (ESRI, 2008). Para evaluar los procesos de cambio se consideró importante diferenciar la vegetación primaria y secundaria, ya que esto permite medir el grado de recuperación o degradación de las categorías de selvas y bosques (Tabla 3).

Tabla 3. Categorías utilizadas en la leyenda de los mapas de cobertura y uso de suelo utilizadas para este estudio.

Uso/cobertura del suelo	Abreviación
Bosques	B
Bosques secundarios ^I	BS
Selvas	S
Selvas secundarias ^I	SS
Agrícola-Pecuaria-Forestal ^{II}	APF
Otras coberturas ^{III}	OC

^I Incluye vegetación secundaria de tipo herbácea, arbustiva y arbórea.
^{II} Incluye pastizales inducidos y cultivados y agricultura de riego y temporal.
^{III} Incluye vegetación hidrófila, cuerpos de agua y asentamientos humanos.

6. RESULTADOS

6.1 Evaluación de los modelos

La evaluación dio como resultado un valor de Área debajo la curva (AUC) promedio para las 12 especies de 0.93 ± 0.03 , y un valor del índice de Kappa de Cohen promedio de las 12 especies de 0.95 ± 0.04 , lo que indica que los modelos tienen una alta capacidad predictiva (Tabla 4). Usualmente, se considera que valores de AUC de 0.5-0.7 indican una confiabilidad baja del modelo, valores de 0.7-0.9 indican que el modelo es útil y valores >0.9 indican un alto grado de predictibilidad del modelo (Elith 2002; Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008), de la misma manera para el Índice de Kappa de Cohen valores de 0-0.4 indican que el modelo es malo, valores de 0.4-0.7 indican que el modelo es bueno y valores de 0.7-1 indican que el modelo es excelente .

Tabla 4. Valores de área bajo la curva (AUC) y del índice de Kappa de Cohen de las 12 especies de murciélago analizadas.

FAMILIA	ESPECIE	MAXENT	GARP
		ÁREA BAJO LA CURVA (AUC)	INDICE DE KAPPA DE COHEN
Phyllostomidae	<i>Lonchorhina aurita</i>	0.97±0.04	0.98±0.04
	<i>Mimon bennettii</i>	0.88±0.05	0.84±0.1
	<i>Mimon crenulatum</i>	0.89±0.03	0.97±0.03
	<i>Micronycteris brachyotis</i>	0.95±0.02	0.92±0.03
	<i>Phyllostomus discolor</i>	0.94±0.02	0.95±0.01
	<i>Uroderma bilobatum</i>	0.91±0.02	0.97±0.03
Emballonuridae	<i>Balantiopteryx io</i>	0.91±0.01	0.95±0.01
	<i>Peropteryx kappleri</i>	0.98±0.05	0.93±0.02
	<i>Peropteryx macrotis</i>	0.89±0.04	0.95±0.01
	<i>Rhynchonycteris naso</i>	0.92±0.01	0.95±0.01
Vespertilionidae	<i>Myotis albescens</i>	0.94±0.02	0.97±0.03
	<i>Rhogeessa aeneus</i>	0.92±0.01	0.96±0.02
	PROMEDIO	0.92±0.03	0.95±0.03

6.2 Modelos de distribución de las especies generados con MaxEnt

6.2.1 Patrones de distribución de las especies

Las áreas donde se concentró el hábitat potencial más probable (≥ 0.5) para las diferentes especies de la familia Phyllostomidae fueron:

- *Mimon bennettii*. gran parte del estado de Yucatán, el área donde convergen Veracruz y Oaxaca, el sureste de Chiapas, y en menor proporción Campeche y Quintana Roo, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Los Chimalapas, La Chinantla, El Triunfo, y Montes Azules (Figura 4a).

- *Mimon crenulatum*: gran parte del estado Yucatán, Campeche y Quintana Roo y el sureste de Chiapas, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, Calakmul, Laguna de Términos (Figura 4b).
- *Micronycteris brachyotis*: el noreste de Oaxaca, el sureste de Chiapas, el noroeste de Yucatán y Veracruz, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, La Chinantla, Los Chimalapas, Los Tuxtlas, El Ocote, Laguna de Términos, Los Petenes (Figura 4c).
- *Phyllostomus discolor*: el sur-sureste de Chiapas, una pequeña región al norte de Oaxaca y sur de Guerrero, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, La Sepultura, El Triunfo, La Encrucijada (Figura 4d).
- *Lonchorhina aurita*: la región norte y sur de Chiapas, pequeñas áreas en Quintana Roo, Oaxaca y Guerrero, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, El Triunfo, La Encrucijada (Figura 4e).
- *Uroderma bilobatum*: gran parte del estado de Chiapas y en menor proporción Veracruz y Oaxaca, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, El Triunfo, La Encrucijada (Figura 4f).

Las áreas donde se concentró el hábitat potencial más probable (≥ 0.5) en las especies que pertenecen a la familia Emballonuridae fueron:

- *Peropteryx macrotis*: gran parte del estado de Yucatán, Quintana Roo, el área donde convergen Tabasco y Chiapas, Veracruz y Oaxaca y en menor proporción el noroeste de Campeche, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Los Chimalapas, La Chinantla, Montes Azules (Figura 5a).
- *Rhynchonycteris naso*: la región sureste de Chiapas, el área donde convergen Chiapas y Tabasco, Oaxaca y Veracruz y una pequeña área al suroeste de Campeche, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: sierra madre sur de Chiapas, El Triunfo, La Encrucijada, Montes Azules, Los Chimalapas, La Chinantla, Los Tuxtlas, Laguna de Términos (Figura 5b).
- *Balantiopteryx io*: la región donde convergen los estados de Oaxaca y Veracruz, una pequeña parte al norte de Chiapas y Tabasco, además de una pequeña área en Puebla, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Los Chimalapas, La Chinantla (Figura 5c).
- *Peropteryx kappleri*: la región colindante de Chiapas y Tabasco, una pequeña región al sureste de Chiapas y al norte de Oaxaca, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules (Figura 5d).

Finalmente las áreas donde se concentra el hábitat potencial más probable (≥ 0.5) para las especies que pertenecen a la familia Vespertilionidae fueron:

- *Rhogeessa aeneus*: gran parte del estado de Yucatán, Quintana Roo y Campeche, una pequeña área en Veracruz, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Sian Ka'an, Río Lagartos, Los Petenes, y Laguna de Términos (Figura 6a).
- *Myotis albescens*: La región sur-sureste de Chiapas y en menor proporción al norte de Oaxaca, destacando reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules y El Triunfo (Figura 6b).

FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE

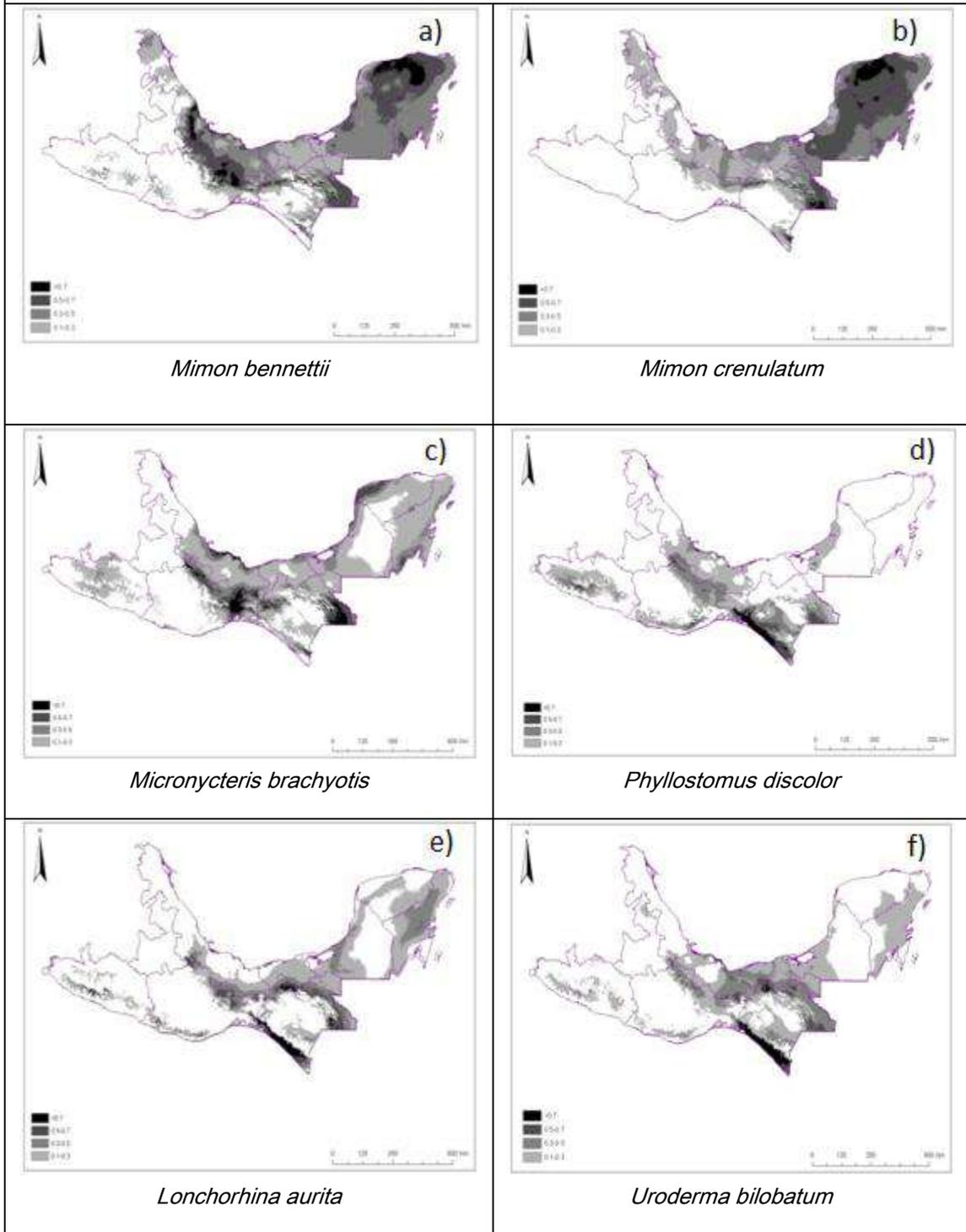


Figura 4. Mapas de distribución potencial de 6 especies de la familia Phyllostomidae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.

FAMILIA EMBALLONURIDAE

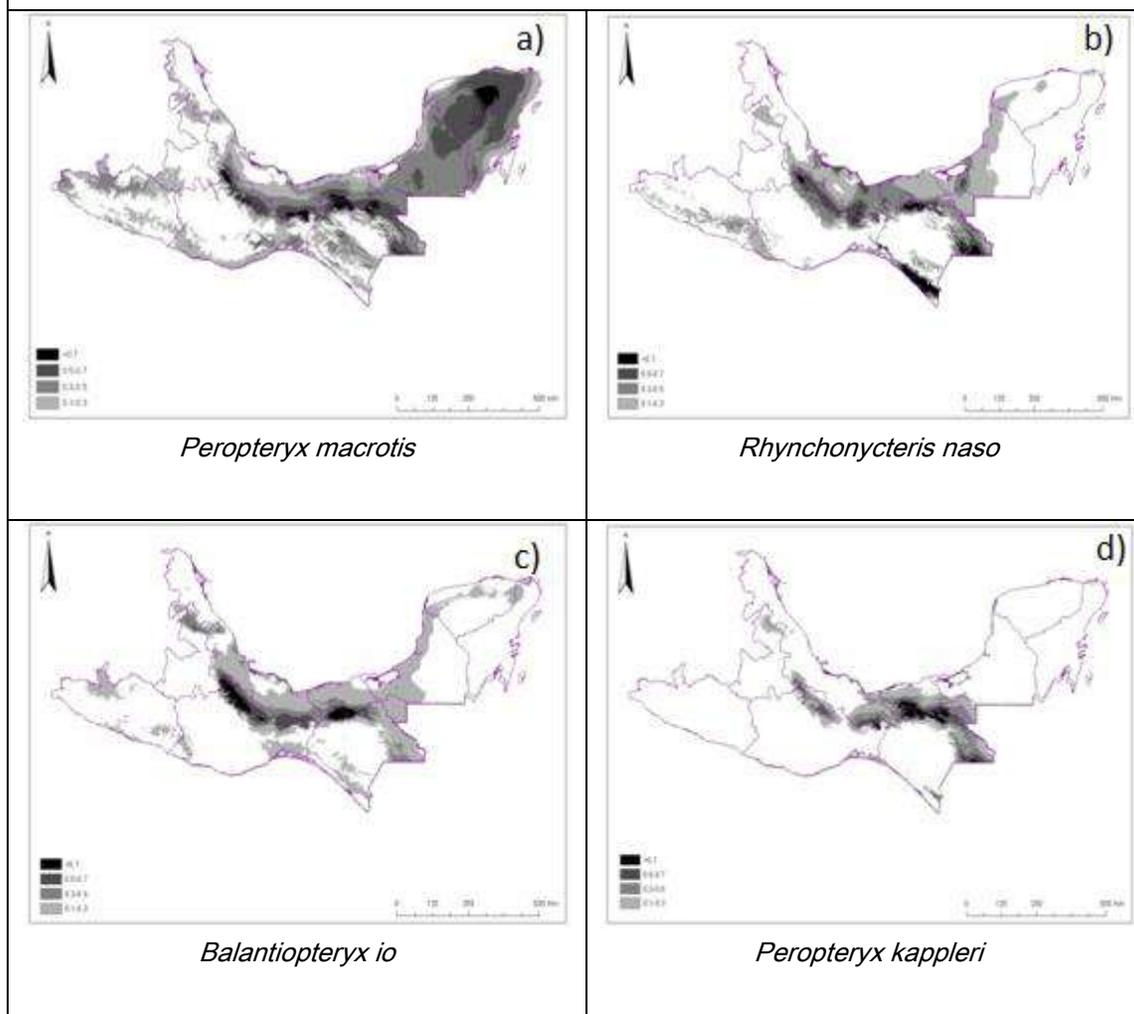


Figura 5. Mapas de distribución potencial de 4 especies de la familia Emballonuridae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.

FAMILIA VESPERTILIONIDAE

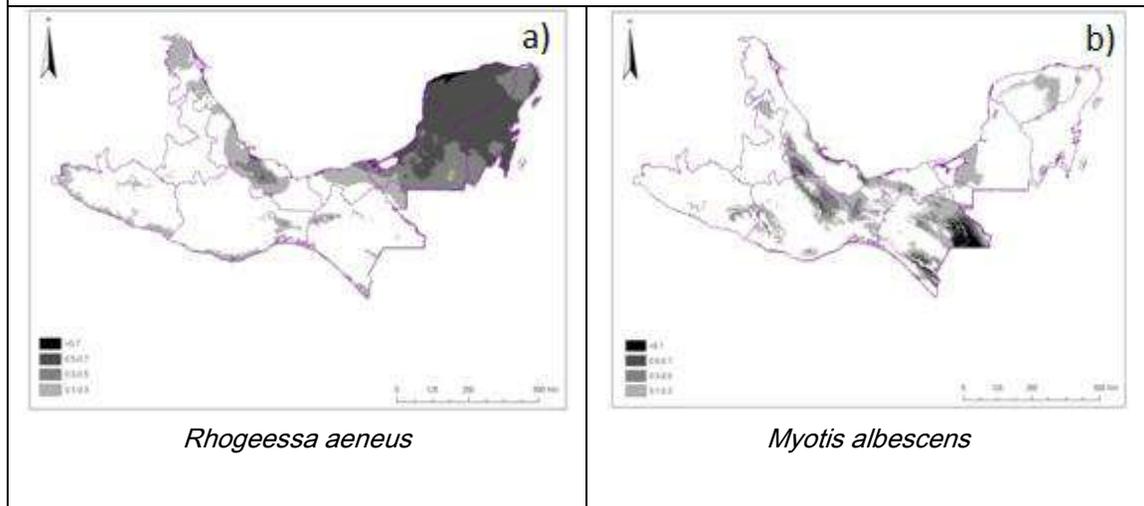


Figura 6. Mapas de distribución potencial de 2 especies de la familia Vespertilionidae. La escala de grises indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.

En general las variables bioclimáticas que tuvieron una mayor importancia dentro de los modelos predictivos fueron: la precipitación del trimestre más húmedo (b16) y la precipitación del trimestre más seco (b17). De esta manera los patrones de precipitación parecen ser un factor particularmente relevante para explicar los patrones de distribución de las especies analizadas. En la Tabla 5 se muestra las variables bioclimáticas que tuvieron mayor importancia en los modelos de distribución de cada una de las especies.

Tabla 5. Variables que tuvieron una mayor contribución en el poder explicativo de los modelos de distribución de las 12 especies de murciélagos de acuerdo a la prueba de “jackknife”.

	T° media anual	Rango medio diario	T° estacional	T° máxima del mes más cálido	T° mínima del mes más cálido	Precipitación anual	Precipitación estacional	Precipitación del trimestre más húmedo	Precipitación del trimestre más seco	Precipitación del trimestre más cálido	Precipitación del trimestre más frío
<i>Lonchorhina aurita</i>					X						
<i>Micronycteris brachyotis</i>			X								
<i>Mimon bennettii</i>								X			
<i>Mimon crenulatum</i>								X			
<i>Phyllostomus discolor</i>							X				
<i>Uroderma bilobatum</i>							X				
<i>Balantiopteryx io</i>								X			
<i>Peropteryx kappleri</i>								X			
<i>Peropteryx macrotis</i>					X						
<i>Rhynchonycteris naso</i>							X				
<i>Miotys albescens</i>							X				
<i>Rhogeessa aeneus</i>							X				

6.3 Modelos de distribución de las especies generados en GARP

6.3.1 Patrones de distribución de las especies

Las áreas donde se concentró el hábitat potencial más probable (≥ 0.5) para las diferentes especies de la familia Phyllostomidae son:

- *Mimon bennettii*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor los estados de Yucatán, Quintana Roo, Campeche, Veracruz y Chiapas y la parte norte del estado de Oaxaca, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar

reservas y áreas prioritarias para la conservación como Los Chimalapas, La Chinantla, El Triunfo y Monte Azules, pero además, incluye a Sian ka'an, Calakmul, Rio Lagartos en Yucatán, La Encrucijada, La Sepultura, El Ocote, Pantanos de Centla, Los Tuxtlas, Laguna de Términos, Lagunas de Montebello (Figura 7a).

