



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo  
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería  
Área Académica de Biología

**ANÁLISIS INTEGRAL DE LA DIVERSIDAD DE  
MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES EN RELACIÓN CON LA  
MODIFICACIÓN Y PÉRDIDA DE SU HÁBITAT**

TESIS

Que para obtener el grado académico de  
**Doctor en Ciencias en Biodiversidad y Conservación**

Presenta

**Rodrigo García Morales**

Directora de Tesis

Dra. Claudia E. Moreno Ortega

Mineral de la Reforma, Hidalgo, México 2014



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA**  
**Área Académica de Biología**  
**Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación**

**M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO**  
**DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR**  
**P R E S E N T E**

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "Análisis integral de la diversidad de murciélagos neotropicales en relación con la modificación y pérdida de su hábitat", que presenta el alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, **M. en C. Rodrigo García Morales**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

**PRESIDENTE:** Dr. Alberto E. Rojas Martínez

**SECRETARIO:** Dr. Ernesto Iván Badano

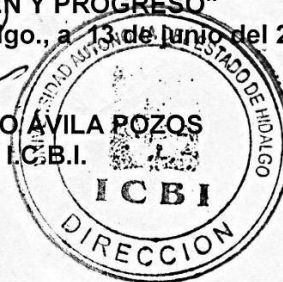
**VOCAL:** Dra. Claudia E. Moreno Ortega

**SUPLENTE:** Dra. Iriana L. Zuria Jordan

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

**ATENTAMENTE**  
**"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"**  
Mineral de la Reforma, Hgo., a 13 de junio del 2014.

**DR. ORLANDO ÁVILA POZOS**  
Director I.C.B.I.



# Dedicatoria

El presente trabajo, está dedicado de manera muy especial a mi madre Lilian Morales Anaya y mi hermano Mauricio García Morales, cuyo apoyo incondicional y fe jamás mermaron durante todo este tiempo, para ustedes con todo mi cariño.

Para mi padre, quien partió mucho antes de ver culminado mi sueño, aun así, tengo la esperanza que donde este lo compartió conmigo, te extraño demasiado.

# Agradecimientos

A mi familia (Eddy Morales, Miriam Morales, Emilio Morales, Claudia García, Teresa García & Roy Zapata) quienes siempre me han apoyado.

A la Dra. Claudia Moreno Ortega, por todo el apoyo y confianza que me brindo durante este tiempo, por los consejos y sugerencias, por el tiempo y dedicación a este trabajo, pero sobre todo, por servir como una guía en esta nueva etapa de mi vida.

A Dr. Ernesto Badano, por todos tus consejos y apoyo, siempre es bueno contar con objetividad, gracias por tu amistad.

A mis amigos Ilse Ortega, Eva Samanta Ávila, Jaime Calderón, Jorge Valencia, Daniel Tejeda, Francisco Sarabia, Mauricio Akmentis, Leonardo Fernández, Carlos Maciel y Felipe Barragán por su ayuda durante el trabajo de campo.

Un agradecimiento muy especial a la familia Barragán-Torres por sus atenciones durante nuestra estadía en la Huasteca, pero sobre todo por la amistad y apoyo que nos brindaron en su hogar.

Parte importante en este proceso fueron mis amigos: Jaime Calderón, Rafael Leonardo Fernández, Nallely Morales, Arianna González, Pilar Carbo, Sandra de Jesús, Maricela, Carlos Maciel, Jorge Valencia, Fernando Rosas, por todos esos momentos tan agradables en su compañía.

A mis amigos Elías Gordillo Chávez, Juan de Dios Leal Valdez y Coral Pacheco, quienes han mantenido un apoyo incondicional a pesar de la distancia.

Quedo muy profundamente agradecido con el comité tutorial, la Dra. Iriana Zuria Jordan, el Dr. Alberto E. Rojas Martínez y el Dr. Ernesto I. Badano, por todas las críticas que fortalecieron el presente escrito, por la oportunidad de aprender de ellos y por la paciencia que tuvieron ante mis dudas en todo momento.

Por último, todo este trabajo no hubiera sido posible sin el financiamiento del CONACYT a través del programa de becas nacionales (beca: 270780).

También agradezco el apoyo por parte del Proyecto FOMIX CONACyT proyecto 191908 "Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (tercera etapa)" y CONACyT proyecto 161702 "Mejoramiento y actualización de la infraestructura experimental para proporcionar soporte a los posgrados en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo" de los cuales obtuve el recurso económico para llevar a cabo el trabajo de campo.

Siluetas nocturnas que surcan el cielo, explorando el viento.  
Las vocales todas vuelan en sus vuelos, diestros, zigzagueantes, ágiles,  
certeros.

El rebote mudo de sus mudos ecos, llega a sus oídos, detectando, presto,  
obstáculos mudos que acechan arteros; rutas infalibles de rumbos perfectos  
que guían precisos al grato alimento: néctar, frutas, polen, peces, agua,  
insectos.

Hartos y agotados tornan satisfechos, a sus escondrijos y retraimientos:  
árboles, cavernas, casas, troncos huecos (húmedos y oscuros refugios secretos  
que eficaces burlan el constante asedio de los enemigos y los elementos).

El alba saluda sus colgantes sueños (la cabeza abajo) en sombras inmersos.  
¡Un sueño que dura lo que yo, despierto!

Por eso en las noches, en que surcan los cielos (buscando celosos al dañino  
insecto, al fruto maduro aun no disperso, la flor infecunda que espera sus  
cuerpos) les contemplo alegre y paciente espero que agiten las alas y en un  
giro nuevo, suave y elegante, atrapen, contentos, todo mi cariño  
¡Murciélagos buenos!

Noel Gonzáles Gotera  
(Septiembre de 1978, Cuba)

# INDICE

|   | PAG. |
|---|------|
| INTRODUCCIÓN GENERAL  | 1    |
| ESTRUCTURA DE LA TESIS  | 2    |
| HIPÓTESIS GENERAL   | 3    |
| OBJETIVO GENERAL  | 3    |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS  | 4    |
| <b>CAPÍTULO I</b>   |      |
| <b>Response of neotropical bat assemblages to human land use</b>  | 6    |
| ABSTRACT/RESUMEN  | 6    |
| INTRODUCTION  | 7    |
| METHODS   | 7    |
| RESULTS   | 9    |
| General meta-analyses   | 9    |
| Meta-analysis of each type of human land use  | 9    |
| DISCUSSION  | 9    |
| ACKNOWLEDGMENTS   | 15   |
| SUPPORTING INFORMATION  | 15   |
| LITERATURE CITED  | 15   |
| <b>CAPÍTULO II</b>  |      |
| <b>Pérdida de diversidad funcional de murciélagos neotropicales en paisajes deforestados en una región tropical de México</b> | 17   |
| RESUMEN   | 19   |
| INTRODUCCIÓN  | 20   |
| MÉTODOS   | 22   |
| Área de estudio   | 22   |
| Selección de sitios y clasificación de la cubierta vegetal  | 23   |
| Captura de murciélagos  | 25   |
| Selección de rasgos funcionales   | 26   |
| ANÁLISIS DE DATOS   | 27   |
| Complejidad de inventario   | 27   |
| Riqueza, abundancia y diversidad funcional  | 28   |
| RESULTADOS  | 29   |
| Rasgos funcionales  | 30   |
| Riqueza y abundancia de murciélagos en el gradiente de deforestación  | 30   |
| Diversidad funcional de murciélagos en el gradiente de deforestación  | 31   |
| DISCUSIÓN   | 31   |
| Riqueza y abundancia de murciélagos neotropicales   | 33   |
| Diversidad funcional de murciélagos neotropicales   | 35   |
| Implicaciones para la conservación  | 37   |
| AGRADECIMIENTOS   | 38   |
| LITERATURA CITADA   | 38   |

## CAPÍTULO III

|  |    |
|--|----|
| <b>Diversidad filogenética de murciélagos neotropicales y su relación con la pérdida de hábitat en la región huasteca de Hidalgo, México</b> | 61 |
| RESUMEN  | 62 |
| INTRODUCCIÓN   | 63 |
| MÉTODOS  | 66 |
| Área de estudio  | 66 |
| Selección de sitios y clasificación de la cubierta vegetal   | 68 |
| Captura de murciélagos   | 68 |
| Análisis de datos  | 69 |
| RESULTADOS   | 70 |
| Diversidad filogenética de murciélagos en el gradiente de deforestación  | 71 |
| DISCUSIÓN  | 71 |
| Implicaciones para la conservación   | 73 |
| AGRADECIMIENTOS  | 74 |
| LITERATURA CITADA  | 74 |
| <b>DISCUSIÓN GENERAL</b>   | 85 |
| El uso de distintas medidas para la conservación de la biodiversidad   | 87 |
| <b>CONCLUSIÓN GENERAL</b>  | 90 |
| Referencias bibliográficas   | 90 |



# Introducción General

El estudio de la biodiversidad es un tema importante en ecología y biología de la conservación. Esto debido a que se estima que la biodiversidad puede disminuir como consecuencia de la acelerada tasa de transformación de los ecosistemas naturales en agroecosistemas, ecosistemas silvo-pastoriles y otros tipos de ambientes derivados de las actividades humanas (Magurran & Dornelas 2010; Cardinale et al. 2012). Históricamente, la biodiversidad se ha utilizado como indicador de la magnitud que tienen las alteraciones del hábitat, sean por causas naturales o antrópicas, sobre diferentes procesos naturales (Magurran & Dornelas 2010). Tradicionalmente, la biodiversidad ha sido evaluada mediante métodos neutrales, es decir aquellos que no toman en cuenta las diferencias entre las especies. Por ejemplo, la diversidad ecológica (sensu Magurran 2004) integra información del número de especies y la abundancia relativa de dichas especies en la comunidad, de tal forma que si dos comunidades tienen la misma riqueza, tendrá mayor diversidad aquella en la que la abundancia total se reparta con mayor equidad entre las especies, sin importar las diferencias entre las especies. Sin embargo, para medir de manera adecuada la biodiversidad no debemos centrarnos en una sola dimensión (Purvis & Hector 2000), por el contrario, un concepto que implica un análisis multidimensional debería ser medido incluyendo sus diferentes facetas.

Las medidas no-neutrales de diversidad pueden ser una herramienta útil en biología de la conservación, debido a que permiten generar propuestas de conservación integrales y más sólidas (Moreno et al. 2009). Algunas de estas medidas son la diversidad funcional y filogenética. La diversidad funcional se define como el grado en que las especies que coexisten varían en sus características funcionales (Díaz & Cabido 2001), por lo que una comunidad cuyas especies participen en una mayor variedad de procesos en el ecosistema será más diversa. La diversidad filogenética se refiere al grado de variación en el parentesco (historia evolutiva) entre las especies que coexisten (Cadotte et al. 2010), de tal forma que una comunidad con especies cercanamente relacionadas se considera menos diversa que una comunidad que incluya una mayor variación en linajes evolutivos.

El orden Chiroptera es uno de los grupos de mamíferos más diversos a nivel mundial, posee más de 1,116 especies descritas, las cuales se agrupan taxonómicamente en 18 familias (Simmons et al. 2005). Se distribuyen en casi todo el mundo, a excepción de las regiones más frías como los polos, así como algunas islas oceánicas muy aisladas. La región del Neotrópico se caracteriza por ser la zona con mayor riqueza de especies de murciélagos a nivel mundial, albergando 83 géneros y 288 especies (Mickleburgh et al. 2002). Los murciélagos neotropicales han sido utilizados como grupo focal en la evaluación del impacto de la fragmentación y la modificación del hábitat, debido a que son abundantes, fáciles de muestrear y su taxonomía e historia natural son bien conocidas (Moreno et al. 2000). Pero sobre todo porque debido a la gran variedad de hábitos alimenticios, pueden responder, tanto a nivel espacial y temporal, así como a escalas amplias y finas (Gorresen et al. 2005). De manera general, la riqueza y abundancia de los murciélagos se incrementa cuanto mayor sea la heterogeneidad espacial del paisaje, debido a que existe una mayor cantidad de recursos alimenticios y de hábitat que permite la coexistencia de una mayor cantidad de especies (Ruggiero & Kitzberger 2004). Adicionalmente, la diversidad de murciélagos, también puede variar de acuerdo a la escala analizada, debido a la capacidad de las distintas especies para desplazarse entre hábitats (Gorresen et al. 2005), por lo cual es importante reconocer cuál de estas escalas es la más importante en la estructuración de los ensambles de murciélagos neotropicales, así como aquellas en las cuales realizamos nuestras mediciones.

## Estructura de la Tesis

La presente tesis tiene como propósito realizar un análisis integral de las respuestas que presentan los murciélagos ante ambientes perturbados por las actividades antrópicas. En términos generales, se intentarán responder las siguientes preguntas:

- 1.- ¿Cómo responden las distintas especies de murciélagos neotropicales ante la modificación del hábitat derivada de las actividades humanas (ej., transformación de selvas en campos de cultivo y pastizales). Esta pregunta se aborda en el Capítulo I de la tesis, donde se presenta un meta-análisis de la información disponible en la

literatura científica sobre alteraciones de la diversidad de murciélagos neotropicales ante cambios en el uso de tierra en el Neotrópico.

2.- ¿Afecta la pérdida de cobertura vegetal a la diversidad funcional de murciélagos? Para responder a esta pregunta, en el Capítulo II de esta tesis se analiza la riqueza y equitatividad funcional de murciélagos neotropicales en seis paisajes de la región Huasteca del estado de Hidalgo, que representan un gradiente de pérdida de vegetación natural.

3.- ¿Afecta la pérdida de cobertura vegetal a la diversidad filogenética de murciélagos? Esta pregunta es abordada en el Capítulo III de la tesis, donde mediante la clasificación filogenética de los ejemplares capturados en la región Huasteca del estado de Hidalgo, se evalúa la diversidad filogenética en un gradiente de pérdida de vegetación natural. Finalmente, se realiza una discusión general de los resultados obtenidos en los capítulos anteriores, y se hacen propuestas de conservación que se derivan de estos resultados.

## Hipótesis General

Teniendo en cuenta que las condiciones estructurales del hábitat son el principal factor que determina la riqueza, abundancia y distribución de los organismos (Ruggiero & Kitzberger 2004), y que éstas se ven afectadas por la deforestación y cambio en el uso del suelo producto de las diferentes actividades antrópicas, se espera que la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de los murciélagos neotropicales disminuya conforme aumente la pérdida de la cobertura vegetal arbolada.

## Objetivo General

- ❖ Evaluar la respuesta de los ensambles de murciélagos neotropicales ante la modificación y reducción de su hábitat original derivado de las actividades antrópicas.

## Referencias Bibliográficas

- Cadotte, M. W., Jonathan, T. D., Regetz, J., Kembel, S. W., Cleland, E., & Oakley, T. H. (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, *13*, 96-105.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*, 59-67.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*, 646-655.
- Gorresen, P. M., Willig, M. R., & Strauss, R. E. (2005). Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological Applications*, *15*, 2126-2136.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. (2nd ed.). Oxford, Blackwell.
- Magurran, A. E., & Dornelas, M. (2010). Biological diversity in a changing world. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *365*, 3593-3597.
- Mickleburgh, S. P., Hutsony, A. M., & Racey, P.A. (2002). A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, *36*, 18-34.
- Moreno, C. E., & Halffter, G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, *37*, 149-158.
- Moreno, C. E., Castillo-Campos, G., & Verdú, J. R. (2009). Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, *20*, 935-943.
- Purvis, A. & Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, *405*, 212-219.
- Ruggiero, A., & Kitzberger, T. (2004). Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography*, *27*, 401-416.
- Simmons, N. B. (2005). Orden Chiroptera. In D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.) *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University.

# CAPÍTULO I

## Response of neotropical bat assemblages to human land use



Contributed Paper

## Response of Neotropical Bat Assemblages to Human Land Use

RODRIGO GARCÍA-MORALES,\* ‡ ERNESTO I. BADANO,† AND CLAUDIA E. MORENO\*

\*Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5, Col. Carboneras, 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México

†División de Ciencias Ambientales, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica A.C., Camino a la Presa San José 2055, Colonia Lomas 4ta Sección 78216, San Luis Potosí, S.L.P., México

**Abstract:** Neotropical bats are sensitive to human-induced habitat changes, and some authors believe bats can be used as bioindicators. In the literature, however, the results are disparate. Some results show bat diversity decreases as disturbance increases, whereas others indicate no effect. Determining the general response patterns of bats when they encounter different degrees of human-induced disturbance across the Neotropics would help to determine their usefulness as bioindicators. In a series of meta-analyses, we compared the occurrence frequency of bat species between well-preserved forests and human-use areas. We obtained data through an extensive review of published peer-reviewed articles, theses, and reports. The overall effect size indicated that human-use areas harbored more bat species than well-preserved forests. Different response patterns emerged when meta-analyses were conducted separately by family, feeding habit, vegetation stratum, and conservation status. Our results suggest that bat assemblages display strong responses to forest loss and land-use change and that the direction and magnitude of these responses depends on the bat group under study and the type of disturbance. Our results are consistent with the idea that bats are useful for assessing the effects of habitat changes in the Neotropics. However, with our meta-analyses we could not detect fine differences in bat feeding habits, especially within Phyllostomidae, or elucidate the effect of landscape configuration.

**Keywords:** Chiroptera, effect size, habitat loss, land-use change, meta-analysis, Neotropical forest, odds ratio

Respuesta de Ensamblajes de Murciélagos Neotropicales al Uso de Suelo por Humanos

**Resumen:** Los murciélagos neotropicales son sensibles a los cambios de hábitat inducidos por humanos, y algunos autores consideran que los murciélagos pueden ser utilizados como bioindicadores. Sin embargo, en la literatura los resultados son dispares. Algunos resultados muestran que la diversidad de murciélagos disminuye a medida que incrementa la perturbación, mientras que otros indican que no hay efecto. La determinación de los patrones de respuesta general de los murciélagos cuando encuentran diferentes grados de perturbación inducida por humanos en los neotrópicos ayudaría a determinar su utilidad como bioindicadores. En una serie de meta-análisis, comparamos la frecuencia de ocurrencia de especies de murciélagos entre bosques bien preservados y áreas de uso humano. Obtuvimos los datos por medio de una revisión extensiva de artículos publicados revisados por pares, tesis y reportes. El tamaño del efecto total indicó que las áreas de uso humano albergaban más especies de murciélagos que los bosques bien preservados. Diferentes patrones de respuesta emergieron cuando los meta-análisis fueron realizados separadamente por familia, hábito alimenticio, estrato de la vegetación y estatus de conservación. Nuestros resultados sugieren que los ensamblajes de murciélagos presentan fuertes respuestas a la pérdida de bosque y el cambio de uso de suelo y que la dirección y magnitud de estas respuestas dependen del grupo de murciélagos en estudio y del tipo de perturbación. Nuestros resultados son consistentes con la idea de que los murciélagos son útiles para evaluar los efectos de los cambios de hábitat en los neotrópicos. Sin embargo, con nuestros meta-análisis no pudimos detectar diferencias finas en los hábitos alimenticios de murciélagos, especialmente en Phyllostomidae, ni dilucidar el efecto de la configuración del paisaje.

‡email r.garciamorales83@gmail.com

Paper submitted July 13, 2012; revised manuscript accepted February 25, 2013.

**Palabras Clave:** bosque neotropical, cambio de uso de suelo, Chiroptera, meta-análisis, pérdida de hábitat, proporción de posibilidades, tamaño de efecto

## Introduction

In the last 200 years, one-third of terrestrial ecosystems has been transformed by resource exploitation, and these land-use changes are particularly extensive in tropical regions (Foley et al. 2005). In Latin America, 2.5 million ha of tropical forests are cut annually for crop cultivation and ranching activities (Achard et al. 2002). In spite of this huge loss of natural areas, Neotropical forests are still the most diverse region in the world in terms of vertebrates (Mace et al. 2005). The preservation of this megadiverse fauna urgently requires information about which animals are responding and how to these landscape changes.

Neotropical bats are particularly sensitive to anthropogenic land-use changes, and the results of several studies suggest they can be used as bioindicators to assess the effects of these disturbances (Medellín et al. 2000; Castro-Luna et al. 2007). The Neotropics harbor the highest diversity of bats in the world; 288 species in 83 genera and 9 families (Mickleburgh et al. 2002) account for 40–50% of the total mammal richness in the region (Patterson et al. 2003). These bats play a variety of ecological roles in ecosystems. Insectivorous bats contribute to the control of natural insect populations (Kalka et al. 2008), some of which may be crop pests (Kunz et al. 2011), and nectarivorous and frugivorous bats are important pollinators and seed dispersers for several flowering plants (Galindo-González et al. 2000; Fleming et al. 2001). Their high species diversity and highly specialized feeding habits have led to the idea that Neotropical bat populations respond quickly to anthropogenic environmental changes (e.g., Medellín et al. 2000; Galindo-González 2004; Castro-Luna et al. 2007), and this is a desirable feature in bioindicator organisms (Holt & Miller 2011).

Use of bats as bioindicators, however, first requires assessing whether bat assemblages, or at least some groups of bats, display general response patterns when their habitats are disturbed. Several authors report that the number of bat species declines with increasing vegetation disturbance (e.g., Fenton et al. 1992; Medellín et al. 2000; Estrada & Coates-Estrada 2002), yet others report that disturbance does not affect bats (e.g., Cruz-Lara et al. 2004; Clarke et al. 2005; Pineda et al. 2005), or may even increase the number of species (Vargas-Espinoza et al. 2008). This disparity (possibly due to differences in landscape configuration and intensity of disturbances) suggests that bat assemblage diversity may not be a useful bioindicator. However, focusing on bats that belong to different families and those with different feeding habits may be a more practical approach. An intuitive response in the Neotropics is the increase in vampire bat (*Desmodus rotundus*) abundance when forests are

converted into pastoral systems (Medina et al. 2004), but anthropogenic disturbances may also affect bats with other feeding habits. For example, most frugivorous and nectarivorous phyllostomid bats seem to benefit from the conversion of tropical forests into coffee and cocoa plantations, where the forest canopy is maintained to provide shade (Pineda et al. 2005; García-Estrada et al. 2006). Conversely, these bats seem to avoid sites where the forest has been completely removed and replaced by sun-grown monocultures, such as corn and banana crops (Medina et al. 2004; William-Guillén & Perfecto 2010). Therefore, the response of a given group of bats may depend on the type of disturbance and should be taken into account when these animals are used as bioindicators.

We applied a series of meta-analyses to test 2 general predictions. First, Neotropical bat assemblages are affected by anthropogenic disturbances, but the magnitude and direction (positive or negative) of these effects depend on the type of disturbance. Second, bats belonging to different groups (families, feeding groups, etc.) have different responses to the type of human land use. Because the results of meta-analyses usually lead to new generalized conclusions as to the patterns of a given phenomenon (Gurevitch & Hedges 1999), we also sought to provide insights on the behavior of Neotropical bat assemblages subject to anthropogenic land-use changes and objective tools for using bioindicators when setting conservation priorities.

## Methods

It has been proposed that meta-analyses be used in conservation biology because their results can lead to the development of evidence-based environmental policies (Stewart 2010). In meta-analysis, the first step is to define the hypotheses to be tested and the metric or effect size that best summarizes the results among study cases (Rosenberg et al. 2000). Our hypotheses focus on identifying general responses by Neotropical bat assemblages to human land uses, so we used the odds-ratio metric (Rosenberg et al. 2000) to compare the frequency of occurrence of bat species between well-preserved forest and different types of disturbed areas.

For our meta-analyses, we used data from studies published between 1990 and 2012 because we wanted to provide a current overview of bat responses to anthropogenic disturbance. We obtained study cases from publications listed in The Web of Knowledge (Thomson Reuters), Scientific Electronic Library Online-SciELO (BIREME-OPS-OMS), and the Journal Storage

Project-JSTOR (ITHAKA). We conducted extensive searches with combinations of the following keywords: *bat community*, *bat diversity*, *bat assemblage*, *habitat modification*, *land use change*, and *habitat loss*. The searches were conducted on the titles and abstracts of publications, and this returned over 150 publications. We selected articles on studies done in the Neotropics that compared bat assemblages between well-preserved forest and at least one area subjected to human use. We included only studies in which mist nets were used to sample bats so as to standardize the results of the meta-analyses and avoid biases that might be introduced by different sampling methods. This left us with 34 peer-reviewed articles published between 1992 and 2012 (Supporting Information). We also included data from 6 BS theses, 1 MS thesis, and 3 technical reports that met these criteria (Supporting Information). For the meta-analyses, each bat species from each locality was considered a study case; thus, we had 1115 study cases that covered the occurrence of 149 bat species in 11 Latin American countries (Supporting Information).

For the analyses, we classified bat species according to their taxonomic family. All 9 Neotropical taxonomic bat families were reported on in the selected articles: Emballonuridae, Furipteridae, Molossidae, Mormoopidae, Natalidae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Thyropteridae, and Vespertilionidae.

We also grouped bats by the main food items that make up their diet and the way in which they obtain these resources (hereafter feeding habit). We assigned their main food item on the basis of prevalence of this designation in the literature. For example, some authors report that great fruit-eating bat (*Artibeus lituratus*) is a frugivore-insectivore in Veracruz (Estrada & Coates-Estrada 2002), and other authors report it is frugivore in Chiapas (García-Estrada et al. 2006), so we considered this species a frugivore. This resulted in 8 feeding-habit groups: frugivores, which mainly consume fruit and some leaves (includes species in the genus *Brachyphylla* and subfamilies Carollinae, Rhinophyllinae, and Stenodermatinae); nectarivores, which mainly feed on nectar and pollen but may also feed on some fruit and insects (includes 10 genera of Glossophaginae and 1 of Lonchophyllinae); carnivores, which hunt and consume other vertebrates (includes *Vampyrum spectrum*, *Chrotopterus auritus*, and *Trachops cirrhosus*); omnivores, which consume fruit, insects, small vertebrates, and other food items (includes *Phyllostomus hastatus*, *P. discolor*, *P. elongatus*, and *Phylloderma stenops*); gleaning insectivores, which establish lurking sites on fixed perches and take insects from the substrate once they are detected (includes species in the genus *Glypbonycteris* and 16 species of Phyllostominae); aerial insectivores, which hunt and eat insects taken in flight (includes Emballonuridae, Natalidae, Vespertilionidae, Mormoopidae, Molossidae, and Thyropteridae); piscivores (Noctilionidae), which inhabit

riparian sites and consume small fish; and hematophages (subfamily Desmodontinae), which feed on the blood of other mammals.

