

Universidad de San Carlos de Guatemala
Dirección General de Investigación
-DIGI-

Programa Universitario de Investigación.
Programa Universitario de Investigación en Recursos Naturales y Ambiente
-PUIRNA-

INFORME FINAL
Investigación Co-financiada por la DIGI

Título:

Efecto de la fragmentación sobre el flujo génico de *Artibeus jamaicensis* en el Biotopo el Zotz y su zona de amortiguamiento en Petén, Guatemala.

Fecha

10 de abril de 2012.

Nombres de los integrantes del equipo de investigación:

Coordinadora: Patricia Landaverde González

Investigadora: Ana Patricia Calderón

Investigadora asociada: Elizabeth Solórzano.

Auxiliar de investigación: María de los Ángeles Ariza

Instituciones participantes y co-financiantes

Laboratorio de Entomología Aplicada y Parasitología –LENAP-, de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia.

Departamento de Estudios y Planificación –DEYP-, del Centro de estudios Conservacionistas -CECON-

Índice General

1.	Índice de Ilustraciones	5
1.1.	Tablas (cuadros)	
2.	Resumen	7
3.	Introducción	9
4.	Antecedentes	10
4.1.	Planteamiento del problema	11
4.2.	Marco Teórico (Trabajo, experiencias en Guatemala)	12
	• Importancia ecológica de los murciélagos	14
	• Los murciélagos como indicadores biológicos	15
	• Estudios genéticos para la conservación	17
	• Estimación del efecto de la fragmentación sobre el flujo genético de murciélagos <i>Artibeus jamaicensis</i>	18
	• Estructura genética poblacional	20
	• Microsatélites como marcadores de biodiversidad	21
5	Justificación	22
6	Hipótesis	24
7	Objetivos	24
7.1	General	24
7.2	Específico	25
8	Metodología	25
8.1	Área de estudio	25

8.2	Diseño	25
8.3	Obtención de datos genéticos	28
8.4	Análisis	29
8.5	Sección III	30
	8.5.1 Recursos Humanos	30
9	Resultados	30
9.1	Trabajo de campo	32
9.2	Diversidad Genética de poblaciones de <i>Artibeus jamaicensis</i>	33
	9.2.1 Diversidad alélica	33
	9.2.2. Diversidad genética	33
	9.2.3. Chi cuadrado para diferenciación de frecuencias génicas	35
9.3	Flujo Génico	35
9.4	Estructuración poblacional	37
9.5	Distribución espacial (Test de Mantel)	38
10	Discusión	40
10.1	Trabajo de campo	40
10.2	Diversidad Genética de poblaciones de <i>Artibeus jamaicensis</i>	42
		45
10.3	Flujo Génico	46
10.4	Estructuración poblacional	48
10.5	Distribución espacial	49
10.6	Estado de conservación	

11	Conclusión	50
12	Recomendaciones	51
13	Bibliografía	52
14	ANEXOS	
	Figura 14.1.	58
	Figura 14.2.	59
	Figura 14.3	60

Índice de Ilustraciones

Figura 1.	Gráfica migración y mutación	20
Figura 2.	Redes de niebla utilizadas para la captura de murciélagos	26
Figura 3.	Equipo de Investigación	26
Figura 4.	Colecta de tejido del ala de murciélagos	27
Figura 5.	<i>Artibeus jamaicensis</i>	31
Figura 6.	Gráfica que muestra la relación de mutación y migración	36
Figura 7.	Cerro Cahui	38
Figura 8.	El Zotz	39
Figura 9.	Test de Mantel	39

Tablas (cuadros)

Tabla 1.	Capturas de <i>Artibeus jamaicensis</i> y <i>Artibeus lituratus</i>	31
Tabla 2.	Diversidad de Alelos para cada población con el marcador	32

AJA040

Tabla 3. Diversidad de Alelos para cada población con el marcador AJA151	33
Tabla 4. Valores diversos de diversidad genética	34
Tabla 5. Prueba de Chi cuadrado	35
Tabla 6. Tabla con los valores de migración	36
Tabla 7. Tabla con los valores de AMOVA	37
Tabla 8. Tabla con los valores de diferenciación genética	38

1. Resumen:

Las áreas protegidas en Guatemala se encuentran seriamente amenazadas por diversos factores estructurales que generan la pérdida y degradación del hábitat en ellas. Debido a esto es vital la ejecución de estudios que permitan proponer estrategias de conservación y monitoreo en dichas áreas. Sin embargo existen grandes vacíos de información en torno al tema, en particular proyectos que integren técnicas novedosas y rápidas como las moleculares, para la solución de problemas de conservación. En la presente investigación se tenía como objetivo determinar el efecto de la fragmentación del hábitat (áreas perturbadas alrededor del Biotopo del Zotz) sobre el flujo génico de murciélagos *Artibeus jamaicensis*. De esta manera se puede tener indirectamente un indicador de la fragilidad de estos organismos y de cómo podría determinarse también de manera indirecta el estado de conservación actual de las áreas protegidas del Petén. *Artibeus jamaicensis* es un murciélago ampliamente estudiado muy abundante en el área de estudio y de fácil captura, que está implicado en procesos de polinización, por lo cual cobra importancia ecológica como un organismo clave para el mantenimiento y conservación de otras especies en particular de plantas que poseen una función alimenticia. De esta manera la importancia del murciélago se vuelve fundamental, ya que los resultados que puedan encontrarse en relación a ellos pueden influenciar a otros organismos. De manera general, se encontró una diversidad genética alta (de Het RD 0.947368- 0.960145) aunque la heterocigocidad esperada y la encontrada fueron muy diferentes. La prueba de χ^2 muestra que existe una gran diferencia entre las frecuencias génicas esperadas y las observadas, al ver los demás análisis se puede demostrar que eso se puede deber a un exceso de homocigotos. Los índices de diferenciación genética F_{st} (0.05058-0.35057) y G_{st} (0.022782-0.543244) dieron valores significativos de diversos valores que demuestran la existencia de estructuración poblacional. La prueba de AMOVA demuestra que existe

mucha diferenciación genética de la cual la cual 36.38% es explicado por la diferenciación entre poblaciones y el 63.61% por la variación adentro de las poblaciones.

Por medio de simulaciones de migración, con programas que utilizan coalescencia se determinó la inexistencia de flujo génico entre poblaciones, aunque el número efectivo entre poblaciones también es bajo, 6 para El Zotz y 15 para Cahui. El test de correlación entre la distancia geográfica y la distancia genética mostro que no existe ninguna relación entre ambas.

De esta manera, se puede concluir que los esfuerzos que se han estado realizando para el mantenimiento de las especies en estas áreas deben reforzarse, en particular el cuidado y establecimiento de los corredores biológicos por los cuales estos murciélagos y otras especies se mueven. Otro esfuerzo que debe realizarse es el estudio de la fenología de plantas existentes y el cultivo de las mismas que provean mayor alimento y refugio para las especies.

También se espera generar conocimiento más profundo acerca de las características genéticas de organismos claves como los murciélagos y contribuir a sentar las bases para la creación de una línea base para la aplicación de estudios genéticos para fines de conservación. El conocimiento generado a través de esta investigación podrá ser utilizado en la propuesta de estrategias para el monitoreo de áreas protegidas y sus alrededores y con el cumplimiento de importantes Convenios Internacionales firmados por Guatemala.

Palabras Clave.

Flujo génico, *Artibeus jamaicensis*, fragmentación, área perturbada, conservación.

2. Introducción:

En la actualidad existe una rápida y alarmante pérdida de cobertura forestal y con ello una disminución en la calidad ambiental en el planeta (PNUD, 2007). Dicha condición se ve agravada por vacíos de información existentes relacionados con aspectos importantes de la biodiversidad, así como con estrategias eficientes para la evaluación y monitoreo de las perturbaciones ambientales y sus efectos en la biodiversidad, sobre todo en áreas naturales importantes y centros de diversidad del planeta (Groom, Meffe, & Carroll, 2006; Racey & Entwistle, 2003). La Reserva de la Biosfera Maya es una parte fundamental del ecosistema trinacional de la Selva Maya y es uno de los pulmones más importantes del planeta, sin embargo ésta se ve afectada por la pérdida de cobertura forestal en una medida de 73,000 hectáreas de bosque cada año y presenta una tendencia estable hacia la deforestación desde el 2001 (Maldonado, Navas, & Tavico, 1999 ; Monitoreo, 2009, 2010; Tattenbach, 2001; UVG, 2006).

Para el manejo y conservación eficiente de las áreas protegidas se necesitan estudios sobre la dinámica ecológica de las especies de flora y fauna, sobre los factores sociales que los rodean, las interacciones entre diversos organismos, los efectos de la fragmentación sobre especies, entre otros (Findley, 1993; Groom, et al., 2006; Ranjit, 1994). Uno de los estudios que han sido dejados a un lado en Guatemala, quizá debido a la naturaleza del mismo, son aquellos relacionados con las características genéticas de las poblaciones de los diferentes taxa que conforman la biodiversidad. Estudios de esta índole permiten conocer no solo la capacidad real de los organismos para adaptarse y sobrevivir en las áreas protegidas, tal y como existen en la actualidad, sino que también permitiría conocer la estructura poblacional de una forma comparativamente más rápida y profunda que los análisis ecológicos.

Entre la biodiversidad que habita las áreas protegidas nacionales existen muchas especies de gran importancia ecológica. Sin embargo, los murciélagos frugívoros neotropicales son un componente abundante de las faunas

tropicales cuyo rol es determinante en el mantenimiento y regeneración del bosque, a través de la dispersión de semillas de un gran número de plantas, incluyendo especies vegetales de las que depende la sobrevivencia de muchas especies de fauna (Bonaccorso, 1979; Ortiz-Pulido, Laborde, & Guevara, 2000; Terborgh, 1983). Los murciélagos pueden considerarse como una especie clave para el estudio de dinámica ecológica y estructura poblacional y pueden además ser utilizados como indicadores de la calidad ambiental de las áreas protegidas (Fenton, et al., 1992; R. Medellín, Equihua, & Amín, 2000; Zarza, 2001).

El objetivo principal del presente proyecto es determinar el flujo génico de murciélagos en un área protegida (Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz) y sus zonas de amortiguamiento, utilizando herramientas genéticas en murciélagos filostómidos. Dicho objetivo se alcanzará por medio del análisis de microsatélites en las poblaciones de diferentes parches de dichos grupos.

La importancia de este estudio radica en que contribuirá en la propuesta de herramientas eficaces para la evaluación y monitoreo de las áreas protegidas de la RBM usando como modelo el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz y de esta manera se podría proponer dicha área para el manejo trinacional de la Selva Maya; así mismo creará las bases para estudios más completos de ecología molecular de especies paisaje por medio de análisis de ADN, para la comprensión y apoyo en la solución de problemas en conservación para Guatemala. Ya en diferentes países como Brazil, México, Estados Unidos y algunos países Europeos, estas herramientas han sido utilizadas para la toma de decisiones en conservación y han tenido resultados positivos. Es por esto que el presente proyecto contribuirá con el cumplimiento de compromisos adquiridos por Guatemala a través de Convenios Internacionales de gran importancia.

3. Antecedentes

3.1. Planteamiento del problema

Actualmente la tasa de pérdida de la cobertura vegetal es acelerada, tanto dentro como alrededor de las áreas protegidas nacionales. Este proceso es complejo, ya que a través de él no solamente se pierde diversidad de especies de flora y fauna sino también las relaciones simbióticas que existen entre dichas especies.

La biodiversidad es la base de los sistemas productivos del país, es por ello que los beneficios que los guatemaltecos obtienen de ella también se ven afectados, no solo por la pérdida de ésta sino también por las complejas relaciones existentes entre ella que se ven alteradas (ej. polinizadores y plantas polinizadas). Es muy difícil regenerar los beneficios de la biodiversidad en sistemas ecológicos aislados. De lo anterior se puede mencionar los siguientes puntos:

- Es de vital importancia el estudio y conocimiento de las dinámicas ecológicas que se presentan dentro de zonas protegidas y en las zonas fragmentadas por la pérdida de la cobertura vegetal y el cambio del uso del suelo por el ser humano.
- Debido al acelerado proceso de degradación del hábitat y a la enorme necesidad inmediata de proponer estrategias eficientes de manejo y regeneración, que estén en comunión con las comunidades ecológicas, es fundamental la creación y aplicación de una herramienta rápida que proporcione información sobre las características internas de los organismos que realmente determinan su sobrevivencia.

Debido a que el estudio de la herencia y de las dinámicas ecológicas en la mayoría de organismos es compleja, la aplicación de datos moleculares en la conservación de la biodiversidad y los recursos naturales ha sido implementadas principalmente, en países desarrollados que poseen

movimientos conservacionistas fuertes y consolidados. Casi el 30% de Guatemala está representado por áreas protegidas, sin embargo, éstas se ven afectadas por la presión humano y los cambios en el uso del suelo (Anexo. Figura 14.1).

Aunque el presente proyecto se limita al Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz en Peten, éste representa un proyecto piloto para la aplicación de las herramientas moleculares en la comprensión de las dinámicas ecológicas en las áreas protegidas y los corredores biológicos en Guatemala.