- *Mimon crenulatum*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor gran parte de los estados de Quintana Roo, Yucatán y Campeche, pero además, en la parte Norte, Este y Noroeste de los estados de Chiapas, Oaxaca y Veracruz respectivamente, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, Calakmul y Laguna de Términos, pero además, incluye a Sian Ka'an, Los Tuxtlas, El Ocote, La Sepultura, Pantanos de Centla, Lagunas de Montebello (Figura 7b).
- *Mycronycteris brachyotis*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor gran parte del estado de Chiapas, la parte norte del estado de Oaxaca y pequeña parte en el estado de Veracruz, pero además la parte noroeste del estado de Puebla, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, La Chinantla, Los Chimalapas y Los Tuxtlas, pero además, incluye El Triunfo, La Sepultura, Lagunas de Montebello (Figura 7c).

- *Phyllostomus discolor*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor gran parte de los estados de Chiapas y Oaxaca pero además el estado de Veracruz, gran parte colindante de los estados de Campeche y Quintana Roo, la parte este del estado de Yucatán y una pequeña parte al noreste del estado de Quintana Roo, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, La Sepultura, El Triunfo, pero además, incluye a Calakmul, El Ocote, Los Tuxtlas, La Chinantla, Los Chimalapas, Tehuacán-Cuicatlan, Lagunas de Montebello (Figura 7d).
- *Lonchorhina aurita*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor, gran parte de Chiapas, Quintana Roo y la parte norte del estado de Oaxaca pero además Veracruz, el sureste de Campeche, y el noreste de Yucatán, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, El Triunfo y La Encrucijada pero además, incluye a Sian Ka'an, Calakmul, La Sepultura, Los Tuxtlas, La Chinantla, Los Chimalapas, Pantanos de Centla, Lagunas de Montebello (Figura 7e).
- *Uroderma bilobatum*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor gran parte de Chiapas, Veracruz y la parte norte de Oaxaca, pero además Tabasco y Campeche, la parte norte de Oaxaca, y pequeñas áreas en los estados de Quintana Roo y Guerrero, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar

reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, El Triunfo, El Ocote y La Encrucijada pero además, incluye Los Tuxtlas, Pantanos de Centla, Laguna de Términos La Chinantla, Los Chimalapas, Lagunas de Montebello (Figura 7f).

Las áreas donde se concentra el hábitat potencial más probable (≥ 0.5) son para las especies que pertenecen a la familia Emballonuridae:

- *Peropteryx macrotis*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor, gran parte de Quintana Roo, Campeche, Yucatán, Veracruz y Chiapas, la parte noreste de Tabasco, parte de Oaxaca pero difiere en el estado de Guerrero, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, pero además, incluye a Sian Ka'an, Calakmul, El Triunfo, La Sepultura, El Ocote, Los Tuxtlas, Pantanos de Centla, Laguna de Términos, Lagunas de Montebello, Los Petenes (Figura 8a).
- *Rhynchonycteris naso*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor, gran parte de los estados de Veracruz, Chiapas, el sureste de Campeche, el oeste de Tabasco, la parte norte de Oaxaca pero además los estados de Quintana Roo y Yucatán y en menor proporción el estado de Puebla y Guerrero. De igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules, El Triunfo, La Chinantla, Los

Chimalapas, Los Tuxtlas, pero además, incluye a Sian Ka'an, Calakmul, El Ocote, Lagunas de Montebello, Rio Lagartos en Yucatán (Figura 8b).

- *Balantiopteryx io*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor, gran parte de Chiapas y Oaxaca, en menor proporción Veracruz y Puebla pero además los estados de Yucatán, Campeche, Quintana Roo y Guerrero, destaca reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Calakmul, Montes Azules, el Triunfo, la Sepultura, el Ocote, Tehuacán-Cuicatlan, Lagunas de Montebello las cuales difieren a lo encontrado para MaxEnt (Figura 8c).
- *Peropteryx kappleri*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor, la parte noreste de Chiapas, y pequeñas áreas en Tabasco, Oaxaca pero además los estados de Veracruz y Puebla, de igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules pero además, incluye los Tuxtlas y Lagunas de Montebello (Figura 8d).

Finalmente las áreas donde se concentra el hábitat potencial más probable (≥ 0.5) son para las especies que pertenecen a la familia Vespertilionidae:

- *Rhogeessa aeneus*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor, todo el estado de Yucatán y Quintana Roo, gran parte de Campeche y el noroeste de Veracruz pero además los estados de Tabasco y Chiapas. De igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Sian Ka'an, Rio Lagartos, los Petenes y Laguna de

Términos pero además, incluye a Calakmul, Pantanos de Centla y El Ocote (Figura 9a).

- *Myotis albescens*: al igual que MaxEnt pero con un área mayor, gran parte de Chiapas y la parte norte de Oaxaca pero además los estados de Veracruz, Quintana Roo, Yucatán, Campeche, y en menor proporción Guerrero, Puebla y Tabasco De igual manera coincide con MaxEnt en destacar reservas y áreas prioritarias para la conservación como son: Montes Azules y El Triunfo pero además, incluye a Sian Ka'an, Calakmul, el Ocote, los Tuxtlas, la Chinantla, los Chimalapas y Lagunas de Montebello (Figura 9b).

FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE

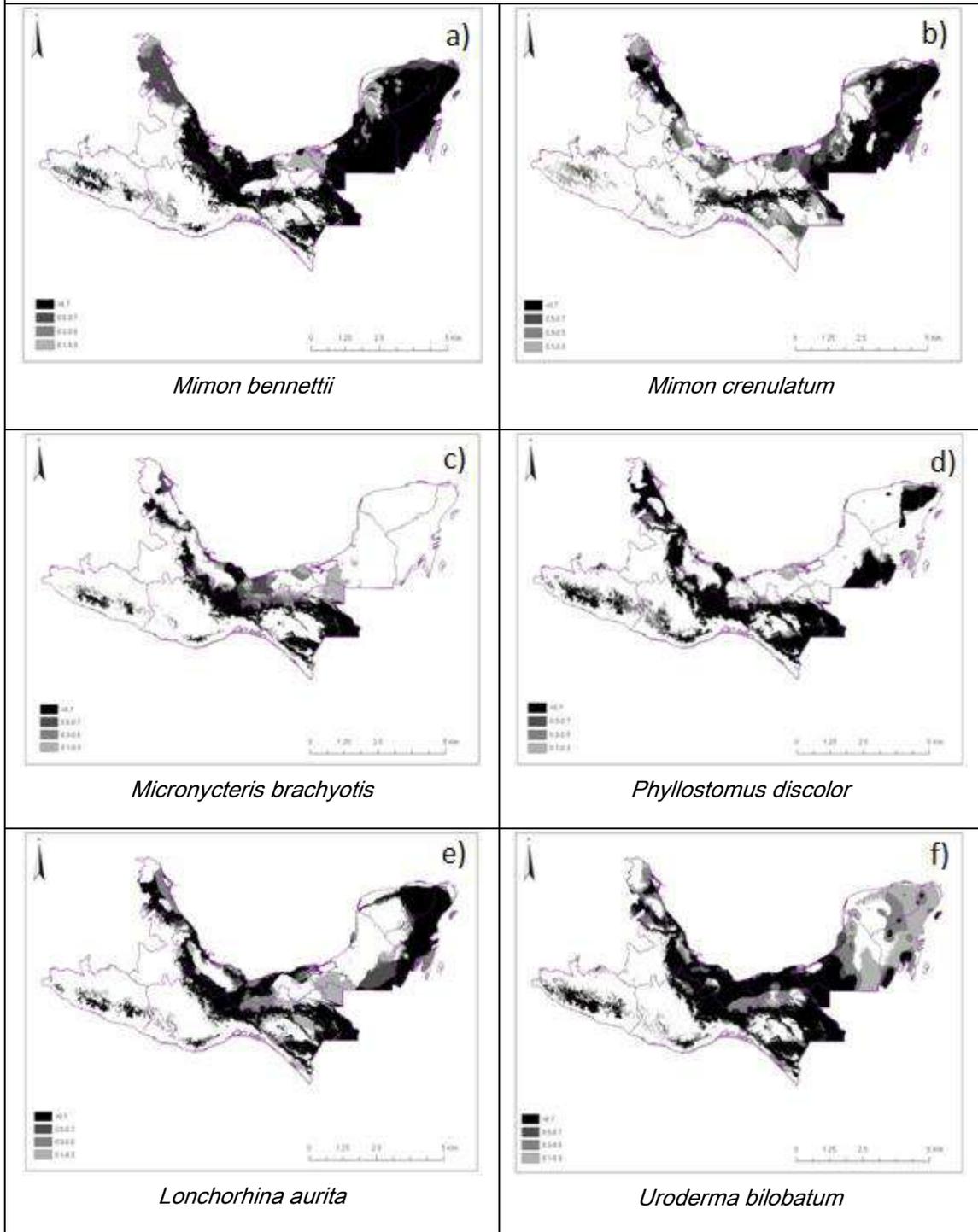


Figura 7. Mapas de distribución potencial de 6 especies de la familia Phyllostomidae. La escala de colores indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.

FAMILIA EMBALLONURIDAE

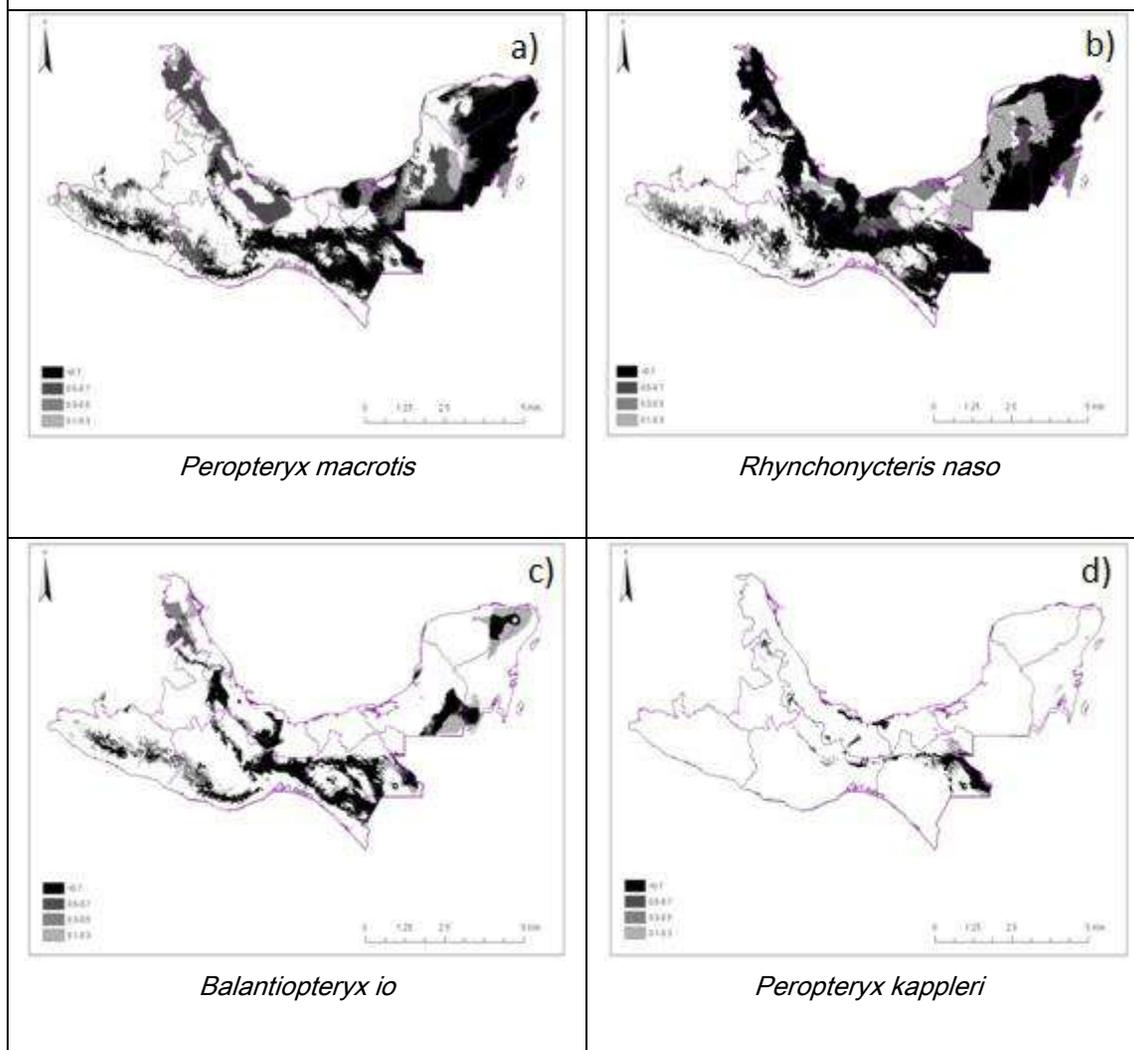


Figura 8. Mapas de distribución potencial de 4 especies de la familia Emballonuridae. La escala de colores indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.

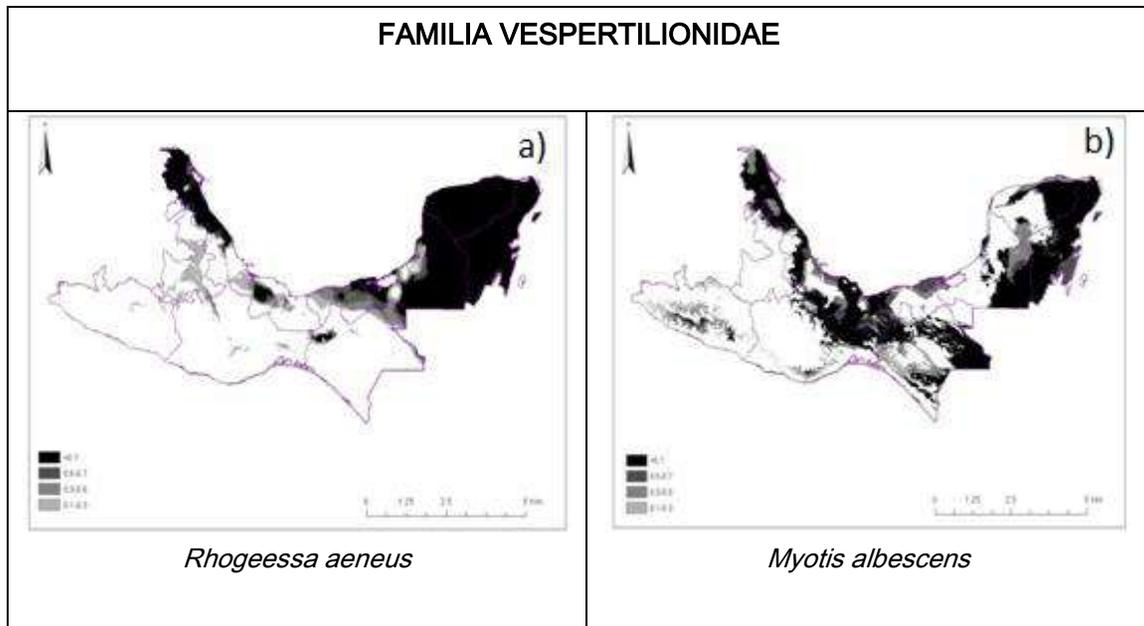
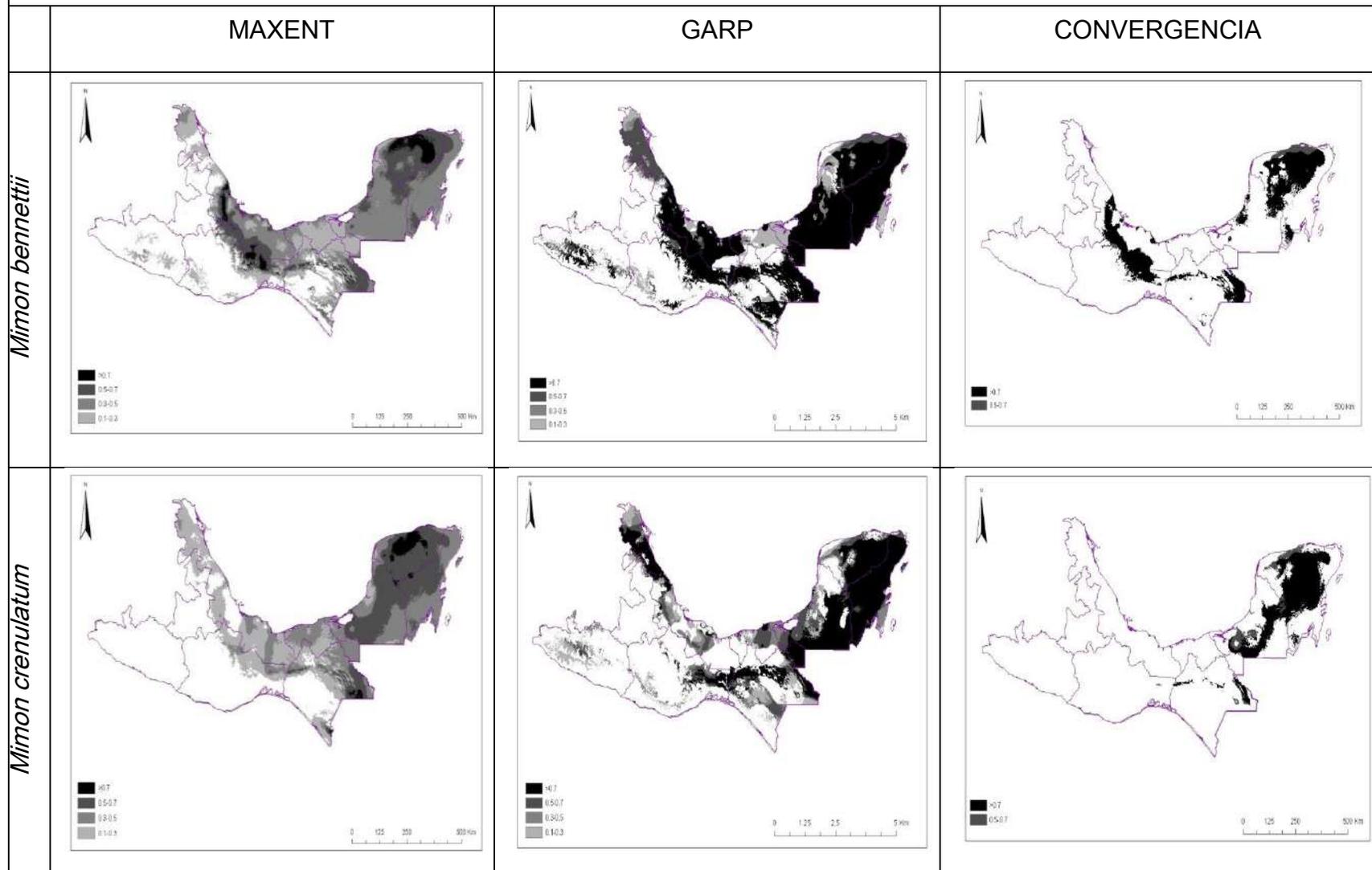


