



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIA BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

**Detección de umbrales ecológicos del hábitat para las
poblaciones y comunidades de murciélagos filostómidos
en el noreste del estado de Hidalgo**

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN
PRESENTA

EVA SAMANTA ÁVILA GÓMEZ

DIRECTORA: DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA

Mineral de la Reforma, Hgo. 2013



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

Dirección

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado “*Detección de umbrales ecológicos del hábitat para las poblaciones y comunidades de murciélagos filostómidos en el noreste del estado de Hidalgo*” que presenta la alumna de la Maestría en Biodiversidad y Conservación, **Biól. Eva Samanta Ávila Gómez**, 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. Gerardo Sánchez Rojas
SECRETARIO: Dr. Miguel Ángel Briones Salas
VOCAL: Dra. Claudia E. Moreno Ortega
PRIMER SUPLENTE: Dra. Iriana L. Zuria Jordan



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

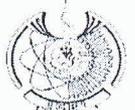
ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
Mineral de la Reforma (Hgo.), a 01 de Agosto de 2013.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
DIRECTOR I.C.B. DIRECCION



EMPRESA
SOCIALMENTE
RESPONSABLE

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,
Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,
Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
Tel. +52 771 7172000 exts. 2230 y 2231, Fax 2109
avilap@uaeh.edu.mx





DEDICATORIA

A mis padres, por enseñarme a valorar los pequeños y grandes logros, por caminar a mi lado en cada uno de mis pasos, por sus consejos siempre perfectos, por su manera de ver el mundo, por su apoyo en cada segundo de mi vida, y por ser mi mayor ejemplo a seguir, los amo.

A mis hermanos, por hacer feliz cada uno de mis días con su forma de ver la vida, por su apoyo incondicional, por sus consejos y enseñanzas, por cuidarme siempre, y porque juntos hemos aprendido a crecer, por eso y más los amo.

A Valentina, nuestra princesita, simplemente por existir.

A ustedes, mi familia.



AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Claudia E. Moreno Ortega, por todo el apoyo y confianza que me brindaste, por los consejos, ideas y sugerencias en todo momento, por el tiempo y dedicación a este trabajo, pero sobre todo, por servir de guía incondicional a lo largo de este proceso, y por tu amistad, mil gracias.

A la Dra. Iriana L. Zuria Jordan y al Dr. Gerardo Sánchez Rojas por las valiosas observaciones, comentarios y sugerencias durante todo el proceso de revisión de este trabajo, por su tiempo y dedicación, gracias.

Al Dr. Miguel Ángel Briones Salas, por aceptar ser parte del desarrollo de esta investigación, por las sugerencias y recomendaciones para mejorarla, y por el tiempo dedicado, gracias.

A las autoridades y dueños de los predios de los municipios de Yahualica, Atlapexco, Huejutla y San Felipe Orizatlan de la región Huasteca del estado de Hidalgo por su apoyo para la realización de este trabajo.

A la familia Barragán Torres, por todas las facilidades que nos ofrecieron en cada una de nuestras visitas, y sobre todo por el apoyo y amistad que nos brindaron en su hogar.

A Rodri y a Dani por el equipo que formamos para la realización de nuestros trabajos, y por todas esas horas que pasamos en campo. Rodri, muchas gracias por la paciencia en campo, por todos los consejos, las explicaciones y las enseñanzas sobre los murcis, y por tu disposición siempre ante mis dudas.

A Xavier, Carlos, Leo, Claudia, Ilse y Jaimito por su valiosa ayuda en campo.



A mis compañeros y amigos de laboratorio: Ilse, Judith, Jaimito, Omar, Felipe, Milena, Pao, Rodri, Dani y Zayra, por su amistad y por convertirse en una parte muy importante para mi dentro y fuera del laboratorio.

A mis amigas: Anahí, Yessenia y Judith. Regina, Alejandra y Carolina. Porque ya saben que son mis amigas del “alma”, por existir, por su apoyo, por todas las aventuras, alegrías y tristezas que día con día paso a su lado, porque a pesar de los años nuestra amistad va más allá de la distancia y del tiempo, por eso y muchas cosas más, mil gracias.

A los nuevos amigos que encontré y que se han convertido en personas muy especiales para mi: Ilse, Jaimito, Omar, Zayra, Karina, Rodrigo A. y Jaime, por todos los momentos que hemos compartido y por su valiosa amistad.

Por último, agradezco por el apoyo brindado para la realización de este trabajo a CONACYT a través del programa de becas nacionales (becaria 412900) y al FOMIX CONACYT proyecto 191908 “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (tercera etapa)”.

ÍNDICE

1. RESUMEN	5
2. INTRODUCCIÓN	6
3. ANTECEDENTES	8
3.1 Familia Phyllostomidae.....	8
3.2 Murciélagos filostómidos y pérdida de selvas tropicales	9
3.3 Pérdida del hábitat y detección de umbrales.....	14
4. OBJETIVOS	19
4.1 Objetivo general	19
4.2 Objetivos particulares.....	19
5. MATERIAL Y MÉTODOS	20
5.1 Área de estudio.....	20
5.2 Diseño de muestreo y descripción de las unidades de paisaje	22
5.2.1 Selección de las unidades de muestreo.....	22
5.2.2 Muestreo de murciélagos	22
5.2.3 Caracterización de la cobertura vegetal a escala local	22
5.2.4 Caracterización a escala de paisaje.....	23
5.3 Análisis de datos	23
6. RESULTADOS	25
6.1 Caracterización de la cobertura vegetal a escala local.....	25
6.2 Caracterización a escala de paisaje	26
6.3 Muestreo de murciélagos.....	28
6.4 Gradiente ambiental y abundancia de filostómidos.....	29
6.5 Detección de umbrales ecológicos del hábitat a escala local.....	30
6.5.1 A nivel de poblaciones	30
6.5.2 A nivel de comunidades	33
6.6 Detección de umbrales ecológicos del hábitat a escala de paisaje.....	34
6.6.1 A nivel de poblaciones.....	34
6.6.2 A nivel de comunidades.....	41
6.7 Comparación general entre especies y escalas	44
7. DISCUSIÓN	46
8. CONCLUSIONES	54

9. BIBLIOGRAFÍA	56
10. APÉNDICES	64
A. Threshold Indicator Taxa ANalysis (TITAN).....	64
B. Valores de área y proporción por tipo de cobertura de las unidades de paisaje a escala de paisaje en los buffers de 1, 3 y 5 km de radio.....	75

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio de Gorresen y Willig (2004) que muestra los 14 sitios de muestreo, cada uno con los círculos concéntricos a escala (1, 3 y 5 km de radio) utilizados para medir la estructura del paisaje.....	12
Figura 2. Área de estudio de Klingbeil y Willig (2009; 2010) que muestra el diseño de los círculos concéntricos para definir las escalas de trabajo (1, 3, y 5 km de radio) a partir del centro en cada uno de los 14 sitios	14
Figura 3. Ubicación geográfica de las seis unidades de muestreo en buffers de 1, 3 y 5 km de radio usados para la caracterización a escala de paisaje en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México	21
Figura 4. Promedio de la cobertura arbórea (%) para todas las redes en cada unidad de paisaje del gradiente ambiental.....	25
Figura 5. Unidades de muestreo y caracterización por tipo de cobertura a escala de paisaje en cada uno de los niveles (1, 3 y 5 km de radio).	27
Figura 6. Porcentajes de los dos tipos de cobertura más contrastantes de las categorías de uso de suelo para las seis unidades de muestreo a escala de paisaje en los 3 niveles (1, 3 y 5 km de radio)	28
Figura 7. Análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala local....	31
Figura 8. Análisis TITAN para las comunidades de filostómidos a escala local.....	34
Figura 9. Análisis TITAN a escala de paisaje (buffer de 1km de radio) para las poblaciones de murciélagos filostómidos	34
Figura 10. Análisis TITAN a escala de paisaje (buffer de 3km de radio) para las poblaciones de murciélagos filostómidos.....	37
Figura 11. Análisis TITAN a escala de paisaje (buffer de 5km de radio) para las poblaciones de murciélagos filostómidos.....	39
Figura 12. Análisis TITAN para las comunidades de filostómidos a escala de paisaje (buffer de 1 km de radio)	42
Figura 13. Análisis TITAN para las comunidades de filostómidos a escala de paisaje (buffer de 3 km de radio)	43
Figura 14. Análisis TITAN para las comunidades de filostómidos a escala de paisaje (buffer de 5 km de radio)	44

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Clasificación general de los murciélagos de acuerdo con su respuesta a la fragmentación del paisaje (Galindo-González, 2004)	10
Tabla 2. Listado de especies de murciélagos filostómidos colectados en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México.	29
Tabla 3. Número de especies y de murciélagos filostómidos capturados por unidad de paisaje en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México.	29
Tabla 4. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala local	32
Tabla 5. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala local	33
Tabla 6. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 1km de radio).....	36
Tabla 7. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 3km de radio).....	38
Tabla 8. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 5km de radio).....	40
Tabla 9. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 1km de radio).....	41
Tabla 10. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 3km de radio).....	42
Tabla 11. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de filostómidos a escala de paisaje (buffer de 5km de radio)	43
Tabla 12. Comparación entre el tipo de respuesta (+/-) a la presencia de vegetación y valores de Z de las especies de murciélagos filostómidos a escala local y de paisaje (1, 3 y 5 km)	45

1. RESUMEN

La pérdida y degradación de selvas se ha convertido en una de las amenazas más importantes para la diversidad biológica en las zonas tropicales. Estos procesos han modificado la cobertura vegetal creando paisajes degradados que pueden resultar inadecuados para los organismos, pues se ha sugerido que existen umbrales a partir de los cuales la diversidad, distribución, abundancia y adecuación pueden verse afectadas. En este trabajo se detectaron los umbrales ecológicos del hábitat para las poblaciones y comunidades de murciélagos filostómidos, a lo largo de un gradiente ambiental de pérdida de selvas, en paisajes del noreste del estado de Hidalgo, evaluando distintas escalas espaciales. De julio a octubre de 2011 y de febrero a abril de 2012 se muestrearon 6 unidades de paisaje con distinto porcentaje de cobertura vegetal, con un esfuerzo total de 6 noches, 36 horas y 240 m² red para cada unidad de paisaje. Los murciélagos capturados fueron identificados a nivel de especie. La escala local se caracterizó en función de la cobertura arbórea y la escala de paisaje en función del área total con vegetación remanente, en buffers de 1, 3 y 5 km de radio. Para analizar los datos se utilizó el método TITAN, que se basa en la detección de especies indicadoras. En total se capturaron 902 individuos pertenecientes a 4 subfamilias, 8 géneros y 11 especies de filostómidos. En general, se encontraron tres tipos de patrones para las poblaciones de murciélagos. El primero corresponde a las especies *Leptonycteris yerbabuena*, *Chiroderma salvini*, *Sturnira ludovici* y *Artibeus lituratus*, que localmente prefieren hábitats con vegetación arbórea para moverse, aunque el paisaje se encuentre deforestado. El segundo patrón corresponde a las especies *Sturnira lilium* y *Artibeus jamaicensis*, que requieren de cobertura vegetal en todas las escalas para desplazarse. Y en el tercer patrón se ubican las especies *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus* que localmente pueden moverse en hábitats con poca vegetación, pero que requieren de paisajes conservados. A nivel de comunidades, para el conjunto de especies que prefieren hábitats arbolados, sería deseable que se conservara, por lo menos, 68% de cobertura arbórea localmente; o al menos de 66 a 72% de cobertura vegetal remanente a nivel de paisaje. En conclusión, las poblaciones de murciélagos filostómidos mostraron una distinta sensibilidad a la pérdida de vegetación a través del gradiente ambiental. Sin embargo, a nivel de comunidades, los resultados sugieren que los murciélagos filostómidos como grupo no fueron particularmente sensibles a la pérdida de cobertura vegetal en el área de estudio.

2. INTRODUCCIÓN

La pérdida y degradación de hábitats nativos por efecto de la deforestación, la extracción de productos y el cambio de uso del suelo derivados de las actividades humanas, han sido reconocidas como unas de las principales causas de la reducción de la biodiversidad en el planeta (Primack, 2006; Thompson *et al.*, 2009). Estos procesos han modificado la cobertura vegetal, creando paisajes degradados y mucho más heterogéneos, caracterizados por la presencia de varios componentes, por lo general, remanentes de la vegetación original de diversas formas y tamaños, inmersos en una matriz de hábitats transformados: pastizales, áreas de cultivos, vegetación secundaria, caminos y desarrollos urbanos entre otros (Bierregaard *et al.*, 1992; Noss y Csuti, 1994).

Este mosaico heterogéneo en muchas ocasiones puede resultar inadecuado para el desarrollo normal de los organismos pues se ha sugerido que existen umbrales críticos a partir de los cuales puede modificarse la probabilidad de persistencia de las poblaciones (With, 2004), ya que a medida que el hábitat se pierde, existe un tamaño mínimo de parche o fragmento para que los individuos de las poblaciones lo ocupen (Ovaskainen y Hanski, 2004). Un umbral ecológico se define como el punto en el que existe un cambio abrupto en la calidad, en una característica o en un fenómeno del ecosistema o donde pequeños cambios en una variable ambiental producen grandes respuestas en el ecosistema (Luck, 2005; Groffman *et al.*, 2006). En particular, en procesos ecológicos a nivel de paisaje, un umbral sucede cuando la respuesta de una especie o un grupo de especies cambia abruptamente ante cierto nivel de pérdida del hábitat (Toms y Lesperance, 2003; Mandujano y Estrada, 2005).

Existe evidencia que muestra que los murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) son sensibles a los cambios ambientales producidos por el hombre o por fenómenos naturales en los trópicos (Kalko, 1997; Medellín *et al.*, 2000; Galindo-González, 2004). Por una lado, son tróficamente diversos y explotan diferentes dimensiones del nicho alimentario en los bosques tropicales, y por otro, debido a sus adaptaciones al ambiente, algunas de las especies presentan gran especificidad al

hábitat (Pérez-Torres y Ahumada, 2004; Bernard y Fenton, 2007; Castro-Luna *et al.*, 2007).

A pesar de su importancia ecológica y del incremento de estudios en este grupo, aún hay muchos aspectos de su biología y diversidad regional que son desconocidos y que dificultan la elaboración de planes para su conservación. Por lo tanto, detectar cambios en la abundancia de las distintas poblaciones de murciélagos filostómidos a lo largo de un gradiente de pérdida de selva tropical remanente, y la sincronía entre esos puntos de cambio a nivel de comunidades, ayudarán a entender con mejor precisión la manera en que estos organismos habitan en paisajes tropicales modificados.

3. ANTECEDENTES

3.1 Familia Phyllostomidae

Los murciélagos constituyen uno de los grupos de mamíferos más grandes y de mayor distribución en el mundo. De las más de 5,400 especies de mamíferos que existen (Wilson y Reeder, 2005), 1,116 especies son murciélagos, agrupados en 18 familias y 202 géneros (Simmons, 2005), lo que representa casi el 25% de todos los mamíferos existentes (Laval y Rodríguez, 2002).

México es particularmente rico en especies de quirópteros, con un total de 138 especies y 63 géneros que representan ocho familias, de las cuales la mejor representada es la familia Phyllostomidae, con 55 especies y cinco subfamilias: Phyllostominae, Glossophaginae, Desmodontinae, Carollinae y Stenodermatinae (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005; Medellín *et al.*, 2008). En el estado de Hidalgo uno de los órdenes de mamíferos mejor representados es el Chiroptera, con 65 especies, 33 géneros y siete familias, entre las cuales la familia Phyllostomidae posee un total de 23 especies (Mejenes-López *et al.*, 2010).

Los individuos de la familia Phyllostomidae se caracterizan por presentar una hoja nasal bien desarrollada en forma de herradura y una lanceta claramente distinguibles en la mayoría de las subfamilias, o bien algunos individuos pueden presentar una hoja nasal rudimentaria (subfamilia Desmodontinae) (Medellín *et al.*, 2008). Dicha estructura es usada para modular y direccionar el sonido que generan en la laringe y que emplean para la ecolocación. Muchas especies también tienen carnosidades, verrugas y otras protuberancias en la cabeza cerca de la hoja nasal o en la barbilla. En esta familia, y a diferencia de la mayoría de los quirópteros, las señales acústicas se emiten por las narinas y no por la boca (Wetterer *et al.*, 2000).

Es una familia muy diversa en cuanto a su morfología y a su comportamiento. Con respecto a su tamaño, los organismos pueden medir de 4 a 13.5 cm de longitud y pueden pesar desde 7 a 200 gramos. Su coloración varía también, pasando por colores pardos, grises, negros o anaranjados, a veces con marcas y complejos patrones de coloración (Wetterer *et al.*, 2000). Los filostómidos comprenden casi toda la diversidad trófica de los murciélagos, incluyen consumidores de artrópodos y

pequeños vertebrados en el follaje o en la tierra, frugívoros, hematófagos, un especialista en ranas, piscívoros, consumidores de néctar y polen, e insectívoros aéreos (Hill y Smith, 1984; Kunz y Fenton, 2003). La mayoría descansan en pequeños grupos en cuevas, madrigueras de otros mamíferos, árboles huecos, troncos o grandes hojas, minas, edificaciones, etc. Algunas especies concentran colonias de varios centenares de ejemplares. No hibernan, pero sí se conocen casos de estivación en los individuos de esta familia (Kunz y Fenton, 2003).

Se ha demostrado que debido a sus hábitos y a sus capacidades sensoriales, los murciélagos de la familia Phyllostomidae son fácilmente capturables con redes de niebla, las cuales son el método más común de captura, barato y fácil de utilizar (Kunz y Kurta, 1988; Kalko, 1997; Giannini y Kalko, 2004; Pech-Canche *et al.*, 2010).

3.2 Murciélagos filostómidos y la pérdida de selvas tropicales

Las selvas tropicales son conocidas por ser uno de los ecosistemas más diversos, altamente dinámicos y con una gran complejidad ecológica en cuanto a su composición, estructura y funcionamiento. Sin embargo, muchos de estos paisajes han sido altamente deforestados y convertidos en campos de agricultura y ganadería principalmente (Maser, 1996).

Se ha visto que los murciélagos son un buen modelo para estudiar las consecuencias de la degradación del hábitat, ya que para estos organismos la conversión de selvas hacia zonas agrícolas y ganaderas tiene efectos sobre la riqueza y diversidad ecológica de sus comunidades (Galindo-González, 2004; Klingbeil y Willig, 2010). A nivel poblacional, la tolerancia que exhiben algunas especies ante las modificaciones del paisaje está relacionada con su capacidad de volar y la habilidad con que pueden cruzar áreas abiertas. Estas características les permiten alcanzar otros fragmentos de selva o tipos de vegetación que para otros grupos representan un serio obstáculo (Kalko *et al.*, 1999; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000).

Para el Neotrópico, la familia Phyllostomidae es uno de los grupos mayormente utilizados por su gran potencial como indicadores de los niveles de perturbación de hábitat y una amplia visión del estado de salud de un ecosistema, debido a que explotan diferentes recursos tróficos, a su alta diversidad y abundancia de sus

especies y a su adaptación al ambiente, lo que les ha permitido a su vez ocupar diferentes tipos de hábitat (Fenton *et al.*, 1992; Kalko, 1997; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000; Galindo-González, 2004).

Para Galindo-González (2004), las especies de murciélagos responden de diferente manera ante dichas transformaciones ambientales, por lo que propone que a nivel de poblaciones es posible clasificar a las especies en tres tipos: dependientes del hábitat, vulnerables y adaptables (Tabla 1). Sin embargo, la agrupación de las especies por su respuesta al hábitat puede también estar influida por las condiciones históricas y ecológicas regionales, por lo que una especie podría ser catalogada de una forma en un sitio, y de otra manera en otro sitio.

Tabla 1. Clasificación de los murciélagos en general de acuerdo con su respuesta a la fragmentación del paisaje (Galindo-González, 2004).

Tipo de respuesta	Descripción	Ejemplos
I. Dependientes del hábitat	Murciélagos muy sensibles a las perturbaciones, habitan en el interior de la selva o en grandes fragmentos de vegetación. No toleran los espacios abiertos, no vuelan fuera de la cobertura vegetal ni en los corredores ribereños que atraviesan los pastizales. Mantienen una alimentación más especializada.	<i>Vampyrum spectrum</i> <i>Vampyresa thylene</i>
II. Vulnerables	Especies que toleran cierto grado de perturbación, habitan igual en la selva y en los remanentes. Utilizan los recursos de los corredores ribereños pero sin salir de su protección a campo abierto.	<i>Sturnira ludovici</i> <i>Lampronnycteris brachyotis</i>
III. Adaptables	Especies generalistas, aprovechan los recursos disponibles en todo el paisaje. Son los más tolerantes a las perturbaciones, incluso promueven el flujo genético entre las poblaciones debido a su capacidad de movimiento en espacios abiertos como pastizales con árboles y arbustos aislados.	<i>Glossophaga soricina</i> <i>Desmodus rotundus</i>

A nivel de comunidades distintos estudios han examinado la relación entre los murciélagos y la pérdida del hábitat; sin embargo, la evidencia es ambigua aún con respecto a las consecuencias. Fenton *et al.* (1992) encontraron que la diversidad de filostómidos era más alta en hábitats sin disturbio que en los hábitats deforestados. Medellín *et al.* (2000) encontraron que la riqueza de murciélagos filostómidos, la diversidad y número de especies están correlacionados con el grado de perturbación de la vegetación. Por el contrario, Estrada *et al.* (1993) encontraron que los paisajes que comprenden fragmentos de vegetación original mantienen una fauna de murciélagos regional cercana a su composición histórica. Cosson *et al.* (1999) concluyeron que la composición de especies difiere entre hábitats fragmentados y no fragmentados, con índices de captura, riqueza de especies y diversidad, correlacionados positivamente con el tamaño del fragmento.