A nivel internacional, el uso de herramientas moleculares se ha extendido enormemente. A través de ellas se ha obtenido información importante que se utiliza para el beneficio del ambiente, de las comunidades humanas que viven alrededor de los bosques y de diversos tipos de industria (Mollinedo, 2000; Noss, 1983). Sin embargo Guatemala se ha quedado rezagada en la implementación de dichos estudios, debido a la falta de científicos que trabajen en este campo así como la falta de financiamiento para investigación en esta área. A pesar de que muchos científicos han tomado muestras de especímenes nacionales para realizar estudios moleculares, dichos esfuerzos no se han socializado ni han contribuido directamente en la toma de decisiones en la conservación de la biodiversidad guatemalteca. Esta realidad resalta que ha llegado el momento para que las entidades nacionales, en especial los científicos de la Universidad San Carlos de Guatemala, tomen una participación activa e inmediata en la generación de conocimiento en este campo.

Por eso mismo la pregunta que se plantea en el presente proyecto es:

¿Puede la fragmentación del bosque alrededor del Biotopo del Zotz afectar el flujo génico de las poblaciones de *Artibeus jamaicensis*?

4.2. Marco Teórico (Trabajo, experiencias en Guatemala)

En Guatemala el estudio genético de las poblaciones animales aún no ha sido desarrollado. No se han realizado hasta la fecha estudios de ecología

molecular con animales vertebrados y mucho menos con especies paisaje. Sin embargo a nivel de centroamericano se han realizado estudios genéticos sobre filogenia y filogeografía de algunas especies de murciélagos. Con citocromo b se ha estudiado el grupo de *A. jamaicensis*, una de las especies que se utilizarán para el estudio de la diversidad genética en el presente proyecto, que muestran que éste se encuentra separado en tres linajes y que posee un posible origen centroamericano (Larsen, et al., 2007). Estudios del ADN mitocondrial y morfometría evidencian la separación de dicha especie en dos clados monofiléticos, las poblaciones mexicanas de *A. jamaicensis* (excepto Yucatán) y las poblaciones de Yucatán junto con el resto de Centroamérica (Guerrero-Enriquez, De Luna, & González, 2004); dicho estudio, sin embargo no consideró poblaciones procedentes de Guatemala, Salvador y Nicaragua. Análisis citogenéticos han confirmado esta tendencia en el género *Roghessa* (Baird, Hillis, Patton, & Bickham, 2008).

Estudios de estructura, diversidad genética y flujo génico en murciélagos, tema que se tratará en el presente proyecto, se han realizado en México con especies importantes como *Nyctinomops laticaudatus* (Morales, 2009). Todos estos proyectos de investigación, aunque tratan de distintos aspectos genéticos de los murciélagos, resaltan la importancia de la región mesoamericana (sureste de México, Guatemala, Honduras y El Salvador) como un área de alta diversidad genética y centro de especiación. Esta diversidad debe ser analizada en poblaciones específicas dentro de áreas protegidas específicas, para conocer el efecto del manejo actual de dichas áreas sobre el reservorio genético que hasta ahora ha mostrado ser importante en la diversidad de especies existente.

Aunque en Guatemala no se tiene registro de ningún estudio que aplique herramientas genéticas para la comprensión y solución de problemas en conservación, si han habido algunos estudios que utilizan herramientas ecológicas más comunes para el monitoreo de las áreas protegidas, tales como el uso de indicadores biológicos. Los murciélagos son herramientas biológicas útiles como indicadores de la perturbación de un área (Fenton, et al., 1992; R. Medellín, et al., 2000; Rodríguez, 2000; Schulze, Seavy, & Whitacre,

2000; Zarza, 2001) y los estudios más relevantes que han probado la utilidad de los murciélagos para evaluar el grado de perturbación en Guatemala son el de Schulze y colaboradores (2000) y Rodríguez (2000) y en el sur de México, Medellín y colaboradores (2000).

La implementación de los murciélagos como grupos indicadores de perturbación ya es una realidad en otros países del mundo como México. Para el año 2000, la técnica de utilizar murciélagos como indicadores de perturbación había sido adoptada en al menos 3 Reservas de la Biosfera en México, para evaluar el estado de conservación de distintas áreas en cada Reserva (R. Medellín, et al., 2000).

- **Importancia ecológica de los murciélagos**

Los murciélagos son un taxón vital en los ecosistemas terrestres, ya que cumplen una gran variedad de roles en las comunidades tropicales. Los murciélagos comprenden aproximadamente el 50% de todas las especies de mamíferos en los bosques tropicales húmedos (Estrada, Coates-Estrada, & Meritt, 1993). A pesar de ello, la abundancia y el rol de éstos en los ecosistemas terrestres es usualmente subestimada (Falcão, Rebêlo, & Talamoni, 2003).

Todos los murciélagos benefician al humano de manera directa o indirecta. Un gran número de plantas tropicales son polinizadas por éstos, incluyendo plantas de importancia económica como el banano, marañón y mango (Reid, 1997). Contribuyen a mantener la diversidad de los hábitats no perturbados y son esenciales en la regeneración de áreas perturbadas, al dispersar semillas de plantas pioneras (Fleming, 1988). Ayudan también a controlar poblaciones de insectos, disminuyendo plagas que pueden generar devastadores pérdidas económicas (Whittaker & Jones, 1994). De tal forma que las funciones de los murciélagos en los ecosistemas neotropicales son vitales ya que mantienen la dinámica de los bosques y actúan como reguladores del tamaño poblacional de distintas especies (R Medellín, 1993).

Los murciélagos frugívoros neotropicales son un componente abundante de las faunas tropicales y poseen un rol importante en la regeneración del bosque al

dispersar semillas (Bonaccorso, 1979; Ortiz-Pulido, et al., 2000; Terborgh, 1983); además se encuentran en todos los tipos de hábitat (Estrada, et al., 1993) y transportan frutos a largas distancias del árbol parental (Heithaus, Fleming, & Opler, 1975). La dispersión de semillas llevada a cabo por murciélagos es muy importante en hábitats fragmentados (R Medellín & Gaona, 1999) en donde la dispersión de semillas de árboles y arbustos pioneros es fundamental para que inicie el proceso de sucesión vegetal. Los murciélagos favorecen la recolonización de plantas en áreas degradadas (Whittaker & Jones, 1994).

La lluvia de semillas generada por murciélagos es abundante y contiene al menos el 50% de las especies de árboles y arbustos identificados como especies clave en las etapas tempranas de sucesión (Gardner, 1977). Debido a que los murciélagos se encuentran entre los principales responsables de la dispersión de semillas en los bosques y áreas estudiadas (R Medellín & Gaona, 1999; Mickaël & Jouard, 2007; Schulze, et al., 2000), esto los hace potenciales candidatos para programas de regeneración y restauración ambiental de hábitats altamente degenerados (Echeverría, 2007; R Medellín & Gaona, 1999).

También se encuentran implicados en una serie de procesos ecológicos que mantienen el equilibrio en los bosques y que permiten su mantenimiento y regeneración. Entre ellos están la polinización de varias plantas, incluso de valor comercial, y la regulación de poblaciones animales como insectos plaga y vertebrados pequeños con lo cual aportan beneficios económicos (Gándara, Correa, & Hernández, 2006; Heithaus, et al., 1975; R Medellín & Gaona, 1999; Mickaël & Jouard, 2007; Schulze, et al., 2000; Whittaker & Jones, 1994).

- **Los murciélagos como indicadores biológicos**

Los murciélagos han sido propuestos como útiles indicadores biológicos para monitorear los efectos de perturbación en el ambiente y con ello determinar la importancia relativa de las áreas para propósitos de conservación o para evaluar la eficiencia de las medidas de conservación en un área protegida.

Esta hipótesis se ha respaldado en investigaciones, algunas de las cuales se han realizado en la región del sureste mexicano y Petén (Fenton, et al., 1992; R. Medellín, et al., 2000; Zarza, 2001). Los murciélagos son abundantes, tienen gran diversidad y especialización en dietas, refugios y hábitats, son fáciles de muestrear, y con ello cumplen con varios requerimientos descritos de las especies indicadoras. Especies de murciélagos que presentan dietas, refugios y hábitat muy específicos responden a las fluctuaciones ambientales a través de cambios en abundancia, diversidad y estructura de la comunidad (Bonaccorso, 1979). Además de considerar la diversidad y abundancia de especies como indicadores de perturbación, también puede utilizarse la identidad de la especie más abundante en el sitio de estudio (Fenton, et al., 1992; R. Medellín, et al., 2000; Zarza, 2001).

La subfamilia de murciélagos Phyllostominae (familia Phyllostomidae) ha sido utilizada para estudiar la perturbación en los hábitats tropicales de América, sus miembros suelen desaparecer de áreas perturbadas y por ello se les considera indicadores de hábitat no perturbados. Son muy sensibles a la alteración del hábitat, ya que esta subfamilia contiene una alta diversidad de especies e incluye un gran número de especies asociadas al bosque (R. Medellín, et al., 2000). Por otro lado, la presencia y abundancia de especies de pequeños frugívoros de la familia Phyllostomidae como *Artibeus jamaicensis*, suelen ser indicadores de hábitat perturbados (Fenton, et al., 1992; Marinho-Filho, 1991; R. Medellín, et al., 2000; Olea, Lorenzo, Naranjo, Ortiz, & León, 2007; J. Ortega & Castro-Arellano, 2001; Schulze, et al., 2000).

Debido a que los murciélagos son organismos muy móviles, las especies que aparecerían en las áreas de estudio reflejarían la fauna de un área mucho mayor (Burgman, Lindenmayer, & Elith, 2005. ; Findley, 1993; Redford, Sanderson, Robinson, & Vedder, 2000). Los murciélagos como un grupo de especies paisaje permiten estudiar el paisaje para determinar si las actividades humanas amenazan su integridad. La sobrevivencia de las especies que conforman la comunidad de murciélagos, especialmente aquellas indicadoras de hábitat no perturbados (Phyllostominae), dependen de su habilidad para tolerar fluctuaciones a gran escala en la disponibilidad de recursos críticos. De

tal forma que si la viabilidad de las poblaciones de murciélagos en el paisaje se encuentra amenazada, es muy probable que la integridad del paisaje como tal se encuentre también amenazado (Coppolillo, Gomez, Maisels, & Wallace, 2004; Harrison, Fahrig, & Merriam, 1995; Kinnaird, O'brien, & Suryadi, 1996; Lambeck, 1997; Sanderson, Redford, Vedder, Coppolillo, & Ward, 2002).

- **Estudios genéticos para la conservación.**

Una nueva área de la genética implica el uso de la información genética para estudiar la diferenciación de poblaciones y preservar especies como entidades dinámicas capaces de adaptarse y pasar su información genética (A. Estoup, Solignac, Cornuet, & Scholl, 1996; Gottelli, et al., 1994). En ella se contempla el manejo de pequeñas poblaciones, resolución de dudas taxonómicas, definición de unidades de manejo y entendimiento de la biología de las especies.

La UICN, utiliza cinco diferentes términos para clasificar especies en las diferentes categorías que posee; la tasa de caída en el tamaño de la población, restricción del área del hábitat, el tamaño actual del tamaño de la población y la probabilidad de extinción. Muchos de estos aspectos suelen verse mal estimados al no considerar la información de cada organismo, ejemplo, el tamaño real de una población es mucho mayor que el número efectivo (genético).

Existen diversos temas importantes a la hora de buscar conservar especies.

- Depresión endogámica; hace que surjan genes deletéreos que pueden hacer menos viables poblaciones naturales.
- Pérdida de variabilidad genética que impide que los organismos puedan responder favorablemente al cambio ambiental.
- Fragmentación de poblaciones y reducción de flujo génico.
- Adaptación genética a cautiverio y domesticación, que tiene efectos secundarios en infestación en áreas humanas y reintroducción.
- Definición de unidades de manejo entre especies.

- Uso de genética para entender aspectos biológicos individuales de las especies para su uso en la conservación de las mismas.

Todo lo anterior suele verse agravado en poblaciones de organismos que se encuentran en áreas pequeñas o cuyo número se ha visto disminuido, por lo cual se convierte en el principal objetivo de genética de la conservación la determinación de las características genéticas de los organismos. Derivado de lo anterior el uso de los datos genéticos generados, se han definido Unidades significativas de Evolución, las cuales tienen el fin ayudar a mantener y aumentar en lo que sea posible el estado frágil de las especies (Frankham, Ballou, & Briscoe, 2005; Moritz, 1994).

- **Estimación del efecto de la fragmentación sobre el flujo génico de murciélagos *Artibeus jamaicensis*.**

El presente trabajo es una primera aproximación al estudio de la diversidad genética y flujo génico de murciélagos en áreas protegidas. El principal fin de la creación de las áreas protegidas es el mantenimiento de áreas donde la diversidad de organismos pueda mantenerse. El estudio de diversidad a nivel ecológico muchas veces deja de fuera aspectos tan importantes como la diversidad génica y el flujo génico. Los análisis genéticos han sido efectivos en estudiar y analizar la diversidad a estos niveles más profundos. Sin embargo una discusión que siempre se ha planteado es que carece de los métodos tan complejos como los presentes en análisis ecológicos como ecología del paisaje. El nivel de profundidad que los análisis genéticos pueden tener permiten que información más completa y de mejor calidad pueda obtenerse con mucho menos esfuerzo de campo comparado con la ecología del paisaje. Sin embargo, para completar y aprovechar al máximo la información obtenida se está comenzando a desarrollar una nueva área de estudio, la genética del paisaje. Aún es necesario mucho camino que recorrer, pero mediante el uso de las herramientas para análisis genéticos puede obtenerse información útil e interesante para la comprensión de los fenómenos biológicos y genéticos. En el presente trabajo se utilizan diversas herramientas para medir la diversidad

genética, tales como los índices de heterocigocidad, las pruebas de equilibrio de Hardy Weinberg, Test de Mantel, Amova y la simulación de migración por medio de un programa basado en máxima verosimilitud que realiza coalescencia (Beerli, 2010; Dieringer & Schlötterer, 2003; Laurent Excoffier, Laval, & Schneider, 2000; Rousset, 2011).