Another criterion we considered was the vegetation stratum in which bat species preferentially feed: canopy, understory, or both canopy and understory. We also classified bat species according to their conservation status (IUCN 2012).

To classify the different habitat types in which bats were recorded, we used the criteria provided by the authors of the original publications (Supporting Information). All of them refer to well-preserved forest as primary forest with minimal anthropogenic disturbance, but 6 classes of human-use areas were identified in these articles. Young secondary vegetation included sites where, after forest removal, natural succession had occurred for 10–30 years. Mature secondary vegetation was used in reference to sites that had undergone succession for more than 30 years after the forest was removed. In agroforestry crop systems only the understory had been removed, and large trees were kept to provide shade for cocoa and coffee plantations. In monocultures the forest had been completely cut and replaced by sun crops, such as bananas and corn. In silvopastoral systems the understory had been removed to allow cattle to graze, but canopy trees were maintained. For induced grasslands the forest had been completely replaced by pastures for cattle grazing.

We compared the occurrence frequency of bat species between well-preserved forests (control group) and disturbed habitats (treatment groups). We transformed the odds ratios to natural logarithms, as suggested by Rosenberg et al. (2000). We considered odds ratios  $>0$  indicated bats preferred well-preserved forest, odds ratios  $<0$  indicated bats preferred disturbed areas, and odds ratios near 0 indicated no preference. We determined overall habitat preferences of bats. For this, we calculated odds ratios for all the study cases and averaged these values regardless of the type of land use or other categories we used to classify bat species. We calculated the 95% confidence intervals for these averages. If the average odds ratio was positive and significantly  $>0$  (i.e., confidence interval did not include zero), then bats were expected to be associated with well-preserved forests. If the average odds ratio was negative and significantly  $<0$ , then bats were expected to be associated with disturbed areas. If the confidence intervals of the average odds ratio included zero, bats were expected to show no preference for either type of area.

We also calculated odds ratios and confidence intervals for each taxonomic family, feeding habit, vegetation stratum, and conservation status. Because not all the study cases could be classified according to all these criteria (e.g., the vegetation stratum and conservation status were not available for all species), we conducted analyses only on groups with more than 5 study cases. This allowed us



to avoid biased results from extremely low numbers of replicates (Rosenberg et al. 2000).

Finally, we compared the occurrence frequency of bats between well-preserved forests and each type of anthropogenically affected area (young secondary vegetation, mature secondary vegetation, agroforestry crop systems, monocultures, silvopastoral systems, and induced grasslands). We used the same method described above for comparing the occurrence frequency of bat species, except that for this set of analyses we calculated odds ratios only with study cases that pertained to each type of land use. All meta-analyses were run in MetaWin (version 2.1).

## Results

### General Meta-Analyses

The overall effect size, estimated including all study cases, indicated that human-use areas had significantly more bat species than well-preserved forests (Fig. 1a). However, different patterns emerged when bat occurrence frequency was analyzed on the basis of family, feeding habit, vegetation stratum, and conservation status. Emballonuridae, Noctilionidae, and Thyropteridae families were positively associated with well-preserved forests, and Phyllostomidae was positively associated with human-use areas (Fig. 1a). There was no difference in the occurrence of the other families between human-use areas and well-preserved forests (Fig. 1a). We did not examine Furipteridae because of the low number of study cases ( $n = 3$ ).

Only piscivorous species preferred well-preserved forests (Fig. 1b). Conversely, frugivores, nectarivores, omnivores, species that preferentially forage in the forest canopy, and species able to forage in both strata were significantly more frequent in human-use areas (Figs. 1b & 1c). Vulnerable species were more frequently associated with well-preserved forests (Fig. 1d).

### Meta-Analysis of Each Type of Human Land Use

Mormoopidae, Molossidae, and Emballonuridae were positively associated with well-preserved forests relative to young secondary vegetation (Fig. 2a), but only the Emballonuridae family preferred well-preserved forests to mature secondary vegetation (Fig. 2b).

Aerial and gleaning insectivores and carnivores were more frequently recorded in well-preserved forests than in young or mature secondary vegetation (Figs. 2c & 2d). The conversion of Neotropical forests into secondary vegetation negatively affected the occurrence frequency of understory and canopy bats (Figs. 2e & 2f). In contrast, only species of least concern preferred well-preserved forests to either young or mature secondary vegetation (Figs. 2g & 2h).

Phyllostomidae bats, particularly those that are frugivorous and nectarivorous, were positively associated with agroforestry crop systems, but bats in this group preferred well-preserved forests to monocultures (Fig. 3). For bat species that forage in the canopy and for those that forage in both forest strata, occurrence frequency was higher in agroforestry crop systems than in well-preserved forests (Fig. 3e). In contrast, only understory bats preferred well-preserved forests to monocultures (Fig. 3f). For bat species of least concern, occurrence frequency was higher in agroforestry crop systems than in well-preserved forests (Fig. 3g). Species of least concern and near threatened species preferred well-preserved forest to monocultures (Fig. 3h). In all cases, bats preferred well-preserved forest over silvopastoral systems or induced grasslands or did not show any association with human-use areas (Fig. 4).

## Discussion

Our results suggest Neotropical bats, as a group, are not particularly sensitive to environmental alteration. However, different patterns emerged when the responses of the different bat groups were assessed separately for each type of human-disturbed area. Among bat families, Phyllostomid bats may be the most reliable group for analyzing the effects of habitat changes simply because there are more data available for this family, given that they are the group most frequently captured with mist nets. Phyllostomids preferred human-use areas to well-preserved forests. This finding is not consistent with the assertion that elevated diversities of these bats indicate well-preserved forests and high-quality natural habitats, as has been found for the subfamily Phyllostominae (Fenton et al. 1992; Medellín et al. 2000). Phyllostomid bats had no preference between well-preserved forests and sites with either young or mature secondary vegetation. This result indicates they are highly tolerant of human land use and can easily recolonize disturbed sites once the forest structure is at least partially recovered (Ávila-Cabadilla et al. 2009).

Furthermore, this family was strongly associated with agroforestry crop systems, and this was the only human-use area where they displayed such a positive response. This response pattern has been reported across the Neotropics (e.g., Pineda et al. 2005; Faria & Baumgarten 2007; Castro-Luna & Galindo-González 2011), and the explanation for this response is linked to the feeding habits of this bat group. Most phyllostomids are frugivorous and nectarivorous, and results of some studies indicate they may feed on the fruit and flowers of Neotropical crops (Estrada & Coates-Estrada 2002; Clarke et al. 2005; Castro-Luna & Galindo-González 2011). Thus, although canopy trees from agroforestry crop systems provide them with refuge and food resources, crops located in the

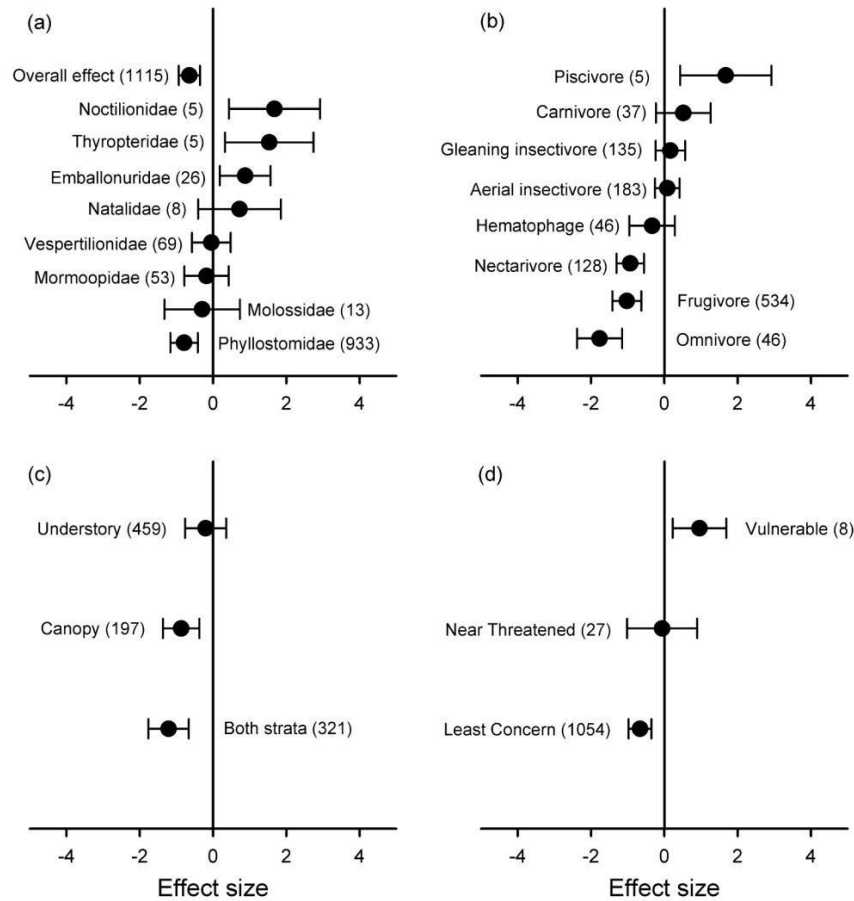


Figure 1. Effect sizes (average odds ratios and 95% CI) estimated in a comparison of bat occurrence frequencies relative to (a) bat family, (b) feeding habit, (c) forest foraging strata, and (d) conservation status between well-preserved forests and human-use areas (numbers in parentheses, number of study cases). Significant effects are assumed if 95% CI of effect size does not include zero.

understory offer an additional source of food, and this results in a high abundance of phyllostomid bats (Cruz-Lara et al. 2004; Pineda et al. 2005; Castro-Luna & Galindo-González 2011). This family avoids sites where the forest canopy or understory has been completely removed, such as monocultures, induced grasslands, and silvopastoral systems, and this may occur because of the reduced structural complexity of the vegetation, which provides neither adequate refuge nor food (Gorresen & Willig 2004; Willig et al. 2007).

Although phyllostomids are likely the best group to use as bioindicators of the effects of human activities, other bat families may also be useful. Emballonuridae, for instance, consistently responded negatively to human disturbance. This result suggests they may be even more sensitive than phyllostomids to land-use changes. However, there were fewer study cases available for this family

than for Phyllostomidae. Thus, we recommend the inclusion of ultrasonic detectors in bat studies aimed to assess human disturbance in the Neotropics. With data on the presence of this family across land uses, one could determine the overall value of Emballonuridae as a bioindicator of habitat quality. For the other bat families (Molossidae, Mormoopidae, Natalidae, Noctilionidae, Thyropteridae, and Vespertilionidae) there were either no clear response pattern to human-use areas or there were too few study cases to reliably assess their sensitivity to disturbance.

Our results suggest that bats with different feeding habits may provide even more precise information on the effect of human land use than taxonomic families. Gleaning insectivores, aerial insectivores, and carnivores all preferred well-preserved forests to disturbed sites. Gorresen and Willig (2004) propose that this response

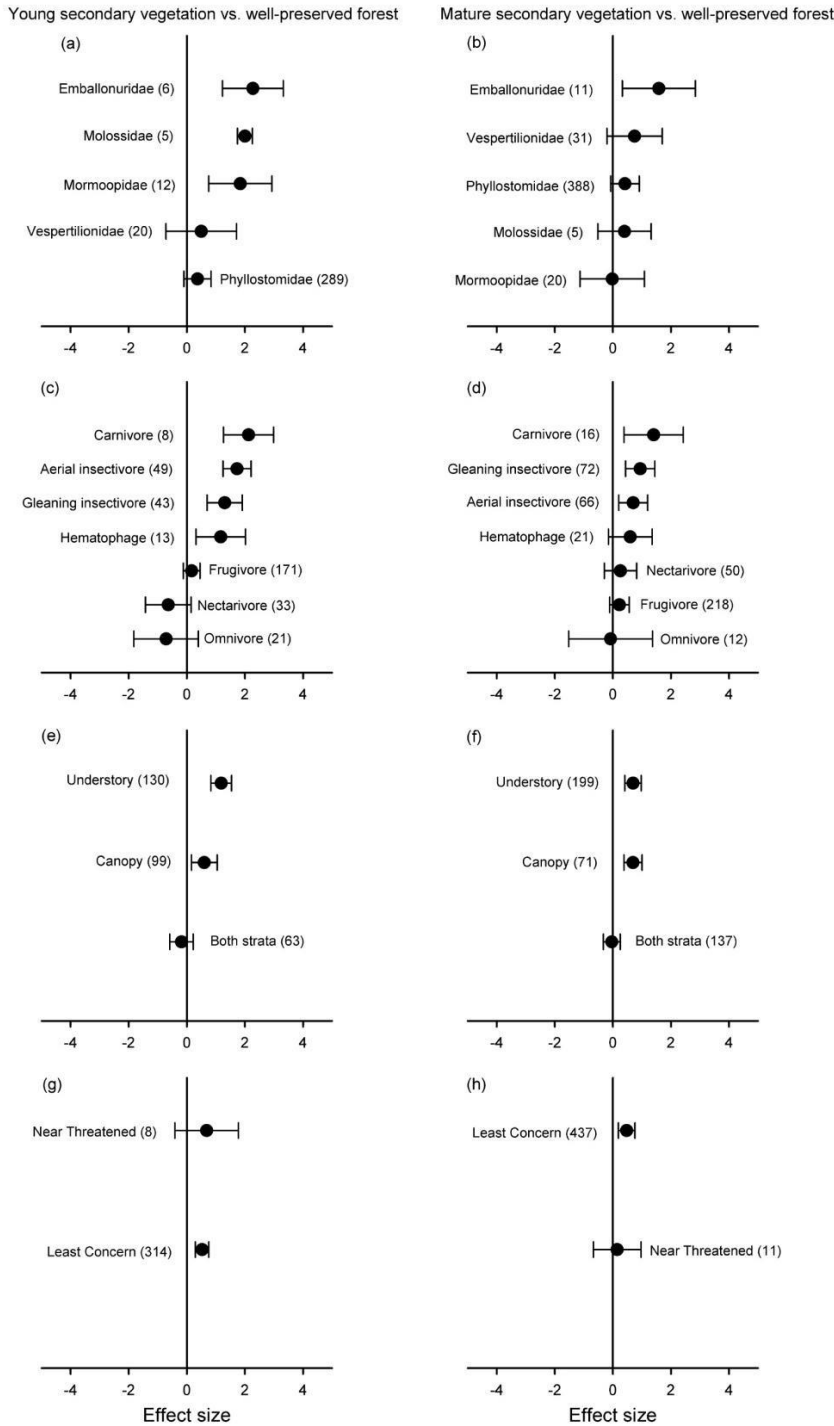


Figure 2. Effect sizes (average odds ratios and 95% CI) estimated in a comparison of bat occurrence frequencies relative to (a, b) bat family, (c, d) feeding habit, (e, f) forest foraging strata, and (g, h) conservation status in well-preserved forest versus young secondary vegetation and well-preserved forest versus mature secondary vegetation (significant effects are assumed if 95% CI of effect size does not include zero).

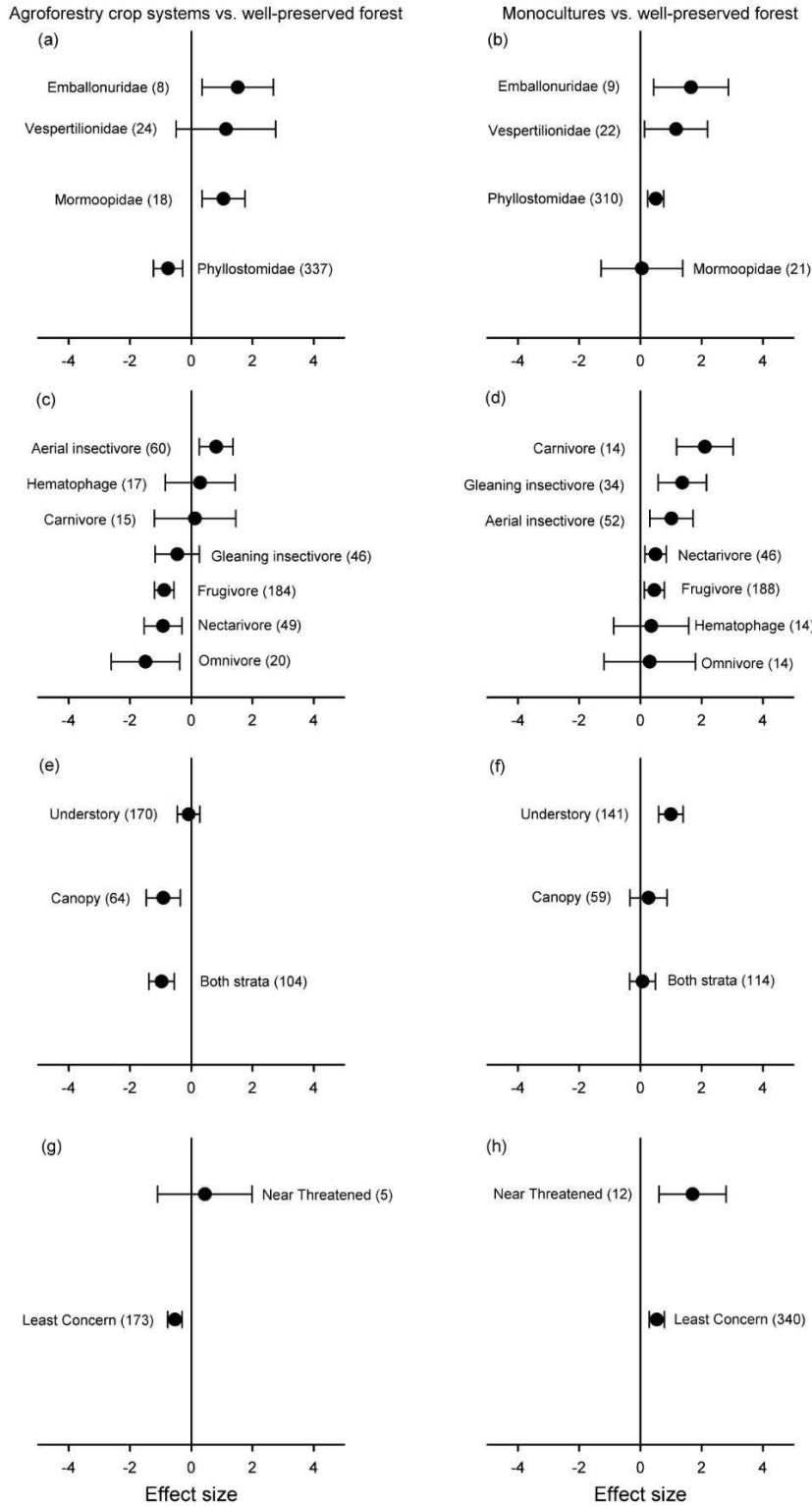


Figure 3. Effect sizes (average odds ratios and 95% CI) estimated in a comparison of bat occurrence frequencies relative to (a, b) bat family, (c, d) feeding habit, (e, f) forest foraging strata, and (g, h) conservation status in well-preserved forest versus agroforestry crop systems and well-preserved forests versus monocultures (significant effects are assumed if 95% CI of effect size does not include zero).

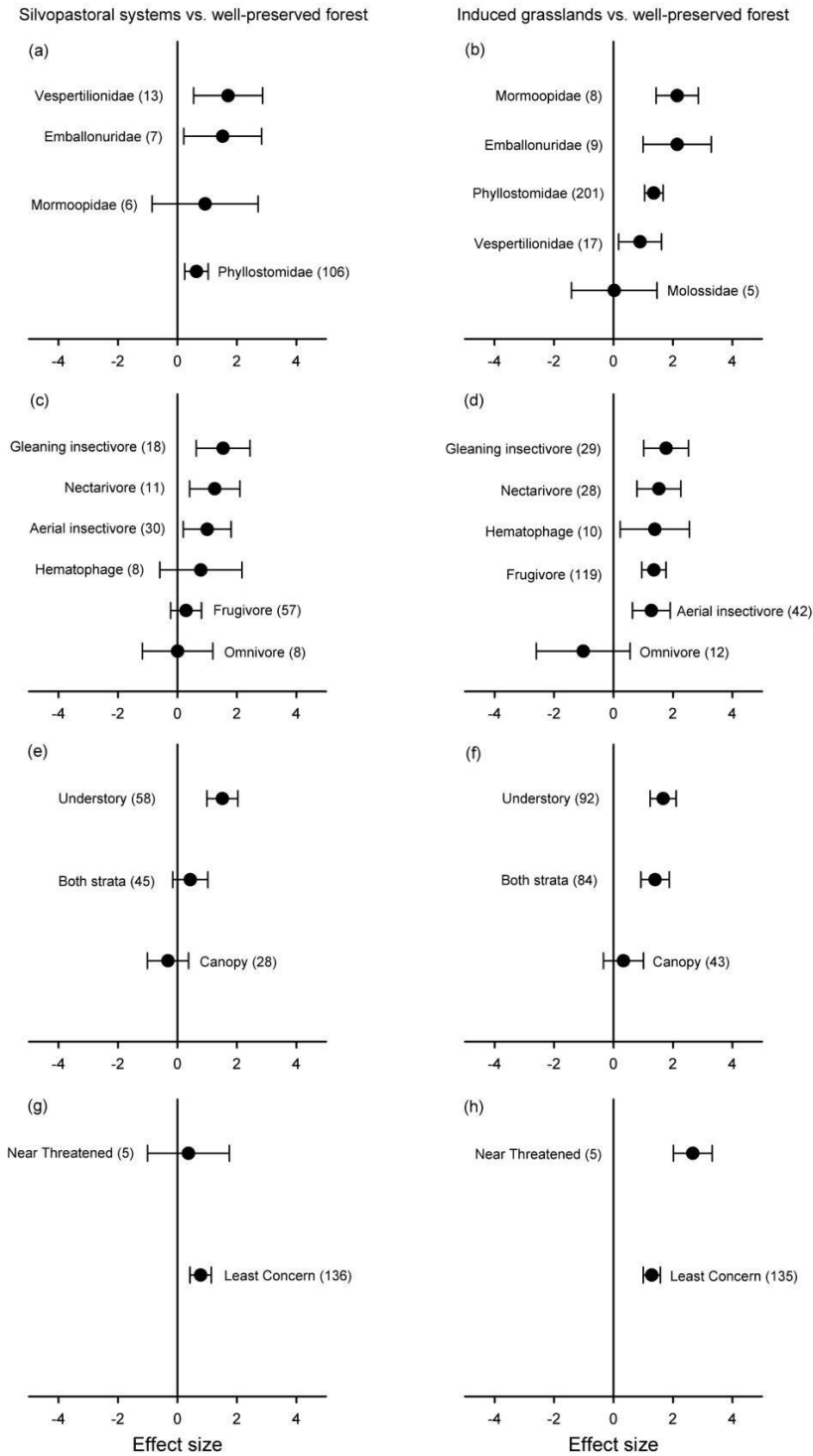


Figure 4. Effect sizes (average odds ratios and 95% CI) estimated in a comparison of bat occurrence frequencies relative to (a, b) bat family, (c, d) feeding habit, (e, f) forest foraging strata, and (g, h) conservation status in well-preserved forest versus silvopastoral systems and well-preserved forests versus induced grasslands (significant effects are assumed if 95% CI of effect size does not include zero).

is expected for bats that feed on other animals because well-preserved forests offer better sites for lurking and hunting and more abundant prey than sites affected by anthropic activities. Thus, insectivorous and carnivorous bats appear to be the best groups for assessing the effects of human activities on forests in the Neotropics.

The response of bats with other feeding habits to anthropogenic disturbance was not as clear. Omnivorous bats had neutral responses to most human-use areas, a result that is consistent with the suggestion that these species have broad ecological plasticity and can adapt their feeding habits to the new environments created by humans (Galindo-González 2004). Both frugivorous and nectarivorous bats preferred agroforestry crop systems to well-preserved forests. As for phyllostomids—the taxonomic family that includes most of the frugivorous and nectarivorous bats—these response patterns could be linked to the greater availability and diversity of food resources in human-use areas (Castro-Luna & Galindo-González 2011). Moreover, frugivorous and nectarivorous bats avoided sites where the forest had been completely removed, and there may be several reasons for this. For example, open areas such as monocultures and grasslands represent an elevated predation risk for bats because the lack of refuge sites leaves the bats highly visible to predators, such as hawks and owls (Russo et al. 2007). Additionally, such areas offer a limited diversity of food resources relative to well-preserved forest and agroforestry crop systems (Castro-Luna & Galindo-González 2011).

Our results indicated that bats that can forage in both forest strata are less sensitive to anthropogenic changes than those that forage only in the understory or the forest canopy. Understory bats were strongly affected by human disturbance, and strongly preferred well-preserved forests in almost all cases. The only place where these bats had a positive response to human-use areas was in agroforestry crop systems, which may also be due to the greater availability of food resources that these habitats offer (Perfecto et al. 2003; Castro-Luna & Galindo-González 2011). However, community structure may change because some species are negatively affected by agroforestry systems (Harvey & González-Villalobos 2007). Canopy-foraging bats were slightly less sensitive to these disturbances and, although they were never positively associated with human-use areas, they had no habitat preference when well-preserved forests were compared with agroforestry crop systems and silvopastoral systems. Because mature trees are usually not removed from these systems, this response pattern may be associated with refuge availability (Perfecto et al. 2003; Pineda et al. 2005). Canopy and understory specialists preferred well-preserved forests to sites with secondary vegetation. This finding suggests natural succession may lead to vegetation structures that are quite different from

those encountered in undisturbed forest, which bats with highly specialized habitat requirements may avoid.

Vulnerable species were negatively affected by forest loss and human land use, but the small number of study cases we found did not allow us to determine which type of change affected bat populations the most. Vulnerable, near threatened, and species of least concern responded negatively to monocultures and induced grasslands, but because they were not affected by other types of land uses, these species appear to tolerate human-induced disturbance to some degree. Species of least concern had marked preferences for well-preserved forests, and the only land use they were positively associated with was agroforestry crop systems.