Gorresen y Willig (2004) evaluaron el grado en que las características del paisaje de un hábitat forestal fragmentado están asociadas con la abundancia y diversidad de murciélagos filostómidos, en 14 sitios en una región de 3000 km² al este de Paraguay. Los sitios fueron ubicados con una separación de 10 km, aproximadamente, con la finalidad de establecer una área de estudio lo suficientemente pequeña para que los factores biogeográficos no dificultaran el análisis, y a la vez una área lo suficientemente grande para obtener unidades de muestreo estadísticamente independientes. Para clasificar el tipo de cobertura de la tierra y cuantificar las características del paisaje, Gorresen y Willig (2004) establecieron cinco categorías a partir de una imagen satelital del área de estudio: selva, vegetación secundaria de regeneración temprana, pastizales con poca o ninguna regeneración de selvas, suelo desnudo y agua. Como es poco lo que se sabe sobre el tamaño de área de actividad de las especies de murciélagos en el Neotrópico, Gorresen y Willig (2004) delimitaron tres círculos concéntricos de 1, 3 y 5 km de radio a partir del centro de cada sitio, los cuales fueron utilizados para delimitar los sitios de muestreo (Fig. 1). La más pequeña de las escalas focales (1 km) se seleccionó para abarcar el ámbito hogareño de especies pequeñas que habitan en la región, como *Glossophaga soricina* (eg. Lemke, 1984), mientras que la escala de mayor extensión (5

km) describe el posible ámbito hogareño de especies grandes (eg. *Artibeus sp.*) que pueden recorrer hasta 10 km en una misma noche (Morrison, 1978).

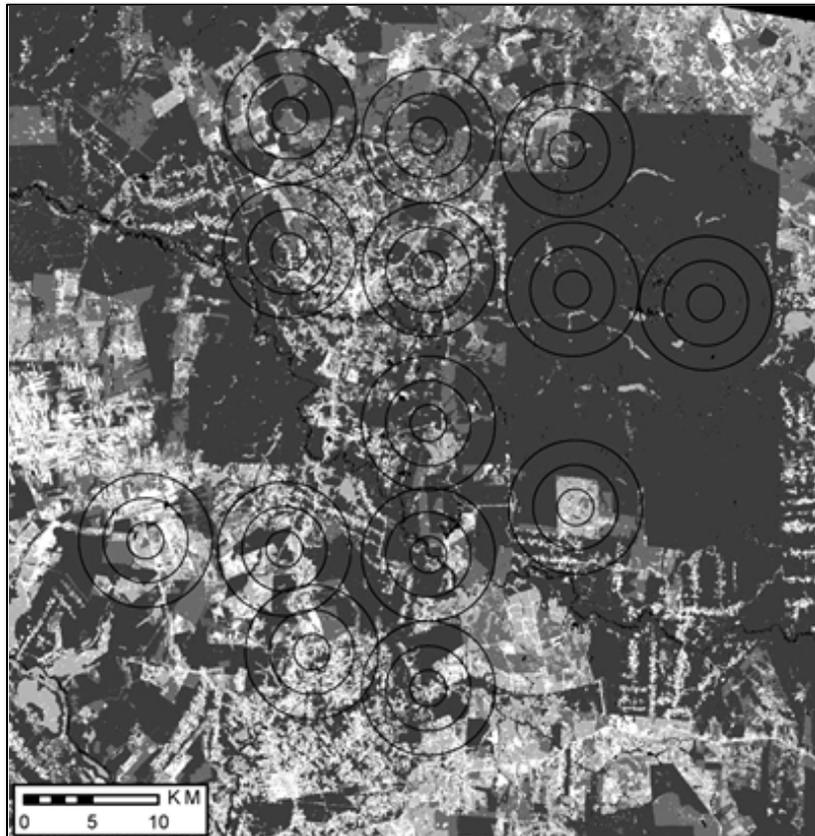


Figura 1. Área de estudio de Gorresen y Willig (2004) que muestra los 14 sitios de muestreo, cada uno con los círculos concéntricos a escala (1, 3 y 5 km de radio) utilizados para medir la estructura del paisaje.

Gorresen y Willig (2004) mostraron que la cubierta forestal, el tamaño de los parches y la densidad de los parches frecuentemente están asociados con la abundancia de las especies. En general, la mayor diversidad de murciélagos se presentó en los paisajes que comprenden hábitats moderadamente fragmentados.

Recientemente Klingbeil y Willig (2009; 2010) analizaron la probable respuesta de los murciélagos a la pérdida de hábitat a escala de paisaje en la selva tropical del Amazonas, al suroeste de Iquitos, Perú, en donde se establecieron 14 sitios de muestreo a lo largo de una carretera en construcción. Cada uno de los centros de los sitios estuvo separado al menos 3 km a ambos lados de la carretera y con una

distancia mínima de 4km de separación entre cada uno de éstos, con la finalidad de minimizar la influencia de la autocorrelación espacial, así como para incluir una amplia representación de la configuración de los hábitats.

Para medir las características del paisaje los autores crearon coberturas digitales de la vegetación clasificándola en selva de dosel cerrado y otros tipos de hábitat.

Klingbeil y Willig (2009; 2010) evaluaron la estructura del paisaje en tres escalas espaciales definidas por tres círculos concéntricos (1, 3 y 5 km radio), siguiendo a Gorresen y Willig (2004) (Fig. 2). Los autores argumentan que las especies de murciélagos difieren en las escalas en las que interactúan con el medio ambiente debido a su movilidad, requerimientos de hábitat e historias de vida particulares. La escala más pequeña (1 km) fue elegida para abarcar las áreas de distribución de pequeños filostómidos, así como áreas de distribución de insectívoros que forrajean a distancias cortas de sus perchas.

Klingbeil y Willig (2009) mostraron que las respuestas de las comunidades de murciélagos a las características del paisaje fueron dependientes de la escala. La abundancia y riqueza fueron significativamente más altas en la selva fragmentada que en la selva continua. Por otra parte, a nivel de poblaciones la abundancia de una de cada nueve especies de frugívoros disminuyó con el aumento de la cobertura forestal. La abundancia de frugívoros probablemente respondió a la composición del paisaje (por ejemplo, porcentaje de la selva, la densidad media del parche) debido a un aumento en los frutos y flores de sucesión temprana en las zonas con cubierta de dosel reducida. En contraste, la abundancia de animalívoros (*sensu* Mena, 2010) respondió a la configuración del paisaje (por ejemplo, densidad del borde), probablemente por la baja explotación de bordes contrastantes (es decir, parches de selva con dosel cerrado dispersos en selva secundaria) mientras se alimentan y viajan entre parches de mayor calidad de recursos (Klingbeil y Willig, 2009).

Además, Klingbeil y Willig (2010) sugieren que tanto la composición como la configuración de los parches en paisajes fragmentados influyen en la accesibilidad, así como en la abundancia y diversidad de recursos disponibles para los quirópteros. Las respuestas a las características del paisaje fueron dependientes de la escala,

específicas para determinadas especies y estacionales. La abundancia de frugívoros está asociada a la composición del paisaje en la época seca y a la configuración del paisaje en la época húmeda (Klingbeil y Willig, 2010).

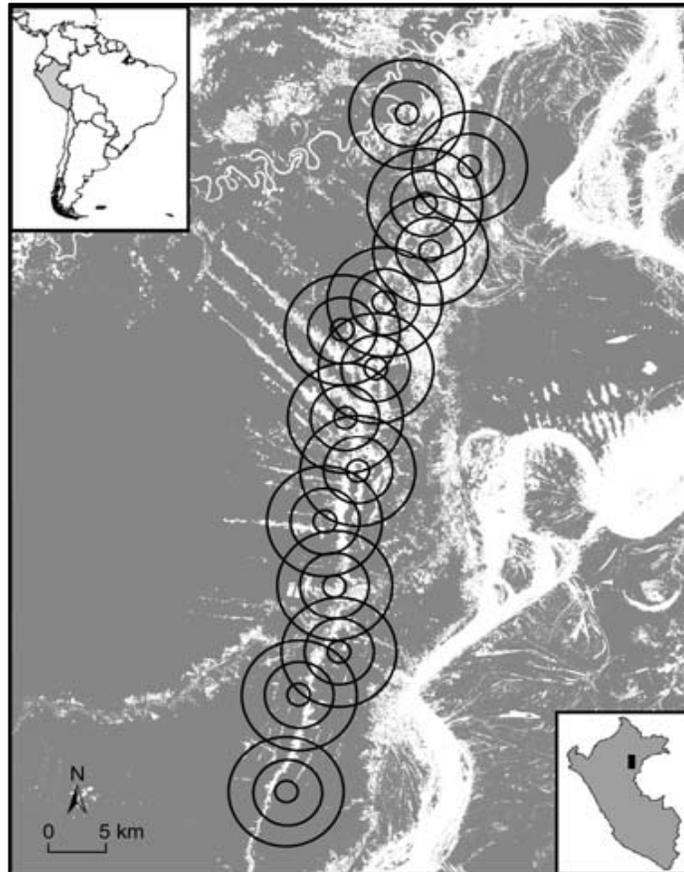


Figura 2. Área de estudio de Klingbeil y Willig (2009; 2010) que muestra el diseño de los círculos concéntricos para definir las escalas de trabajo (1, 3, y 5 km de radio) a partir del centro en cada uno de los 14 sitios.

3.3 Pérdida del hábitat y detección de umbrales

Las especies suelen presentar patrones de distribución discontinuos, producidos por la variación espacial de las condiciones ambientales que determinan la calidad de sus hábitats (Santos y Tellería, 2006). En los procesos ecológicos, las respuestas de una especie o grupo de especies a los efectos de la degradación del hábitat no son lineales, sino que se multiplican al llegar a un cierto porcentaje de hábitat destruido. Se ha visto que existe un umbral por debajo del cual la

biodiversidad en los ecosistemas pierde la auto-organización que le permite proporcionar servicios ecológicos adecuados (Perrings y Opschoor, 1994). Este es el umbral crítico, a partir del cual aumenta el riesgo de extinción local de las poblaciones y de las especies (Andrén, 1994; Hansson *et al.*, 1995; Ovaskainen y Hanski, 2004; With, 2004).

El término de umbral ecológico se originó a partir del desarrollo del concepto de inestabilidad en ecología, según el cual existen múltiples estados en las comunidades, en donde los umbrales describen los límites entre estados estables y alternativos que potencialmente pueden ocurrir en sitios individuales (Holling, 1973; May, 1977). En principio, se enfatizó la importancia de determinar la posibilidad de que los ecosistemas pueden pasar de un dominio estable a otro y de que persisten en una configuración modificada (Holling, 1973). Sin embargo, el concepto de umbral en la transformación del hábitat no se presentó hasta casi 20 años más tarde, cuando surgió el paradigma de no-equilibrio y el marco de transición en ecosistemas (Ellis y Swift, 1988; Westoby *et al.*, 1989). Inicialmente, al umbral se le definió como “un límite en el tiempo y el espacio, entre dos estados, que no es reversible en un escala de tiempo, sin ningún tipo de intervención” (Friedel, 1991). Actualmente, Groffman *et al.* (2006) definen a los umbrales ecológicos como **“los puntos en los que hay un cambio abrupto en la calidad, en una característica o en un fenómeno del ecosistema, o donde pequeños cambios en una variable ambiental producen grandes respuestas en el ecosistema”**. La característica común de la mayoría de las definiciones es la no-linealidad de las respuestas de los sistemas ecológicos o biológicos a las presiones causadas por actividades humanas o por procesos naturales. De tal forma que, en general, un umbral ecológico puede ser descrito como el punto en el cual un cambio relativamente pequeño en condiciones externas causa un cambio rápido en un ecosistema (Huggett, 2005; Groffman *et al.*, 2006; Suding y Hobbs, 2009).

En el ámbito temporal, se dice que cuando un umbral ecológico ha ocurrido, el ecosistema puede no ser capaz de regresar a su estado original, por lo que su traspaso conduce a menudo a un cambio rápido de la integridad ecológica. Se ha demostrado que en muchos casos el daño puede resultar catastrófico o bien las condiciones son difíciles o casi imposibles de remediar. Aun cuando el cambio no sea irreversible, el

camino de vuelta del estado alterado al estado original puede ser drásticamente diferente del desarrollo que conduce al estado alterado (Huggett, 2005; Luck, 2005; Groffman *et al.*, 2006; Suding y Hobbs, 2009; Clements *et al.*, 2010).

En el ámbito espacial, diversos trabajos (Bolger *et al.*, 1991; Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Hansson *et al.*, 1995; With y King, 1999; Fahrig, 2003; Santos y Tellería, 2006) sugieren que algunas de las causas finales responsables de la disminución abrupta de la abundancia ante los umbrales de pérdida de hábitat podrían resumirse de la siguiente manera:

- Pérdida y/o degradación regional de la cantidad de hábitat
- Disminución del tamaño y aumento del número de fragmentos de hábitat resultantes (efecto especie/área)
- Aumento de la distancia entre fragmentos
- Aumento de la relación perímetro/superficie

Sin embargo, se considera que el umbral puede variar entre los tipos de paisajes y las especies, y depende del número y disposición espacial de parches en ambientes fragmentados, de la capacidad de movimiento de la especie y de la escala espacial en la que los organismos utilizan el paisaje (Lindenmayer *et al.*, 2005).

El estudio de los umbrales es particularmente relevante en el contexto de gradientes de cambio antropogénico debido a que dichos gradientes pueden representar condiciones físicas o químicas novedosas que caen fuera de aquellas experimentadas por las especies. Por consiguiente, la distribución de las especies bajo condiciones no alteradas puede simultánea y abruptamente cambiar en un nivel crítico de un gradiente ambiental nuevo (Baker y King, 2010).

Recientemente, el análisis y detección de umbrales se ha utilizado tanto a nivel de especies como a nivel de diversidad de especies. Además, a escala del paisaje se ha aplicado para conocer los efectos de la cantidad del hábitat remanente y de las características de los parches (tamaño, aislamiento y vegetación) en mamíferos, aves, reptiles, invertebrados, plantas y hongos (Parker y Mac Nally, 2002; Homan *et al.*, 2004; Radford y Bennett, 2004; Drinnan, 2005; Lindenmayer *et al.*, 2005; Radford *et al.*, 2005; Schultz y Crone, 2005). En cuanto a los trabajos con mamíferos, se ha registrado una alta tolerancia a la reducción del hábitat con la capacidad de persistir

por muchos años en fragmentos pequeños, lo cual se logra al aumentar los recursos alimenticios y al tener una amplia plasticidad conductual (Crockett, 1998; Gilbert, 2003). Por otro lado, en varios estudios se ha encontrado que existe una reducción significativa en la presencia y/o el tamaño de las poblaciones conforme disminuye el tamaño del fragmento y aumenta su aislamiento (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2005; Mandujano *et al.*, 2005). Esto sugiere que existe un umbral en donde la ocupación del hábitat cambia abruptamente.

También se ha demostrado un creciente interés en la aplicación de los umbrales ecológicos para la gestión de los recursos naturales (Huggett, 2005; Groffman *et al.*, 2006; Suding y Hobbs, 2009), para el manejo de los ecosistemas acuáticos (DeLuca *et al.*, 2008, Hilderbrand *et al.*, 2010), para las invasiones biológicas (King *et al.*, 2007), para la restauración del ecosistema (Walsh *et al.*, 2005; Martin y Kirkman, 2009; Clements *et al.*, 2010), para el desarrollo de criterios numéricos para la calidad del agua (King y Richardson, 2003; Soranno *et al.*, 2008), para la predicción de posibles efectos del cambio climático (Smol *et al.*, 2005) y para plantear alternativas de manejo con fines de conservación (Huggett, 2005). Las aplicaciones potenciales de los umbrales de las comunidades incluyen el apoyar el desarrollo de criterios ambientales numéricos para prevenir la pérdida de la biodiversidad y la función de los ecosistemas o para identificar la dinámica de las comunidades en ausencia de perturbación (Andrén, 1994; With y King, 1999; Huggett, 2005; Baker y King, 2010).

A pesar de esto, la aplicación del concepto en la biología de la conservación sigue siendo inusual, pues la estimación de un umbral depende de la selección de la variable de respuesta y la adecuación del modelo estadístico apropiado, los cuales pueden contribuir a interpretaciones diferentes en cuanto a la ubicación y a la existencia o no del umbral (Dodds *et al.*, 2010). Y aunque algunos métodos estadísticos han surgido para la identificación de los umbrales (Toms y Lesperance, 2003; Qian *et al.*, 2003, 2004; Paul y McDonald, 2005; Brenden *et al.*, 2008; Andersen *et al.*, 2009; Sonderegger *et al.*, 2009; Baker y King, 2010), la selección de la técnica apropiada para una aplicación específica puede no ser evidente. Por lo tanto, los supuestos básicos que podrían influir en la interpretación de los resultados deben ser

evaluados antes de determinar el mejor enfoque para la identificación de patrones de respuesta en los conjuntos de datos de una comunidad (King y Baker, 2010).

Dado que la búsqueda de umbrales de respuesta para la biota en relación con la cobertura vegetal nativa se ha convertido en un tema de creciente interés, se requiere de un mayor número de estudios donde se documente la existencia, o no, de umbrales ecológicos para distintas especies, o para la misma especie habitando en distintos paisajes (Lindenmayer y Luck, 2005; Lindenmayer *et al.*, 2005).

Baker y King (2010) proponen un método novedoso de análisis: Threshold Indicator Taxa ANalysis (TITAN), *que mediante el uso de especies indicadoras integra la ocurrencia, abundancia y direccionalidad de las respuestas de las poblaciones*. Este método provee una alternativa sensible y precisa a los métodos ya existentes para evaluar los umbrales de las comunidades. Su aplicación posee un extenso potencial para informar acerca de la conservación de especies raras o amenazadas, para desarrollar modelos específicos para las especies, identificar condiciones de referencia y para apoyar el desarrollo de criterios de regulación numéricos (Apéndice A).

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general:

Detectar los umbrales ecológicos del hábitat para las poblaciones y comunidades de murciélagos filostómidos a lo largo de un gradiente ambiental de pérdida de selvas en paisajes del noreste del estado de Hidalgo, evaluando distintas escalas espaciales.

4.2 Objetivos particulares:

- Cuantificar la cobertura vegetal de seis unidades de paisaje en un gradiente ambiental de pérdida de selvas a dos escalas: local (cobertura arbórea) y de paisaje a tres niveles (en buffers de 1, 3 y 5 km de radio).
- Evaluar la abundancia total de las diferentes especies de murciélagos filostómidos en las unidades de paisaje.
- Identificar los puntos de cambio abrupto de las poblaciones de murciélagos filostómidos, así como la sincronía relativa (grupos poblacionales de respuesta positiva o negativa) a nivel de la comunidad a través del gradiente ambiental a escala local (cobertura arbórea).
- Identificar los puntos de cambio abrupto de las poblaciones de murciélagos filostómidos, así como la sincronía relativa (grupos poblacionales de respuesta positiva o negativa) a nivel de la comunidad a través del gradiente ambiental a escala de paisaje (área total con vegetación remanente en buffers de 1, 3 y 5 km de radio).

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

La región de la Huasteca se localiza al noreste del estado de Hidalgo, colinda con la región de la Sierra Alta y la Sierra Gorda e incluye ocho municipios: Atlapexco, Huautla, Huazalingo, Huejutla, Jaltocan, San Felipe Orizatlán, Xochiatipán y Yahualica (Villavicencio-Nieto y Pérez-Escandón, 2005). La región se ubica dentro de la provincia de la Llanura Costera del Golfo Norte y representa una extensión de 56.07 km², lo que representa el 0.27% de la superficie total de la entidad (INEGI, 1992). Las unidades de muestreo se ubicaron en cuatro de los municipios de la Huasteca Hidalguense (Atlapexco, Calnali, Huejutla de Reyes y San Felipe Orizatlán) (Fig. 3).

La altitud va de los 18 a los 200 m s.n.m. Se distinguen tres zonas climáticas, la de climas cálidos A, Aw y semicálidos (A)C, (A)C(fm), (A)C(m)(w) con un intervalo de temperatura media anual que va 20 a 24°C y un intervalo de precipitación anual de 1500 a 2500 mm; y climas templados C, C(fm), C(m), con un intervalo de temperatura media anual de 12 a 18°C y un intervalo de precipitación anual de 1200 a 2000 mm. La hidrología está dada por la cuenca hidrológica del Río Pánuco con ríos de importancia como el Moctezuma que sirve de frontera entre Hidalgo y el estado de San Luis Potosí, y otros como el Tecoloco, el Candelaria, Atempa, Los Hules y el Atlapexco (Villavicencio-Nieto y Pérez-Escandón, 2005; INEGI, 2011). La región presenta dos estaciones climáticas claramente marcadas: la época de lluvias, que va del mes de junio al mes de octubre y la temporada seca que comprende los meses de noviembre hasta abril (Puig, 1991).

