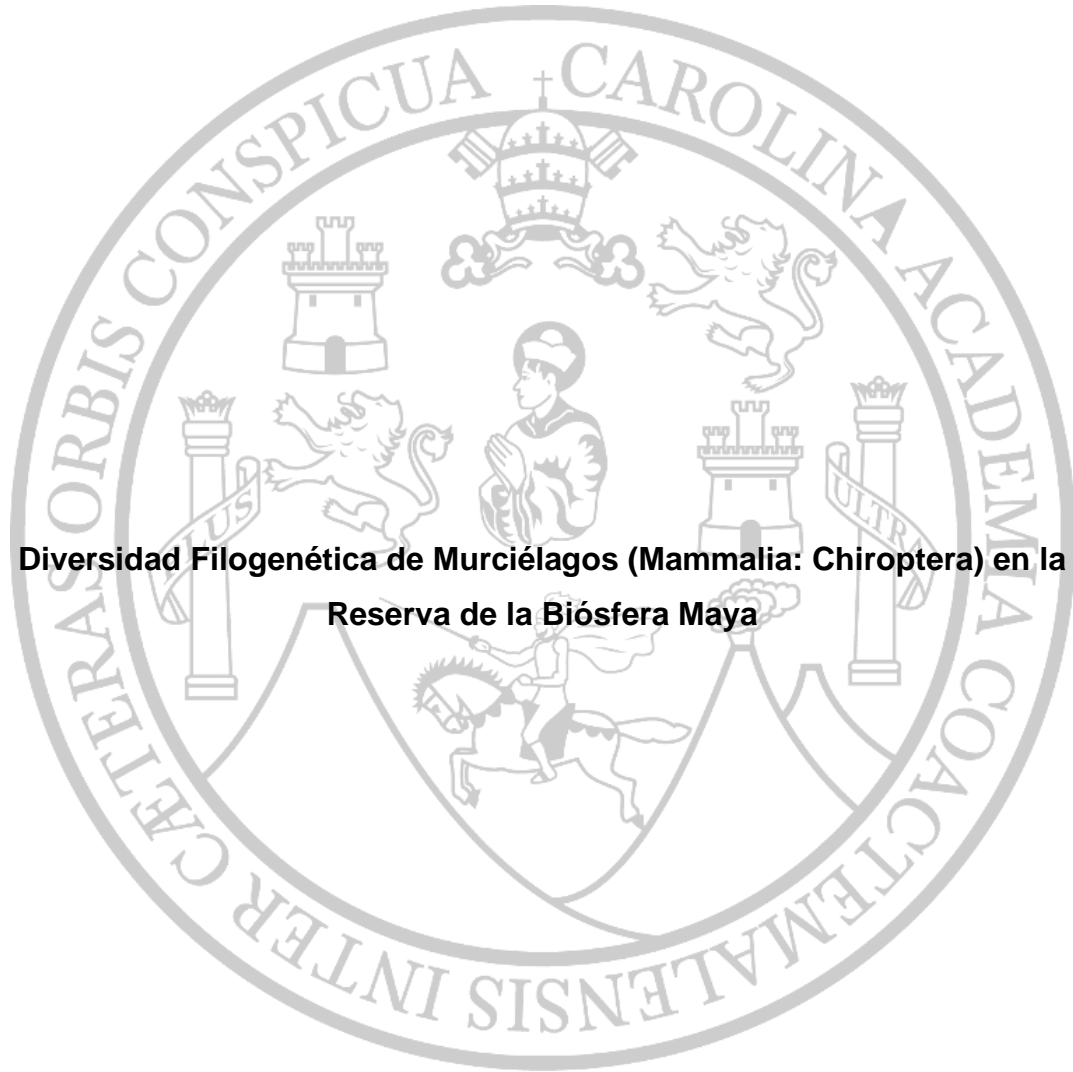


UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA



**Diversidad Filogenética de Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en la
Reserva de la Biósfera Maya**

Lourdes Virginia Nuñez Portales

Bióloga

Guatemala, febrero de 2020

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA



**Diversidad Filogenética de Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en la
Reserva de la Biósfera Maya**

Informe de tesis

Presentado por
Lourdes Virginia Nuñez Portales

Para optar el título de

Bióloga

Guatemala, febrero de 2020

Junta Directiva
Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia

M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto	Decano
Lcda. Miriam Roxana Marroquín Leiva	Secretaria
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal I
Dr. Roberto Flores Arzú	Vocal II
Lcdo. Carlos Manuel Maldonado Aguilera	Vocal III
Br. Giovanni Rafael Funes Tovar	Vocal IV
Br. Carol Merarí Caceros Castañeda	Vocal V

Dedicatoria

A mis padres, Edna y Amilcar, por su apoyo incondicional en todas las etapas de mi vida. Gracias, mamá, por ser un ejemplo para seguir en la vida.

A mi hermano, Anibal, por ser uno de los mejores amigos de mi vida y por siempre darme sabiduría en los momentos oscuros.

To Todd, for being the light of my life, for all your support, your advices and wisdom. Together against the world.

A mis abuelas, Chagua y Juanita, por ser un ejemplo de sabiduría y esfuerzo hasta la muerte.

A Beto, Sumi y Yuki, por acompañarme en mis noches de desvelo.

Agradecimientos

Al pueblo de Guatemala, por becar mis estudios universitarios.

A la Universidad de San Carlos de Guatemala, por ser mi alma mater y enseñarme a no dar por sentada la educación superior.

A Sergio Pérez, por su increíble paciencia, guiarme en este largo y doloroso proceso llamado tesis. Por compartirme su inteligencia y conocimiento sobre murciélagos.

A Jorge Erwin, por sus valiosos aportes y ayudarme a ordenar mejor mis ideas.

A mis amigos, Eli, Vale, Checha, Pollo, Mynor, Gaitán, Julito y Compis. Por todas las alegrías, tristezas, frustraciones y triunfos compartidos.

A Mush, sin vos la vida sería menos alegre. Gracias por ser una gran amiga y compañera de aventuras en la selva y la vida.

A Checha, de veras gracias.

A Manolo, por darme la oportunidad de capturar murciélagos en un proyecto de tapires.

A todos los del Proyecto Tapir y Proyecto Carpológico, que me hicieron ganas en hacer doble jornada de trabajo, poner cámaras y coleccionar plantas en la mañana, y capturar murciélagos en la noche (Peque, Vivi, Compis, Gaby, Xiloj, Majo y Lee).

A los guardarrrecursos de Dos Lagunas y El Zotz: Chele, Darwin, Miguel, Jaime y Calín.

A mis compañeros de trabajo durante la USAC, Cinthia, Jerry, Alecita y Andrid. Por hacer del trabajo divertido y lleno de energía. A Laura, por haber sido una increíble mentora y por su apoyo en mi tesis. A Reny, Majito y Caba, por las pláticas motivacionales en las tardes.

A mis amigos de Lenap, José, Mey y Dani. Gracias José por tu apoyo incondicional.

A Jorgito y Pavel, por ayudarme a descifrar mis scripts de R.

A Raisa Herrera, porque no se ha dado cuenta que la forma en que enseña sobre los murciélagos es increíble. Sin los murciélagos peruanos yo no estudiaría murciélagos.

A los murciélagos, por ser esas increíbles criaturas, malentendidas y hermosas.

Al PCMG, por ser el puente para que me gustaran más los murciélagos.

Índice

1.	Resumen.....	3
2.	Introducción.....	5
3.	Antecedentes	6
2.1	Orden Chiroptera.....	6
2.1.1	Murciélagos de Guatemala.....	7
2.2	Diversidad Filogenética	8
2.2.1	Conservación y Diversidad Filogenética.....	8
2.2.2	Diversidad filogenética y murciélagos	9
2.2.3	Diversidad filogenética y otros <i>taxa</i>	9
2.3	Áreas de Estudio	10
2.3.1	Reserva de la Biósfera Maya	10
2.3.2	Biotopo San Miguel La Palotada Zotz	11
2.3.3	Biotopo Naachtún-Dos Lagunas.....	11
2.3.4	Biotopo Protegido Cerro Cachuí.....	11
2.3.5	Parque Nacional Sierra de Lacandón.....	11
2.3.6	Laguna del Tigre.....	12
2.3.7	Parque Nacional Tikal	12
2.3.8	Parque Nacional Yaxhá-Nakum-Naranjo.....	12
4.	Justificación.....	13
4.	Objetivos	14
4.1	Objetivo general.....	14
4.2	Objetivos específicos	14
5.	Hipótesis.....	14
6.	Materiales y Métodos	15

6.1	Universo.....	15
6.1.1	Población	15
6.1.2	Muestra	15
6.2	Materiales.....	15
6.2.1	Equipo.....	15
6.2.2	Recurso Humano	15
6.3	Métodos	16
6.3.1	Búsqueda de registros de literatura	16
6.3.2	Captura de murciélagos	17
6.3.3	Riqueza total de especies de la RBM	17
6.3.4	Obtención de árboles filogenéticos	17
6.3.5	Análisis estadístico.....	18
7.	Resultados	19
8.	Discusión.....	29
8.1	Riqueza de Murciélagos en la Reserva de la Biósfera Maya.....	29
8.2	Diversidad filogenética de murciélagos dentro de la RBM.....	30
8.2.1	Diversidad filogenética y conservación en la RBM	32
8.3	Diversidad filogenética de murciélagos de la RBM y otras áreas de América	33
9.	Conclusiones.....	34
10.	Recomendaciones.....	35
11.	Referencias	35
12.	Anexos	45

1. Resumen

La Reserva de la Biósfera Maya (RBM) es el área protegida más grande de Guatemala y se caracteriza por poseer una gran biodiversidad. Desafortunadamente, las amenazas antrópicas son constantes, lo cual conlleva a una gran pérdida de cobertura forestal repercutiendo en el declive de recursos biológicos. Entre ellos es importante mencionar que la información genética desaparece junto al bosque. Los listados de riqueza representan información valiosa de un sitio de estudio. Con el avance de herramientas para el estudio de especies y comunidades se desarrollaron métodos que ayudan a complementar y mejorar estos análisis. Por lo tanto, el objetivo de mi tesis fue determinar la diversidad filogenética de murciélagos en la RBM. Para esto utilicé los análisis de Diversidad Filogenética (PD por sus siglas en inglés), la cual mide la amplitud de distintos linajes y Análisis de Disimilitud Comunitaria (PCD por sus siglas en inglés) que compara de forma filogenética y ecológica las relaciones entre dos comunidades. Estos análisis me ayudaron a fortalecer mis listas de riqueza de murciélagos capturados en campo dentro de dos biotopos protegidos universitarios durante cuatro meses en 2017, así como datos obtenidos en literatura publicada y gris que albergan la RBM. Recopilé un total de 57 especies de murciélagos, constituidos en seis familias. La información obtenida en esta investigación determinó que dentro de las ocho áreas que conforman la RBM, Río Azul obtuvo los valores más altos de PD y Riqueza de Especies (RE) y, Cerro Cahuí y Sierra Lacandón obtuvieron los valores más bajos de PD y RE. Por otra parte, las relaciones filogenéticas más cercanas fueron entre Dos Lagunas y el Zotz, mientras que las más lejanas fueron entre Tikal y Río Azul. Por último, para determinar el estado de toda la RBM, se realizó el mismo procedimiento, pero utilizando especies que se encontraban en otras áreas de América (Chajul, La Selva, Barro Colorado, Cunucunuma y Manu). De esto, concluí que la RBM posee valores de PD relativamente altos en comparación con los otros sitios y comparte una relación filogenética de

murciélagos más cercana a Chajul, un área protegida ubicada al sur de México.

