



El Colegio de la Frontera Sur

“Efecto de la urbanización sobre el ensamble de
murciélagos insectívoros aéreos en Los Altos de Chiapas,
México”

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de Maestro en Ciencias en Recursos

Naturales y Desarrollo Rural

por

Guillermo Rodríguez Aguilar

2013

A mis padres y hermanos... a ustedes.

Agradecimientos

A mi familia, quienes han sido mi apoyo continuo, mi padre y mi madre por ser un referente para superarme cada día y nunca dejarme vencer. Mis hermanos, Tony, Pancho, Mayra y Yuri, mis cuñis y mi cuñado, quienes siempre están al pendiente de mí, por mantener con los pies sobre la tierra, y por sus consejos, paciencia y cariño.

Agradezco a las instituciones que me apoyaron con el financiamiento para la realización de esta tesis, CONACyT, ECOSUR y Santander-ECOES.

A todas aquellas personas que estuvieron directa e indirectamente durante este proceso de maestría, mi enorme agradecimiento.

Quiero agradecer al Dr. Luis Bernardo, quién ha sido fundamental en mi aprendizaje continuo, y ha estado conmigo durante todo este proceso. Sus consejos y conocimientos han marcado mi carrera y estaré por siempre agradecido. La M. en C. Lorena Orozco, quién me ha ayudado a afrontar retos y ha sido pilar importante para iniciarme en la investigación de los murciélagos. La Dra. Anna Horváth y el M. en C. Ivar Vleut, por haber compartido conmigo su experiencia y su pasión por el estudio de los murciélagos.

A todos mis amigos que han estado presentes en las buenas y en las malas, y me han impulsado a salir adelante siempre.

Contenido

Capítulo I: Introducción General	1
Procesos de urbanización en México.....	3
Gradientes de urbanización.....	4
El estudio de murciélagos insectívoros aéreos.....	6
Objetivo general	12
Objetivos particulares.....	12
Hipótesis.....	12
Capítulo II: Richness and relative activity of aerial insectivorous bats along a gradient of urbanization in the southeast of Mexico	14
Abstract.....	16
Introduction.....	17
Materials and methods.....	19
Results.....	22
Discussion.....	24
Acknowledgements.....	26
Literature cited.....	27
Figures.....	34
Tables.....	39
Capítulo III: Discusión general y conclusiones	42
La urbanización y el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos.....	42
Riqueza y actividad relativa en el gradiente de urbanización.....	43
Recomendaciones generales.....	46
Conclusiones.....	48
Literatura citada.....	49
Anexo: Identificación de murciélagos insectívoros con base en sus llamados de ecolocación.....	58

Capítulo I. Introducción general

La urbanización es una de las actividades humanas que más pérdida de hábitats causan en el mundo (McKinney, 2002), y con ello muchos de los ecosistemas terrestres y acuáticos han sido alterados, al igual que distintos procesos ecológicos de poblaciones y comunidades (Duchamp y Swihart, 2008; Faeth et al., 2011). Esto debido a los cambios en la estructura y composición del paisaje (McDonnell y Pickett, 1990; Luniak, 2004), los cuales se derivan del proceso de urbanización que se da por el aumento en la proporción de población humana que reside en áreas urbanas (ONU-Habitat, 2012). En el mundo, actualmente cerca del 52% de la población humana vive en áreas urbanas (más de 3,500 millones de habitantes), y para las próximas dos décadas esta cifra podría aumentar hasta un 60% (UN, 2010). Este proceso de urbanización es más evidente en países menos industrializados y con menor ingreso per cápita (UN, 2010).

Los procesos de urbanización ocasionan la expansión de la periferia de los asentamientos humanos (ciudades) y la transformación de áreas rurales en urbanas (Gaston, 2010). A partir del establecimiento y expansión de la urbanización se han desencadenado cambios en las condiciones climáticas e hidrológicas naturales, con efectos al interior de las áreas urbanas y sus alrededores (Alberti, 2008, Berry, 2008). Por ejemplo, a escala local, al presentarse un mayor porcentaje de áreas impermeables (cubiertas de asfalto) disminuyen los niveles de infiltración y evaporación, mientras que los niveles de escorrentía y temperatura aumentan (Berry, 2008). En conjunto, las condiciones específicas, tanto biofísicas y sociales, como económicas, que se generan a partir de la urbanización, tienen efectos directos sobre la diversidad biológica y la

densidad poblacional de muchas especies (McKinney, 2002; Alberti, 2008). Asimismo, las condiciones particulares de los ecosistemas urbanos, repercuten sobre los procesos ecológicos y biológicos de las especies que ahí habitan (McKinney, 2002; Alberti, 2008).

En áreas urbanas en Sheffield (Inglaterra), más del 60% de la abundancia de aves es determinada por un pequeño grupo de especies, entre estas el gorrión común (*Passer domesticus*) y el estornino común (*Sturnus vulgaris*; Fuller et al., 2009). En otros lugares del mundo también se ha descrito un aumento en la población del gorrión común, al igual que la del mirlo (*Turdus merula*) y paloma doméstica (*Columba livia*) en áreas con alta presencia humana (Clergeau et al., 1998; Fuller et al., 2009; MacGregor-Fors y Schondube, 2011). Un efecto similar sucede con mamíferos como el mapache (*Procyon lotor*), el cual se registró mayor presencia en áreas más urbanizadas de un gradiente de urbanización en Chicago (E.U.A.) (Randa y Yunger, 2006).

La gran mayoría de las poblaciones de especies que habitan en los ecosistemas urbanos, muestran una alta plasticidad ecológica, alta capacidad reproductiva, y un comportamiento que les permite aprovechar una amplia gama de recursos (e.g. alimento y refugio; Luniak, 2004). Sin embargo, se ha detectado una tendencia a la homogeneización de la diversidad de especies en las comunidades, principalmente en regiones de clima templado, persistiendo aquellas con mayor capacidad de adaptación a nuevas condiciones ecológicas y tolerantes a la presencia humana (Alberti et al., 2003; McKinney, 2006).