La coalescencia es una nueva área en la genética de poblaciones que se basa en el seguimiento de mutaciones en una población, simulando sus genealógicas en generaciones anteriores hasta llegar al ancestro común más reciente.

Mediante esta simulación en reversa hasta coalescer en el ancestro común más reciente permite generar una explicación del grado y la dirección de la migración, tasa de mutación y número efectivo de las poblaciones que se estudian. Es por medio de este programa que se espera tener una aproximación más certera del grado de flujo génico que existe en el área protegida. Al reunir toda la información de la posible tasa de migración, los valores de diferenciación genética y las características de las áreas protegidas se espera determinar el efecto que tiene la fragmentación sobre el flujo génico de los murciélagos.

Los valores que se analizan son $\Theta = [x Ne m\mu]$ y $M = (m/m\mu)$.

Donde $x =$ es un valor establecido para los organismos, cuando son diploides nuclear el valor es de 4 (como en el caso de microsatélites nucleares).

$Ne =$ es el número efectivo de la población, es decir el número real de individuos que está contribuyendo a la diversidad genética en la población.

$m =$ es la tasa de migración, en términos genéticos, es decir flujo génico. $\mu =$ es la tasa de mutación en la población.

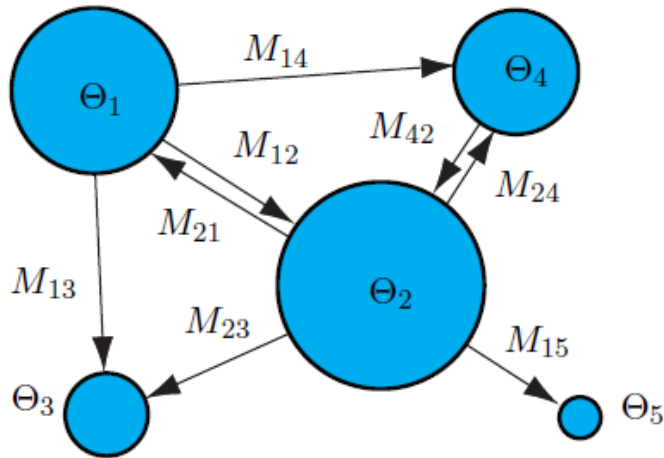


Figura 1. Gráfica que muestra la forma en que se analizan los valores de migración y mutación expresados a través de M y Θ .

- **Estructura genética poblacional**

El flujo génico es una fuerza evolutiva que promueve la homogenización de las frecuencias alélicas dentro de una misma población e influye en el efecto de otras fuerzas evolutivas tales como la selección y la deriva génica (Balloux & Lugon-Moulin, 2002). Por el contrario, la estructura poblacional se refiere a la dinámica en la que individuos de una población se subdividen en subpoblaciones de menor tamaño en las que se da apareamiento entre individuos (Hartl & Clark, 1997). El resultado de dicha dinámica es que las subpoblaciones se diferencian genéticamente (frecuencias alélicas entre las subpoblaciones son diferentes), como consecuencia de que las probabilidades de apareamiento entre dos individuos escogidos al azar en una población son diferentes (Hamilton, 2009).

La diversidad genética dentro de las subpoblaciones disminuye cuando una población presenta estructura, ya que los apareamientos ocurren predominantemente entre individuos de una misma subpoblación; esto a su vez puede aumentar el nivel de endogamia (Balloux & Lugon-Moulin, 2002; Hartl & Clark, 1997). Los estadísticos F representan el método más utilizado para medir la estructura genética (Wright, 1931) y representan una medida de la deficiencia de heterocigotos en una población con respecto a los

heterocigotos que se esperarían de una población en Equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW).

Los estadísticos de F son tres. (1) F_{IS} mide la desviación del EHW dentro de las subpoblaciones, los valores negativos representan un exceso de heterocigotos mientras que los positivos, una deficiencia de éstos. (2) F_{IT} mide de la desviación del EHW en toda la población. (3) F_{ST} mide la divergencia genética entre subpoblaciones, yendo de 0 cuando hay nula divergencia, a 1 si todos los alelos son diferentes entre las subpoblaciones (Allendorf & Luikart, 2007).

- **Microsatélites como marcadores de biodiversidad.**

Microsatélites es un término genérico que se utiliza para describir motivos de secuencias cortas repetidas en tándem (de no más de seis pares de bases), generalmente en zonas no codificantes del DNA, que están presentes en todos los organismos existentes. Son neutros, co-dominantes y poseen una alta tasa de mutación, lo cual los hace altamente polimórficos y los convierte en marcadores genéticos muy útiles (Anexo, Figura 14.2).

La dinámica evolutiva de los arreglos repetitivos ha sido examinada usando varios modelos empíricos y teóricos, observando que los procesos de mutación en los mismos pueden ser más complejos de lo que previamente se creía (Bowcock, et al., 1994; Estoup A, 1998; A Estoup, Garnery, Solignac, & Cornuet, 1995; A. Estoup, Taillez, Cornuet, & Solignac, 1995; Frankham, et al., 2005; Goldstein, 1999; Stow & Briscoe, 2005; Taylor, Sherwin, & Wayne, 1994). Debido a sus características y la información que proporciona sobre diversidad genética a pequeñas escalas, los microsatélites han cobrado gran auge en el estudio de ecología de organismos.

5 Justificación

Las áreas protegidas y la biodiversidad nacional se encuentran seriamente amenazadas, principalmente por procesos como la degradación y pérdida de hábitat (CONAP, 1999a, 1999b, 2001; Groom, et al., 2006; Racey & Entwistle, 2003), los cuales ponen en riesgo los sistemas productivos que dan soporte a la sociedad e incluso repercuten en la calidad de vida de los guatemaltecos. Dicha calidad de vida se ve alterada a través de la disminución o pérdida de servicios fundamentales que proveen las áreas naturales, tales como la generación de agua, control de erosión de suelos, prevención de desastres naturales y mitigación del cambio climático; así como de oportunidades de desarrollo para el país como la generación del 31% del PIB, que representan las áreas protegidas a través del turismo y los incentivos económicos (Castro, de León, & 2009., 2006; CONAP, 2001, 2006; PNUD, 2007). De allí que la calidad de vida de los guatemaltecos, especialmente de aquellos que viven en las áreas rurales, dependen de forma directa o indirecta de la conservación de las áreas protegidas nacionales.

Ante este panorama surge la importancia de implementar métodos que permitan monitorear la integridad y el estado de conservación de las áreas protegidas del país. El uso de especies paisaje que son claves en los ecosistemas es una herramienta útil y de gran alcance para lograr dicho objetivo. Los murciélagos son especies de paisaje y útiles indicadores biológicos que, de forma relativamente sencilla y económica, generan información acerca de los efectos de las perturbaciones en los espacios naturales (Fenton, et al., 1992; Marinho-Filho, 1991; R. Medellín, et al., 2000; Olea, et al., 2007; Schulze, et al., 2000; Zarza, 2001). Al ser especies de paisaje, los murciélagos proveen datos acerca de la funcionalidad, integridad y resiliencia de los ecosistemas naturales (Sanderson, et al., 2002) proveyendo información relevante y actualizada acerca del estado de las áreas protegidas. Los datos generados en el presente proyecto permitirán analizar la eficacia de las técnicas moleculares para la retro-alimentación de las estrategias de conservación de las áreas protegidas nacionales y de esta forma, contribuir en

un futuro en el largo plazo, al fortalecimiento del SIGAP a través de la creación de programas para el Monitoreo de áreas protegidas.

En Guatemala no existen estudios que permitan conocer la dinámica ecológica y genética de las especies de murciélagos y de sus ecosistemas. Aunque se tienen inventarios de la diversidad biológica de especies en Guatemala, aspectos más profundos de estas especies, tales como el grado de endogamia, flujo génico y diversidad genética dentro de sus poblaciones son totalmente desconocidos. Este vacío de información debe ser abordado puesto que nos indica el grado en que estas especies se han visto afectadas por perturbaciones ambientales, cuánto tiempo y grado de degradación más podrían resistir o si las mismas están al borde de entrar en extinción. Este tipo de conocimiento se encuentra generalmente fuera de los alcances de estudios ecológicos y es por esto que puede sobreestimarse las probabilidades de sobrevivencia de las especies amenazadas. La importancia del presente proyecto radica en que incorpora técnicas moleculares para estudiar la dinámica genética y ecológica de murciélagos en Guatemala y su aplicación en la solución de problemas de conservación, siendo el primer trabajo de esta índole que se realiza en el país. De esta manera también se espera beneficiar a las comunidades, ya que con una herramienta rápida y muy sensible como lo son las técnicas moleculares nos permitirá definir qué tipos de uso de suelo podrían ser tolerados e incluso beneficiados en áreas de amortiguamiento (Universidad Rafael Landívar, 2006; Wu & Smeins, 2000).

6 Hipótesis

Los parches de bosque presentes alrededor del Biotopo del Zotz ayudan a mantener el flujo génico y diversidad genética de *Artibeus jamaicensis*.

7 Objetivos

7.1 General

Establecer el efecto de la fragmentación del bosque en la zona de amortiguamiento del Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz sobre el flujo génico y estructuración poblacional de *Artibeus jamaicensis*.

7.2 Especifico

Analizar los resultados obtenidos a partir de los microsatélites de las poblaciones de murciélagos colectados en el Biotopo El Zotz y en su zona de amortiguamiento.

Determinar **flujo génico** y diversidad genética de poblaciones de *Artibeus jamaicensis*.

Deducir el **estado de conservación** de la zona de amortiguamiento del Biotopo del Zotz y sus efectos sobre la diversidad génica de poblaciones de *Artibeus jamaicensis*.

8 Metodología:

8.1 Área de estudio:

El presente estudio se llevó a cabo en el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz y el Biotopo Cerro Cahui. Ambas áreas son Zonas Núcleo (ZN) de la Reserva de la Biosfera Maya en Peten. Estos sitios de estudio se escogieron con base en el grado de fragmentación en el paisaje circundante, así como por la seguridad y accesibilidad que presentaban debido a la difícil situación social y política que el país está atravesando.

8.2 Diseño:

Dentro de cada área protegida se muestrearon distintas localidades con el objetivo de incrementar las capturas de murciélagos. Las localidades de estudio se escogieron con base en el historial de capturas de años anteriores (A.P Calderón, 2008; A.P Calderón, 2009) así como por la presencia y abundancia de árboles frutales. El área de estudio pertenece a la zona de vida de bosque húmedo-Subtropical cálido y presenta bosques mixtos, latifoliados y siempre verdes (ParksWatch., 2004; ParkWatch, 2004a, 2004b) (ANEXO Figura 14.3). Tanto El Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz como el Biotopo Cerro Cahui son administrados por la Universidad San Carlos de Guatemala, a través del Centro de Estudios Conservacionistas –CECON.

Para el presente estudio se utilizó la especie *A. jamaicensis* debido a que es una especie de murciélago muy común y representa la mayor parte de las capturas con redes de niebla en bosques tropicales (Handley, Wilson, & Gardner, 1991; Reid, 1997). Para la captura de individuos se colocaron 6 redes de niebla de 12m. de largo en cada uno de los sitios de estudio durante un lapso de 6 a 12 noches (Figura 1). El esfuerzo entre localidades de muestreo fue variable debido a que el muestreo se realizó hasta que se colectaron al menos 15 individuos por especie.



Figura 2. Redes de niebla utilizadas para la captura de murciélagos.

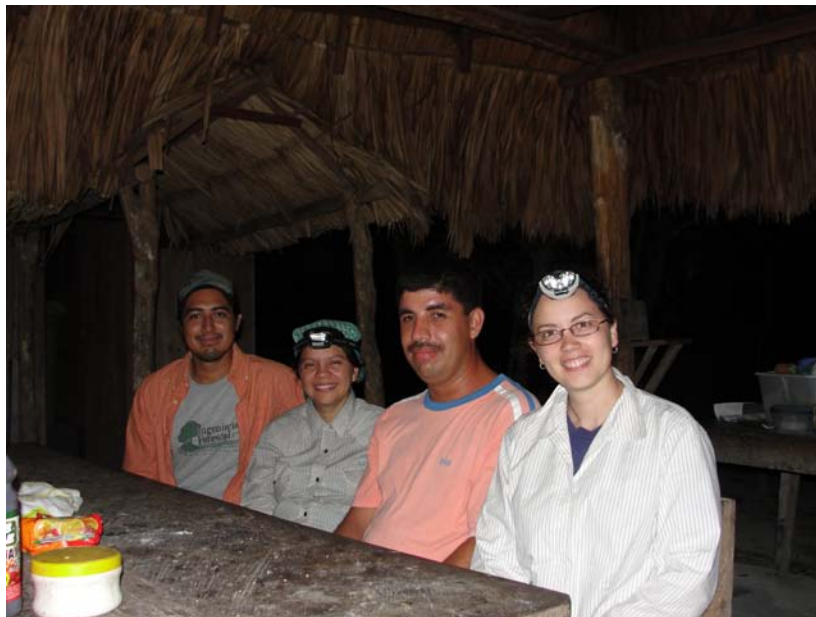


Figura 3. Equipo de colectores de campo (Investigadoras y guardarecursos de Centro de Estudios Conservacionistas –CECON-).