2. Introducción

La Selva Maya es el reservorio de bosque tropical más grande de Mesoamérica. Alberga tanto riqueza cultural como ecológica. Sin embargo, es constantemente amenazada por cacería, ganadería, especies exóticas, deforestación e invasiones (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2015, p.81). Repercutiendo en la pérdida de recursos que provee el ecosistema y las especies que alberga. Asimismo, la información genética desaparece junto al bosque.

La diversidad filogenética (PD) por sus siglas en inglés, mide la amplitud de distintos linajes incluidos en un ensamble de especies (Faith, 2015, p.1). También representa una aproximación de la diversidad funcional y el potencial evolutivo (Winter, Devictor & Schweiger, 2012, p.1). Esto quiere decir que, tiene la capacidad de brindar información acerca de cómo las poblaciones y comunidades tienen el potencial de adaptarse a cambios climáticos o si al extinguirse una especie habrá una pérdida funcional irreversible dentro del ecosistema (Cadotte, Carscaden & Mirotnick, 2011, p. 1080). En los últimos años la PD es utilizada en biología de la conservación para elegir áreas de conservación con alto nivel contenido de linajes evolutivos (Eguiarte, Larson-Guerra, Nuñez-Farfan, Martínez-Palacios, Santos & Arita, 1999, p.478). Esta investigación buscaba determinar la diversidad filogenética de los murciélagos en la Reserva de la Biósfera Maya (RBM) y compararla con otras zonas neotropicales de la región, lo cual brindó una idea de la representatividad de la RBM de la región neotropical. Por lo que se utilizaron datos propios obtenidos recientemente en el campo, adicionando datos de una revisión bibliográfica exhaustiva (datos publicados y literatura gris no formalmente publicada). Se construyó un listado de datos de la riqueza de murciélagos, y se obtuvo de la literatura los listados de especies de otras zonas neotropicales; se elaboraron filogenias moleculares basadas en la megafilogenia de murciélagos del artículo de Shi y Rabosky (2015). Se construyeron matrices de comunidades correspondientes a cada área protegida incluida dentro de la RBM donde posteriormente se realizaron

los siguientes análisis de ecología filogenética en la plataforma de R, calculando principalmente índices alfa y beta PD de Faith, así como la construcción de matrices de distancias filogenéticas entre comunidades y dendogramas de área utilizando Análisis de Disimilitud Comunitaria (PCD).

3. Antecedentes

2.1 Orden Chiroptera

El orden Chiroptera es el segundo grupo más grande de mamíferos, han evolucionado desde hace más de 52 millones de años y poseen más de 1300 especies en 21 familias extantes (Sotero-Caio, Baker & Volleth, 2017, p.1; Kasso & Balakrishan, 2013, p.1). Los quirópteros se han considerado como un grupo monofilético, con un ancestro en común, probablemente de un mamífero arborícola e insectívoro de hábitos nocturnos caracterizados por producir ultrasonidos como medio de comunicación (Torres & Guevara, 2010, p.6). Se dividen en dos grupos: Megachiroptera o zorros voladores, conformados por una única familia (Pteropodidae) que se localizan en África, Australia y Asia (Mancina, 2011, p.125). Mientras que los Microchiroptera son un grupo muy diverso localizados en las regiones tropicales y subtropicales principalmente (Simmons & Conway, 1997). La mayoría de registros fósiles de murciélagos que se distribuyen en Centroamérica pertenecen al Pleistoceno, solo Phyllostomidae tiene registros del Mioceno encontrados en Colombia por lo que se especula que esta familia junto con Noctilionidae y Mormoopidae evolucionaron en Suramérica (Grzimek, 2003, p.413).

Los quirópteros se han especializado en el vuelo, y son los únicos mamíferos que realmente vuelan (Grzimek, 2003, p.307). Son de hábitos nocturnos y han desarrollado un sonar, conocido como ecolocalización, basado en la emisión de frecuencias de sonido que oscilan entre 30 a 120 kHz, produciendo un eco que les sirve para orientarse y localizar su comida (Linzey, 2003, p.306).

Algunos son solitarios, pero otros se pueden encontrar en colonias que incluso pueden pasar el millón de individuos (Simmons & Conway, 1997). Este clado incluye especies con gran diversidad de alimentación, incluyendo carnívoros, insectívoros, frugívoros, piscívoros, nectarívoros y hematófagos (Fenton, 1983). Por lo que se han convertido en un grupo ideal para estudiar, ya que son susceptibles a las perturbaciones en los hábitats (Hughes, 2012, p.3).

2.1.1 Murciélagos de Guatemala

Para los vertebrados, incluyendo los mamíferos terrestres, los eventos geológicos en la región tuvieron influencia sobre la configuración actual de la biota (Schuster & Bionis, 2008, p. 28). Estos eventos fueron: a) la formación del istmo de Panamá, el cual facilitó el intercambio de especies entre Sur y Norteamérica y b) cambios climáticos relacionados a eventos de glaciación (Pelegriñ, Gamboa, Menéndez & Hernández, 2018, p. 5; Lorenzo, Kraker-Castañeda & Bolaños, 2015 p. 13).

Por lo que la topografía variada que va desde Chiapas a Nicaragua y la región entre el Istmo de Tehuantepec hasta la depresión de los lagos de Nicaragua hace que la región que abarcan el norte de Centroamérica sea de interés ya que posee una fauna de murciélagos compuesta por elementos neárticos, neotrópicos y panamericanos (McCarthy, Davis, Hill, Knox & Cruz, 1993, p. 192).

En Guatemala hay un recuento de 100 especies, distribuidas en 8 familias, 10 subfamilias, 6 tribus y 54 géneros (Kraker-Castañeda, Pérez, Cajas-Castillo & Echeverría-Tello, 2016, p. 2). Lo que hace de Guatemala un área privilegiada considerando que la extensión del país es de 108, 889 kilómetros cuadrados.

2.2 Diversidad Filogenética

La sistemática filogenética considera que una clasificación es “natural” cuando está basada en las relaciones genealógicas y su objetivo principal es resolver estas relaciones entre especies y grupos biológicos (Morrone, 2000, p.6; Castillo-Cerón & Goyenechea, 2007, p.145). A través de la suma de longitudes de ramas de un árbol filogenético la PD mide la diversidad (Brocchieri, 2015, p.1). Asimismo, refleja la acumulación de diferencias fenotípicas, genéticas y comportamiento entre linajes evolutivos (Harvey & Pagel, 1991). Se debe tener en cuenta que la diversidad dentro de una comunidad de especies, o entre comunidades, se ve afectada por las relaciones filogenéticas entre especies (Brocchieri, 2015, p.1). Mientras más grande sea el valor de PD mayor será la diversidad de características esperadas (Walker & Faith, 1994, p.132). El uso de filogenias en ecología ha ampliado la comprensión de la diversidad biológica (Tucker, Cadotte, Carvalho, Davies, Ferrier,...Mazel, 2017, p.698).

2.2.1 Conservación y Diversidad Filogenética

La biodiversidad abarca la variedad de todas las formas de vida en el planeta, se extiende desde los genes a los ecosistemas (Wilson, 1988, p.3), medida desde la filogenética es una forma de brindar un análisis más robusto de la historia evolutiva para preservar áreas o conocer el potencial de biodiversidad que puede perderse en un área amenazada (Swenson, 2014, p. 27).

De acuerdo a Webb, Ackerly, McPeck & Donoghue (2002), las especies deben valorarse en función de su contribución evolutiva. Esta es comúnmente analizada a través de la diversidad filogenética (Pollock, Rosauer, Thornill, Kujala, Miller & McCarthy, 2015). Asimismo, hay tres líneas por qué utilizar PD es útil: a) se priorizan especies notables que aparecen en linajes evolutivamente aislados; b)

se mantienen las funciones del ecosistema esenciales; y c) se maximiza el potencial evolutivo (Mazel, Mooers, Dalla & Pennell, 2017, p. 1; Rosauer & Mooers, 2013, p.322).

2.2.2 Diversidad filogenética y murciélagos

Existen investigaciones que han documentado el uso de filogenética para adecuar procesos de conservación con murciélagos en distintas localidades del mundo. Para Latinoamérica, se han realizado en Chile (Sierra-Cisternas & Rodríguez-Serrano, 2015, p.61), Colombia (Jiménez, 2013, p.33; Castro, Muñoz & Uieda, 2016, p. 65) y México (Torres & Guevara, 2010, p.6).

Estos estudios además de poseer un componente de conservación para determinar en qué áreas existe más acervo genético, han ayudado a dilucidar perspectivas del origen de quiróptera en Latinoamérica y de por qué en algunas regiones hay mayor riqueza que en otras.

2.2.3 Diversidad filogenética y otros taxa

Existen diversos ejemplos de investigaciones con diversidad filogenética, entre ellos podemos mencionar el de Eguiarte, Larson-Guerra, Nuñez-Farfan, Martínez-Palacios, Santos & Arita (1999) donde utilizando el *Agave victoriae-reginae* identificaron las áreas prioritarias de conservación de acuerdo con el índice de diversidad funcional. Asimismo, Pillon, Fay, Shipunov & Chase (2006) realizaron una comparación entre la diversidad taxonómica y filogenética, donde encontraron nuevos sitios de prioridad para la conservación de las orquídeas del género *Dactylorhiza* a través de los análisis filogenéticos.

En el caso de estudios con mamíferos, Redding & Mooers (2015) a través de la diversidad filogenética los mamíferos “EDGE” (borde de existencia) preservan especies mejor clasificadas o especies más

amenazadas, captura más diversidad de caracteres totales en comparación con conjuntos de especies en riesgo seleccionadas al azar. Donde contribuyen con la historia evolutiva al árbol evolutivo de los mamíferos de forma no aleatoria. Mata (2007) resolvió la filogenia de 416 especies de mamíferos que habitan en México y logró encontrar que la mayoría de las áreas que se consideran importantes para la conservación es donde logró encontrar los índices de diversidad filogenética más altos, por lo que los esfuerzos de conservación han valido la pena.

2.3 Áreas de Estudio

2.3.1 Reserva de la Biósfera Maya

La RBM fue creada el 5 de febrero de 1990 a través del Decreto 5-90 del Congreso de la República de Guatemala con el propósito de garantizar para generaciones presentes y futuras la permanencia del patrimonio natural y cultural más importantes del mundo (Thiesenhausen, 1993, p.26; State of Hembr, 2017; Ley de Áreas Protegidas, 1989). El objetivo principal de la creación de la RBM fue combinar conservación y el uso sostenible de los recursos naturales y culturales (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2015, p.27).