Procesos de urbanización en México

América Latina y el Caribe es considerada como la región más urbanizada del mundo ya que cerca del 80% de la población vive en áreas urbanas, de este porcentaje, los países que concentran la mayor población humana en ciudades son México y Brasil con el 18.5% y 33%, respectivamente (ONU-Habitat, 2012). En esta región el acelerado proceso de urbanización ha suscitado diversos problemas sociales y ambientales, resaltando altos niveles de pobreza, exceso en la explotación de la tierra y vulnerabilidad de la población humana ante desastres causados por fenómenos naturales (ONU-Habitat, 2012).

En el caso de México, en el año 2010 se registró cerca del 78% de la población (aprox. 87 millones de habitantes) viviendo en áreas urbanas (i.e. localidades con >2,500 habitantes, INEGI, 2010), con la mayor parte de esta población (aprox. 36 millones de habitantes) concentrada en el centro del país (CONAPO, 2012). Lo cual ha traído una serie de demandas socio-ambientales que impactan más allá de los límites de las propias ciudades, generando paisajes heterogéneos de áreas urbanas, agrícolas y de vegetación natural, consecuencia de las actividades humanas que sustentan la población humana en las ciudades.

Según las más recientes proyecciones de crecimiento poblacional humano en el país, estaremos creciendo en las próximas dos décadas a una tasa promedio anual de 1.4% (INEGI, 2010a); donde un buen porcentaje de este crecimiento estará localizado en zonas urbanas. Se prevé que este crecimiento poblacional tenga un efecto directo primero sobre los límites urbanos, y posteriormente en las fronteras agrícolas y ganaderas, siendo las áreas naturales las más afectadas.

Uno de los estados del país con mayor crecimiento poblacional es Chiapas, con 4, 796, 580 habitantes y una tasa de crecimiento promedio al año del 2.0%, lo cual proyecta un aumento del 24% (más de 6 millones de habitantes) en el año 2030 (INEGI, 2010a; CONAPO, 2012). Estas cifras muestran algunos de los desafíos actuales y futuros a los que enfrentará esta entidad, siendo uno de los principales problemas la deforestación, la cual tiene una relación estrecha con el crecimiento en la densidad poblacional humana (PACCCH, 2011).

La deforestación en el estado es más evidente en algunas regiones, entre éstas Los Altos de Chiapas. Los Altos ha perdido hasta un 21% de la cobertura arbórea original en los últimos 15 años, principalmente los bosques de coníferas y latifoliadas (PACCCH, 2011). En esta región la urbanización ha sido más evidente en los municipios de Teopisca y San Cristóbal de las Casas, donde durante los últimos 20 años la población ha aumentado más del 50% (37, 607 y 185,917 habitantes respectivamente en el 2010; INEGI, 2010a).

Gradientes de urbanización

Para entender de forma más completa los complejos ecosistemas urbanos, se ha propuesto estudiar gradientes de urbanización. Un gradiente de urbanización se define como aquellos cambios en las condiciones de la estructura del hábitat generados a partir de los procesos de urbanización en una región determinada (McDonell y Pickett, 1990; McIntyren et al., 2001). Su utilización busca evaluar los cambios en las características ambientales y proveer elementos para estudiar los procesos ecológicos generados en estos ecosistemas, determinando para ello aquellas variables que limitan las interacciones ecológicas de las poblaciones silvestres en estos sitios, así como la

respuesta de las especies a las perturbaciones generadas por las actividades humanas (McDonell y Pickett, 1990; Alberti, 2008).

Para definir un gradiente de urbanización se utilizan elementos medibles como la densidad de población humana, áreas impermeables (cubiertas de asfalto), densidad de estructuras (e.g. edificios y casas), cantidad de luminarias, así como las áreas con y sin cobertura arbórea (McDonell y Pickett, 1990; Cook, 2002). Cabe mencionar, que estos elementos son los que fragmentan y alteran la estructura y composición de los hábitats y por ende las interacciones ecológicas.

La realización de estudios a través de gradientes de urbanización generalmente es abordada de dos formas. La primera es mediante el trazo de una línea continua, la cual parte del centro urbano hacia el exterior. En este abordaje se asume que la intensidad y los efectos de la urbanización disminuyen conforme se alejan del centro urbano. Sin embargo, en ocasiones los efectos de la urbanización no disminuyen o cambian con respecto al centro urbano (e.g. la contaminación del agua y aire que se concentran en áreas topográficamente determinadas (Mcintyre et al., 2001), y muchas veces los límites del centro urbano no son fáciles de identificar, causando confusión en la medición y caracterización de las variables relacionadas al gradiente (Mcintyre et al., 2001).

La segunda forma selecciona sitios dispersos, en los cuales se busca representar las distintas características de paisaje que se asume que gradualmente cambian con respecto a la condición más natural. Así, lo que se busca es una representación de hábitats que van de sitios con características meramente urbanas (ciudades) a sitios

más cercanos a las condiciones naturales (bosques o selvas como poca perturbación o presencia humana; McIntyre et al., 2001). Este método permite establecer límites que favorecen la medición de las variables físicas, bióticas y sociales, así como la investigación de los complejos patrones de uso de suelo y cobertura vegetal, estableciendo previamente los criterios utilizados para determinar cada sitio como parte del gradiente (McIntyre et al., 2001; Alberti, 2005,2008).

El estudio de murciélagos insectívoros aéreos

Los quirópteros son el segundo grupo más diverso dentro de los mamíferos y tienen una amplia presencia en casi todos los ecosistemas terrestres del mundo (Medellín et al., 2008; Arroyo-Cabrales et al., 2011). Esta alta diversidad de especies se debe en parte a su gran variedad de hábitos alimentarios: insectívoros, nectarívoros, polinívoros, frugívoros, hematófagos y piscívoros (Moreno et al., 2006; Medellín et al., 2008), convirtiéndolos en un elemento esencial de las redes tróficas terrestres (Kunz et al., 2011).

En el caso específico de los murciélagos insectívoros, al alimentarse principalmente de insectos y algunos otros artrópodos, actúan en muchos casos como reguladores de poblaciones de insectos que podrían convertirse en plagas de muchos cultivos (e.g. cultivos de algodón; Cleveland et al., 2006, Kalka et al., 2008).