A los individuos de *Artibeus jamaicensis* que fueron capturados, se les extrajo una pequeña porción circular (5mm. De diámetro) del extremo del ala más próximo al cuerpo, haciendo uso de un cilindro para biopsia. Dichos cilindros son utilizados para remover muestras cilíndricas de tejido en humanos y han sido utilizados en varios estudios de genética de murciélagos ya que permiten cortar de forma precisa y sin causar daño (de Fanis & Jones, 1996; Kerth, Wagner, & König, 2001; S. Rossiter, Jones, Ransome, & Barratt, 2000; S. J. Rossiter, Burland, Jones, & Barratt, 1999). **ES IMPORTANTE RESALTAR QUE DICHO PROCEDIMIENTO NO ES INVASIVO Y QUE LA PORCIÓN DE PIEL REMOVIDA SE REGENERA FÁCIL Y RÁPIDAMENTE SIN CUIDADOS ADICIONALES. ADEMÁS DICHO PROCEDIMIENTO FUE REALIZADO SEGÚN LAS INDICACIONES DEL MANUAL DE RECOMENDACIONES PARA EL TRABAJO CON MURCIÉLAGOS DEL CONSEJO CANADIENSE DE PROTECCIÓN ANIMAL (CCAC, 2005) Y LAS INDICACIONES CIENTÍFICAS DETALLADAS POR LOS AUTORES ARRIBA MENCIONADOS (Figura 4).**

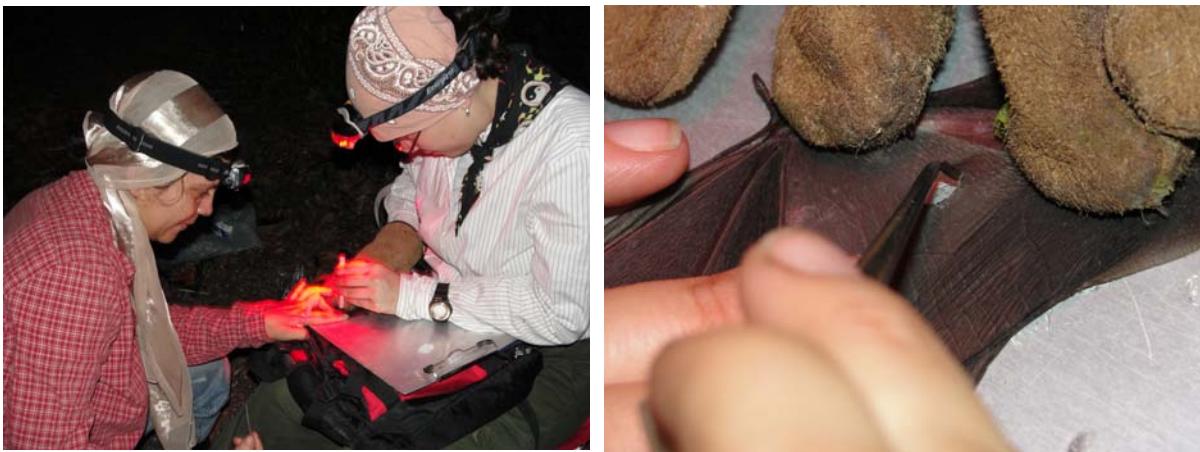


Figura 4. Colecta de tejido del ala de murciélagos.

Las 10 muestras de tejido colectadas en el campo de *Artibeus jamaicensis* se colocaron en viales con alcohol al 95% para preservar el material genético que posteriormente se transportó al Laboratorio de Entomología Aplicada –LENAP– de la Escuela de Biología de la Universidad San Carlos de Guatemala.

8.3 Obtención de datos genéticos.

El material biológico obtenido de los murciélagos se sometió a un proceso de extracción según instrucciones para el Kit DNeasy® Blood & Tissue (QIAGEN, Austin, Texas). Para la amplificación, se buscaron los dos mejores cebadores de microsatélites de los reportados por Ortega y colaboradores (2002). Estos son:

AjA40-F 5'-GATGTGAATGGTGTTTTTAGAGCTT-3'

AjA40-R 5'-CTCTACAGTGGACCCACATCATT-3'

AjA151-F 5'-GGGTGGAAAGGGAGAGAAAA-3'

AjA151-R 5'-GAAGCTCTTCCCTGACCACTTA-3'

(J. Ortega, Maldonado, Arita, Wilkinson, & Fleischer, 2002)

Se utilizaron las mezclas de reactivos para llevar a cabo la Reacción en Cadena de la Polimerasa y los ciclos de reacción según dicho autor, sin embargo se realizaron las modificaciones siguientes:

Se colocó fluoróforo a solo uno de los cebadores con el fin de poderlos diferenciar y visualizarlos de mejor forma.

Se utilizaron los reactivos con la siguiente concentración; MgCl₂ (cloruro de magnesio) a una concentración de 1.5mM, Buffer a una concentración final de 1X, dNTP 0.2mM, 0.4uM de cada primer Forward y Reverse y Taq en una concentración de 1.5 U. El ciclo del PCR consistió en 5 minutos a 94°C, seguido de 30 repeticiones de tres ciclos, 45 segundos a 94°C, 45 segundos a 56°C y 45 segundos a 72°C, para luego terminar con un ciclo de 10 minutos a 72°C y luego bajar hasta 4°C. El producto de Reacción en Cadena de la Polimerasa –PCR- fue enviado a secuenciar por INBIOTEC a DNA Core Sequencing Facility, University of Illinois at Urbana Champaign, siempre bajo un costo que se espera sea cubierto por los fondos de DIGI. Las secuencias de los tamaños de las bandas obtenidas fueron leídas en GENEMAPPER (J. Ortega, et al., 2002).

8.4 Análisis

Estructura genética poblacional, flujo génico y diversidad genética de murciélagos filostómidos

Se estudió el flujo génico entre poblaciones de las especies de *Artibeus* y el estado de diversidad genética de los mismos haciendo uso del programa Popgene v. 1.32, para determinar las frecuencias alélicas y el número de alelos privados, estos son aquellos alelos únicos y restringidos para una población en particular. Así mismo se estudió la estructuración poblacional de dichas especies en base al grado de endogamia, flujo génico y deriva génica, por medio del cálculo de la desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW), los estimados de fijación de Wright (F_{IS} , F_{ST} y F_{IT}) y la prueba de desequilibrio de ligamiento con el programa Genepop v. 4.0.7. (Moreno, 2009; Silverstein, Rexroad, & King, 2004).

Se determinó la diversidad genética por medio del índice de Nei y la distancia genética entre poblaciones ($D'N$) (Nei, 1978). Para no sobrestimar la diversidad anteriormente obtenida, se reportó el número observado de alelos, el número efectivo de alelos, el número efectivo de migrantes por generación (Nm) y el tamaño efectivo de la población (N_e), despejando la fórmula: $\theta=4N_e\mu$. Esto se realizó con el objetivo de conocer el número real de individuos que potencialmente transmiten su información genética a las siguientes generaciones, lo cual es importante pues nos ayudó a determinar la capacidad que posiblemente puedan poseer las poblaciones de estos murciélagos para soportar las perturbaciones ambientales y evitar así la extinción.

Para determinar si existe una correlación entre la estructuración poblacional observada y la distancia geográfica entre las poblaciones, es decir, si la diferenciación entre ambos puede deberse a causas naturales u otros factores, se utilizó el programa Arlequin v. 3.11 donde se realizó una prueba de Mantel y una prueba de AMOVA (Laurent Excoffier, Laval, & Schneider, 2005). Con los datos anteriormente obtenidos aún es necesario conocer si existen posibles disminuciones poblacionales que puedan afectar la transmisión de la

diversidad genética, para lo cual se utilizó el programa Structure v.2.2 y el programa Bottleneck v. 1.2.02 (Goldstein, 1999; Morales, 2009; Moreno, 2009; Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).

8.5 Sección III

8.5.1 Recursos Humanos

- Bióloga Patricia Landaverde. Encargada de realizar el trabajo molecular de procesamiento de las muestras, su amplificación con un termociclador. También coordina los aspectos administrativos del proyecto y colaborará en las giras de campo.
- Bióloga Ana Patricia Calderón. Encargada de la parte de campo, identificación de murciélagos, montaje de los mismos, colabora en los análisis y discusión de resultados, pues conoce muy bien el área de trabajo.
- Bióloga Elizabeth Solórzano. Encargada de trabajo molecular y administrativo a partir de agosto del 2011.
- Bachiller María de los Ángeles Ariza. Encargada de realizar análisis estadísticos simples y ayuda en el trabajo de campo y muestreo en el campo.

9 Resultados:

9.1 Trabajo de campo.

Se realizaron capturas mensuales de *Artibeus jamaicensis* y *Artibeus lituratus* durante el periodo de febrero a Julio del 2011 (Figura 4). El total de días efectivos de muestreo fue de 37. Se realizó un esfuerzo de muestreo variable en el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz y Biotopo Cerro Cahui ya que el objetivo del trabajo de campo no fue hacer comparaciones entre sitios sino capturar al menos 15 de individuos de *A. jamaicensis* por sitio para realizar análisis genéticos.



Figura 5. *Artibeus jamaicensis* (izquierda) y *Artibeus lituratus* (derecha).

Durante este periodo se lograron capturar 75 individuos de las especies de interés (Tabla 1). En el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz se capturaron 18 individuos de *A. jamaicensis* y 17 de *A. lituratus*, mientras que en el Biotopo Cerro Cahui se capturaron 30 *A. jamaicensis* y 10 *A. lituratus*.

Tabla 1. Capturas de *Artibeus jamaicensis* y *Artibeus lituratus* durante el periodo de febrero a Julio del 2011 en el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz y Biotopo Cerro Cahui, Peten, Guatemala.

SITIO DE MUESTREO	ESPECIE	NO. CAPTURAS
Biotopo San Miquel La	<i>Artibeus jamaicensis</i>	18
Palotada-El Zotz	<i>Artibeus lituratus</i>	17
Biotopo Cerro Cahuí	<i>Artibeus jamaicensis</i>	30
	<i>Artibeus lituratus</i>	10
	TOTAL	75

9.1 Diversidad Genética de poblaciones de *Artibeus jamaicensis*.

9.1.1 Diversidad alélica.

El marcador AJA040 muestra 25 haplotipos diferentes (la mezcla de un alelo en cada copia diploide del gen) para ambas poblaciones (Tabla 2). De los cuales solamente uno es homocigoto.

Al analizar la variación en base al tamaño del alelo (MSD) se observa para el caso del Zotz, que la variación entre poblaciones es mayor que la variación en el interior de la población. Para el caso de Cahú es todo lo contrario, se observa una variación interna en la población mayor que entre poblaciones. Esto también se observa en la covarianza entre poblaciones –Rho (is)- donde se observa un valor alto y positivo para el Zotz (0.8270) mientras que para Cahú se observa una variación negativa (lo cual puede ser un sinónimo de un exceso de homocigotos dentro de la población que provoca la diferenciación en la misma).

Tabla 2. Diversidad de Alelos para cada población con el marcador AJA040. También se muestra un análisis de la diversidad interna para dicho marcador en cada población. MSD = Mean Squared allele size Difference. Rho (is) Allele size based covariance.

Locus: AJA040																								

Allele sizes = allele names																								

Pop	Genotypes:																							
	193	200	201	200	203	206	204	208	202	205	206	209	206	207	212	208	216	192	193	190	188	212	218	Total
	201	203	203	204	206	206	208	208	209	209	209	209	211	212	212	216	218	219	219	220	221	221	222	
Z000089	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	10
C000079	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	15
Total:	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	25
	MSDintra		MSDinter		Rho(is)																			
Z000089	13.3		76.878		0.8270																			
C000079	245.6		163.93		-0.4982																			

El marcador AJA040 presentó 15 alelos diferentes y mostro una diversidad de 38 haplotipos (la mezcla de un alelo en cada copia diploide del gen) para ambas poblaciones (Tabla 3). Sin embargo, en esta ocasión para ambas poblaciones el marcador mostro una diversidad genética entre poblaciones mayor que la diversidad dentro de poblaciones. Así como una covarianza alta positiva, lo cual reafirma que la diferenciación entre poblaciones es mucho mayor -Rho (is)- entre poblaciones. El número de alelos encontrados para el marcador AJA151 fue de 21.

El porcentaje de alelos nulos en la población para ambos marcadores es relativamente bajo del 15%. Y de alelos privados es del 28%.

Tabla 3. Diversidad de Alelos para cada población con el marcador AJA151. También se muestra un análisis de la diversidad interna para dicho marcador en cada población. MSD = Mean Squared allele size Difference. Rho (is) Allele size based covariance.

9.2.2. Diversidad genética

```

locus: AJA151
-----
Allele sizes = allele names
-----
pop      Genotypes:
-----
141 142 143 142 155 156 158 161 163 164 164 164 165 168 160 165 166 170 172 171 169 170 171 165 171 168 171 177 175 176
141 142 143 157 157 158 158 163 163 164 166 167 167 170 171 171 171 172 172 173 174 174 174 175 175 176 176 177 179 180      Total
000089  1  0  2  1  0  1  0  1  0  0  0  0  1  0  1  0  0  0  0  2  0  1  0  0  0  1  0  0  0  0  12
000079  1  3  1  0  1  0  1  0  1  1  1  1  0  1  0  1  1  1  1  0  1  0  1  1  1  0  1  2  1  1  26
total:  2  3  3  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  1  2  1  1  1  1  1  1  1  2  1  1  38

-----
MSDintra  MSDinter  Rho(is)
-----
000089   37.167   328.11   0.8867
000079   11.269   306.02   0.9632
-----

```

Se puede observar que en general existió una deficiencia de heterocigotos para ambas poblaciones con ambos marcadores (Het obs vs Het exp). Sin embargo esta deficiencia fue más marcada con el marcador AJA151, el cual a su vez presenta mayor variación genética y mayores valores del Índice de diversidad de Shannon. También se puede observar que es este marcador AJA151 el cual presenta mayor proporción de alelos y mayores valores de Nei. Lo cual sugiere que su capacidad para detectar variación genética puede ser mejor y más confiable. En cuanto a la Diversidad genética de Shannon, fue Cahui con el marcador AJA151 quien presento un mejor rendimiento, mientras que el peor rendimiento, fue presentado por el Zotz con el marcador AJA040.