There is an important caveat for this study with respect to the nature of the data included in the meta-analyses (only included bats captured with mist nets). Results of radio-tracking studies show that Neotropical bats can move across areas used by humans, even when they preferentially roost in well-preserved forests (Bernard & Fenton 2003). This means our results may provide somewhat biased information about the areas bat species use. Given that the home ranges of several species depend on specific habitat elements (canopy trees, an understory, or crops), captures in particular types of areas are likely to be indicative of the use of these areas by at least some bat groups (Galindo-González 2004). Meta-analyses cannot capture all the complexities of species' responses to human land use. Therefore, our results present general trends in the way bats may respond when faced with anthropogenic disturbances.

Our results indicate that some bat groups may be useful bioindicators in assessments of the effects of anthropic landscape changes. Phyllostomidae, Emballonuridae, and carnivorous and insectivorous bats may be the most useful bioindicators. The occurrence of these bats decreased relative to other bat groups in human-use areas, and this may indicate the negative effects of such disturbance on local fauna. However, our results also suggest that the magnitude of bat response to human disturbance may be related to the type of disturbance. We could not assess the effect of the matrix surrounding sampling sites, and the presence and abundance of bat species may depend on the dominant vegetation at the landscape level (Vleut et al. 2012).

Meta-analysis has multiple applications in ecology, but it is particularly valuable for identifying large-scale patterns and facilitating evidence-based decision making (Stewart 2010; Harrison 2011). Many ecological studies fail to detect changes due to small sample sizes relative to the effects studied (Moller & Jennions 2002; Jennions & Moller 2003). The value of meta-analysis lies in exploring differences across multiple studies. Controversy is an oft-cited rationale for undertaking meta-analyses (Cooper & Hedges 1994). Meta-analyses have also been used to

identify general responses of species in geographical regions. For example, Prieto-Benítez and Méndez (2011) used meta-analysis to determine the effect of land use on spiders.

The most general problem with meta-analysis is the potential bias that may result when the studies included are not representative of all studies conducted. This may result from publication biases or study-selection biases (Göran & Wooster 1995). Every meta-analysis has some inherent bias by virtue of the inclusion or exclusion of criteria and the methods chosen to review the literature (Rosenthal & DiMatteo 2001). An additional problem is that some researchers provide enough information to compute an effect size, whereas others do not (Rosenthal & DiMatteo 2001). Thus, meta-analyses are criticized because they involve summarizing results from studies that vary substantially in their operationalization and measurement of independent and dependent variables and because they employ very different types of sampling units to answer questions that are similar, although often not identical, to the questions asked in the original studies (Hunt 1997).

We grossly summarized information on diet patterns of bats, even though bat diet varies geographically or by season and may depend on the resources available at each specific locality. So, to detect diet patterns over large areas, general diet categories that are based on trophic guilds are useful. But, local feeding preferences for the different species could be studied with DNA barcoding or isotope analyses, and future work should aim to reveal cryptic dietary characteristics and their implications for ecosystem processes. The general patterns of feeding habits we found were based on inaccurate data. We recommend that feeding preferences of phyllostomids be analyzed with better resolution and that their different sensibility to forest disturbance be taken into account in further meta-analysis so as to assess their wide range of responses to anthropogenic landscape modifications. Future meta-analyses on the effects of human land use on bats or other organisms should assess the influence of landscape characteristics.

### Acknowledgments

We thank CONACYT for the PhD scholarship to R.G.M. and B. Delfosse for improving the English. We are grateful for the valuable comments by the handling editor, anonymous reviewers, and B. Fenton, who helped improve the quality of the paper.

### Supporting Information

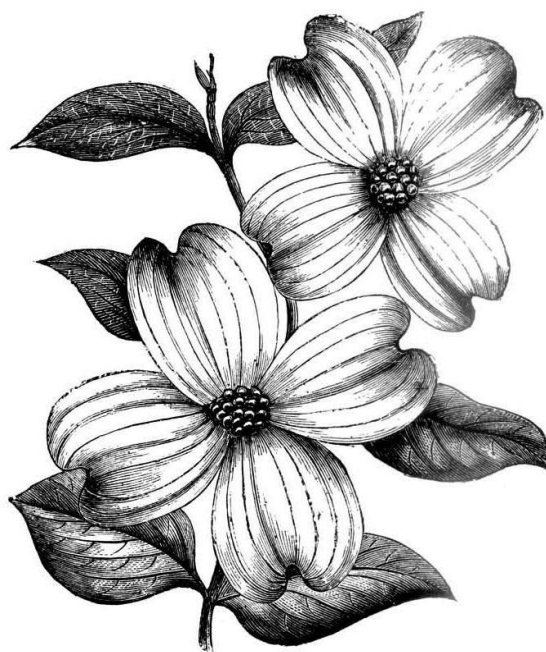
A list of studies included in the meta-analyses (Appendix S1) is available online. The authors are solely responsible

for the content and functionality of this material. Queries (other than absence of the material) should be directed to the corresponding author.

### Literature Cited

- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards, and J. P. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* **297**:999-1002.
- Avila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. Henry, and M. Y. Álvarez Añorve. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **258**:986-996.
- Bernard, E., and M. B. Fenton. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. *Biotropica* **35**:262-277.
- Castro-Luna, A., V. J. Sosa, and G. Castillo-Campo. 2007. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica* **9**:219-228.
- Castro-Luna, A., and J. Galindo-González. 2011. Enriching agroecosystems with fruit-producing tree species favors the abundance and richness of frugivorous and nectarivorous bats in Veracruz, Mexico. *Mammalian Biology* **77**:32-40.
- Clarke, F. M., D. V. Pio, and P. A. Racey. 2005. A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. *Conservation Biology* **19**:1194-1204.
- Cooper, H. and L. V. Hedges. 1994. *The handbook of research synthesis*. Russell Sage Foundation, New York.
- Cruz-Lara, L. E., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo, and N. Ramírez-Marcial. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**:63-81.
- Estrada, A., and R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* **103**:237-245.
- Faria, D., and J. Baumgarten. 2007. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* **16**:291-312.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, D. M. Syme, and B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* **24**:440-446.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason, and J. L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* **71**:511-530.
- Foley, J.A., et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**:570-574.
- Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* **14**:1693-1703.
- Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **20**:239-243.
- García-Estrada, C., A. Damona, C. Sánchez-Hernández, L. Soto-Pinto, and G. Ibarra-Núñez. 2006. Bat diversity in montane rainforest and shaded coffee under different management regimes in southeastern Chiapas, Mexico. *Biological Conservation* **132**:351-361.
- Göran, A., and D. Wooster. 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:236-240.
- Gorrensen, P. M., and M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* **85**:688-697.
- Gurevitch, J., and L. V. Hedges. 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* **80**:1142-1149.

- Harrison, F. 2011. Getting started with meta-analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 2:1-10
- Harvey, C. A., and J. A. González-Villalobos. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16:2257-2292.
- Holt, E. A., and S. W. Miller. 2011. Bioindicators: using organisms to measure environmental impacts. *Nature Education Knowledge* 2(2): 8.
- Hunt, M. 1997. How science takes stock. Russell Sage Found, New York.
- IUCN (World Conservation Union). 2012. The IUCN red list category. Version 2012.2. IUCN, Gland, Switzerland.
- Jennions, M. D., and A. P. Moller. 2003. A survey of the statistical power of research in behavioral ecology and animal behaviour. *Behavior Ecology* 14:438-445.
- Kalka, M. B., A. R. Smith, and E. K. V. Kalko. 2008. Bats limits arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320:71.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobo, and T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1-38
- Mace, G., et al. 2005. Biodiversity. Pages 77-122 in R. Hassan, R. Scholes, and N. Ash, editors. *Ecosystems and human well-being: current state and trends. Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, Washington, D.C.
- Medellín, R. A., M. Equihua, and M. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1675.
- Medina, A., C. Harvey, D. Sánchez, S. Vilchez, and B. Hernández. 2004. Diversidad y composición de Chiropteros en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. *Encuentro* 68:24-43.
- Mickleburgh, S. P., A. M. Hutson, and P. A. Racey. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx* 36:18-34.
- Moller, A. P., and M. D. Jennions. 2002. How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* 132:492-500.
- Patterson, B. D., M. R. Willig, and R. D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. Pages 536-579 in T. H. Kunz and M. B. Fenton, editors. *Ecology of bats*. University of Chicago Press, Chicago.
- Perfecto, I., A. Mas, T. Dietsch, and J. Vandermeer. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 12:1239-1252.
- Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar, and G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19:400-410.
- Prieto-Benítez, S., and M. Méndez. 2011. Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): a meta-analysis. *Biological Conservation* 144:683-691.
- Rosenberg, M. S., D. C. Adams, and J. Gurevitch. 2000. *MetaWin: manual of statistical software for meta-analysis*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Rosenthal, R., and M. R. DiMatteo. 2001. Meta-analysis: recent developments in quantitative methods for literature reviews. *Annual Review of Psychology* 52:59-82.
- Russo, D., L. Cistrone, and G. Jones. 2007. Emergence time in forest bats: the influence of canopy closure. *Acta Oecologica* 31:119-126.
- Stewart, G. 2010. Meta-analysis in applied ecology. *Biology Letters* 6:78-81.
- Vargas-Espinoza, A., L. F. Aguirre, M. I. Galarza, and E. Gareca. 2008. Ensemble de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del parque nacional Carrasco, Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 15:297-308.
- Vleut, I., S. I. Levy-Tacher, J. Galindo-González, W. F. de Boer, and N. Ramírez-Marcial. 2012. Tropical rain-forest matrix quality affects bat assemblage structure in secondary forest patches. *Journal of Mammalogy* 93:1469-1479.
- Williams-Guillén, K., and I. Perfecto. 2010. Effects of agricultural intensification on the assemblage of leaf-nosed bats (Phyllostomidae) in a coffee landscape in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 42:605-613.
- Willig, M. R., S. J. Presley, C. P. Bloch, C. L. Hice, S. P. Yanoviak, M. M. Diaz, L. A. Chauca, V. Pacheco, and S. C. Weaver. 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39:737-746.





# CAPÍTULO II

**Diversidad funcional de murciélagos neotropicales en paisajes deforestados de la Huasteca, México**

**Diversidad funcional de murciélagos neotropicales en paisajes  
deforestados de la Huasteca, México**

Rodrigo García-Morales<sup>a</sup>, Claudia E. Moreno<sup>a</sup>, Iriana Zuria<sup>a</sup>, Alberto E. Rojas-Martínez<sup>a</sup>,  
Ernesto I. Badano<sup>b</sup>, Jorge Galindo-González<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5,  
Col. Carboneras, 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

<sup>b</sup> División de Ciencias Ambientales, Instituto Potosino de Investigación Científica y  
Tecnológica A.C., Camino a la Presa San José 2055, Colonia Lomas 4ta Sección, 78216,  
San Luis Potosí, S.L.P., México.

<sup>c</sup> Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada (INBIOTECA), Universidad  
Veracruzana, Av. Culturas Veracruzanas 101, Colonia E. Zapata, 91090, Xalapa,  
Veracruz, México.

**Resumen**

La diversidad funcional (DF) se refiere a la variabilidad de los roles funcionales que cumplen las especies dentro de los ecosistemas. Los murciélagos neotropicales juegan papeles importantes a través de su participación en procesos como la dispersión de semillas, la polinización y la depredación de insectos y estos procesos podrían verse afectados por la pérdida de hábitat. El objetivo del estudio fue determinar el efecto de la pérdida de cobertura arbolada sobre la riqueza de especies, la abundancia de individuos y la DF de murciélagos neotropicales. Para ello se seleccionaron seis paisajes que forman un gradiente de pérdida de vegetación arbolada en la región Huasteca del estado de Hidalgo. En cada paisaje se capturaron murciélagos con redes de niebla, se calcularon índices de diversidad funcional, además de la riqueza de especies y abundancia de individuos. Estas medidas se relacionaron con el porcentaje de cobertura arbórea. Se capturó un total de 913 murciélagos de las familias Phyllostomidae y Mormoopidae, pertenecientes a 10 géneros y 12 especies. La equidad funcional y la abundancia de individuos no mostraron una relación con la pérdida de hábitat, pero la riqueza de especies y funcional disminuyó conforme aumentaba la deforestación. La disminución de la diversidad funcional de este grupo puede tener implicaciones en los procesos ecológicos en los que participan en la región Huasteca.

**Palabras Clave:** Deforestación, Phyllostomidae, Mormoopidae, riqueza funcional, equidad funcional, rasgos funcionales.

## Introducción

La riqueza de especies es la métrica más usada para estimar la biodiversidad. En muchos estudios se considera una propiedad de las comunidades ecológicas para evaluar el impacto de la modificación del hábitat y sugerir prioridades de conservación. Sin embargo, esta medida asume que todas las especies contribuyen de manera similar al funcionamiento de los ecosistemas, por lo que nos brinda una visión incompleta y limitada de la importancia de la biodiversidad (Stevens et al. 2003), lo cual es inapropiado para las prácticas de conservación que apuntan a la preservación de funciones ecosistémicas y servicios ambientales (Purvis & Hector 2000). Por lo tanto, para entender los cambios en la biodiversidad bajo distintos escenarios de impacto humano (e.g. pérdida y fragmentación del hábitat o cambio de uso de la tierra) se deben evaluar otros aspectos complementarios de la biodiversidad, como por ejemplo la diversidad filogenética y funcional (Purvis & Hector 2000; Cadotte et al. 2011).

La diversidad funcional (DF) ha recibido una creciente atención en los estudios de ecología de comunidades y biología de la conservación. Esto se debe a que permite relacionar la biodiversidad con el funcionamiento de los ecosistemas, como también su resistencia y resiliencia ante las perturbaciones naturales y antrópicas (Hooper et al. 2005; Vandewalle et al. 2010). La DF es la variabilidad de papeles funcionales que cumplen las especies dentro de los ecosistemas. Analiza el grado de las diferencias funcionales de las especies (por ejemplo, en la forma de usar los recursos) y mide la variedad de maneras en lo que lo hacen (papeles funcionales) (Díaz & Cabido 2001; Petchey & Gaston 2006; Poff et al. 2006; Weiher 2011). La diversidad funcional se puede cuantificar usando una variedad de índices que capturan diferentes aspectos de la distribución de los rasgos funcionales dentro de una comunidad (e.g. Botta-Dukát 2005; Ricotta 2005; Petchey & Gaston 2006). Los rasgos funcionales son características fenotípicas, observables u operativas, que influyen en el desempeño de las especies y/o en los procesos de los ecosistemas (Weiher 2011). Un enfoque basado en rasgos funcionales nos permite comprender cómo las distintas especies y las comunidades responden ante la modificación del hábitat (Mayfield et al. 2010; Suding et al. 2008).

La mayoría de los ecosistemas del mundo están afectados por las actividades humanas, y son susceptibles a la pérdida y fragmentación del hábitat debido a la intensificación de la agricultura y la ganadería. En México, la deforestación ha sido más intensa en las zonas tropicales, donde la mayor parte de las selvas tropicales han sido degradadas y drásticamente reducidas en su extensión superficial (Challenger & Dirzo 2009). La región de la Huasteca se encuentra en el noreste de México en latitudes superiores a 20°N; y es un área de gran interés biológico, debido a que contiene una alta biodiversidad de plantas y animales de gran valor ecológico y evolutivo. Además alberga la mayor extensión de selvas tropicales perennifolias remanentes del noreste de México (Alanís 2004). Recientemente se han establecido programas de conservación y mitigación del cambio climático a nivel regional (Loa et al. 2009; CONANP 2013). Sin embargo, debido a las condiciones climáticas favorables para la agricultura y la ganadería, en las últimas tres décadas han sido taladas y quemadas grandes extensiones de vegetación nativa en la región, principalmente selvas altas y medianas, para destinarlas al uso agropecuario (Villavicencio & Pérez 2010). La ganadería extensiva y los cultivos han provocado que 50% de la cobertura natural haya desaparecido, mientras que el resto se encuentra en su mayor parte conformado por vegetación secundaria que se ha desarrollado tras el abandono de los campos (Villavicencio & Pérez 2010).

Los murciélagos neotropicales son un grupo abundante y muy diverso. Llegan a representar localmente hasta el 50% de las especies de mamíferos en estos ecosistemas (Patterson et al. 2003). Además, son fáciles de muestrear, su historia natural y taxonomía son relativamente bien conocidas, y presentan una variedad de hábitos alimenticios, estrategias de forrajeo y diversidad de tamaños entre las diferentes especies. Por estas características se han usado como un grupo focal en la evaluación de los efectos de los cambios de hábitat inducidos por el hombre sobre la biodiversidad (García-Morales et al. 2013). Además las distintas especies responden ante las modificaciones de su hábitat a diferentes escalas tanto espaciales como temporales (Gorresen et al. 2005). Debido a su riqueza de especies y su capacidad para usar distintos hábitats naturales como antrópicos, junto con sus diferentes hábitos de alimentación, y su alta capacidad de movilidad, los murciélagos

neotropicales constituyen un grupo interesante para evaluar el efecto de la pérdida del hábitat sobre la diversidad funcional. No obstante, la mayoría de los estudios que han abordado este tema se han enfocado en clasificar a las especies de murciélagos en grupos funcionales de acuerdo a sus modos de alimentación u otras características de comportamiento (Soriano 2000; Pineda et al. 2005; Saldaña-Vázquez et al. 2010; Williams-Guillén & Perfecto 2010; García-Morales et al. 2013). Así, hasta el momento, estas estimaciones de diversidad no se han realizado con base en rasgos funcionales propios de las especies.

El objetivo de esta investigación es evaluar si la riqueza, abundancia y diversidad funcional de murciélagos neotropicales se relacionan con la pérdida de la vegetación arbolada en una región tropical de México. En este sentido la diversidad funcional se evaluó mediante métodos multivariados a partir de rasgos funcionales de los murciélagos. Por la dependencia de este grupo de murciélagos del hábitat natural, se predice que al aumentar la deforestación de los paisajes se reducirá la riqueza, abundancia y diversidad funcional de este grupo, y este patrón será consistente a distintas escalas espaciales. Sin embargo, si la riqueza de especies disminuye pero la diversidad funcional se mantiene constante, entonces asumiríamos que las especies que desaparecen serían aquellas que no exhiben rasgos funcionales únicos y podrían ser consideradas redundantes.

## **Métodos**

### *Área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en la región Huasteca, al noreste del estado de Hidalgo, México (Fig. 1). La región cubre 56.07 km<sup>2</sup> y representa el 0.27 % de la superficie total del estado. Está conformada por lomeríos y sierras con elevaciones desde los 18 hasta 200 msnm. El suelo es de origen sedimentario, coincidiendo con las características estructurales y litológicas de las provincias Sierra Madre Oriental y Llanura Costera del Golfo Norte (Puig 1991). El clima es cálido o semi-cálido húmedo, con una temperatura media anual de 24 °C. La temporada de lluvias ocurre de junio a octubre, con una precipitación anual que varía entre 1200 y 3000 mm, y la estación seca es de noviembre a mayo (Puig 1991). En la región se encuentran seis tipos principales de

vegetación, incluyendo la selva tropical perennifolia, el bosque mesófilo de montaña, bosques aislados de encino, bosques mixtos de pino-encino, pastizales inducidos y vegetación secundaria en diferentes etapas de sucesión (Villavicencio & Pérez 2010). Originalmente, la vegetación nativa preponderante era la selva tropical perennifolia, pero la mayor parte de estos ecosistemas se ha transformado en campos de cultivo y pastizales para ganado (Villavicencio & Pérez 2010).

#### *Selección de sitios y clasificación de la cubierta vegetal*

Se seleccionaron seis sitios de muestreo en la región (Fig. 1). Los sitios se ubicaron con una distancia mínima de 10 km entre ellos para controlar su independencia espacial. Aunque estos sitios corresponden a un gradiente representativo de deforestación, no se incluyeron sitios que posean el 100% de cubierta forestal original ni sitios totalmente transformados en hábitats antropogénicos, dado que estos dos últimos tipos de hábitat no están presentes en la región.

Cada sitio de estudio fue caracterizado en función de sus variables de paisaje. Esta información se obtuvo mediante la técnica de clasificación supervisada, utilizando imágenes satelitales obtenidas de Google Earth de los años 2007-2008 con una resolución de 1m<sup>2</sup> por pixel. A partir de estas imágenes se pudieron identificar tres tipos de cobertura: vegetación arbolada, vegetación inducida y zonas urbanas. La categoría de vegetación arbolada incluye vegetación nativa (selva mediana perennifolia), corredores ribereños y vegetación perturbada con cubierta arbórea, es decir, remanentes de selva mediana y vegetación secundaria joven o madura, con copas que van de 5 a 15 m de altura. Algunas especies arbóreas representativas son *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Cedrela odorata*, *Croton draco*, *Cecropia obtusifolia* y *Muntingia calabura*; en el estrato arbustivo se encuentran *Acacia cornigera*, *Bauhinia americana*, *Bocconia frutescens*, *Piper* sp. y *Solanum* sp. en el estrato herbáceo podemos encontrar *Adiantum* sp., *Chamaedorea oblongata*, *Selaginella* sp. (Puig 1991; INEGI 1992). La vegetación inducida incluye los campos agropecuarios que se establecieron tras la remoción total o parcial de la vegetación nativa. Los principales cultivos en la zona son el maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris* y *P. coccineus*), guayaba (*Psidium guajava*), cítricos (*Citrus sinensis* y *Citrus*

*limon*), y caña de azúcar (*Saccharum officinarum*). En esta categoría entran también se incluyen los pastizales inducidos para la ganadería, los cuales se caracterizan por especies cultivadas de gramíneas como *Paspalum* sp. y *Andropogon* sp.; en los pastizales también se pueden observar árboles aislados del género *Acacia* que son mantenidos por los rancheros para proveer sombra al ganado, aunque en estos también se pueden encontrar pequeños individuos de *Rubus* sp. *Kalanchoe pinnata* y *Bidens pilosa* que han colonizado estas áreas (Villavicencio & Pérez 2010). Finalmente, las zonas urbanas incluyeron los asentamientos humanos donde se pueden apreciar construcciones habitacionales, industriales, u otro tipo de infraestructura permanente. El área que ocupan cada una de las coberturas se cuantificó usando el programa ArcView 3.2. Con el propósito de evaluar la pérdida de hábitat, en este trabajo sólo se consideró el porcentaje de cobertura de vegetación arbolada en relación a la cobertura total de cada sitio de estudio (Cuadro 1).

Se ha propuesto que para evaluar las respuestas de los ensambles de murciélagos ante la pérdida de hábitat es necesario medir los efectos que se producen dentro del área de movimiento de las distintas especies (Gorresen & Willig 2004). Aunque es muy poco lo que se sabe acerca de los patrones de movimiento de los murciélagos neotropicales, se ha sugerido que las distintas especies pueden responder diferencialmente ante las perturbaciones antrópicas debido a diferencias en su vagilidad, requerimientos alimenticios y de refugio, y los atributos de sus historias de vida (Gorresen et al. 2005). Teniendo en cuenta estas consideraciones, para evaluar el efecto de la pérdida de cobertura arbórea sobre la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos, se delimitaron tres círculos concéntricos (unidades de paisaje) alrededor de cada sitio de muestreo. Estas unidades de paisaje correspondieron a diferentes distancias radiales establecidas en torno a cada sitio de muestreo (1, 3 y 5 km). La escala de mayor extensión (5 km) corresponde a la distancia máxima que pueden recorrer las especies de murciélagos más grandes de la región (*Artibeus* sp.) (Avila-Cabadilla et al. 2012). La escala de menor extensión (1 km) se seleccionó por ser la mínima extensión sobre la cual una de las especies más pequeñas de murciélagos (*Glossophaga soricina*) responden ante la pérdida de hábitat (Avila-Cabadilla et al. 2012). Esta metodología de unidades de paisaje circulares, al igual que las escalas



espaciales mencionadas, han sido previamente utilizadas por otros autores para evaluar la influencia de la pérdida del hábitat sobre las comunidades de murciélagos (Gorresen & Willig 2004; Klingbeil & Willig 2009, 2010). En cada unidad de paisaje se cuantificó el porcentaje de cobertura de vegetación arbolada, por lo que representan un gradiente de pérdida de vegetación en torno al sitio de muestreo. En este estudio, los sitios de muestreo 1 y 2 fueron los que presentaban el mayor porcentaje de vegetación arbolada en las unidades de paisaje que los rodean, mientras que el sitio 6 mostró la mayor pérdida de vegetación (Cuadro 1).

### *Captura de murciélagos*

En cada sitio de estudio se invirtieron tres noches de muestreo durante la temporada de lluvias (junio a septiembre de 2011) y tres noches de muestreo durante la estación seca (febrero y mayo de 2012), dando como resultado un total de seis noches de captura por sitio. En cada noche de muestreo los murciélagos se capturaron colocando ocho redes de niebla (12 × 2.5 m). Con el fin de aumentar las probabilidades de captura, las redes se colocaron en lugares con una cantidad razonable de vegetación arbórea y/o sobre senderos que podrían ser utilizados por los murciélagos como zonas de vuelo. Las redes se mantuvieron abiertas por un periodo de seis horas a partir del anochecer (18:00-12:00 h aproximadamente). Todos los murciélagos capturados fueron identificados a nivel de especie utilizando la guía de campo de Medellín et al. (2008). No obstante, los análisis se restringieron a las familias Phyllostomidae y Mormoopidae debido a que pertenecen a un grupo natural (superfamilia Noctilionoidea) cuya distribución se restringe exclusivamente al Neotrópico (Simmons 2005). Además, dado que estas especies se pueden capturar fácilmente con redes de niebla a nivel del sotobosque (Portfors et al. 2000), se evitan sesgos potenciales al momento de estimar la diversidad mediante este método de muestreo (Moreno & Halffter 2000; Pech-Canche et al. 2011). Así, los insectívoros aéreos (familias Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae) fueron excluidos de este estudio debido a que este grupo pudo quedar sub-representado cuando solamente se usan redes de niebla (Pech-Canche et al. 2011).