Está localizada en el norte del departamento de Petén, Guatemala (Anexo 1). Se sitúa en los municipios de Flores, La Libertad, Melchor de Mencos, San Andrés y San José (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2015, p.33).

Cuenta con 1,615,473 ha, la cual la convierte en la superficie más grande de Guatemala y de Centroamérica (Afisap, 2015). La selva tropical de las tierras bajas de Petén tiene aproximadamente 11,000 años y se considera que fue perturbada fuertemente hace 1,200 años (Schulze & Whitacre, 1999, p.174).

2.3.2 Biotopo San Miguel La Palotada Zotz

Está localizado al norte de Guatemala, en el municipio San José, Petén. La denominación de su nombre proviene de un sitio arqueológico localizado en el área y cuyo glifo emblema es un murciélago (Parkswatch, 2002, p.1). Tiene una extensión de 49,500 ha, el paisaje plano, pertenece a la provincia biogeográfica Neotropical y fisiográficamente pertenece a la provincia de Campeche y a la región de la Plataforma de Yucatán (Barrios, 1995). Asimismo, se encuentra dentro de la Zonas de Usos Múltiples de la RBM.

2.3.3 Biotopo Naachtún-Dos Lagunas

Se encuentra en el departamento de Petén, al norte de Guatemala, cuenta con una extensión de 49, 500 ha, entre los municipios de San Andrés, San José, Flores y Melchor de Mencos y al igual que El Zotz se encuentra en la región fisiográfica de la plataforma de Yucatán. En este biotopo se localiza el sitio arqueológico Naachtún, ubicado al noroeste del área protegida (Centro de Estudios Conservacionistas, 2016).

2.3.4 Biotopo Protegido Cerro Cachuí

Tiene una extensión de 650 ha, ubicado en el límite Noreste del Lago Petén Itzá, en el municipio de San José, Petén (Ickis & Rivera, 1997, p.52-53). Constituye la parte más externa de la RBM (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2015, p. 48). Tiene presiones como: aumento de presión social sobre los recursos de biotopo y se ha convertido en un área aislada a otros bosques (Centro de Estudios Conservacionistas, 2009, p.19)

2.3.5 Parque Nacional Sierra de Lacandón

Ubicado en el noroeste del departamento de Petén, Guatemala. Posee una extensión de 202,865 ha (Parkswatch, 2003, p.1). Es una de las zonas núcleo de la RBM más afectadas por el avance

de la frontera agrícola y ganadera, incendios forestales, deforestación e invasiones (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2015, p.47).

2.3.6 Laguna del Tigre

Tiene una extensión de 337,899 ha, ubicándola como la zona núcleo más grande de la RBM, se ubica en el municipio de San Andrés y está compuesta por el Parque Nacional Laguna del Tigre y el Biotopo Protegido Laguna del Tigre-Río Escondido. Que conforman parte de las zonas núcleo de la RBM (Parkswatch, 2005, p.5).

2.3.7 Parque Nacional Tikal

Tiene una extensión de 576 km cuadrados y su nombre significa “el lugar de las voces”, posee más de tres mil estructuras, el parque fue creado el 26 de mayo de 1955 y declarado Patrimonio Cultural de la Humanidad en 1979 (Águila, 2008, p. 11). Constituye una de las zonas núcleo de las RBM, sin embargo, sigue siendo sensible a cacería ilegal y deforestación (Ministerio de Cultura y Deportes, 2003, p.13). Este parque se ha convertido en un lugar icónico del país y de importancia económica, ya que varias comunidades sobreviven del turismo que este genera (Ministerio de Cultura y Deportes, 2003, p. 15).

2.3.8 Parque Nacional Yaxhá-Nakum-Naranjo

Está ubicado en los municipios de Flores y Melchor de Mencos, tiene una extensión de 37,160 hectáreas. Fue declarado Parque Nacional en 2003 de acuerdo al decreto 55-2003. Una de las principales características de este parque es que cuenta con la laguna más extensa dentro de la RBM la cual corresponde a la Laguna Yaxhá y la Laguna Sacnab (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2006, p.44).

4. Justificación

El mayor reservorio de bosques tropicales se encuentra en América con un 55% de la superficie total de las zonas tropicales (Cayuela & Granzow-de la Cerda, 2012, p.1). La historia biogeográfica de los bosques neotropicales ha sido dominada por dos eventos geológicamente recientes (Hoorn, *et al.*, 2010, p. 927). El levantamiento de las cordilleras andinas del norte (25-3 Ma) aumentando la diversidad climática del noroeste de Suramérica, mientras la posterior aparición del istmo de Panamá hace menos de 3 millones de años, haciendo posible el Gran Intercambio Biótico de América (Sedio, Paul, Taylor & Dick, 2013, p.2). Estos elementos biogeográficos han dado lugar a la riqueza de flora, fauna y complejidad de ecosistemas que se observan actualmente en el Neotrópico (Burnham & Graham, 1999, p.546). Aun así, a consecuencia de poseer enorme diversidad, los bosques neotropicales se encuentran sujetos a varias amenazas (Laurance & Pares, 2006, p.159). Desafortunadamente, grandes áreas de bosque tropical se han perdido o degradado cada año con grandes consecuencias en la biodiversidad (Morris, 2010, p.3709).

En Guatemala, la Reserva de la Biósfera Maya cubre una extensión de 1,615,473 hectáreas, en regiones con diferente estado de conservación, perturbación y manejo. Albergando una inmensa selva tanto con riqueza cultural como ecológica (Sundberg, 1998, p.388). Sin embargo, el tipo de asociaciones forestales que posee son a consecuencia de dos milenios de explotación, incluyendo la deforestación durante el período Maya (cerca de 1000 a.C – 1000 d.C.) (Rey-Benayas & Pope, 1995, p.387). En la última década, la reserva se ha visto afectada gravemente por el narcotráfico, ganadería e invasiones. Dejando un resultado de una pérdida de 40,000 hectáreas (Allen, 2012).

La deforestación y fragmentación producen modificaciones en la disponibilidad y configuración del hábitat, a los cuales pueden o no ajustarse (Mena, 2010, p.277). Debido a su abundancia local, riqueza de especies y diversidad ecológica, los murciélagos son considerados indicadores de

perturbación en ambientes tropicales (Medellín, Equihua & Amin, 2000, p.1667; Fenton, *et al.*, 1992, p. 440).

A lo largo de los años se han obtenido varios listados de diversidad de murciélagos dentro de la RMB, a través de distintos trabajos de investigación. A la fecha no se ha realizado una recopilación de la riqueza completa de quirópteros. Por lo que este trabajo de tesis, además de hacer una actualización de la riqueza de los murciélagos que habitan en la RMB, busca realizar un análisis filogenético de este grupo, para incorporar aproximaciones que permitan establecer un escenario novedoso para la conservación (Olson, *et al.*, 2001, p.937).

4. Objetivos

4.1 Objetivo general

Determinar la diversidad filogenética de murciélagos en la Reserva de la Biósfera Maya, Guatemala.

4.2 Objetivos específicos

Recopilar información sobre la diversidad de murciélagos en la Reserva de la Biósfera Maya, a través de inventarios realizados desde 1968 hasta 2017. Elaborar un listado de la riqueza total de murciélagos de la Reserva de la Biósfera Maya.

Elaborar la filogenia de los murciélagos de la RMB.

Comparar la diversidad filogenética de murciélagos entre las áreas (Yaxhá, Tikal, Cerro Cachuí, Sierra Lacandón, San Miguel La Palotada-Zotz, Nachtún-Dos Lagunas, Río Azul) dentro de la RMB.

5. Hipótesis

N/A.

6. Materiales y Métodos

6.1 Universo

6.1.1 Población

Murciélagos en la Reserva de la Biósfera Maya

6.1.2 Muestra

Murciélagos capturados (146 individuos) en las redes de niebla durante los eventos de muestreo y registrados en las bases de datos de investigaciones hechas en la RBM.

6.2 Materiales

6.2.1 Equipo

Unidad	Descripción	Procedencia
2	Redes de niebla 12 m largo	Cecon
5	Giras de campo	
1	Par de guantes	Propios
1	Linterna de cabeza	Propio
1	Vernier	Propio
2	Pezolas	Escuela de Biología
25	Bolsas de manta	Propio
1	A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico	Cecon
1	Clave dicotómica, Identificación de los Murciélagos de México. Medellín, R. (2007).	Propio

6.2.2 Recurso Humano

Para la toma de datos de campo, se contó con la participación de las siguientes personas:

Br. Gerber Guzmán

Br. Andrea Aguilera

Lcda. Vivian González

Lcdo. Manolo García

Lcda. María José Hernández

Br. Pablo Lee Castillo

Para la identificación de murciélagos:

Lcda. María José Hernández

Dr. Sergio Pérez

Para los análisis de datos:

Dr. Sergio Pérez

6.3 Métodos

6.3.1 Búsqueda de registros de literatura

Se hizo una lista de la riqueza de murciélagos de la RBM donde se desarrollaron inventarios, para conocer la riqueza de especies de sitios en particular (diversidad alfa). La diversidad gama de la RBM fue representada por la lista total de especies documentadas en la serie de inventarios representados por los siguientes documentos: Miller, B. & Pérez, S. (2004). Murciélagos. En R. García & J. Radachowsky (Eds.). Evaluación ecológica rápida del Parque Nacional Mirador-Río Azul, Petén, Guatemala. (pp. 13-26). Guatemala: WCS; Rick, A. (1968). Notes on Bats From Tikal, Guatemala. *Journal of Mammalogy*, 49(3). 516-520; McCarthy, T. (1982). Bat records from the Caribbean Lowlands of El Peten, Guatemala. *Journal of Mammalogy*, 63(4): 683-685; Ixcot, L. (2005). Estudios de la biodiversidad en los biotopos: San Miguel La Palotada el Zotz y Naachtún-Dos Lagunas, Petén, Guatemala y bases de datos de la colección de referencia de vertebrados de la Universidad de San Carlos de Guatemala. Los nombres taxonómicos fueron comparados con Kraker, *et al.*, 2016. Asimismo, para la obtención de datos de las otras áreas de América se utilizó el artículo de Simmons & Voss (1998), obteniendo un total de 128 especies entre todas las localidades.

6.3.2 Captura de murciélagos

Se realizaron cuatro meses de capturas (febrero-junio) en Dos Lagunas y tres meses (febrero, marzo y junio) en San Miguel La Palotada-El Zotz. Las redes de niebla se revisaron sistemáticamente cada media hora. Los murciélagos capturados se colocaron dentro de bolsas de manta. Luego se procedió a su respectiva identificación usando la clave de identificación de murciélagos de Medellín (2007) y la guía ilustrada de Reid (2009). Se colectaron parámetros de diagnóstico como: edad, sexo, largo del antebrazo (AB), y observaciones de relevancia como en el caso de las hembras si estaban en estado de gestación, lactantes o con crías. Para los machos si están escrotados. Asimismo, se colectaron las heces para verificar si transportaban semillas o en el caso del pelaje se observaba si estaban cubiertos de polen.