Tabla 4. Valores diversos de diversidad genética.

Locus name	Pop.name	Het obs	Het exp	Het RD	Var	ShannonID	MeanAllele	N.Alleles	Hs Nei	Fis,Pop
AJA151	Cahui	0.53846	0.958522	0.958522	150.118778	2.946393	164.134615	22	0.953243	0.435127
AJA151	Zotz	0.75	0.960145	0.960145	157.731884	2.694154	159.583333	17	0.943841	0.205374
AJA40	Cahui	0.66667	0.949425	0.949425	83.374713	2.626957	206.733333	16	0.937931	0.289216
AJA40	Zotz	1	0.947368	0.947368	36.765789	2.38889	208.65	12	0.921053	-0.085714

9.1.3. Chi cuadrado para diferenciación de frecuencias génicas.

El valor de Chi cuadrado en base al P-value, para ambas poblaciones, muestra que existe una diferencia marcada en cuanto a las frecuencias génicas esperadas y las observadas. Lo cual refuerza el hecho de que existe una diferenciación genética en las poblaciones.

Tabla 5. Prueba de Chi cuadrado para analizar la similitud de las frecuencias génicas.

P-value for each population pair across all loci (Fisher's method)			
Population pair	Chi2	df	P-value
Z000089 & C000079	4.89065	4	0.298702

9.2. Flujo Génico.

El programa Migrate proporciona información sobre los posibles eventos de migración existentes en las poblaciones en base los datos genealógicos obtenidos por medio de coalescencia. En estos se puede observar que el valor de migración para la mayor proporción de marcadores fue casi inexistente, excepto para AJA40 en el Cahui que es el único que muestra un valor de migración significativo, ya que un migrante por generación es suficiente para mantener la variación genética. Al observar los valores de migración totales para cada población se observan que estos valores son extremadamente bajos, lo cual es un sinónimo de no existencia de flujo génico para las poblaciones en ninguna de las dos vías. El número efectivo de las poblaciones también se ve bastante reducido para ambas 6.26 (13 individuos número real) individuos para el Zotz y 14.99 (26 individuos número real) individuos para Cahui.

Tabla 6. Tabla con los valores de migración, Número efectivo y migración para cada población y sus alelos. $\Theta = XNem \mu$ y $M = m/m \mu$.

Population	Loc.	Ln(L/L0)	$\Theta [x Ne m\mu]$	M (m/m μ)		m	Ne
				1,+ [+donator population]	2,+ [+receiving population]		
1.Cahui	1	0.016	0.0531	---	5.67E-07	0.000000	
	2	0.18	0.017	---	178.77	3.039090	
	All	-6.165	0.0355	---	7.161	0.254216	14.99
2.Zotz	1	0.016	0.021	20.367	---	0.427707	
	2	0.18	0.109	7.99E-07	---	0.000000	
	All	-6.165	0.0165	7.202	---	0.118833	6.25

En la Figura 6 se puede observar la representación gráfica de los resultados obtenidos con migrate, que corresponde a la proporción de mutación con el número efectivo de la población, la cual presenta valores mayores para la población de Cahui y valores de M (relación de migración vs tasa de mutación) mayores para el movimiento del Zotz a Cahui, que de Cahui al Zotz. Sin embargo, la tasa de mutación para ambos es casi inexistente lo cual se evidencia en las flechas cortadas.

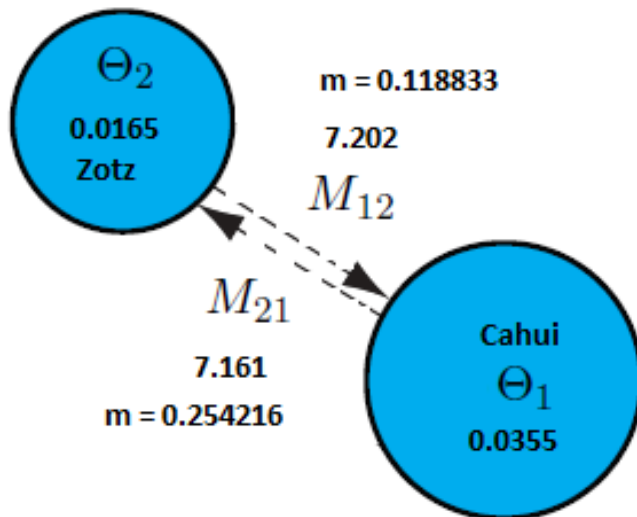


Figura 6. Gráfica que muestra la relación de mutación y migración con respecto a cada población.

9.3. Estructuración poblacional.

Los valores de diferenciación genética muestran que las poblaciones se encuentran diferenciadas tanto entre ellas como dentro de ellas. De igual forma el valor de F_{st} que se observa es de 0.35057 que indica una diferenciación alta entre poblaciones.

Tabla 7. Tabla con los valores de la prueba de diferenciación genética (AMOVA) entre poblaciones.

Source of variation	d.f.	Sum of Squares	Variance components	Percentage of variation
Among groups	1	15.417	0.80602 V_a	0.00
Among populations within groups	37	23.135	0.16519 V_b	36.38
Within populations	39	11.500	0.29487 V_c	63.61
Total	77	50.051	1.26608	
Fixation Indices				
F _{ST} :	0.35057			
F _{SC} :	0.35907			
F _{CT} :	-0.01325			

Los valores de diferenciación genética dentro de las poblaciones y entre las poblaciones son altos a excepción de G_{st} . Sin embargo este valor podría estar influenciado por la presencia de una tasa de mutación mayor que tiende a disminuir o a aumentar los valores de diferenciación observados en las poblaciones, como se observa en la tabla 7 cuyos valores de G_{st} y G_{st}' son extremos. Por esta razón se considera un mejor indicador de la estructuración poblacional los valores de F_{st} obtenidos.

Tabla 8. Tabla con los valores de diferenciación genética para todas las poblaciones y todos los loci.

Medida	Valor	P-value
global Fst over all loci:	0.05058	0.00928
global Fit over all loci:	0.267341	
global Fis over all loci:	0.269585	
Gst over all loci:	0.022782	0.03358
Gst' over all loci:	0.543244	0.03301

9.4. Distribución espacial. (Test de Mantel)



Figura 7. Imagen de Cerro Cahui y sus alrededores fragmentados. En rojo el paisaje con bosque continuo y en amarillo sitio de muestreo.



Figura 8. Imagen del Zotz y sus alrededores fragmentados. En rojo el paisaje de bosque continuo. Las figuras de llamas rojas representan los sitios de muestreo.

El test de Mantel, con un valor de R^2 de 0.0063, no muestra la existencia de correlación en una diferenciación genética entre las poblaciones debido a la influencia de la distancia. En las figuras 7 y 8 puede observarse el grado de degradación (fragmentación del hábitat) alrededor de las áreas protegidas del Biotopo Cerro Cahui y Biotopo San Miguel la Palotada El Zotz.

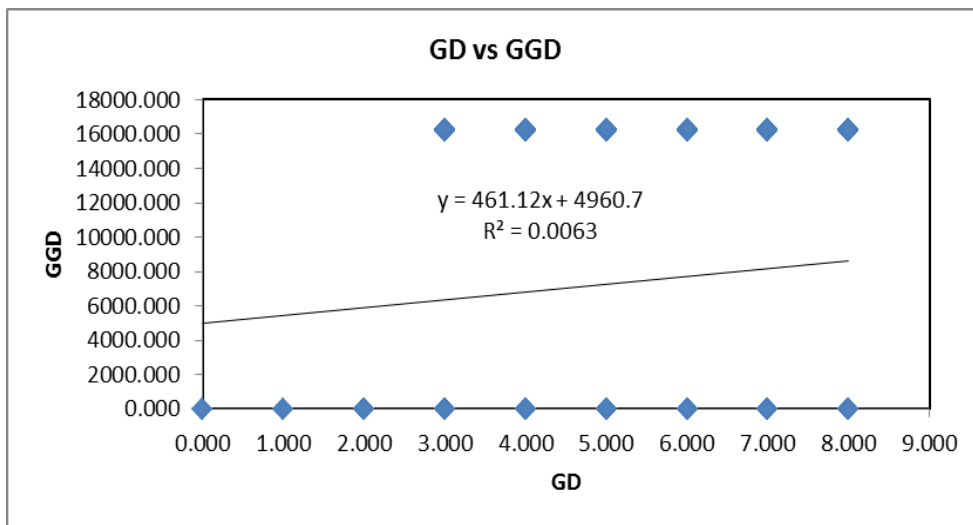


Figura 9. Test de Mantel.

10. Discusión:

10.1 Trabajo de campo.

El número de capturas obtenidas en esta temporada de muestreo fueron extremadamente bajas en comparación a las capturas reportadas para el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz en la misma temporada en años anteriores (Calderón 2008, 2009). Las localidades de muestreo en dicho Biotopo se ubicaron en sitios en los que se ha trabajado con anterioridad y para los que se tenían abundancias relativas altas de las especies de interés. Contrario a lo esperado, se obtuvieron capturas mínimas en comparación al 2008 y 2009, aun cuando se muestreo bajo condiciones favorables para la captura de murciélagos (e.g. luna nueva, ausencia de lluvia).

Las causas ecológicas que podrían estar influyendo en esta disminución significativa en las tasas de captura de murciélagos van más allá del alcance del presente trabajo. No podemos determinar con la información disponible si estos cambios son estacionales o si los murciélagos en el Biotopo están afrontando amenazas que estén poniendo en peligro a las poblaciones. Sin embargo, se lograron observar determinados eventos en el campo que podrían servir como insumo para plantear nuevas hipótesis en el futuro acerca de las dinámicas poblacionales de los ensambles de murciélagos en dicho Biotopo.

En la búsqueda de localidades con árboles de amate (*Ficus* spp.), chicozapote (*Manilkara zapote*) y jocote (*Spondias mombin*), las cuales sirven de alimento para las especies de interés (Ortega y Castro-Arellano, 2001), se pudo observar una disponibilidad de frutos extremadamente baja. La época de fructificación de estas especies en el Biotopo fue irregular a comparación con años anteriores (comunicación personal con guardarecursos y observación personal). En el caso del chicozapote, éste produce frutos desde enero a mayo (Galindo & Martínez, 2002), sin embargo, no se encontraron arboles con frutos sino hasta mayo y junio y la cantidad fue bastante baja en comparación con

años anteriores (observación personal). Esta misma tendencia se observó para el jocote (Chízar Fernández, 2009), cuya época de fructificación es de abril a octubre; así como para el amate.

Chapman y colaboradores (2005) evidenciaron una disminución en la proporción de individuos que producían frutos así como en la cantidad de fruta producida a causa de cambios de tipo climático en África. A una escala más pequeña, diversos investigadores han encontrado en *Arabidopsis thaliana* e incluso en *Zea mays*, conjuntos de genes implicados en la regulación de la floración en plantas, que se ven afectados por factores que se repiten cada año como la luz y la temperatura (Amasino, 2010; Bäurle & Dean, 2006; Greenup, Peacock, Dennis, & Trevaskis, 2009; Kobayashi & Weigel, 2007). De esta manera cambios en la proporción de luz y temperatura de un año a otro por fenómenos más conocidos en la región como el niño y la niña, podían ser responsables directos de los cambios fenológicos en las áreas de estudio. Consideramos que sería de gran relevancia diseñar estudios de largo plazo en el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz para esclarecer los patrones y alteraciones de fructificación de las plantas nativas y determinar si estos procesos observados en África y en plantas como *Arabidopsis thaliana* también podrían estar ocurriendo en las comunidades vegetales nativas de Guatemala. Esto es de importancia ya que si bien existen algunos estudios que evidencian como los cambios climáticos afectan la fenología de plantas en países de latitudes altas (Beaubien & Freeland, 2000; Bradley, Leopold, Ross, & Huffaker, 1999; Castellanos & Guerra, 2009), hay muy pocos datos a largo plazo de la fenología de plantas tropicales (Chapman, et al., 2005).

De acuerdo al historial de capturas y las observaciones realizadas en el campo consideramos que es fundamental contemplar la diversidad y disponibilidad de fuentes alimenticias y sitios de refugio para murciélagos en los sitios de estudio. La disponibilidad de refugios es un factor ecológico determinante en la abundancia y distribución local de las poblaciones de murciélagos (Kunz & Lumsden, 2003), mientras que la disponibilidad de alimento determina el tamaño y la complejidad de dichas comunidades (Dumont, 2003). Estos

factores sin duda deben ser implementados en estudios de murciélagos posteriores, ya que permitirían diferenciar entre los efectos reales de la fragmentación y aquellos provocados por diferencias entre los paisajes de estudio. Una consideración adicional es aumentar la complejidad del diseño experimental, de tal forma de que se tengan sitios de estudio con una gama de estados de fragmentación, lo cual permitiría relacionar el grado de fragmentación en un paisaje con la magnitud de la respuesta de la biodiversidad ante dicha fragmentación (Fahrig, 2003). Sin duda estudios de este calibre requieren de una cantidad significativa de recursos financieros y humanos, pero dicha inversión debe ser realizada si se desean obtener resultados conclusivos acerca de los efectos de la fragmentación sobre la fauna nativa del país. Sin duda este proyecto ha sido pionero en abordar el efecto de la fragmentación sobre comunidades de fauna nativa desde el punto de vista genético. Su importancia radica en que arroja luz en cuanto a las necesidades de diseño experimental que permitirán refinar futuros estudios genéticos para abordar el complejo tema del efecto de fragmentación sobre la fauna guatemalteca.