La vegetación está integrada principalmente por selvas tropicales perennifolias, bosque de encino, bosques de pino-encino y bosques mesófilos de montaña. Sin embargo, las actividades humanas han disminuido considerablemente la vegetación original de la región. En la selva tropical perennifolia hay grandes áreas que han sido taladas debido a las condiciones climáticas favorables para efectuar permanentemente la agricultura sin necesidad de riego. Los pastizales en su mayoría son de origen antropogénico y se destinan principalmente a la ganadería y agricultura (Villavicencio-Nieto y Pérez-Escandón, 2005).

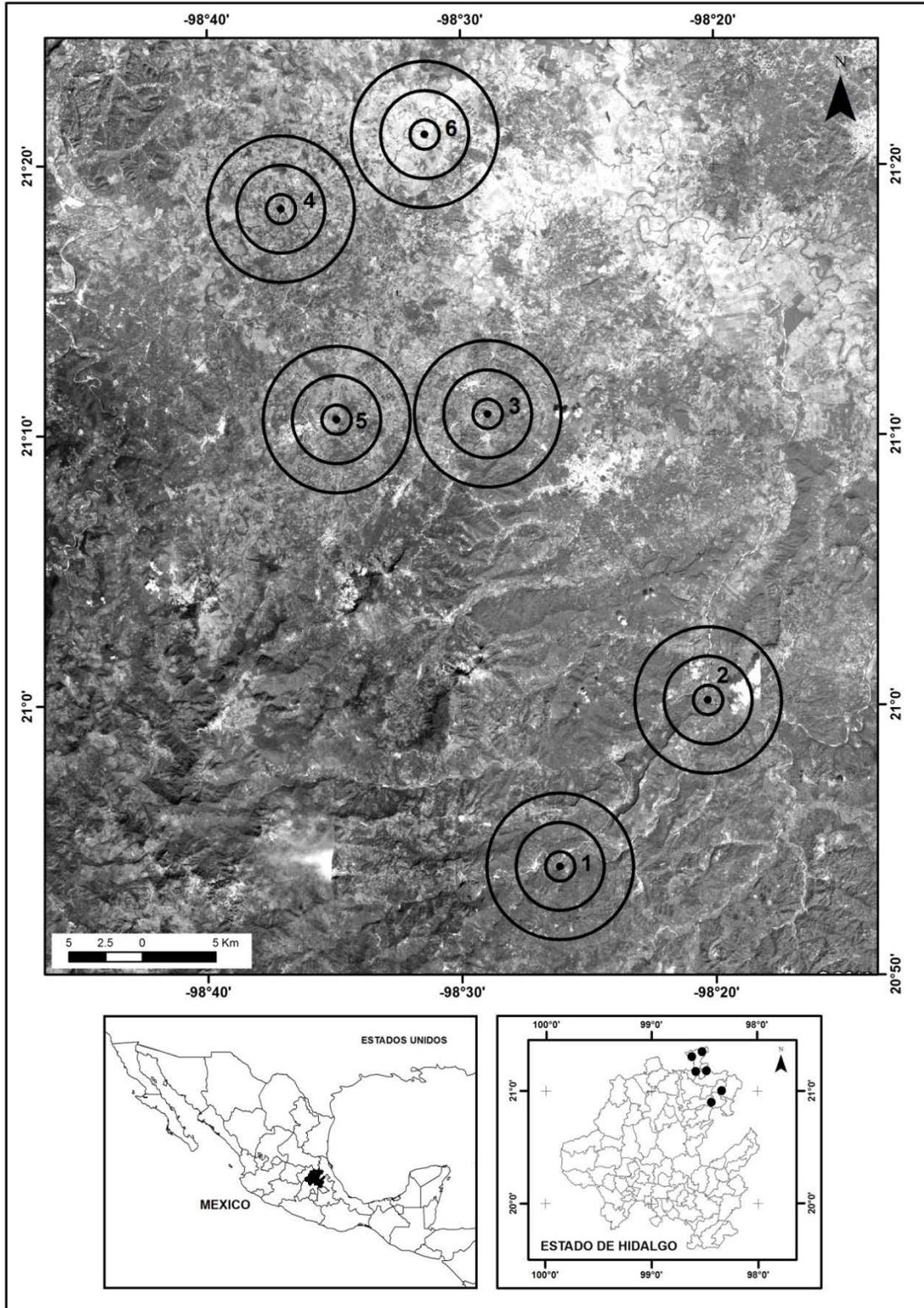


Figura 3. Ubicación geográfica de las seis unidades de muestreo en buffers de 1, 3 y 5 km de radio, usados para la caracterización a escala de paisaje en la región Huasteca al noreste del estado de Hidalgo, México.

5.2 Diseño de muestreo y descripción de las unidades de paisaje

5.2.1 Selección de las unidades de paisaje

Se seleccionaron *a priori* seis unidades de paisaje para el muestreo (Fig. 3). Se ubicaron tres de las unidades de paisaje dentro del municipio de San Felipe Orizatlán, una en Huejutla de Reyes, otra en Atlapexco y una más en Yahualica, con base en su diferente porcentaje de selva remanente. Los centros de las unidades se ubicaron con una distancia mínima de 10 km entre ellos con la finalidad de lograr la independencia espacial y para incluir configuraciones de hábitat que fueran representativas de la región de estudio (Gorresen y Willig, 2004; Klingbeil y Willig, 2009; 2010).

5.2.2 Muestreo de murciélagos

Para cada unidad de paisaje se invirtieron tres noches de muestreo durante la temporada de lluvias (julio-octubre, 2011) y tres noches durante la temporada de secas (febrero-abril, 2012), dando así un total de seis noches de muestreo por paisaje.

Cada noche, la fauna de murciélagos filostómidos en el centro de cada unidad de paisaje se muestreó con ocho redes de niebla de 12 m de largo x 2.5 m de altura (30 m² por red), las cuales fueron colocadas a nivel del sotobosque y permanecieron abiertas por un periodo de 6 hrs a partir del anochecer. La identificación de las especies se realizó en campo mediante la clave de Medellín *et al.* (2008) y la nomenclatura taxonómica de la especie se basó en la propuesta de Ramírez-Pulido *et al.* (2005).

5.2.3 Caracterización de la cobertura vegetal a escala local

Para determinar las características del hábitat a escala local se midió la cobertura arbórea en cada una de las ocho redes, en todas las unidades de muestreo. La cobertura arbórea se calculó utilizando un densiómetro esférico, aparato que en la parte central tiene 24 cuadros, con los que se estimó el número de cuadros totales cubiertos por la vegetación arbórea; la lectura se tomó a la altura del codo (Lemon, 1956). Se tomaron cuatro lecturas en un extremo de la red, cuatro en el centro y

cuatro más en el otro extremo, dando un total de 12 medidas en total por red, a partir de las cuales se cuantificó el promedio de cobertura de dosel para cada red.

5.2.4 Caracterización a escala de paisaje

Se realizó la toma de medidas de diferentes características de los paisajes con el uso de sistemas de información geográfica (SIG), con base en imágenes satelitales y prospecciones de campo. En cada una de las seis unidades de muestreo se ubicaron los siguientes tipos de cobertura: cobertura vegetal (remanentes de selva y vegetación secundaria), cobertura agropecuaria (cultivos y pastizales), vegetación ribereña, cuerpos de agua (arroyos, lagunas, lagos) y zonas urbanas (asentamientos). Para medir las variables a diferentes escalas, se generaron tres círculos concéntricos (buffers) con diferente radio: 1, 3 y 5 km, a partir del centro de cada unidad de paisaje, y se realizó la medición del área de cada tipo de cobertura dentro de cada uno de los círculos (Klingbeil y Willig, 2010). El tamaño de los buffers se basó en literatura de estudios previos a escala de paisaje de acuerdo a la probable respuesta de los quirópteros al hábitat (Gorresen y Willig, 2004; Klingbeil y Willig, 2009; 2010). Los buffers y las mediciones de las coberturas se llevaron a cabo con el programa ArcView (versión 3.2 ESRI).

La digitalización de las clases de cobertura se realizó utilizando imágenes de satélite obtenidas de Google Earth, con una resolución de 1m², correspondientes a los años 2007 (unidad de paisaje 5) y 2008 (unidades de paisaje 1, 2, 3, 4 y 6). Se utilizó la técnica de georeferenciación mediante puntos de control, la cual consiste en identificar puntos que coincidan tanto en la imagen que se va a georeferenciar (imagen de Google Earth) como en la que ya se encuentra georeferenciada (ortofoto digital), para lo cual se utilizaron ortofotos digitales (escala 1:30,000) del área de estudio con una resolución de 2m² correspondientes al año 1995.

5.3 Análisis de datos

Se detectaron umbrales para las poblaciones de murciélagos en dos escalas: a nivel local (en función de la cobertura arbórea), y a nivel de paisaje (en función del área total con vegetación remanente en buffers de 1, 3 y 5 km de radio).

Para analizar los datos y detectar los umbrales ecológicos de las poblaciones y comunidades de los murciélagos, se utilizó el método TITAN (Baker y King, 2010) con el programa libre R (R Development Core Team, 2012). El cálculo de los componentes, la identificación del punto de cambio para una población y la identificación de umbrales a nivel de comunidad del método TITAN se describen detalladamente en el Apéndice A.

A continuación se resumen brevemente los principales conceptos para la comprensión de los resultados:

- **IndVal:** Método usado para la identificación de especies indicadoras en datos biológicos ruidosos, depurando de un análisis jerárquico de clúster a un número óptimo de grupos, o evaluando cómo la agrupación de unidades de muestreo explica la distribución de especies. El análisis produce un valor de indicador (IndVal) que estima la asociación de cada población con un grupo de muestras, por ejemplo, de un tipo de hábitat (Dufréne y Legendre, 1997).
- **Punto de cambio (x_i):** Cualquier valor de x (gradiente ambiental continuo) resultante de un IndVal máximo entre candidatos de división usado para la partición óptima de una población en dos grupos. La magnitud de los valores IndVal para los grupos a cada lado de los puntos de cambio refleja si una población muestra mayor asociación con el lado izquierdo (respuesta negativa con respecto a x) o con el lado derecho (respuesta positiva).
- **Z:** Valores IndVal estandarizados dentro de TITAN al sustraer la media de las permutaciones al azar del IndVal observado y al dividirlo entre la desviación estándar permutada. Se utilizan valores Z pues el enfoque central de TITAN es distinto al propósito original de IndVal.

6. RESULTADOS

6.1 Caracterización de la cobertura vegetal a escala local

Los porcentajes de cobertura arbórea sobre las redes de niebla registrados en cada una de las seis unidades de paisajes muestran un gradiente ambiental, donde la unidad 1 conserva la mayor cobertura arbórea y la unidad 6 es la que ha perdido más dosel (Fig. 4).

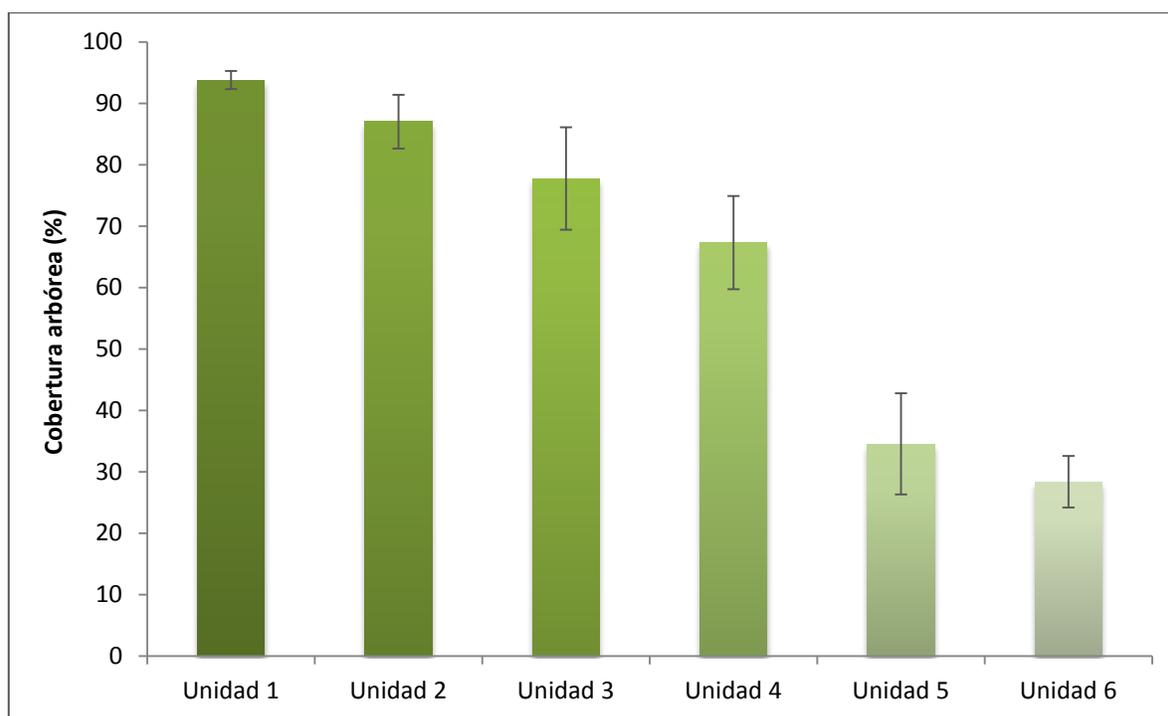


Figura 4. Promedio de la cobertura arbórea (%) para todas las redes en cada unidad de paisaje del gradiente ambiental. Las barras representan promedios de la cobertura ± 1 error estándar.

6.2 Caracterización a escala de paisaje

Las unidades de paisaje fueron contrastantes en cuanto al porcentaje de selva remanente registrado en los tres niveles (buffers de 1, 3 y 5 km de radio; Fig. 5). Los valores del área y proporción por tipo de cobertura en cada buffer se describen detalladamente en el Apéndice B. Las unidades de paisaje 1 y 2 son las que conservan el mayor porcentaje de vegetación remanente y la unidad 6 mostró la mayor pérdida, siendo el nivel de 5 km el que mayor porcentaje de cobertura vegetal presentó (Fig. 6). Con respecto a la cobertura agropecuaria se observó lo contrario, pues fue menor en la unidad 1 y mucho mayor en la unidad 6 y en este caso el nivel de 1 km fue el que presentó la mayor pérdida de vegetación (Fig. 6). En relación a la vegetación ribereña, las unidades 1 y 2 presentaron el mayor porcentaje pero solo menos del 25% del total en los 3 niveles. Por su parte, los cuerpos de agua fueron muy escasos en todas las unidades y en los 3 niveles, con un ligero incremento en la unidad 1 a los 3 niveles pero menor al 5% del total de las coberturas. Finalmente, la cobertura urbana fue mayor en las unidades 1 y 2, sin embargo, menor al 10% total en los 3 niveles.

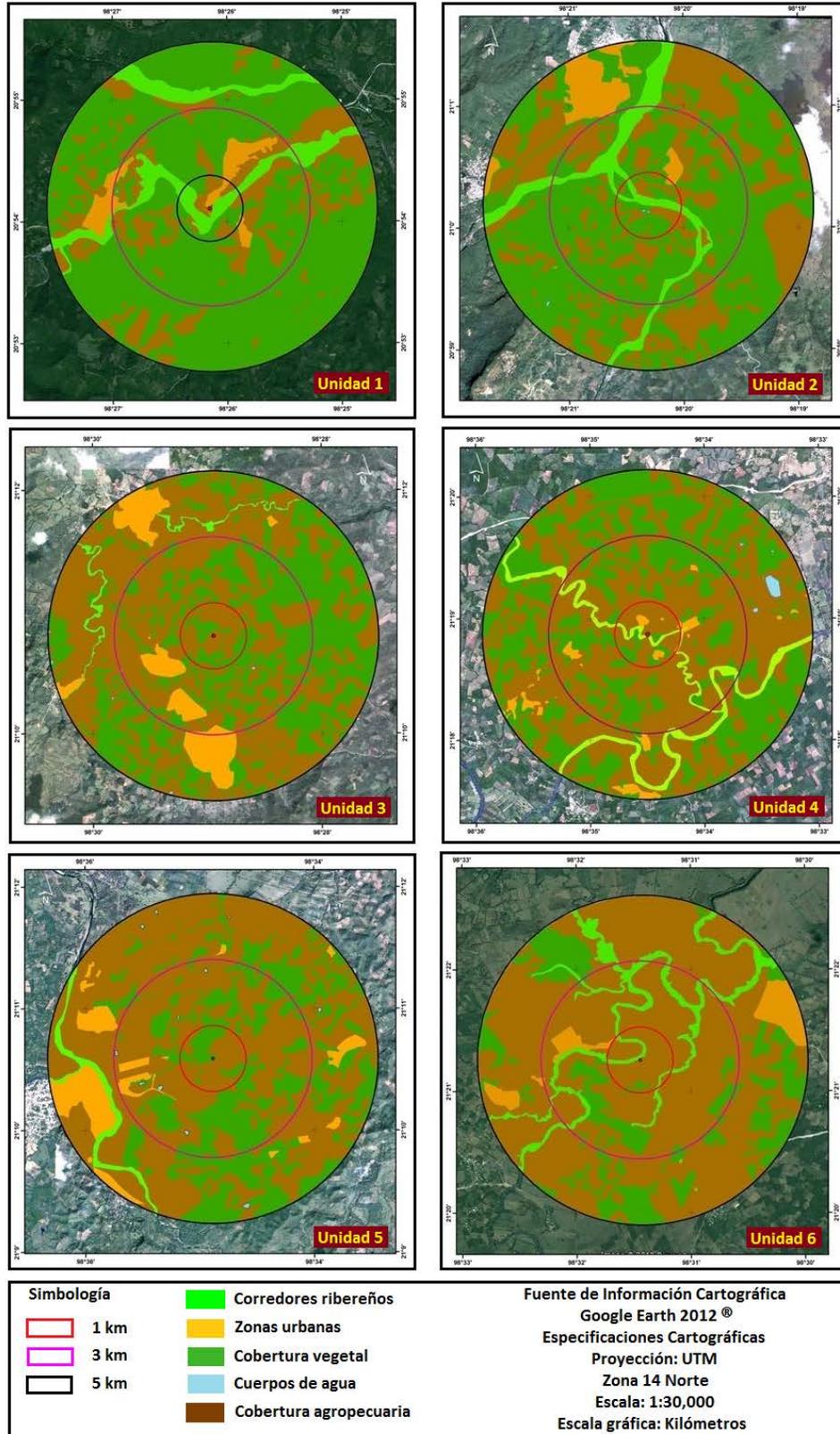


Figura 5. Unidades de paisaje y su caracterización por tipo de cobertura en cada uno de los niveles (1, 3 y 5 km de radio). La ubicación de las unidades se señala en la Figura 3.

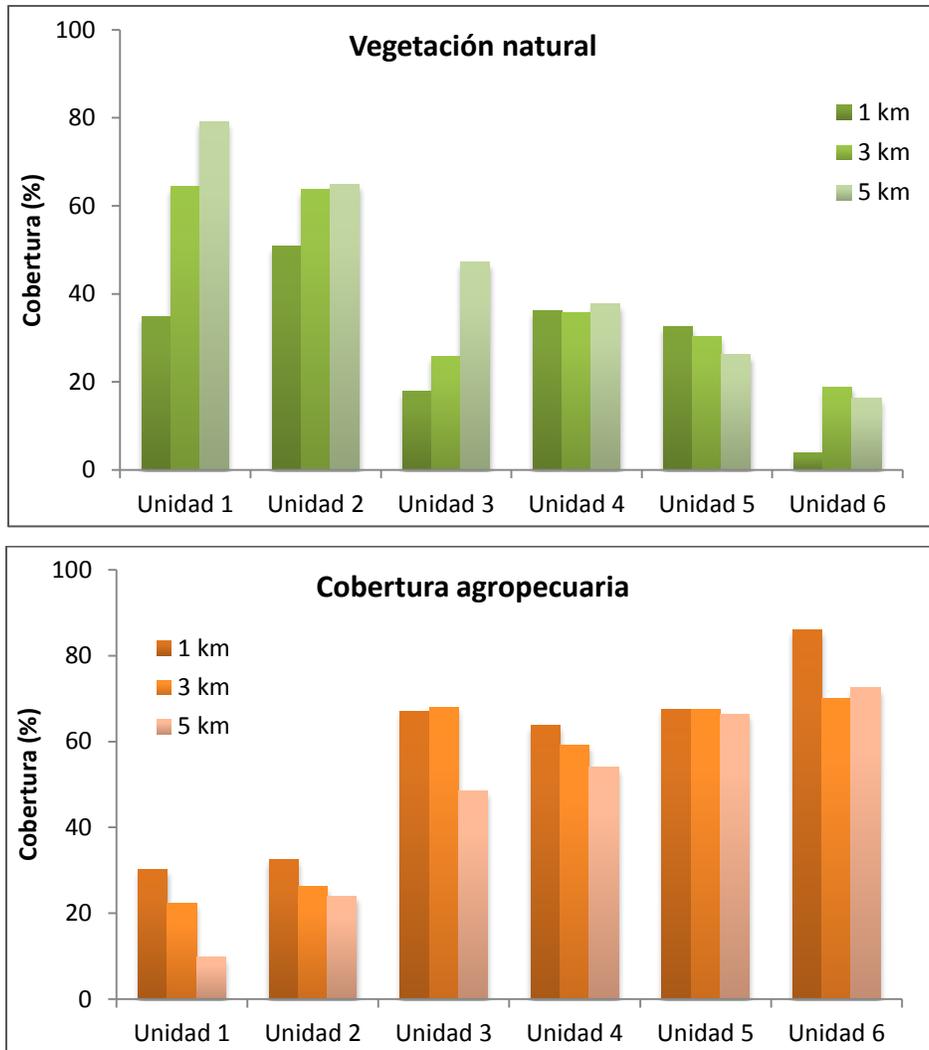


Figura 6. Porcentajes de los dos tipos de cobertura más contrastantes para las seis unidades de muestreo a escala de paisaje, en los 3 niveles (1, 3 y 5 km de radio).