6.3.3 Riqueza total de especies de la RBM

Para plasmar la riqueza total de las especies en la RBM, los datos de aparición de nuevos registros de murciélagos fueron tabulados en una hoja de cálculo en Excel (Office 365), y se construyó una gráfica, indicando la riqueza acumulada por año de 1968 a 2017.

6.3.4 Obtención de árboles filogenéticos

Primero, se verificó cuáles secuencias de la lista de riqueza compuesta por 57 especies se encontraban disponibles, de estas solo se utilizaron 52. Entre las especies que se no se tenía su secuencia fueron: *Cynomops mexicanus*, *Natalus mexicanus*, *Pteronotus mesoamericanus*, *Artibeus watsoni*. Posteriormente, se procedió a extraer las secuencias encontradas en la megafilogenia de 812 especies desarrollada por Shi y Rabosky (2015), las cuales fueron obtenidas en GenBank; estas fueron analizadas con Máxima Verosimilitud (MV) y calibradas con 24 fósiles.

Segundo, las topologías (de la RBM y otras zonas neotropicales) fueron grabadas en el formato Newik para ser exportadas a la plataforma R (R Core Team, 2016). Luego, se realizó un árbol filogenético general. Su edición final fue con Fig Tree v1.4.2 (Rambaut, 2007).

Este procedimiento se realizó de igual manera con las 128 especies de América, de las localidades de: La Selva, Chajul, Cunucunuma, Manu y Barro Colorado.

6.3.5 Análisis estadístico

Se construyó una matriz de comunidades de presencia/ausencia para todos los sitios (Yaxhá, Tikal, Cerro Cachuí, Sierra Lacandón, San Miguel La Palotada-Zotz, Nachtún-Dos Lagunas, Río Azul) incluyendo los de campo y literatura. Se obtuvieron los índices de PD por comunidad y luego una matriz usando Análisis Filogenético de Disimilitud Comunitaria (PCD por sus siglas en inglés). Se utilizó este método considerando que posee dos ventajas en comparación de otras medidas de comunidades filogenéticas: (1) no depende del número de especies de dos comunidades; (2) cuando la información filogenética es removida es idéntico a una modificación Sorensen que elimina el sesgo causado por el tamaño de la comunidad. Por lo tanto, PCD, es dividido en un componente no filogenético determinado por la similitud entre las comunidades y un componente filogenético que depende de las relaciones filogenéticas de las especies no compartidas (Ives & Helmus, 2010, p. 129). Posteriormente, los valores obtenidos fueron graficados en un dendograma. Asimismo, se realizó con las seis áreas de América (La Selva, Chajul, Cunucunuma, Manu y Barro Colorado), incluyendo entre sus análisis la RBM.

Los análisis se realizaron en la plataforma de R v.3.6.0 (R Core Team, 2016), utilizando los paquetes “*vegan*” (Oksanen, *et al.*,2016), “*ape*” (Paradis, 2012) y “*picante*” (Kembel, 2010). Todos los resultados fueron contrastados con un modelo nulo o gráfico de distribución de frecuencias construido con 999 aleatorizaciones (n pseudo-réplicas) de las especies en la filogenia, utilizando un alfa de 0.05. Estos análisis se hicieron para los valores de PD y PCD obtenidos.

7. Resultados

Se encontró un total de 57 especies de murciélagos divididas en seis Familias, diez Subfamilias, seis Tribus, dentro ocho sitios de la RBM, donde la mayoría pertenecen a la Familia Phyllostomidae (33), seguido de Verpertillionidae (11), Molossidae (6), Emballonuridae (5), Mormoopidae (4) y Natalidae (1). En el Cuadro 1, se contemplan los resultados obtenidos en campo (*) y literatura. Es decir, registros de especies obtenido en colectas de cuatro meses en 2017 y literatura publicada y gris desde 1968, en la Figura 1 se observa la tendencia de los registros de especies de Chiropterofauna a lo largo del tiempo dentro de la RBM.

Cuadro 1. Lista taxonómica de especies de murciélagos en la Reserva de la Biósfera Maya (RBM).

No.	Categoría taxonómica	Río Azul	Tikal	Zotz	Dos Lagunas	Yaxhá	Laguna del Tigre	Lacandón	Cerro Cahuí
	Familia								
	Emballonuriadae								
	Subfamilia								
	Emballonurinae								
1	<i>Diclidurus albus</i>	X		X	X				
2	<i>Peropteryx kappleri</i>	X							
3	<i>Peropteryx macrotis</i>		X	X	X			X	

4	<i>Rhynchonycteris naso</i>	X						
5	<i>Saccopteryx bilineata</i>	X	X	X	X	X		X*
	Familias							
	Phyllostomidae							
	Subfamilia							
	Desmodontinae							
6	<i>Desmodus rotundus</i>	X	X			X		X
7	<i>Diphylla ecaudata</i>		X	X			X	
	Subfamilia							
	Glossophaginae							
	Tribu Glossophagini							
8	<i>Glossophaga commissarisi</i>					X		X
9	<i>Glossophaga leachii</i>		X	X*				
10	<i>Glossophaga soricina</i>			X	X	X		X
	Subfamilia							
	Phyllostominae							
11	<i>Chrotopterus auritus</i>	X	X					
12	<i>Lampronnycteris brachyotis</i>	X	X	X				X
13	<i>Lophostoma brasilense</i>		X					
14	<i>Lophostoma evotis</i>						X	
15	<i>Micronycteris microtis</i>			X				

16	<i>Micronycteris schmidtorum</i>			X		X		
17	<i>Mimon cozumelae</i>	X	X	X	X*		X	X
18	<i>Mimon crenolatum</i>		X	X				
19	<i>Phylloderma stenops</i>		X					
20	<i>Tonatia saurophila</i>		X	X				X
21	<i>Trachops cirrhosus</i>		X			X		X
22	<i>Vampyrum spectrum</i>							X
	Subfamilia Carolliinae							
23	<i>Carollia perspicillata</i>	X	X		X	X		X
24	<i>Carollia sowelli</i>			X	X*	X	X	X
25	<i>Carollia subrufa</i>		X		X*			
	Subfamilia Sternodermartinae							
	Tribu Sturnirini							
26	<i>Sturnira lilium</i>	X	X	X*	X	X	X	X
	Tribu Sternodermatini							
27	<i>Artibeus jamaicensis</i>	X	X	X*	X*	X	X	
28	<i>Artibeus lituratus</i>	X	X	X*	X*	X	X	X
29	<i>Artibeus phaeotis</i>	X	X	X*	X*	X	X	X
30	<i>Artibeus watsoni</i>	X		X*	X*	X		
31	<i>Centurio senex</i>	X	X	X*	X	X	X	X
32	<i>Chiroderma villosum</i>	X						

33	<i>Platyrrhinus helleri</i>			X		X		X	X
34	<i>Uroderma bilobatum</i>						X		
35	<i>Vampyreses thuyone</i>	X	X		X*				
	Familia Mormoopidae								
36	<i>Mormops megalophylla</i>	X					X		
37	<i>Pteronotus davyi</i>	X		X	X	X	X		
38	<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	X	X	X	X*				
39	<i>Pteronotus personatus</i>	X							
	Familia Natalidae								
40	<i>Natalus mexicanus</i>	X		X				X	
	Familia Molossidae								
	Subfamilia Molossinae								
41	<i>Cynomops mexicanus**</i>	X							
42	<i>Eumops underwoodi</i>	X							
43	<i>Molossus molossus</i>	X		X	X				
44	<i>Molossus rufus</i>	X		X	X		X		
45	<i>Molossus sinaloe</i>			X					
46	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	X		X	X				
	Familia Vespertilionidae								

Subfamilia								
Vespertillioninae								
Tribu Eptesicini								
47	<i>Eptesicus furinalis</i>	X	X	X*	X	X		
48	<i>Eptesicus fuscus</i>			X	X			
Tribu Lasiurini								
49	<i>Lasiurus blossevellii</i>	X						
50	<i>Lasiurus borealis</i>			X				
51	<i>Lasiurus ega</i>	X		X	X			
52	<i>Lasiurus intermedius</i>	X						
Tribu Nycticeiini								
53	<i>Rhogeessa aeneus</i>	X		X	X			
54	<i>Rhogeessa tumida</i> ***	X		X				
Subfamilia								
Antrozoinae								
55	<i>Antrozous dubiaquercus</i>	X			X*			
Subfamilia								
Myotinae								
56	<i>Myotis elegans</i>	X	X	X	X			X
57	<i>Myotis keaysi</i>	X		X	X			
Total		36	23	35	27	17	11	12

*Registros de especies obtenidas en colectas realizadas en los meses de febrero a junio de 2017.

**Tomando en cuenta lo expuesto por Peters, Lim & Engstrom, (2002), *Cynomops mexicanus* es el equivalente a *C. greenhalli* en la parte sur de México. Se dejó en el listado tomando en cuenta que el registro fue de forma acústica de acuerdo con Miller & Pérez, (2004).

***Considerando el complejo de dos especies que representa *R. tumida* de acuerdo Baird, Marchán-Rivadeneira, Pérez & Baker, (2012), se dejó de forma tentativa tomando en cuenta que el registro fue de forma acústica de acuerdo con Miller & Pérez, (2004).

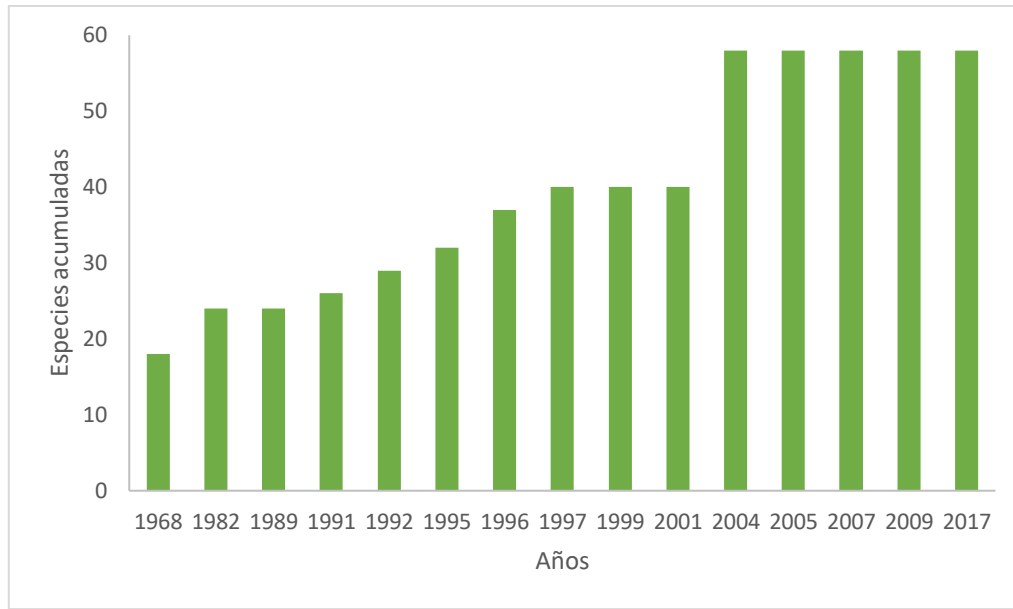


Figura 1. Registro temporal y acumulado de especies de murciélagos durante 16 años (1968 a 2017) dentro de la RBM.