10.2. Diversidad Genética de poblaciones de *Artibeus jamaicensis*.

Como se muestra en las figuras 7 y 8 y en la Tabla 1, se trabajaron con dos áreas protegidas (sitios de muestreo), Biotopo Cerro Cahui y Biotopo del Zotz. Estos sitios de muestreos son considerados como dos poblaciones independientes y se asume que poseen flujo génico, lo cual es importante para el mantenimiento de la diversidad génica.

Como se menciona en la Tabla 4 se trabajaron con dos marcadores moleculares. Es decir, iniciadores para el proceso de reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Estos marcadores moleculares fueron el AJA151 y el AJA040.

En la diversidad alélica (tabla 2), se observa que el marcador molecular AJA040 posee mayor cantidad de haplotipos, al ser comparado entre los dos

marcadores. El total de alelos encontrados en ambas poblaciones (Cahui y Zotz) es de 15. En otros estudios se ha encontrado que la diversidad de alelos en Cozumel es de 14 alelos (Mendoza, 2011) y 10 en un área en Yucatán, en uno de los estudios pioneros para determinar la utilidad de los marcadores moleculares (J. Ortega, et al., 2002). Con este marcador se pudo observar un patrón diferente al analizar cada población. Al observar la diferenciación interna del Zotz y compararla con la diferenciación genética que presenta con Cahui, se encontró que la diferenciación entre poblaciones para el Zotz es mayor que la observada internamente. Por el contrario, los resultados muestran que la diferenciación genética interna en Cahui es muy alta. Al comparar esta variación interna de Cahui, con la diferenciación genética que presenta con el Zotz, se observó que posee un valor de diferenciación genética mucho mayor dentro de la población de Cahui que al ser comparada con la población del Zotz.

Por otro lado para el marcador molecular AJA151 (tabla 3) se observó que el número de alelos encontrados fue de 21. En otros estudios se observó una variación de 16 alelos en Cozumel (Mendoza, 2011) y 9 en un área de Yucatán (J. Ortega, et al., 2002). En general para ambas poblaciones se pudo observar una variación entre poblaciones mayor que al interior de las mismas.

Al determinar la cantidad de alelos presentes en cada población se puede observar que Cahui muestra mayor cantidad de alelos en comparación con el Zotz, presenta más del doble de alelos, lo cual nos puede mostrar una mayor variación genética en la población de Cahui.

También se puede observar una proporción moderada de alelos nulos y privados (15% y 28% respectivamente). En otros estudios se observó un 30% de alelos privados (Mendoza, 2011). La presencia de estos alelos pueden llegar a modificar los valores de frecuencias génicas para cada población, debido a un exceso de homocigotos, pudiendo llegar a afectar otros cálculos como frecuencias génicas, valores de diferenciación genética e incluso los cálculos de migración. El hecho de observar un valor de R_{ho} (is) negativo y una mayor diferenciación adentro de las poblaciones puede estar indicando un

exceso de estos alelos “únicos” en ciertas poblaciones y con ciertos marcadores. Esto puede deberse a diversos eventos tales como eventos de expansión demográfica reciente, con aislamiento entre poblaciones, lo cual contribuye a que estos alelos privados se observen solo en algunas poblaciones. Otro factor que puede influir es el mismo factor que presenta a los microsatélites como marcadores útiles, como lo es el hecho de que puedan presentar tasa de mutación altas, que aumenten la presencia de mutaciones que no son transmitidas o que surgen y se pierden rápidamente como parte de un proceso natural (Mendoza, 2011; Estoup, 1998).

La tabla 4 presenta una diferencia entre la heterocigocidad observada y la esperada muy alta, lo cual se refuerza con la prueba de Chi cuadrado - χ^2 - que le da significancia a esta diferenciación. Esto unido a los altos valores de diversidad genética y los números de alelos encontrados, así como la presencia de alelos nulos y privados, sugiere que existe algún factor que influencia en la aparición de variabilidad no compartida para cada población.

También se obtuvieron valores de estructuración genética adentro de las poblaciones - F_{is} - (Tabla 4), en estos valores se observan significativos para todas las poblaciones (lo cual significa un exceso de homocigotos) excepto para el Zotz con el marcador AJA040 el cual tiene un valor negativo (exceso de heterocigotos). Este último grupo, presenta menor representación según el índice de diversidad de Shannon, lo cual indica que sus valores podrían estar un poco más sesgados con respecto a los demás valores. En base a esto se considera que la variación observada puede presentar sesgo para ciertos cálculos pero que también nos proporciona información importante para los análisis de los datos. Por ejemplo la presencia de alelos nulos y privados puede estar reforzando la presencia de diferenciación genética en las poblaciones debidas a poco flujo génico, y a la existencia de diferentes dinámicas demográficas y genéticas en cada población, tanto entre ellas como dentro de ellas. De igual forma, esto también podría estar indicando un efecto de muestreo deficiente.

10.3. Flujo Génico.

Se entiende por flujo génico no solo el movimiento de los genes sino también que estos genes sean pasados hacia las siguientes generaciones. Es decir, Flujo génico es la transferencia de alelos de genes de una población a otra a través de las siguientes generaciones. Debido a esto el flujo génico es en realidad difícil de determinar. Para ello la mejor aproximación es la que se base en el reconocimiento de relaciones de ancestro descendientes. En este aspecto, la Coalescencia, cuyo principal objetivo es estudiar la variación genética concibiéndola como un proceso para analizar la historia de variantes genéticas hacia el pasado es una herramienta eficiente. Por medio de determinación de los ancestros, sus frecuencias y simulaciones de migración pueden proporcionar información más acertada sobre el flujo génico existente entre las poblaciones.

De esta manera, al observar los valores en la tabla 6 (análisis realizados con programa migrate, basado en Coalescencia), se puede encontrar que el flujo génico entre las poblaciones es casi inexistente (Zotz a Cahui = 0.254216; Cahui a Zotz = 0.118833). La determinación del flujo génico por medio de este programa se hace en base a proporciones de valores de mutación (μ) vs migración (Nm) y Número efectivo de la población (N_e). De esta manera en la figura 6 se puede observar una comparación entre ambas poblaciones en base a estos valores.

El valor de $\Theta = XN_e\mu$ es un valor que se ve directamente influenciado por el valor de la mutación. A valores altos de mutación este valor tiende a ser mayor, aunque también el valor de migración y de número efectivo de migrantes tiende a influenciar este valor, sin embargo, el valor que puede ser mayor influencia debido a sus valores extremos es el de la tasa de mutación.

Por su lado el valor de $M = m/\mu$ es un valor que aunque se ve también altamente influenciado por valores de mutación extremos, puede dar una relación más directa sobre el valor de migración en las poblaciones. De esta manera se puede observar en los valores de Θ que Cahui es la población que presenta mayores valores, lo cual puede explicarse como una población con

tasas de mutación mayores o una población con Número efectivo – N_e – mayor. Debido a que se utilizan los mismos microsatélites para ambas poblaciones se puede asumir que el valor que en realidad varía es el número efectivo de población, y que es Cahui la que presenta un número mayor de Número efectivo de la población (N_e).

En cuanto a M , se observa que aunque el valor de M del Zotz a Cahui es mayor, 7.202 (Tabla 6), lo cual podría sugerir la existencia de flujo génico entre poblaciones, en realidad el valor de migración es casi inexistente en ambas rutas de Cahui al Zotz $m = 0.118833$, del Zotz a Cahui $m = 0.254216$. En realidad, al observar el flujo génico entre poblaciones se puede encontrar que no existe migración significativa para ninguna de las dos poblaciones.

El número efectivo reducido de las poblaciones 6.26 vs 13 individuos en El Zotz y 14.99 vs 26 individuos Cahui nos indica que casi solo la mitad de individuos en cada población está contribuyendo con el paso de información genética. Esto sugiere que las poblaciones podrían encontrarse bajo presiones ambientales o de algún otro tipo que presionaran la diversidad genética reduciéndola.

10.4. Estructuración poblacional.

En la tabla 7 se puede observar el análisis de Varianza genética –AMOVA– que muestra que existe una fuerte diferenciación entre poblaciones pero también dentro de ellas, ya que el 63.61% de la variación genética es explicado por la varianza dentro de poblaciones, mientras que el 36.39% es explicado por la variación entre las poblaciones. El valor de Coeficiente de estructuración genética entre las poblaciones – F_{st} – proporcionado por medio de este análisis, da un valor alto de estructuración genética 0.35057, lo cual sugiere la existencia de alguna fuerza que ocasiona esta diferenciación poblacional. Sin embargo, los valores de F_{st} (0.05058) y G_{st} (0.022782 y 0.543244) calculados con otros programas dan valores que se contradicen entre sí, teniendo valores significativos. Esto puede explicarse si regresamos a lo que se discutió con anterioridad de la diversidad alélica y como la proporción de alelos nulos y

privados sugiere, un sesgo en el cálculo de valores como índices de estructuración y migración. Sin embargo, también toda esta información podría estar sugiriendo que la existencia de diferenciación genética en las poblaciones se confirma por la presencia de estos tipos de alelos especiales. En este punto es importante tratar de explicar los datos de laboratorio obtenidos con la información obtenida en campo. Como se discute en el primer inciso de la discusión (inciso 10.1) sobre el trabajo de campo. La captura de murciélagos bajo condiciones favorables fue muy baja, en particular para el Biotopo del Zotz, lo cual podría estar relacionado con la disponibilidad alimenticia para estos murciélagos. Sin embargo, debido al poco alcance de este proyecto para determinar que evento demográfico, ambiental o de disponibilidad de alimentos podría estar influenciando en la presencia de murciélagos y su movilidad a través de las áreas protegidas, pueden derivarse diversas hipótesis posibles:

1. Los grupos de *Artibeus jamaicensis* muestreados en un mismo sitio en fechas con diferencia de un mes entre sí podría tratarse de diversos grupos poblacionales que se mueven en diferentes fechas y no de una sola población en la misma área como se asumió desde el inicio.
2. Que los grupos de murciélagos que se asumió formaban una población se trate en realidad de diferentes poblaciones en diferentes sitios que se mueven poco en las áreas protegidas y no se mezclan entre sí.

Ambas hipótesis sugieren la existencia de algún tipo de separación de nicho para los grupos de *A. jamaicensis*, ya sea espacial o temporal. Ortega et al., (2008) menciona que la presencia de condiciones adecuadas para que los murciélagos puedan vivir y tener a sus crías (refugios adecuados y disponibilidad de alimento), podría influenciar para que los mismos no se muevan mayores distancias de las que realmente se necesitan, pudiendo incluso llegar a moverse un valor mínimo de 600 metros y hasta 8 kilómetros en promedio en hábitat con poca disponibilidad de alimento (Morrison, 1978; Ortega y Castro–Arellano, 2001; Ortega et al., 2002). De esta manera, se hace muy necesario un estudio de la diversidad de plantas que proporcionan

alimento a los murciélagos y sus distancias hacia refugios adecuados. Esto unido a un estudio de la dispersión genética de los haplotipos (filogeografía) y sus relaciones filogenéticas pueden ser herramientas posteriores que podrían desarrollarse para contestar muchas preguntas en cuanto a demografía y eventos evolutivos que puedan estar actuando sobre las poblaciones.

10.5. Distribución espacial.

El test de Mantel es un test estadístico de la correlación entre dos matrices, una genética y una geográfica, que tiene como fin determinar si estas están en algún grado relacionadas.

Test de mantel de la figura 9, muestra que no hay correlación entre distancia geográfica y distancia genética. De hecho el análisis ni siquiera muestra una correlación entre los individuos dentro de cada grupo, lo cual refuerza la alta diferenciación genética encontrada entre poblaciones. Ya con anterioridad estudios realizados con el test de Mantel también en Cozumel, no mostraron tampoco una correlación entre distancia genética y geográfica (Mendoza, 2011).

En este inciso se quiso mostrar imágenes satelares de las áreas bajo estudio (Figuras 7 y 8) para contrastar la fragmentación del hábitat que se observa para cada área protegida y el test de Mantel. Como se menciona con anterioridad es posible, que estudios con mayor cantidad de áreas y con análisis filogeograficos, sean necesarios para determinar el movimiento de las especies dentro de estas áreas tan fragmentadas y la forma como este movimiento se está dando.

El resultado del test de Mantel únicamente nos indica si existe una correlación entre la diferenciación genética y la distancia, sin embargo un rechazo de que esta correlación exista, no nos indica que no exista diferenciación genética, ya que eso se confirma con otros análisis, como los Coeficientes de estructuración genética entre otros.

10.6. Estado de conservación.

La conservación de una especie implica no solo el mantenimiento de sus conexiones migratorias, sino el intercambio real de información genética, es decir la existencia de flujo génico.

Sin embargo otros factores que pocas veces son contemplados pero que son importantes también lo son la diversidad genética y los Números efectivos poblacionales N_e . Estos valores que son casi invisibles a la vista de los estudios ecológicos tradicionales, son muy importantes a la hora de determinar el grado de conservación en la cual se encuentra una especie.

En el presente estudio se puede observar que las poblaciones tienen índices de variación genética altos, sin embargo la proporción de heterocigotos en muchos casos es deficiente e incluso hasta pueden observarse altos grados de diferenciación genética entre las poblaciones (quizá todo esto relacionado con la presencia de alelos nulos y privados).