Una característica importante que tienen la mayoría de los murciélagos es la ecolocación. A partir de la emisión de sonidos ultrasónicos (fuera del rango audible del ser humano, mas de 20 kHz) los murciélagos construyen una imagen de su ambiente inmediato, ayudándoles a percibir distancias, tamaños, formas e incluso texturas de

objetos (Neuweiler, 2000; Wilson, 2002; Altringham, 2011). Esta capacidad tiene como principales funciones la orientación dentro de refugios y durante los recorridos de alimentación, rutas de migración y sitios de reproducción, además de la detección y localización de presas, (Neuweiler, 2000; Jones y Teeling, 2006), que en conjunto con la habilidad de volar, los ha favorecido para moverse a través de la noche (Altringham, 2011).

La ecolocación es la principal herramienta para la obtención de alimento en la mayoría de los murciélagos insectívoros, y sus emisiones de ecolocación son determinadas por pulsos. Estos pulsos son descritos comúnmente como frecuencia modulada (FM) o frecuencia constante (FC), siendo utilizados por los murciélagos de forma separada o en combinación (frecuencia cuasi-constante FQC; Schnitzeler y Kalko, 2001; Altringham, 2011).

Los pulsos resultan diferentes para cada especie, y al momento de alimentarse, las vocalizaciones ultrasónicas de los murciélagos muestran una secuencia de cuatro fases: búsqueda, acercamiento, terminal y captura (Fenton y Bell, 1981; Limpends, 2002; Altringham, 2011). Durante estas fases, el rango de frecuencia de los pulsos, la duración de los mismos y el intervalo entre cada uno cambia, y el registro de estas fases en conjunto representan un éxito de captura o tren de alimentación (Limpends, 2002; Altringham, 2011).

Las características de los pulsos de ecolocación para cada especie, están relacionadas con los hábitats de forrajeo que utilizan, que pueden ser áreas abiertas, bordes de vegetación, claros en vegetación y cercanía a cuerpos de agua (Schnitzeler y Kalko,

2001; Jones y Holderied, 2007). Las especies que forrajean en áreas abiertas como por ejemplo los molósidos o murciélagos de cola libre (Chiroptera: Molossidae), emiten pulsos de frecuencia constante y de larga duración (Norberg y Rayner, 1987; Schnitzeler y Kalko, 2001). Las especies que cazan en áreas con una estructura más cerrada, como bosques, utilizan pulsos modulados y de corta duración, como la mayoría de los vespertiliónidos (Chiroptera: Vespertilionidae; Norberg y Rayner, 1987; Schnitzeler y Kalko, 2001).

Así como las características de los pulsos de ecolocación están relacionadas con la estrategia de forrajeo, también las características ecomorfológicas de las diferentes especies de murciélagos. Por ejemplo el tamaño proporcional y forma de las alas, les confiere un estilo y habilidad de vuelo particular para determinados hábitats, lo que permite tener una idea preliminar de dónde, cómo y qué come una especie dada (Altringham, 2011). Así, las especies de murciélagos insectívoros que usan áreas abiertas regularmente tienen alas alargadas y estrechas que les permiten alcanzar altas velocidades y grandes distancias de vuelo (e.g. familia Molossidae; Norberg y Rayner, 1987). En contraste, las especies que forrajean en áreas con estructuras cerradas, tienen alas cortas y redondeadas para lograr mayor maniobrabilidad a velocidades relativamente lentas, y manejarse de forma más eficiente en el interior de bosques (e.g. familia Vespertilionidae; Norberg y Rayner, 1987).

Asimismo, el uso del espacio en estos sitios es diferente, debido al tipo de forrajeo que realizan para capturar insectos. Algunas especies atrapan sus presas al momento del vuelo, mientras que otras capturan a sus presas cuando se encuentran posadas en la vegetación o en el suelo (Schnitzeler y Kalko, 2001). Debido a esta diferencia, es

posible distinguir dos grandes grupos, los murciélagos insectívoros aéreos y los murciélagos insectívoros de sustrato. Estos grupos, de acuerdo a Fauth et al. (1996) son considerados como ensambles, ya que comparten una línea filogenética, explotan el mismo recurso y comparten el mismo espacio.

Debido a que los llamados de ecolocación de los murciélagos insectívoros presentan características específicas para cada especie, la medición y caracterización de éstos permiten la identificación de las distintas especies (Fenton y Bell, 1981). Las mediciones se realizan en la fase de búsqueda, ya que tienen la mayor representación dentro de una secuencia y sus características no varían entre pulsos y pulso, a diferencia de las otras tres fases donde la variación es mayor y los pulsos de especies cercanas filogenéticamente son muy similares (Fenton y Bell, 1981). Los parámetros más utilizados en la caracterización de los pulsos son: frecuencia de máxima amplitud, frecuencia inicial (F_i) y final (F_f) (todas en kHz), duración del pulso, duración del intervalo entre pulsos (ambos en milisegundos), banda ancha (diferencia entre F_i y F_f) y forma del pulso, que describe el arreglo y/o presencia de componentes de FM, FC o FQC en el pulso (Fenton y Bell, 1981; O'Farrell et al., 1999; Orozco-Lugo, 2007; Rizo-Aguilar, 2008; ver Anexo I).

A partir de los estudios con ultrasonidos de murciélagos insectívoros aéreos, diversos trabajos en su mayoría en el Neotrópico, se han dirigido a caracterizar los llamados de ecolocación para identificar las especies emisoras y facilitar posteriores estudios (Fenton y Bell, 1981; O'Farrell, et al., 1999; Rydell et al., 2002; Orozco-Lugo, 2007; Rizo-Aguilar, 2008). Asimismo, se han realizado estudios sobre patrones de actividad, registrándose dos niveles, uno de mayor actividad al anochecer y otro de menor

actividad al amanecer (Rydell et al., 1996; Hayes, 1997; Meyer et al., 2004). Estos patrones podrían estar relacionados con la abundancia de insectos y condiciones ambientales (Rydell, 1992; Rydell et al., 1996; Hayes, 1997; Meyer et al., 2004).