### *Selección de rasgos funcionales*

Se seleccionaron cuatro rasgos funcionales de los murciélagos: el peso, el tamaño, la dieta y la morfología alar (Cuadro 2). La selección de estos caracteres se realizó bajo el supuesto que permiten caracterizar la segregación ecológica de las especies en la comunidad y dan un panorama amplio sobre su importancia dentro de los distintos procesos ecológicos en los que participan (Soriano 2000; Moreno et al. 2006). Por ejemplo, la masa corporal y el tamaño reflejan el tipo y la cantidad de recursos que consumen las especies (Chillo & Ojeda 2012). Para cuantificar la masa corporal se pesaron todos los individuos de cada especie tras ser capturados en el campo; estos valores luego fueron promediados para estimar la masa corporal media de cada especie. En estas mediciones se excluyeron las hembras preñadas, ya que pueden introducir sesgo en las estimaciones de este rasgo funcional. El tamaño de los murciélagos se midió de forma categórica en función de la longitud de su antebrazo (Apéndice 1); en estas mediciones las especies fueron clasificadas solamente en dos categorías, considerándose especies grandes a las que presentaban longitudes de antebrazos entre 4.86 cm y 6.11 cm, y especies pequeñas a las que presentaban antebrazos entre 3.60 cm y 4.85 cm.

En cuanto a la dieta, únicamente se obtuvieron datos cuantitativos para las especies de murciélagos frugívoros, mientras que para los murciélagos con otros hábitos alimenticios la dieta se evaluó de forma cualitativa. Estas últimas especies fueron asignadas a los siguientes gremios tróficos en función de lo reportado en la literatura para cada una de ellas: nectarívoros (*Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuenae*), insectívoros (*Pteronotus davyi* y *P. parnellii*) y hematófagos (*Desmodus rotundus*). Para caracterizar la dieta de los murciélagos frugívoros, se recogieron muestras fecales mediante la colocación de un tapete de plástico (12×1 m) debajo de cada red de niebla (Galindo-González et al. 2009). Las redes se revisaron y se limpiaron cada 30 minutos para disminuir la probabilidad de que dos murciélagos quedaran atrapados juntos en la red (Galindo-González et al. 2009). En el laboratorio, las muestras fecales fueron analizadas en busca de semillas (Thomas 1988). Las semillas fueron lavadas y revisadas con un microscopio estereoscópico para identificarlas hasta el mínimo nivel de resolución taxonómica que fuera posible

(Apéndice 2). Para evitar la sobrerrepresentación de la dieta de los murciélagos frugívoros como rasgo funcional en los análisis, se crearon grupos categóricos en función de su dieta. Para ello se generó un dendrograma de similitud basado en el índice de Morisita (Apéndice 3) mediante el método de clúster, con el algoritmo single linkage en el programa PAST (Hammer et al. 2001).

Por último, la morfología alar se incluyó como un rasgo funcional debido a que proporciona una visión general de la ecología y el comportamiento de las especies (Arita 1997; Arita & Fenton 1997; Norberg & Rayner 1987; Moreno et al. 2006). Por ello se midieron dos descriptores de las alas cuyas relaciones ecomorfológicas han sido descritas previamente (Norberg & Rayner 1987): (1) la carga alar, que es una medida de la presión necesaria para sostener el vuelo, y (2) la proporción de aspecto, la cual es una medida de la forma del ala. En términos generales, las especies con alas anchas y cortas presentan una baja carga alar y una baja proporción de aspecto, lo cual indica que vuelan lento pero son ágiles y pueden maniobrar fácilmente entre la vegetación, por lo que prefieren hábitats arbolados. Por el contrario, los murciélagos con alas angostas y largas presentan alta carga alar y alta proporción de aspecto, lo que indica que presentan vuelo a alta velocidad pero tienen poca maniobrabilidad, por lo que prefieren hábitats abiertos con pocos obstáculos. Para cuantificar estos dos descriptores se tomaron fotografías del ala derecha de por lo menos 15 individuos de cada especie. Las fotografías fueron analizadas con el programa ImageJ 1.45s (Instituto Nacional de Salud, EE.UU.), para medir la longitud del antebrazo ( $ab$ ), la longitud de la envergadura ( $E$ ), y el área total del ala ( $A$ ). Finalmente, se calculó la masa corporal ( $W$ ), como el peso promedio de las especies multiplicado por  $9.81 \text{ ms}^{-2}$ , este valor corresponde a la aceleración de la gravedad. Con estos datos se calculó la carga alar:  $WL=W/A$ ; y la proporción de aspecto:  $AR=E^2/A$  (Norberg & Rayner 1987).

## **Análisis de datos**

### *Complejidad de inventario*

Para analizar la complejidad de los inventarios de especies por sitio de muestreo se utilizó el estimador ACE (Abundance-based Coverage Estimator), que es un estimador no-paramétrico de la riqueza de especies basando en sus abundancias (Chao & Lee

1992; Chao et al. 1993). Para este cálculo las especies observadas son separadas en dos grupos: especies raras (<10 individuos) y abundantes (>10 individuos), únicamente las especies raras son utilizadas para calcular el número de especies esperadas (Chao & Lee 1992). Se utilizó el programa EstimateS versión 8.0 (Colwell 2006) para obtener el valor del estimador ACE, así como de las especies que solo están representadas por un solo individuo (singletons) y las especies que solo están representadas por dos individuos (doubletons). Este análisis se realizó para cada sitio de estudio de manera separada para cada estación climática muestreada (lluvias y secas) y, posteriormente, se estimó incluyendo ambas estaciones. La completitud de cada inventario se estimó como el porcentaje representado por la riqueza de especies registrada en campo, en relación con la máxima riqueza esperada según el estimador ACE. Se consideran como representativos los inventarios que alcanzaron más del 90% de completitud (Moreno & Halffter 2000).

#### *Riqueza, abundancia y diversidad funcional*

En función de los datos obtenidos en campo se cuantificaron la riqueza ( $S$ ) y la abundancia de las especies de murciélagos en cada sitio. En el caso de la diversidad funcional se utilizaron dos índices. En primer lugar, se estimó la riqueza funcional de la comunidad con el índice FDc (Petchey & Gaston 2002b, 2006). Este índice se define como la longitud total de las ramas de un dendrograma funcional elaborado a través de un análisis de conglomerados (Petchey & Gaston 2002b). Para ello, la matriz con los valores de los rasgos funcionales de las especies de cada sitio se convierte en una matriz de distancias con la cual se genera un dendrograma y se suman de las distancias representadas por cada rama del dendrograma para cada sitio (Petchey & Gaston 2002b). Este índice no considera la abundancia relativa de las especies presentes (Petchey & Gaston 2006).

En segundo lugar, se calculó el índice de equidad funcional (FEve, Villéger et al. 2008), el cual mide la representación relativa de los valores de los rasgos funcionales dentro de la comunidad (Farias & Jaksic 2009) y se basa en un árbol de recorrido mínimo que enlaza todas las especies en el espacio funcional multidimensional. Este índice cuantifica la regularidad con que la abundancia de especies se distribuye a lo largo del

árbol de recorrido mínimo (Villéger et al. 2008). Sus valores van de 0, cuando no existe equidad hasta el 1, cuando existe una equidad completa en la comunidad.

Se utilizó el coeficiente de Gower como una medida de la distancia ecológica entre especies, ya que esta medida es la más adecuada cuando se cuenta con valores cuantitativos y cualitativos de los rasgos funcionales (Casanoves et al. 2008; 2010). Sin embargo, los rasgos funcionales de las especies se estandarizaron para garantizar su igualdad en el análisis; para esto se utilizó la siguiente función:  $Z_i = (x_i - x_{\text{mean}}) / SD$ , donde  $Z_i$  es el rasgo de valor normalizado para una especie  $i$ ,  $x_i$  es el rasgo de valor para la especie  $i$ ,  $x_{\text{mean}}$  es el valor medio de un rasgo a través de todas las especies y  $SD$  es la desviación estándar de la variación en los valores de rasgos a través de todas las especies de murciélagos. Las medidas de diversidad funcional se calcularon con el software FDiversity (Casanoves et al. 2010).

La riqueza, abundancia de individuos y diversidad funcional se estimaron separadamente para la época de secas y de lluvias, y de manera anual para cada uno de los sitios de estudio. Por último, para determinar si existen relaciones entre riqueza, abundancia,  $FD_c$  y  $FE_{\text{ve}}$  de murciélagos neotropicales (variables respuesta) con la cobertura de vegetación natural de los sitios en las tres escalas de paisaje (variables explicativas) se realizaron análisis de regresión simple, utilizando el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2004).

## Resultados

Se capturó un total de 913 murciélagos de las familias Phyllostomidae y Mormoopidae pertenecientes a 10 géneros y 12 especies (Cuadro 3). Las especies más abundantes fueron *Sturnira ludovici* y *Artibeus jamaicensis*, con 224 y 218 individuos, respectivamente. Durante la estación seca *S. ludovici* fue la especie más abundante, mientras que *A. jamaicensis* lo fue en la época de lluvias. Con el esfuerzo de muestreo realizado se alcanzó una completitud de inventarios de más del 90% en la riqueza de especies en la mayoría de los sitios de muestreo (Cuadro 4). Sólo dos sitios presentaron valores por debajo de este valor: el sitio 1 al incluirse ambas estaciones de muestreo (76.98%) y durante la época de lluvias (87.03%), y el sitio 4 durante la época de secas (86.08%). En términos generales, estos resultados indican que una

gran proporción de las especies presentes en los distintos sitios de estudio fueron registradas, por lo que es posible hacer comparaciones confiables entre los sitios de muestreo.

### *Rasgos funcionales*

Con respecto a la dieta de las especies frugívoras, se colectó un total de 305 muestras de heces con semillas, las cuales contenían 17 morfoespecies, de ellas, siete fueron identificados a nivel de especie, ocho a nivel de género y sólo dos morfoespecies no pudieron ser identificadas (Apéndice 2). Las familias de plantas más abundantes en la dieta fueron Solanaceae (103 muestras) y Moraceae (73 muestras). Con el análisis de cluster se obtuvieron cuatro grupos funcionales de murciélagos frugívoros, el primero está constituido por las especies *Sturnira lilium* y *S. ludovici*, el segundo por *A. lituratus* y *A. jamaicensis*, el tercero por *Carollia perspicillata* y *Dermanura tolteca*, y finalmente el grupo cuatro representado únicamente por *Chiroderma salvini* (Apéndice 3).

Se obtuvieron medidas morfológicas de las alas de 105 individuos. Se encontró que la mayoría de las especies de murciélagos presentan relación de aspecto bajo (alas anchas) y carga alar alta (Apéndice 1). Estas características permiten a los murciélagos realizar vuelos rápidos y cortos entre la vegetación (Norberg 1994).

### *Riqueza y abundancia de murciélagos en el gradiente de deforestación*

Durante el muestreo anual y la época de lluvias la riqueza de especies fue mayor en los sitios con mayor cobertura vegetal arbolada, estos valores se relacionaron positivamente con la escala de 1 y 3 kilómetros (Fig. 2). En la época de secas la riqueza de especies es similar entre sitios y no presentó una relación con la cobertura vegetal (Fig. 2).

La abundancia de individuos fue mucho mayor en el sitio 1 en comparación con los demás sitios de muestreo. (Fig. 3). La abundancia de individuos se relacionó con la cobertura vegetal en las tres escalas de análisis (1, 3 y 5 km) durante la época de secas (Fig. 3). En la época lluvias, ni en el muestreo anual, se encontró relación alguna entre la abundancia de los murciélagos y la cobertura de vegetación arbolada en las tres escalas de análisis (Fig. 3).

*Diversidad funcional de murciélagos en el gradiente de deforestación*

La riqueza funcional fue mayor en aquellos sitios de muestreo con el mayor porcentaje de cobertura vegetal (Fig. 4). Para el muestreo anual (incluyendo ambas estaciones del año), los análisis de regresión mostraron una relación positiva entre el índice FDC y el porcentaje de cobertura de vegetación arbórea en las escalas de 1, 3 y 5 km en torno a los sitios de estudio (Fig. 4). Durante la temporada de lluvias, relaciones similares fueron solamente observadas en la escala de 3 kilómetros en torno a los sitios de muestreo (Fig. 4). Durante la temporada seca, los valores de FDC disminuyeron en los sitios con mayor porcentaje de cobertura vegetal, aunque no hubo una relación con el porcentaje de cobertura vegetal arbórea (Fig. 4).

La equidad funcional (FEve) fue mayor en los sitios con cobertura arbórea menor al 50% en las 3 escalas de análisis (1, 3 y 5 km), tanto para los datos del muestreo anual como la época de lluvias. Durante la época de secas, la FEve disminuyó con respecto a los valores obtenidos en la época de lluvias, y presentó valores similares entre los sitios de muestreo (Fig. 5). La FEve se relacionó negativamente con la cubierta vegetal arbolada en las tres escalas espaciales de estudio, para el muestreo anual y durante la época de lluvias (Fig. 5).

**Discusión**

El presente estudio documenta por primera vez la disminución de la riqueza funcional de los murciélagos neotropicales en relación con un gradiente de pérdida de hábitat en México utilizando rasgos funcionales. Las consecuencias de la pérdida de hábitat sobre las comunidades de murciélagos neotropicales habían sido previamente estudiadas a través de los cambios en la riqueza y abundancia de murciélagos entre diferentes hábitats (e.g. García-Estrada et al. 2006; Saldaña-Vázquez et al. 2010; García-Morales et al. 2013), entre distintos estadios sucesionales de la vegetación (e.g. Castro-Luna et al. 2007; Bobrowiec & Gribel 2010, de la Peña-Cuéllar et al. 2012), a una escala de paisaje (e.g. Gorresen & Willig 2004; Klingbeil & Willig 2009, 2010; Avila-Cabadilla et al. 2012), y analizando los gremios tróficos como una manera de evaluar la diversidad funcional del grupo (e.g. Soriano 2000; Pineda et al. 2005; Soriano & Ruiz 2006; Saldaña-Vázquez et al. 2010; Williams-Guillén & Perfecto 2010).

En este trabajo la diversidad funcional se evaluó mediante métodos multivariados a partir de rasgos funcionales de los murciélagos, este enfoque permite entender como varía la composición de rasgos funcionales entre las especies y su posible influencia en los procesos ecosistémicos (Díaz et al. 2001; Hooper et al. 2005; Petchey & Gaston 2006). De acuerdo con nuestra hipótesis, la riqueza funcional disminuye conforme aumenta la deforestación, de manera similar a lo que ocurre con la riqueza de especies y la abundancia de individuos, aunque esta relación no fue significativa a distintas escalas espaciales.

La falta de completitud en el sitio 1 al incorporarse en el análisis los datos de ambas épocas de muestreo, y en el sitio 4 durante la época de secas, se debieron a al gran número de especies que estuvieron representadas por un solo individuo (30 y 33% del total de las especies registradas en dichos muestreos, respectivamente). Esto provocó una enorme diferencia entre las especies observadas y las esperadas para el sitio. El sitio 1 es el que tiene la mayor cobertura de vegetación arbolada en la zona de estudio, por lo que posiblemente representa un hábitat complejo en su estructura y composición vegetal. En este sentido, se ha demostrado que las comunidades de murciélagos tienden a presentar una mayor riqueza de especies en sitios con un continuo de vegetación nativa (Montero-Muñoz & Sáenz 2008). El caso particular del sitio 1, con la mayor cobertura de vegetación aumenta la probabilidad de capturar individuos de otras especies que potencialmente se encuentran en la región, como es el caso de *Carollia sowelli*, *Diphylla ecaudata* y *Micronycteris microtis* las cuales han sido reportadas en otras localidades pertenecientes a la región Huasteca de México (García-Morales et al. *en prensa*). En el sitio 4 durante la época de secas, por otra parte, se registraron solamente seis especies de las cuales dos (*Desmodus rotundus* y *Glossophaga soricina*) estuvieron representadas por un solo individuo, lo que causó una gran diferencia entre el número observado y esperado de especies. Pero probablemente incrementando el muestreo se hubieran encontrado más individuos, pues no son especies raras en la zona.



*Riqueza y abundancia de murciélagos neotropicales*

La riqueza de especies de murciélagos neotropicales se incrementó conforme aumentó el porcentaje de cobertura arbolada en las tres escalas de análisis. Estos resultados siguen una relación especie-área, es decir, el número de especies tiende a incrementarse conforme lo hace el área (MacArthur & Wilson 1967), que es una de las generalizaciones empíricas más robustas en ecología (Rosenzweig 1995). Los mecanismos subyacentes a esta relación especie-área pueden incluir: 1) la heterogeneidad del hábitat, 2) la susceptibilidad a la extinción, 3) la susceptibilidad a la inmigración, y finalmente 4) la hipótesis del muestreo, dado que las grandes áreas requieren de una mayor inversión de muestreo (tiempo, trampas, sitios), el incremento en la riqueza de especies con el área simplemente es el reflejo del incremento en el tamaño de la muestra (Rosenzweig 1995). A pesar de ello, ninguno de estos mecanismo actúan de manera independiente, sino más bien, es la interacción de ellos de manera simultánea lo que determina los resultados obtenidos en las relaciones especies áreas. En el caso de los murciélagos se ha demostrado que el tamaño del área es más importante para determinar (o al menos predecir) la riqueza de especies de un determinado lugar (Ahlén 1983).

La disminución de la riqueza y abundancia de las especies de murciélagos en lugares deforestados posiblemente está ligada a la reducción del hábitat. Esto concuerda con los resultados de estudios realizados en distintos sitios neotropicales que han reportado que la mayor diversidad de murciélagos se encuentra en áreas con una amplia cubierta arbolada (e.g. Gorresen et al. 2005; Castro-Luna et al. 2007; Pinto & Keitt 2008; Klingbeil & Willig 2009, 2010; Avila-Cabadilla et al. 2012). Por lo tanto los sitios que mantienen un mayor porcentaje de cobertura vegetal arbolada son importantes para mantener una mayor diversidad de especies de murciélagos en la región Huasteca de Hidalgo.

La respuesta de las distintas especies de murciélagos ante cambios en el ambiente, como es la pérdida de hábitat, depende de las características particulares de cada especie, como las estrategias de forrajeo y ecolocación (Jiménez-Ortega & Mantilla-Meluk 2008). En este sentido, existen limitaciones impuestas por la ecomorfología y conducta de cada especie (e.g. tamaño corporal, morfología alar, sistema de

ecolocación), que determinan su presencia o abundancia bajo determinadas condiciones (Patriquin & Barclay 2003). Por ejemplo, se ha observado que los murciélagos insectívoros pequeños desaparecen en las áreas deforestadas, esto debido a que sus estrategias de forrajeo los limitan a alimentarse con mayor éxito entre la vegetación densa en comparación con las zonas abiertas (Brigham et al. 1997). Esto concuerda con los resultados obtenidos, pues las especies del género *Pteronotus* sólo se capturaron en los sitios con el mayor porcentaje de cobertura arbolada. Estas especies generalmente están presentes en hábitats continuos, sin embargo pueden utilizar la vegetación ribereña y corredores que atraviesan las zonas deforestadas, pero sin salir de la protección de la vegetación hacia zonas abiertas (Galindo-González 2004; Avila-Torresagatón et al. 2012), por lo que son especies sensibles a la deforestación.

La deforestación implica una reducción en los hábitats arbolados que las especies de murciélagos pueden utilizar como refugios y alimentación. Esta situación podría afectar a las especies con requerimientos específicos, por ejemplo *Carollia perspicillata* utiliza como sitios de refugio, grietas en las rocas, troncos huecos y las hojas de los árboles (Fenton et al. 2001), otro ejemplo son las especies de la familia Mormoopidae (*P. davyi* & *P. parnellii*) las cuales se sabe tiene preferencias cavernícolas o son mayormente encontradas en cavidades (Fenton et al. 2001), por lo que la ausencia de refugios adecuados en las sitios deforestados podría restringir la presencia de estas especies sólo a los sitios con la mayor cantidad de vegetación arbolada.

Por otro lado, la ausencia de cobertura arbolada podría afectar negativamente aquellas especies que no sean capaces de moverse a través de todo el paisaje deforestado (Galindo-González 2004). Por ejemplo, las especies pequeñas como *Carollia* sp., *Dermanura* sp., y *Glossophaga soricina* podrían estar condicionadas a permanecer en áreas con alta cobertura de vegetación debido a que no puedan volar grandes distancias en comparación con las especies de mayor tamaño (e.g. *Artibeus* sp.) (Kalko & Handley 2001).

*Diversidad funcional de murciélagos neotropicales*

Los valores de riqueza funcional (FDc) son más altos en los sitios con la mayor cobertura vegetal (superior al 60%), mientras que los valores de equidad funcional (FEve) son más altos en los sitios con el menor porcentaje de cobertura vegetal natural (menor al 40%). Los resultados de este estudio muestran que la disminución del número de especies y su abundancia conforme aumenta el grado de pérdida de hábitat, no necesariamente implican una reducción de la diversidad funcional, al menos no en los dos aspectos de la diversidad que aquí evaluamos (FDc y FEve). Esto sugiere que la respuesta de la diversidad funcional ante la pérdida del hábitat depende tanto del aspecto funcional evaluado, como del porcentaje de cobertura vegetal natural y de la escala espacial a la que se realiza el análisis.

La riqueza funcional (FDc) se relaciona directamente con la riqueza específica (Petchey & Gaston 2002b; Podani & Schmera 2006; Villéger et al. 2008), y en estos sitios con mayor cobertura presentaron una mayor riqueza específica de murciélagos. La disminución del número de especies conforme aumenta el grado de deforestación en la Huasteca implica una reducción de la riqueza funcional (FDc) de murciélagos neotropicales. La ausencia de las especies insectívoras (*P. davyi* y *P. parnellii*), además de las frugívoras (*C. perspicillata* y *D. tolteca*) conduce a los bajos valores de riqueza funcional obtenidos en los sitios deforestados. Estas especies tienen valores extremos en algunos rasgos funcionales, lo que indica que podrían ser especies clave en esta región, debido a que tienen características funcionales únicas. Por ejemplo, entre las especies estudiadas, *P. davyi* y *P. parnellii* tienen los valores más bajos de carga alar. *C. perspicillata* tiene el valor más bajo de la relación de aspecto, mientras que *D. tolteca* tiene el valor más alto de carga alar (Apéndice 1). Esto significa que estas especies representan valores extremos en la morfología alar. Por ejemplo, Straub et al. (2010) mencionan que si la riqueza de especies cambia, pero la diversidad funcional se mantiene constante, las especies adicionales o las que desaparecen no exhiben rasgos ecológicos únicos y pueden ser consideradas funcionalmente redundantes. La desaparición de las especies insectívoras y las dos frugívoras representan especies únicas cuyos rasgos funcionales se perderían de manera permanente en las zonas deforestadas. Esta situación podría tener

implicaciones negativas en el éxito reproductivo de las plantas de las cuales se alimentan los murciélagos, sobre todo aquellas que son abundantes en los sitios de muestreo (e.g. *Ficus* sp., *Solanum* sp., *Cecropia* sp., *Physalis* sp.), la producción de semillas y el reclutamiento de plántulas podrían disminuir en aquellos sitios en donde la diversidad funcional de este grupo es baja.

Considerando que la equidad funcional (FEve) tiene en cuenta la abundancia, las comunidades con un número similar de individuos (equidad) entre grupos funcionales (i.e. grupos de especies similares en sus rasgos funcionales), y distancias regulares entre grupos funcionales (similar longitud de los segmentos del árbol de recorrido mínimo), tienen los mayores valores de equidad funcional. Es decir, si una especie desaparece, pero está presente otra que pertenece al mismo grupo funcional, esta especie puede compensar la abundancia de la que está ausente, manteniendo la equidad funcional, aun cuando la riqueza de especies sea menor en comparación con otras comunidades. Caso contrario, cuando unas pocas especies dominan la comunidad y pertenecen al mismo grupo funcional existe una sobrerrepresentación de los rasgos funcionales, o bien cuando algunos grupos funcionales están subrepresentados, la equidad funcional disminuye.

Schleuter et al. (2010) mencionan que un valor alto de FEve indica que el hábitat puede ser poco complejo estructuralmente, que hay pocas interacciones entre las distintas especies, que los nichos disponibles son pocos y pueden ser ocupados por las especies de manera equitativa. Las características estructurales de la vegetación constituyen uno de los ejes a lo largo de los cuales están distribuidas las especies, permitiendo la diferenciación de nichos y la coexistencia dentro de la comunidad (Schoener 1974). Los hábitats estructuralmente complejos pueden tener un mayor número de microclimas, recursos y formas de vida que explotan estos recursos, así como más microhábitats para refugios y sitios de perchas (August 1983; Orians 1997), lo que permite mantener un mayor número de especies. Es posible que la falta de complejidad de la vegetación en los sitios con menor cobertura disminuya la cantidad de nichos que podrían ocupar los murciélagos y por lo tanto conducir a valores altos de equidad funcional (FEve).

*Implicaciones para la conservación*

Hasta ahora los esfuerzos de conservación de la biodiversidad se han centrado casi exclusivamente en el número de especies, aunque varios autores han remarcado la importancia de evitar las estrategias que utilizan un solo aspecto de la biodiversidad como una única forma de tomar las decisiones de conservación (Purvis & Hector 2000; Mace et al. 2003; Assis de Carvalho et al. 2010; Devictor et al. 2010; Strecker et al. 2011). La medición de los rasgos funcionales de las especies en este estudio permitió no sólo identificar la reducción en la riqueza de especies y la abundancia de individuos, sino también y más importante aún, una reducción de la riqueza funcional de la comunidad de murciélagos neotropicales, así como un aumento en la equidad funcional.

Los murciélagos neotropicales participan en diferentes procesos en el ecosistema. Por ejemplo, los murciélagos frugívoros son agentes importantes en la dispersión de semillas, que favorecen la regeneración de la vegetación después de ocurrir algún disturbio natural o de origen antropogénico (García-Morales et al. 2012). Las especies nectarívoras e insectívoras también brindan servicios ecológicos de gran importancia como la polinización y el control de las poblaciones de insectos (Kunz et al. 2011). Debido a que las contribuciones de las diferentes especies a las funciones del ecosistema varían tanto, los esfuerzos de conservación deberían incorporar una evaluación de la diversidad funcional, complementaria a la riqueza de especies. Al cuantificar FD en las comunidades naturales los investigadores obtienen una comprensión adicional de la importancia de las especies dentro de los procesos en el ecosistema, que puede influir en la priorización de zonas de conservación (Petchey & Gaston 2002a; Devictor et al. 2010). Por lo tanto, el uso de la DF como una herramienta que permita conservar la comunidad de murciélagos en la región Huasteca podría garantizar el mantenimiento de los servicios ecosistémicos en los que ellos participan.