Se obtuvo un cladograma donde se representan las especies encontradas en la RBM, se dividen dos grupos principales: primero, las especies que forman la Familia Vespertilionidae (azul) y Molossidae (verde). Segundo, las especies que conforman las Familias Phyllostomidae (amarillo), Mormoopidae (rosado) y Emballonuriadae (naranja) (Figura 2).

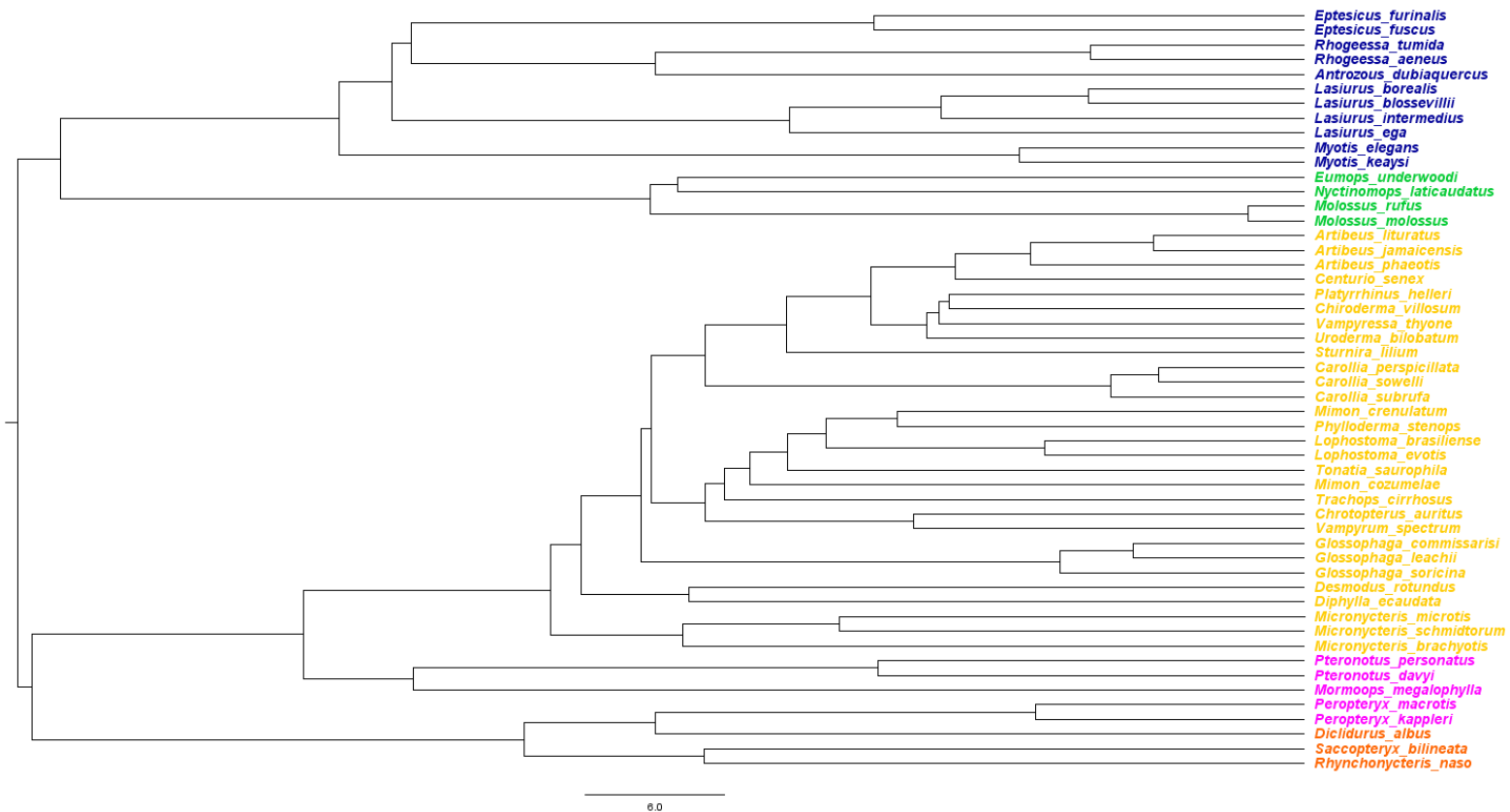


Figura 2. Cladograma de especies murciélagos reportadas en la RBM, basado en una subfilogenia de la megafilogenia de Shi y Rabosky (2015), utilizando el paquete de picante de la plataforma R v.3.6.0. cada color indica una familia diferente: Vespertilionidae (azul), Molossidae (verde), Phyllostomidae (amarillo), Mormoopidae (rosado) y Emballonuriidae (naranja)

Los índices de PD y riqueza de especies obtenidos indican que Río Azul posee los valores más altos en ambos (PD= 990.0216, RE=35, $p=0.796$), mientras que Cerro Cahuí obtuvo los valores más bajos (PD=247.7992, RE=10, $p=0.003$). A pesar de que, Sierra Lacandón tiene el mismo valor de riqueza su PD (354.3269, $p=0.346$) es más alto (Cuadro 2).

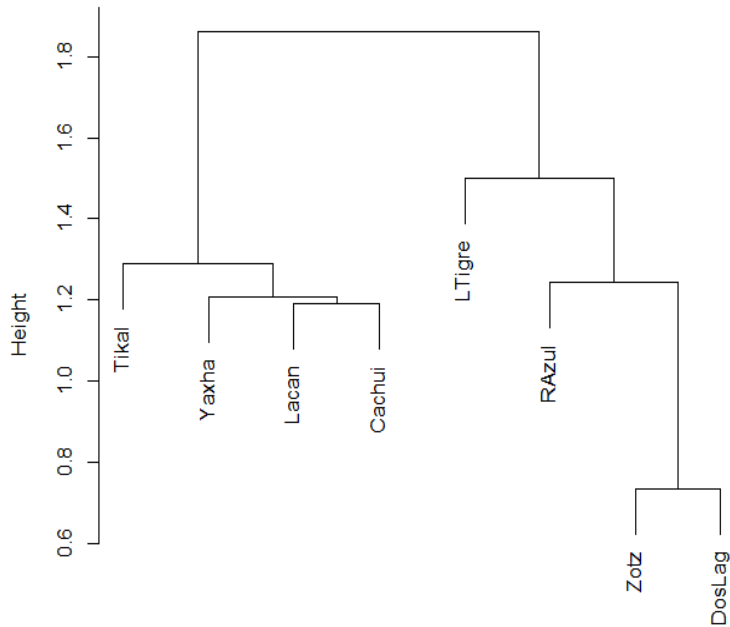
Cuadro 2. Índice de Diversidad Filogenética (PD) y Riqueza de especies en las áreas dentro de la Reserva de la Biósfera Maya.

Localidad	Índice de Diversidad Filogenética (PD)	Riqueza de Especies (RE)
Río Azul	990.0216	35
Tikal	655.2363	25
Zotz	940.0128	33
Dos Lagunas	746.2304	28
Yaxhá	447.9885	16
Laguna del Tigre	378.1996	11
Sierra Lacandón	354.3269	10
Cerro Cahuí	247.7992	10

A través del Análisis de Disimilitud Comunitaria Filogenética se obtuvo que las comunidades de Dos Lagunas y Zotz (0.4918626) son filogenéticamente más similares, mientras que Tikal y Río Azul (1.5003638) son más distantes (Cuadro 3). Para visualizar la disimilitud de las comunidades se obtuvo el Dendograma de Áreas de la RBM (Figura 3), donde Tikal, Yaxhá, Sierra de Lacandón y Cerro Cachuí forman un grupo, mientras que Laguna del Tigre, Río Azul, Zotz y Dos Lagunas forman otro grupo.

Cuadro 3. Análisis de Disimilitud Comunitaria Filogenética (PCD) de las áreas protegidas dentro de la RBM.

	Río Azul	Tikal	Zotz	Dos Lagunas	Yaxhá	Laguna del Tigre	Lacandón
Tikal	1.5003638						
Zotz	0.8946892	1.1819146					
Dos Lagunas	0.6941248	1.2062308	0.4918626				
Yaxhá	1.2534817	0.8181069	1.0585379	1.0328167			
Laguna del Tigre	0.9954020	1.0884577	0.9875695	0.9461051	1.0062672		
Lacandón	1.0965865	0.8309844	0.9885922	1.0987562	0.8305162	1.2273167	
Cerro Cahú	1.3414821	0.9675325	1.1689195	1.1526025	0.8321516	1.1110717	0.8035712



PCDHclustRBM
hclust (*, "average")

Figura 3. Dendrograma de las áreas dentro de la RBM, basado en una matriz de distancias PCD pareadas.

Los índices de PD y riqueza de especies obtenidos indican que Cunucunuma posee los valores más altos en ambos (PD= 1612.088.0216, RE=74, p=0.317), mientras que Manu obtuvo los valores más bajos (PD=1211.759, RE=56, p=0.014). Situando a la RBM con valores intermedios (PD= 1343.723, RE=58, p=0.371) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Índice de Diversidad Filogenética (PD) y Riqueza de especies en áreas de América.

Comunidad	Índice de Diversidad Filogenética (PD)	Riqueza de Especies (RE)
RBM	1343.723	52
La Selva (CR)	1413.110	63
Barro Colorado	1289.897	49
Cunucunuma	1612.088	74
Chajul	1279.392	47
Manu	1211.759	56

Al comparar los sitios seleccionados de América con la RBM, se obtuvo que las áreas que comparten mayor similitud fueron Chajul y la RBM (PCD=0.5721295). Por el otro lado, los sitios que son más disimilares fueron Cunucunuma y la RBM (PCD=1.2113408) (Cuadro 5, Figura 4).

Cuadro 5. Análisis de Disimilitud Comunitaria Filogenética de áreas protegidas en distintos puntos de América y RBM.