Otros estudios que se basaron en llamados de ecolocación, han registrado la ocurrencia de murciélagos insectívoros aéreos en distintas áreas urbanas, además han descrito el forrajeo cerca de lámparas y la ocupación de estructuras artificiales (e.g. edificios y puentes) para refugios, así como la importancia de parches de vegetación (e.g. parques) dentro de las ciudades (Rydell, 1992; Avila-Flores y Fenton, 2005; Ellison et al., 2007). Asimismo, se ha analizado la composición de los ensambles y la vulnerabilidad de especies a diferentes grados de urbanización (Gaisler et al., 1998; Gehrt y Chelsvig, 2003; 2004; Jung y Kalko, 2011).

La gran mayoría de estas investigaciones se ha realizado en regiones templadas, aportado información sobre el uso que las especies dan a distintos componentes de las ciudades. Por ejemplo, en Estados Unidos de América (E.U.A.) individuos de *Eptesicus fuscus* y *Myotis lucifugus* usan casas y edificios como refugios (Gehrt y Chelsvig, 2004; Ellison et al., 2007). Estos sitios proporcionan principalmente espacios oscuros y temperatura estable, características importantes para el establecimiento de estas y otras especies (Wilson, 2002).

La riqueza y actividad de las especies de murciélagos insectívoros aéreos varía con respecto a la intensidad de urbanización, es decir, a mayor o menor proporción de estructuras artificiales y áreas asfaltadas (Gaisler et al., 1998; Gehrt y Chelsvig, 2003; 2004; Hourigan et al., 2006). Se ha registrado mayor actividad de especies en áreas

urbanas abiertas (Gehrt y Chelsvig, 2003; 2004), debido a que estos murciélagos están adaptados al forrajeo en hábitats abiertos, y por lo tanto son beneficiados por dichas condiciones.

Una de las razones de la mayor actividad observada en áreas urbanas es la disponibilidad de insectos, los cuales son atraídos por las lámparas a lo largo de calles y caminos iluminados (Rydell, 1992). Algunas de las especies que aprovechan la disponibilidad de insectos alrededor de lámparas son *Eptesicus nilssonii* y *Tadarida brasiliensis*, documentadas en áreas urbanas de la provincia de Västerglötand en Suiza y en la Ciudad de México respectivamente (Rydell, 1992; Avila-Flores y Fenton, 2005).

En el Neotrópico, los trabajos con murciélagos insectívoros aéreos en áreas urbanizadas son escasos (e.g. Avila-Flores y Fenton, 2005; Jung y Kalko, 2010; 2011). Avila-Flores y Fenton (2005) registraron una alta actividad en sitios iluminados y abiertos en la Ciudad de México. Esta actividad estuvo representada principalmente por especies de la familia Molossidae, mientras que en sitios con estructura cerrada como las áreas de bosque, la mayor actividad fue de especies de la familia Vespertilionidae.

Jung y Kalko (2010) en Gamboa, Panamá, también registraron mayor actividad de especies de murciélagos en áreas urbanizadas iluminadas, en comparación con áreas de bosque, aunque en estas últimas registraron mayor riqueza de especies. El mismo estudio documentó especies de las familias Emballonuridae, Vespertilionidae, Mormoopidae y Molossidae, siendo esta última la que mostró un mayor índice de actividad, principalmente por la especie de *Molossus molossus*.

Para el caso del sureste de México, específicamente en la región Altos, en el estado de Chiapas, en las últimas décadas se ha dado un constate crecimiento urbano. Lo cual muestra la necesidad de dirigir investigaciones para explorar los efectos de la urbanización sobre los murciélagos insectívoros aéreos y de otras poblaciones silvestres que habitan en los centros urbanos de la región.

Objetivo general

- Evaluar el efecto de la urbanización sobre la composición del ensamble de murciélagos insectívoros aéreos en Los Altos de Chiapas, México.

Objetivos particulares

- Determinar la riqueza de murciélagos insectívoros aéreos a lo largo de un gradiente de urbanización.
- Comparar la composición del ensamble de murciélagos insectívoros aéreos en un gradiente de urbanización representado por tres condiciones (urbana, agrícola y bosque).
- Comparar la actividad de los murciélagos insectívoros aéreos en un gradiente de urbanización representado por tres condiciones (urbana, agrícola y bosque).

Hipótesis

- La riqueza de especies que componen el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos será menor en áreas urbanas en comparación con las áreas de bosque y cultivo.

- La composición del ensamble de murciélagos insectívoros aéreos en áreas urbanas será caracterizada principalmente por especies de la familia Molossidae, mientras que en áreas de bosque y agrícola predominarán especies de la familia Vespertilionidae y Mormoopidae.
- La actividad de los murciélagos insectívoros aéreos será mayor en áreas urbanas que en áreas de bosque y cultivo.

Capítulo II: Richness and relative activity of aerial insectivorous bats along a gradient of urbanization in the southeast of Mexico*

**Manuscrito enviado a la revista Acta Chiropterologica*

Richness and relative activity of aerial insectivorous bats along a gradient of urbanization in the southeast of Mexico

Guillermo Rodríguez-Aguilar¹, Carmen Lorena Orozco-Lugo², Ivar Vleut¹, Anna Horváth¹ and Luis-Bernardo Vázquez^{1, 3}.

¹ El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, C.P. 29290. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

² Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC), Universidad Autónoma de Morelos, México.

³Corresponding author: l.b.vazquez@gmail.com, telephone 01 967 674 90 00 ext. 1601

Key words: echolocation, ensemble, urbanization, Chiroptera, Chiapas.

Short running title: Insectivorous bats along a gradient of urbanization

Abstract

We evaluated aerial insectivorous bat ensemble along a gradient of urbanization in the region of Los Altos in the state of Chiapas, Mexico. Acoustic monitoring of echolocation calls was made for 27 nights in a period of four months. Species richness and relative activity of insectivorous bats were estimated in three conditions; urban areas, agricultural lands and forests. We identified a total of 14 bat species and registered three more phonic types. Bat species richness and relative activity were similar, but species composition differed among conditions. We observed higher frequency of occurrence of *Bauerus dubiaquercus*, *Eptesicus brasiliensis* and *Myotis californicus* in forests, negatively affected by urbanization. Urban areas presented higher occurrence of *Molossus rufus* and phonic type *Molossidae 2*, and agricultural lands presented higher occurrence of *Eptesicus furinalis* and phonic type *Molossidae 2*. We were able to identify sub-ensembles of bat species according to their relative activity in relation with environmental variables. Species of the Molossidae family presented highest activity in urban areas, positively affected by the number of street lights, while species of the Vespertilionidae family presented higher activity in forests, positively related with tree density. Even though urbanization tends to diminish native biodiversity and can alter faunal communities, our results show similar richness and relative activity of aerial insectivorous bats along a gradient of urbanization. The effect of urbanization intensity becomes more apparent on species-specific bat activity, depending on local habitat quality and the response of species towards environmental characteristics such as street lamps, vegetation cover and tree density.