6.3 Muestreo de murciélagos

Se capturaron en total 902 individuos de la familia Phyllostomidae, correspondientes a 4 subfamilias, 8 géneros y 11 especies (Tabla 2). La subfamilia mejor representada fue Stenodermatinae con un 86% de total de individuos, y la menos representada fue Carollinae. Las especies más abundantes fueron *Sturnira ludovici* y *Artibeus jamaicensis*, con 224 y 218 individuos respectivamente y las especies menos abundantes fueron *Dermanura toltecus* y *Glossophaga morenoi* con 2 individuos la primera y un solo ejemplar la segunda.

Tabla 2. Lista de las especies de murciélagos filostómidos colectados en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México.

Subfamilia	Especie	Número de individuos
Stenodermatinae	<i>Sturnira ludovici</i>	224
Stenodermatinae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	218
Stenodermatinae	<i>Sturnira lilium</i>	174
Stenodermatinae	<i>Artibeus lituratus</i>	149
Glossophaginae	<i>Glossophaga soricina</i>	54
Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	51
Glossophaginae	<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	14
Stenodermatinae	<i>Chiroderma salvini</i>	11
Carolliinae	<i>Carollia perspicillata</i>	4
Stenodermatinae	<i>Dermanura toltecus</i>	2
Glossophaginae	<i>Glossophaga morenoi</i>	1

6.4 Gradiente ambiental y abundancia de filostómidos

La mayor abundancia de murciélagos, dada en función del número total de individuos capturados, se registró en la unidad de paisaje 1; sin embargo, la mayor riqueza de especies, dada en función del número de especies capturadas, se registró en la unidad 2. La unidad de paisaje 6 mostró la menor abundancia, mientras que la menor riqueza se registró en la unidad 3 (Tabla 3).

Tabla 3. Número de especies y de individuos de murciélagos filostómidos capturados por unidad de paisaje en la región Huasteca del estado de Hidalgo, México.

Unidad de paisaje	1	2	3	4	5	6
Riqueza	8	11	6	7	7	7
Abundancia	338	129	106	130	119	80

6.5 Detección de umbrales ecológicos del hábitat a escala local

6.5.1 A nivel de poblaciones

Se detectaron los umbrales para las poblaciones de las ocho especies de murciélagos más abundantes (con 10 o más individuos). Se encontraron especies indicadoras con respuesta positiva y con respuesta negativa al gradiente de cobertura arbórea, y los índices de diagnóstico permitieron distinguir entre el contenido de información relativa las distribuciones específicas para cada población (Tabla 4).

La mayoría de las poblaciones mostraron una respuesta positiva (Z+) a la presencia de cobertura arbórea. Por ejemplo, *Artibeus jamaicensis* tiene una respuesta positiva con un punto de cambio (umbral) al 53.6% de cobertura arbórea y un IndVal de 66.76% (Fig. 7, Tabla 4). Esto significa que el mayor valor como indicador para esta especie, con base en su frecuencia y abundancia relativa, se presenta cuando la cobertura arbórea es mayor de 53.6%. En sitios con menor cobertura la frecuencia y abundancia de *A. jamaicensis* son significativamente menores. Sólo dos de las poblaciones (*Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*) mostraron una respuesta negativa (Z-), es decir, se vieron favorecidas por la pérdida de ésta. *D. rotundus* es la especie con el umbral de menor cobertura (31%, Fig. 7, Tabla 4). Esto significa que la frecuencia de captura y la abundancia de esta especie son mayores en redes colocadas donde la cobertura arbórea es menor a 31%. Sin embargo, la pureza y la confiabilidad son bajas (Tabla 4). De manera general, se observó que las poblaciones prefieren un porcentaje por arriba del 50% de cobertura arbórea para estar presentes en el hábitat (Fig. 7).

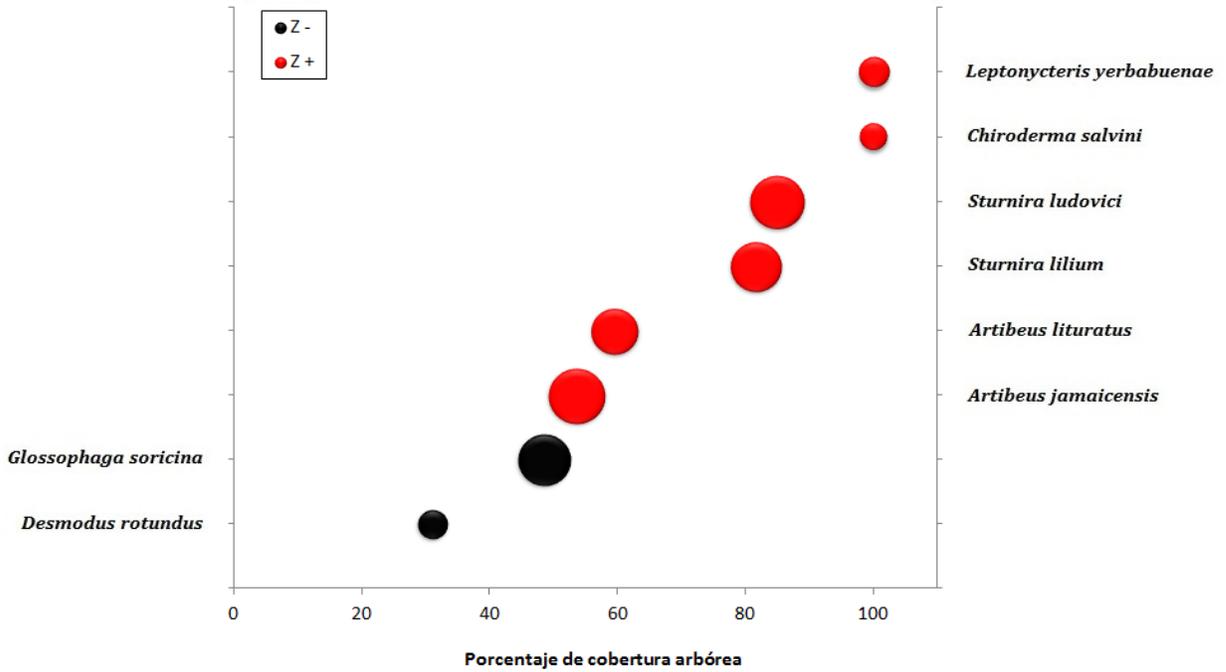


Figura 7. Análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos en el que se muestran los puntos de cambio abrupto en el gradiente ambiental. Los símbolos negros corresponden a las poblaciones indicadoras negativas (Z-), mientras que los rojos a las positivas (Z+). Los símbolos se encuentran a escala en proporción a la magnitud de la respuesta (valor de Z).

Tabla 4. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala local.

Especie	Z + / -	IndVal	Frec.	Z	Punto de cambio			Pureza	Confiabilidad	
					Obs.	5%	95%		≤ 0.05	≤ 0.01
<i>Sturnira ludovici</i>	+	67.64	43	3.17	84.92	51.205	100	0.962	0.892	0.614
<i>Artibeus jamaicensis</i>	+	66.76	40	3.42	53.635	32.575	100	0.982	0.934	0.712
<i>Sturnira lilium</i>	+	60.91	36	2.78	81.625	33.7	100	0.976	0.892	0.582
<i>Artibeus lituratus</i>	+	55.53	35	2.37	59.615	26.29	100	0.834	0.642	0.314
<i>Glossophaga soricina</i>	-	53.93	30	2.89	48.52	20.355	99.13	0.95	0.832	0.574
<i>Desmodus rotundus</i>	-	44.78	21	0.91	31.0566	20.355	100	0.362	0.18	0.066
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	+	30.99	10	1.03	100	31.055	100	0.522	0.23	0.056
<i>Chiroderma salvini</i>	+	24.14	8	0.82	100	15.845	100	0.488	0.232	0.066

Los puntos de cambio observados (Obs.) e intervalos de confianza bootstrap (mediana entre 500 iteraciones de simulación) corresponden al valor de x resultante del valor indicador más alto (IndVal) con valores Z para cada población. La pureza es la proporción media de la correcta dirección de respuesta (Z- o Z+), la confiabilidad es la proporción media de los valores de $P \leq 0.05$ o ≤ 0.01 entre 500 iteraciones de simulación, y la frecuencia es el número de observaciones que no son cero.

6.5.2 A nivel de comunidades

Una vez que las poblaciones fueron clasificadas de acuerdo a la dirección de su respuesta con base en los valores indicadores (IndVals) y los puntos de cambio de cada una, la respuesta agregada de todas las poblaciones indicadoras fue usada como evidencia para calcular los umbrales a nivel de comunidad.

La evidencia para los umbrales a nivel de comunidad entre las poblaciones positivas y negativas se evaluó al tabular y sumar todas las puntuaciones $Z+$ y $Z-$ para cada valor de x . Los valores de x resultantes con las mayores puntuaciones Z fueron acumulados como respuestas positivas $sum(Z+)$ y negativas $sum(Z-)$ que correspondieron al agregado máximo en la frecuencia y la abundancia de su población respectiva. Los valores grandes de $sum(Z)$ se producen cuando muchos taxones tienen respuestas sólidas a un valor similar del gradiente ambiental, mientras que los débiles o respuestas variables dan como resultado una menor $sum(Z)$ y valores sin un distintivo máximo. La variación en los valores de x aleatorizados que producen los mayores valores de $sum(Z+)$ o $sum(Z-)$ fueron usados para estimar la incertidumbre asociada con los puntos de cambio en las comunidades, y los cuantiles (0.05, 0.5 y 0.95) de esas distribuciones sirvieron como límites de confianza empíricos. De esta forma, $sum(Z-)$ llegó a un umbral de 47.26% de cobertura arbórea, mientras que la $sum(Z+)$ para las especies de hábitats cerrados llegó a un umbral máximo de 67.93% en el gradiente ambiental, valores que entre los que se observó se encuentran también la mayoría de los umbrales a nivel de poblaciones (Tabla 5 y Fig. 8).

Tabla 5. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala local.

	Obs.	5%	50%	95%
TITAN $sum(Z-)$	47.265	15.845	44.88	91.0545
TITAN $sum(Z+)$	67.93	47.265	89.08	100

Los puntos de cambio observados por TITAN (Obs.) correspondientes al valor de la x resultante de la suma del valor indicador más alto (IndVal) puntuaciones Z entre todas las poblaciones negativas ($Z-$) y positivas ($Z+$), respectivamente. Cuantiles al 5%, 50% y 95% correspondientes a los puntos de cambio de 500 réplicas bootstrap.

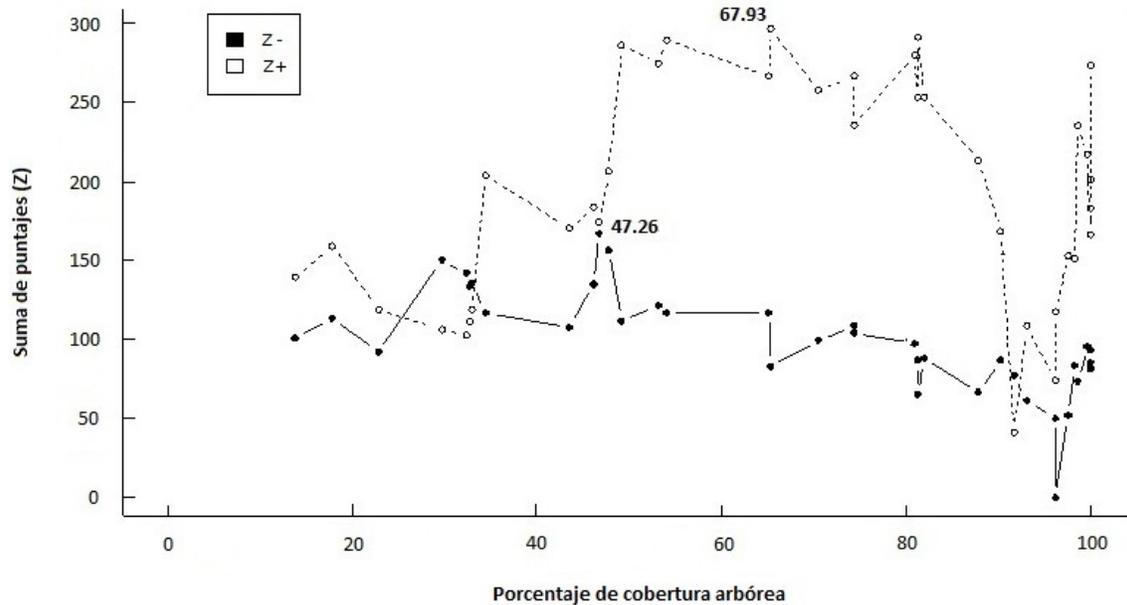


Figura 8. Análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala local. Los valores $sum(Z-)$ y $sum(Z+)$ corresponden a los candidatos a puntos de cambio (x_i) a lo largo del gradiente ambiental.

6.6 Detección de umbrales ecológicos del hábitat a escala de paisaje

6.6.1 A nivel de poblaciones

Se identificaron los umbrales también para las ocho poblaciones de murciélagos filostómidos más abundantes (con 10 o más individuos). Para estos análisis, el porcentaje total de vegetación remanente que formó el gradiente ambiental fue representado por la suma de la cobertura vegetal más los corredores riparios en los tres niveles.

Se encontraron especies con respuesta positiva y con respuesta negativa al gradiente de cobertura vegetal a 1, 3 y 5 km (Tablas 6, 7 y 8).

En el nivel de 1 km de radio, se encontró que la mitad de las poblaciones (*Artibeus jamaicensis*, *Sturnira lilium*, *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*) mostraron una respuesta positiva (Z+) a la presencia de cobertura vegetal y la otra mitad (*Leptonycteris yerbabuena*, *Sturnira ludovici*, *Artibeus lituratus* y *Chiroderma*

salvini) mostraron una respuesta negativa (Z-), es decir, se vieron favorecidas por la pérdida de ésta. Se observó que las poblaciones indicadoras positivas requirieron como mínimo un 30% de cobertura para estar presentes con un rango hasta del 70% y que las poblaciones indicadoras negativas se mantuvieron presentes entre un 20-40% de vegetación (Fig. 9, Tabla 6).

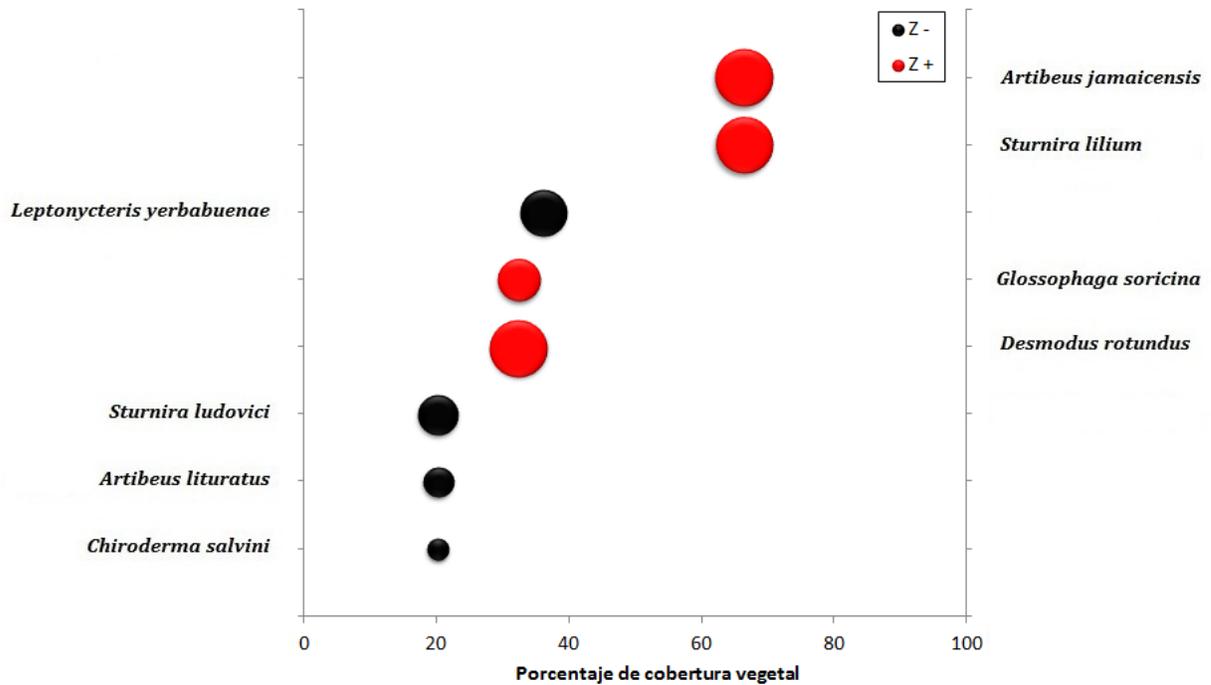


Figura 9. Análisis TITAN a escala de paisaje (buffer de 1 km de radio) para las poblaciones de murciélagos filostómidos en el que se muestran los puntos de cambio abrupto en el gradiente ambiental. Los símbolos negros corresponden a las poblaciones indicadoras negativas (Z-), mientras que los rojos a las positivas (Z+). Los símbolos se encuentran a escala en proporción a la magnitud de la respuesta (valor de Z).

Tabla 6. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 1 km de radio).

Especie	Z + / -	IndVal	Frec.	Z	Punto de cambio			Pureza	Confiabilidad	
					Obs.	5%	95%		≤ 0.05	≤ 0.01
<i>Artibeus jamaicensis</i>	+	72.92	33	1.87	66.29	27.27	66.29	0.75	0.518	0.224
<i>Sturnira lilium</i>	+	67.73	29	1.81	66.29	27.27	66.29	0.532	0.332	0.114
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	-	21.49	6	1.15	36.11	27.27	58.68	0.642	0.202	0.036
<i>Glossophaga soricina</i>	+	49.1	24	1.03	32.53	27.27	66.29	0.628	0.338	0.108
<i>Desmodus rotundus</i>	+	46.15	18	1.85	32.53	27.27	66.29	0.808	0.562	0.256
<i>Sturnira ludovici</i>	-	60.19	32	0.9	20.22	27.27	66.29	0.682	0.378	0.196
<i>Artibeus lituratus</i>	-	59.65	33	0.51	20.22	27.27	66.29	0.522	0.26	0.118
<i>Chiroderma salvini</i>	-	24.69	9	0.27	20.22	20.22	58.68	0.63	0.228	0.074

Los puntos de cambio observados (Obs.) e intervalos de confianza bootstrap (mediana entre 500 iteraciones de simulación) corresponden al valor de x resultante del valor indicador más alto (IndVal) con valores Z para cada población. La pureza es la proporción media de la correcta dirección de respuesta (Z- o Z+), la confiabilidad es la proporción media de los valores de $P \leq 0.05$ o ≤ 0.01 entre 500 iteraciones de simulación, y la frecuencia es el número de observaciones que no son cero.

En cuanto al nivel de 3 km, se encontró que al igual que en el nivel anterior, las mismas poblaciones (*Artibeus jamaicensis*, *Sturnira lilium*, *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*) mostraron una respuesta positiva a la presencia de vegetación y que las otras cuatro poblaciones (*Leptonycteris yerbabuena*, *Sturnira ludovici*, *Artibeus lituratus* y *Chiroderma salvini*) mostraron una respuesta negativa (Z-) a la pérdida de esta cobertura. Sin embargo, se observó que los puntos de cambio se modificaron de manera importante pues ahora las poblaciones indicadoras positivas en su mayoría requirieron valores altos de alrededor de 70% de cobertura para estar presentes y sólo una de ellas un mínimo de 30%. Por su parte, las poblaciones indicadoras negativas mantuvieron su presencia entre un 20-40% de vegetación (Fig. 10, Tabla 7).