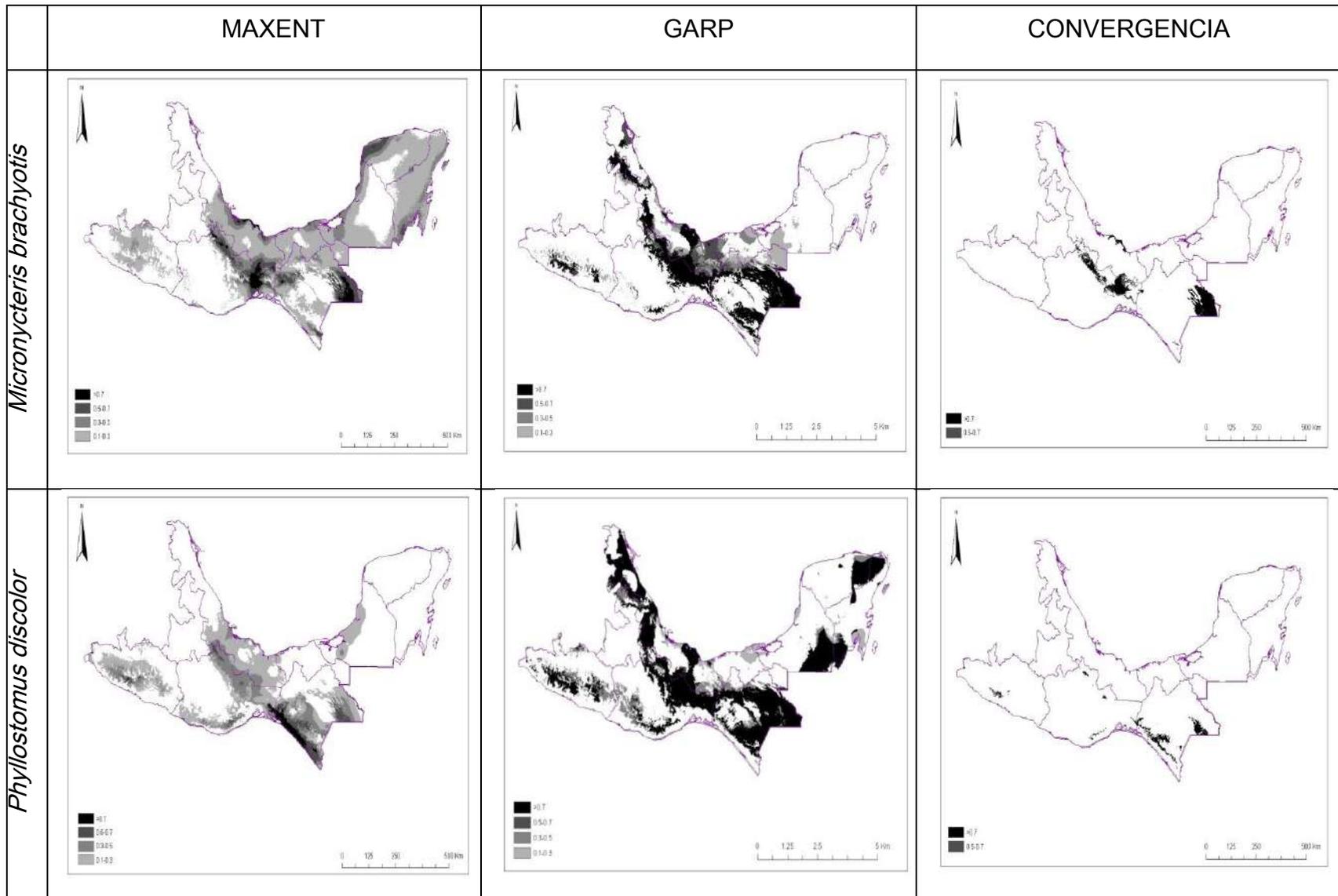
Figura 9. Mapas de distribución potencial de 2 especies de la familia Vespertilionidae. La escala de colores indica la probabilidad de que el hábitat sea idóneo para la especie, entre más oscuro el tono más idóneo el hábitat.

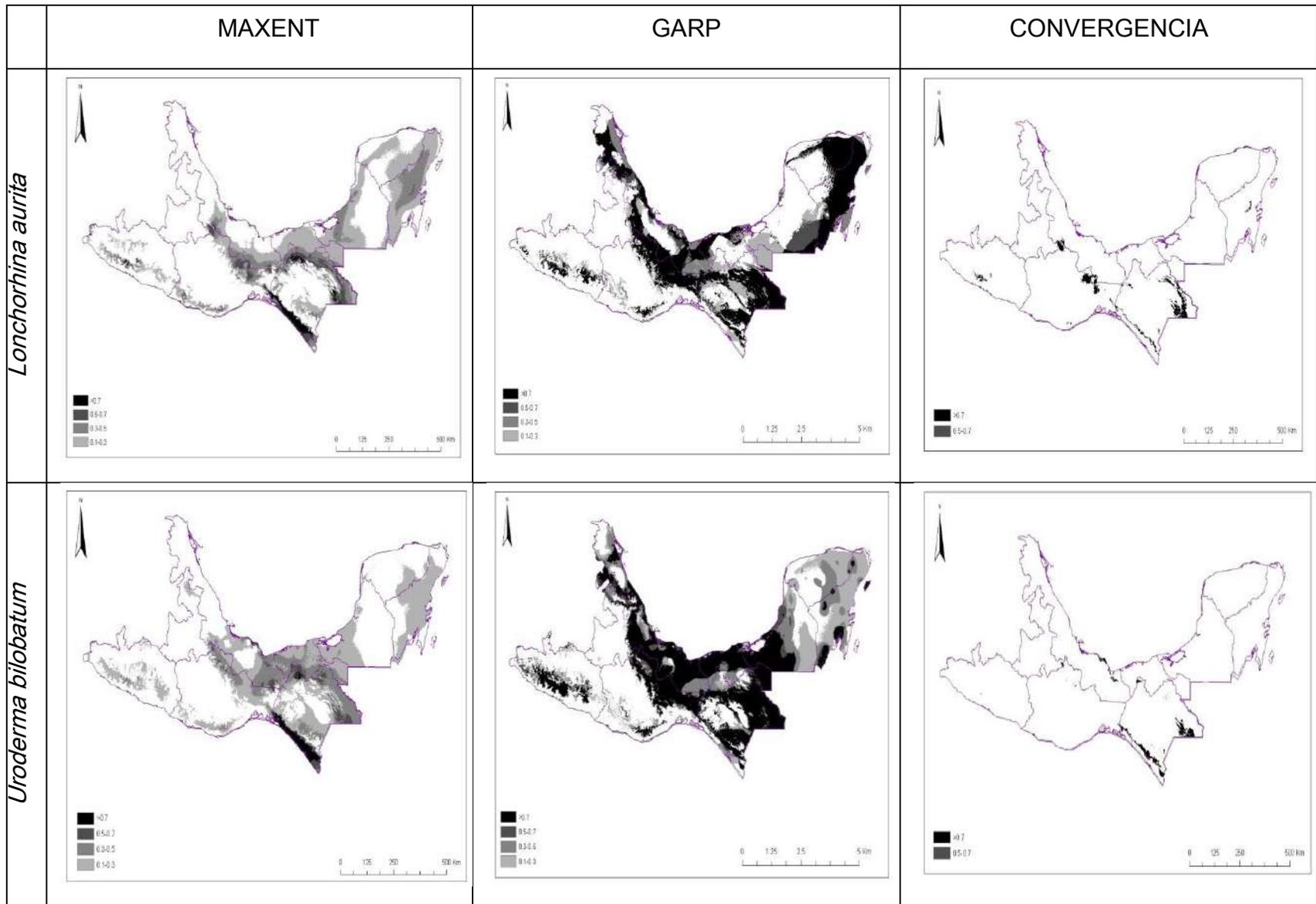
6.4 Áreas de mayor coincidencia del hábitat más idóneo para las especies de murciélago analizadas

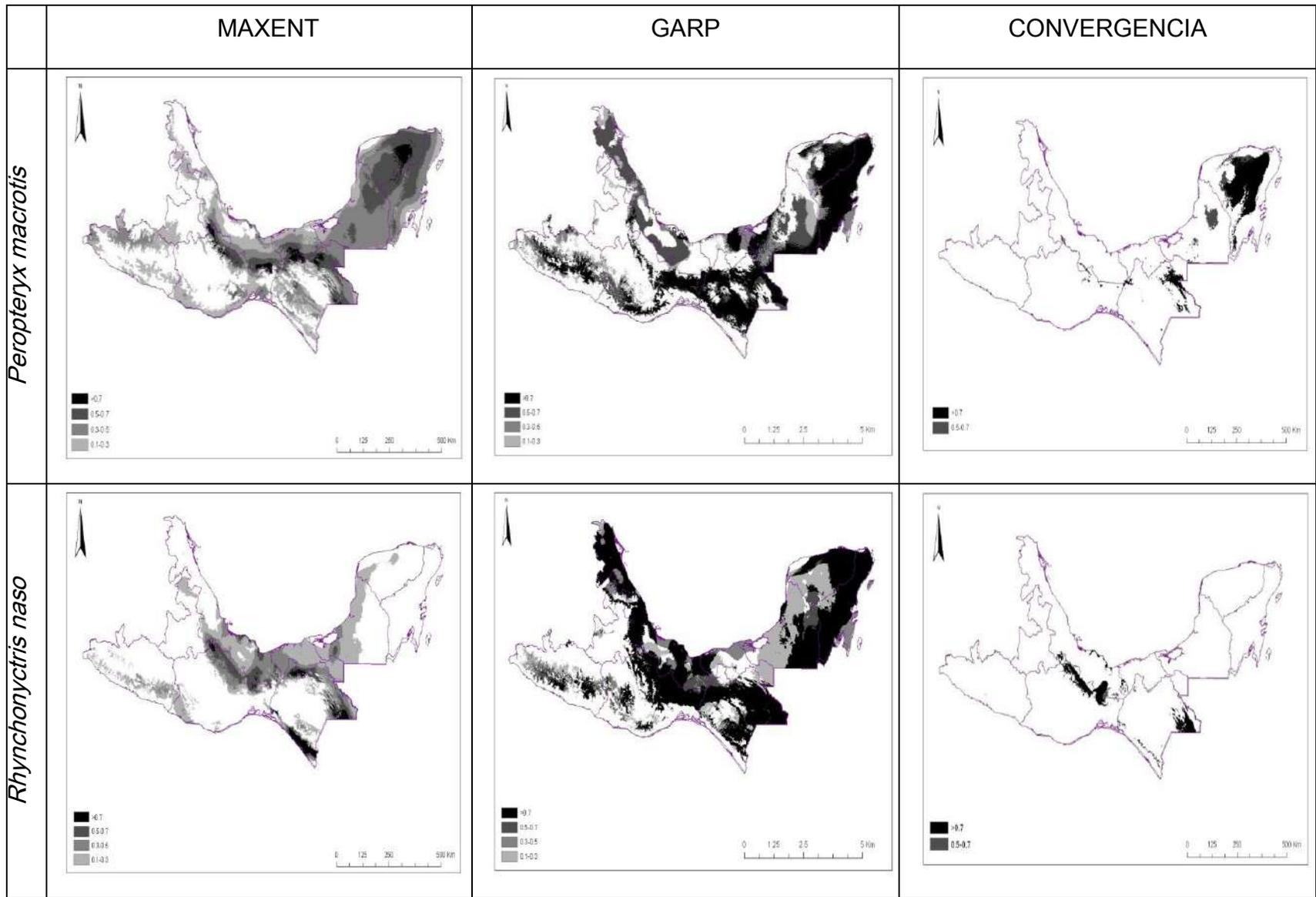
Los resultados mostraron que los mapas generados por ambos modelos (MaxEnt y GARP) coincidieron en general en las áreas que predijeron como el hábitat potencial más probable para las 12 especies de murciélagos, aunque GARP predijo áreas con una superficie mayor. Siendo *Rhogeessa aeneus* y *Mimon bennettii* fueron las especies que mostraron mayor porcentaje de coincidencia con un 29% y 23% respectivamente. Mientras que las especies *Balantiopteryx io* y *Peropteryx kappleri* fueron las que mostraron el menor porcentaje de coincidencia con un 1% y 9% respectivamente (Figura 10).

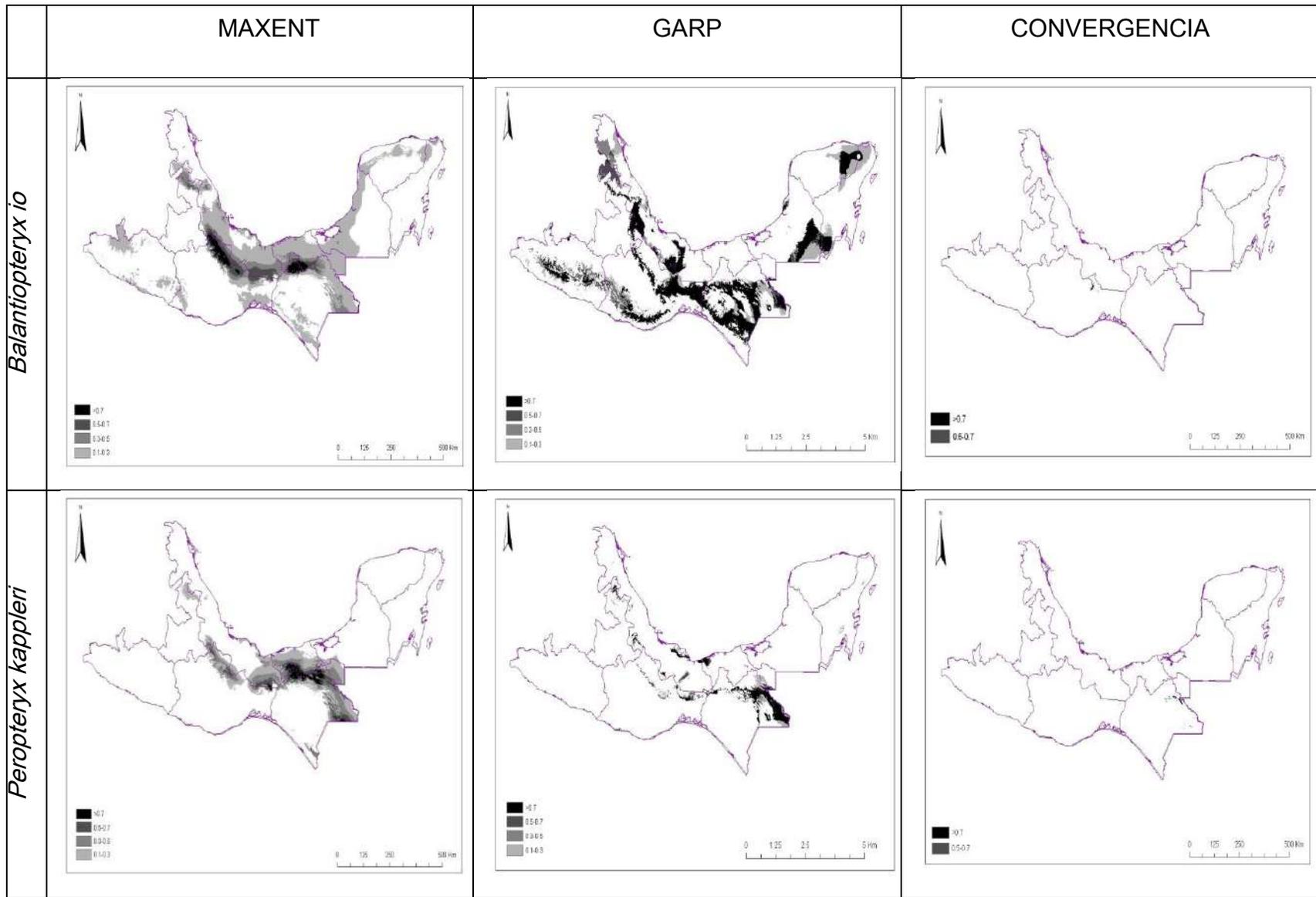
ÁREAS DE CONVERGENCIA DE AMBOS MODELOS (MAXENT, GARP)