	RBM	Costa Rica	Barro Colorado	Cunucunuma	Chajul
La Selva (CR)	1.0940486				
Barro Colorado	0.9384493	0.6425144			
Cunucunuma	1.2113408	0.9313534	0.8812721		
Chajul	0.5721295	0.8793435	0.7588172	1.0217892	
Manu	1.1823422	0.8517669	0.8557339	0.8892459	0.8569786

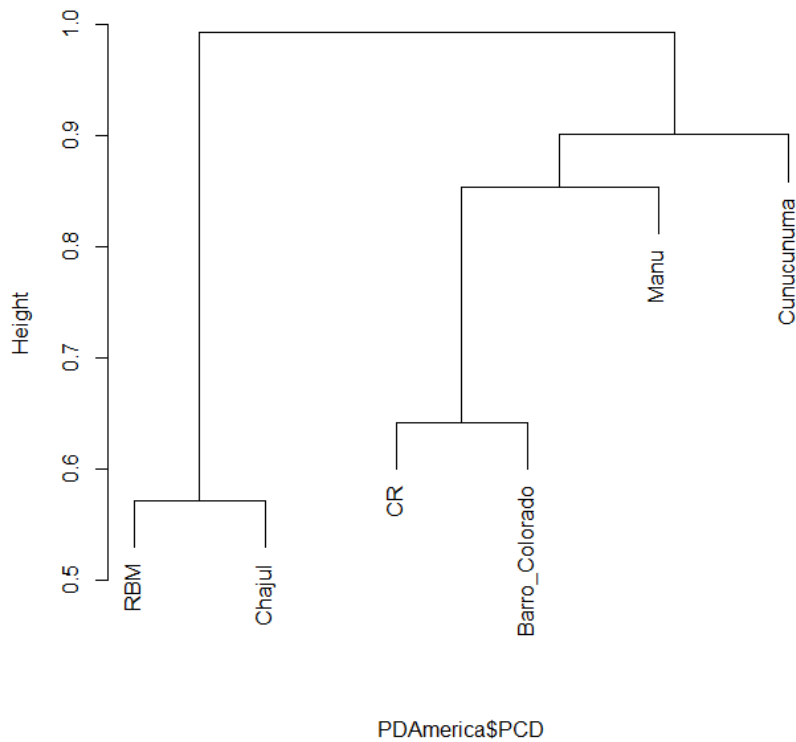


Figura 4. Dendrograma de los sitios de América y la RBM, basado en una matriz de distancias PCD pareadas.

8. Discusión

8.1 Riqueza de Murciélagos en la Reserva de la Biósfera Maya

De acuerdo con la búsqueda exhaustiva de literatura y trabajo de campo se documentaron 57 especies de murciélagos (Cuadro 1). Esto representa el 57% de las especies reportadas para el país (Kraker-Castañeda, *et al.*, 2016). Conforme al Plan Maestro de la RBM (Conap, 2015, p.45), se creían tener reportadas 53 especies de murciélagos utilizando únicamente cuatro estudios realizados dentro del área. Sin embargo, dentro de esta lista se encontraron varios errores de taxonomía como *Artibeus intermedus*, *Carollia brevicauda*, *Mimon bennettii*, *Tonatia brasiliense*, *Tonatia evotis*, *Pteronotus parnelli*, *Micronycteris brachyotis*, *Micronycteris silvestris*, *Noctilio leporinus* y *Molossus rufus*. Al hacer el recuento de la lista de especies resultaron ser 43

especies, *M. rufus* aparece dos veces, *Micronycteris brachyotis* es sinonimia de *Lampronnycteris brachyotis* (Solari, 2018a), que a su vez aparece en la lista. Este problema sucede con *T. brasiliense* y *T. evotis*, donde son nombres desactualizados; *T. evotis* aparece dos veces tomando en cuenta que *Lophostoma evotis* aparece también (Sampaio, Peters, Miller, Cuarón & Grammont, 2016). A su vez, *A. intermedius* es una especie que ya no se reconoce y es sinonimia con *A. lituratus* que ya se encuentra en la lista (Barquez, Pérez, Miller & Díaz, 2015). De *Noctilio leporinus* no se tiene un registro de captura y tampoco hay literatura gris o publicada que respalde su registro, por lo que resulta ambiguo tomar en cuenta este dato. Entre las especies que se verificó y restringió su distribución fueron: *M. silvestris*, *M. bennettii* y *C. brevicauda* son especies que se restringen únicamente a Suramérica (Solari, 2018b; Solari, 2019; Sampaio, Lim & Biters, 2016); *P. parnelli*, que se restringe a El Caribe (Solari, 2016). Por lo que se adicionaron catorce especies al listado oficial de la RBM.

Durante los años que se hicieron estudios de murciélagos dentro de la RBM los más exitosos, en cuanto registro de especies, fueron 1968 y 2004, este último logró riqueza de especies hasta 57 (Figura 1). Entre los sitios estudiados, quien obtuvo mayor riqueza fue Río Azul (36) y la menor Laguna del Tigre (11) y Sierra Lacandón (11) (Cuadro1). Estas últimas resultan ser áreas más susceptibles, en el caso de Sierra Lacandón se ha convertido en paso de migrantes, lo que ha hecho que tenga avance demográfico (Hernández, 2015). Mientras que Laguna del Tigre se ha visto fuertemente afectada por el narcotráfico y ganadería ilegal (Prensa Libre, 2017). Estas acciones tienen como consecuencia dificultar el acceso a los sitios, lo que se ve reflejado en la carencia de datos al menos en la parte de quirópteros.

8.2 Diversidad filogenética de murciélagos dentro de la RBM

Al plasmar las especies del Cuadro 1 en un cladograma (Figura 2) se determina cuáles linajes de murciélagos dentro de la RBM se relacionan entre sí. Comparando estos resultados con los expuestos por Shi y Rabosky

(2015) en su megafilogenia las relaciones que describen a los murciélagos del Neotrópico son similares, excepto la Familia Emballonuridae que junto con Nycteridae conforman la súper familia Emballonuroidea. Sin embargo, Nycteridae es una Familia que se restringe a África y Asia (Demos, Webala, Kerbis & Patterson, 2019, p.2).

Al analizar los resultados, Vespertilionidae es la Familia que se encuentran estrechamente relacionada a Molossidae, Van Den Bussche y Hooper (2004) tienen resultados similares, pero sus análisis de MV y bootstrap son ligeramente arriba del 50%, aun así, Koopman (1994) y, Simmons y Geisler (1998) confirman que estas Familias comparten un ancestro en común.

En el caso de Phyllostomidae y Mormoopidae tienen relación estrecha, que a su vez están emparentados a Emballonuridae. Esto concuerda con las hipótesis filogenéticas de Revilliod (1922), Springer (2001) y, Van Den Bussche y Hooper (2004). Este último estudio sustenta dichas relaciones con un bootstrap de 80% utilizando los análisis Bayesiano y MV.

Las relaciones filogenéticas aquí analizadas comparten aspectos históricos que ayudan a entender sus cercanías evolutivas. Primero, Vespertilionidae y Molossidae divergieron en el Paleoceno tanto en el Paleó como Neotrópico hace 29 millones de años (Ammerman, Lee & Tipps, 2012, p. 12). Segundo, Phyllostomidae y Mormoopidae se cree que evolucionaron durante el Pleistoceno y Pleistoceno tardío en América de acuerdo al récord de fósiles que se tienen en Mesoamérica y Suramérica (Morgan & Czaplewski, 2012, p. 129). Por lo que facilita comprender por qué se obtuvieron algunas de las relaciones de la Figura 2.

La riqueza de especies como tal carece de significancia ecológica y es importante considerar otras formas de diversidad que enmarcan las diferencias entre especies (Tucker & Cadotte, 2013, p. 2). Al agregar el valor de PD a la RE se brinda un soporte más para la conservación de ciertas áreas. Simultáneamente, es importante considerar que la correlación entre RE y PD va a depender de la cantidad de especies que se tengan, entre

menos especies se utilicen mayor será la correlación con PD (Tucker & Cadotte, 2013, p. 3). Esto ocurrió en el caso de las comunidades en el Cuadro 2, donde Río Azul coincide en tener ambos valores altos. Que de acuerdo con Walker y Faith (1994), mientras más grande sea el valor de PD mayor será la diversidad de características esperadas, es decir, reflejan la acumulación de diferencias fenotípicas, genéticas y comportamiento entre linajes evolutivos (Harvey & Pagel, 1991). Mientras que, en el caso de Cerro Cahuí y Sierra Lacandón, difieren en PD pero no RE. Por lo que se puede concluir que la representatividad de historia evolutiva en Sierra Lacandón es mayor que en Cerro Cahuí (Faith, 1996, p. 1286; Felizola, 2004, p. 699).

8.2.1 Diversidad filogenética y conservación en la RBM

La RBM resulta importante no solo por la riqueza biológica sino culturalmente. De acuerdo con Cadotte y Davies (2010) existen dos formas de conservar: (a) pragmática y (b) ética. La primera se refiere a maximizar la conservación de diversidad evolutiva que abarca genotipos, fenotipos y diversidad funcional. Asimismo, la diversidad de características representadas por un conjunto de especies proporciona un valor que beneficia no solo a las mismas especies para adaptarse condiciones cambiantes, sino a la sociedad (McNeely, Miller, Reid, Mittermeier & Werner, 1990, p.48). La segunda ayuda a preservar monumentos o paisajes de valor cultural e histórico (Cadotte & Davies, 2010, p.377). Por lo tanto, es importante reconocer que la RBM posee ambos atributos lo que debería facilitar los esfuerzos de conservación.

La conservación de la RBM resulta complicada al considerar que las áreas que la conforman poseen amenazas antrópicas como: ganadería extensiva, incendios forestales, exploración y explotación petrolera, cacería, sobrepesca, y tráfico de fauna (Conap, 2015, p. 81). Además, por encontrarse en áreas fronterizas con México el narcotráfico ha sido perjudicial al deterioro de la selva, por ejemplo, en 2019 fueron

encontradas 43 aeronaves con estupefacientes o incineradas solo en Laguna del Tigre (Ola & Ovalle, 2019).

8.3 Diversidad filogenética de murciélagos de la RBM y otras áreas de América

El Neotrópico es considerado una de las áreas más importantes para conservación de biodiversidad, alberga el 55% de todos los bosques del mundo (Cayuela & Granzow-de la Cerda, 2012, p.1). Posee climas y microclimas favorecedores para hospedar gran cantidad de fauna, flora y genes. Entre los bosques seleccionados para los análisis de PD se encontraron un total de 128 especies. Donde Cunucunuma ubicada en Suramérica obtuvo los valores más altos (Cuadro 4), como ya se mencionó con anterioridad indican mayor acumulación de diferencias fenotípicas, genéticas y de comportamiento evolutivo (Harvey & Pagel, 1991). Asimismo, Suramérica representa áreas dinámicas, lo cual ha conducido a la aparición de rasgos mucho más heterogéneos, lo cual ha impulsado la diversificación de clados (Segovia & Armesto, 2015, p. 210). De igual manera, es importante destacar que los orígenes de Suramérica son muy antiguos, que su formación comenzó hace aproximadamente de 4.6 billones a 541 millones de años (Ramos, Griffin, Avila, Germani, Minkel, Dorst,...Knapp, 2019). Además, debido a su aislamiento del resto del planeta durante el Paleogeno y Neogeno (hace aproximadamente 66 a 2.6 millones de años), la masa continental de Suramérica se caracteriza por originalidad biológica (Ramos, Griffin, Avila, Germani, Minkel, Dorst,...Knapp, 2019). Mientras que, Guatemala posee tierras con antigüedad desde hace 205 millones de años, varios eventos durante su formación diezmaron la fauna que existe en áreas del norte como las extinciones que ocurrieron durante el Pleistoceno y Holoceno. Es decir, la fauna de que migró tanto de Norte como Suramérica pudo haber originado la fauna del país (Iturralde-Vinent, 2006, p.5). Es posible que estos eventos hayan influenciado los valores de PD en los murciélagos.