## Agradecimientos

A CONACYT por la beca de doctorado otorgada a R.G.M. (270780). Se agradece a I. Ortega, E.S. Ávila, J. Calderón, J. Valencia, D. Tejeda, F. Sarabia, M. Akmentis, L. Fernández, C. Maciel y F. Barragán por su ayuda durante el trabajo de campo. Un agradecimiento muy especial a la familia Barragán Torres por sus atenciones durante nuestra estadía en la Huasteca. Este trabajo fue financiado por el proyecto FOMIX CONACYT 191908 “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (tercera etapa)”.

## Literatura citada

- Ahlén, I. (1983). The bat fauna of some isolated islands in Scandinavia. *Oikos*, *41*, 352-358.
- Alanís, F. G. J. (2004). Conservación y uso racional de los bosques del noreste. In I. Luna, J. J. Morrone, & D. Espinosa (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental* (pp. 503-510). Distrito Federal: Las Prensas de Ciencia.
- Arita, H. T. (1997). Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology*, *66*, 83-97.
- Arita, H. T., & Fenton, M. B. (1997). Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology & Evolution*, *12*, 53-58.
- Assis de Carvalho, R., Cianciaruso, M. V., Trindade-Fihlo, J., Sagnori, M. D., & Loyola, R. D. (2010). Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. *Natureza & Conservação*, *8*, 171-176.
- August, P. V. (1983). The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, *64*, 1495-1507.
- Avila-Cabadilla, L. D., Sanchez-Azofeifa, G. A., Stoner, K. E., Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., & Portillo-Quintero, C. A. (2012). Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE*, *7*, e35228.
- Avila-Torresagatón, L. G., Hidalgo-Mihart, M., & Guerrero, J. A. (2012). La importancia de Palenque, Chiapas, para la conservación de los murciélagos de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *83*, 184-193.

- Brigham, R. M., Grindal, S. D., Firman, M. C., Morissette, J. L. (1997). The influence of structural clutter on activity patterns of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 131-136.
- Brosset, A. P., Charles-Dominique, P., Cockie, A., Cosson, J., & Masson, D. (1996). Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1974-1982.
- Bobrowiec, P. E. D., & Gribel, R. (2010). Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation*, 13, 204-216.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533-540.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079-1087.
- Casanoves, F., Di Rienzo, J. A., & Pla, L. (2008). *User manual f-diversity: statistical software for the analysis of functional diversity*. (1st ed.). Buenos Aires, Argentina.
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J. A., & Díaz, S. (2010). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution*, 3, 233-237.
- Castro-Luna, A. A., Sosa, V. J. & Castillo-Campos, G. (2007). Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation*, 10, 219-228.
- Challenger, A. & Dirzo, R. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. In R. Dirzo, R. González, & I. J. March (Eds.), *Capital Natural de México* (pp. 37-73). Distrito Federal: CONABIO.
- Chao, A., & Lee, S-M. (1992). Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, 87, 210-217.
- Chao, A., Ma, M-C., & Yang, M. C. K. (1993). Stopping rule and estimation for recapture debugging with unequal detection rates. *Biometrika*, 80, 193-201.
- Chillo, V. & Ojeda, R. A. (2012). Mammal functional diversity loss under human-induced disturbances in arid lands. *Journal of Arid Environments*, 87, 95-102.

- Colwell, R. K. (2006). Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL: (<http://purl.oclc.org/estimates>).
- CONANP. (2013). *Programa de adaptación al cambio climático, región central de la sierra madre oriental*. (1era ed.) Distrito Federal: Comisión de Nacional de Áreas Naturales Protegidas-GIZ.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, *13*, 1030-1040.
- de la Peña-Cuéllar, E., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L. D., Martínez-Ramos, M., & Estrada, A. (2012). Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, *21*, 1381-1397.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*, 646-655.
- Farias, A. A., Jaksic, F. M. (2009). Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos*, *118*, 591-603.
- Fenton, M. B., Bernard, E., Bouchard, S., Hollis, L., Johnston, S. D., Lausen, C. L., Rataliffe, J. M., Riskn, D. K., Taylor, J. R., & Zigouris, J. (2001). The bat fauna of Lamanai Belize: roost and trophic roles. *Journal of Tropical Ecology*, *17*, 511-524.
- Galindo-González, J. (2004). Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, *20*, 239-243.
- Galindo-González, J., Vázquez-Domínguez, G., Saldaña-Vázquez, R. A., & Hernández-Montero, J. R. (2009). A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*, *25*, 205-209.
- García-Estrada, C., Damon, A., Sánchez-Hernández, C., Soto, P. L., & Ibarra, N. G. (2006). Bat diversity in montane rainforest and shaded coffee under different



- management regimes in southeastern Chiapas, Mexico. *Biological Conservation*, 32, 351-361.
- García-Morales, R., Chapa-Vargas, L., Galindo-González, J., & Badano, I. E. (2012). Seed dispersal among three different vegetation communities in the Huasteca region, Mexico, analyzed from bat feces. *Acta Chiropterologica*, 14, 357-367.
- García-Morales, R., Badano, E. I., & Moreno, C. E. (2013). Response of Neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology*, 27, 1096-1106.
- García-Morales, R., Chapa-Vargas, L., Badano, E. I., Galindo-González, J., & Monzalvo-Santos, K. (*en prensa*). Evaluating phyllostomid bat conservation potential of three forest types in the northern Neotropics of Eastern Mexico. *Community Ecology*
- Gorresen, P. M. & Willig, M. R. (2004). Landscapes responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85, 688-697.
- Gorresen, P. M., Willig, M. R., & Strauss, R. E. (2005). Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological Applications*, 15, 2126-2136.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1-9.
- Hopper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- INEGI. (1992). *Síntesis geográfica del Estado de Hidalgo*. Aguascalientes: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Jiménez-Ortega, A. M., & Mantilla-Meluk, H. (2008). El papel de la tala selectiva en la conservación de bosques neotropicales y la utilidad de los murciélagos como bioindicadores de disturbio. *Revista institucional Universidad Tecnológica del Chocó: Investigación, Biodiversidad y Desarrollo*, 27, 100-108.

- Kalko, E. K. V., & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation. *Plant Ecology*, *153*, 319-333.
- Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, *46*, 203-213.
- Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2010). Seasonal differences in population, ensemble and community level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*, *119*, 1654-1664.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1223*, 1-38.
- Loa, L. E., Sánchez, H. M. D., Torres, J. J. G., Rosas-Rosas, O. C., & Sierra, R. M. S. (2009). *Áreas prioritarias para el manejo y conservación en el estado de San Luis Potosí, México* (1st ed.) San Luis Potosí: SEDARH.
- MacArthur, R., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Nueva Jersey: Princeton University Press.
- Mace, G. M., Gittleman, J. L., & Purvis, A. (2003). Preserving the tree of life. *Science*, *300*, 1707-1709.
- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, *19*, 423-431.
- Medellín, R. A., Arita, H., & Sánchez-Hernández, O. (2008). *Identificación de los murciélagos de México, clave de campo*. (2da ed.). Distrito Federal: Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Montero-Muñoz, J., & Sáenz, J. C. (2008). Riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos en diferentes hábitats y su relación con la forma y el tamaño de los fragmentos en una zona de bosque seco tropical de Costa Rica. In C. A. Harvey, & J. C. Sáenz (Eds.), *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica* (pp. 393-419). Santo Domingo de Heredia: INBIO.

- Moreno, C. E., & Halffter, G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37, 149-158.
- Moreno, C. E., Arita, H., & Solís, L. (2006). Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia*, 149, 133-140.
- Norberg, U. M., & Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London serie B*, 316, 335-427.
- Norberg, U. M. (1994). Wing design, flight performance, and habitat use in bats. In: P. C. Wainwright, & S. M. Reilly (Eds.), *Ecological morphology: integrative organism biology* (pp 205-239). Chicago: University of Chicago.
- Orians, G. H. (1997). Global biodiversity I. Patterns and processes. In G. K. Meffe, & C. R. Carroll (Eds.), *Principles of conservation biology* (pp. 87-121). Sunderland.
- Patriquin, K. J., & Barclay, R. M. R. (2003). Foraging by bats in cleared, thinned and unharvested boreal forest. *Journal of Applied Ecology*, 40, 646-657.
- Patterson, B. D., Willig, M. R., & Stevens, R. D. (2003). Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In T. H. Kunz, & M. B. Fenton (Eds.), *Ecology of bats* (pp. 536-579). Chicago: University of Chicago.
- Pech-Canche, J. M., Estrella, E., López-Castillo, D. L., Hernández-Betancourt, S. F., & Moreno, C. E. (2011). Complementarity and efficiency of bat capture methods in a lowland tropical dry forest of Yucatán, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 896-903.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2002a). Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London serie B*, 269, 1721-1727.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2002b). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758.

- Pinto, N., & Keitt, T. H. (2008). Scale-dependent responses to forest cover displayed by frugivore bats. *Oikos*, *117*, 1725-1731.
- Podani, J., & Schmera, D. (2006). On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, *115*, 179-185.
- Poff, N. L., Olden, J. D., Vieira, N. K. M., Finn, D. S., Simmons, M. P., & Kondratieff, B. C. (2006). Functional traits niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of North American Benthic Society*, *25*, 730-755.
- Portfors, C. V., Fenton, M. B., Aguiar, L. M. de S., Baumgarten, J. E., Vonhof, M. J., Bouchard, S., de Faria, D. M., Pedro, W. A., Tauntenbach, N. I. L., & Zortea, M. (2000). Bats from Fazenda intervalas, southeastern Brazil-species account and comparison between different sampling methods. *Revista Brasileira de Zoologia*, *17*, 533-538.
- Pineda, E., Moreno, C. E., Escobar, F., & Halffter, G. (2005). Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, *19*, 400-410.
- Puig, H. (1991). *Vegetación de la Huasteca, México: Estudio fitogeográfico y ecológico*. (1era ed.) Distrito Federal: Centro de Estudios Mexicanos y Centroamericanos.
- Purvis, A. & Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, *405*, 212-219.
- Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, *6*, 479-486.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R., & López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, *19*, 2111-2124.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, *80*, 469-484.

- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, *185*, 27-39.
- Soriano, J. P. (2000). Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos*, *13*, 1-20.
- Soriano, J. P., & Ruiz, A. (2006). A functional comparison between bat assemblages of Andean arid enclaves. *Ecotropicos*, *19*, 1-12.
- Simmons, N. B. (2005). Orden Chiroptera. In D. E. Wilson, & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. (pp. 312-529). Baltimore: Johns Hopkins University.
- Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., & Willig, M. R. (2003). Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, *6*, 1099-1108.
- Straub, A., Reeve, E., Randrianiaina, R-D., Vences, D., & Glos, J. (2010). The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology*, *10*, 1-10.
- Strecker, A., Olden, J. D., Whittier, J. B., & Paukert, C. P. (2011). Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, *21*, 3002-3013.
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T., & Navas, M. L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, *14*, 1125-1140.
- Thomas, D. W. (1988). Analysis of diets of plant-visiting bats. In T. H. Kunz (ed.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. (pp 211-220). Washington D.C: Smithsonian Institution.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, F., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., da Silva, P. M., Moretti, M., Niemela, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J., & Woodcock, B. A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use

changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2921-2947.

Villavicencio, M. A., & Pérez, B. (2010). Vegetación e inventario de la flora útil de la Huasteca y la zona Otomí-Tepehua de Hidalgo. *Ciencia Universitaria*, 1, 23-33.

Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.

Williams-Guillén, K., & Perfecto, I. (2010). Effects of agricultural intensification on the assemblage of leaf-nosed bats (Phyllostomidae) in a coffee landscape in Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 42, 605-613.

Weiher, E. (2011). A primer of trait and functional diversity. In A. E. Magurran, & B. J. McGill (Eds.), *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. (pp. 175-193) Oxford: Oxford University.

**CUADROS**

**Cuadro 1.** Porcentaje de cobertura de vegetación arbolada para los seis sitios de muestreo, en las tres escalas espaciales de análisis, en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México.

| Sitio de muestreo | Escala de paisaje |       |       |
|-------------------|-------------------|-------|-------|
|                   | 1 km              | 3 km  | 5 km  |
| 1                 | 66.29             | 72.41 | 85.96 |
| 2                 | 58.68             | 71.28 | 71.25 |
| 3                 | 36.10             | 35.72 | 50.14 |
| 4                 | 32.53             | 30.43 | 38.97 |
| 5                 | 27.27             | 30.19 | 28.01 |
| 6                 | 13.16             | 27.62 | 23.42 |

**Cuadro 2.** Rasgos funcionales usados para determinar la diversidad funcional de la comunidad de murciélagos neotropicales en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México. Grupos funcionales de las especies frugívoras: F1: *Sturnira lilium* y *S. ludovici*, F2: *Artibeus lituratus* y *A. jamaicensis*, F3: *Carollia perspicillata* y *Dermanura tolteca* y F4: *Chiroderma salvini*.

| Tipo de dato | Rasgo funcional | Atributo                    | Valor funcional   |   |
|--------------|-----------------|-----------------------------|---|---|
| Categorico   | Tamaño          | Longitud del antebrazo (cm) | Pequeño (de 3.60 a 4.85 cm), Grande (de 4.86 a 6.11 cm) |   |
|              |                 | Dieta                       | Frutos<br>Néctar y polen<br>Sangre<br>Insectos          |   |
|              | Numérico        | Peso<br>Morfología alar     | Masa corporal   | F1, F2, F3 y F4<br>Nectarívoro<br>Hematófago<br>Insectívoro |
|              |                 |                             | Carga alar  | Promedio de la especie (gr)                                 |
|              |                 |                             | Relación de aspecto                                     | Promedio de la especie                                      |

**Cuadro 3.** Listado de especies de murciélagos y número total de individuos registrados en cada sitio en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México.

| Familia        | Especies                         | Sitio | Sitio | Sitio | Sitio | Sitio | Sitio |
|----------------|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                |                                  | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     |
| Mormoopidae    | <i>Pteronotus davyi</i>          | 1     | 0     | 0     | 0     | 0     | 0     |
|                | <i>Pteronotus parnellii</i>      | 1     | 2     | 0     | 0     | 0     | 0     |
| Phyllostomidae | <i>Artibeus jamaicensis</i>      | 106   | 24    | 26    | 35    | 14    | 13    |
|                | <i>Artibeus lituratus</i>        | 67    | 21    | 7     | 21    | 13    | 20    |
|                | <i>Artibeus toltecus</i>         | 0     | 2     | 0     | 0     | 0     | 0     |
|                | <i>Carollia perspicillata</i>    | 0     | 4     | 0     | 0     | 0     | 0     |
|                | <i>Chiroderma salvini</i>        | 5     | 3     | 0     | 0     | 2     | 1     |
|                | <i>Desmodus rotundus</i>         | 12    | 2     | 5     | 12    | 20    | 0     |
|                | <i>Glossophaga soricina</i>      | 9     | 7     | 3     | 5     | 9     | 21    |
|                | <i>Leptonycteris yerbabuenae</i> | 1     | 1     | 0     | 7     | 0     | 5     |
|                | <i>Sturnira lilium</i>           | 55    | 22    | 40    | 24    | 25    | 8     |
|                | <i>Sturnira ludovici</i>         | 83    | 42    | 25    | 26    | 36    | 12    |
|                | Abundancia total                 |       | 340   | 130   | 106   | 130   | 119   |
| Riqueza total  |                                  | 10    | 11    | 6     | 7     | 7     | 7     |



**Cuadro 4.** Riqueza observada (S), estimada (ACE) y porcentaje de completitud de inventarios de la comunidad de murciélagos neotropicales para cada uno de los seis paisajes estudiados en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México. Singletons: número de especies para los que sólo se registró un individuo. Doubletons: número de especies para las que sólo se registraron dos individuos.

| <b>Anual</b>            |    |            |            |            |       |             |
|-------------------------|----|------------|------------|------------|-------|-------------|
| Sitio                   | S  | Abundancia | Singletons | Doubletons | ACE   | Completitud |
| 1                       | 10 | 340        | 3          | 0          | 12.99 | 76.98 %     |
| 2                       | 11 | 130        | 1          | 3          | 11    | 100 %       |
| 3                       | 6  | 106        | 0          | 0          | 6     | 100 %       |
| 4                       | 7  | 130        | 0          | 0          | 7     | 100 %       |
| 5                       | 7  | 119        | 0          | 1          | 7     | 100 %       |
| 6                       | 7  | 80         | 1          | 0          | 7     | 100 %       |
| <b>Época de lluvias</b> |    |            |            |            |       |             |
| Sitio                   | S  | Abundancia | Singletons | Doubletons | ACE   | Completitud |
| 1                       | 10 | 245        | 3          | 1          | 11.49 | 87 %        |
| 2                       | 10 | 72         | 2          | 2          | 10.33 | 96.80 %     |
| 3                       | 5  | 68         | 0          | 1          | 5     | 100 %       |
| 4                       | 7  | 94         | 0          | 0          | 7     | 100 %       |
| 5                       | 7  | 84         | 1          | 0          | 7     | 100 %       |
| 6                       | 7  | 58         | 1          | 0          | 7     | 100 %       |
| <b>Época de secas</b>   |    |            |            |            |       |             |
| Sitio                   | S  | Abundancia | Singletons | Doubletons | ACE   | Completitud |
| 1                       | 7  | 95         | 0          | 1          | 7     | 100 %       |
| 2                       | 8  | 58         | 1          | 2          | 8     | 100 %       |
| 3                       | 6  | 38         | 1          | 0          | 6     | 100 %       |
| 4                       | 6  | 36         | 2          | 0          | 6.97  | 86 %        |
| 5                       | 7  | 35         | 1          | 1          | 7     | 100 %       |
| 6                       | 5  | 22         | 0          | 1          | 5     | 100 %       |

## LEYENDAS DE FIGURAS

**Figura 1.** Área de estudio y sitios de muestreo en la región Huasteca (recuadro principal), en el estado de Hidalgo, México (1). Los puntos representan la ubicación de los sitios de muestreo en el mapa del estado con municipios (2), y los tres círculos concéntricos alrededor de los puntos representan las tres escalas (1, 3 y 5 kilómetros de radio) utilizadas para la caracterización de los paisajes.

**Figura 2.** Regresiones lineales entre la riqueza de especies y la cobertura de vegetación arbolada para las comunidades de murciélagos neotropicales en la región Huasteca, México. Los resultados se muestran para el muestreo anual, para la estación de secas y lluvias. El porcentaje de la cobertura de vegetación se calculó utilizando círculos concéntricos de 1, 3, y 5 km de radio alrededor de los sitios de muestreo. Sólo se muestran los valores estadísticamente significativos, N/S= no significativo ( $p>0.05$ ).

**Figura 3.** Regresiones lineales entre la abundancia (número de individuos) y la cobertura de vegetación arbolada para las comunidades de murciélagos neotropicales en la región Huasteca, México. Los resultados se muestran para el muestreo anual, para la estación de secas y lluvias. El porcentaje de la cobertura de vegetación se calculó utilizando círculos concéntricos de 1, 3, y 5 km de radio alrededor de los sitios de muestreo. Sólo se muestran los valores estadísticamente significativos, N/S= no significativo ( $p>0.05$ ).

**Figura 4.** Regresiones lineales entre la riqueza funcional (FDc) y la cobertura de vegetación arbolada para las comunidades de murciélagos neotropicales en la región Huasteca, México. Los resultados se muestran para el muestreo anual, para la estación de secas y lluvias. El porcentaje de la cobertura de vegetación se calculó utilizando círculos concéntricos de 1, 3, y 5 km de radio alrededor de los sitios de muestreo de murciélagos neotropicales. Sólo se muestran los valores estadísticamente significativos, N/S= no significativo ( $p>0.05$ ).

**Figura 5.** Regresiones lineales entre la equidad funcional (FEve) y la cobertura de vegetación arbolada para las comunidades de murciélagos neotropicales en la región Huasteca, México. Los resultados se muestran para el muestreo anual, para la estación de secas y lluvias. El porcentaje de la cobertura de vegetación se calculó utilizando círculos concéntricos de 1, 3, y 5 km de radio alrededor de los sitios de muestreo de murciélagos neotropicales. Sólo se muestran los valores estadísticamente significativos, N/S= no significativo ( $p>0.05$ ).