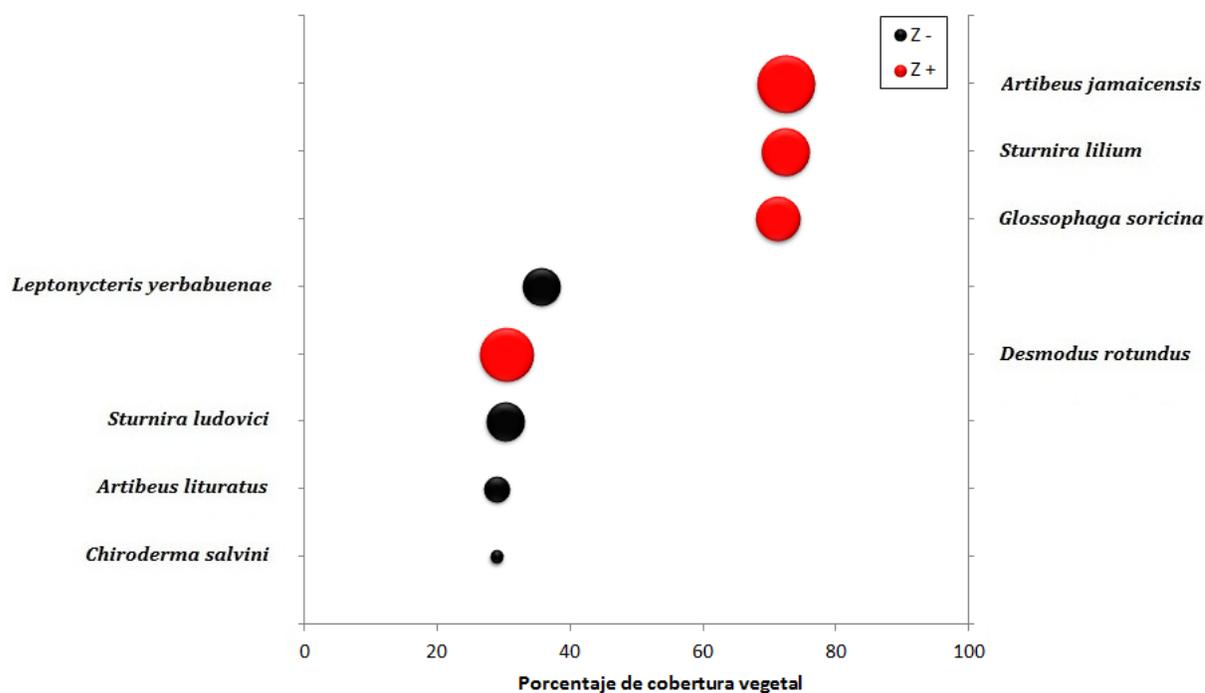


Figura 10. Análisis TITAN a escala de paisaje (buffer de 3 km de radio) para las poblaciones de murciélagos filostómidos en el que se muestran los puntos de cambio abrupto en el gradiente ambiental. Los símbolos negros corresponden a las poblaciones indicadoras negativas (Z-), mientras que los rojos a las positivas (Z+). Los símbolos se encuentran a escala en proporción a la magnitud de la respuesta (valor de Z).

Tabla 7. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 3 km de radio).

Especie	Z + / -	IndVal	Frec.	Z	Punto de cambio			Pureza	Confiabilidad	
					Obs.	5%	95%		≤ 0.05	≤ 0.01
<i>Artibeus jamaicensis</i>	+	72.92	33	2.16	72.42	30.2	72.42	0.762	0.512	0.196
<i>Sturnira lilium</i>	+	67.05	29	1.5	72.42	30.2	72.42	0.522	0.294	0.096
<i>Glossophaga soricina</i>	+	54.48	24	1.29	71.29	28.91	72.42	0.614	0.336	0.086
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	-	20.28	6	0.89	35.72	30.1355	71.855	0.67	0.21	0.036
<i>Desmodus rotundus</i>	+	46.15	18	1.88	30.43	30.2	71.855	0.834	0.62	0.288
<i>Sturnira ludovici</i>	-	58.7	32	0.93	30.2	30.2	72.42	0.688	0.328	0.184
<i>Artibeus lituratus</i>	-	59.65	33	0.41	28.91	30.2	72.42	0.488	0.234	0.102
<i>Chiroderma salvini</i>	-	24.69	9	0.11	28.91	28.91	71.29	0.644	0.242	0.074

Los puntos de cambio observados (Obs.) e intervalos de confianza bootstrap (mediana entre 500 iteraciones de simulación) corresponden al valor de x resultante del valor indicador más alto (IndVal) con valores Z para cada población. La pureza es la proporción media de la correcta dirección de respuesta (Z- o Z+), la confiabilidad es la proporción media de los valores de $P \leq 0.05$ o ≤ 0.01 entre 500 iteraciones de simulación, y la frecuencia es el número de observaciones que no son cero.

Finalmente, para el nivel de 5 km se encontró que sólo tres de las poblaciones de filostómidos (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus* y *Desmodus rotundus*) mostraron una respuesta positiva (Z+) a la presencia de cobertura, mientras que las otras cinco poblaciones (*Sturnira lilium*, *Leptonycteris yerbabuena*, *Glossophaga soricina*, *Sturnira ludovici* y *Chiroderma salvini*) mostraron una respuesta indicadora negativa (Z-), viéndose favorecidas por la pérdida de vegetación. En este caso, se obtuvo como resultado que las poblaciones indicadoras positivas estuvieron presentes cuando existió al menos una proporción de 70% de cobertura vegetal, con un gran cambio en una de las poblaciones (*Desmodus rotundus*), pues en los niveles anteriores requirió un porcentaje mucho menor de vegetación para permanecer presente, mientras que las poblaciones negativas mostraron un amplio intervalo de distribución que abarcó de 20 -80% de cobertura vegetal (Fig. 11, Tabla 8).

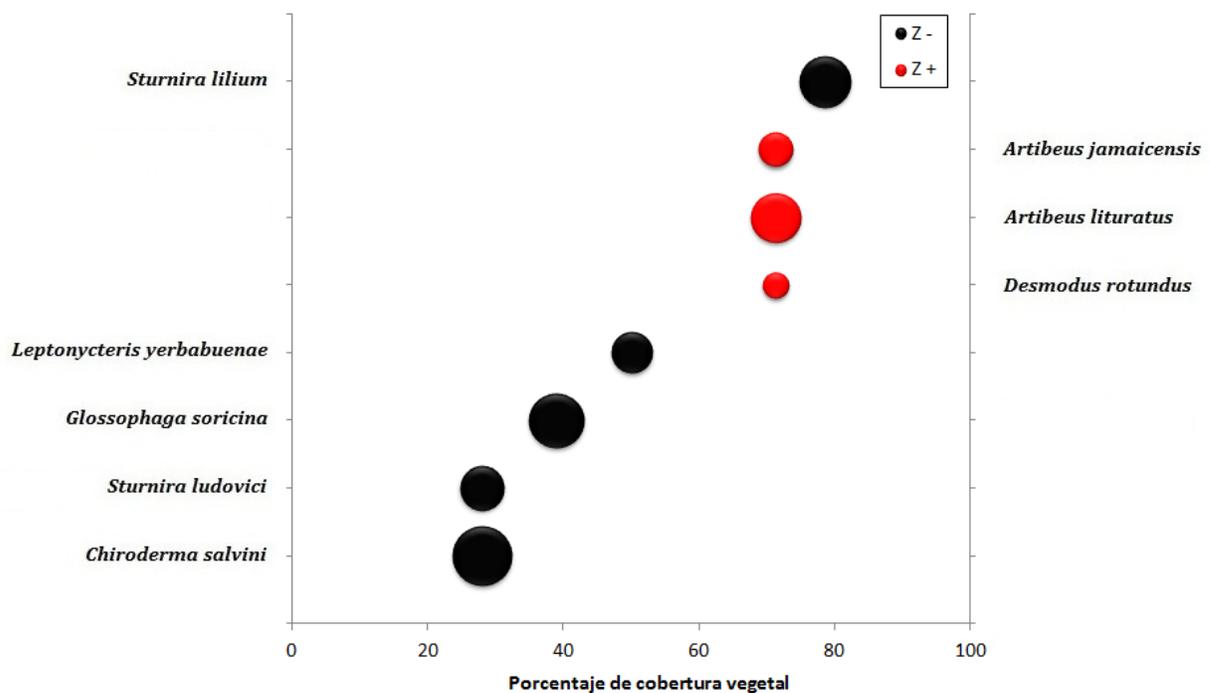


Figura 11. Análisis TITAN a escala de paisaje (buffer de 5 km de radio) para las poblaciones de murciélagos filostómidos en el que se muestran los puntos de cambio abrupto en el gradiente ambiental. Los símbolos negros corresponden a las poblaciones indicadoras negativas (Z-), mientras que los rojos a las positivas (Z+). Los símbolos se encuentran a escala en proporción a la magnitud de la respuesta (valor de Z).

Tabla 8. Resultados del análisis TITAN para las poblaciones de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 5 km de radio).

Especie	Z + / -	IndVal	Frec.	Z	Punto de cambio			Pureza	Confiabilidad	
					Obs.	5%	95%		≤ 0.05	≤ 0.01
<i>Sturnira lilium</i>	-	64.8	29	1.66	78.605	28.01	85.96	0.838	0.614	0.282
<i>Artibeus jamaicensis</i>	+	60.83	33	0.77	71.25	28.01	85.96	0.514	0.24	0.05
<i>Artibeus lituratus</i>	+	65.9	33	1.61	71.25	28.01	85.96	0.408	0.15	0.026
<i>Desmodus rotundus</i>	+	38.46	18	0.45	71.25	25.715	78.605	0.526	0.226	0.066
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	-	21.49	6	1.08	50.14	28.01	71.25	0.742	0.264	0.072
<i>Glossophaga soricina</i>	-	53.96	24	1.96	38.97	28.01	85.96	0.904	0.718	0.448
<i>Sturnira ludovici</i>	-	59.7	32	1.25	28.01	28.01	85.96	0.7	0.45	0.194
<i>Chiroderma salvini</i>	-	36.32	9	2.25	28.01	25.715	85.96	0.806	0.554	0.268

Los puntos de cambio observados (Obs.) e intervalos de confianza bootstrap (mediana entre 500 iteraciones de simulación) corresponden al valor de x resultante del valor indicador más alto (IndVal) con valores Z para cada población. La pureza es la proporción media de la correcta dirección de respuesta (Z- o Z+), la confiabilidad es la proporción media de los valores de $P \leq 0.05$ o ≤ 0.01 entre 500 iteraciones de simulación, y la frecuencia es el número de observaciones que no son cero.

6.6.2 A nivel de comunidades

La evidencia para los umbrales a nivel de comunidad entre las poblaciones positivas y negativas se evaluó al tabular y sumar todas las puntuaciones $Z+$ y $Z-$ para cada valor de x . Los valores de x resultantes con las mayores puntuaciones Z fueron acumulados como respuestas positivas $sum(Z+)$ y negativas $sum(Z-)$ que correspondieron al agregado máximo en la frecuencia y la abundancia de su población respectiva. La variación en los valores de x aleatorizados que producen los mayores valores de $sum(Z+)$ o $sum(Z-)$ fueron usados para estimar la incertidumbre asociada con los puntos de cambio en las comunidades, y los cuantiles (0.05, 0.5 y 0.95) de esas distribuciones sirvieron como límites de confianza empíricos.

Para el primer nivel de 1 km de radio, el umbral para las especies que prefieren hábitats abiertos $sum(Z-)$ llegó a una mediana de 20.22% de cobertura vegetal lo largo de 500 series de datos, mientras que el conjunto de las especies que prefieren la selva mostraron un umbral $sum(Z+)$ con un máximo de 66.29% de vegetación en el gradiente ambiental (Tabla 9 y Fig. 12).

Tabla 9. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 1 km de radio).

	Obs.	5%	50%	95%
TITAN $sum(Z-)$	20.22	20.22	27.27	62.485
TITAN $sum(Z+)$	66.29	27.27	58.68	66.29

Los puntos de cambio observados por TITAN (Obs.) correspondientes al valor de la x resultante de la suma del valor indicador más alto (IndVal) puntuaciones Z entre todas las poblaciones negativas ($Z-$) y positivas ($Z+$), respectivamente. Cuantiles al 5%, 50% y 95% correspondientes a los puntos de cambio de 500 réplicas bootstrap.

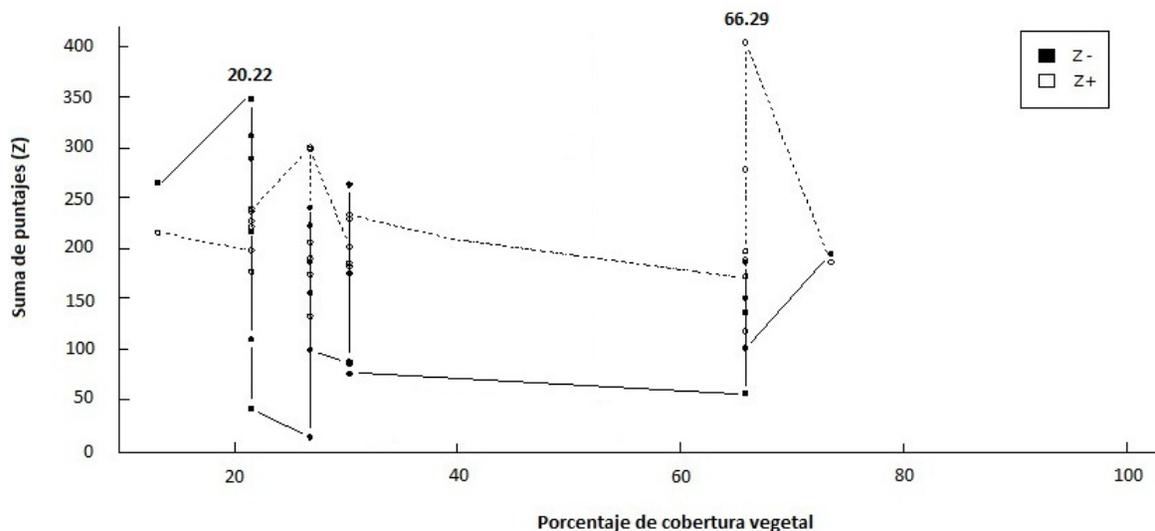


Figura 12. Análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 1 km de radio). Los valores $sum(Z-)$ y $sum(Z+)$ corresponden a los candidatos a puntos de cambio (x_i) a lo largo del gradiente ambiental.

Para el siguiente nivel de 3 km, TITAN identificó un umbral $sum(Z-)$ de 28.91% de cobertura vegetal para las especies que prefirieron el hábitat abierto, y un umbral para $sum(Z+)$ de 71.85% para las especies con preferencia a el hábitat cerrado en el gradiente de cobertura (Tabla 10 y Fig. 13).

Tabla 10. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 3 km de radio).

	Obs.	5%	50%	95%
TITAN $sum(Z-)$	28.91	28.91	30.2	71.855
TITAN $sum(Z+)$	71.855	30.315	71.29	72.42

Los puntos de cambio observados por TITAN (Obs.) correspondientes al valor de la x resultante de la suma del valor indicador más alto (IndVal) puntuaciones Z entre todas las poblaciones negativas (Z-) y positivas (Z+), respectivamente. Cuantiles al 5%, 50% y 95% correspondientes a los puntos de cambio de 500 réplicas bootstrap.

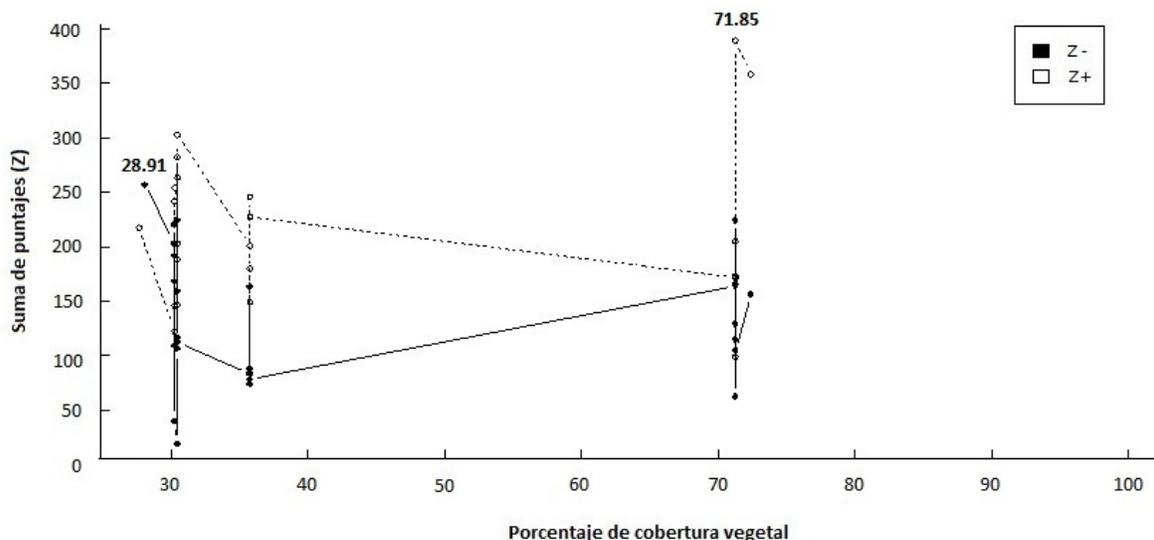


Figura 13. Análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos escala de paisaje (buffer de 3 km de radio). Los valores $sum(Z^-)$ y $sum(Z^+)$ corresponden a los candidatos a puntos de cambio (x_i) a lo largo del gradiente ambiental.

Por último, para el nivel de 5 km el umbral para las especies que prefirieron el hábitat más abierto, es decir, la respuesta acumulada $sum(Z^-)$ fue de 28.01% de cobertura, mientras el conjunto de las especies de selva, respuesta $sum(Z^+)$, tuvieron un el umbral de 71.25% en el gradiente de vegetación (Tabla 11 y Fig. 14).

Tabla 11. Resultados del análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 5 km de radio).

	Obs.	5%	50%	95%
TITAN $sum(Z^-)$	28.01	28.01	38.97	85.96
TITAN $sum(Z^+)$	71.25	28.01	71.25	85.96

Los puntos de cambio observados por TITAN (Obs.) correspondientes al valor de la x resultante de la suma del valor indicador más alto (IndVal) puntuaciones Z entre todas las poblaciones negativas (Z^-) y positivas (Z^+), respectivamente. Cuantiles al 5%, 50% y 95% correspondientes a los puntos de cambio de 500 réplicas bootstrap.

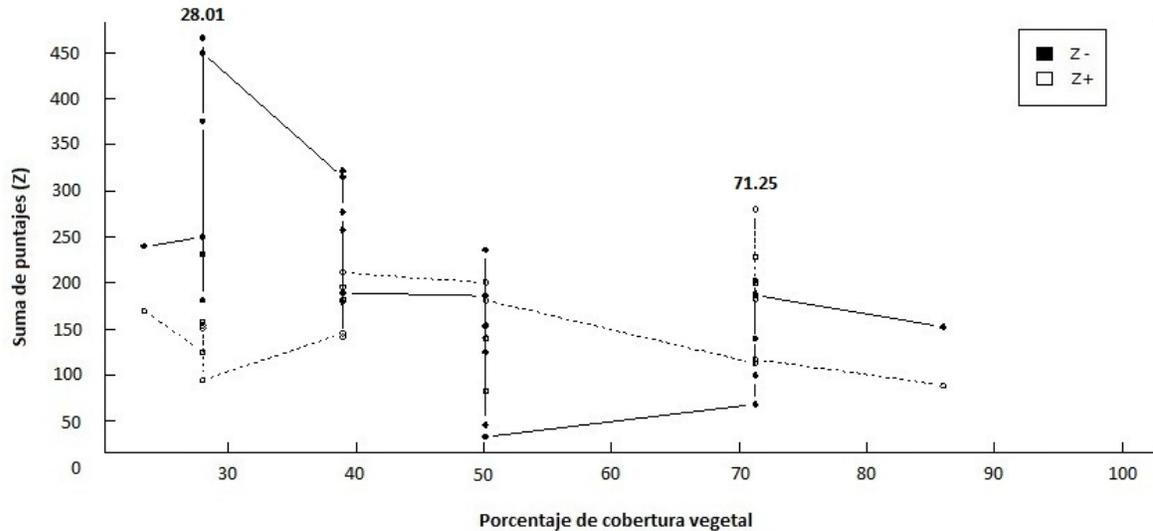


Figura 14. Análisis TITAN para las comunidades de murciélagos filostómidos a escala de paisaje (buffer de 5 km de radio). Los valores $sum(Z^-)$ y $sum(Z^+)$ corresponden a los candidatos a puntos de cambio (x_i) a lo largo del gradiente ambiental.

6.7 Comparación general entre especies y escalas

A manera de síntesis, se muestra una tabla comparativa entre el tipo de respuesta (positiva o negativa) obtenido por cada una de las especies a la presencia de cobertura arbórea o vegetal y las escalas (local y de paisaje), con sus respectivos valores de Z para visualizar la intensidad de cada respuesta (Tabla 12).