La RBM tiene resultados relativamente altos. Esto brinda una perspectiva de hacia dónde se pueden desarrollar esfuerzos de conservación para ayudar a los murciélagos y a las especies que cohabitan con ellos. Sin embargo, cabe mencionar que solo se utilizaron 52 de las 57 especies reportadas, por carecer de una secuencia de ADN completa. Entre las especies que se dejaron fuera está *Cynomops mexicanus*, el cual era el único representante de su género, al igual que *Natalus mexicanus*. Aun así, se puede considerar que la RBM posee valores de PD importantes incluso comparables con áreas grandes como el Amazonas o con áreas mejor conservadas como es el caso de La Selva, Costa Rica.

En el análisis de PCD entre comunidades (Cuadro 5), las áreas que se encuentran geográficamente cercanas y comparten formaciones geológicas similares son las que poseen valores filogenéticos que los emparentan más. Estudios han demostrado que las composiciones de comunidades son influenciadas por factores ecológicos, evolutivos y biogeográficos, además, que estos procesos son más comunes en áreas tropicales (Rickfles, 1987, p.170; Swenson, 2011, p. 1). La RBM (Guatemala) y Chajul (Sur de México) obtuvieron el valor más bajo por lo que son filogenéticamente más cercanos. Mientras que La Selva (Costa Rica) y Barro Colorado (Panamá) forman otra relación y, Cunucunuma con Manu (ambos en Suramérica) (Figura 4).

9. Conclusiones

La riqueza de los murciélagos dentro de la RBM se aumentó en catorce especies con relación a lo reportado por Conap en 2015, de 43 a 57.

Río Azul tiene los valores más altos de riqueza y diversidad filogenética. La diversidad filogenética de los murciélagos en la RBM complementa los valores de riqueza encontrados.

Los murciélagos de la RBM presentan relaciones filogenéticas más cercanas con Chajul que con cualquier otro sitio comparado.

10. Recomendaciones

Aumentar esfuerzos de documentación de chiropterofauna en sitios menos estudiados dentro de la RBM como Laguna del Tigre, Cerro Cahuí y Sierra Lacandón.

Utilizar otras técnicas de registros como es el caso de grabadores de sonidos para murciélagos que suelen ser difícilmente capturables en redes de niebla.

Realizar un monitoreo anual de las comunidades de murciélagos en las áreas dentro de la RBM.

Desarrollar alianzas que fortalezcan los esfuerzos de conservación hacia la RBM.

11. Referencias

- Águila, P. (2008). *Tikal, sus linajes e historia*. Guatemala: Departamento de Investigaciones Antropológicas, Arqueológicas e Históricas.
- Ammerman, L., Lee, D. & Tipps, M. (2012). First molecular phylogenetic insights into the evolution of free-tailed bats in the subfamily Molossinae (Molossidae, Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 93(1): 12-28.
- Asamblea Nacional Constituyente. (1985). *Constitución de la República de Guatemala. reformada por Consulta Popular, según Acuerdo Legislativo 18-93*. Guatemala.
- Asociación Forestal Integral de San Andrés Petén –Afisap-. (2015). *Reserva de la Biósfera Maya*. Recuperado el 10/09/2018 de: <http://afisap.org/20-latest-news/51-reserva-de-la-biosfera-maya-rbm.html>
- Allen, W. (2012). *In the land of the Maya, a battle for vital forest*. Estados Unidos: Yale School of Forestry and Environmental Studies.
- Barquez, R., Pérez, S., Miller, B. & Díaz, M. (2015). *Artibeus lituratus, the IUCN red list of threatened species*. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/2136/2199572>
- Barrios, R. (1995). *50 áreas de interés especial para la conservación de Guatemala*. Guatemala: Centro de Estudios Conservacionistas/TCN.

- Brocchieri, L. (2015). Phylogenetic diversity and the evolution of molecular sequences. *Journal of Phylogenetics and Evolution Biology*, 3(1): 1-3.
- Burnham, R. & Graham, A. (1999). The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86(2): 546-589.
- Cadotte, M. & Davies, T. (2010). Rarest of the rare: advances in combining evolutionary distinctiveness and scarcity to inform conservation at biogeographical scales. *Diversity and Distributions*, 16(3): 376-385.
- Cadotte, M., Carscaden, K. & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5): 1079-1087.
- Cavenders-Bares, J., Kozak, K., Fine, P. & Kembel, S. (2009). The merging community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7): 693-715.
- Castillo-Cerón, J. & Goyenechea, I. (2007). Conceptos básicos en sistemática filogenética: los deuterostomados como ejemplo. En: A. Conteras-Ramos, C. Cuevas, I. Goyenechea & U. Iturbe. (Eds.). *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Cayuela, L. & Granzow-de la Cerda, I. (2012). Biodiversidad y conservación de bosque neotropicales. *Ecosistemas*, 21(1-2): 1-5.
- Centro de Estudios Conservacionistas (Cecon). (2009). *Diagnóstico de la situación actual de las áreas protegidas que coadministra la Universidad de San Carlos de Guatemala y propuesta de lineamientos estratégicos para su sostenibilidad*. Guatemala: Dirección General de Investigación.
- Centro de Estudios Conservacionistas (Cecon). (2016). *Biotopo universitario protegido Naachtún-Dos Lagunas*. Recuperado el 15/11/18 de: http://c3.usac.edu.gt/cecon.usac.edu.gt/public_html/?page_id=8
- Colwell, R., Chao, A., Gotelli, N., Lin, S., Mao, C., Chazdon, R. & Longino, J. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based

- rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1):3-21
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas. (2006). *Plan maestro Parque Nacional Yaxhá-Nakum-Naranjo*. Guatemala: Ministerio de Cultura y Deporte.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas. (2015). *Plan maestro de la Reserva de la Biósfera Maya (segunda actualización)*. Documento técnico: 20-2016.
- Demos, T., Webala, P., Kerbis, J. & Patterson, B. (2019). Molecular phylogenetics of slit-faced bats (Chiroptera: Nycteridae) reveal deeply divergent African lineages. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57(3): 1-14.
- Eguiarte, L., Larson-Guerra, J., Nuñez-Farfan, J., Martínez-Palacios, A., Santos, K. & Arita, H. (1999). Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72(4): 475-492.
- Faith, D. (1996). Conservation priorities and phylogenetic patterns. *Conservation biology*, 10(4): 1286-1289.
- Faith, D. (2015). Phylogenetic diversity, functional trait diversity and extinction: avoiding tipping points and worst-case losses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological*, 370(1662): 1-10.
- Felizola, J. (2004). Phylogenetic diversity and conservation priorities under distinct models of phenotypic evolution. *Conservation Biology*, 18(3): 698-704.
- Fenton, M. (1983). *Just bats*. Toronto: University of Toronto Press.
- Fenton, M., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M., Merriman, C.,... Syme, D. (1992). Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24(3): 440-446.
- Harvey, P. & Pagel, M. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Reino Unido: Oxford University Press.
- Hernández, F. (2015). Retos y desafíos en los 25 años de la Reserva de la Biósfera Maya. *Soy502*, recuperado de: <https://www.soy502.com/articulo/retos-desafios-25-anos-reserva-biosfera-maya>

- Grzimek, B. (2003). *Grzimek's animal life encyclopedia*. Canadá: Thomson.
- Hoorn, C., Wasselingh, F., ter Steege, H., Bermudez, M., Mora, A.,... Sánchez, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006): 927-931.
- Hughes, A. (2012). Mapping a future for southeast asian biodiversity. En M. Dolores (Ed.). *Zoology*. TechOpen.
- Ickis, J. & Rivera, J. (1997). Cerro Cahui. *Journal of Business Research*, 38(1): 47-56.
- Iturralde-Vinent, M. (2006). El origen paleogeográfico de la biota de Guatemala. En E. Cano (Ed.). *Biodiversidad de Guatemala, Volumen I*. Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.
- Ives, A. & Helmus, M. (2010). Phylogenetic metrics of community similarity. *The American Naturalist*, 176(5): 128-142.
- Kasso, M. & Balakrishnan, M. (2013). Ecological and economic importance of bats (Order Chiroptera). *Hinwai Publishing Corporation*, <https://doi.org/10.1155/2013/187415>.
- Kembel, S., Cowan, P., Helmus, M., Conrwell, W., Morlon, H., Ackerly, D.,... Webb, C. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11): 1463-1464.
- Kraker-Castañeda, C. Pérez, S., Cajas-Castillo, J. & Echeverría-Tello, J. (2016). Lista actualizada de los murciélagos (Mammalia, Chiroptera) de Guatemala. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 2(87): 409-416.
- Koopman, K. (1994). Chiroptera: systematics. En W. de Gruyter (Ed.), *Handbook of zoology* (pp. 1-127). Berlin: Library of Congress Catalog-in-Publication Data.
- Kunz, T., Braun de Torres, E., Bauer, D., Lobo, T. & Fleming, T. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy Science*, 1223(1): 1-38.
- Laurance, W. & Pares, C. (2006). *Emerging threats to tropical forests*. Chicago: University Chicago Press.
- Linzey, D. (2003). *Vertebrate biology*. Estados Unidos: McGraw-Hill.

- Lorenzo, C., Kraker-Castañeda, C. & Bolaños, J. (2015). *Los murciélagos filostómidos de Chiapas, México y Guatemala*. México: El Colegio de la Frontera del Sur.
- Mancina, C. (2011). Introducción a los murciélagos. En R. Borroto-Paez & C. Mancina (Eds.). *Mamíferos en Cuba*.
- Mata, E. (2007). *The distribution of phylogenetic diversity of mammals in Mexico and its implications for conservation*. (Tesis de Doctorado). Universidad de Plymouth.
- Mazel, F., Mooers, A., Dalla, G. & Pennell, M. (2017). Conserving phylogenetic diversity can be a poor strategy for functional diversity. *Systematic Biology*, 66(6): 1-9.
- McNeely, J., Miller., Reid, W., Mittermeier, R. & Werner, T. (1990). *Conserving the world's biological biodiversity*. Gland y Washington: Consolidated Business Forms.
- Medellín, R. (2007). *Identificación de los murciélagos de México, clave de campo*. México: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellín, R., Equihua, M. y Amin, M. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14(6): 1666-1675.
- Medellín, R., Arita, H. & Sánchez, O. (1997). *Identificación de los murciélagos de México*. México: Universidad Autónoma de México.
- Mena, J. (2012). Respuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzu, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 17(3): 277-284.
- Miller, B., Reid, F., Arroyo-Cabrales, J., Cuarón, A. & de Grammont, P. (2016). *Glossophaga leachii*, IUCN red list of theathened species. Recuperado el 02/12/2019 de: <https://www.iucnredlist.org/species/9274/128959800>
- Ministerio de Cultura y Deportes. (2003). *Plan maestro del Parque Nacional Tikal 2003-2008*. Guatemala: Ministerio de Cultura y Deportes.
- McCarthy, T. & Pérez, S. (2006). Land and freshwater mammals of Guatemala: faunal documentation and diversity. En: E. Cano (Ed.). *Diversidad biológica de Guatemala*. Universidad del Valle de Guatemala.