Key words: echolocation, ensemble, urbanization, Chiroptera, Chiapas.

Introduction

Urbanization is one of the most important factors that promote the fragmentation of natural habitats directly affecting the structure and composition of species ensembles by abiotic and biotic changes (McDonnell and Pickett, 1990; McKinney, 2002; Alberti *et al.*, 2003; Luniak, 2004). The process of urbanization and the configuration of the urban landscape affect the number of vertebrates and plants (McKinney, 2008; Fuller *et al.*, 2009; MacGregor-Fors and Schondube, 2011), provoke the biotic homogenization of communities and positively affect species with higher capacity of adaptation towards a new ecological paradigm and human presence (Alberti *et al.*, 2003; McKinney, 2006).

The use of urban gradients in ecological studies can define habitat changes generated by the process of urbanization in a determined region and is a promising method for the evaluation of the impact of the urbanization process on species ensemble (McDonnell and Pickett, 1990; McIntyren *et al.*, 2001), evaluating changes along a present-to-future time access (Dearborn and Kark, 2010). Its application makes possible to (i) verify special patterns that respond to the structure and function of ecological systems (McDonnell and Pickett, 1990); (ii) explore changes along a geographical transect emerging by the spatial distribution of land use and vegetation cover (Alberti, 2005; 2008), and finally (iii) analyze and describe environmental variables that can limit species occurrence (Ter Braak and Prentice, 1988).

Areal insectivorous bats have been a returning subject of studies in urban areas (Avila-Flores and Fenton, 2005; Hourigan *et al.*, 2006; Jung and Kalko, 2010; 2011), and have been found to use buildings as roosting opportunities and feed on insects attracted by the light emitted from street lights (Rydell, 1992; Avila-Flores and Fenton,

2005; Ellison *et al.*, 2007; Jung and Kalko, 2010). However, other species of insectivorous bats have been found to be susceptible to changes in habitat structure and persist only in forested areas (Avila-Flores and Fenton, 2005; Jung and Kalko, 2011).

In the Neotropical region, forested areas usually presented higher species richness in comparison to urban areas, and urban areas presented higher relative activity (Avila-Flores and Fenton, 2005; Jung and Kalko, 2010; 2011). Insectivorous bat species of the Molossidae family have been associated with urban areas and species of the Vespertilionidae have been registered mostly in forested areas (Avila-Flores and Fenton, 2005; Jung and Kalko, 2010).

In this study we explore how different conditions of urbanization along an urban gradient influence (i) the richness and (ii) relative activity of aerial insectivorous bats and in particular (iii) the species-specific relative activity response towards urbanization in relation with environmental variables.

In the region Los Altos of Chiapas, there was registered a significant increase (50%) in its human population during the past 20 years, principally in urban areas (INEGI, 2010). In this region the process of urbanization varies in intensity and location, representing a heterogeneous landscape of urban areas, agricultural lands and forests. As a result of these conditions, we expect that the richness of insectivorous bats is lowest, but the relative activity is highest in urban areas in comparison with agricultural lands and forests.

Materials and methods

Study area

The study was realized in the region of Los Altos, located in the central part of the state of Chiapas, in the southeast of Mexico (Fig. 1). This region covers an area of 3,715.92 km², including 17 municipalities with a total population of 601,190 inhabitants (INEGI, 2010). The landscape consists of mountains and valleys, and altitude ranges between 1,200 and 2,700 m above sea level (INEGI, 2011). The climate is temperate sub-humid with an annual precipitation of 1,000-2,500 mm (INEGI, 2011). The predominant vegetation types are pine, oak and pine-oak forests, with small areas of cloud forest (Quintana-Ascencio and Gonzalez-Espinosa, 1993).

Study sites

We selected three different conditions to represent a gradient of urbanization; urban areas, agricultural lands and forests, with three sites per condition (Fig. 1). Sites of urban areas were selected based on a population density $\geq 1,000$ inhabitants/km², with more than 50% of the impermeable surface (asphalt and constructions that do not permit the infiltration of water) and housing with basic provisions of electricity, water supply, drainage and paved streets (MacGregor-Fors, 2011). Agricultural lands and forests were selected with a surface of at least 6.5 ha. All sites were selected based on two satellite images SPOT of 2010 and using ArcGis 10.0 software.

Acoustical sampling

Monthly acoustical sampling was conducted between April and July of 2012 with three repetitions per site, with a total of 27 sampling nights. Each sampling night started

two hours at sundown and two hours before sunset, representing the two most important period of insectivorous bat activity (Rydell *et al.*, 1996; Hayes, 1997; Meyer *et al.*, 2004). We used an active-sampling survey approach for recording echolocation calls walking pre-established routes with a length of 2 km and a speed of 3.2 km/h (Orozco-Lugo, 2007). Echolocation calls were recorded in real-time with a microphone (Ultramic 250K, Dodotronic) and sample rate of 250,000 Hz, 16 bits, in WAV format (Waveform audio file format) connected via USB port to a laptop (Samsung NP300V4A Electronics) using software SeaWave 2.0 (G.Pavan/CIBRA, 1998-2011) and a sampling frequency range between 0 and 125 kHz.

Sound analysis and species identification

To determine the occurrence of bat individuals, we considered search-phase calls of sufficient intensity, and every recording was registered as pass, independently of the presence of feeding buzzes (complete sequence of echo pulses). Various studies have documented quantitative and qualitative parameters on echolocation calls of different bat species and, also, were used for the identification of its recorded echolocation-calls (e.g. Fenton and Bell, 1981; O'Farrell *et al.*, 1999; Orozco-Lugo, 2007; Rizo-Aguilar, 2008).