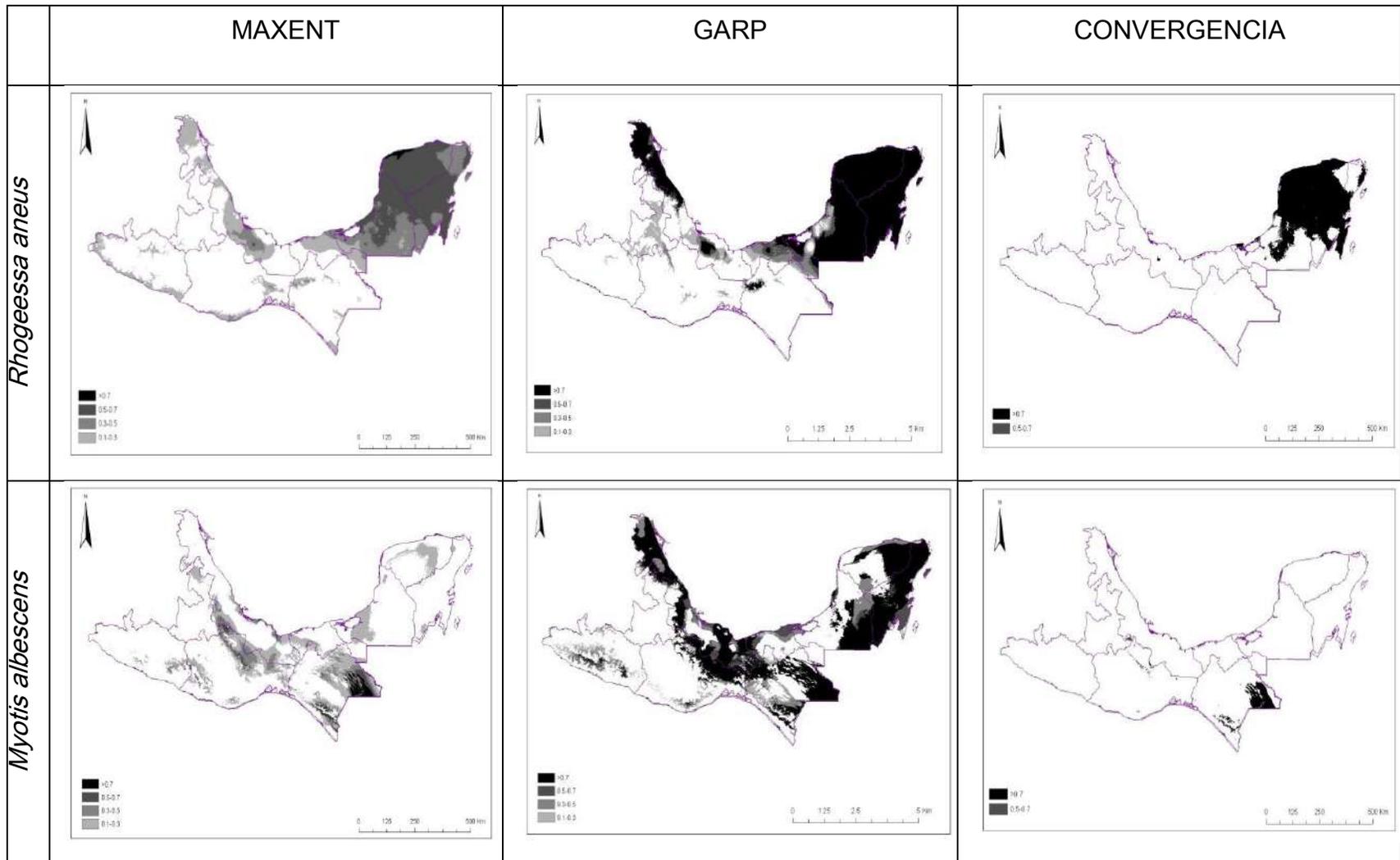


Figura 10. Áreas de coincidencia del hábitat más probable de las 12 especies de Murciélagos generados por MaxEnt y GARP

Las áreas en donde coincidió el hábitat más adecuado para un mayor número de especies en el caso de MaxEnt: la Reserva de la biosfera de Montes Azules y la sierra madre sur en Chiapas, los Chimalapas y La Chinantla en Oaxaca y en menor proporción el sur de la Laguna de Términos en Campeche y la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas (Figura. 11). El análisis con GARP coincidió en señalar la Reserva de la Biosfera de Montes Azules y la sierra madre sur de Chiapas, Los Chimalapas y La Chinantla y Los Tuxtlas pero además, incluyó a las Reservas de la Biosfera de Calakmul y El Ocote (Figura 12).

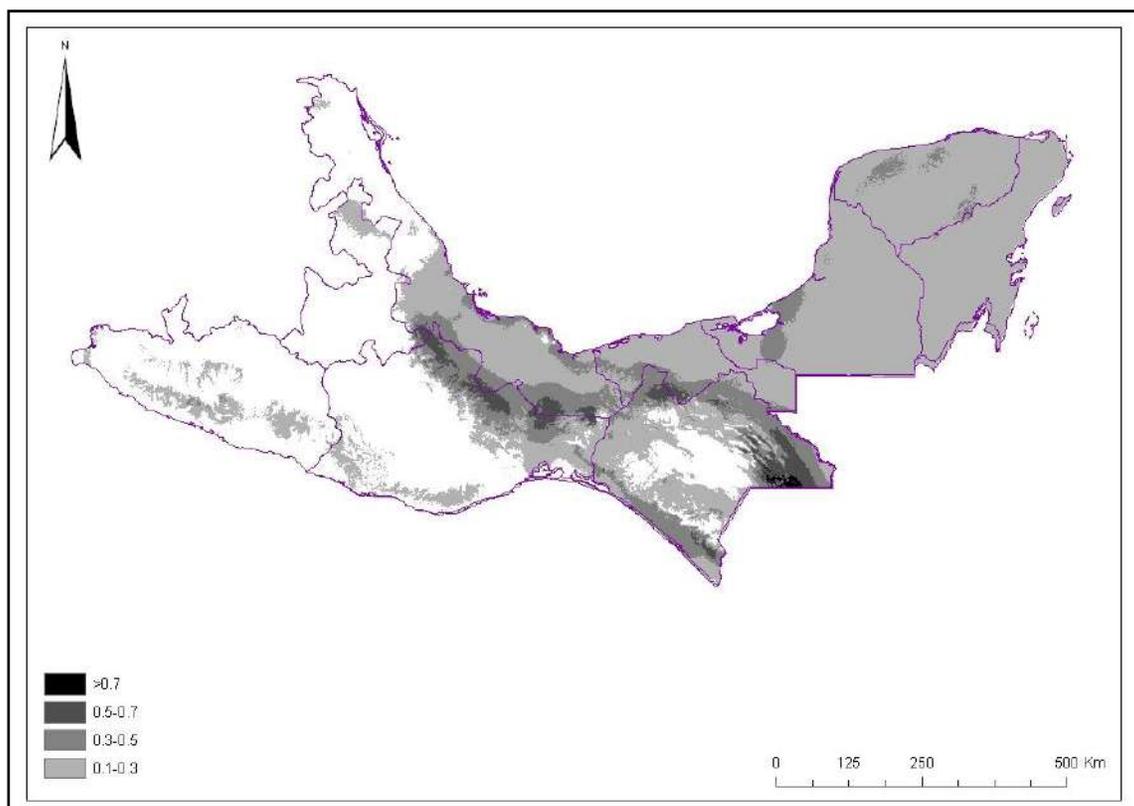


Figura 11. Áreas de mayor coincidencia de hábitat adecuado para las especies analizadas de acuerdo a MaxEnt. La escala de grises muestra los distintos niveles de idoneidad del hábitat para las especies analizadas.

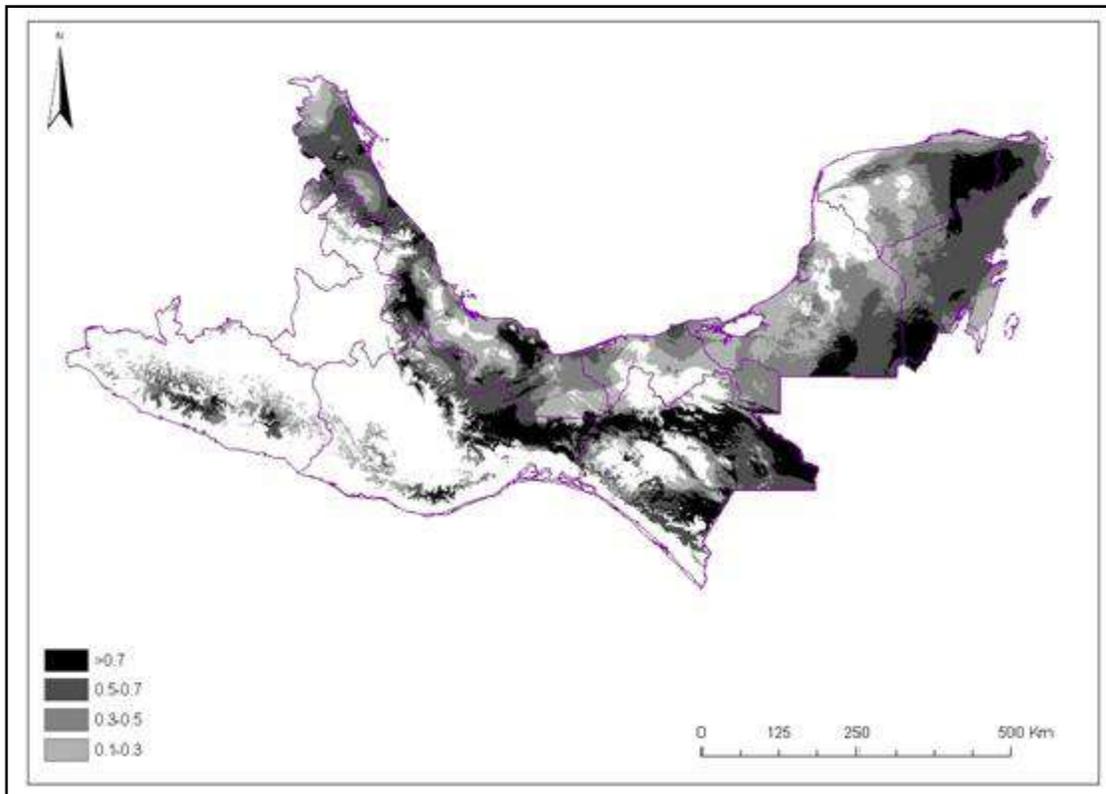


Figura 12. Áreas de mayor coincidencia de hábitat adecuado para las especies analizadas de acuerdo a GARP. La escala de grises muestra los distintos niveles de idoneidad del hábitat para las especies analizadas.

6.5 Efectividad de las áreas naturales protegidas para mantener el hábitat de las especies analizadas

Tomando en consideración sólo el hábitat potencial que fue definido como más adecuado para las especies de murciélago (probabilidad del hábitat de ser adecuado ≥ 0.5) se encontró que las ANP's protegen en promedio 19% del hábitat de acuerdo a la modelación con MaxEnt. En el caso de la modelación con GARP la cantidad equivalente fue de 60%. De acuerdo a MaxEnt las especies que tuvieron un mayor grado de protección dentro de las reservas federales fueron

Rhogeessa aeneus (38%) y *Phyllostomus discolor* (31%). En el caso de GARP las especies más protegidas fueron *Rhogeessa aeneus* (79%) y *Myotis albescens* (68%) (Figura 13). En el caso de las reservas estatales los resultados de MaxEnt indican que las especies cuyo hábitat está más protegida son *Rhogeessa aeneus* (55%,) y *Mimon crenulatum* (44%). En el caso de GARP estas especies son *Rhogeessa aeneus* (82%) y *Peropteryx macrotis* (80%) (Figura 14).

Por último, en el caso de las reservas comunales MaxEnt indica que las especies con mayor protección son *Balantiopteryx io* (24%), y *Micronycteris brachyotis* (24%). En el caso de GARP estas especies son *Micronycteris brachyotis* (75%) y *Mimon bennettii* (75%) (Figura 15).

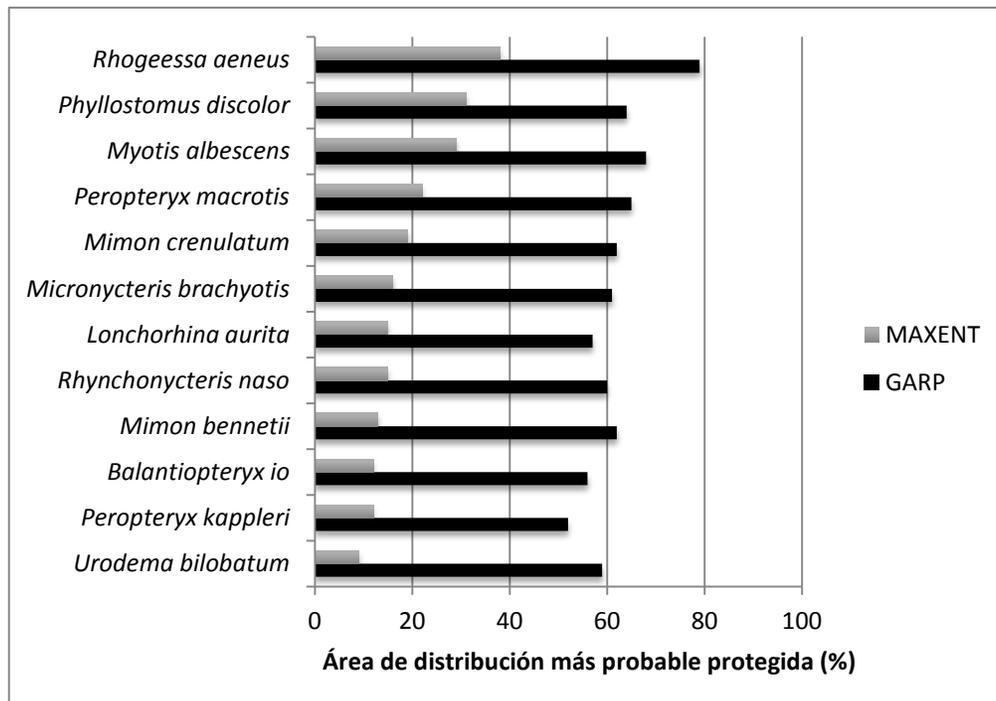


Figura 13. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas que se incluye dentro del sistema de áreas naturales protegidas federales presentes en el sureste de México.

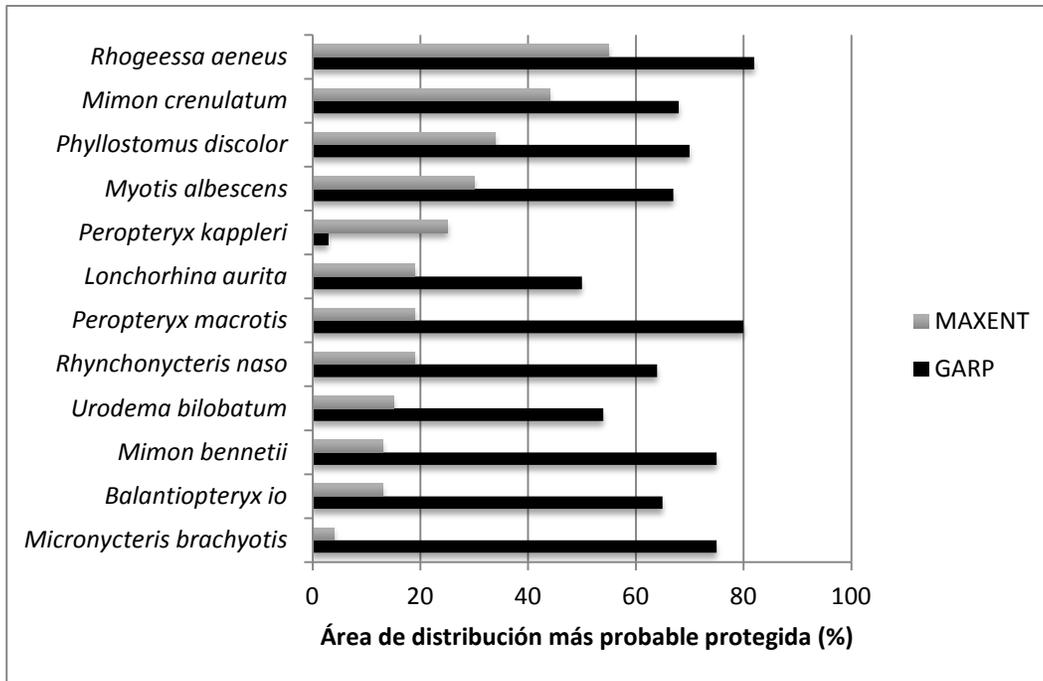


Figura 14. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas que se incluyen dentro del sistema de reservas naturales estatales en el sureste de México.

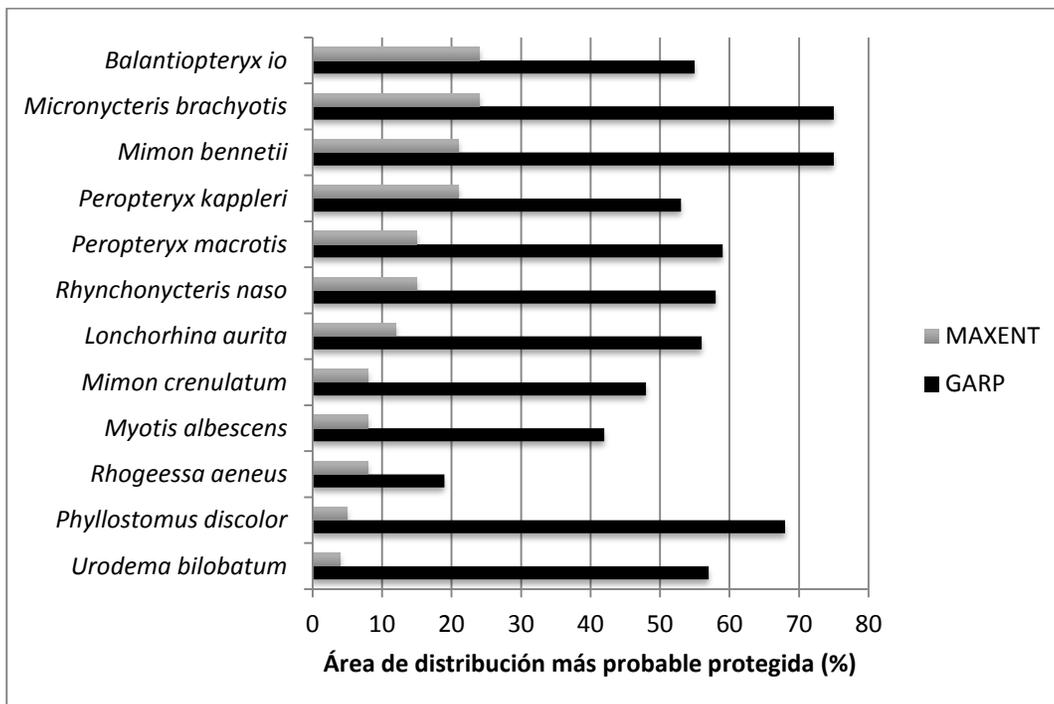


Figura 15. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas que se incluyen dentro del sistema de reservas naturales comunales en el sureste de México.