- Méndez, C. (2008). Diversidad faunística de Guatemala. En C. Azurdia, F. García y M. Ríos (Eds.). *Guatemala y su diversidad biológica: un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. Consejo Nacional de Áreas Protegidas.
- Morgan, G. & Czaplewski, N. (2012). Evolutionary history of the Neotropical Chiroptera: the fossil record. En G. Gunnell & N. Simmons. (Eds.), *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. (pp.105-161) Cambridge: Cambridge University Press.
- Morris, R. (2010). Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 365(1558): 3709-3718.
- Morrone, J. (2000). *Sistemática, biogeografía, evolución: patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Oksanen, J., Guillaume, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D.,... Wager, H. (2016). *Vegan: community ecology package*. Recuperado de: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Ola, A. & Ovalle, J. (2019). Encuentran jet incinerado en Petén y suman 43 aeronaves localizadas con drogas durante 2019. *Prensa Libre*, recuperado de: <https://www.prensalibre.com/guatemala/justicia/narcotraficonarcoaviones-guatemala-peten-parque-nacional-laguna-del-tigre/>
- Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., Burgess, N., Powell, G., Underwood, ... Kassem, K. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11): 933-938.
- Paradis, E. (2012). *Analysis of phylogenetics and evolution with R*. Nueva York: Springer.
- Parkswatch. (2002). *Guatemala: Biotopo protegido San Miguel La Palotada (el Zotz)*. Recuperado el 15/08/2018 de: http://www.parkswatch.org/parkprofiles/pdf/zopb_spa.pdf
- Parkswatch. (2003). *Guatemala: Parque Nacional Sierra de Lacandón*. Recuperado el 15/08/2018 de: http://www.parkswatch.org/parkprofiles/pdf/slnp_spa.pdf

- Parkswatch. (2005). *Guatemala: Parque Nacional Laguna del Tigre*. Recuperado el 15/08/2018 de: <https://www.parkswatch.org/parkprofile.php?l=spa&country=&park=ltre&page=phy>
- Patton, J. (2004). *Orders and families of living mammals*. Berkeley: Museum of Vertebrate Zoology, University of California.
- Pelegrin, J., Gamboa, S., Menéndez, I. & Hernández, M. (2018). El gran intercambio biótico americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. *Ecosistemas*, 27(1): 5-17.
- Pillon, Y., Fay, M., Shipunov, A. & Chase, M. (2006). Species diversity versus phylogenetic diversity: a practical study in the taxonomically difficult genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Biological Conservation*, 129(1): 3-14.
- Pollock, J., Rosauer, D., Thornhill, A., Kujala, H., Crip, M.,... & McCarthy, M. (2015). Phylogenetic diversity meets conservation policy: small areas are key to preserving eucalypt lineages. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 370(1662): 1-10.
- Prensa Libre. (2017). La ganadería y el narcotráfico amenazan la Biósfera Maya. *Prensa Libre*, recuperado de: prensalibre.com/guatemala/comunitario/la-ganaderia-y-el-narcotrafico-amenazan-la-reserva-de-la-biosfera-maya/
- R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de: www.R-project.org/.
- Rambaut, A. (2007). *Molecular evolution, phylogenetics and epidemiology*. Recuperado de: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Redding, D. & Mooers, A. (2015). Ranking mammal species for conservation and the loss of both phylogenetic and trait diversity. *Plos One*, 10(2): 1-11.
- Reid, F. (2009). *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Nueva York: Oxford University Press.
- Rey-Benayas, J. & Pope, K. (1995). Landscape ecology and diversity in the seasonal tropics from Landsat TM imagery. *Ecological Applications*, 5(2): 386-394.

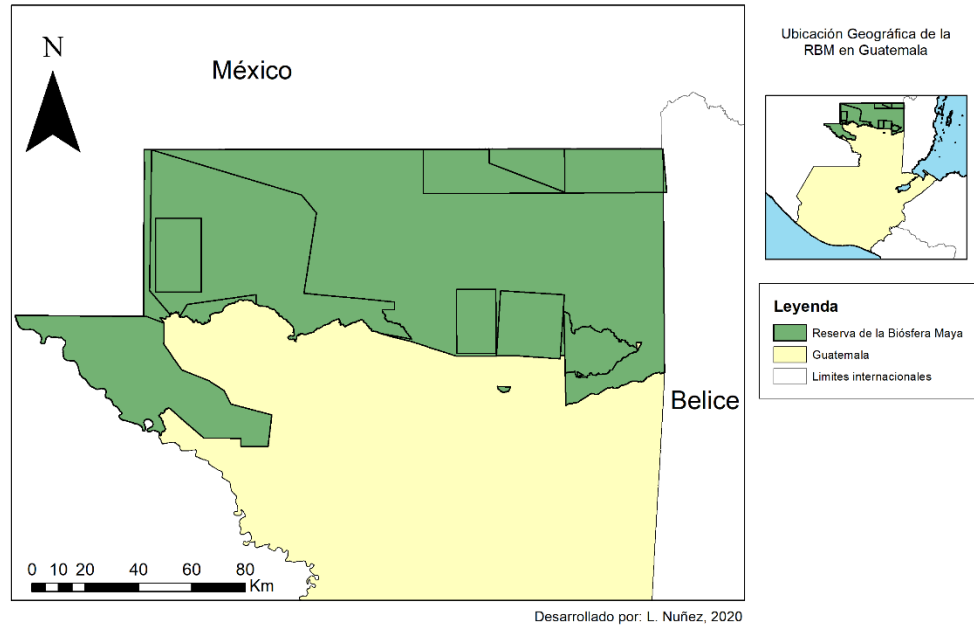
- Rickfles, R. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional process. *Science*, 235(4785): 167-171.
- Rosauer, D. & Mooers, A. (2013). Nurturing the use of evolutionary diversity in nature conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(6): 322-323.
- Sedio, B., Paul, J., Taylor, C. & Dick, C. (2013). Fine-scale niche structure of Neotropical forests reflects a legacy of the Great American Biotic Interchange. *Nature Communications*, 4(2317): 1-8.
- Rickfles, R. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional process. *Science*, 235(4785): 167-171.
- Sampaio, E., Lim, B. & Peters, S. (2016). *Carollia brevicauda*, the IUCN red list of threatened species. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/3903/22134642>
- Sampaio, E., Lim, B., Peters, S., Miller, B., Cuarón, A. & Grammont, P. (2016). *Lophostoma brasiliense*, the IUCN red list of threatened species. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/21984/115164165>
- Schulze, M. & Whitacre, D. (1999). A classification and ordination of the tree community of Tikal National Park, Petén, Guatemala. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 41(3): 169-297.
- Schuster, J. & Bionis, S. (2008). Biodiversidad de Guatemala en relación a su historia geológica y biogeografía. En C. Azurdia, F. García y M. Ríos (Eds.). *Guatemala y su biodiversidad un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. Consejo Nacional de Áreas Protegidas.
- Segovia, R. & Armesto, J. (2015). The Gondwanan legacy in South American biogeography. *Journal of Biogeography*, 42(2): 209-217.
- Shi, J. & Rabosky, D. (2015). Speciation dynamics during the global radiation of extant bats. *Evolution*, 69(6): 1528-1545.
- Simmons & Conway, (1997). *Chiroptera*. Recuperado el 20/08/2018 de: <http://tolweb.org/Chiroptera>
- Simmons, N. & Geisler, J. (1998). Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archeonycteris, Hassianycteris, and Palaeochiropteryx to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in

- microchiroptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 235: 1-182.
- Solari, S. (2016). *Pteronotus parnelli*, the IUCN red list of threatened species. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/88017638/22077695>
- Solari, S. (2018a). *Lamproncyteris brachyotis*, the IUCN red list of threatened species. Recuperado el 06 de enero de 2020 de: <https://www.iucnredlist.org/species/13376/22131330>
- Solari, S. (2018b). *Glyphonycteris daviesi*, the IUCN red list of threatened species. Recuperado el 06 de enero de 2020 de: <https://www.iucnredlist.org/species/13377/22124873>
- Solari, S. (2019). *Mimon bennettii*, the IUCN red list of threatened species. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/13559/22105562>
- Sotero-Caio, C., Baker, R. & Volleth, M. (2017). Chromosomal evolution in Chiroptera. *Genes*, 8(272): 1-25.
- State of Hembr. (2017). *Estado de la Reserva de la Biósfera Maya*. Recuperado el 10/09/2018 de: <http://estadodelarbm.org/>
- Sundberg, J. (1998). NGO landscapes in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Geographical Review*, 3(88): 388-412.
- Swenson, N. (2011). Phylogenetic beta diversity metric, trait evolution and inferring functional beta diversity of communities. *PlosOne*, 6(6): 1-9.
- Swenson, N. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R*. Nueva York: Springer.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S. (2013). MEGA 6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12): 2725-2729.
- Thiesenhusen, W. (1993). *Guatemala's Maya Biosphere Reserve: can it be protected?*. Recuperado el 16.04.2018 de: <http://ageconsearch.umn.edu/bitstream/131068/2/Guatemala.pdf>.
- Torres, J. & Guevara, L. (2010). Perspectivas sobre el origen y la filogenia de los murciélagos. *ContactoS*, 77(3): 5-9.

- Tucker, C. & Cadotte, M. (2013). Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 19(7): 1-10.
- Tucker, C., Cadotte, M., Carvahlo, S., Davies, J., Ferrier, S., Fritz, S.,...Mazel, F. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2): 698-715.
- Van Den Bussche, R. & Hooper, S. (2004). Phylogenetic relationships among recent chiropteran families and the importance of choosing out-group taxa. *Journal of Mammology*, 85(2): 321-330.
- Walker, P & Faith, D. (1994). Diversity-PD: procedures for conservation based on phylogenetic diversity. *Biodiversity Letter*, 2: 132-139.
- Webb, C. Ackerly, D., McPeck, M. & Donoghue, M. (2002). Phylogenies ecology and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1): 475-505.
- Wilson, E. (1988). The current state of biological diversity. En: E. Wilson (Ed.). *a de Biodiversity*. National Academy Press.
- Winter, M., Devictor, V. & Schweiger, O. (2012). Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we?. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(4): 199-2.

12. Anexos

Mapa de la Reserva de la Biósfera Maya



Anexo 1. Ubicación geográfica de la RBM en el departamento de Petén, Guatemala.