La estructuración poblacional y el grado de diversidad observados (originados por una diversidad genética natural, estructuración poblacional o a la presencia de alelos nulos y privados), unido a una tasa muy baja de captura de murciélagos comparada con la tasa de captura en años anteriores, sugieren que estas poblaciones pueden encontrarse en un estado frágil ya sea porque son poblaciones con diferenciación genética alta o porque son especies con un fuerte proceso de expansión demográfica. De cualquier manera, en ambas circunstancias la protección e incluso promoción de corredores biológicos que puedan ser utilizados por estas especies es importante. Por lo cual aunque se recomienda la realización de otros estudios para completar este cuadro, se sugiere que se hagan esfuerzos por unir y mejorar los corredores biológicos y conexiones existentes entre las áreas protegidas en Guatemala.

11. Conclusiones

- 11.2. La época de fructificación de fuentes alimenticias en el Biotopo fue irregular a comparación con años anteriores, lo cual podría influenciar en la dinámica de movimiento de las especies de murciélagos.
- 11.3. La proporción de alelos encontrados en las poblaciones es mayor a la encontrada en otros estudios, lo cual sugiere una mayor variación genética en las poblaciones.
- 11.4. A pesar de que la presencia de alelos nulos y privados es un factor que puede sesgar cálculos de diferenciación genética y migración, son datos genéticos que también podrían estar confirmando la existencia de diferenciación genética.
- 11.5. Existe una alta diferencia entre la heterocigosidad esperada y observada, lo cual reafirma la estructuración de las poblaciones de *A. jamaicensis*.
- 11.6. El número efectivo de la población se ve reducido a casi la mitad del número real, lo cual puede deberse a que los individuos que colaboran al paso de información genética por medio de su reproducción con individuos de otras poblaciones son pocos.
- 11.7. El 63.61% de la varianza se debe a varianza dentro de las poblaciones mientras que el 36.39% se debe a varianza entre poblaciones.
- 11.8. El grado de estructuración poblacional varía de bajo a moderado (0.35057) lo cual unido al grado de varianza entre las poblaciones sugiere la existencia de poblaciones muy diferenciadas.
- 11.9. El test que compara distancia geográfica vs distancia genética (test de Mantel) sugiere que no existe ninguna correlación entre ambos, pudiendo concluir que no es la distancia un factor que influya en la diferenciación de poblaciones.
- 11.10. La diferenciación genética existente tanto dentro como entre poblaciones puede deberse a factores como que se hayan realizado muestreos de grupos poblacionales diferentes que se mueven poco o grupos poblacionales con movimientos en etapas temporales diferentes.

11.11. Se puede concluir que las poblaciones necesitan mayor atención y que es necesario estudiar la disponibilidad de alimento y refugios para *A. jamaicensis*, ya que en general presentan un panorama de diferenciación genética entre y dentro de las poblaciones muy marcado.

12. Recomendaciones

12.2. Consideramos que sería de gran relevancia diseñar estudios de largo plazo en el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz para esclarecer los patrones y alteraciones de fructificación de las plantas nativas y determinar si procesos ambientales pueden estar implicados.

12.3. Se recomienda la realización de estudios fenológicos, demográficos y taxonómicos que ayuden a completar la información sobre estos organismos.

12.4. Otro tipo de estudio que podría ser muy útil para entender de mejor manera el movimiento y las amenazas para esta especie, sería la utilización de mayor cantidad de áreas protegidas y estudios que muestren su movimiento como filogeografía.

13. Bibliografía:

- Allendorf, F., & Luikart, G. (Eds.). (2007). *Conservation and the Genetics of populations*. Malden, Massachusetts.: Blackwell Publishing.
- Amasino, R. (2010). Seasonal and developmental timing of flowering. *Plant J*, 61, 1001-1013.
- Baird, A., Hillis, D., Patton, J., & Bickham, J. (2008). Evolutionary history of the genus *Rogheessa* (chiroptera: vespertilionidae) mitochondrial dna sequences. *Mammalogy*, 89(3), 744-754.
- Balloux, F., & Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11, 155-165.
- Bäurle, I., & Dean, C. (2006). The timing of developmental transitions in plants. *Cell*, 65(655-664).
- Beaubien, E. G., & Freeland, H. J. (2000). Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology*, 44, 53-59.
- Beerli, P. (2010). *Manual for Migrate 3.2*: Department of Scientific Computing. Florida State University.
- Bonaccorso, F. J. (1979). Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of The Florida State Museum, Biological Sciences.*, 24, 359-408.
- Bowcock, A. M., Ruiz-Linares, A., Tomfohrde, J., Minch, E., Kidd, J. R., & Cavalli-Sforza, L. L. (1994). High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature*, 368, 455-457.
- Bradley, N. L., Leopold, A. C., Ross, J., & Huffaker, W. (1999). Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 9701-9704.
- Burgman, M., Lindenmayer, D., & Elith, J. (2005).). Managing Landscapes for Conservation under Uncertainty. . *Ecology*, 86, 2007-2017.
- Calderón, A. P. (2008). Comparación de la comunidad de murciélagos durante los años 1997 y 2008 en el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz, Petén, Guatemala. Informe final de Ejercicio Profesional Supervisado -EPS-. Centro de Estudios Conservacionistas -CECON-. Universidad San Carlos de Guatemala. .
- Calderón, A. P. (2009). *Evaluación del estado de conservación del Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz utilizando murciélagos como indicadores de perturbación*. Guatemala: Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas -IIQB-. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad San Carlos de Guatemala.
- Castellanos, E., & Guerra, A. (2009). *El cambio climático y sus efectos sobre el desarrollo humano en Guatemala. Cuadernos de desarrollo humano, 2007 / 2008-1*.: Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo -PNUD- y Universidad del Valle de Guatemala.
- Castro, F., de León, F., & 2009., D. e. C. e. d. s. (2006). *Informe Nacional de Áreas Protegidas de Guatemala*. : CONAP.
- CCAC, C. C. p. I. P. A. C. (2005). Manual de recomendaciones del CCAC para el trabajo con murciélagos.
- CONAP (1999a). *Plan Estratégico Institucional 1999-2005 de CONAP Región VIII*: CONAP-Región VIII, Petén.
- CONAP (1999b). *Reserva de la Biósfera Maya: a un paso del Siglo XXI en la Reserva de Biósfera Maya, (Documento Técnico No. 4)*. CONAP- IRG/USAID. Guatemala.

- CONAP (2001). Plan Maestro de la Reserva de la Biosfera Maya 2001–2005. Retrieved from [http:// www.conap.gob.gt:7777/Conap/portal/documentos/tdr-rbm-final.pdf](http://www.conap.gob.gt:7777/Conap/portal/documentos/tdr-rbm-final.pdf)
- CONAP (2006). Áreas Protegidas de Petén.
- Coppolillo, P., Gomez, H., Maisels, F., & Wallace, R. (2004). Selection criteria for suites of landscape species as a basis for site-based conservation. *Biological Conservation*, 115, 419-430.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Struhsaker, T. T., Zanne, A. E., C.J., C., & Poulsen, J. R. (2005). A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 21(1), 31-45
- Chízar Fernández, C. (2009). Plantas comestibles de Centroamérica . Available from <http://www.inbio.ac.cr/web-ca/biodiversidad/regional/PlantasComestiblesCA-VE.pdf>
- de Fanis, E., & Jones, G. (1996). Allomaternal care and recognition between mothers and young in pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*). *Journal of Zoology*, 240(4), 781-787.
- Dieringer, D., & Schlötterer, C. (2003). Microsatellite analyser (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets. *Molecular Ecology Notes*
- Dumont, E. R. (2003). Bats and fruit. In T. Kunz & M. B. Fenton (Eds.), *Bat Ecology*. (pp. 398-429). Chicago: The University of Chicago Press.
- Echeverría, J. (2007). *Biodiversidad de Murciélagos Guatemaltecos así Como una Aproximación a la Valoración Económica de las Actividades que estos Realizan*: Ministerio de Agricultura y ganadería -MAGA-.
- Estoup A, A. B. (1998). Microsatellites and minisatellites for molecular ecology: theoretical and empirical considerations. In G. Carvalho (Ed.), *Advances in molecular ecology*. (pp. 55–86). Amsterdam: IOS Press.
- Estoup, A., Garnery, L., Solignac, M., & Cornuet, J. (1995). Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise mutation models. *Genetics*, 140(2), 679-695.
- Estoup, A., Solignac, M., Cornuet, J., & Scholl, A. (1996). Genetic differentiation of continental and island populations of *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidea) in Europe. *Molecular Ecology*, 5, 19-31.
- Estoup, A., Taillez, C., Cornuet, J., & Solignac, M. (1995). Size homoplasy and mutational processes of interrupted microsatellites in two bee species, *Apis mellifera* and *Bombus terrestris* (Apidae). *Molecular Biology and Evolution*, 12, 1074-1084.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., & Meritt, D. (1993). Bat Species Richness and Abundance in Tropical Rain Forest Fragments and in Agricultural Habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 16(4), 309-318.
- Excoffier, L., Laval, G., & Schneider, S. (2000). Arlequin V.3.1. An integrated software package for Population Genetics. Retrieved from <http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin3>
- Excoffier, L., Laval, G., & Schneider, S. (2005). Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50. 1, 47-50
- Falcão, F. C., Rebêlo, V. F., & Talamoni, S. A. (2003). Structure of a bat assemblage (Mammalia, Chiroptera) in Serra do Caraça Reserve, South-east Brazil. . *Rev. Bras. Zool.*, 20, 347-350.

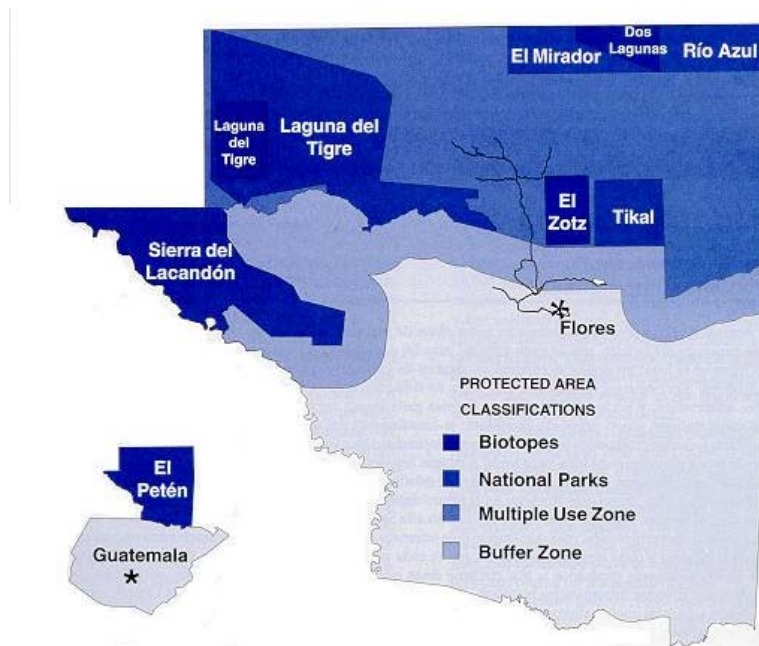
- Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., et al. (1992). Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica*, *24*, 440-446.
- Findley, J. (1993). *Bats: A community perspective*. : Cambridge
- Fleming, T. H. (1988). *The Short-Tailed fruit bat*. Chicago, U.S.A: The University of Chicago Press.
- Frankham, R., Ballou, J. D., & Briscoe, D. A. (2005). *Introduction to Conservation Genetics* (1st ed.). Nueva York. Estados Unidos.: Cambridge University Press.
- Galindo, C., & Martínez, E. (2002). La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, *71*, 7-32.
- Gándara, G., Correa, A. P. A., & Hernández, C. (2006). *Valoración económica de los servicios ecológicos que prestan los murciélagos Tadarida brasiliensis como controladores de plagas en el norte de México*. . Tecnológico de Monterrey, Monterrey, México.
- Gardner, A. L. (1977). Feeding habits. In R. J. Baker, J. K. Jones & D. Carter (Eds.), *Biology of Bats of the New World. Family Phyllostomidae. Part III*. (pp. 293-350). Texas, USA.: Special Publication of the Museum, Texas Technical University. Lubbock. Nº 13.
- Goldstein, D. y. S., C. (1999). *Microsatellites. Evolution and Applications*. Nueva York. Estados Unidos.
- Gottelli, D., Sillero-Zubiri, C., Applebaum, G., Roy, M., Girman, D., Garcia-moreno, J., et al. (1994). Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf, *Canis simensis*. *Molecular Ecology*, *3*, 301-312.
- Greenup, A., Peacock, W. J., Dennis, E. S., & Trevaskis, B. (2009). The molecular biology of seasonal flowering-responses in *Arabidopsis* and the cereals. *Ann. Bot.*, *103*, 1165-1172.
- Groom, M., Meffe, G., & Carroll, R. (2006). *Principles of Conservation Biology*. (3ra. Edición. ed.). Estados Unidos.
- Guerrero-Enriquez, A., De Luna, E., & González, D. (2004). Taxonomic status of *Artibeus jamaicensis triomylus* inferred from molecular and morphometric data. *Journal of Mammalogy* *85*(5), 866-874.
- Hamilton, M. B. W. B. E. U. p. (Ed.). (2009). *Population Genetics*. Washington, EEUU.
- Handley, C. O. J., Wilson, D. E., & Gardner, A. L. (1991). Demography and Natural History of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. In S. I. PRESS (Eds.)
- Harrison, S., Fahrig, L., & Merriam, M. (1995). Landscape Pattern and Population Conservation. In S. Harrison, L. Fahrig & M. Merriam (Eds.), *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. New York: Chapman and Hall.
- Hartl, D. L., & Clark, A. G. (1997). *Principles of population genetics* (3rd ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Heithaus, E., Fleming, T., & Opler, P. (1975). Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, *56* 841-854.
- Kerth, G., Wagner, M., & König, B. (2001). Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *50*, 283-291.
- Kinnaird, M. F., O'brien, T. G., & Suryadi, S. A., 431-440. (1996). Population Fluctuation In Sulawesi Red-Knobbed Hornbill *Aceros cassidix*: Tracking Figs In Space And Time. *Auk* *113*, 431-440.