Se observaron tres tipos de patrones seguidos por las especies:

1. *Leptonycteris yerbabuena*, *Chiroderma salvini*, *Sturnira ludovici* y *Artibeus lituratus*: Especies que localmente se mueven en hábitats con vegetación arbórea, aunque el paisaje se encuentre deforestado.
2. *Sturnira lilium* y *Artibeus jamaicensis*: Especies que para desplazarse requieren de cobertura vegetal en todas las escalas.
3. *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*: Especies que localmente se mueven en hábitats con poca vegetación pero que requieren de paisajes conservados.

Tabla 12. Comparación entre el tipo de respuesta (+/-) a la presencia de vegetación y valores de Z de las especies de murciélagos filostómidos a escala local y de paisaje (1, 3 y 5km).

Especie	Escala local		Escala de paisaje					
	Respuesta	Z	1 km		3 km		5 km	
			Respuesta	Z	Respuesta	Z	Respuesta	Z
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	+	1.03	-	1.15	-	0.89	-	1.08
<i>Chiroderma salvini</i>	+	0.82	-	0.27	-	0.11	-	2.25
<i>Sturnira ludovici</i>	+	3.17	-	0.9	-	0.93	-	1.25
<i>Sturnira lilium</i>	+	2.78	+	1.81	+	1.5	-	1.66
<i>Artibeus lituratus</i>	+	2.37	-	0.51	-	0.41	+	1.61
<i>Artibeus jamaicensis</i>	+	3.42	+	1.87	+	2.16	+	0.77
<i>Glossophaga soricina</i>	-	2.89	+	1.03	+	1.29	-	1.96
<i>Desmodus rotundus</i>	-	0.91	+	1.85	+	1.88	+	0.45

(-) Respuesta negativa: especies que se ven favorecidas por la pérdida de cobertura vegetal.

(+) Respuesta positiva: especies que prefieren la presencia de cobertura vegetal.

7. DISCUSIÓN

La pérdida de selvas tropicales es una de las amenazas más importantes para la supervivencia de los murciélagos a nivel mundial (Fenton *et al.*, 1992; Castro-Luna *et al.*, 2007; Klingbeil y Willig, 2009). La capacidad para adaptarse a las nuevas condiciones del medio puede depender de su habilidad para utilizar los distintos elementos del paisaje, pues se ha sugerido que hay un gradiente de tolerancia a la pérdida de cobertura entre las especies (Cosson *et al.*, 1999; Galindo-González y Sosa, 2003; Galindo-González, 2004; Castro-Luna *et al.*, 2007). En este trabajo se documenta que la respuesta de los murciélagos filostómidos a la pérdida de cobertura de selvas en la huasteca hidalguense varía en función de la especie y de la escala de observación.

Se ha demostrado, en términos de la diversidad de murciélagos, que la riqueza y abundancia de especies se ven favorecidas por el aumento de la cobertura vegetal (Medellín *et al.*, 2000; Estrada y Coates-Estrada, 2001; García-Estrada *et al.*, 2006); sin embargo, en esta investigación la riqueza de especies se vio muy poco modificada a lo largo del gradiente ambiental de pérdida de selva, tratándose aun de un nivel alto de deforestación. Todas las unidades de paisaje conservaron al menos más de la mitad del total de las especies registradas en el muestreo, pero se detectó una pérdida importante en cuanto a la abundancia de murciélagos filostómidos pues ésta disminuyó notablemente en las unidades con menor cobertura arbórea así como en las unidades de paisaje con menor porcentaje de vegetación remanente. Lo anterior sugiere que el nivel de deforestación de los paisajes afectó parcialmente el movimiento de este grupo biológico, lo cual parece ser un patrón en ambientes tropicales para los murciélagos (Klingbeil y Willig, 2009; 2010; Mena, 2010).

Los efectos de la pérdida del hábitat en las comunidades de murciélagos tropicales, dependen tanto de los rasgos particulares de cada especie, como de la escala espacial que se utilice para evaluarlos (Gorresen y Willig, 2004; Klingbeil y Willig, 2009; 2010), es muy probable que en áreas con bajos niveles de deforestación los murciélagos puedan cruzar y desplazarse en áreas abiertas o perturbadas en búsqueda de alimento y refugio en los fragmentos de selva remanente. Caso contrario al incremento de la deforestación, en donde la conectividad de los parches de selva

remanente disminuye y probablemente pocas especies puedan ser capaces de cruzar grandes áreas sin cobertura de selva. Por una lado, hay estudios que sugieren que la fragmentación influye negativamente en la abundancia de algunas de las especies de filostómidos (Fenton *et al.*, 1992, Medellín *et al.*, 2000; Gorresen y Willig, 2004), y otros en los que se ha visto que distintas especies parecen ser menos sensibles, o simplemente no se ven afectadas por los efectos de la pérdida de hábitat (Cosson *et al.*, 1999).

En relación al tipo de respuesta (positiva o negativa) de los organismos a la pérdida de cobertura, los resultados de este estudio sugieren que existen umbrales para los murciélagos filostómidos en función del porcentaje de vegetación remanente. Sin embargo, no se encontraron consistencias entre los resultados obtenidos a escala local y a escala de paisaje en los tres niveles (1, 3 y 5 km), pues solamente algunas de las especies mantuvieron la misma respuesta en todas las escalas. A pesar de esto, los murciélagos mantuvieron una tendencia similar en el tipo de respuesta a escala de paisaje en los niveles de 1 y 3 km, y únicamente a 5 km la respuesta a la alteración del medio ambiente fue diferente en tres de las especies (*Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus* y *Glossophaga soricina*). Esto parece indicar que la frecuencia y abundancia de estas especies cambia de manera importante con valores por debajo o arriba de estos umbrales. Además, los resultados mostraron que, independientemente de las diferencias en la cantidad y grado de deforestación entre las unidades de paisaje, puede haber un umbral de hábitat diferente en los tres niveles, a pesar de mantener el mismo tipo de respuesta en la mayoría de las poblaciones. En otros trabajos, se ha reportado también que una misma especie puede exhibir diferentes umbrales en varios paisajes (Huggett, 2005; Mandujano y Estrada, 2005). Esto puede deberse a factores tales como los atributos de historia de vida de la especie, la calidad, configuración y grado de aislamiento del hábitat (Radford y Bennett, 2004).

Dependiendo si la respuesta es positiva o negativa a la pérdida de vegetación, tanto a escala local como de paisaje, se separaron de manera general a las especies en tres grupos. En el primero se agruparon a *Leptonycteris yerbabuena*, *Chiroderma salvini*, *Sturnira ludovici* y *Artibeus lituratus*, que al parecer a una escala local prefieren moverse en hábitats con vegetación arbórea, a pesar de que el paisaje se encuentre

deforestado. El segundo grupo lo integran *Sturnira lilium* y *Artibeus jamaicensis*, quienes mostraron que requieren fuertemente de un hábitat con cobertura arbórea presente para poderse desplazar en todas las escalas. Finalmente, en el tercer grupo se encuentran *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*, quienes al parecer a escala local prefieren desplazarse a través de hábitats abiertos, pero a escala de paisaje requieren de paisajes conservados para poder persistir.

A nivel de poblaciones, para Galindo-González (2004), los murciélagos pueden ser clasificados en tres grupos de acuerdo a su respuesta ante los cambios ambientales relacionados con las perturbaciones y la fragmentación del paisaje. En este trabajo no se registró ninguna de las especies clasificadas como especies “dependientes del hábitat” (Tipo I), las cuales prefieren habitar la selva continua o grandes fragmentos de selva. Esto podría ser porque en la región no existen actualmente remanentes extensos de selva, o bien, porque este tipo de especies nunca han habitado en la región.

Del segundo grupo, especies “vulnerables” (Tipo II) se registró únicamente a *Sturnira ludovici*, que puede habitar fragmentos de selva conservados, pero que puede utilizar también la vegetación ribereña y los corredores que atraviesan los pastizales, sin salir de esta protección a áreas totalmente abiertas. En este trabajo esta preferencia de hábitat se corrobora, ya que esta especie es de las que a una escala local prefieren moverse en hábitats con vegetación arbórea. A escala local, *S. ludovici* tuvo una respuesta positiva a la cobertura arbórea, con un punto de cambio de 59.615. Es decir, su abundancia y frecuencia aumentan significativamente cuando la cobertura arbórea es mayor a 59.61%.

Por último, al grupo de especies señaladas como “adaptables” (Tipo III) pertenecen la mayoría de las especies registradas en este estudio (*Leptonycteris yerbabuena*, *Chiroderma salvini*, *Artibeus lituratus*, *Sturnira lilium*, *Artibeus jamaicensis*, *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*). Galindo-González (2004) señala que al ser las más resistentes, toleran la transformación del ambiente y podrían utilizar tanto selvas como ambientes degradados y remanentes, vegetación ribereña, vegetación secundaria e incluso algunos árboles y arbustos aislados en los pastizales.

Esta tendencia también ha sido reportada para otros trabajos (Medellín *et al.*, 2000; Galindo-González y Sosa, 2003, De Jong, 1995).

Los umbrales y el tipo de respuesta para las poblaciones obtenidos con TITAN en este trabajo pueden ser comparables con los de Galindo-Gonzalez (2004). A pesar de que especies como *Leptonycteris yerbabuena*, *Chiroderma salvini*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira lilium* a una escala local prefieren moverse en lugares con vegetación arbórea, su adaptabilidad les permite aprovechar los recursos disponibles en todo el paisaje, aunque dicho paisaje haya perdido la cobertura de áreas con vegetación natural. Los umbrales registrados para estas especies tuvieron amplios intervalos: desde un 20-30% a un 70-80% de cobertura arbórea a lo largo del gradiente ambiental.

Contrario a lo sugerido por Galindo-Gonzalez (2004), en este trabajo *Sturnira lilium* y *Artibeus jamaicensis* mostraron que requieren de hábitat con cobertura arbórea. Estas especies tuvieron respuestas positivas a la cobertura en todas las escalas. A nivel local la especie más pequeña (*S. lilium*) mostró ser más sensible a la deforestación, con un punto de cambio al 81.63% de cobertura arbórea. Por su parte, la especie más grande (*A. jamaicensis*) mostró un umbral al 53.64% de cobertura. Sin embargo, a escala de paisaje de 1 y 3 km sus respuestas fueron idénticas (umbrales de 66.29 y 72.42%, respectivamente). Y finalmente, en el buffer de 5 km sus puntos de cambio se observaron al 71.25 y 78.61% de cobertura (*S. lilium* y *A. jamaicensis*, respectivamente). Es decir, en la región estudiada las frecuencias y abundancias relativas de estas especies disminuyen significativamente cuando la cobertura arbórea es menor a estos valores.

Por otro lado, *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus* mostraron que prefieren lugares abiertos para desplazarse, lo que podría explicarse en gran medida por sus hábitos alimentarios. En el caso de *D. rotundus*, se sugiere que por su gran adaptabilidad, esta especie registró umbrales con intervalos muy amplios que van desde un 20 a un 80% de presencia de cobertura vegetal. Se ha documentado una mayor abundancia de esta especie en lugares de vegetación ribereña, debido a que este tipo de hábitat le ofrece una mayor disponibilidad de alimento, por ejemplo gallinas o pequeños mamíferos que concentran su actividad en este tipo de hábitat

(Estrada y Coates-Estrada, 2002). Es importante señalar además que aunque *Desmodus rotundus* es un murciélago con una alimentación muy especializada, es considerablemente adaptable a las transformaciones antropogénicas, dado que su alimento lo proporciona principalmente el ganado (Galindo-Gonzalez, 2004). Por su parte, *Glossophaga soricina* es un murciélago nectarívoro y a pesar de esto, mostro una preferencia hacia zonas abiertas, contrario a lo reportado en estudios anteriores (Klingbeil y Willig, 2009; 2010). *G. soricina* presenta umbrales con intervalos entre 30-70% de presencia de cobertura vegetal lo cual denota su adaptabilidad. Se ha visto que algunos murciélagos visitan la vegetación primaria y secundaria durante sus vuelos de forrajeo, volando entre los distintos elementos del paisaje, incluyendo pastizales dedicados a la ganadería y bordes de vegetación riparia que cuentan con especies como *Ficus sp.* y *Parmentiera edulis*, de las cuales obtienen refugio, sombra y recursos alimentarios (Galindo-González et al., 2000; Galindo-González y Sosa, 2003). Otros estudios han documentado la presencia de esta especie en grandes fragmentos de bosques artificiales y en paisajes heterogéneos modificados por el hombre (parches de bosque y varios tipos de agroecosistemas) en otras localidades neotropicales (Estrada y Coates-Estrada, 2001; Aguirre *et al.*, 2003; Bernard y Fenton, 2003).

Se ha sugerido que los miembros de la familia Phyllostomidae funcionan como eficientes bioindicadores de las perturbaciones del hábitat debido a su alta riqueza de especies, la importancia como proveedores de servicios de los ecosistemas, así como la facilidad para su muestreo (Bernard y Fenton, 2007; Castro-Luna et al., 2007; Kunz y Parsons, 2009). Sin embargo, a nivel de comunidades los resultados de este trabajo sugieren que los murciélagos filostómidos como grupo no son particularmente sensibles a la pérdida de cobertura vegetal. Dado que los valores de IndVal obtenidos en la mayoría de los casos fueron relativamente bajos, se sugiere que los murciélagos no tuvieron una respuesta fuerte a la pérdida de vegetación, al menos a escala de paisaje. Estudios a ésta escala han reportado una mayor diversidad de murciélagos en paisajes que comprenden hábitats parcialmente deforestados, es decir, la abundancia y riqueza de la comunidad puede ser significativamente más altas en selva fragmentada que en selva continua (Gorresen y Willig, 2004; Klingbeil y Willig, 2009;

2010). Esto parece indicar que los ensambles de murciélagos pueden mostrar respuestas contundentes a la pérdida de la vegetación y al cambio de uso de la tierra, pero la dirección y la magnitud de la respuesta parece depender del grupo de murciélagos y del tipo de perturbación (Ávila-Cabadilla, 2012). García-Morales *et al.* (2013) reportan que puede haber distintos tipos de respuesta de los murciélagos a la pérdida de selvas en el Neotrópico, y que particularmente la familia Phyllostomidae al parecer es más abundante en sitios modificados por las actividades humanas.

Es importante tener en cuenta que por su habilidad de vuelo, los desplazamientos de los murciélagos pueden abarcar grandes distancias; así, el aislamiento de una comunidad debido a la fragmentación puede depender de varios factores. Por ejemplo, de las distancias entre los remanentes, la conectividad del paisaje y el comportamiento de cada una de las especies de murciélagos (Galindo-González, 2004). Además, se ha visto que la familia Phyllostomidae puede encontrarse en sistemas de cultivos agroforestales con respuestas favorablemente positivas (Estrada y Coates-Estrada, 2002; Pineda *et al.*, 2005; Castro-Luna y Galindo-González, 2011), posiblemente porque estos cultivos ofrecen recursos acordes con los hábitos alimentarios de este grupo de murciélagos. Dado que la mayoría de filostómidos son frugívoros y/o nectarívoros, algunos estudios han indicado que podrían alimentarse de los frutos y las flores de los cultivos neotropicales (Estrada y Coates-Estrada 2002, Clarke *et al.*, 2005; Castro-Luna y Galindo-González, 2011). Así, mientras que el dosel de los árboles de los sistemas de cultivos agroforestales les proporcionan refugio y algunos de los recursos naturales como alimento, los cultivos ubicados en el sotobosque pueden funcionar como una fuente adicional de alimentos, lo cual conlleva al aumento de su abundancia (Cruz-Lara *et al.*, 2004; Pineda *et al.*, 2005; Castro-Luna y Galindo-González, 2011).

A pesar de lo anterior, en este trabajo se descarta que la respuesta obtenida pueda ser homogénea por gremios tróficos, pues la respuesta tanto de las dos especies de nectarívoros (*Leptonycteris yerbabuena* y *Glossophaga soricina*) como de las demás especies que corresponden al grupo de los frugívoros es específica. Cada especie responde de manera muy distinta según sus adaptaciones para utilizar los distintos recursos del medio, como lo reportado en algunos trabajos (Cosson *et al.*,

1999; Mena, 2010). Aunque en otros lugares se ha visto que los frugívoros responden significativamente a la características del paisaje explotando densidades elevadas de recursos de alimento (Klingbeil y Willig, 2009; 2010).

La estimación de los umbrales específicos para cada población con el método de TITAN resulta útil para conocer la respuesta de los organismos ante un gradiente ambiental, debido a que esta información se confunde cuando se utilizan medidas agregadas a nivel de comunidad que oscurecen las respuesta específicas individuales. La respuesta a cualquier cambio ambiental probablemente difiere cuando se consideran diferentes gradientes, o la historia de vida específica para cada población. Discernir entre patrones de respuesta positivos y negativos tiene sentido desde una perspectiva amplia de conservación, pues existen pocas razones para esperar que todas las poblaciones de una comunidad respondan de la misma forma o en el mismo nivel ante la perturbación ambiental (Baker y King, 2010). La mayor ventaja de usar un método robusto como este fue la detección específica de los umbrales para cada una de las poblaciones de murciélagos filostómidos, asociándolos con medidas ambientales específicas que permitieron distinguir el tipo de respuesta y su magnitud a lo largo del gradiente. Sin embargo, es muy probable que el método TITAN requiera de un mayor número de puntos de muestreo a lo largo del gradiente ambiental, pues a pesar de contar con 6 puntos que cubrían una buena proporción de valores a lo largo de éste (alrededor de 20% a un 80% de cobertura), no se contó con valores por debajo de 20% o cercanos al menos a un 95% de cobertura vegetal. Es muy probable que con un mayor número de puntos de muestreo a través de este gradiente se pudieran esclarecer con más detalle las respuestas obtenidas por estos organismos, pues en un trabajo muy reciente realizado con artrópodos del suelo y TITAN (Cardoso *et al.*, 2013), el gradiente ambiental usado por los autores iba de un 14% a un 75% de disturbio, porcentajes cercanos a nuestro caso; sin embargo, ellos contaban con un gran número de sitios de muestreo con diferentes usos del suelo obteniendo resultados muy significativos. Por lo tanto, se sugiere que aumentando el número de unidades de paisaje a lo largo del gradiente se podrían esclarecer con mayor detalle los resultados reportados en este trabajo demostrando una mayor sensibilidad como grupo por parte de la familia Phyllostomidae.

En términos de conservación, durante los últimos años se ha reconocido que las áreas naturales protegidas son por lo general insuficientes para conservar la mayor parte de la biodiversidad. Se ha demostrado que fuera de éstas, las especies nativas pueden continuar viviendo en hábitats que, aunque sujetos a actividades productivas, mantienen la estructura y las funciones básicas de sus ecosistemas originales (Mena, 2010). Por ejemplo, las especies de murciélagos frugívoros funcionan como especies clave por su papel en la dispersión de semillas y cualquier impacto negativo en sus poblaciones podría afectar la regeneración de la cobertura vegetal en paisajes deforestados. En resumen, se sugieren algunos aspectos para la conservación de este grupo de murciélagos, y para mejorar los métodos de su estudio: 1) lograr la prevalencia de paisajes poco deforestados o con fragmentos de vegetación remanente con cierto grado de conservación; 2) lograr la prevalencia de vegetación y corredores ribereños; 3) procurar un aumento de la cobertura vegetal en los potreros de baja cobertura y, el aumento de la conectividad en el paisaje mediante el establecimiento de por ejemplo, cercas vivas; 4) ampliar este tipo de investigaciones a través de variados porcentajes de coberturas, abarcando más puntos de comparación tanto a escala local como a escala de paisaje; y 5) apoyo de otros métodos de muestreo, como lo es el uso de detectores ultrasónicos y telemetría, así como la posible colocación de las redes de niebla en estratos un poco más altos para el registro de un número mayor de organismos (e incluso especies) para la zona.

8. CONCLUSIONES

- Los porcentajes de cobertura arbórea a escala local y de selva remanente a escala de paisaje mostraron un gradiente ambiental de pérdida de vegetación: de 93.78 a 28.38% a escala local, y de 50.81 a 3.86% a 1 km, de 64.39 a 18.85% a 3 km y de 79.22 a 16.28% a 5 km en las seis unidades de paisaje muestreadas.
- Se registraron 11 especies de murciélagos filostómidos en la zona de estudio, representadas en un 86% por los individuos de las especies de la subfamilia Stenodermatinae. La especie más abundante con un 25% del total del número de individuos fue *Sturnira ludovici*, y la menos abundante *Glossophaga morenoi* con solo un individuo. La riqueza de murciélagos no varió a lo largo del gradiente ambiental, pero la abundancia sí disminuyó en las unidades con menor cobertura vegetal.
- A escala local las poblaciones con respuesta positiva (*Leptonycteris yerbabuena*, *Chiroderma salvini*, *Sturnira ludovici*, *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus* y *Artibeus jamaicensis*) prefieren un porcentaje por arriba del 50% de cobertura arbórea, mientras que las poblaciones de *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus* tienen una respuesta negativa a la cobertura, con valores altos de IndVal cuando la cobertura arbórea es menor al 49%. A nivel de comunidades los puntos de cambio variaron de 47 a 68% de cobertura de dosel.
- A escala de paisaje, a 1 km, la mitad de las poblaciones mostraron una respuesta positiva con preferencia hacia paisajes por arriba del 32% de cobertura vegetal remanente, y las especies con respuesta negativa a partir de un 20% de vegetación. A nivel de comunidades, los puntos de cambio variaron de 20 a 66% de presencia de vegetación. A 3 km, la mitad de las poblaciones también mostraron una respuesta positiva y requieren paisajes con un mínimo de 30% de vegetación remanente y las especies con respuesta negativa un

mínimo de 29% de cobertura para estar presentes. A nivel de comunidades, los puntos de cambio fueron de 29 a 72% de vegetación. Finalmente, a 5 km, hay una preferencia por paisajes con cobertura vegetal por arriba del 71% de selva remanente para las tres especies con respuesta positiva y por un 28% de cobertura para las demás especies con respuesta negativa. A nivel de comunidades la preferencia fue por un intervalo de 28 a 72% de presencia de cobertura vegetal.