The parameters that were measured and compared with previously described echolocation data included: maximum amplitude frequency, initial (F_i) and final frequency (F_f), pulse duration (ms), duration of the interval between pulses (ms), band width (difference between F_i and F_f) and qualitative parameters of the pulse form, including frequency-modulated (FM), constant frequency (CF) o quasi-constant frequency (QCF; Schnitzeler and Kalko, 2001). These parameters were analyzed in the

program Bat Sound 3.2 (Pettersson Electronics, Uppsala, Sweden), with window type Hanning and a Fast Fourier Transformation of 1024, identical to a frequency resolution of 244.141 Hz. To identify bat species, we compared all parameters measured per sound call with the parameters described in previous published echolocation data (e.g. O'Farrell and Miller, 1999; Ochoa *et al.*, 2000; Granados-Herrera, 2001; Siemers *et al.*, 2001; Ratcliffe *et al.*, 2004; Rodriguez and Mora, 2006; Orozco-Lugo, 2007; MacSwiney *et al.*, 2008; Rizo-Aguilar, 2008; Fuentes-Moreno, 2010; Kraker, 2010; Orozco-Lugo *et al.*, 2011).

Environmental variables

For each site we registered various environmental variables that characterize urban areas (e.g. McDonnell and Pickett, 1990; Cook, 2002; MacGregor-Fors, 2011) population density (Pop.Den), asphalt percentage (Per.asph), building density (Buil.den), percentage of area without tree cover (Per.no.vegcov), tree density (Tree.den) and the number of lamps (Num.lamp; Table 1). The population density and building density were obtained from a population census (INEGI, 2011), the percentage of asphalt and areas without tree cover were estimated using Google Earth Pro, the number of street lights was counted *in situ* and tree density was estimated in one transect of 50 x 20 meter per site. The variable values were standardized for the minimal site surface of 6.5 ha (Ochoa-Gaona *et al.*, 2004; MacGregor-Fors, 2011).

Data analysis

We standardized acoustic sampling to a sampling effort of 77 minutes for both sunset and sundown recordings, with a total of 154 minutes of recording per night. We estimated species richness considering the presence and absence of species in each

site and calculated a relative activity index by registering the occurrence of species in intervals of one minute, divided by the total nightly sampling effort of 154 min (Miller, 2001). We generated accumulation curves per condition (urban areas, agricultural lands and forests) based on richness estimator CHAO2 using EstimateS (Colwell, 2006), recommended for small grained sample size (Hortal *et al.*, 2006). Additionally, we made rank curves of the species relative activity per condition.

Normality of relative activity values was tested with a Shapiro-Wilk test, but proved non-parametric even after the attempt to normalize the data using logarithm transformations. Subsequently, differences in the relative activity among conditions were analyzed with a Kruskal-Wallis non-parametric test.

We conducted a canonical correspondence analysis (CCA) to analyze the relation between the relative activity of bat species and the environmental variables, which permits the exploration of the composition and community structure of insectivorous bats along an environmental gradient (Ter Braak, 1986; Sherry and Henson, 2005). We conducted a Pearson correlation test to explore the correlation between the independent environmental variables. All analyses were carried out with Past version 2.16 software (Hammer *et al.*, 2001), except for the CCA, which was conducted using the CANOCO package (Ter Braak and Smilauer, 2002).

Results

A total of 14 species and three more phenotypes of insectivorous bats were registered during a total of 4,158 min of acoustic sampling (Fig. 2). The species accumulation curves approaches an asymptote, indicating that the sampling effort was

sufficient to encounter most of the potential bat species present in the study area (Fig. 3).

Although bat species richness was similar among conditions with a total of 15 species, the composition of ensembles was different with the absence of two species per condition. *Bauerus dubiaquercus* and *Eptesicus brasiliensis* were not recorded in urban areas, *Mormoops megalophylla* and *Myotis californicus* were absent in agricultural lands and in forests we did not detect any occurrence of phenotypes *Molossidae 1* and *Vespetilionidae 1*.

The relative activity of bat species was similar among conditions ($X^2 = 0.568$, $gl = 2$, $p > 0.05$), however, the rank relative activity curves showed a difference in bat species activity per condition. *Molossus rufus* and the phenotype *Molossidae 2* presented highest relative activity in urban areas, while in forests the species of higher relative activity were *Myotis velifer*, *Eptesicus furinalis* and *Lasiurus intermedius*. Agricultural lands presented highest activity of *Eptesicus furinalis*, *Molossus rufus* and phenotype *Molossidae 2* (Fig. 4).

Building density, population density, percentage of asphalt showed significant correlations (Table 2) and were therefore not included in the CCA. Even though the number of lamps presented significant correlation with the population density, we decided to include the variable for its importance in explaining insectivorous species occurrence and activity in previous studies (Rydell, 1992; Jung and Kalko, 2010). The tree density, percentage of tree cover and number of lamps separated bat species according to their specific relative activity per condition (CCA: test of significance for all canonical axes of the canonical correspondence analysis: trace = 0.623, $F = 2.781$, $P =$

0.005 with 1,000 unrestricted permutations). The number of lamps was the most important factor in separating bat species and was significantly correlated with the 1st canonical axis (correlation ratio = 0.87, eigenvalue = 0.417, $F = 3.589$, $P = 0.016$; 1,000 unrestricted permutations). Bat species of the Molossidae family showed a tendency towards the increase the number of lamps, while relative activity of species of the Vespertilionidae and Mormoopidae family increased with increasing tree density (Fig. 5).

Discussion

Our study showed a similar richness of 15 species along the gradient of urbanization, even though we expected to find a lower species richness of aerial insectivorous bats in areas with higher urbanization intensity (Avila-Flores and Fenton, 2005; Jung and Kalko, 2010; 2011). The proximity of forested mountain areas surrounding the urban matrix increases landscape heterogeneity and can reduce the impact of urbanization on bat species by providing a large variety of roost opportunities and foraging habitats (Gehrt and Chelshing, 2004). This would explain the occurrence, although relatively low, of several species that can forage in urban areas but prefer to seek shelter in the surrounding forests and caves.