- Kobayashi, Y., & Weigel, D. (2007). Move on up, it's time for change--mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes Dev.*, 21, 2371-2384.
- Kunz, T., & Lumsden, L. (2003). Roosting Ecology. In T. K. M. B. Fenton (Ed.), *Bat Ecology*. (pp. 3-89). Chicago: The University of Chicago Press.
- Lambeck, R. (1997). Focal Species: A Multi-Species Umbrella for Nature Conservation. *Conservation Biology*, 11(4), 849-856.
- Larsen, P., Hooper, S., Bozeman, M., Pedersen, S., Genoways, H., Phillips, C., et al. (2007). Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* complex based on cytochrome-b dna sequences. *Mammalogy*, 88, 712-727.
- Maldonado, O., Navas, O., & Tavico, O. (1999). *Las áreas silvestres de Guatemala ¿tienen amenazas?, Estrategia Nacional para la Conservación y uso Sostenible de la Biodiversidad.*
- Marinho-Filho, J. (1991). The Coexistence of Two Frugivorous Bat Species and the Phenology of Their Food Plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7(1), 59-67.
- Medellín, R. (1993). Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el Trópico Húmedo Mexicano. Publicaciones Especiales. In R. A. Medellín & G. Ceballos (Eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México.* (Vol. Amman, pp. 333-354. 464 pp.). México, D. F.: Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C.
- Medellín, R., Equihua, M., & Amín, M. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical forests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666-1675.
- Medellín, R., & Gaona, O. (1999). Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas. *Biotropica*, 31, 478-485.
- Mickaël, H., & Jouard, S. (2007). Effect of Bat Exclusion on Patterns of Seed Rain in Tropical Rain Forest in French Guiana. *Biotropica.*, 39(4), 510-519.
- Mollinedo, A. (2000). *Beneficios sociales y rentabilidad del manejo forestal comunitario en dos áreas de la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala.* CATIE, Costa Rica.
- Monitoreo, M. d. (2009). Memorias VIII Reunión Mesa Monitoreo Retrieved Noviembre 2009, 2009, from http://www.selvamayamonitoreo.org/index.php?option=com_content&view=article&id=11:reunion-viii-24-noviembre-2009&catid=5:creuniones&Itemid=6
- Monitoreo, M. d. (2010). Memorias IX Reunión Mesa de Monitoreo Retrieved Noviembre 2011, 2011, from http://www.selvamayamonitoreo.org/index.php?option=com_content&view=article&id=12:ix-reunion-de-la-mesa-de-monitoreo&catid=5:creuniones&Itemid=6
- Morales, G. (2009). *Estructura y diversidad genética de Nyctinomops laticaudatus (Chiroptera: Molossidae) en el Estado de Yucatán, México.* Universidad Autónoma del Estado de México –UAEM-. Estado de México.
- Moreno, A. (2009). *Estructura filogeografica de Pinus strobiformis y su relación con los cambios climáticos durante el pleistoceno* Unpublished Doctorado, Universidad Nacional Autónoma –UNAM-. México DF.
- Moritz, C. (1994). Defining “Evolutionarily Significant Units” for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 373-375.
- Nei, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89, 583-590.
- Noss, R. (1983). A regional landscape approach to maintain diversity. *BioScience*, 33(11), 700-706.
- Olea, A., Lorenzo, C., Naranjo, E., Ortiz, D., & León, L. (2007). Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae), en

- la Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. . *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 191-200.
- Ortega, J., & Castro-Arellano, I. (2001). *Artibeus jamaicensis*. *Mammalian species*, 662, 1-9.
- Ortega, J., Maldonado, E., Arita, H. T., Wilkinson, S., & Fleischer, R. C. (2002). Characterization of microsatellite loci in the Jamaican fruit-eating bat *Artibeus jamaicensis* and cross-species amplification. *Molecular Ecology Notes*, 2, 462-464.
- Ortiz-Pulido, R., Laborde, J., & Guevara, S. (2000). Frugivoría por Aves en un Paisaje Fragmentado: Consecuencias en la dispersión de Semillas. *Biotropica*, 32(3), 473-488.
- ParksWatch. (2004). Biotopo Naachtún-Dos Lagunas. . *Perfiles Parques*, from <http://www.parkswatch.org/parkprofile.php?l=spa&country=gua&park=napb>
- ParkWatch (2004a). Biotopo Protegido Cerro Cahuí. *Perfiles Parques*, Octubre 2009, from <http://www.parkswatch.org/parkprofile.php?l=spa&country=gua&park=ccpb&page=inf>
- ParkWatch (2004b). Biotopo Protegido: San Miguel la Palotada (El Zotz). *Perfiles de Parques*, Octubre del 2009, from <http://www.parkswatch.org/parkprofile.php?l=spa&country=gua&park=zopb&page=inf>
- PNUD (2007). La lucha contra el cambio climático: solidaridad frente a un mundo dividido, Informe Mundial sobre Desarrollo Humano. 2007/2008, from http://hdr.undp.org/en/media/HDR_20072008_SP_Complete.pdf
- Pritchard, J., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945-959.
- Racey, P., & Entwistle, A. (2003). Conservation Ecology of Bats. In T. Kunz & M. B. Fenton (Eds.), *Bat Ecology*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Ranjit, R. J. (1994). A landscape approach to conservation of birds. *Bioscience*, 19(4), 503-509.
- Redford, K., Sanderson, E., Robinson, J. G., & Vedder, A. (2000). *Landscape Species and their Conservation: Report from a WCS Meeting, May 2000*, . Bronx, New York: Wildlife Conservation Society.
- Reid, F. (1997). *A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico*. . Nueva York. Estados Unidos.: Oxford University Press.
- Rodríguez, G. (2000). *Comunidades de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en potrero, guamil y bosque maduro, de Río Dulce, Izabal.*, Universidad del Valle de Guatemala., Guatemala.
- Rossiter, S., Jones, G., Ransome, R., & Barratt, E. (2000). Genetic variation and population structure in the endangered greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. . *Molecular Ecology* 9(8), 1131-1135.
- Rossiter, S. J., Burland, T. M., Jones, G., & Barratt, E. (1999). Characterization of microsatellite loci in the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Molecular Ecology*, 8(11), 1959-1961.
- Rousset, F. (2011). Manual for Genepop 4.1. online manual.
- Sanderson, E., Redford, K., Vedder, A., Coppolillo, P., & Ward, S. (2002). A conceptual model for Conservation planning based on landscape species requirements. *Landscape and urban planning*, 58(1), 41-56.
- Schulze, M., Seavy, N., & Whitacre, D. (2000). A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica*, 32(1), 174-184.

- Silverstein, T., Rexroad, C. E., & King, T. L. (2004). Genetic variation measured by microsatellites among three strains of domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum). *Aquaculture Research* 35(1), 40-48.
- Stow, A. J., & Briscoe, D. A. (2005). Impact of habitat fragmentation on allelic diversity at microsatellite loci in Cunningham's skink (*Egernia cunninghami*); a preliminary study *CONSERVATION GENETICS*, 6(3), 455-459.
- Tattenbach, F., CONAPAID-OCIC, Guatemala. (2001). *Propuesta de proyecto de reducción de emisiones de GEI para cinco concesiones forestales comunitarias en la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala*. Guatemala.
- Taylor, A., Sherwin, W., & Wayne, R. (1994). Genetic variation of microsatellite loci in a bottlenecked species: the northern hairy-nosed wombat *Lasiorchinus krefftii*. *Molecular Ecology*, 3, 277-290.
- Terborgh, J. (1983). Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58, 1007-1019.
- Universidad Rafael Landívar, U. (2006). *Análisis de coyuntura ambiental. Documento Técnico del Perfil Ambiental de Guatemala*. Guatemala Instituto de Incidencia Ambiental.
- UVG, I., CONAP (2006). *Dinámica de la cobertura forestal de Guatemala durante los años 1991, 1996 y 2001 y Mapa de cobertura forestal 2001*. Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.
- Whittaker, R., & Jones, S. (1994). The Role of Frugivorous Bats and Birds in the Rebuilding of a Tropical Forest Ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Biogeography*, 21(3), 245-258.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16, 97-159.
- Wu, X., & Smeins, F. (2000). Multiple-scale habitat modeling approach for rare plant conservation. *Landscape Urban Plannification*, 51, 11-28.
- Zarza, H. (2001). *Estructura de la comunidad de mamíferos pequeños en diversos hábitats en la Sierra Lacandona, Chiapas, México*. Unpublished Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. , México.

14. ANEXOS



1.1 **Figura 14.1.**

Mapa de la Zonificación de la Reserva de la Biósfera Maya –RBM-, localizada en el departamento del Petén, al norte del país (esquina inferior izquierda). La

RBM se divide en la Zona de Usos múltiples –ZUM-, en color celeste claro; Zona de Amortiguamiento –ZAM-, en celeste oscuro; y la Zona Núcleo -ZN-, conformada por Parques Nacionales y Biotopos Protegidos, en azul oscuro.

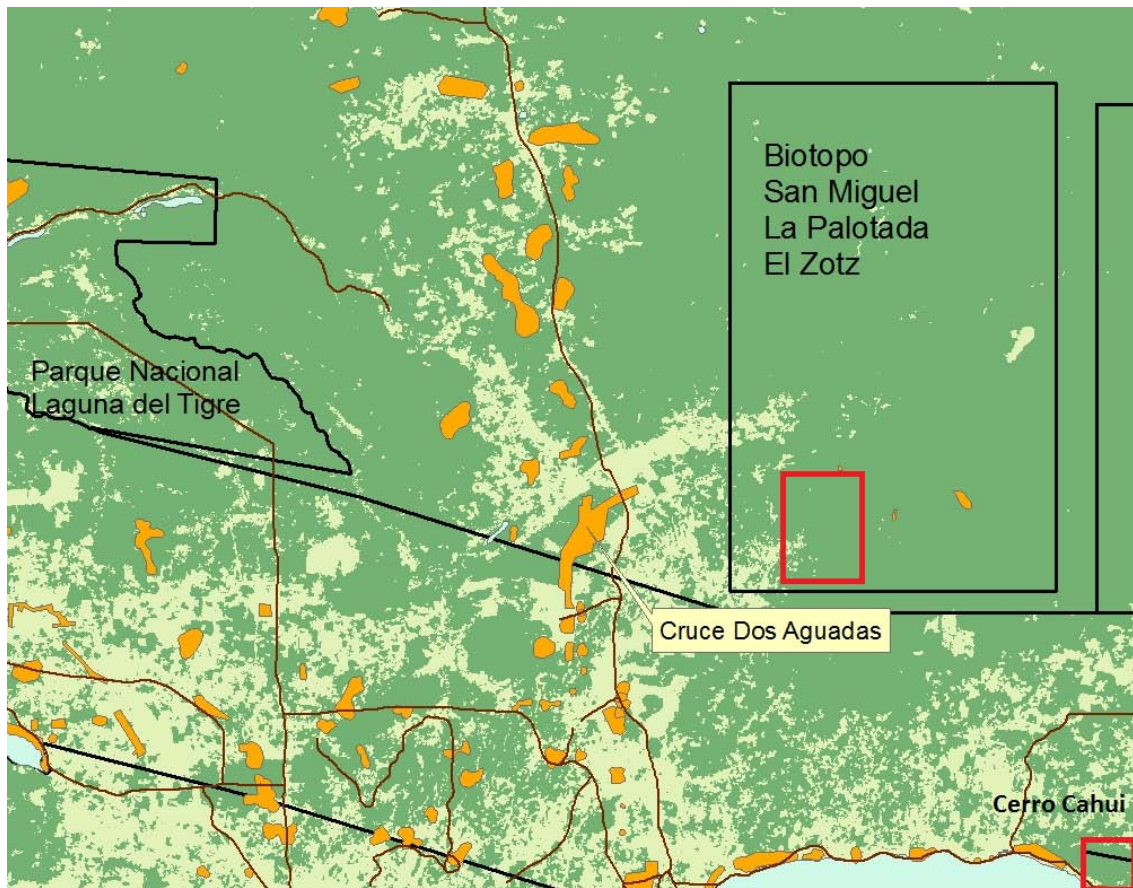


Figura 14.3.

Mapa que muestra las capas de cobertura vegetal (verde), Comunidades (amarillo), Biotopos (circulados en negro) y los parches donde se desea trabajar (círculo rojo).

- Contratados por la contraparte y colaboradores
- Contratados por la Dirección General de Investigación

Nombre	Categoría	Registro de Personal	Pago	
			Si	No
Patricia Landaverde González	Titular I	20010651	X	
Ana Patricia Calderón Quiñónez	Titular I	20071142	X	
Elizabeth Solórzano Ortiz	Titular I		X	

Nombre	Firma
Patricia Landaverde González	
Ana Patricia Calderon	
Elizabeth Solórzano Ortiz	