En cuanto a los distintos tipos de reservas en los cuales las especies pueden obtener protección para su hábitat se encontró lo siguiente. De acuerdo a MaxEnt se encontraron 5 especies que presentan un nivel de protección relativamente alto ya que dos o tres de los tipos de reservas ofrecen protección para su hábitat. Este resultado concuerda con la modelación con GARP en 3 de las 5 especies (Tabla 6). Por otra parte, de acuerdo a MaxEnt hay 5 especies cuyo hábitat está protegido por sólo un tipo de reserva Federales (*Lonchorhina aurita* y *Rhynchonycteris naso*), estatales (*Peropteryx kappleri*) y comunales (*Mimon bennettii* y *Balantiopteryx io*). En el caso de GARP 5 especies se encuentran en esta situación de las cuales sólo 2 coinciden con el análisis en MaxEnt. Finalmente, de acuerdo a MaxEnt hay 2 especies cuyo hábitat más probable no está contenido dentro de ningún tipo de reserva (*Uroderma bilobatum* y *Peropteryx macrotis*). Este resultado coincide para una especie (*Uroderma bilobatum*) con el análisis en GARP.

Tabla 6. Grado de protección para las 12 especies de murciélagos. Muy Protegida (MP), Poco Protegida (PP) y Desprotegida (D).

ESPECIES	MAXENT			GARP		
	MP	PP	D	MP	PP	D
<i>Lonchorhina aurita</i>		X				X
<i>Micronycteris brachyotis</i>	X				X	
<i>Mimon bennettii</i>		X		X		
<i>Mimon crenulatum</i>	X				X	
<i>Phyllostomus discolor</i>	X			X		
<i>Uroderma bilobatum</i>			X			X
<i>Balantiopteryx io</i>		X		X		
<i>Peropteryx kappleri</i>		X			X	
<i>Peropteryx macrotis</i>			X		X	
<i>Rhynchonycteris naso</i>		X			X	
<i>Miotys albescens</i>	X			X		
<i>Rhogeessa aeneus</i>	X			X		

De acuerdo a MaxEnt las familias con un mayor grado de protección dentro de las reservas federales fueron Phyllostomidae (70%) y Vespertilionidae (42%). Este resultado coincide con el obtenido con GARP, si bien los porcentajes de protección cambian ligeramente: Vespertilionidae (60%) y Phyllostomidae (47%) (Figura 16). En el caso de las reservas estatales de acuerdo a MaxEnt las familias mejor protegidas fueron Phyllostomidae (52%) y Vespertilionidae (48%). En el caso del análisis con GARP las familias mejor protegidas fueron Vespertilionidae (67%) y Emballonuridae (58%) (Figura 17). Por último, en el caso de las reservas comunales MaxEnt indica que las familias mejor protegidas fueron Vespertilionidae (19%) y Phyllostomidae (12%). En el caso de GARP las familias mejor protegidas fueron Emballonuridae (41%) y la Phyllostomidae (33%) (Figura 18).

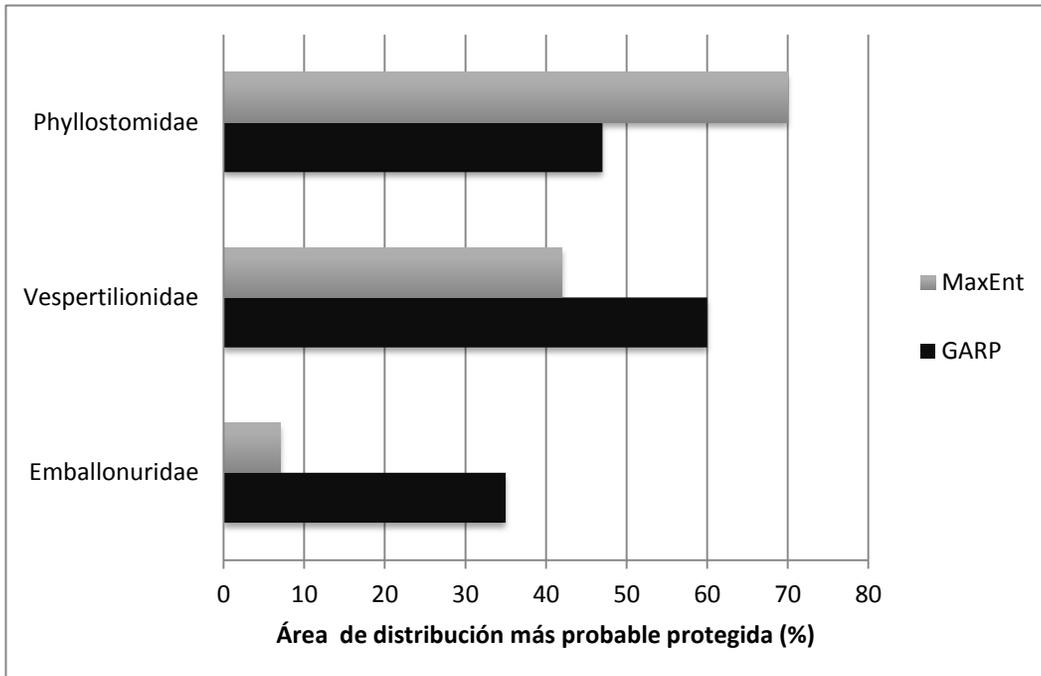


Figura 16. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluida dentro del sistema de reservas federales a nivel de familia.

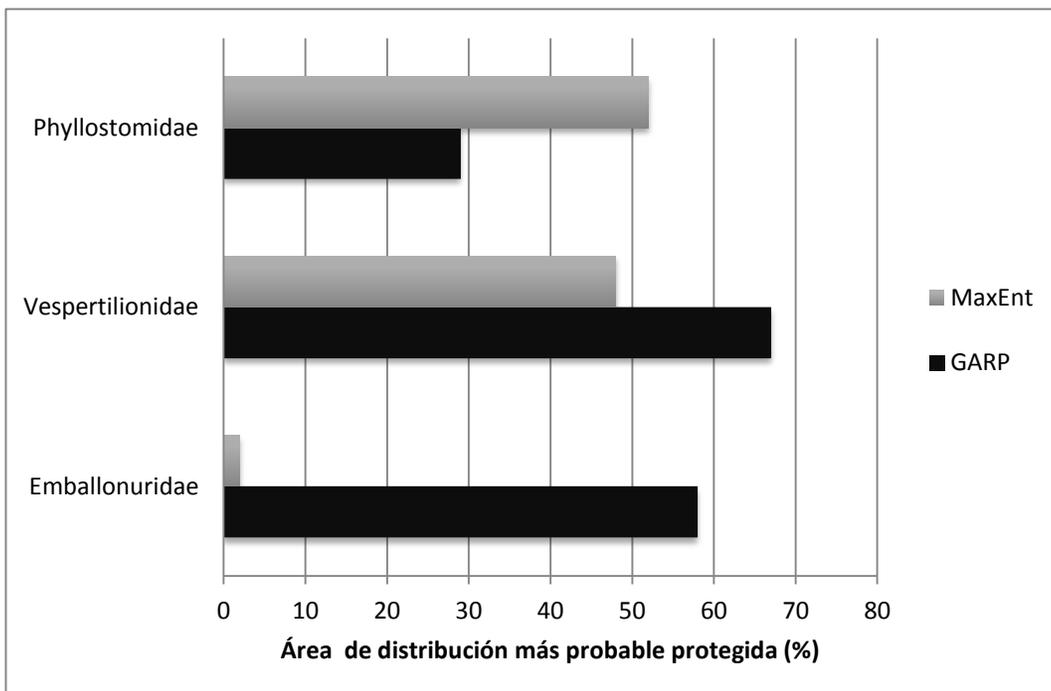


Figura 17. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluido dentro del sistema de reservas estatales a nivel de familia.

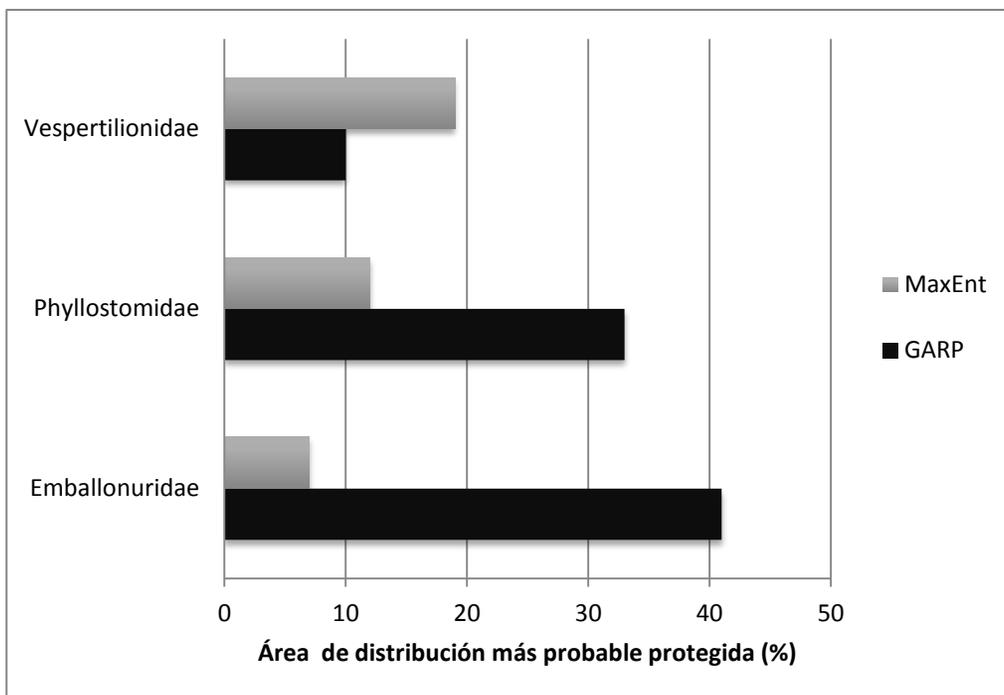


Figura 18. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluido dentro del sistema de reservas comunales a nivel de familia.

6.6 Corredor Biológico Mesoamericano (CBM-Mx)

Para este análisis sólo se consideró el área de los corredores. De acuerdo con MaxEnt las especies que presentaron la mayor área de su distribución potencial incluida en el CBM-Mx fueron *Rhogeessa aeneus* (54%), y *Mimon crenulatum* (52%), la especie que presentó la menor proporción de su área de su distribución potencial incluida en el CBM-Mx fue *Balantiopteryx io* (5%). En el caso de GARP, *Rhogeessa aeneus* (95%) y *Mimon bennettii* (93%) fueron las especies que presentaron una mayor proporción de su área de su distribución potencial dentro del CBM-Mx, mientras que *Uroderma bilobatum* fue la que presentó una proporción menor (46%) (Figura 19).

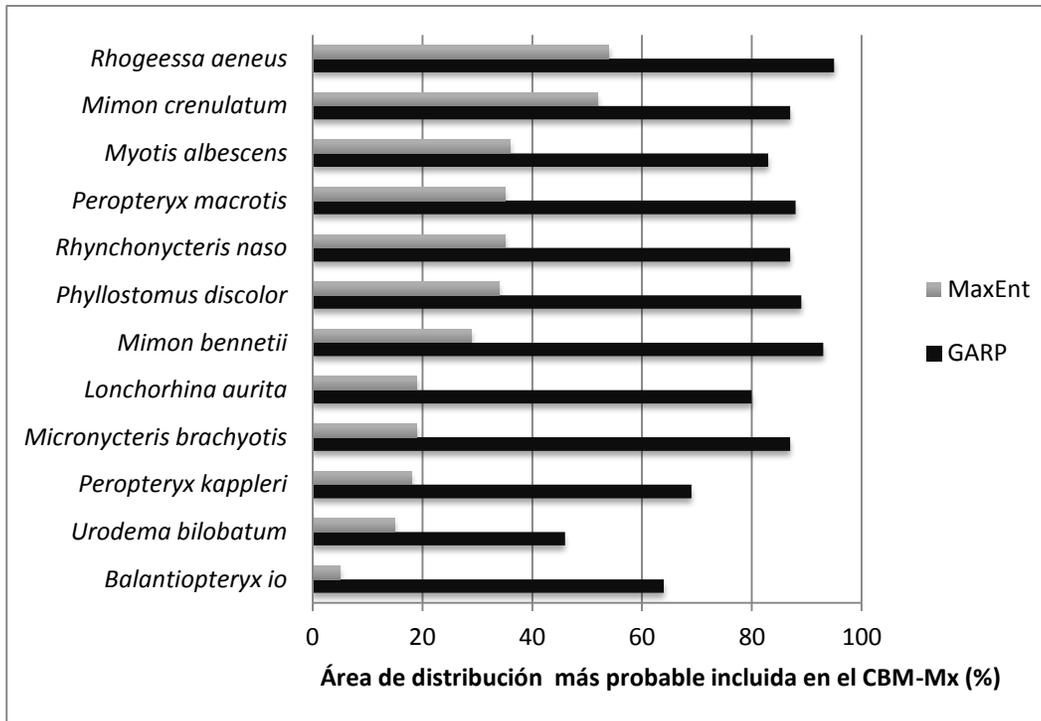


Figura 19. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluido dentro del Corredor Biológico Mesoamericano-México (CBM-Mx).

De acuerdo a MaxEnt, la familia que presentó la mayor proporción de su área de distribución potencial dentro del CBM-Mx fue Phyllostomidae (78%) seguida por la Vespertilionidae (56%). En el caso de GARP, la familia Phyllostomidae (61%) presenta la mayor área de distribución dentro del CBM-Mx seguida por la Vespertilionidae (59%) (Figura 20).

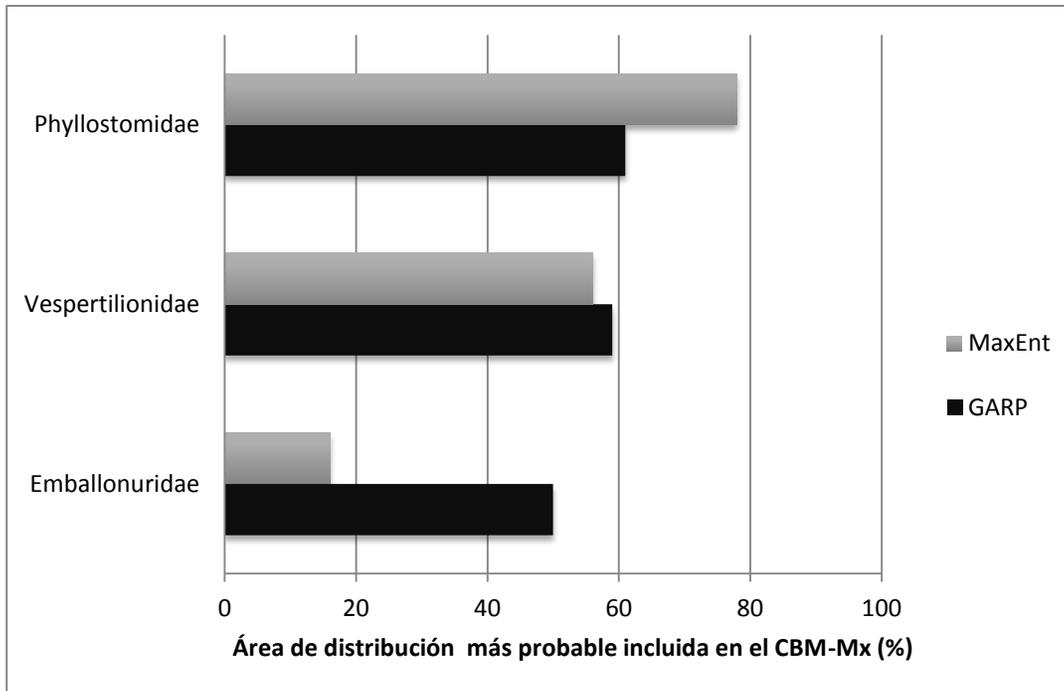
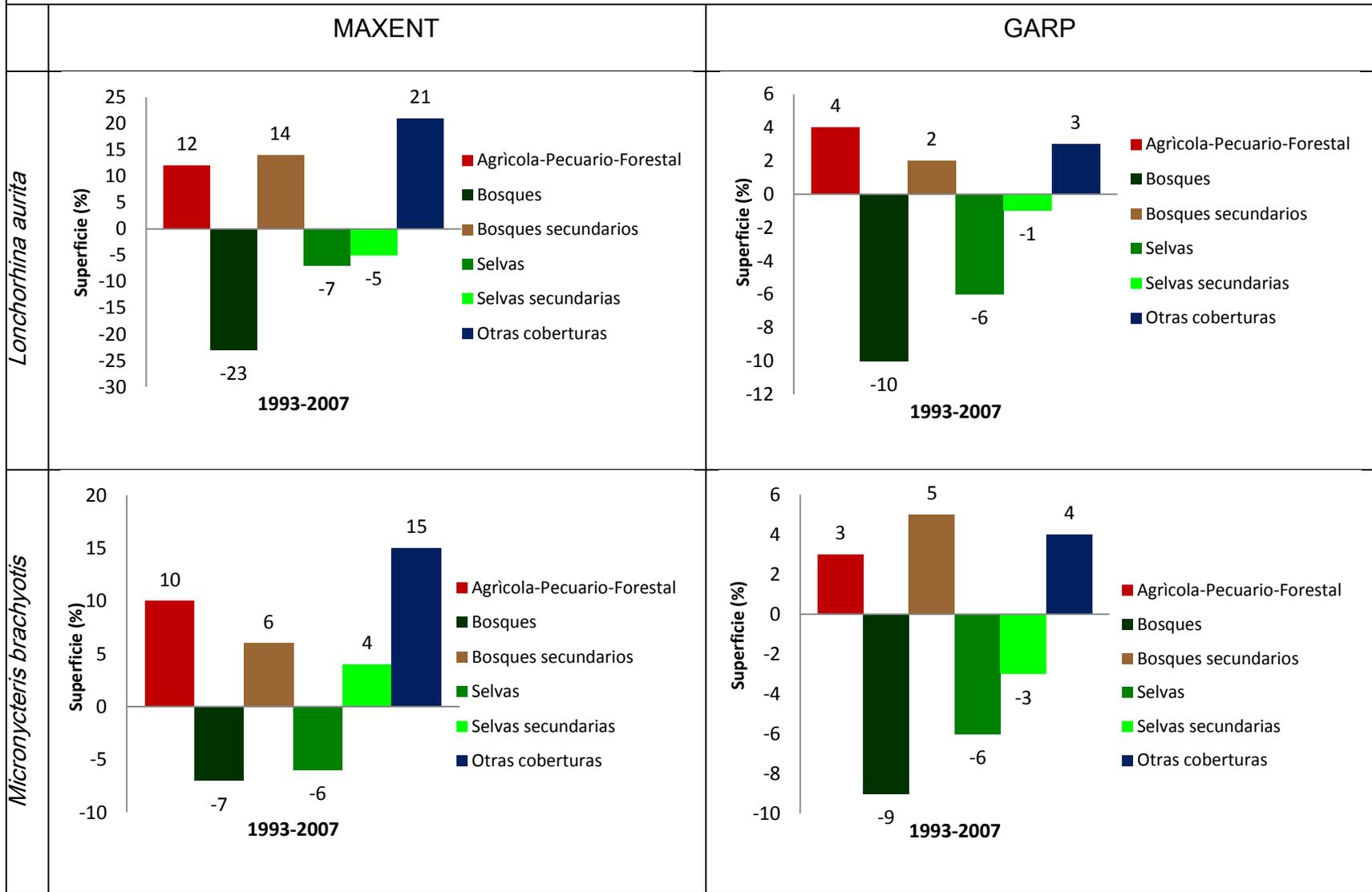