The effect of urbanization on insectivorous bats became more visible at a species-specific level. The absence of bat species *Bauerus dubiaquercus*, *Eptesicus brasiliensis* and low activity of *Myotis californicus* in urban areas suggests that these species are negatively affected by the changes in habitat structure, result of the increasing urbanization intensity (Table 3). Their ecomorphological and echolocation characteristics are more appropriate for foraging in a cluttered environment, instead of

more open urban areas and agricultural lands (Norberg and Rayner, 1987; Schnitzler and Kalko, 2001). In contrast, species *Molossus rufus*, *Lasiurus cinereus* and *L. intermedius* were recorded in all three conditions, which indicate their capacity to adapt to the structural habitat changes along the gradient of urbanization. Urban areas presented a highest occurrence of *M. rufus* and phonic type *Molossidae 2* and can therefore be considered as tolerants towards increasing urbanization intensity. *Molossus rufus* normally roosts in hollow trees, but have also been encountered in roofs and attics (Esberard *et al.*, 2005; Carvalho *et al.*, 2011). Most of bat species are loyal to their roosting site, but the absence of sufficient hollow trees due to deforestation practices could force *M. rufus* individuals to find shelter in urban areas.

The relative activity of insectivorous bat species, contrary to the expected, did not prove to differ among the three conditions. This indicates that each of these conditions provide recourses that maintain the activity of insectivorous bats. For example, agricultural lands and urban areas provide open-space foraging habitat for certain bat species, while buildings in the urban areas offer roosting opportunities and street lamps can attract insect prey (Rydell, 1992; Avila-Flores and Fenton, 2005; Ellison *et al.*, 2007). Forested areas provide shelter in foliage, tree cavities or exfoliated bark, and foraging areas for many close-space aerial insectivorous bat species (Grindal and Brigham, 1999; Kunz and Lumsden, 2003; Gehrt and Chelsting, 2003).

From the rank abundance curves of the relative activity and CCA ordination graph it was possible to identify sub-ensembles of species with highest activity for each condition, related to several environmental variables. This pattern of sub-ensembles has been documented in other studies in the Neotropics, where the relative activity is

concentrated in groups of insectivorous bat species according to their similarity in sensibility towards urbanization (Avila-Flores and Fenton, 2005; Jung and Kalko, 2011), or resemblance in ecomorphological and echolocation characteristics at family level.

The sub-ensemble in urban areas was represented by the Molossidae family, characterized by elongated but narrow wings which permit a high flight velocity and reduced energy costs, as well as a type of echolocation that permits locating prey from a relative large distance, which favors foraging in open areas or areas with low percentage of tree cover (Norberg and Rayner, 1987; Jones, 1999; Altringham, 2011). In areas of increased tree density, the sub-ensemble with highest relative activity consisted mainly of species of the Vespertilionidae family. These bat species are characterized by a high maneuverability and produce short broadband FM calls which make it able to foraging in closed spaced areas, such as the interior of forests (Norberg and Rayner, 1987; Kalko, 1998).

Acknowledgements

This research was funded by a master scholarship awarded to the first author by CONACyT-Mexico. We are grateful to the authorities of the different communities for access to the study sites and for the support ECOSUR their facilities and equipment and David Douterlungne for statistical assistance.

Literature cited

- ALBERTI, M., J. MARZLUFF, E. SHULENBERGER, G. BRADLEY, C. RYAN and C. ZUMBRUNNEN. 2003. Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *BioScience*, 53: 1169-1179.
- ALBERTI, M. 2005. The Effects of Urban Patterns on Ecosystem Function. *International Regional Science Review*, 28: 168-192.
- ALBERTI, M. 2008. *Advances in urban ecology: Integrating Humans and Ecological Processes in Urban Ecosystems*. Springer. New York, xviii + 366 pp.
- ALTRINGHAM, J. D. 2011. *Bats from evolution to conservation*. Oxford University press. Oxford, 368 pp.
- AVILA-FLORES, R. and M. FENTON. 2005. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*, 86: 1193-1204.
- CARVALHO, C. D., GONÇALES, J. F., FRANCO, R., CASAGRANDE, D. K. A., PEDRO, W. A. and QUEIROZ, L. H. 2011. Bat (Chiroptera, Mammalia) survey and rabies virus occurrence in northwest region of São Paulo State, Brasil. *Veterinária e Zootecnia*, 18: 490-503.
- COOK, E. 2002. Landscape structure indices for assessing urban ecological networks. *Landscape and Urban Planning*, 58: 269-280.
- COLWELL, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, Version 8.2.0. Available from <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.

- DEARBORN, D. and S. KARK. 2010. Motivations for conserving urban biodiversity. *Conservation biology*, 24: 432-440.
- ELLISON, L., T. O'SHEA, D. NEUBAUM and R. BOWEN. 2007. Factors influencing movement probabilities of big Brown bats (*Eptesicus fuscus*) in buildings. *Ecological Applications*, 17: 620-627.
- ESBÉRARD, C. E., JESUS, A. C., MOTTA, A. G., BERGALLO, H. G., and GETTINGER, D. 2005. *Hesperoctenes fumarius* (Hemiptera: Polyctenidae) Infesting *Molossus rufus* (Chiroptera: Molossidae) in Southeastern Brazil. *Journal of Parasitology*, 91: 465-467.
- FENTON, B. and G. P. BELL. 1981. Recognition of species of insectivorous bats by their Echolocation Calls. *Journal of Mammalogy*, 62: 233-243.
- FUENTES-MORENO, H. 2010. Estructura del ensamble de murciélagos de la Venta, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca, 63 pp.
- FULLER, R. A., J. TRATALOS and K. GASTON. 2009. How many birds are there in a city of half a million people? *Diversity and Distributions*, 15:328-337.
- GEHRT, S. and J. CHELSVIG. 2003. Bat Activity in an Urban Landscape: Patterns at the Landscape and Microhabitat Scale. *Ecological Applications*, 13: 939-950.
- GEHRT, S. and J. CHELSVIG. 2004. Species-specific patterns of bat activity in an urban landscape. *Ecological Applications*, 14: 625-635.
- GRANADOS-HERRERA, J. 2001. Caracterización de los llamados de ecolocalización de los murciélagos insectívoros del estado de Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de México, Distrito Federal, 72 pp.