FIGURAS

Figura 1

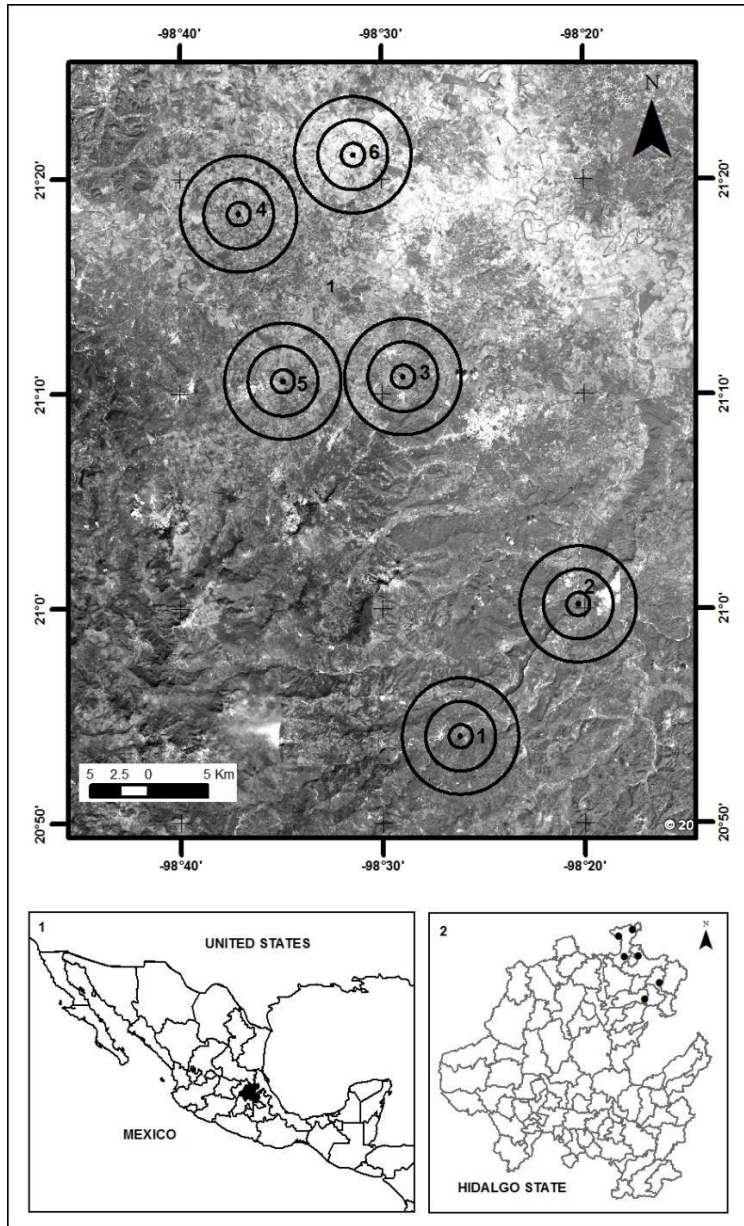


Figura 2

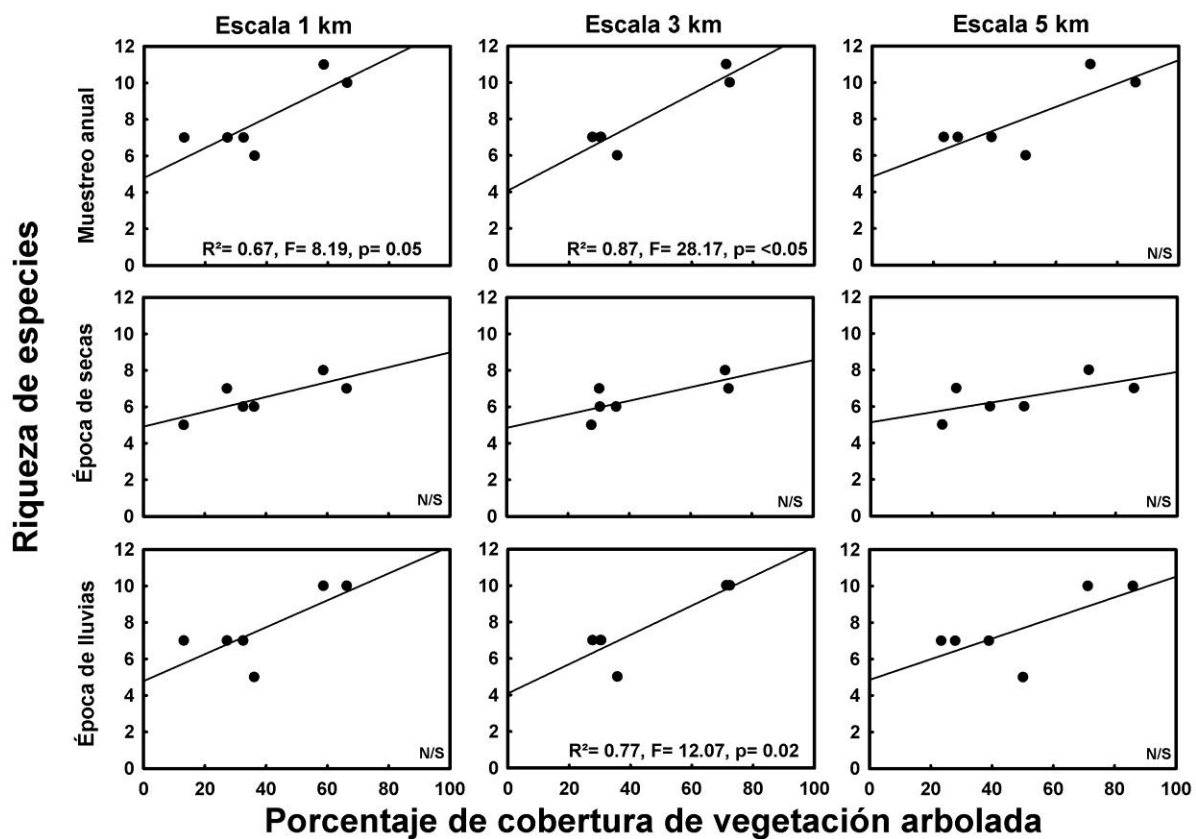


Figura 3

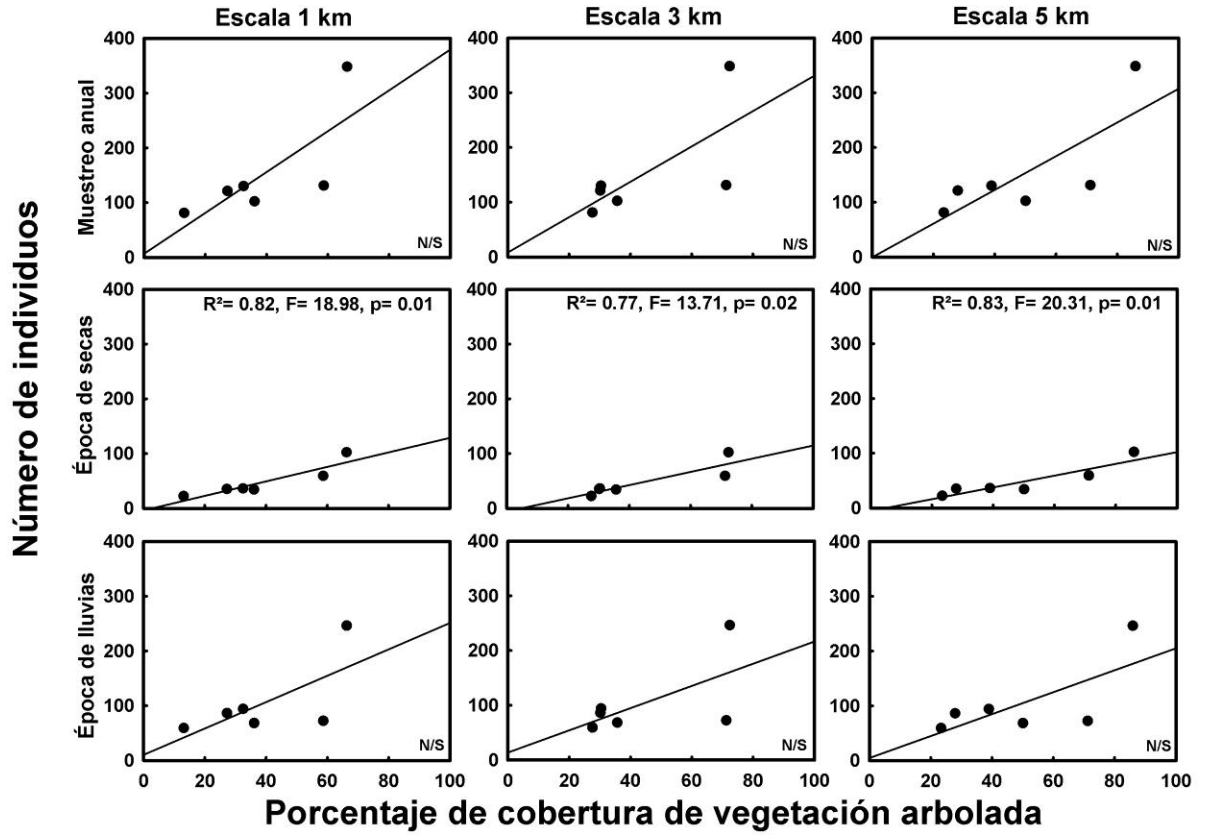


Figura 4

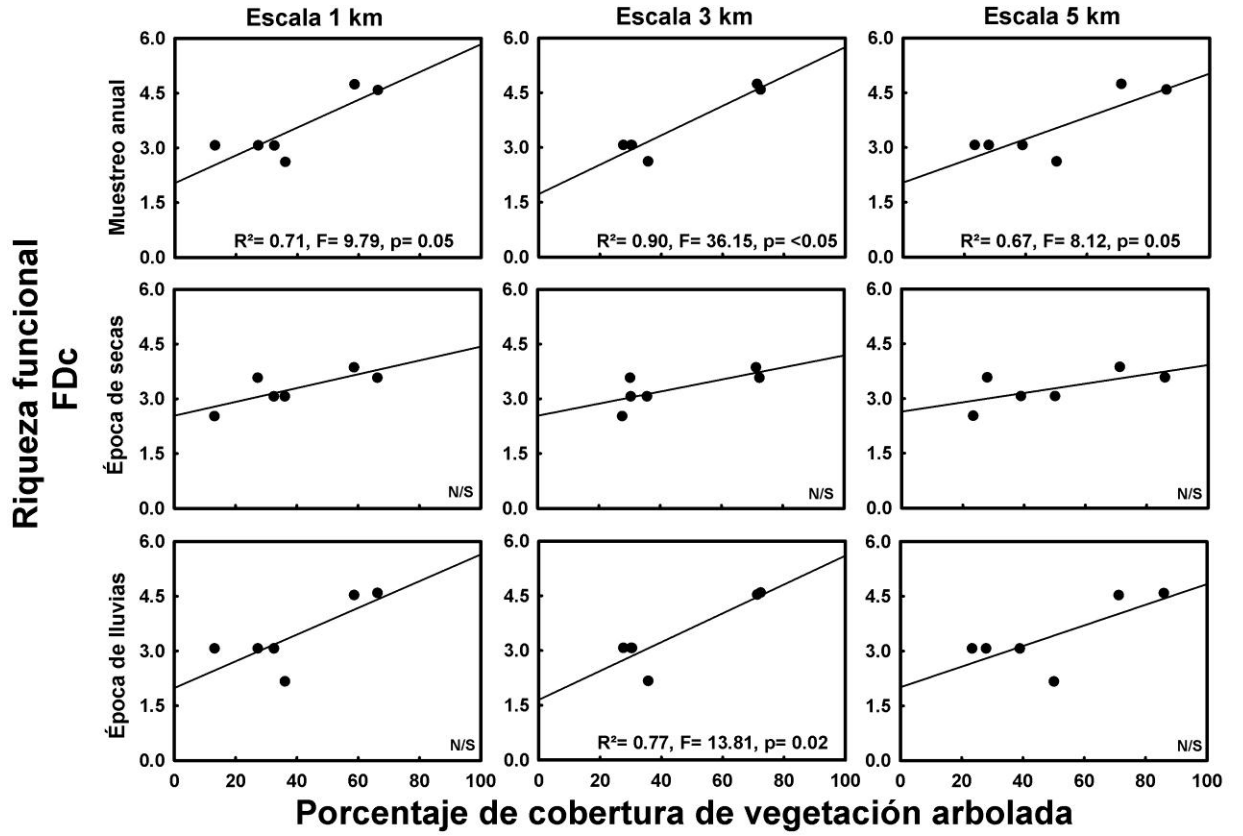
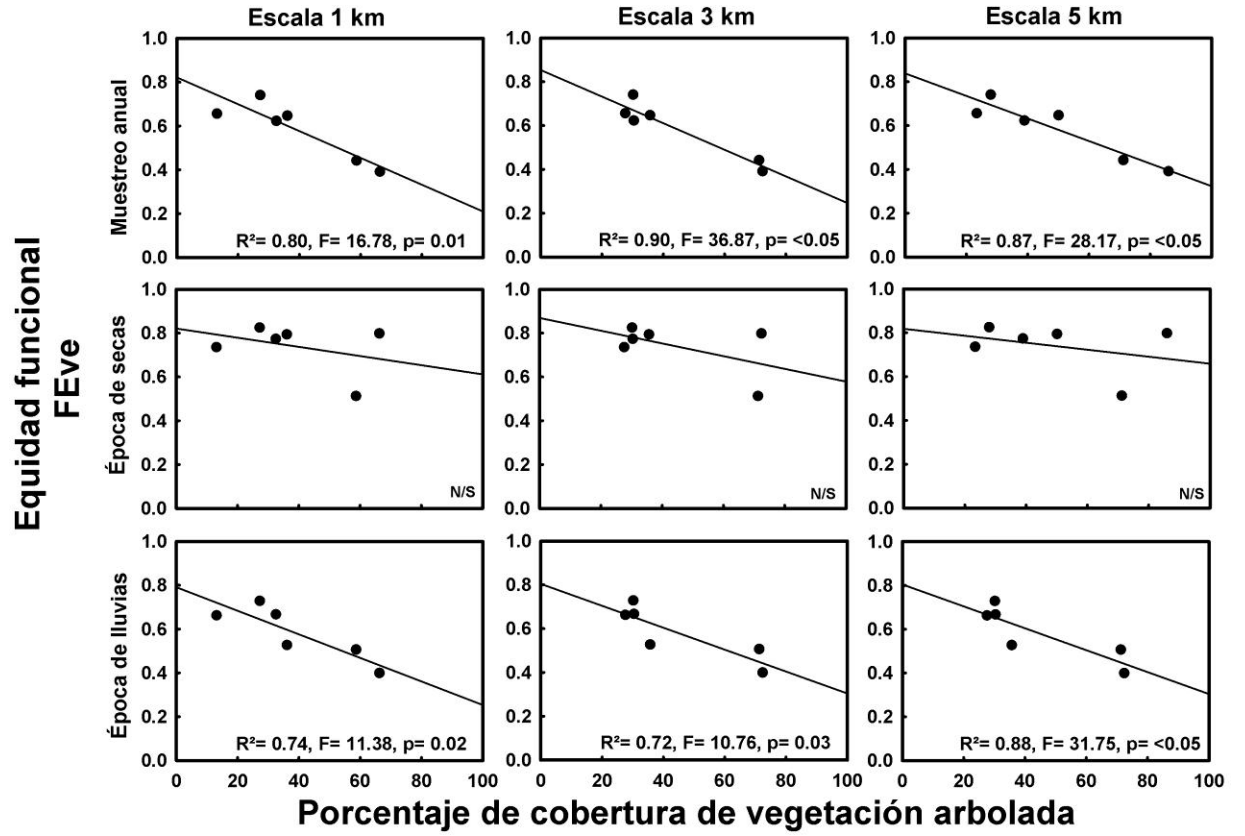


Figura 5





**Apéndice 1**

Valores medios ( $\pm$  desviación estándar) de los descriptores de la morfología alar de los murciélagos neotropicales.  $n$ = número de individuos,  $ab$ = longitud del antebrazo,  $W$ = peso corporal,  $E$ = longitud de envergadura,  $A$ = área total del ala.  $AR$ = relación de aspecto,  $WL$ = carga alar. \*= índices incluidos en los análisis de diversidad funcional.

| <b>Especie</b>                   | <b><math>n</math></b> | <b><math>ab</math></b> | <b><math>W</math></b> | <b><math>E</math></b> | <b><math>A</math></b> | <b><math>AR^*</math></b> | <b><math>WL^*</math></b> |
|----------------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------|--------------------------|
| <i>Artibeus jamaicensis</i>      | 15                    | 5.97 $\pm$<br>0.18     | 41.00 $\pm$<br>8.41   | 37.17 $\pm$<br>1.93   | 121.46 $\pm$<br>11.98 | 11.47 $\pm$<br>1.20      | 3.21 $\pm$<br>0.62       |
| <i>Artibeus lituratus</i>        | 10                    | 6.83 $\pm$<br>0.12     | 64.00 $\pm$<br>6.08   | 43.16 $\pm$<br>1.68   | 166.75 $\pm$<br>7.47  | 11.19 $\pm$<br>0.80      | 3.78 $\pm$<br>0.46       |
| <i>Carollia perspicillata</i>    | 4                     | 4.03 $\pm$<br>0.04     | 20.25 $\pm$<br>1.09   | 27.85 $\pm$<br>1.02   | 75.61 $\pm$<br>2.22   | 10.29 $\pm$<br>0.85      | 2.63 $\pm$<br>0.20       |
| <i>Chiroderma salvini</i>        | 11                    | 4.61 $\pm$<br>0.09     | 27.91 $\pm$<br>4.27   | 34.60 $\pm$<br>0.84   | 84.64 $\pm$<br>2.69   | 14.17 $\pm$<br>0.81      | 3.25 $\pm$<br>0.55       |
| <i>Dermanura tolteca</i>         | 2                     | 3.70 $\pm$<br>0.06     | 21.50 $\pm$<br>5.50   | 25.39 $\pm$<br>0.23   | 52.39 $\pm$<br>0.80   | 12.31 $\pm$<br>0.42      | 4.04 $\pm$<br>1.09       |
| <i>Desmodus rotundus</i>         | 10                    | 5.57 $\pm$<br>0.26     | 37.60 $\pm$<br>10.60  | 36.38 $\pm$<br>1.16   | 92.18 $\pm$<br>5.05   | 14.44 $\pm$<br>1.40      | 4.02 $\pm$<br>1.16       |
| <i>Glossophaga soricina</i>      | 12                    | 3.60 $\pm$<br>0.10     | 11.50 $\pm$<br>1.80   | 24.28 $\pm$<br>1.46   | 45.88 $\pm$<br>3.14   | 12.96 $\pm$<br>1.74      | 2.47 $\pm$<br>0.44       |
| <i>Leptonycteris yerbabuenae</i> | 7                     | 5.10 $\pm$<br>0.45     | 25.57 $\pm$<br>3.33   | 32.47 $\pm$<br>6.31   | 65.22 $\pm$<br>12.01  | 17.42 $\pm$<br>5.77      | 3.92 $\pm$<br>0.52       |
| <i>Sturnira ludovici</i>         | 15                    | 3.97 $\pm$<br>0.12     | 19.53 $\pm$<br>2.47   | 26.83 $\pm$<br>1.78   | 62.32 $\pm$<br>4.05   | 11.61 $\pm$<br>1.44      | 3.07 $\pm$<br>0.26       |
| <i>Sturnira lilium</i>           | 15                    | 3.73 $\pm$<br>0.25     | 17.33 $\pm$<br>2.70   | 28.09 $\pm$<br>1.79   | 42.77 $\pm$<br>4.83   | 11.35 $\pm$<br>1.53      | 4.03 $\pm$<br>0.77       |
| <i>Pteronotus davyi</i>          | 1                     | 4.50                   | 7.00                  | 26.80                 | 47.30                 | 15.18                    | 1.45                     |
| <i>Pteronotus parnellii</i>      | 3                     | 5.93 $\pm$<br>0.09     | 20.00 $\pm$<br>0.82   | 34.53 $\pm$<br>1.80   | 88.07 $\pm$<br>2.42   | 13.55 $\pm$<br>1.09      | 2.23 $\pm$<br>0.09       |

**Apéndice 2**

Número total de muestras fecales con 17 morfoespecies de semillas colectadas en las heces de los murciélagos frugívoros en la región Huasteca del estado de Hidalgo durante el periodo de 2011–2012 épocas de lluvia y seca.

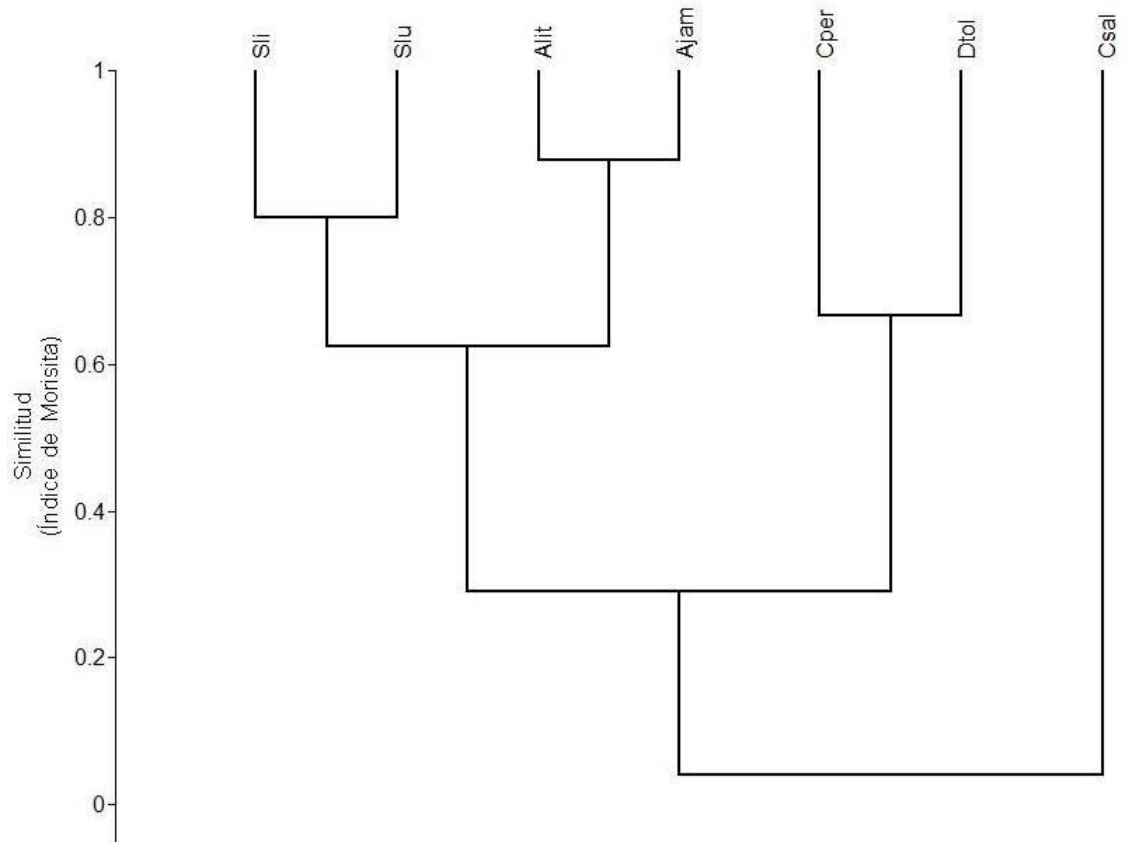
| Familia      | Especie                     | Ajam | Alit | Cper | Csal | Dtol | Slu | Sli |
|--------------|-----------------------------|------|------|------|------|------|-----|-----|
| Cecropiaceae | <i>Cecropia obtusifolia</i> | 0    | 1    | 0    | 0    | 0    | 0   | 2   |
|              | <i>Coussapoa purpusii</i>   | 6    | 6    | 0    | 0    | 0    | 23  | 10  |
| Moraceae     | <i>Ficus</i> sp.1           | 6    | 2    | 0    | 0    | 0    | 11  | 8   |
|              | <i>Ficus</i> sp.2           | 1    | 0    | 0    | 0    | 0    | 2   | 0   |
|              | <i>Ficus</i> sp.3           | 0    | 2    | 0    | 0    | 0    | 3   | 1   |
|              | <i>Ficus</i> sp.4           | 0    | 3    | 0    | 0    | 0    | 5   | 1   |
|              | <i>Ficus</i> sp.5           | 9    | 10   | 0    | 0    | 0    | 0   | 2   |
|              | <i>Ficus</i> sp.6           | 3    | 2    | 0    | 1    | 0    | 1   | 0   |
| Piperaceae   | <i>Piper amalago</i>        | 2    | 1    | 0    | 0    | 0    | 1   | 1   |
|              | <i>Piper hispidum</i>       | 2    | 2    | 1    | 0    | 1    | 7   | 16  |
| Solanaceae   | <i>Markea</i> sp.           | 1    | 1    | 0    | 0    | 0    | 4   | 4   |
|              | <i>Physalis</i> sp.         | 8    | 4    | 1    | 0    | 0    | 20  | 46  |
|              | <i>Solanum diphyllum</i>    | 1    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1   | 5   |
|              | <i>Solanum rudepanum</i>    | 1    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1   | 5   |
| Ulmaceae     | <i>Trema micrantha</i>      | 1    | 0    | 0    | 0    | 0    | 6   | 14  |
| Desconocida  | Desconocida1                | 2    | 1    | 0    | 0    | 0    | 10  | 10  |
|              | Desconocida 2               | 1    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1   | 1   |

Ajam=*Artibeus jamaicensis*, Alit=*A. lituratus*, Cper=*Carollia perspicillata*, Csal=*Chiroderma salvini*, Dtol=*Dermanura tolteca*, Slu=*Sturnira ludovici*, Sli=*S. lilium*

**Apéndice 3**

Dendrograma de similitud utilizado para formar los grupos funcionales basados en la dieta de las especies de murciélagos frugívoros en la región Huasteca, México.

Ajam=*Artibeus jamaicensis*, Alit=*A. lituratus*, Cper=*Carollia perspicillata*, Csal=*Chiroderma salvini*, Dtol=*Dermanura tolteca*, Slu=*Sturnira ludovici*, Sli=*S. lilium*



# CAPÍTULO III

**Diversidad filogenética de murciélagos neotropicales en un gradiente de pérdida de hábitat en la Huasteca, México**

**Diversidad filogenética de murciélagos neotropicales en un gradiente de pérdida de hábitat en la Huasteca, México**

Rodrigo García-Morales<sup>a</sup>, Claudia E. Moreno<sup>a</sup>, Iriana Zuria<sup>a</sup>, Alberto E. Rojas-Martínez<sup>a</sup>  
& Ernesto I. Badano<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5,  
Col. Carboneras, 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

<sup>b</sup> División de Ciencias Ambientales, Instituto Potosino de Investigación Científica y  
Tecnológica A.C., Camino a la Presa San José 2055, Colonia Lomas 4ta Sección, 78216,  
San Luis Potosí, S.L.P., México.

**Resumen**

La diversidad filogenética (DFi) mide la variación en las relaciones evolutivas (ancestro-descendiente) que existen entre las especies que coexisten en una comunidad. El objetivo del estudio fue determinar el efecto de la pérdida de la cobertura arbolada sobre la DFi de murciélagos neotropicales. Para ello se seleccionaron seis paisajes que forman un gradiente de pérdida de hábitat arbolado en la región Huasteca del estado de Hidalgo. En cada uno se capturaron murciélagos con redes de niebla, se calcularon índices de diversidad filogenética basados en el número de especies efectivas. Estas medidas se relacionaron con el porcentaje de hábitat con cobertura arbórea en tres escalas (círculos concéntricos de 1, 3 y 5 km de radio alrededor de los sitios de muestreo). La diversidad filogenética de orden 0 disminuyó conforme aumentaba el grado de pérdida de vegetación, esta relación fue significativa en las 3 escalas de análisis. En el caso de la diversidad filogenética de orden 1 no se encontró una relación significativa con el porcentaje de cobertura arbolada. La conservación de la diversidad filogenética de los murciélagos en la región Huasteca, puede garantizar el mantenimiento de los procesos ecológicos en los que participan y la preservación de características evolutivas de las especies.

**Palabras Clave:** Biología de la conservación, deforestación, Noctilionoidea, números de Hill, historia evolutiva.

## Introducción

La pérdida del hábitat es considerada una de las mayores amenazas para la biodiversidad a nivel mundial, más de un tercio de la superficie continental del planeta se ha transformado en paisajes para la explotación de recursos (Ellis et al. 2010). Esta situación es más notoria en las regiones tropicales, donde la diversidad biológica es alta (Mace et al. 2005) y las tasas de deforestación son elevadas (Foley et al. 2005). En México, la deforestación ha sido más intensa en las zonas tropicales: la mayor parte de las selvas tropicales han sido degradadas y drásticamente reducidas en su extensión superficial (Challenger & Dirzo 2009). Esta situación plantea grandes desafíos científicos y de conservación, por este motivo, estudiar los factores y procesos que determinan la forma en que las especies responden a las modificaciones de su ambiente, principalmente ocasionadas por las actividades antrópicas es un tema central en ecología y biología de la conservación (Fischer & Lindenmayer 2007). La mayoría de los estudios en donde se evalúa el efecto de la modificación del hábitat sobre la biodiversidad se han enfocado en medir la riqueza y abundancia de las especies a través de índices de diversidad, como por ejemplo los índices de Shannon, Simpson y Fisher (Magurran 2004). Si bien estas medidas son un referente importante al momento de tomar decisiones de conservación, no toman en cuenta las diferencias entre las distintas especies (Devictor et al. 2010). Esto es crítico, si tomamos en cuenta que en la actualidad las consecuencias de la modificación del hábitat no se limitan únicamente a la pérdida de especies, sino también a otras facetas de la biodiversidad como por ejemplo la diversidad filogenética y funcional (von Euler 2001; Petchey & Gaston 2002). En el caso particular de la diversidad filogenética se ha demostrado que ésta disminuye mucho más rápido que la riqueza de especies (Heard & Mooers 2000). La diversidad filogenética (DFi) es un componente de la diversidad biológica basado en la medición de las relaciones evolutivas (ancestro-descendiente) que existen entre las especies (Winter et al. 2013). Las medidas de diversidad filogenética toman como base la taxonomía, las relaciones genealógicas que tiene un determinado grupo, o bien, consideran las distancias taxonómicas que existen entre los taxones finales dentro de un árbol filogenético (Vellend et al. 2010). Con base en ello se clasifican en tres grupos: a) las que se basan en la topología, b) las basadas en las distancias y c) las

que se calculan a través de distancias entre pares de especies. Sin embargo estas medidas sólo consideran la presencia y ausencia de las especies en la comunidad. Recientemente se ha comenzado a tomar en cuenta también la abundancia de las especies dentro de las medidas de diversidad filogenéticas, y se han realizado avances en el campo de la conceptualización y desarrollo de nuevos índices para medirla. Por ejemplo, destacan los trabajos de Cadotte et al. (2010), Chao et al. (2010) y Scheiner (2012) los cuales han derivado un grupo de medidas de diversidad filogenética que toman en cuenta tanto la abundancia de las especies en las comunidades ecológicas actuales, así como sus relaciones evolutivas.

La DFi es de gran importancia porque permite comprender cómo se estructuran las comunidades en función del tiempo de divergencia entre las especies, y por lo tanto es un indicador de similitud interespecífica, biogeográfica, así como de similitud ecológica de las especie durante la evolución (Webb et al. 2002). La investigación de la estructura filogenética de las comunidades puede, por lo tanto, dar una idea útil para entender los factores históricos y ecológicos que conforman los conjuntos de especies (Cavender-Bares et al. 2004) y para establecer propuestas de conservación de las comunidades ecológicas (Crozier et al. 2005).