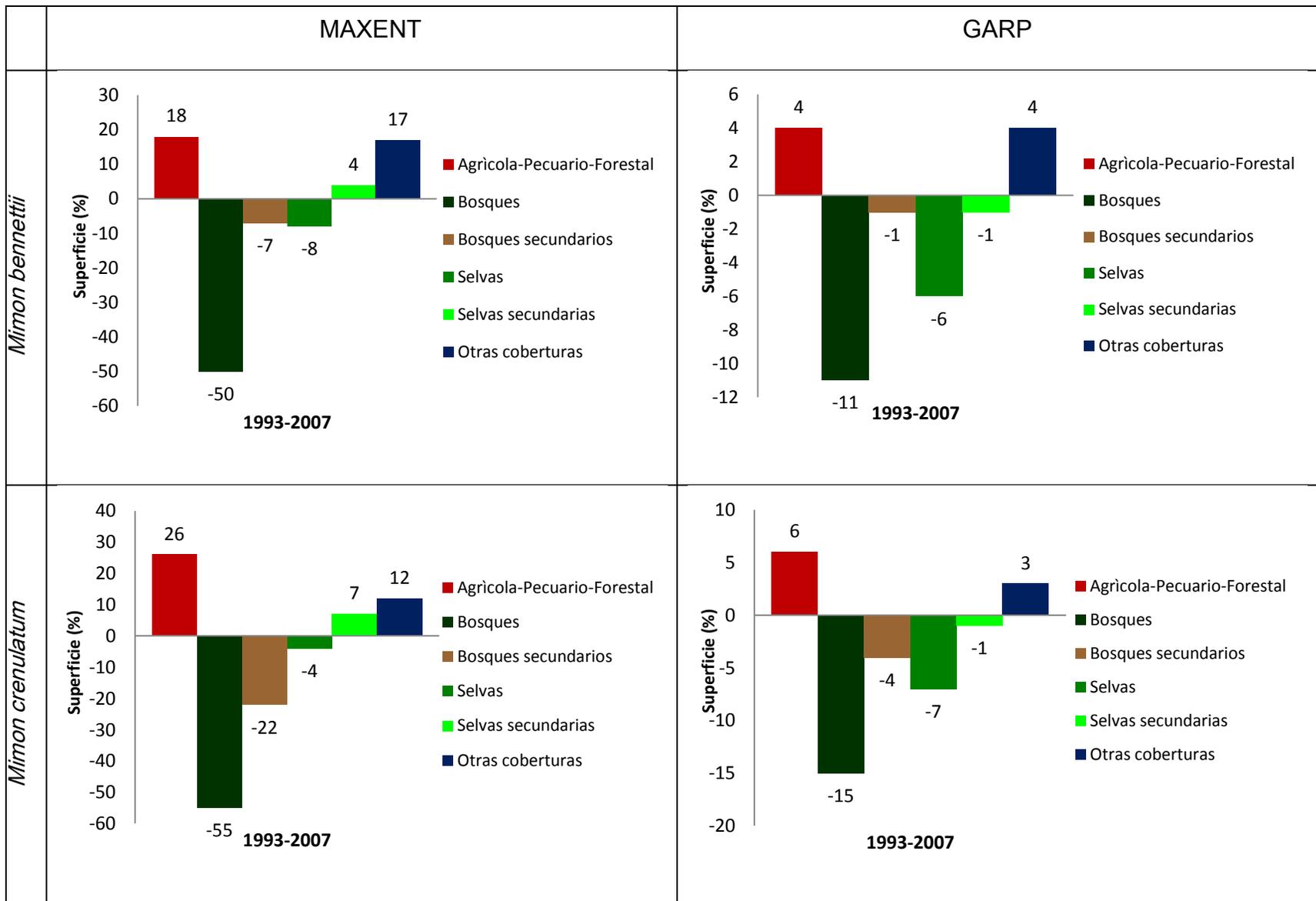
Figura 20. Porcentaje del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros que se encuentra incluido dentro del Corredor Biológico Mesoamericano (CBM-Mx) a nivel de familia.

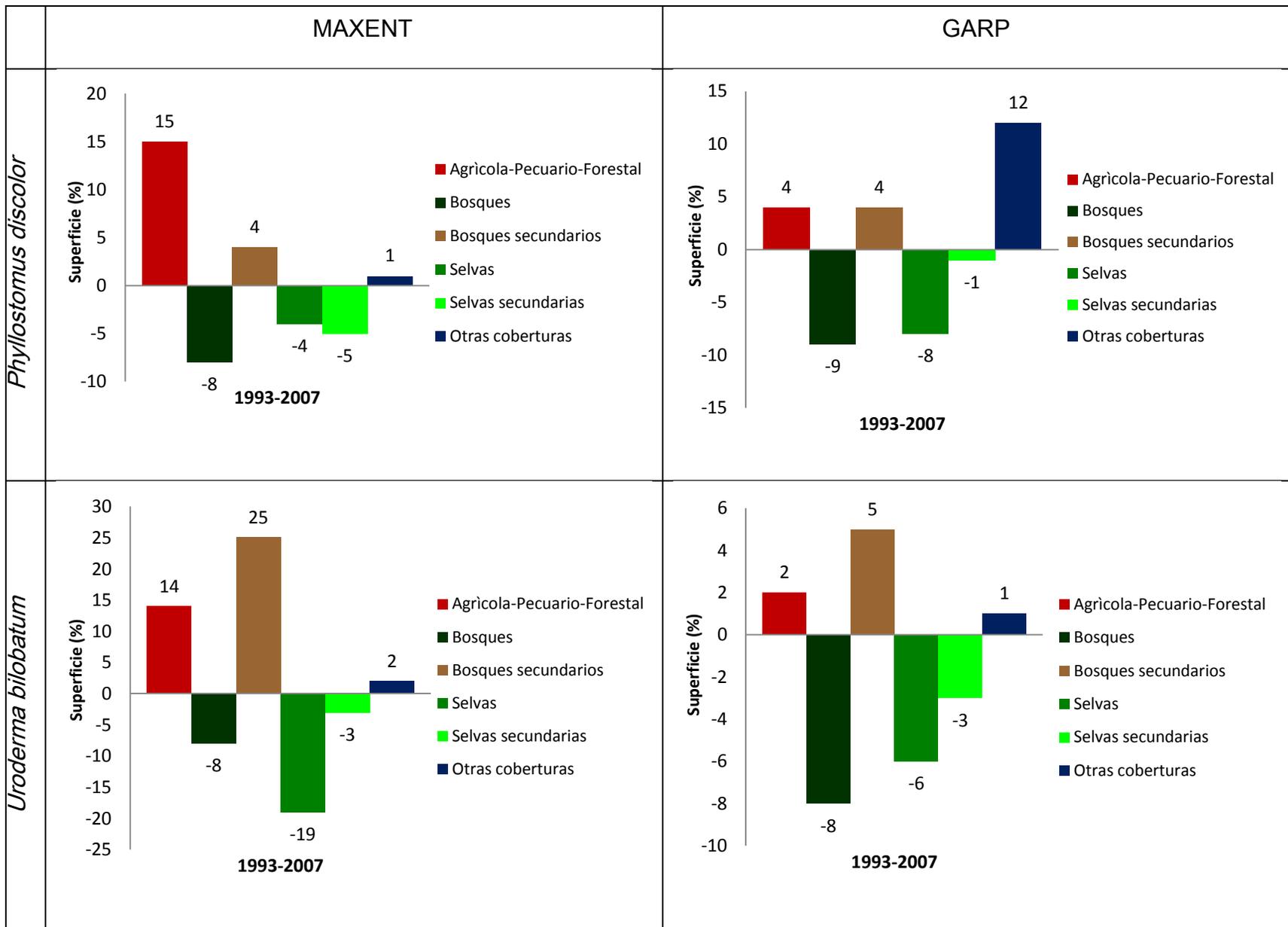
6.7 Cambios en la cobertura vegetal y uso de suelo del hábitat potencial de las especies de murciélagos

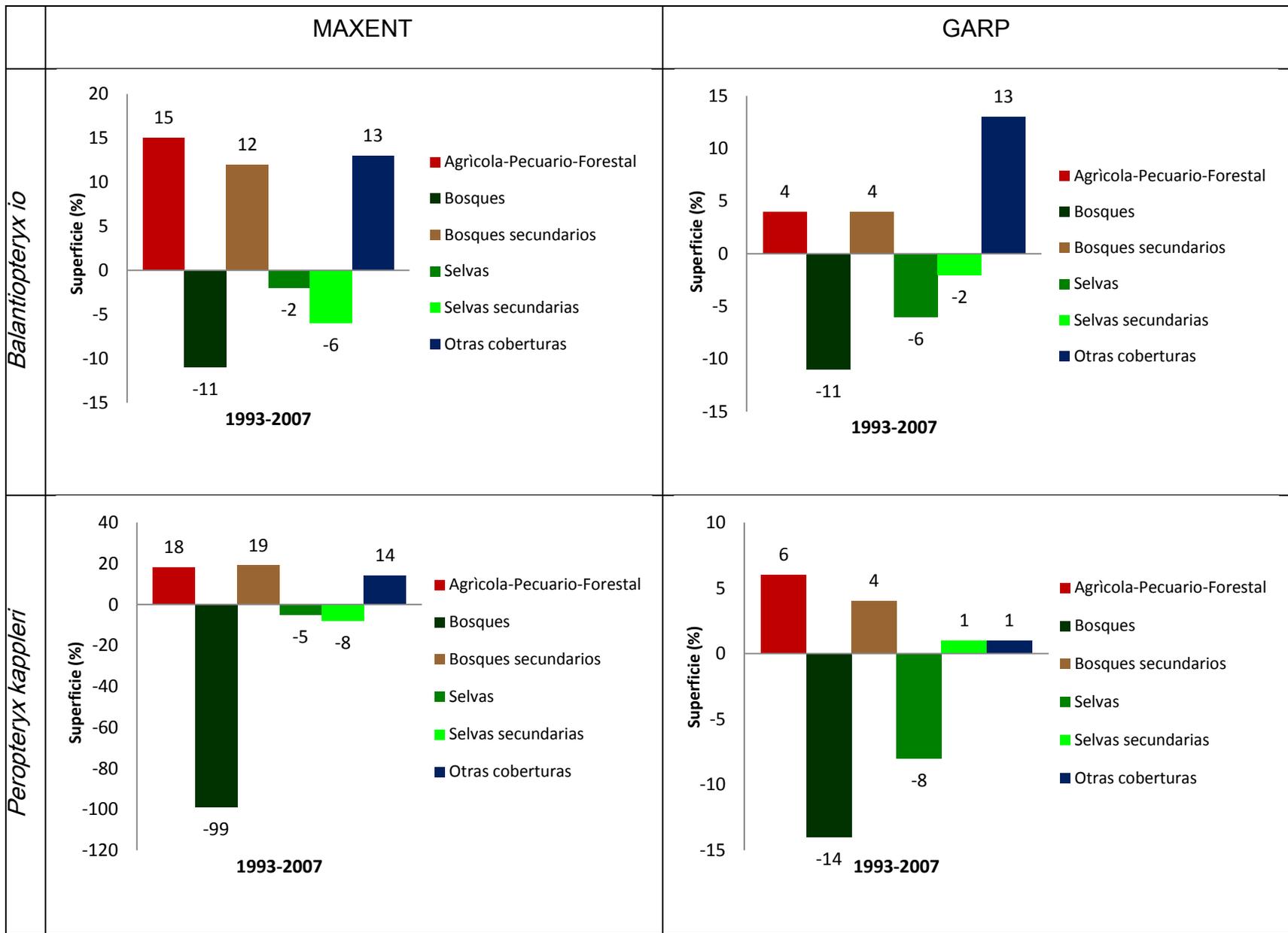
Se encontró que para las 12 especies de murciélagos existió un cambio en la cobertura vegetal y uso del suelo en su área de distribución más probable en el período 1993-2007 tanto en las modelaciones con MaxEnt como en las modelaciones con GARP (Figura 21).

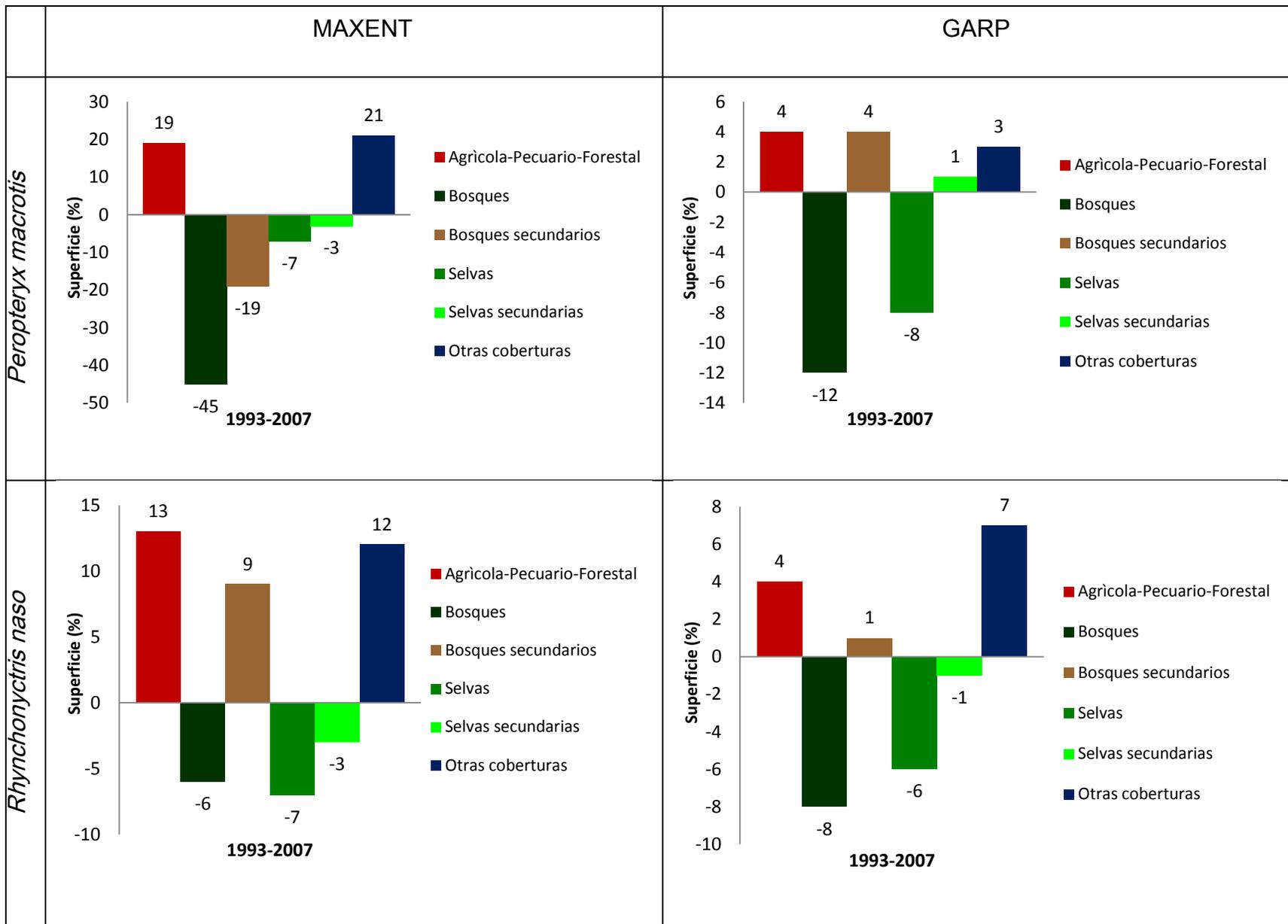
CAMBIO EN LA COBERTURA VEGETAL (%)











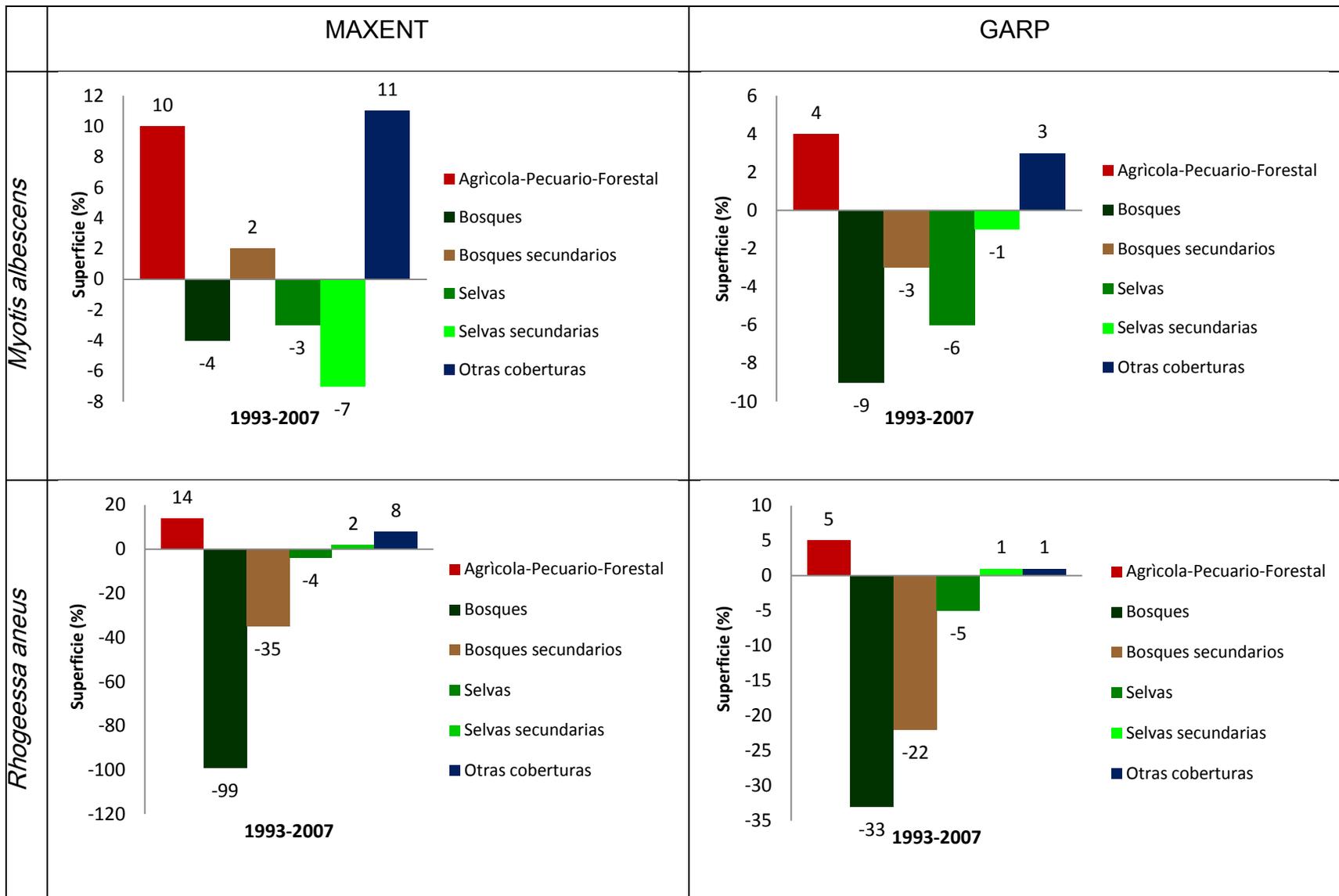


Figura 21. Porcentaje del cambio en la cobertura vegetal y uso de suelo del hábitat potencial más idóneo para las 12 especies de quirópteros analizadas durante el período 1993-2007.