- En general, a nivel de poblaciones se observó que las especies de murciélagos filostómidos mostraron una distinta sensibilidad a la pérdida de vegetación a través del gradiente ambiental. Sin embargo, a nivel de comunidades, los resultados sugirieron que los murciélagos filostómidos como grupo no fueron particularmente sensibles a la pérdida de cobertura vegetal en el área de estudio.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, L. F., Lens, L., Van Damme, R. y Matthysen, E. 2003. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a neotropical savanna in Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 367-374.
- Andersen, T., Carstensen, J., Hernandez-Garcia, E. y Duarte, C. M. 2009. Ecological regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 49-57.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Avila-Cabadilla, L. D., Sanchez-Azofeifa, G. A., Stoner, K. E., Alvarez-Añorve, M. Y. y Quesada, M. y Portillo-Quintero, C. A. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE* 7: 1-13.
- Baker, M. E. y King, R. S. 2010. A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 25-37.
- Bernard, A. y Fenton, M. B. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35: 262-277.
- Bernard, E. y Fenton, M. B. 2007. Bats in a fragmented landscape: species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarem, Central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation* 134: 332-343.
- Bierregaard, R. O., Kapos, V., Dos Santos, A. A. y Hutchings, R. W. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments: a prospective comparison of fragments and continuous forest. *BioScience* 42: 859-866.
- Bolger, D. T., Alberts, A. C. y Soulé, M. E. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *American Naturalist* 137: 155-166.
- Brenden, T. O., Wang, L. y Su, Z. 2008. Quantitative identification of disturbance thresholds in support of aquatic resource management. *Environmental Management* 42: 821-832.
- Castro-Luna, A., Sosa, V. J. y Castillo-Campo, 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.
- Castro-Luna, A. y Galindo-González, J. 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., Pio, D. V. y Racey, P. A. 2005. A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. *Conservation Biology* 19: 1194-1204.

- Clements, W. H., Vieira, N. K. N. y Sonderegger, D. L. 2010. Use of ecological thresholds to assess recovery in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 1017-1023.
- Cosson, J. F., Pons, J. M. y Masson, D. 1999. Effect of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 515-534.
- Cristobal-Azkarate, J., Veá, J. J., Ascencio, N. y Rodríguez-Luna, E. 2005. Biogeographical and floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in rainforest fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 67: 209-222.
- Crockett, C. M. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19: 549-578.
- Cruz-Lara, L. E., Lorenzo, C., Soto, L., Naranjo, E. y Ramírez-Marcial, N. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 63-81.
- DeLuca, W. V., Studds, C., King, R. S., y Marra, P. P. 2008. Coastal development and the integrity of estuarine waterbird communities: threshold responses and the importance of scale. *Biological Conservation* 141: 2669-2678.
- De Jong, J. 1995. Habitat use and species richness of bats in patchy landscape. *Acta Theriologica* 40: 237-248.
- Dodds, W. K., Clements, W. H., Gido, K., Hilderbrand, R. H. y King, R. S. 2010. Thresholds, breakpoints, and nonlinearity in freshwaters as related to management. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 988-997.
- Drinnan, I. N. 2005. The search for fragmentation thresholds in a Southern Sydney Suburb. *Biological Conservation* 124: 339-349.
- Ellis, J. E., y Swift, D. M. 1988. Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *Journal of Range Management* 41: 450-459.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rainforest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24: 94-102.
- Estrada A. y Coates-Estrada, R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237-245.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Merritt, J. D. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309-318.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.

- Fenton, M. B., Acharya, L. D., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., Syme, D. M. y Adkins, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24: 440-446.
- Friedel, M. H. 1991. Range condition assessment and the concept of thresholds: a viewpoint. *Journal of Range Management* 44: 422-426.
- Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 239-243.
- Galindo-González, J. 2007. Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones de mamíferos; el caso de los murciélagos de los Tuxtlas, Veracruz. En: Sánchez Rojas, G. y Rojas-Martínez, A. (Eds). 2007. *Tópicos en Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de mamíferos*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pp. 97-114.
- Galindo-González, J. y Sosa, V. J. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist* 48: 579-589.
- García-Estrada, C., Damon, A., Sánchez Hernández, C., Soto Pinto, L., Ibarra Núñez, G. 2006. Bat diversity in montane rainforest and shaded coffee under different management regimes in southeastern Chiapas, Mexico. *Biological Conservation* 132: 351-361.
- García-Morales, R., Badano, E. I. y Moreno, C. E. 2013. Response of Neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology*. En prensa.
- Giannini, N. P. y Kalko, K. V. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105: 209-220.
- Gilbert, K. A. 2003. Primates and fragmentation of Amazon forest. En: Marsh, L. K. (Ed) *Primates in fragments: Ecology and Conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, N.Y. Pp. 145-157.
- Gorresen, P. M. y Willig, M. R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85: 688-697.
- Groffman, P. M., Baron, J. S., Blett, T., Gold, A. J., Goodman, I., Gunderson, L. H., Levinson, B. M., Palmer, M. A., Paerl, H. W., Peterson, G. D., Poff, N. L., Rejeski, D. W., Reynolds, J. F., Turner, M. G., Weathers, K. C. y Wiens, J. 2006. Ecological thresholds: the key to successful environmental management or an important concept with no practical application? *Ecosystems* 9: 1-13.
- Hanski, I. y Ovaskainen, O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16: 666-673.
- Hansson, L., Fahrig, L. y Merriam, G. 1995. (Eds). *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman & Hall.
- Haynes, K. J. y Cronin, J. T. 2004. Confounding of patch quality and matrix effects in herbivore movement studies. *Landscape Ecology* 19: 119-124.

- Hilderbrand, R. H., Utz, R. M., Stranko, S. A. y Raesly, R. L. 2010. Applying thresholds to forecast potential biodiversity loss from human development. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 1009-1016.
- Hill, J. E. y Smith, J. D. 1984. *Bats a natural history*. University Texas Press, Austin. Pp. 243.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- Homan, R. N., Windmiller, B. R. y Reed, J. M. 2004. Critical thresholds associated with habitat loss for two vernal pool-breeding amphibians. *Ecological Applications* 14: 1547-1553.
- Huggett, A. J. 2005. The concept and utility of 'ecological thresholds' in biodiversity conservation. *Biological Conservation* 124: 301-310.
- INEGI. 1992. Síntesis geográfica del estado de Hidalgo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes. Pp. 134.
- INEGI. 2011. Imagen de satélite, escala 1: 50,000. <http://www.inegi.org.mx/inegi/default.aspx>. Fecha de consulta: Octubre de 2011.
- Kalko, E. K. 1997. Diversity in tropical bats. En: Urlich, H. (Ed). *Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems*. Alemania. Pp. 13-43.
- Kalko, E. K., Friemel, D. Jr., Handley, C. O. y Schnitzler, H. 1999. Roosting and foraging behavior of two neotropical gleaning bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica* 31: 344-353.
- King, R. S. y Baker, M. E. 2010. Considerations for analyzing ecological community thresholds in response to anthropogenic environmental gradients. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 998-1008.
- King, R. S. y Richardson, C. J. 2003. Integrating bioassessment and ecological risk assessment: an approach to developing numerical water-quality criteria. *Environmental Management* 31: 795-809.
- King, R. S., DeLuca, W. V., Whigham, D. F. y Marra, P. P. 2007. Threshold effects of coastal urbanization on *Phragmites australis* (common reed) abundance and foliar nitrogen in Chesapeake Bay. *Estuaries and Coasts* 30: 469-481.
- Klingbeil, B. T. y 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. y 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. y Fenton, M. B. 2003. *Bat ecology*. Chicago: The University of Chicago Press. Pp. 799.

- Kunz, T. H. y Kurta, A. 1988. Capture methods and holding devices. Pp. 1-29. En: Ecological and behavioral methods for the study bats. Kunz, T. H. (Eds). Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kunz, T. H. y Parsons, S. (Eds). 2009. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD
- Laval, R. K., y Rodríguez, B. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Bats. Costa Rica, Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Pp 320.
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource variability. Ecology 65: 538-548.
- Lemmon, P. 1956. A spherical densitometer for estimating forest overstorey density. Forest Science 2: 314-320.
- Lindenmayer, D. B. y Luck, G. A. 2005. Synthesis: thresholds in conservation and management. Biological Conservation 124: 351-354.
- Lindenmayer, D. B., Fisher, J. y Cunningham, R. B. 2005. Native vegetation cover thresholds associated with species responses. Biological Conservation 124: 311-316.
- Luck, G. W. 2005. An introduction to ecological thresholds. Biological Conservation 124: 299-300.
- Mandujano, S. y Estrada, A. 2005. Detección de umbrales de área y distancia de aislamiento para la ocupación de fragmentos de selva por monos aulladores, *Alouatta palliata*, en los Tuxtlas, México. Universidad y Ciencia 2: 11-21.
- Mandujano, S., Escobedo-Morales, L. A., Palacios-Silva, R., Arroyo-Rodríguez, V. y Rodríguez-Toledo, E. M. 2005. A metapopulation approach to conserving the howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico. En: Estrada, A., Garver, P. A., Pavelka, M. S. M., Luecke, L. G. (Eds) New perspectives in the study of mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior and conservation. Kluwer Press, N. Y. Pp. 513-538.
- Martin, K. L. y Kirkman, L. K. 2009. Management of ecological thresholds to reestablish disturbance-maintained herbaceous wetlands of the south-eastern USA. Journal of Applied Ecology 46: 906-914.
- Masera, O. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. Grupo interdisciplinario de Tecnología Rural Apropiada. Michoacán, México. Documento de trabajo 19: 1-15.
- May, R. M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. Nature 269: 471-477.
- Medellín, A. R. y Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. Biotropica 31: 478-485.
- Medellín, R. A. Equihua, M. y Amin, M. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. Conservation Biology 14: 1666-1675.

- Medellín, R. A., Arita, H. y Sánchez-Hernández, O. 2008. Identificación de los Murciélagos de México clave de campo. 2da Edición. Publicaciones Especiales Núm. 2. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México. Pp. 83.
- Mejenes-López, S. M. A., Hernández-Bautista, M., Barragán-Torres, J. y Pacheco, R. J. 2010. Los mamíferos en el estado de Hidalgo, México. *Therya* 3: 161-188.
- Mena, J. L. 2010. Repuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. *Revista Peruana de Biología* 17: 277-284.
- Morrison, D. W. 1978. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy* 59: 622-624.
- Noss, R. F. y Csuti, B. 1994. Habitat fragmentation. Pp. 237-264. En: Meffe, G. K., Carroll, C. R. y Contributors. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer associates. Massachussets.
- Ovaskainen, O. y Hanski, I. 2004. Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. En: Hanski, I. y Gaggiotti, O. E. (Eds) *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press, Burlington, M. A.: 73-103.
- Parker, M. y Mac Nally, R. 2002. Habitat loss and the habitat fragmentation threshold: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. *Biological Conservation* 105: 217-229.
- Paul, J. F. y McDonald, M. E. 2005. Development of empirical, geographically specific water quality criteria: a conditional probability analysis approach. *Journal of the American Water Resources Association* 41: 1211-1223.
- Pech-Canche, J. M., MacSwiney, C. y Estrella, E. 2010. Importancia de los detectores ultrasónicos para mejorar los inventarios de murciélagos Neotropicales. *Therya* 3: 221-228.
- Pérez-Torres, J. y Ahumada, J. A. 2004. Murciélagos en bosques altos-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). *Universitas Scientiarum. Revista de la Facultad de Ciencias Pontificia Universidad Javeriana* 9: 33-46.
- Perrings, C. y Opschoor, H. 1994. The loss of biological diversity: some policy implications. *Environmental and Resource Economics* 4: 1-11.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F. y Halffter, G. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology* 19: 400-410.
- Primack, R. B. 2006. *Essentials of Conservation Biology*. 4th Ed. Habitat destruction. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Pp. 177-188.
- Puig, 1991. *Vegetación de la Huasteca, México. Estudio fitogeográfico y ecológico*. Instituto de Ecología. México.
- Qian, S. S., King, R. S. y Richardson, C. J. 2003. Two methods for the detection of environmental thresholds. *Ecological Modelling* 166: 87-97.

- Qian, S. S., Pan, Y. y King, R. S. 2004. Soil total phosphorus threshold in the Everglades: a Bayesian changepoint analysis for multinomial response data. *Ecological Indicators* 4: 29-37.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Radford, J. Q. y Bennett, A. F. 2004. Thresholds in landscape parameters: occurrence of the white-browed treecreeper *Climacteris affinis* in Victoria, Australia. *Biological Conservation* 117: 375-391.
- Radford, J. Q., Bennett, A. F. y Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317-337.
- Ramírez-Pulido, J., Arroyo-Cabrales, J., y Castro-Campillo, A. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 21: 21-82.
- Roland, J. y Taylor, P. D. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* 386: 710-713.
- Santos, T. y Tellería, J. L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15: 3-12.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Schultz, C. B. y Crone, E. E. 2005. Patch size and connectivity thresholds for butterfly habitat restoration. *Conservation Biology* 19: 887-896.
- Schulze M. D., Seavy N. E. y Whitacre D. F. 2000. A comparison of phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forest fragments of a slash-and burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica* 32: 174-184.
- Simmons, N. B. 2005. Orden Chiroptera. Pp. 312-529. En: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Third edition, Volume 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Smol, J. P., Wolfe, A. P. y Birks, H. J. B. 2005. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 4397-4402.
- Sonderegger, D. L., Wang, H., Clements, W. H. y Noon, B. R. 2009. Using Sizer to detect thresholds in ecological data. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 190-195.
- Soranno, P. A., Cheruvilil, K. S., Stevenson, R. J., Rollins, S. L., Holden, S. W., Heaton, S. y Torng, E. K. 2008. A framework for developing ecosystem-specific nutrient criteria: integrating biological thresholds with predictive modeling. *Limnology and Oceanography* 53: 773-787.
- Suding, K. N. y Hobbs, R. J. 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 271-279.

- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S. y Mosseler, A. 2009. Forest resilience, biodiversity, and climate change: a synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Technical Series No. 43. Montreal, Canadá, Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica.
- Toms, J. D. y Lesperance, M. L. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology* 84: 2034-2041.
- Villavicencio-Nieto, M. A. y Pérez-Escandón, E. 2005. Guía de la flora útil de la Huasteca y la zona otomí-Tepéhua, Hidalgo, I. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca. Pp. 171.
- Walsh, C. J., Fletcher, T. D. y Ladson, A. R. 2005. Stream restoration in urban catchments through redesigning stormwater systems: looking to the catchment to save the stream. *Journal of the North American Benthological Society* 24: 690-705.
- Warburton, N. H. 1997. Structure and conservation of forest avifauna in isolated rainforest remnants in tropical Australia. Pp. 190-206. En: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. (Eds). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Westoby, M., Walker, B. H. y Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.
- Wetterer, A. L., Rockman, M. V. y Simmons, N. B. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia, Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 248: 1-200.
- Wilson, D. E. y Reeder, D. M. (Eds). 2005. *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference, third edition*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 2142.
- With, K. A. 2004. Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. En: Hanski, I. y Gaggiotti, O. E. (Eds). *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press, Burlington, MA. Pp. 23-44.
- With, K. A. y King, A. W. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* 13: 314-326.

11. APÉNDICES

APÉNDICE A. Threshold Indicator Taxa ANalysis (TITAN)

Baker y King (2010) proponen este método novedoso de análisis que *mediante el uso de especies indicadoras integra la ocurrencia, abundancia y direccionalidad de las respuestas de las poblaciones*. Puede diferenciar la dirección de respuesta, magnitud y ubicación de los cambios en las poblaciones, así como valorar la incertidumbre de la ubicación y la sincronía de los puntos de cambio de las poblaciones como evidencia de umbrales a nivel de comunidad. TITAN es capaz de distinguir respuestas negativas de las poblaciones (Z-) o positivas (Z+) y rastrear las respuestas acumuladas de las poblaciones que declinan (*sumZ-*) e incrementan (*sumZ+*) en la comunidad.

En este trabajo, los autores usaron dos conjuntos de datos simulados para evaluar cómo trabaja el paquete con poblaciones con distribuciones distintas, cómo clasifica las respuestas y cómo detecta los puntos de cambio. TITAN identificó correctamente los umbrales para las poblaciones y comunidades en más del 99% de 500 versiones únicas de cada simulación demostrando su eficiencia y flexibilidad. La primera simulación involucró 8 abundancias de poblaciones a lo largo de un gradiente ambiental uniformemente distribuido, en la cual TITAN acertadamente interpretó tanto poblaciones positivas como negativas sin importar su posición relativa a lo largo de gradiente, mientras que los índices de diagnóstico ayudaron a distinguir las distribuciones específicas para cada población. Las 8 poblaciones produjeron asignaciones indicadoras y puntos de cambio consistentes así como puntuaciones IndVal significativas ($P \leq 0.05$) en al menos 46% de las 500 series de datos. Con respecto al nivel de comunidad la *sum(Z-)* llegó a una media de 39.97 (promedio=40.21) correspondiendo de manera cercana con el verdadero valor del umbral de 40 para los valores de las poblaciones indicadoras negativas, y la media de la *sum(Z+)* llegó a un máximo de 60.04 (promedio=60.22) cerca del umbral simulado de 60. El segundo escenario involucró distribuciones similares del gradiente ambiental para contrastar las respuestas de los umbrales con datos ruidosos y generalizados, distribuciones en forma de cuña típicas de respuestas complejas de una

población a múltiples factores limitantes. Las 8 poblaciones produjeron asignaciones indicadoras y puntos de cambio consistentes con puntuaciones IndVal significativas ($P \leq 0.05$) en más del 43% de las 500 series de datos. A nivel de la comunidad TITAN $sum(Z^-)$ llegó a un máximo en la media de 20.17 (promedio=20.02) correspondiendo de manera cercana con el verdadero valor del umbral de 20 para las poblaciones indicadoras negativas, mientras que la $sum(Z^+)$ llegó hasta 70.21 (promedio=69.78) y mostró apropiadamente una amplia distribución de frecuencias acumuladas de puntos de cambio (Baker y King, 2010).

En otra trabajo, King y Baker (2010) denotan las implicaciones de utilizar estadísticas totales de la comunidad, tales como la riqueza de las poblaciones o los índices de Integridad Biótica (IBI), para la detección de umbrales en respuesta a gradientes ambientales antropogénicos. Utilizaron TITAN, para la identificación de los cambios sincrónicos en la distribución de múltiples poblaciones como evidencia de un umbral ecológico de la comunidad. Examinaron la respuesta de una comunidad de macroinvertebrados a un gradiente de cobertura impermeable con una base de datos de biomonitorio para mostrar que los indicadores representativos de la comunidad son relativamente insensibles a la disminución del umbral sincrónico de las distintas poblaciones más numerosas. Reprodujeron esas relaciones de respuesta con un conjunto de datos simulados de la comunidad con características similares para demostrar que las respuestas lineales de la comunidad a gradientes antropogénicos pueden ocurrir como un resultado de la agregación de los taxones múltiples en un solo valor por unidad de muestreo, a pesar de la fuerte no-linealidad en respuesta de la comunidad.

En otra publicación, King *et al.* (2011) identificaron la ubicación y la magnitud de los cambios en la frecuencia y abundancia de los taxones individuales de macroinvertebrados a lo largo de un gradiente ambiental, y estimaron la relación sincrónica de los cambios como una métrica de un umbral a nivel de comunidad. Aplicaron TITAN a una base de datos correspondiente a un extenso biomonitorio en una corriente de Maryland para evaluar la respuesta de la comunidad a la urbanización que implícitamente asume una disminución o aumento de los distintos taxones en los diferentes niveles de la urbanización de forma incremental.

Documentaron una clara disminución del umbral de 110 de 238 taxones en respuesta a los bajos niveles de la cubierta impermeable. Aproximadamente, el 80% de los taxones declinaron entre 0.5% y 2% y fueron relativamente pocas las especies que mostraron respuestas positivas a la cobertura impermeable cada vez mayor.