Los murciélagos neotropicales son un grupo muy útil para evaluar la manera en cómo la biodiversidad responde a las modificaciones del medio ambiente. Debido a que son un grupo abundante y muy diverso, principalmente en las regiones tropicales, donde llegan a representar localmente hasta el 50% de las especies de mamíferos presentes (Patterson et al. 2003). Los murciélagos neotropicales han sido utilizados como grupo focal en la evaluación del impacto de la fragmentación y modificación del hábitat sobre las comunidades ecológicas, debido a que las especies responden de manera diferente a las perturbaciones (García-Morales et al. 2013). Además presentan una alta diversidad morfológica, alimentaria, conductual y reproductiva, así como una distribución taxonómica diversa. Por ejemplo entre las familias de murciélagos existen clados que han diferido en cuanto a su especiación, y presentan una mayor probabilidad de extinción, debido al bajo número de especies que contienen (e.g. Craseonycteridae, Furipteridae, Mystacinidae, Myzopodidae y Thyropteridae), y existen otros clados con una mayor riqueza de especies, las cuales podrían soportar



extinciones locales, como las familias Vespertilionidae, Phyllostomidae, Pteropodidae y Rhinolophidae (Simmons & Conwey 2003), lo que los hace un grupo ideal para realizar análisis filogenéticos y descubrir patrones evolutivos (Torres & Guevara 2010). Aunque la relación entre la pérdida de especies y la diversidad filogenética cuenta con suficiente base teórica (Tucker & Cadotte 2013), existe poca información empírica que permita entender cómo la fragmentación y la deforestación del hábitat afectan esta relación en las comunidades ecológicas. Algunos de los estudios que han abordado este tema se han enfocado en los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad filogenética de la comunidad de árboles tropicales (Santos et al. 2010; Arroyo-Rodríguez et al. 2012), encontrando una disminución de la diversidad filogenética de estas comunidades conforme aumente el grado de fragmentación del paisaje, lo que sugiere que la pérdida de especies no es al azar. Pero hasta la fecha no existen estudios que hayan evaluado cómo la deforestación afecta la diversidad filogenética de los ensamblajes de mamíferos neotropicales.

El objetivo de esta investigación es evaluar la variación en la diversidad filogenética de los murciélagos como una respuesta a la pérdida del hábitat en una región tropical del noreste de México. Nos centramos en la región de la Huasteca como área de estudio debido a que 1) es un área de gran interés biológico, debido a que alberga una alta biodiversidad de plantas y animales de gran valor ecológico y evolutivo (CONANP 2013), 2) recientemente ha sido objeto del establecimiento de programas de conservación de la diversidad biológica y mitigación del cambio climático a nivel regional (Loa et al. 2009; CONANP 2013), 3) representa la mayor extensión de selvas tropicales perennifolias del Noreste de México (Alanís 2004) y 4) debido a la agricultura y a la ganadería en la región, en las últimas tres décadas han sido taladas y quemadas grandes extensiones de vegetación nativa, principalmente selvas altas y medianas, para destinarlas al uso agropecuario (Villavicencio & Pérez 2010). Por lo anterior, es un sistema ideal para explorar las consecuencias de la deforestación sobre la diversidad filogenética de las comunidades ecológicas. Al incluir criterios filogenéticos en los análisis de biodiversidad, se pueden hacer evaluaciones y fijar prioridades para la conservación de manera objetiva, pues no sólo se tiene como

referencia el número de especies, sino también las relaciones evolutivas que existen entre ellas (Crozier et al. 2005).

## **Métodos**

### *Área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en la región Huasteca, al noreste del estado de Hidalgo, México (Fig. 1). La región cubre 56.07 km<sup>2</sup> y representa el 0.27 % de la superficie total del estado. Está conformada por lomeríos y sierras con elevaciones desde los 18 hasta 200 m.s.n.m. El suelo es de origen sedimentario, coincidiendo con las características estructurales y litológicas de las provincias Sierra Madre Oriental y Llanura Costera del Golfo Norte (Puig 1991). El clima es cálido o semi-cálido húmedo, con una temperatura media anual de 24 °C. La temporada de lluvias ocurre de junio a octubre, con una precipitación anual que varía entre 1200 y 3000 mm, y la estación seca es de noviembre a mayo (Puig 1991). En la región se encuentran seis tipos principales de vegetación, incluyendo la selva tropical perennifolia, el bosque mesófilo de montaña, bosques aislados de encino, bosques mixtos de pino-encino, pastizales inducidos y vegetación secundaria en diferentes etapas de sucesión (Villavicencio & Pérez 2010). Originalmente, la vegetación nativa preponderante era la selva tropical perennifolia, pero la mayor parte de estos ecosistemas se ha transformado en campos de cultivo y pastizales para ganado (Villavicencio & Pérez 2010).

### *Selección de sitios y clasificación de la cubierta vegetal*

Se seleccionaron seis sitios de muestreo en la región (Fig. 1). Los sitios se ubicaron con una distancia mínima de 10 km entre ellos para controlar su independencia espacial. Aunque estos sitios corresponden a un gradiente representativo de deforestación, no se incluyeron sitios que posean el 100% de cubierta forestal original ni sitios totalmente transformados en hábitats antropogénicos, dado que estos dos últimos tipos de hábitat no están presentes en la región.

Cada sitio de estudio fue caracterizado en función de sus variables de paisaje. Esta información se obtuvo mediante la técnica de clasificación supervisada, utilizando imágenes satelitales obtenidas de Google Earth de los años 2007-2008 con una

resolución de 1m<sup>2</sup> por pixel. A partir de estas imágenes se pudieron identificar tres tipos de cobertura: vegetación arbolada, vegetación inducida y zonas urbanas. La categoría de vegetación arbolada incluye vegetación nativa (selva mediana perennifolia), corredores ribereños y vegetación perturbada con cubierta arbórea, es decir, remanentes de selva mediana y vegetación secundaria joven o madura, con copas que van de 5 a 15 m de altura. Algunas especies arbóreas representativas son *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Cedrela odorata*, *Croton draco*, *Cecropia obtusifolia* y *Muntingia calabura*; en el estrato arbustivo se encuentran *Acacia cornigera*, *Bauhinia americana*, *Bocconia frutescens*, *Piper* sp. y *Solanum* sp. en el estrato herbáceo podemos encontrar *Adiantum* sp., *Chamaedorea oblongata*, *Selaginella* sp. (Puig 1991; INEGI 1992). La vegetación inducida incluye los campos agropecuarios que se establecieron tras la remoción total o parcial de la vegetación nativa. Los principales cultivos en la zona son el maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris* y *P. coccineus*), guayaba (*Psidium guajava*), cítricos (*Citrus sinensis* y *Citrus limon*), y caña de azúcar (*Saccharum officinarum*). En esta categoría entran también se incluyen los pastizales inducidos para la ganadería, los cuales se caracterizan por especies cultivadas de gramíneas como *Paspalum* sp. y *Andropogon* sp.; en los pastizales también se pueden observar árboles aislados del género *Acacia* que son mantenidos por los rancheros para proveer sombra al ganado, aunque en estos también se pueden encontrar pequeños individuos de *Rubus* sp., *Kalanchoe pinnata* y *Bidens pilosa* que han colonizado estas áreas (Villavicencio & Pérez 2010). Finalmente, las zonas urbanas incluyeron los asentamientos humanos donde se pueden apreciar construcciones habitacionales, industriales, u otro tipo de infraestructura permanente. El área que ocupan cada una de las coberturas se cuantificó usando el programa ArcView 3.2. Con el propósito de evaluar la pérdida de hábitat, en este trabajo sólo se consideró el porcentaje de cobertura de vegetación arbolada en relación a la cobertura total de cada sitio de estudio (Cuadro1).

Se ha propuesto que para evaluar las respuestas de los ensambles de murciélagos ante la pérdida de hábitat es necesario medir los efectos que se producen dentro del área de movimiento de las distintas especies (Gorresen & Willig 2004). Aunque es muy poco lo que se sabe acerca de los patrones de movimiento de los murciélagos

neotropicales, se ha sugerido que las distintas especies pueden responder diferencialmente ante las perturbaciones antrópicas debido a diferencias en su vagilidad, requerimientos alimenticios y de refugio, y los atributos de sus historias de vida (Gorresen et al. 2005). Teniendo en cuenta estas consideraciones, para evaluar el efecto de la pérdida de cobertura arbórea sobre la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos, se delimitaron tres círculos concéntricos (unidades de paisaje) alrededor de cada sitio de muestreo. Estas unidades de paisaje correspondieron a diferentes distancias radiales establecidas en torno a cada sitio de muestreo (1, 3 y 5 km). La escala de mayor extensión (5 km) corresponde a la distancia máxima que pueden recorrer las especies de murciélagos más grandes de la región (*Artibeus* sp.) (Avila-Cabadilla et al. 2012). La escala de menor extensión (1 km) se seleccionó por ser la mínima extensión sobre la cual una las especies más pequeñas de murciélagos (*Glossophaga soricina*) responden ante la pérdida de hábitat (Avila-Cabadilla et al. 2012). Esta metodología de unidades de paisaje circulares, al igual que las escalas espaciales mencionadas, han sido previamente utilizadas por otros autores para evaluar la influencia de la pérdida del hábitat sobre las comunidades de murciélagos (Gorresen & Willig 2004; Klingbeil & Willig 2009, 2010). En cada unidad de paisaje se cuantificó el porcentaje de cobertura de vegetación arbolada, por lo que representan un gradiente de pérdida de vegetación en torno al sitio de muestreo. En este estudio, los sitios de muestreo 1 y 2 fueron los que presentaban el mayor porcentaje de vegetación arbolada en las unidades de paisaje que los rodean, mientras que el sitio 6 mostró la mayor pérdida de vegetación (Cuadro 1).

#### *Captura de murciélagos*

En cada sitio de estudio se invirtieron tres noches de muestreo durante la temporada de lluvias (junio a septiembre de 2011) y tres noches de muestreo durante la estación seca (febrero y mayo de 2012), dando como resultado un total de seis noches de captura por sitio. En cada noche de muestreo los murciélagos se capturaron colocando ocho redes de niebla (12 × 2.5 m). Con el fin de aumentar las probabilidades de captura, las redes se colocaron en lugares con una cantidad razonable de vegetación arbórea y/o sobre senderos que podrían ser utilizados por los murciélagos como

zonas de vuelo. Las redes se mantuvieron abiertas por un periodo de seis horas a partir del anochecer (18:00-12:00 h aproximadamente). Todos los murciélagos capturados fueron identificados a nivel de especie utilizando la guía de campo de Medellín et al. (2008). No obstante, los análisis se restringieron a las familias Phyllostomidae y Mormoopidae debido a que pertenecen a un grupo natural (superfamilia Noctilionoidea) cuya distribución se restringe exclusivamente al Neotrópico (Simmons 2005). Además, dado que estas especies se pueden capturar fácilmente con redes de niebla a nivel del sotobosque (Portfors et al. 2000), se evitan sesgos potenciales al momento de estimar la diversidad mediante este método de muestreo (Moreno & Halffter 2000; Pech-Canche et al. 2011). Así, los insectívoros aéreos (familias Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae) fueron excluidos de este estudio debido a que este grupo puede quedar sub-representado cuando solamente se usan redes de niebla (Pech-Canche et al. 2011).

### Análisis de datos

Para medir la diversidad filogenética seguimos a Chao et al. (2010), quienes proponen una serie de medidas paramétricas de diversidad filogenética (DFi) basadas en los números de Hill. Estas medidas toman en cuenta tanto la abundancia de las especies como las distancias filogenéticas entre ellas. Para ello, primero se construye un árbol filogenético estandarizando la longitud de las ramas para representar el paso del tiempo de divergencia entre taxones (árbol ultramétrico). Dicho árbol se divide en segmentos de  $T$  tiempo ( $T_1, T_2, T_3 \dots T_n$ ), de forma que el tiempo actual es 0, y se puede calcular la diversidad de ramas o linajes del árbol completo durante el intervalo desde  $-T$  hasta la fecha  $[-T, 0]$ . La diversidad filogenética de orden  $q$  a través de  $T$  años,  ${}^q\text{PD}(T)$ , se calcula como el producto de la duración  $T$  del intervalo y de la diversidad promedio (número efectivo de linajes) durante dicho intervalo, de la siguiente manera:

$${}^q\text{PD}(T) = T \times {}^q\bar{D}(T) = T \times \left\{ \sum_{i \in B_T} \frac{L_i}{T} a_i^q \right\}^{1/(1-q)} = \left\{ \sum_{i \in B_T} L_i \left( \frac{a_i}{T} \right)^q \right\}^{1/(1-q)}$$

Donde:  $T$  corresponde al tiempo de la raíz del árbol filogenético,  $q$  es el orden de la diversidad y define la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies (Jost 2006, 2007),  $B_T$  es el conjunto de todas las ramas en el intervalo de tiempo  $(-T, 0)$ ,  $L_i$  es la longitud (duración) de la rama  $i$  en el conjunto de  $B_T$ , y  $a_i$  es la abundancia total descendiente de la rama  $i$ .

De esta forma  ${}^qPD(T)$  cuantifica el número de ramas efectivas del árbol filogenético durante un intervalo de tiempo determinado (Chao et al. 2010). Para el presente trabajo se utilizaron dos parámetros de  $q$ . El primero, de orden cero ( $q= 0$ ) permite calcular la diversidad filogenética sin tomar en cuenta la abundancia de las especies, mientras que el segundo parámetro, de orden 1 ( $q= 1$ ), considera la abundancia relativa de todas las especies.

Se utilizó la filogenia propuesta por Bininda-Emonds et al. (2007) para los mamíferos del mundo y el software PHYLOMATIC (Webb & Donoghue 2004) para construir los árboles filogenéticos de las especies de murciélagos neotropicales para cada sitio de muestreo. La diversidad filogenética para cada uno de los paisajes de estudio se calculó con el software PhD (Chun-Huo & Chao 2012). Se realizó un análisis general, es decir conjuntando los datos de la época de lluvias y secas. Para determinar si existen relaciones entre la diversidad filogenética de orden 0 y 1 de murciélagos neotropicales (variables respuesta), con la cobertura de la vegetación arbolada de los sitios en las tres escalas de paisaje (variables explicativas) se realizaron análisis de regresión simple. Finalmente, se realizaron correlaciones con el coeficiente de Pearson para analizar la relación entre la diversidad filogenética (orden 0 y 1) y la riqueza y abundancia de murciélagos neotropicales. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2004).

## Resultados

Con un esfuerzo total de 36 noches de muestreo se capturaron un total de 905 murciélagos pertenecientes a 10 géneros y 12 especies. El 75% de las especies pertenecen a la familia Phyllostomidae (Cuadro 1). Las especies más abundantes fueron *Sturnira ludovici* y *Artibeus jamaicensis*, con 224 y 218 individuos.

*Diversidad filogenética de murciélagos en el gradiente de deforestación*

La diversidad filogenética de orden 0 [ ${}^0PD(T)$ ] fue mayor en los sitios con un porcentaje mayor al 50% de cobertura de vegetación arbolada (Fig. 2). Los valores de  ${}^0PD(T)$  se correlacionaron positivamente con la cobertura de vegetación natural en la escala de 3 km (Fig. 2). La diversidad filogenética de orden 1 [ ${}^1PD(T)$ ] no mostró una relación estadísticamente significativa con el porcentaje de cobertura de vegetación arbolada en ninguna de las tres escalas de análisis (Fig. 2), sin embargo se aprecia una tendencia de aumentar conforme aumenta la cobertura de vegetación arbolada.

Cabe mencionar que solamente en el sitio 1 (unidad de paisaje con mayor cobertura arbórea en las tres escalas) el inventario de especies aún no es completo, pues se registró el 76.98 % de las especies que predice el estimador ACE, pero en los otros cinco sitios los inventarios de especies están 100% de completitud (Capítulo II). Por ello, si en el sitio 1 se incrementara el número de especies la diversidad filogenética probablemente también se incrementaría, haciendo más claras aún las tendencias observadas. Finalmente, sólo se encontró una correlación positiva entre la diversidad filogenética de orden 0 y la riqueza de especies (Fig. 3).

**Discusión**

El presente estudio documenta por primera vez la disminución de la diversidad filogenética de los murciélagos neotropicales en relación con un gradiente de pérdida de hábitat en una región tropical de México utilizando medidas basadas tanto en presencia-ausencia como en la abundancia de las especies. Las consecuencias de la pérdida de hábitat sobre las comunidades de murciélagos neotropicales habían sido estudiadas enfocándose principalmente en evaluar esta respuesta a través de los cambios en la riqueza y abundancia de murciélagos entre diferentes hábitats que forman un gradiente de modificación (e.g. García-Estrada et al. 2006; Castro-Luna et al. 2007; García-Morales et al. 2013) y a una escala de paisaje (e.g. Gorresen & Willig 2004; Klingbeil & Willig 2009, 2010; Avila-Cabadilla et al. 2012). Sin embargo, el impacto de la pérdida de hábitat en ensambles de murciélagos neotropicales no se había evaluado desde una perspectiva evolutiva. De acuerdo con la predicción, la

diversidad filogenética disminuye conforme aumenta la deforestación, aunque esta relación no es significativa a distintas escalas espaciales.

Las medidas de diversidad filogenética incorporan información sobre el patrón de ramificación del árbol, las longitudes de las ramas y las abundancias relativas de las especies a través de cada uno de sus segmentos de tiempo en el árbol filogenético. Al analizar la diversidad filogenética de murciélagos neotropicales incluyendo o no valores de abundancia, se observan patrones diferentes en cuanto a la respuesta filogenética de la comunidad de murciélagos ante la pérdida del hábitat.

La diversidad filogenética medida como  ${}^qPD(T)$  tiene un valor mayor cuando existen muchas ramas profundas en el árbol filogenético y cada una de ellas este bien representada en el ensamble actual, al contrario, la diversidad filogenética es menor cuando todas las ramas emergen recientemente y/o cuando las ramas mayores están poco representadas en la abundancia de los ensambles de la actualidad. En este sentido, si no se toma en cuenta la abundancia de las especies ( $q=0$ ) dentro de esta medida, se obtienen valores más altos en los sitios con la mayor cobertura arbórea, es decir que la comunidad de murciélagos en estos sitios se encuentra representada por una mayor cantidad de distintos linajes evolutivos. Esto queda de manifiesto al observar que en estos sitios se encuentran presentes las dos especies de la familia Mormoopidae, las cuales aportan una historia evolutiva totalmente distinta a la de la familia Phyllostomidae. Estos resultados coinciden con la premisa de que si se pierden especies, se pierde información filogenética de las comunidades (Purvis et al. 2000; Mace et al. 2003; Santos et al. 2010).

Al incluir la abundancia de las especies ( $q=1$ ) la diversidad filogenética no tuvo una relación estadísticamente significativa con la pérdida de cobertura arbolada, debido posiblemente a que la mayoría de los individuos capturados (99%) pertenecen a la familia Phyllostomidae, la cual se mantiene representada en el gradiente de deforestación. La mayor parte de estos murciélagos (778 individuos) pertenecen a la subfamilia Stenodermatinae, que incluye a la mayoría de los murciélagos frugívoros, seguida de la subfamilia Glossophaginae, murciélagos nectarívoros (68 individuos) y la subfamilia Desmodontinae o murciélagos hematófagos (51 individuos), las cuales son consideradas como tolerantes a la modificación de su hábitat (García-Morales et



al. 2013). Por lo tanto, la información evolutiva de la comunidad de murciélagos de manera general, se encuentra bien representada por el número de individuos en la actualidad, aun cuando la pérdida de vegetación en la región sea elevada (Villavicencio & Pérez 2010).

Los resultados obtenidos coinciden con la afirmación de que la familia Phyllostomidae es más tolerante a la pérdida de historias evolutivas (Simmons & Conwey 2003), debido a la gran diversidad de especies y la alta abundancia de la mayoría de ellas. El 50% de las especies y el 98% del número de individuos de esta familia pertenecen a los géneros *Artibeus* y *Sturnira*. Si bien, las especies emparentadas filogenéticamente, tienden a ser competidoras, en esta caso su coexisten en la comunidad sugieren que es debido a la repartición de los recursos disponibles, las especies podrían estar aprovechando distintos alimentos, varían en su tiempo de actividad, tamaño corporal y zonas de alimentación.

Aunque existen especies dentro de esta familia que podrían representar historias evolutivas únicas (e.g. *Chiroderma salvini*, *Desmodus rotundus*, *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena*) se encuentran representadas por una buena proporción de individuos a lo largo del gradiente de deforestación. Al contrario, la deforestación tuvo un fuerte impacto sobre las especies de la familia Mormoopidae, ya que sólo se registraron cuatro individuos en los sitios con la mayor cobertura vegetal. Estas dos especies representan linajes distintos, por lo que son especies importantes en la preservación de la historia evolutiva de los murciélagos en la región.

#### *Implicaciones para la conservación*

Hasta ahora los esfuerzos de conservación de la biodiversidad se han centrado casi exclusivamente en el número de especies presente. Varios autores han remarcado la importancia de evitar las estrategias que utilizan un sólo aspecto de la biodiversidad como una única forma de tomar las decisiones de conservación (Swenson 2011). Al incluir medidas de diversidad filogenética sensibles a la abundancia de las especies y la distancia filogenética entre ellas, es posible detectar cambios en la estructura filogenética de las comunidades. Esto es importante por ejemplo en aquellos casos en

los que se necesita definir prioridades para la conservación entre comunidades que mantienen la misma riqueza de especies.

Considerando la creciente crisis de pérdida de biodiversidad, es necesario y urgente reconocer aquellos taxa que tengan un mayor aporte evolutivo y qué regiones resultan más adecuadas para su conservación (Assis de Carvalho et al. 2010). Los murciélagos neotropicales constituyen un grupo diversificado que juega un papel clave en los ecosistemas y proporciona importantes beneficios a los seres humanos como la polinización y dispersión de semillas de plantas de importancia económica (Kunz et al. 2011). Por lo tanto, la conservación de la diversidad filogenética de los murciélagos en la región Huasteca, puede garantizar el mantenimiento de los procesos ecológicos en los que participan y la preservación de características evolutivas variadas de las especies. Además, una alta diversidad filogenética en las comunidades podría incrementar la posibilidad de permanencia del grupo frente a cambios ambientales, como aquellos derivados del en la cobertura vegetal, por incluir especies con distintas capacidades de adaptación.

### **Agradecimientos**

A CONACYT por la beca de doctorado otorgada a R.G.M. (270780). Se agradece a I. Ortega, E.S. Ávila, J. Calderón, J. Valencia, D. Tejeda, F. Sarabia, M. Akmentis, L. Fernández, C. Maciel y F. Barragán por su ayuda durante el trabajo de campo. Un agradecimiento muy especial a la familia Barragán-Torres por sus atenciones durante nuestra estadía en la Huasteca. Este trabajo fue financiado por el proyecto FOMIX CONACYT 191908 “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (tercera etapa)”.

### **Literatura citada**

- Alanís, F. G. J. (2004). Conservación y uso racional de los bosques del noreste. In I. Luna, J. J. Morrone, & D. Espinosa (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental* (pp. 503-510). Distrito Federal: Las Prensas de Ciencia.
- Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F. P. L., Tabarelli, M., & Santos, B. (2012). Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology*, *100*, 702-711.

- Assis de Carvalho, R., Cianciaruso, M. V., Trindade-Fihlo, J., Sagnori, M. D., & Loyola, R. D. (2010). Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. *Natureza & Conservação*, 8, 171-176.
- Avila-Cabadilla, L. D., Sanchez-Azofeifa, G. A., Stoner, K. E., Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., & Portillo-Quintero, C. A. (2012). Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE*, 7, e35228.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D. E., Beck, R. M. D., Grenyer, R., Price, S. A., Vos, R. A., Gittleman, J. L., & Purvis, A. (2007). The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446, 507-512.
- Cadotte, W. M., Davies, T. J., Regetz, J., Kembel, W. S., Cleland, E., & Oakley, H. T. (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letter*, 13, 96-105.
- Castro-Luna, A. A., Sosa, V. J. & Castillo-Campos, G. (2007). Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation*, 10, 219-228.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A. & Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, 163, 823-843.
- Crozier, R. H., L. J. Dunnett, & P. M. Agapow. (2005). Phylogenetic biodiversity assessment based on systematic nomenclature. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 11-36.
- Chao, A., Chun-Huo, C., & Jost, L. (2010). Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 3599-3609.
- Challenger, A. & Dirzo, R. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. In R. Dirzo, R. González, & I. J. March (Eds.), *Capital Natural de México* (pp. 37-73). Distrito Federal: CONABIO.
- Chun-Huo, C., & Chao, A. (2012). Program PhD (Phylogenetic Diversity). Program and User's Guide URL <http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html>.

- CONANP. (2013). *Programa de adaptación al cambio climático, región central de la sierra madre oriental*. (1era ed.) Distrito Federal: Comisión de Nacional de Áreas Naturales Protegidas-GIZ.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C, Frédéric, J., Thuiller, W., & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, 1030-1040.
- Ellis, E. C., Goldewijk, K. K., Siebert, S., Lightman, D. & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology of Biogeography*, 19, 589-606.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R. F., Chapin, S., Coe, M. T., Gretchen, C. D., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science* 309:57-574.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology of Biogeography*, 16, 265-280.
- García-Estrada, C., Damon, A., Sánchez-Hernández, C., Soto, P. L., & Ibarra, N. G. (2006). Bat diversity in montane rainforest and shaded coffee under different management regimes in southeastern Chiapas, Mexico. *Biological Conservation*, 32, 351-361.
- García-Morales, R., Badano, E. I., & Moreno, C. E. (2013). Response of Neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology*, 27, 1096-1106.
- Gorresen, P. M. & Willig, M. R. (2004). Landscapes responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85, 688-697.
- Gorresen, P. M., Willig, M. R., & Strauss, R. E. (2005). Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological Applications*, 15, 2126-2136.
- Heard, S. B. & Mooers, A. Ø. (2000). Phylogenetically patterned speciation rates and extinction risks change the loss of evolutionary history during extinctions. *Proceedings of the Royal Society B*, 267, 613-62.

- INEGI. 1992. Síntesis geográfica del Estado de Hidalgo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, Ags. México. 136 p.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363-375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427-2439.
- Klingbeil, B. T. & Willing, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 46, 23-213.
- Klingbeil, B. T. & Willing, M. R. (2010). Seasonal differences in population, ensemble and community level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*, 119, 1654-1664.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York academy of sciences*, 1223, 1-38.
- Loa, L. E., Sánchez, H. M. D., Torres, J. J. G., Rosas-Rosas, O. C., & Sierra, R. M. S. (2009). *Áreas prioritarias para el manejo y conservación en el estado de San Luis Potosí, México* (1st ed.) San Luis Potosí: SEDARH.
- Mace, G., Gittleman, J. L., & Purvis, A. (2003). Preserving the tree of life. *Science*, 300, 1707-1709.
- Mace, G., et al. 2005. Biodiversity. Pages 77–122 in R. Hassan, R. Scholes, and N. Ash, editors. *Ecosystems and human well-being: current state and trends*. Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, Washington, D.C.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell. Oxford, UK. 256pp.
- Medellín, R. A., Arita, H., & Sánchez-Hernández, O. (2008). *Identificación de los murciélagos de México, clave de campo*. (2da ed.). Distrito Federal: Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Moreno, C. E., & Halffter, G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37, 149-158.