7. DISCUSIÓN

7.1 Modelación de la distribución de las especies de murciélagos

En este estudio la aplicación de 2 métodos de modelado como MaxEnt y GARP dio como resultado, en términos generales, patrones similares de distribución de las especies analizadas. Sin embargo, a un nivel más fino de análisis existieron diferencias en cuanto la distribución y extensión de las áreas que cada técnica de modelado indicó como hábitat más apropiado para las especies. Los modelos basados en GARP tendieron a estimar áreas de distribución potencial mayores que las estimadas con MaxEnt. Resultados similares, (de sobre-estimación de las áreas de distribución con el uso de GARP) se han reportado en otros estudios (Elith y Graham, 2006). En condiciones donde existe una buena cantidad de información disponible, en términos de registros de especies, se ha señalado que MaxEnt tiende a superar el desempeño de otros métodos de modelación (Elith y Graham 2006). Por otra parte, se ha encontrado que cuando las regiones bajo estudio han sido pobremente muestreadas el poder predictivo de GARP y MaxEnt no es notoriamente diferente (Peterson *et al.*, 2007).

Un aspecto fundamental en el proceso de modelado de la distribución de las especies es la selección del método a utilizar ya que esto puede influir en gran medida sobre el resultado final (Segurado y Araujo, 2004). En este caso tanto GARP como MaxEnt han sido reportados como eficientes para la predicción de la distribución potencial de una variedad de especies con base a registros de

presencia (Peterson, 2001; Sánchez-Cordero *et al.*, 2005; Elith *et al.*, 2006; Hijmans y Graham, 2006; Tsoar *et al.*, 2007). Sin embargo, en este estudio los patrones descritos con base en MaxEnt son más semejantes a los descritos por otros autores de manera independiente, lo cual podría ser tomado como indicativo de que sus predicciones son más certeras (e.g., Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012).

Un aspecto interesante que requiere ser abordado con mayor detalle en el futuro, es el hecho que ambas técnicas de modelado predijeron la presencia de hábitat adecuado para las especies analizadas en zonas donde éstas no han sido reportadas. Por ejemplo, en estados como Guerrero, se predijo la presencia de hábitat propicio para especies como: *Balantiopteryx io*, *Rhynchonycteris naso*, *Micronycteris brachyotis*, *Lonchorhina aurita*, *Mimon bennettii*, *Phyllostomus discolor*, *Urodema bilobatum* y *Myotis albescens* que no han sido reportadas en inventarios de la fauna. Asimismo, los modelos predijeron la presencia de hábitat adecuado para: *Rhynchonycteris naso*, *Lonchorhina aurita*, *Phyllostomus discolor*, *Uroderma bilobatum* y *Myotis albescens* en Yucatán. La misma situación sucede en el caso de Puebla y las especies: *Peropteryx kappleri*, *Micronycteris brachyotis*, *Mimon bennettii*, Veracruz y las especies: *Mimon crenulatum* y *Rhogeessa aeneus*; Oaxaca y *Mimon crenulatum* así como Chiapas y la especie *Rhogeessa aeneus*. Estos casos pueden deberse a que, como se mencionó anteriormente, los modelos pueden sobre-estimar el área de distribución de las especies. Otra

posibilidad, se deriva del hecho que los métodos de modelado de distribución de especies utilizados en este estudio se enfocan a identificar áreas que, con base a las variables ambientales incorporadas en el análisis, se asemejan a los sitios donde hubo registros de la especie. Este enfoque, sin embargo, no toma en cuenta factores que pueden afectar la capacidad de las especies para colonizar áreas de hábitat adecuado (e.g., su capacidad de dispersión o la existencia de barreras geográficas) ni factores bióticos que pueden ser necesarios para que las poblaciones de una especie se establezcan (e.g., mutualistas) o que al contrario impiden su establecimiento en sitios que desde el punto de vista climático son adecuados (e.g., competidores y depredadores) (Anderson *et al.*, 2002; Soberon y Peterson, 2005; Elith *et al.*, 2006; Phillips y Dudik 2008). Finalmente, una tercera posibilidad, que resulta la más interesante, es que la descripción de la distribución de las especies esté incompleta y que los modelos estén identificando áreas donde la especie existe pero aún no ha sido reportada (Anderson *et al.*, 2003). La realización de trabajo de campo sería muy útil para discernir entre estas posibilidades. En este sentido, las modelaciones presentadas en este estudio pueden tener la función de servir como guías para identificar áreas donde se requiere realizar mayor trabajo de campo.

Por el contrario, se encontraron casos donde los modelos fallaron en predecir la distribución de las especies en áreas donde otros autores han reportado que las especies están presentes (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos y Arroyo-Cabrales,

2012). Tal es el caso de *Mimon crenulatum*, *Phyllostomus discolor* y *Myotis albescens* en Tabasco. *Rhynchonycteris naso* y *Uroderma bilobatum* en el estado de Quintana Roo y *Uroderma bilobatum* en Campeche. Estos casos pueden deberse a la existencia de un sesgo en las predicciones de los modelos que podría ser resultado de que los registros de presencia de las especies utilizados no estén muestreando adecuadamente el total de las condiciones ambientales (hábitats) en donde se distribuye la especie. Este tipo de sesgo es prácticamente inevitable ya que la mayoría de las bases de datos de registros de presencia de especies que están disponibles están constituidas a partir de información que ha sido colectada con fines muy diversos, entre los cuales generalmente no se incluye el tener una muestra representativa y homogénea de registros a lo largo del área de distribución de una especie. Este sesgo es conocido como el “Efecto de la muestra desigual” (Jiménez-Valverde y Lobo, 2006). Un ejemplo particular de esta situación es cuando existe un mayor número de registros de presencia especies en áreas donde existe mayor accesibilidad, sin que esto necesariamente signifique que esas zonas sea donde el hábitat es más propicio para la especie.

Existen técnicas que se han propuestos de manera reciente para tratar de incorporar el sesgo en el muestreo en el proceso de modelado de distribución de especies (Anderson y Gonzalez, 2011). Sin embargo, la implementación de estas técnicas no es trivial ya que en la práctica, resulta complicado distinguir de manera precisa en qué medida una alta concentración de registros de presencia resulta de

un sesgo en su colecta o de la existencia de una mayor abundancia de la especie en cuestión. Este tipo de situaciones de nuevo apunta hacia la necesidad de realizar un mayor esfuerzo para, con protocolos de muestreo especialmente diseñados, obtener muestras más representativas de los patrones de distribución de las especies. El diseño de protocolos para verificar las predicciones de los modelos de distribución se vuelve más relevante porque su uso sigue incrementándose y un número creciente de decisiones relacionadas con el manejo y conservación de especies dependen de sus resultados (Martínez-Meyer *et al.*, 2004).

En relación con aspectos más técnicos del uso de los dos enfoques de modelado utilizados, es de resaltar que MaxEnt, a diferencia de GARP, cuenta con más herramientas para identificar las variables bioclimáticas que más aportan a la capacidad predictiva de los modelos. En este sentido, los resultados mostraron que las variables bioclimáticas con una mayor contribución para determinar la distribución potencial de las especies analizadas fueron: 1) precipitación del trimestre más húmedo (b16) y 2) precipitación del trimestre más seco (b17). Este resultado puede deberse entre otras cosas, a que los patrones de precipitación determinan la distribución de las selvas, principalmente las húmedas, hábitat particularmente importante para la mayoría de las especies analizadas. Asimismo, las variables asociadas con la precipitación son importantes porque se sabe que influyen directa e indirectamente sobre varios aspectos relacionados con la

ecología de los murciélagos. Por ejemplo: influyen en sus ciclos reproductivos, actuando directamente como una señal externa que indica el inicio de la actividad reproductiva o indirectamente por su efecto en la fenología de las plantas e insectos de los que se alimentan (Racey 1982; Racey y Entwistle 2000). Por ejemplo, la relación entre la fructificación de las plantas y la variación en la precipitación (reportada para muchas especies tropicales consumidas por murciélagos), además de permitir el encuentro de las hembras lactantes con más recursos alimenticios, favorece el desarrollo e independencia de los juveniles después del destete (Fleming, 1972; Bonaccorso, 1979; Racey 1982; Estrada y Coates-Estrada, 2001).

7.2 La efectividad del sistema de reservas del sureste para proteger el hábitat de las especies de murciélagos

Hasta la fecha las áreas naturales protegidas parecen ser todavía una de las opciones más viables para salvaguardar de la extinción a las especies (Rodríguez *et al.*, 2004). Sin embargo, para que cumplan con su objetivo, es necesario definir con precisión donde deben de establecerse estas áreas protegidas de manera que su impacto en la conservación de la biodiversidad sea el mayor posible (Brooks, 2004). Los resultados obtenidos en este estudio indican que el sistema de reservas naturales del sureste de México puede presentar deficiencias en términos de la protección que ofrece a especies de vertebrados. Por ejemplo, en el caso de MaxEnt se encontró que en el caso de los murciélagos analizados de 7 especies

que se encuentran listadas en alguna de las categorías de riesgo de la NOM-059-SEMARNAT-2010, sólo 3 presentaron un nivel de protección relativamente alto (>19%) de su área de distribución potencial más apropiada (*Myotis albescens*, *Mimon crenulatum* y *Peropteryx kappleri*) dentro de dos tipos de reservas. Un caso interesante es el de la especie *Balantiopteryx io*, listada como vulnerable por la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Esta especie presentó un nivel de protección considerable de su área de distribución potencial más apropiada pero sólo dentro del sistema de reservas naturales comunales. Esto se relaciona con el hecho de que esta especie tiende a distribuirse hacia el estado de Oaxaca donde las reservas comunales predominan sobre las federales y en algunas regiones del estado de Chiapas. Por otra parte, sólo 2 especies (*Mimon crenulatum* y *Mimon bennettii*) presentan la mayor parte de su área de distribución potencial más apropiada dentro del CBM-Mx, iniciativa que juega un papel muy importante en la conservación de la biodiversidad en la región.

En términos generales los resultados encontrados en este estudio coinciden con los encontrados por Paredes-García *et al.*, 2011; Contreras-Medina *et al.*, 2010 y Urbina *et al.*, 2008, en el sentido que el sistema de ANP's del país no es suficiente como para ofrecer una buena protección a organismos de grupos diversos de especies.

El establecimiento de nuevas áreas protegidas para la conservación de especies, en general y en el caso particular de las especies de quirópteros, debe de ser hecho de manera estratégicamente para que se maximice la conservación de áreas con especies en peligro, endémicas así como las zonas de alta diversidad.

Este tipo de estrategias deben de incluso rebasar las barreras políticas y buscar fundamentarse primordialmente en criterios biológicos tal como es el objetivo de iniciativas de gran escala como el Corredor Biológico Mesoamericano.

En los últimos años, la idea de realizar conservación fuera de las áreas protegidas ha adquirido gran importancia, entre otras cosas por la acumulación de evidencia que apunta en el sentido que las áreas naturales protegidas existentes resultan insuficientes para conservar la gran biodiversidad que está en riesgo.

Existe evidencia que indica que un importante número de especies nativas pueden continuar viviendo en hábitats que, aunque sujetos a actividades productivas, mantienen la estructura y las funciones básicas de sus ecosistemas originales. Sin embargo, hasta que se logre establecer mecanismos que aseguren una convivencia adecuada entre la fauna silvestre y las sociedades humanas las ANP's van a seguir desempeñando un papel fundamental para la conservación de la biodiversidad.

7.3 Cambios de cobertura y uso de suelo del hábitat potencial de las especies focales

La transformación del hábitat y la vegetación natural en sistemas de cultivo o asentamientos humanos imponen grandes retos para la conservación de la diversidad biológica. Las elevadas tasas de deforestación, producto del cambio en el uso de suelo, son la principal amenaza para la biodiversidad tropical (Sánchez-Cordero *et al.*, 2008).

Este estudio pone en evidencia el fuerte impacto que los cambios en uso y cobertura del suelo han tenido sobre el área potencial de distribución de las 12 especies de quirópteros analizadas. De acuerdo a los dos enfoques de modelado utilizados la mayor pérdida de cobertura vegetal se presentó en el caso de los bosques y selvas maduras. Caso contrario, las áreas agrícolas-pecuario-forestal y otras coberturas mostraron un aumento considerable de su cobertura, esto resulta plausible si se toma en cuenta que las presiones ejercidas por las industrias madereras, la minería y en especial la agricultura han mostrado un aumento en los últimos años por lo cual a gran escala aparecen actualmente como las causas dominantes de la pérdida de cobertura forestal (Rudel, 2007).

Estos cambios en el área cubierta por vegetación en buen estado de conservación probablemente han tenido un impacto en la abundancia de las especies analizadas (Estrada *et al.*, 1993; Turner, 1996; Wilson *et al.*, 1996; Medellín *et al.*, 2000; Galindo-González y Sosa, 2003). Como ya se mencionó la

respuesta de las especies a los procesos de deforestación varía dependiendo de sus requerimientos específicos de hábitat (Turner, 1996). Por ejemplo, entre las especies analizadas *Uroderma bilobatum* es un murciélago que puede beneficiarse con cierto grado de perturbación debido a que aprovechan las infrutescencias de las especies de vegetación secundaria y pionera que se encuentran con mayor frecuencia en paisajes rurales (Fenton *et al.*, 1992; Galindo-González *et al.*, 2000; Medellín *et al.*, 2000). Sin embargo, la gran mayoría de las especies estudiadas son muy sensibles a las perturbaciones de las selva (Fenton *et al.*, 1992), especialmente las insectívoras que desarrollan la mayor parte de su actividad al interior de selvas estratificadas y por lo tanto pueden disminuir su abundancia o incluso desaparecer si la selva es transformada. De acuerdo con Galindo-González (2004) especies como *Lonchorina aurita*, *Micronycteris brachyotis*, *Mimon bennettii*, *Mimon crenulatum* y *Phyllostomus discolor* son especies dependientes de un hábitat no perturbado por lo que requieren la presencia de selvas bien conservadas o de fragmentos grandes con poca perturbación.

Existe una creciente atención sobre el papel que las selvas y bosques secundarios pueden desempeñar en la conservación de la biodiversidad debido a la rápida expansión que están experimentando y a que presentan un menor contraste en su estructura y composición con respecto a bosques y selvas

maduras que otros tipos de cobertura/uso de suelo (e.g., campos de cultivo y plantaciones forestales) (Wright, 2005). En este sentido, hay evidencia de que una proporción importante de especies que habitan en selvas y bosques primarios pueden ser encontradas también en áreas dominadas por vegetación en regeneración. Sin embargo, también se ha demostrado que para algunos grupos de especies los niveles de diversidad que se alcanzan en áreas cubiertas por vegetación secundaria son más bajos que los presentes en áreas con vegetación primaria debido a que mantienen dependencia de sitios de descanso en selvas bien conservadas (Evelyn y Stiles, 2003). De esta manera, resalta el importante papel que los remanentes de selva pueden jugar para la conservación de los murciélagos, especialmente en los paisajes rurales tropicales generados a partir de la deforestación y donde se ha dado un fuerte reemplazo de selvas por áreas agrícolas y ganaderas. Es por lo tanto, de suma importancia la implementación de estrategias que favorezcan la conservación de selvas con la mayor extensión posible para minimizar los efectos sobre la comunidad de los murciélagos y asegurar la conservación de poblaciones saludables, además de, asegurar que los servicios que prestan estas especies puedan mantenerse (e. g., dispersión de semillas, polinización y control de plagas de insectos).

Desafortunadamente, con los incrementos de la población humana en zonas rurales, la tendencia a la ampliación de la frontera agrícola es cada vez mayor.