En un trabajo más, King y Baker (2011) enfatizan la necesidad de una visión alternativa de los umbrales ecológicos de la comunidad y los análisis correspondientes para su detección, como complemento a otros métodos univariados para la identificación de umbrales, pues con TITAN es posible encontrar el valor de un gradiente ambiental que produce el mayor cambio en la abundancia de las especies dentro de una muestra de la población, además de poder distinguir entre el aumento y la disminución de los taxones por separado, facilitando la comparación de la magnitud de la respuesta, como evidencia de un umbral de la comunidad. Además, comparan algunos trabajos en los que se analizaron las respuestas de la comunidad de macroinvertebrados a un gradiente de intensidad urbana en Baltimore-Washington, realizado con métodos univariados en comparación con TITAN. Encontraron que TITAN demuestra cambios sincrónicos en muchos taxones y una fuerte evidencia de los umbrales comunitarios, los cuales se ven oscurecidos con otros métodos. Finalmente, determinaron que los resultados apoyan la conclusión de que niveles aun alarmantemente bajos de urbanización pueden conducir a cambios rápidos en la condición biológica de los arroyos.

Recientemente, Kail *et al.* (2012) reportan un estudio en el que trataron de identificar las emisiones antropogénicas que actúan como factores limitantes para el desarrollo ecológico de los invertebrados en tres bases de datos de los ríos europeos. Así mismo, identificaron los valores de umbral por encima del cual hay una disminución rápida del estado ecológico, con el propósito de representar un punto de alcance para la restauración. Finalmente, compararon los valores de los umbrales utilizando dos diferentes métodos estadísticos, uno con las variables agregadas de respuesta como indicadores biológicos y otro con las respuestas específicas de cada taxón para obtener umbrales separados de la comunidad para la respuesta negativa de la sensibilidad y la respuesta positiva de las especies tolerantes, con TITAN. Los umbrales obtenidos para las variables de respuesta agregada y los umbrales de la

comunidad para los taxones sensibles se encontraban en buen acuerdo con los valores reportados en la literatura, pero difirieron marcadamente en función del método estadístico utilizado. Sin embargo, resaltan la importancia de obtener un umbral para una variable de respuesta agregada, que incluya la respuesta negativa y la respuesta positiva, y por lo tanto, refleje el funcionamiento del ecosistema, y el umbral de la comunidad de los taxones sensibles específicos sobre la base de las respuestas negativas, lo que es, posiblemente, más adecuado para las especies en temas de conservación.

Hace poco, Cardoso *et al.*, (2013) en un estudio con artrópodos del suelo a lo largo de un gradiente ambiental de perturbación, demostraron que TITAN refleja de forma realista los patrones de perturbación especialmente en zonas de amortiguamiento (ecotonos) entre las categorías de uso de suelo. Mediante la estimación de los umbrales de perturbación de las especies a través del gradiente se mostró que las especies asociadas significativamente con baja perturbación difieren de los asociados con una alta perturbación en su origen biogeográfico (endémicas, nativas no endémicas y exóticas) y taxonomía (orden). Además, sugieren que la cartografía de los umbrales de perturbación a nivel de comunidad puede revelar áreas de mayor interés para la conservación ya que pueden albergar especies nativas sensibles a los altos niveles de perturbación. Lo cual puede ser útil cuando los procesos locales y regionales han de reflejarse en las medidas individuales de perturbación.

A pesar de que TITAN provee una alternativa sensible y novedosa a los métodos existentes para evaluar los umbrales de las comunidades, hasta el momento sólo se han documentado trabajos con grupos de macroinvertebrados, por lo que es necesario ampliar su aplicación a la detección de umbrales ecológicos con otros grupos biológicos.

Cálculo de componentes

TITAN combina el análisis de punto de cambio (Fig. A1) y el análisis de especies indicadoras. El análisis de punto de cambio (nCPA) es una técnica que ordena y divide las observaciones a lo largo de un gradiente ambiental. La división óptima se obtiene

al comparar la disimilitud dentro de grupos y entre grupos determinada por una distancia métrica ecológica seleccionada por el usuario. TITAN reemplaza la respuesta de disimilitud agregada a nivel de comunidad del nCPA con puntajes de valores indicadores (IndVal) específicos para cada taxón del análisis de especies indicadoras (Dufrêne y Legendre, 1997). El IndVal es un método para identificar especies indicadoras en datos biológicos ruidosos, depurando dendrogramas de un análisis jerárquico de clúster a un número óptimo de grupos, o evaluando cómo la agrupación de unidades de muestreo explica la distribución de especies (Dufrêne y Legendre, 1997).

El análisis de especies indicadoras produce un valor (IndVal) que estima la asociación de cada taxón con un grupo de muestras, por ejemplo, de un tipo de hábitat. Por lo tanto, dos puntajes IndVal son calculados para un solo taxón en una clasificación de dos grupos. Los puntajes IndVal son un producto de la abundancia relativa entre grupos, y la frecuencia de ocurrencia dentro del grupo. IndVal usa la frecuencia de ocurrencia dentro de cada grupo para evaluar la abundancia relativa de un taxón con respecto a qué tan consistentemente es observado en cada grupo. Una gran abundancia dentro de un grupo de muestreo resulta en un valor IndVal mayor solo si el taxón también ocurre con gran regularidad dentro del mismo grupo. Los valores de IndVal van del 0% al 100% con un valor de 100 indicando que el taxón fue colectado en cada uno de los muestreos dentro de un grupo y ni una vez en cualquier otro grupo. De la misma forma, en una clasificación de dos grupos, un valor de 50 puede significar que el taxón ocurrió en la mitad de las muestras en un solo grupo, o en abundancias iguales en todas las muestras en ambos grupos.

Identificación del punto de cambio y la incertidumbre para una población

TITAN utiliza los valores IndVal para identificar los puntos de cambio (Fig. A1) a lo largo de un gradiente ambiental continuo (x ; Tabla A1, Paso 1). Los puntos intermedios entre los valores observados de x son candidatos a puntos de cambio (x_i) que son usados para dividir de manera iterativa las observaciones en dos grupos, y por lo tanto produce dos valores IndVal en cada división (Tabla A1, Paso 2.1). La magnitud relativa de los valores IndVal para grupos a cada lado de los puntos de

cambio candidatos (Fig. A1) refleja si un taxón muestra mayor asociación con el lado izquierdo (respuesta negativa con respecto a x) o el lado derecho (respuesta positiva) de cada lado de la división (Tabla A1, Paso 2.1 C, D). Entre mayor sea la diferencia en la fidelidad (asociación) de la población creada por una división en particular, mayor será el valor IndVal para uno de los dos grupos. El valor IndVal mayor en cada división y el lado de la división en el cual ocurre son retenidos para una comparación con aquellos otros que sean candidatos para puntos de cambio. En la práctica se usan un grupo mínimo de cinco observaciones, de modo que para cada muestra de n observaciones y dependiendo del número de valores únicos de x observados, TITAN comprará hasta $2n-20$ valores IndVal para cada población (es decir, para $2n$ IndVals en cada división, menos de diez muestras y divisiones son necesarias para satisfacer el tamaño de grupo mínimo). Cualquier valor de x resultante en un IndVal máximo entre candidatos de división es identificado como el punto de cambio observado para la partición óptima para esa población.

TITAN estima la incertidumbre que rodea a las respuestas específicas para cada población usando la distribución de los puntos de cambio a lo largo de una serie de réplicas bootstrap de la serie completa de datos (Tabla A1, Paso 3). El procedimiento bootstrap es necesario ya que a diferencia de una clasificación de grupo *a priori* requerida para el análisis de especies indicadoras, la partición de grupo óptima a lo largo de x es inicialmente desconocida para TITAN, y ese es de hecho el objetivo del análisis. Mientras que el procedimiento de permutación es usado para estimar la probabilidad de que un IndVal igual o mayor pueda ser obtenido a partir de datos al azar, el procedimiento bootstrap estima la incertidumbre alrededor de las locaciones del punto de cambio (partición óptima a lo largo de x), al igual que la consistencia en la dirección de respuesta de cada taxón (negativa o positiva). La variabilidad en la locación del punto de cambio, la direccionalidad (positiva o negativa con respecto a x) y la magnitud (relativa a la ausencia de estructura a lo largo de x) constituye la información contenida del *indicador de respuesta* para cada taxón en TITAN.

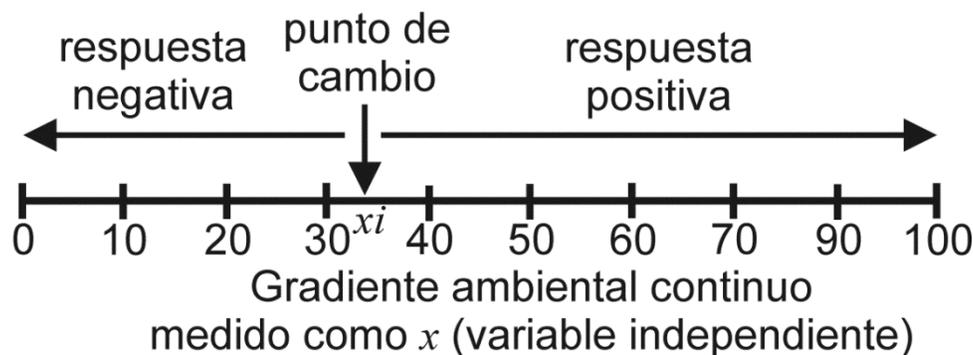


Figura A1. Identificación de sitios candidatos a punto de cambio (x_i), en donde se identifican los dos tipos de respuesta (positiva o negativa) con respecto a x .

Tabla A1. Diagrama de flujo para TITAN (tomado de Baker y King, 2010).

1. Preliminares

- A. Ordenar n unidades de muestra a lo largo de la variable predictiva, x . Identificar puntos intermedios entre valores únicos de x como candidatos a puntos de cambio, x_i
- B. Definir la n mínima para calcular IndVal [candidatos a divisiones son puntos intermedios que satisfacen el criterio n mínimo]

2. IndVals para cada candidato a punto de cambio

2.1 Para cada población

- A. Calcular valores IndVal de las muestras agrupadas por debajo y por arriba de cada candidato a punto de cambio x_i
- B. Comparar IndVals por encima y por debajo de cada x_i , conservar el valor más alto
- C. Identificar el máximo IndVal a lo largo de todas las x_i , el punto de cambio observado x_{cp} corresponde al valor de x
- D. Asignar la población a grupos de respuesta positivos o negativos

2.2 Permutación

Repetir el paso a con cada una de las ≥ 250 permutaciones al azar (re aleatorización) de x para estimar la frecuencia de obtención de IndVal al azar \geq al IndVal (p) observado, y la media y desviación estándar de los IndVal al azar.

3. Umbrales ecológicos de la comunidad para múltiples poblaciones y puntos de cambio

- A. Estandarizar los IndVals observados como valores z usando la media y la desviación estándar de los IndVal permutados
- B. Sumar los valores z de las poblaciones individuales por asignación de respuesta de grupo para cada candidato de punto de cambio x_i
- C. Identificar los valores x correspondientes para $\text{sum}(Z^-)$ y $\text{sum}(Z^+)$ máxima como puntos de cambio a nivel de comunidad

4. Estimación bootstrap de la incertidumbre (muestreo con reemplazamiento)

Repetir los pasos 1-3 con ≥ 100 réplicas bootstrap de n unidades de muestra.

5. Diagnóstico e interpretación

- A. Usar bootstrap para estimar límites de confianza empíricos para $\text{sum}(Z^-)$ y $\text{sum}(Z^+)$, y puntos de cambio específicos para cada población.
- B. Calcular la *pureza* para cada taxón como una proporción de las réplicas bootstrap cuyos grupos de asignación concuerdan con las asignaciones observadas, y *confianza* como la proporción de réplicas cuyos valores IndVal p máximos \leq a un nivel- α definido por el usuario.
- C. Clasificar las poblaciones como indicadores importantes definidos por el usuario utilizando los valores de corte de pureza, fidelidad y ancho de los intervalos de confianza, utilizar estas poblaciones indicadoras para interpretar los umbrales a nivel de comunidad.

Dos importantes índices diagnóstico que miden la calidad de la respuesta del indicador para cualquier taxón son obtenidos por medio del muestreo bootstrap: pureza y confianza. El indicador *pureza* es la proporción de direcciones de respuesta del punto de cambio (positiva o negativa) a lo largo de las réplicas bootstrap que concuerdan con la respuesta observada. Los indicadores de pureza (es decir, pureza ≥ 0.95) son consistentemente asignados a la misma dirección de respuesta, sin importar la abundancia y distribución de las frecuencias generadas por el re muestreo de los datos originales.

Si el remuestreo bootstrap altera de manera sustancial la probabilidad de obtener un IndVal igual o mayor basado en 250 permutaciones de los datos, entonces ese taxón en particular no es un indicador confiable. El indicador *confianza* se estima por la proporción de puntos de cambio bootstrap cuyos valores IndVal consistentemente resultan en valores P por debajo de uno o más niveles de probabilidad determinados por el usuario (es decir, $P \leq 0.05$). Los valores confiables (es decir ≥ 0.95 de las réplicas bootstrap que consigan $P \leq 0.05$, o algún otra proporción de réplicas definida por el usuario) son aquellos con el IndVal máximo alto, repetible y consistente.

Para cada población indicadora de pureza, TITAN usa réplicas bootstrap para estimar cuantiles empíricos para la distribución del punto de cambio. Las estimaciones en la variación de los puntos de cambio resaltan la incertidumbre en la localización del IndVal máximo con respecto a x . Respuestas claras, no lineales en la abundancia de una población se reflejan en intervalos relativamente estrechos entre los cuantiles superior e inferior del punto de cambio (por ejemplo, 5%, 95%), mientras que las poblaciones con respuestas lineales o más graduales tienen intervalos de cuantiles amplios que se distribuyen a lo largo de la mayoría del rango de x .

Identificación de umbrales ecológicos de las comunidades

Una vez que los IndVals para cada candidatos a punto de cambio y la población han sido clasificados de acuerdo a la dirección de respuesta, la respuesta agregada para todos las poblaciones indicadoras en cada punto de cambio candidato puede ser

usado como evidencia de un umbral a nivel de comunidad. Dufrêne y Legendre (1997) recomendaron que el número de grupos resultante en la suma más grande de valores IndVal (valores significativos en $P < 0.05$ u otros criterios) se consideran óptimos. Esta aproximación usa la señal acumulada mayor de IndVal para distinguir entre grupos, ya sea de una sola población o de muchas poblaciones, debido a que la meta principal es facilitar la precisa clasificación de observaciones nuevas usando poblaciones más características de cada grupo. En contraste, la evidencia para el umbral de comunidades en TITAN requiere un cambio sustancial a lo largo de más de una población predominante. Como las poblaciones raras son frecuentemente sensibles a alteraciones ambientales, los cambios en su distribución son de gran interés en el enfoque de la conservación de la biodiversidad, aunque muchas veces sean difíciles de detectar. Debido a que el valor absoluto de IndVal es influenciado por la abundancia en general de la población, le es menos importante a TITAN que la magnitud del cambio en relación a la distribución de la abundancia de cada población. No se requiere que todas las poblaciones tengan un IndVal máximo idéntico para producir un umbral de comunidad, más bien sólo que los valores IndVal grandes para muchas poblaciones ocurran juntos a lo largo de x .

Los valores IndVal son estandarizados como valores Z dentro de TITAN de acuerdo al grado de salida de valores esperados al sustraer la media de las permutaciones al azar del IndVal observado, y al dividirlo entre la desviación estándar permutada. Las simulaciones exploratorias sugieren que los valores IndVal z permutados son similares a las alternativas no paramétricas (es decir, sustituyendo la mediana y el rango intercuartil para la media y la desviación estándar). Se utilizan los valores Z porque el enfoque central de TITAN es distinto del propósito original de IndVal. El IndVal fue desarrollado para interpretar la tipología de muestras de variables categóricas ya existentes, mientras que TITAN busca el usar los valores IndVal para seleccionar entre grupos de candidatos. En lugar de usar magnitudes IndVal en bruto, que favorecerían a las poblaciones con distribución más amplia o abundantes, la estandarización facilita la comparación entre poblaciones y enfatiza el cambio en IndVals a lo largo de divisiones candidatas dado un patrón específico de abundancia y ocurrencia. Las poblaciones que ocurren de forma rara o poco frecuente

con magnitudes $IndVal$ más pequeñas tienen un valor z muy fuerte si su respuesta al ambiente es dramática. La respuesta estandarizada de las poblaciones que se incrementa en el punto de cambio ($Z+$) se distingue de aquella que decrece ($Z-$) y de aquellos que no muestran respuesta alguna.

La evidencia para los umbrales a nivel de comunidad entre poblaciones positivas y negativas se evalúa de manera separada al tabular y sumar todos los puntajes $Z+$ y $Z-$ para respuestas positivas [$sum(Z+)$] y negativas [$sum(Z-)$] que corresponden al cambio agregado máximo en la frecuencia y la abundancia de su población respectiva. Valores más grandes de $sum(Z)$ ocurren cuando muchas poblaciones tienen respuestas a un valor similar en el gradiente ambiental, mientras que respuestas débiles o variables resultan en valores menores de $sum(Z)$ sin un máximo distinguible. Los puntos de cambio a nivel de comunidad de TITAN pueden ser evaluados al graficar los valores $sum(Z)$ contra x .

Si $sum(Z)$ máxima involucra un cambio sincrónico en muchas poblaciones, incluyendo superposición de distribuciones bootstrap de puntos de cambio específicos a una población, entonces estos valores de x pueden ser interpretados como evidencia de los umbrales de la comunidad observados. Las réplicas bootstrap usadas para evaluar los puntos de cambio específicos para un taxón también se sintetizan para desarrollar distribuciones de la respuesta de $sum(Z)$. La variación en los valores de x aleatorizados que producen los valores mayores de $sum(Z-)$ o $sum(Z+)$ es usada para estimar la incertidumbre asociada con los puntos de cambio en las comunidades, y los cuantiles (es decir, 0.05 y 0.95) de estas distribuciones sirven como límites de confianza empíricos. Niveles de confianza estrechos representan más evidencia para un umbral de comunidad.

BIBLIOGRAFÍA DEL APÉNDICE A

- Baker, M. E. y King, R. S. 2010. A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 25-37.
- Cardoso, P., Rigal, F., Fattorini, S., Terzopoulou, S. y Borges, PAV. 2013. Integrating landscape disturbance and indicator species in conservation studies. *PLoS ONE* 8: 1-10.
- Dufrêne, M. y Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Kail, J., Arle, J. y Jähnig, S. C. 2012. Limiting factors and thresholds for macroinvertebrate assemblages in European rivers: Empirical evidence from three datasets on water quality, catchment urbanization, and river restoration. *Ecological Indicators* 18: 63-72.
- King, R. S. y Baker, M. E. 2010. Considerations for analyzing ecological community thresholds in response to anthropogenic environmental gradients. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 998-1008.
- King, R. S. y Baker, M. E. 2011. An alternative view of ecological community thresholds and appropriate analyses for their detection: comment. *Ecological Applications* 21: 2833-2839.
- King, R. S., Baker, M. E., Kazyak, P. F. y Weller, D. W. 2011. How novel is too novel? Stream community thresholds at exceptionally low levels of catchment urbanization. *Ecological Applications* 21: 1659-1678.

APÉNDICE B. Valores de área y proporción por tipo de cobertura de las unidades de paisaje a escala de paisaje en los tres niveles (1, 3 y 5 km)

Tipo de cobertura	Unidades de paisaje	Área (ha)			Proporción (%)		
		1 km	3 km	5 km	1 km	3 km	5 km
Cobertura vegetal	1	27.39	505.69	1,555.48	50.81	64.39	79.22
	2	39.91	501.63	1,275.69	34.87	63.87	64.97
	3	14.15	203.47	926.77	18.02	25.91	47.2
	4	28.36	280.55	740.44	36.11	35.72	37.71
	5	25.55	239.02	514.04	32.53	30.43	26.18
	6	3.03	148.08	319.66	3.86	18.85	16.28
Cobertura agropecuaria	1	23.75	175.07	193.8	30.24	22.29	9.87
	2	25.55	205.95	470.26	32.53	26.22	23.95
	3	52.59	534.74	952.49	66.95	68.09	48.51
	4	50.18	464.31	1060.68	63.89	59.12	54.02
	5	52.99	529.83	1305.14	67.47	67.46	66.47
	6	67.66	549.54	1424.52	86.15	69.97	72.55
Vegetación ribereña	1	18.7	54.22	132.34	23.81	6.9	6.74
	2	12.16	67.15	123.31	15.48	8.55	6.28
	3	7.27	33.72	57.73	9.25	4.29	2.94
	4	0	0	24.74	0	0	1.26
	5	0	0	35.93	0	0	1.83
	6	7.31	68.88	140.19	9.31	8.77	7.14
Cuerpos de agua	1	3.16	8.67	17.48	4.02	1.1	0.89
	2	0.19	0.19	0.39	0.24	0.02	0.02
	3	0	0	5.89	0	0	0.3
	4	0	0.24	0.79	0	0.03	0.04
	5	0	1.66	1.37	0	0.21	0.07
	6	0.3	2.31	4.12	0.39	0.29	0.21
Zonas urbanas	1	5.54	41.75	64.6	7.06	5.32	3.29
	2	0.74	10.49	93.86	0.94	1.34	4.78
	3	4.51	13.45	20.62	5.75	1.71	1.05
	4	0	40.3	136.86	0	5.13	6.97
	5	0	14.89	107.01	0	1.9	5.45
	6	0.24	16.58	75.01	0.3	2.11	3.82