- Patterson, B. D., Willig, M. R., & Stevens, R. D. (2003). Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In T. H. Kunz, & M. B. Fenton (Eds.), *Ecology of bats* (pp. 536-579). Chicago: University of Chicago.
- Pech-Canche, J. M., Estrella, E., López-Castillo, D. L., Hernández-Betancourt, S. F., & Moreno, C. E. (2011). Complementarity and efficiency of bat capture methods in a lowland tropical dry forest of Yucatán, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *82*, 896-903.
- Portfors, C. V., Fenton, M. B., Aguiar, L. M. de S., Baumgarten, J. E., Vonhof, M. J., Bouchard, S., de Faria, D. M., Pedro, W. A., Tauntenbach, N. I. L., & Zorzea, M. (2000). Bats from Fazenda intervalles, southeastern Brazil-species account and comparison between different sampling methods. *Revista Brasileira de Zoologia*, *17*, 533-538.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2002). Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London serie B*, *269*, 1721-1727.
- Puig, H. (1991). *Vegetación de la Huasteca, México: Estudio fitogeográfico y ecológico*. (1era ed.) Distrito Federal: Centro de Estudios Mexicanos y Centroamericanos.
- Purvis, A. & Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, *405*, 212-219.
- Santos, B. A., Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C. E., & Tabarelli, M. (2010). Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PlosOne*, *5*, e12625.
- Scheiner M, S. (2012). A metric of biodiversity that integrates abundance, phylogeny, and fuction. *Oikos*, *121*, 1191-1202.
- Simmons, N. B., & Conway, T. M. (2003). Evolution of ecological diversity in bats. In T. H. Kunz, & M. B. Fenton (Eds.), *Ecology of bats* (pp. 536-579). Chicago: University of Chicago.
- Simmons, N. B. (2005). Orden Chiroptera. In D. E. Wilson, & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. (pp. 312-529). Baltimore: Jonhs Hopkins University.

- Swenson, N. G. (2011). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98, 472-480.
- Torres F, J. W., & Guevara Ch, L. M. (2010). Perspectivas sobre el origen y la filogenia de los murciélagos. *ContactoS*, 77, 5-9.
- Tucker, C. M., & Cadotte, M. W. (2013). Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 1-10
- Vellend M, et al. (2010) Measuring phylogenetic biodiversity. En: *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. AE Magurran & BJ McGill (Eds.). Oxford University Press., p: 193-206.
- von Euler, F. (2001). Selective extinction and rapid loss of evolutionary history in the bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B*. 268:127-130.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck M. A., and Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 33, 475-505.
- Webb, C. O. & Donoghue, M. J. 2004 Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Mol. Ecol. Notes* 5: 181-183.
- Winter, M., Devictor, V., & Schweiger, O. (2013). Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we?. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 199-204.
- Villavicencio, M. A., & Pérez, B. (2010). Vegetación e inventario de la flora útil de la Huasteca y la zona Otomí-Tepehua de Hidalgo. *Ciencia Universitaria*, 1, 23-33.

**CUADROS**

**Cuadro 1.** Listado de especies de murciélagos y número total de individuos registrados en cada sitio en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México.

| <b>Familia</b> | <b>Especies</b>                  | <b>Sitio 1</b>   | <b>Sitio 2</b> | <b>Sitio 3</b> | <b>Sitio 4</b> | <b>Sitio 5</b> | <b>Sitio 6</b> |
|----------------|----------------------------------|------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Mormoopidae    | <i>Pteronotus davyi</i>          | 1                | 0              | 0              | 0              | 0              | 0              |
|                | <i>Pteronotus parnellii</i>      | 1                | 2              | 0              | 0              | 0              | 0              |
| Phyllostomidae | <i>Artibeus jamaicensis</i>      | 106              | 24             | 26             | 35             | 14             | 13             |
|                | <i>Artibeus lituratus</i>        | 67               | 21             | 7              | 21             | 13             | 20             |
|                | <i>Artibeus toltecus</i>         | 0                | 2              | 0              | 0              | 0              | 0              |
|                | <i>Carollia perspicillata</i>    | 0                | 4              | 0              | 0              | 0              | 0              |
|                | <i>Chiroderma salvini</i>        | 5                | 3              | 0              | 0              | 2              | 1              |
|                | <i>Desmodus rotundus</i>         | 12               | 2              | 5              | 12             | 20             | 0              |
|                | <i>Glossophaga soricina</i>      | 9                | 7              | 3              | 5              | 9              | 21             |
|                | <i>Leptonycteris yerbabuenae</i> | 1                | 1              | 0              | 7              | 0              | 5              |
|                | <i>Sturnira lilium</i>           | 55               | 22             | 40             | 24             | 25             | 8              |
|                | <i>Sturnira ludovici</i>         | 83               | 42             | 25             | 26             | 36             | 12             |
|                |                                  | Abundancia total | 340            | 130            | 106            | 130            | 119            |
|                | Riqueza total                    | 10               | 11             | 6              | 7              | 7              | 7              |



## LEYENDAS DE FIGURAS

**Figura 1.** Área de estudio y sitios de muestreo en la región Huasteca (recuadro principal), en el estado de Hidalgo, México (1). Los puntos representan la ubicación de los sitios de muestreo en el mapa del estado con municipios (2), y los tres círculos concéntricos alrededor de los puntos representan las tres escalas (1, 3 y 5 kilómetros de radio) utilizadas para la caracterización de los paisajes.

**Figura 2.** Regresiones lineales entre la diversidad filogenética de orden 0 y 1 y la cobertura de vegetación arbolada para las comunidades de murciélagos neotropicales en la región Huasteca, México. El porcentaje de la cobertura de vegetación natural se calculó utilizando tres círculos concéntricos de 1, 3, y 5 km de radio alrededor de los sitios de muestreo. Sólo se muestran los valores estadísticamente significativos, N/S= no significativo ( $p>0.05$ ).

**Figura 3.** Correlaciones entre la diversidad filogenética de orden 0, 1 y la riqueza y abundancia de especies para las comunidades de murciélagos neotropicales en la región Huasteca, México. Sólo se muestran los valores estadísticamente significativos, N/S= no significativo ( $p>0.05$ ).

FIGURAS

Figura 1

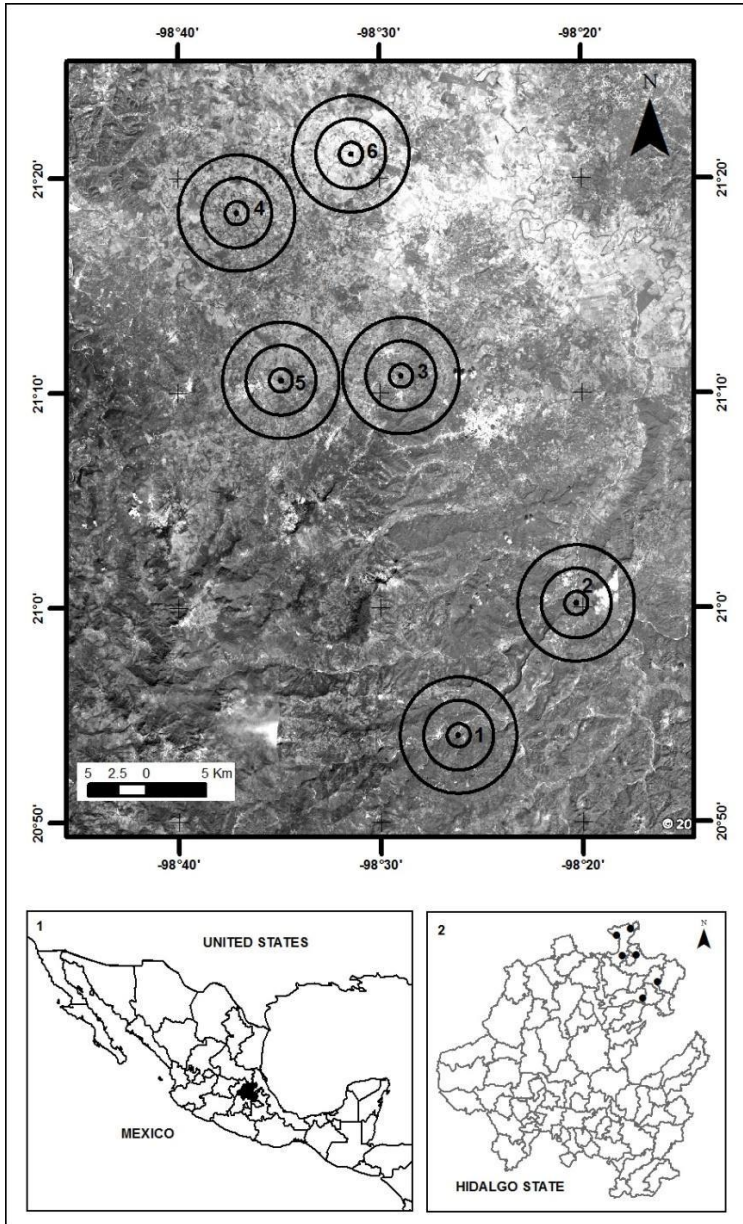


Figura 2

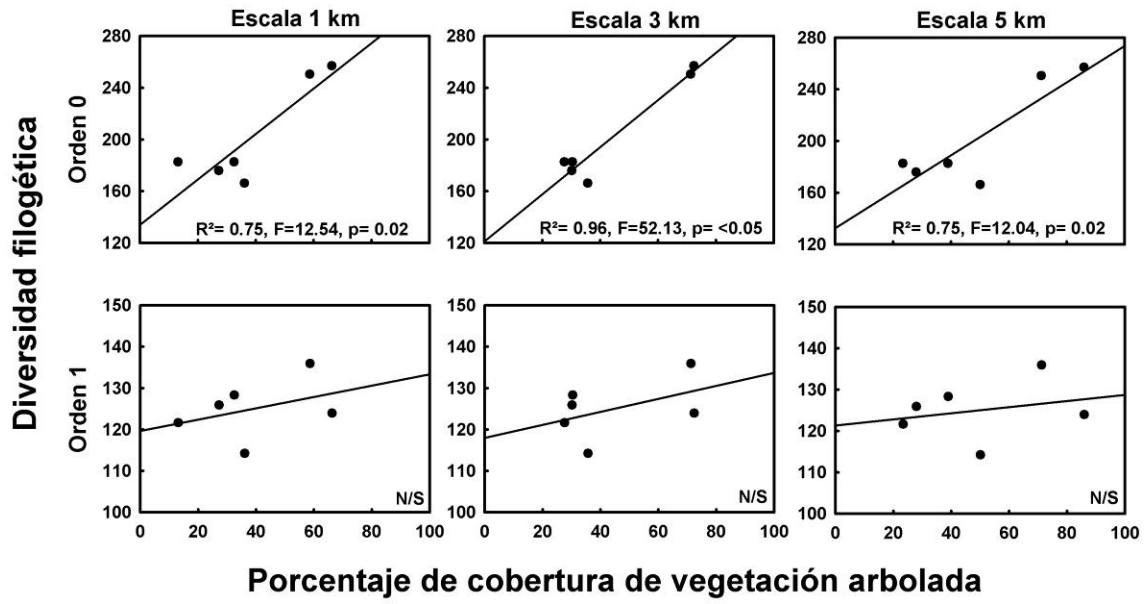
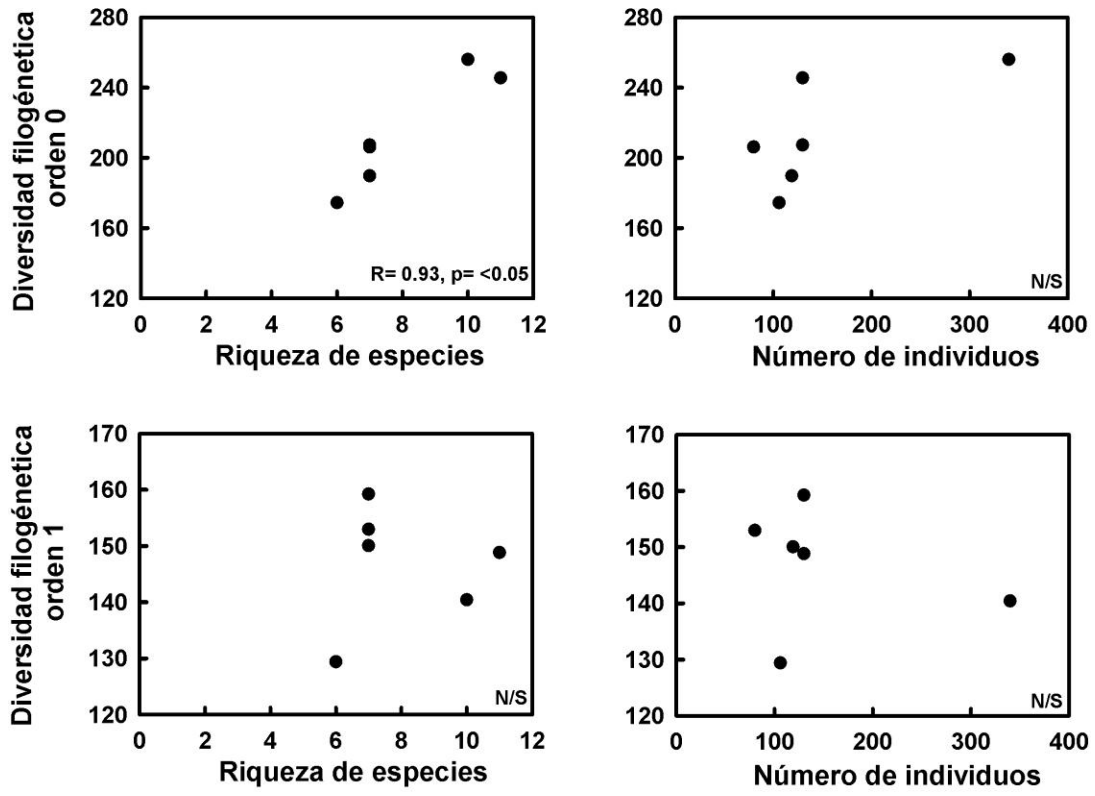


Figura 3



## Discusión general

La pérdida y transformación del hábitat, son dos de las causas principales que amenazan a la biodiversidad a nivel mundial (Cardinale et al. 2012). Esta situación es más notoria en las regiones tropicales, donde las selvas están desapareciendo rápidamente, debido al reemplazo de las mismas por zonas de cultivos y pastizales con fines ganaderos (Noss et al. 2006). La deforestación produce modificaciones en la disponibilidad y configuración del hábitat, a los que las especies pueden o no adaptarse. Siendo la deforestación y modificación del hábitat un problema actual, se debe evaluar su efecto sobre las comunidades, con el fin de proponer planes de conservación adecuados. De manera particular, en la presente tesis se documenta el efecto de la pérdida de hábitat sobre la diversidad taxonómica (riqueza y abundancia de especies) de los murciélagos neotropicales en una escala continental y sobre su diversidad funcional y filogenética a una escala regional.

En el caso particular de los murciélagos del Neotrópico, se encontró que conforme disminuye la complejidad de los hábitats, las diferentes especies presentan una respuesta distinta. Los resultados del meta-análisis contradicen la sugerencia de que los murciélagos neotropicales como grupo, son sensibles a la modificación del medio ambiente (Medellín et al. 2000; Castro-Luna et al. 2007). Sin embargo, diferentes patrones de respuesta surgieron cuando se analizaron por separado a nivel de familia taxonómica, gremio trófico, hábito de forrajeo y estado de conservación de las especies de murciélagos entre los hábitats conservados y cada uno de los diferentes tipos de hábitat modificados. Estos análisis posteriores sugieren que los ensambles de murciélagos presentan fuertes respuestas a la pérdida de la vegetación original y el cambio de uso de suelo, y que la dirección y magnitud de estas respuestas dependen

del grupo de murciélagos y del tipo de perturbación que afecte la vegetación conservada. Se ha sugerido que la estructura y la composición de la vegetación suele determinar la composición de especies de murciélagos que habitan en un área (Kalko & Handley 2001; Menzel et al. 2005). Se ha encontrado que la cobertura de dosel, la estratificación vertical de la vegetación, así como la riqueza y abundancia vegetal han sido algunas de las variables ambientales más importantes para la comunidad de murciélagos (Kalko & Handley 2001; Castro-Luna et al. 2007).

La cobertura del dosel está asociada con la disponibilidad de alimento, sitios de refugio y percha para los murciélagos (Castro-Luna et al. 2007). En distintos estudios ha resultado ser la variable que mejor explica las relaciones entre riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos y las características ambientales de los hábitats (Castro-Luna et al. 2007; de la Peña-Cuellar et al. 2012). Esto queda de manifiesto al observar que independientemente de la familia taxonómica, gremio trófico o hábito de forrajeo de las especies de murciélagos, la mayoría prefirieron los hábitats conservados, en comparación con aquellos con una menor cobertura del dosel (e.g. monocultivos, pastizales y sistemas silvopastoriles). Por lo tanto, la estructura de las comunidades de murciélagos puede constituir una herramienta útil para la evaluación del impacto de los cambios de hábitat en el Neotrópico, pero también sugiere que antes de establecer las prioridades de conservación, los tomadores de decisiones deben tener en cuenta el contexto ambiental, así como los grupos de murciélagos utilizados en estas propuestas. La región Huasteca de Hidalgo es una de las zonas más afectadas por la deforestación, resultado del cambio de uso de suelo en el estado. La región se caracteriza por formar un mosaico de vegetación compuesto por remanentes de vegetación arbolada, cultivos y pastizales (Villavicencio & Pérez 2010). Para que el manejo de los diferentes componentes del paisaje resulte lo más favorable posible para la diversidad de la zona, es importante que se entienda la respuesta de las especies ante la transformación de su hábitat. En este sentido, los capítulos 2 y 3 contribuyen al conocimiento de cómo los remanentes de la vegetación arbolada contribuyen al mantenimiento de la comunidad de murciélagos neotropicales, y qué tanto se está

conservando la diversidad de funciones ecológicas y de historias evolutivas de este grupo en la región.

Ambos aspectos se relacionaron positivamente con el porcentaje de cobertura arbolada: los mayores valores de diversidad funcional (DF) y filogenética (DFi) se registraron en los sitios con la mayor cobertura arbolada (superior al 60%). La DF se correlaciona con la riqueza de especies, en este sentido la desaparición de cuatro especies (dos insectívoras y dos frugívoras) en los sitios con la menor cobertura de la vegetación arbolada representan especies únicas cuyos rasgos funcionales se perderían de manera permanente en las zonas deforestadas. Esta situación es similar al evaluar la diversidad filogenética, ya que la pérdida de hábitat tuvo un fuerte impacto sobre las especies de la familia Mormoopidae, y sólo se registraron en los sitios con la mayor cobertura vegetal; en comparación, las especies de la familia Phyllostomidae se encontraron presentes en todo el gradiente de pérdida de cobertura vegetal.

## **El Uso de Distintas Medidas para la Conservación de la Biodiversidad**

Medir la diversidad de especies es un objetivo frecuente en distintas disciplinas biológicas, como la sistemática, biología de poblaciones, ecología de comunidades, ciencias ambientales o la biología de la conservación. Esta medición es necesaria, por ejemplo, para evaluar cuánto cambia la diversidad entre dos o más comunidades (diferentes tipos de hábitat, distintos momentos de tiempo, o a través de gradientes ambientales naturales o antrópicos). La evaluación de la diversidad de especies ha adquirido mayor relevancia en los últimos años debido a su posible relación con el funcionamiento de los ecosistemas y los procesos históricos evolutivos.

Estos cambios en los ecosistemas, constituyen un reto importante para los biólogos de la conservación ya que deben de plantearse nuevas estrategias para medir la magnitud de estos cambios. Evidentemente, cualquier política sólida de conservación debe partir de un conocimiento apropiado de la biodiversidad. Esto se logra a través de proyectos de medición de la biodiversidad que involucren su correcta evaluación y

monitoreo. Estas acciones proveen de información valiosa a distintas disciplinas biológicas, entre ellas la biología de la conservación.

Hasta ahora los esfuerzos de conservación de la biodiversidad se han centrado casi exclusivamente en la diversidad taxonómica (riqueza y abundancia de las especies). Sin embargo, el uso de un sólo aspecto de la diversidad como forma única para tomar las decisiones de conservación, resulta insuficiente, por lo que se ha sugerido que se debe considerar también aspectos taxonómicos, funcionales, evolutivos, o genéticos, entre otros, dentro de las estrategias de conservación (Purvis & Hector 2000; Mace et al. 2003; Assis de Carvalho et al. 2010; Devictor et al. 2010; Strecker et al. 2011).

En las últimas décadas se han desarrollado herramientas de análisis y métodos que hicieron posible tomar en cuenta las diferencias entre las especies para entender mejor la estructura y la composición de la comunidad (Devictor et al. 2010). La diversidad funcional y filogenética son medidas que permiten cuantificar dos aspectos distintos de la biodiversidad en las comunidades. La primera refleja el papel de las interacciones de las especies y la diversidad de características de las comunidades ligadas con el funcionamiento del ecosistema (Petchey & Gaston 2006), mientras que la segunda medida se centra en los eventos biogeográficos históricos para representar la historia evolutiva de los conjuntos locales y regionales de especies (Webb et al. 2002).

Con esto en la mente, en la presente tesis he conjuntado algunos de estos aspectos para evaluar el efecto de la pérdida del hábitat en la diversidad de los murciélagos neotropicales. Los resultados obtenidos demuestran que la riqueza y abundancia de las especies de murciélagos en la Huasteca, se mantiene a lo largo del gradiente de pérdida de vegetación, sin embargo la diversidad funcional y filogenética disminuyen conforme aumenta la pérdida del hábitat. Este patrón no podría haber sido detectado al analizar sólo la riqueza y abundancia de las especies por separado.

Debido a que las contribuciones de las diferentes especies a las funciones del ecosistema varían, y a que cada especie representa una historia evolutiva distinta, los esfuerzos de conservación deberían incorporar una evaluación de la diversidad funcional y filogenética, complementaria, a la riqueza de las especies. Al cuantificar la diversidad funcional y filogenética de las comunidades naturales como medidas



complementarias, los investigadores tendrán una mejor comprensión de la importancia de las especies dentro de los ecosistemas lo que permitirá decidir sobre la priorización de las zonas de conservación (Petchey & Gaston 2002; Devictor et al. 2010).

Las medidas que incluyen distintos aspectos de la biodiversidad, como los índices de diversidad funcional y filogenética usados en esta tesis, tienen aún una historia muy reciente y en los últimos años se han seguido proponiendo nuevas medidas, y se han contrastado sus resultados para definir sus ventajas y desventajas. Sin embargo, aún hacen falta más trabajos empíricos con distintos grupos biológicos para llegar a una fase de síntesis y en la cual se establezcan sugerencias generales de amplia aplicación. Por otro lado, se empiezan a explorar también otros componentes que se deben tomaren cuenta, como el grado de diferenciación entre las comunidades (diversidad beta), con base en rasgos funcionales e historias filogenéticas.

## Conclusión general

Desde un punto de vista metodológico, la ecología de comunidades ha incorporado durante la última década un conjunto de medidas diseñadas para obtener información a partir de los rasgos funcionales de las especies y de su grado de parentesco (Pausas & Verdú 2010). Por lo tanto, el estudio de la biodiversidad ya no está restringido a analizar cómo están distribuidas las especies en el ambiente, sino que se ha ampliado para conocer cómo están distribuidas sus características funcionales y sus relaciones de parentesco, constituyendo nuevos enfoques para la biología de la conservación. El estudio simultáneo de la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de murciélagos, presentes en un gradiente de pérdida de hábitat, ha permitido determinar las respuestas biológicas a cambios antrópicos ocurridos en ambientes tropicales. En la presente tesis se reporta por primera vez la disminución de la diversidad funcional y filogenética de murciélagos en paisajes deforestados, lo que debería considerarse para el desarrollo de estrategias de conservación integrales sobre los efectos de la pérdida del hábitat en las comunidades ecológicas tropicales.

## Referencias Bibliográficas

- Assis de Carvalho, R., Cianciaruso, M. V., Trindade-Fihlo, J., Sagnori, M. D., & Loyola, R. D. (2010). Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. *Natureza & Conservação*, 8, 171-176.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67.

- Castro-Luna A., Sosa, V. J. & Castillo-Campo, G. (2007). Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9, 219-228.
- de la Peña-Cuéllar, E., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L. D., Martínez-Ramos, M., & Estrada, A. (2012). Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1381-1397.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, 1030-1040.
- Kalko, E. K. V., & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation. *Plant ecology*, 153, 319-333.
- Mace, G. M., Gittleman, J. L. & Purvis, A. (2003). Preserving the tree of life. *Science*, 300, 1707-1709.
- Medellín, R. A., Equihua, M., & Amin, M. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14, 1666-1675.
- Menzel, M. J., Menzel, A. M., Kilgo, C. J., Ford, M. W., Edwards, W. J. & McCracken, F. G. (2005). Effect of habitat and foraging height on bat activity in the Coastan plain of South Carolina. *The Journal of Wildlife Management*, 69, 235-245.
- Noss, R., Custi, B., & Groom, M. J. (2006). Habitat fragmentation. En Groom, M. J. et al. (eds.), *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA. Pp. 213-251.
- Pausas, J. G., & Verdú, M. (2010). The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, 60, 614-625.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758.
- Purvis A. & Hector A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212- 219.

- Strecker, A., Olden, J. D., Whittier, J. B., & Paukert, C. P. (2011). Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, *21*, 3002-3013.
- Villavicencio, N. M. A., & Pérez, E. (2010). Vegetación e inventario de la flora útil de la Huasteca y la zona Otomí-Tepehua de Hidalgo. *Ciencia Universitaria*, *1*, 23-33.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, *33*, 475-55.