Bajo este escenario, resulta aún más importante conocer la ecología de las especies para contar con información sólida que ayuda a diseñar de estrategias de conservación en este tipo de paisajes. En este sentido, los modelos de distribución de las especies son sin duda una herramienta bastante útil no sólo para conocer la posible distribución de una determinada especie sino también para tener aproximación sobre los patrones de riqueza en áreas poco muestreadas. Este estudio puede contribuir para reforzar el conocimientos biológico de zonas que probablemente puedan constituir áreas con una significativa riqueza de especies y endemismo, lo que finalmente puede promover el establecimiento de ANP's adicionales o el incremento en extensión de las ya existentes, pero aun es necesario que en el corto plazo se realicen estudios que complemente la información aquí presentada. La complejidad que implica la conservación de la biodiversidad en las regiones tropicales requiere de la aplicación de nuevos marcos conceptuales, enfoques, y planteamientos metodológicos (Miller *et al.*, 2001) con el fin de incrementar el conocimiento disponible para tomar mejores decisiones y plantear estrategias de manejo más adecuadas. En el caso particular de este estudio, sus resultados permiten identificar áreas que actualmente no están protegidas pero que sería muy deseable incorporar. Por ejemplo en el caso de *Lonchorhina aurita* especie listada en la NOM-059-SEMARNAT-2010 como amenazada, existen áreas de su hábitat potencial que no están actualmente protegidas y en los cuales sería necesario realizar trabajo para evaluar la

conveniencia de integrarlos al actual sistema de ANP's. Una alternativa que se podría plantear para diversificar las opciones de conservación sería la de incorporar dentro de un esquema común tanto a las ANP's como a las reservas de tipo comunal o incluso privada. Esto para que funcionaran de manera complementaria y de esta forma permitieran proteger una mayor extensión y generar un mayor grado de conectividad entre las reservas ya presentes. Por otra parte los resultados de este estudio también permiten identificar áreas cuya restauración, a nivel de ecosistema, tendría un mayor impacto en términos de aumentar la conectividad entre los remanentes que existen del bosque tropical.

Finalmente toda la información generada así como información adicional (e.g., densidad humana, tenencia de la tierra, etc.) puede ser incorporada en un marco común de análisis para permitir un diseño más eficiente de áreas de conservación.

8. CONCLUSIÓN

- El enfoque utilizado en este estudio permitió obtener una estimación de cuanto del hábitat potencial de las especies analizadas está actualmente protegido y cuánto se ha perdido como consecuencia de la deforestación. Se encontró una importante variación entre especies sin embargo, el panorama general indica que el hábitat de las especies analizadas ha sido fuertemente afectado y que el área del hábitat remanente actualmente protegida es relativamente pequeña. Si bien es sumamente necesario realizar trabajo de campo para en su caso confirmar los resultados de este estudio es muy probable que las tendencias generales que se describen reflejen en buena medida el patrón real. Surge entonces la necesidad de evaluar la efectividad de las áreas naturales protegidas existentes de manera más integral incorporando diferentes criterios biológicos e incluso sociales y económicos. El enfoque utilizado en este estudio además de generar información relevante en este sentido puede contribuir en el desarrollo de procedimientos más sólidos para evaluar en qué medida las reservas cumplen su papel de proteger áreas de alto valor desde el punto de vista biológico (en este caso que forman parte importante del área de distribución de las especies). Este tipo de esfuerzos son particularmente necesarios en regiones como la

abordada en este estudio en donde la extensión de hábitats naturales ha sido fuertemente reducido.

- Finalmente los resultados de este estudio permiten identificar áreas donde sería muy deseable realizar inventarios para confirmar la presencia de las especies analizadas.

LITERATURA CITADA

- Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Peterson. 2002. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*. 162: 211-232.
- Anderson R. P. y E. Martinez-Meyer. 2003. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*. 116: 167-179.
- Araújo M. B. y A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*. 33: 1667-1688.
- Austin M. P. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*. 200: 1-19.
- Bonaccorso F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of Florida State Museum Biological Sciences*. 24: 359-408.
- Brandon, K., L. Gorenflo, A. S. L. Rodrigues y R. W. Walter. 2005. Reconciling biodiversity conservation, people, protected areas, and agricultural sustainability in Mexico. *World Development*. 33: 1403-1418.

- Brooks T. M. 2004. Coverage provided by the protected-area system: Is it enough? *BioScience*. 54: 1081-1091.
- Brosset, A. Charles-Dominique, P. Cockle, A. Cosson, J. F. y D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*. 74 (11): 1974-1982.
- Brown S., y A. E. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands: A key sustaining development. *Restorat. Ecology*. 2: 97-111.
- Bruner A. G., R. E. Gullison, R. E. Rice y G. A. B. Da Fonseca. 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*. 291 (5): 125-128.
- Cairns, M., A. P. K. Haggerty, R. Alvarez, H. J. Jong y I. Olmsted. 2000. Tropical Mexico's recent land-use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications*. 10 (5): 1426-41.
- Ceballos G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. In: Mares, M. y D. Schmidly (eds.), *Latin America Mammalogy*. University of Oklahoma Press, USA. Pp. 166-197.
- Ceballos G. 1999. Áreas prioritarias para la conservación de los mamíferos de México. *Biodiversitas*. 27 (5): 1-8.
- Ceballos G. y G. Olivia. 2005. *Los Mamíferos Silvestres de México*. CONABIO-Fondo de Cultura Económica. México, D. F. pp. 161-337.

- Ceballos, G., Chávez, C., List, R. y H. Zarza. 2007. Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas. CONABIO-Alianza WWF-Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. pp. 101-110.
- Ceballos G. y J. Arroyo-Cabrales. 2012. Lista Actualizada de los mamíferos de México. Revista Mexicana de Mastozoología nueva época. 1: 27-80.
- Challenger A. R. y R. Dirzo. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. In Capital Natural de México, Vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio. México D.F., México: CONABIO. pp. 37-73.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 2008. Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 621 pp.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2010. Áreas Naturales Protegidas Federales de México y Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación. <http://www.conanp.gob.mx/sig/informacion/info.htm>; 2010.
- Contreras-Medina, R., Luna-Vega, I. y C. A. Ríos-Muñoz. 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos de cambio de uso de suelo y conservación. Revista Chilena de Historia Natural. 83: 421-433.

- Crome F. H. y G. C. Richards. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. *Ecology*. 69: 1960-1969.
- Díaz-Gallegos, J., R. J. F. Mas y A. Velázquez. 2008. Monitoreo de los patrones de deforestación en el Corredor Biológico Mesoamericano, México. *Interciencia*. 33 (12): 882-890.
- Díaz-Gallegos, J., R. J. F. Mas y A. Velázquez. 2010. Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography*. 31: 180-196.
- Dirzo R. y J. Sarukhán. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. 343 pp.
- Dirzo R. y P. H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*. 28: 137-167.
- Elith, J. Burgman, M. 2002. Predictions and their validation: rare plants in the central highlands, Victoria, Australia. In: Scott, J. M., Heglund, P. J., Morrison, M. L., Haufler, J. B., Raphael, M. G., Wall, W. A., Samson, F.B. (Eds.), *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, Washington, Dc. pp. 303-313.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K.,

- Scachetti-Pereira, R., Schapira, R. E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M. S. y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 29: 129-151.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. Morrone. 2003. Using parsimony analysis of endemism to analyze the distribution of Mexican mammals. *The Southwestern Naturalist*, 48: 563-578.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. 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.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*. 24 (1): 94-102.
- Ekman M. y J. De Jong. 1996. Local patterns of distribution and resource utilization of four bat species (*Myotis brandti*, *Eptesicus nilssori*, *Plecotus auritus* and *Pipistrellus pipistrellus*) in patchy and continuous environments. *Journal of Zoology*. London. 238: 571-580.
- Evelyn M. J. y D. A. Stiles. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Artibeus intermedius*) in fragmented neotropical forest. *Biotropica*. 35: 405-418.
- Felicísimo A., M. A. Gómez y J. Muñoz. 2005. Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura. *Advances in GeoEcology*. 37: 231-246.

- Fenton, M., B. Acharya, L. Audet, D. Hickey, M. B. Merriman, C. Obrist, M. K. Syme, D. M. y B. Adkins, 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicator of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*. 243: 440-446.
- Fenton M. B. y T. H. Kunz. 1997. Movements and behavior. In: Baker, R. J., Jones Jr., J. K., Carter, D. C. (Eds.), *Biology of Bats of the New World family Phyllostomatidae. Part 2*. Texas Tech. University Press, Texas. pp. 351-364.
- Ferrier S. y A. Guisan. 2006: Spatial modeling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*. 43: 393-404.
- Fleming, T., H. E. T. Hooper, y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bay communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*. 53 (4): 555-569.
- Fleming T. H. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago. 365 pp.
- Flores-Villela O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 439 pp.
- Galindo-González J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 73: 57-74.

- Galindo-González J. 1999. Los murciélagos frugívoros en la regeneración de la vegetación del paisaje pastizal-selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, A. C, Xalapa, Veracruz, México. 156 pp.
- Galindo-González J. S. Guevara y V. J. Sosa. 2000. Bat-and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*. 14 (6): 1693-1703.
- Galindo-González J. y V. J. Sosa. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in fragmented tropical landscape. *Southwestern Naturalist*. 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: 293-243.
- Guisan A., y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135: 147-186.
- Hijmans, R., J. S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978.
- Hijmans R. J. y C. H. Graham. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*. 12: 1-10.

- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 1993. Cartografía de uso de suelo y vegetación. Serie II. México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2007. Cartografía de uso de suelo y vegetación. Serie IV. México.
- Jiménez-Valverde A. y J. M. Lobo. 2006. The ghost of unbalanced species distribution data in geographical model predictions. *Diversity and Distributions*. 12: 521-524.
- Jones, G., Jacobs, D. S. Kunz, T. H. Willig, M. y P. A. Racey. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*. 8: 93-115.
- Kalka, M., B. Smith, A. R. y E. K. V. Kalko. 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*. 310: 71.
- Kalko, E. K. V., C. O. Handley Jr. y D. Handley. 1996. Organization, diversity, and longterm dynamics of a Neotropical bat community, in: *Long-Term Studies in Vertebrate Communities*. Academic, Los Angeles, California. pp. 503-553.
- Kearney M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*. 115: 186-191.
- Koleff P. y E. Moreno. 2005. Áreas protegidas de México. Regionalización y representación de la riqueza. *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. FC-UNAM, CONABIO. pp. 351-373.
- Kunz T. H 1982. *Ecology of bats*. Plenum Press, New York. pp. 1.55.

- Lambin, E., F. B. L. Turner, H. J. Geist, S. B. Agbola, A. Angelsen, J. W. Bruce, O. T. Coomes, R. Dirzo, G. Fischer y C. Folke. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*. 11: 261-269.
- Lobo J. M. y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*. 93: 115-126.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T. y W. W. Hargrove. 2004^a. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology & Biogeography*. 13: 305-314.
- Martínez-Meyer, E. Peterson, A. T. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2004b. Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves: Cardinalidae). *Proc. Royal Society London B*. 271: 1151-1157.
- Mas, J., F. A. Velázquez, J. R. Díaz-Gallegos., R. Mayorga-Saucedo, C. Alcántara, G. Bocco, R. Castro, T. Fernández y A. Pérez-Vega. 2004. Assessing land use/cover changes: a nationwide multirate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*. 5: 249-261.

- McNab B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats, Ecology of Bats. Plenum, Nueva York, EEUU. pp. 151-196.
- Medellín, R., A. Arita, H. T. y O. Sánchez-Hernández. 1997. Identificación de los Murciélagos de México: claves de campo. Asociación Mexicana de Mastozoología A.C. México. 84 pp.
- Medellín, R., A. A. L. Gardner, y J. M. Aranda. 1998. The taxonomic status of the Yucatán brown brocket, *Mazama Pandora* (Mammalia: Cervidae). Proceedings of the Biological Society of Washington. 111: 1-14.
- Medellín R. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats in Chiapas, México. Biotropica. 31: 432-441.
- Medellín, R., A. Equihua, M. y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. Conservation Biology. 14: 1666-1675.
- Medellín, R., A. H. T. Arita y O. Sánchez-Hernández. 2008. Identificación de los murciélagos de México. Claves de campo. Revista Mexicana de Mastozoología. 2: 1-83.
- Miller K. E. Chang y N. Johnson. 2001. Defining Common Ground for the Mesoamerican Biological Corridor. World Resources Institute. pp. 45.
- Mittermeier, R., A. P. R. Gil, M. Hoffman, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamoreux, y G. A. B. Da Fonseca. 2004. Hotspots revisited; Earth's

- biologically richest and most threatened terrestrial ecoregions. CEMEX, Mexico City and Conservation International, Washington, D. C. pp. 392.
- Muñoz J. y A. M. Felicísimo. 2004. Comparison of statistical methods commonly used in predictive modelling. *Journal of Vegetation Science*. 15: 285-292.
- Myers N. 1993. Tropical forests: the main deforestation fronts. *Environmental Conservation*. 20: 9-16.
- Ochoa-Ochoa L. M. y O. Flores-Villela. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 211 pp.
- O'Shea T. J y M. A. Bogan. 2003. Monitoring trends in bat populations of the United States and territories: problems and prospects. US Geological Survey, Biological Resources Division, Information and Technology, Washington, DC. Report 2003-003.
- Paredes-García, D., M. A. Ramírez-Bautista y M. A. Martínez-Morales. 2011. Distribución y representatividad de las especies del género *Crotalus* en las áreas naturales protegidas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 689-700.
- Pearson R. G. y T. P. Dawson. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide-response to Hampe. *Global Ecology and Biogeography*. 13: 469-476.

- Pearson, R., G. W. Thuiller, M. B. Araújo, E. Martínez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T. P. Dawson, y D. C. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*. 33: 1704-1711.
- Pérez-Arteaga, A., Jackson S. F. y K. J. Gaston. 2005. Priority sites for wildfowl conservation in Mexico. *Animal Conservation*. 8: 41-50.
- Peterson A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*. 103: 599-605.
- Peterson, A., T. Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Bartley, J., Buddemeier, R. W. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling*. 144: 21-30.
- Peterson, A., T. L. Ball, y K. Cohoon. 2002. Predicting distributions of Mexican Birds using ecological niche modeling methods. *IBIS*. 144: E27-E32.
- Peterson A. T. y D. A. Kluza. 2003. New distributional modelling approaches for GAP analysis. *Animal conservation*. 6: 47-54.
- Peterson, A., T. Papes, M. y M. Eaton. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*. 30: 550-560.
- Phillips, S., J. R. P. Anderson, y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190: 231-259.

- Phillips S. J. y M. Dudik. 2008. Modelling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. 31: 161-175.
- Primack R. B. 1998. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates. USA. pp. 659.
- Pulliam H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecological Letters*. 3: 349-361.
- Racey P. A. 1982. Ecology of reproduction. In: Kunz T H (ed) *Ecology of bats*. Plenum Press, New York. pp. 57-104.
- Racey P. A. y A. C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. In: Crichton EG, Krutzsch PH (eds) *Reproductive biology of bats*. Academic Press, London. pp. 363-414.
- Ramírez-Pullido J. y A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica en México. *Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural*. XLIV: 413-427.
- Rodrigues, A. S. L., S. J. Andelman, M. I. Bakarr, L. Boitani, T. M. Brooks., R. M. Cowling, L. D. C. Fishpool, G. A. B. Fonseca, K. J. Gaston, M. Hoffman, J. Long, P. A. Marquet, J. D. Pilgrim, R. L. Pressey, J. Schipper, W. Sechrest, S. N. Stuart, L. G. Underhill, R. W. Waller, M. E. J. Watts y X. Yan. 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*. 428: 640-643.
- Rzedowsky J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 236 pp.

- Sánchez-Cordero, V., V. Cirelli, M. Munguía y S. Sarkar. 2005. Place prioritization for biodiversity representation using species ecological niche modeling. *Biodiversity Informatics*. 2: 11-23.
- Sánchez-Cordero, V., Iloldi, P., Linaje, M., Fuller, T. y S. Sarkar. 2008. ¿Por qué hay un costo en posponer la conservación de la diversidad biológica en México? (In) *Revista Biodiversitas. Boletín Bimestral de la Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Número 76. México D. F. pp. 7-12.
- Sarukhán, J., J. Soberón, y J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in a high beta diversity country. In: E. di Castri and T. Younes (eds). *Biodiversity. Science and development: toward a new partnership*. pp. 246-263.
- Segurado P. y M. B. Araújo. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *J. Biogeographic*. 31: 1555-1568.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres, Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo, Diario oficial de la Federación 2008, México, D. F.
- Simmons N. B. 2005. Orden Chiroptera. In: Wilson DE, Reeder DM. eds. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*, 3rd edn. Baltimore: Johns Hopkins University Press. pp. 312-529.

- Soberón J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' Distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2: 1-10.
- Stockwell D. R. B. y I. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*. 33: 385-390.
- Stockwell D. R. B. y D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solution automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Science*. 13: 143-158.
- Stockwell D. R. B. y T. A. Peterson. 2002. Effects of simple size on accuracy for species distribution models. *Ecological Modelling*. 148: 1-13.
- Toledo V. M. 1989. *Naturaleza, Producción, Cultura: Ensayos de Ecología Política*. Universidad Veracruzana, Xalapa, México. 157 pp.
- Tsoar A., O. Allouche, O. Steinitz, D. Rotem y R. Kadmon. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modeling species distributions. *Diversity and Distribution*. 13: 397-405.
- Turner I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain Forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*. 33: 200-209.
- Urbina J. N. y R. D. Loyola. 2008. Applying niche-based models to predict endangered-hylid potential distributions: are neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science*. 4: 417-445.

- Velázquez, A. J. F. Mas, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P. C. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J. L. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio del uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica INE*. 62: 21-37.
- Whitmore T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: Laurance, W. F., Bierregaard, R. O. (Eds.), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 3-12.
- Wilson, D., E. Ascorra, C. F. y S. Solari. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. In: Wilson, D. E., Sandoval, A., (Eds.), *Manu: The Biodiversity of Southeastern Peru*. Smithsonian Institution, Washington. pp. 613-625.
- WORLDCLIM. Capas de variables climáticas formato raster. Revisado el en: www.worldclim.org
- Wright S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*. 20 (10): 553-560.