- GRINDAL, S. and R. BRIGHAM. 1999. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience* 6:25-34.
- HAYES, J. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy*, 78: 514-524.
- HAMMER, O., D. A. HARPER and P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaentologia Electronica*, 4: 9.
- HORTAL, J., P. BORGES and C. GASPAR. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology*, 75: 274-287.
- HOURIGAN, C., C. JOHNSON and S. ROBSON. 2006. The structure of a micro-bat community in relation to gradients of environmental variation in a tropical urban area. *Urban Ecosystems*, 9: 67-82.
- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA. 2010. Cuéntame. Consulted 10th of May 2012, in http://cuentame.inegi.org.mx/poblacion/rur_urb.aspx?tema=P.
- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA. 2011. México en cifras. Consulted 10th of May 2012, in <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?e=07>.
- JONES, G. 1999. Scaling of echolocation call parameters in bats. *The journal of Experimental Biology*, 202: 3359-3367.
- JUNG, K. and E. K. KALKO. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*, 91: 144-153.
- JUNG, K. and E. K. KALKO. 2011. Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity and Distributions*, 17: 262-274.

- KALKO, E. K. 1998. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101: 281-297.
- KRAKER, C. 2010. Análisis de la alimentación de murciélagos insectívoros en cultivos de café del departamento de Sacatepéquez. Informe final Proyecto No. 12-2008, Fodecyt, Guatemala, 86 pp.
- KUNZ, T. H., and L. F. LUMSDEN. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-69, *in* Ecology of bats (T. H. KUNZ AND M. B. FENTON, eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London, 798 pp.
- LUNIAK, M. 2004. Synurbization - adaptation of animal wildlife to urban development, *in* SHAW et al., (Eds) Proceedings 4th International Urban Wildlife Symposium.
- MACGREGOR-FORS, I. 2011. Misconceptions or misunderstandings? On the standardization of basic terms and definitions in urban ecology. *Landscape and Urban Planning*, 100: 347-349.
- MACGREGOR-FORS, I. and J. SCHONDUBE. 2011. Gray vs. green urbanization: Relative importance of urban features for urban bird communities. *Basic and Applied Ecology*, 12: 382-381.
- MACSWINEY, M.C., F. M. CLARKE and P. A. RACEY. 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detector in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1364-1371.
- MCDONNELL, M. J. and S. PICKETT. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71: 1232-1237.

- MCINTYRE, N. E., K. KNOWLES-YAÑEZ, K. and D. HOPE. 2001. Urban ecology as an interdisciplinary land: differences in the use of “urban” between the social and natural sciences. *Urban Ecosystems*, 4: 5-24.
- MCKINNEY, M. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52: 883-890.
- MCKINNEY, M. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127: 247-260.
- MCKINNEY, M. 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11: 161-176.
- MEYER, C., C. J. SCHWARZ and J. FAHR. 2004. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest–savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 397-407.
- MILLER, B. 2001. A methods for determining relative activity of free flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. *Acta Chiroptologica*, 3: 93-105.
- NORBERG, U. and J. RAYNER. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 316: 335-427.
- O’FARRELL, M. J. and B. MILLER. 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying Neotropical bats. *Biotropica*, 31: 507-516.
- O’FARRELL, M. J., B. MILLER and W. L. GANNON. 1999. Qualitative identification of free-flying bats using the anabat detector. *Journal of Mammalogy*, 89: 11-23.

- OCHOA, J., M. O´ FARRELL and B. MILLER. 2000. Contribution of acoustic methods to the study of insectivorous bat in protected area from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica*, 2: 171-183.
- OCHOA-GAONA, S., M. GONZÁLEZ-ESPINOSA, J. MEAVE and V. SORANI-DAL. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 13: 867-884.
- OROZCO-LUGO, C. L. 2007. Efecto de la perturbación del hábitat en la comunidad de murciélagos insectívoros de la selva baja caducifolia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 118 pp.
- OROZCO-LUGO, C. L., A. CUARÓN, D. VALENZUELA y E. VÁZQUEZ. 2011. Nuevos registros de murciélagos para la isla de Cozumel y observaciones sobre sus abundancias. III Congreso Mexicano de Ecología, Sociedad Científica Mexicana de Ecología, A.C., Boca del Río.
- QUINTANA-ASCENCIO, P. F. y M. GONZÁLEZ-ESPINOSA. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de Pino-Encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 21: 46-57.
- RATCLIFFE, J. M., H. M. TER HOFSTEDÉ, R. AVILA-FLORES, M. B. FENTON, G. F. MCCRACKEN, S. BISCARDI, J. BLASKO, E. GILLAM, J. ORPRECIO and G. SPANJER. 2004. Conespecific influence call design in the Brazilian free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 966-971
- RIZO-AGUILAR, A. 2008. Descripción y análisis de los pulsos de ecolocación de 14 especies de murciélagos insectívoros aéreos del Estado de Morelos. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, 101 pp.

- RODRÍGUEZ, A. and E. MORA. 2006. The Echolocation Repertoire of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Cuba. *Caribbean Journal of Science*, 42: 121-128.
- RYDELL, J. 1992. Exploitation of Insects around Streetlamps by Bats in Sweden. *Functional Ecology*, 6: 744-750.
- RYDELL, J., A. ENTWISTLE and P. RACEY. 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, 76: 243-252.
- SCHNITZELER, H. and E. K. KALKO. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 51: 557-569.
- SHERRY, A. and R. H. HENSON. 2005. Conducting and interpreting canonical correlation analysis in personality research: A user-friendly primer. *Journal of Personality Assessment*, 84: 37-48.
- SIEMERS, B. M., E. K. KALKO and H. SCHNITZELER. 2001. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*?. *Behav Ecol Sociobiol.* 50: 317-328.
- TER BRAAK, J. F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- TER BRAAK, J.F. and I. C. PRENTICE. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18: 271-317.
- TER BRAAK, J. F. and P. SMILAUER. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination, Version 4.5

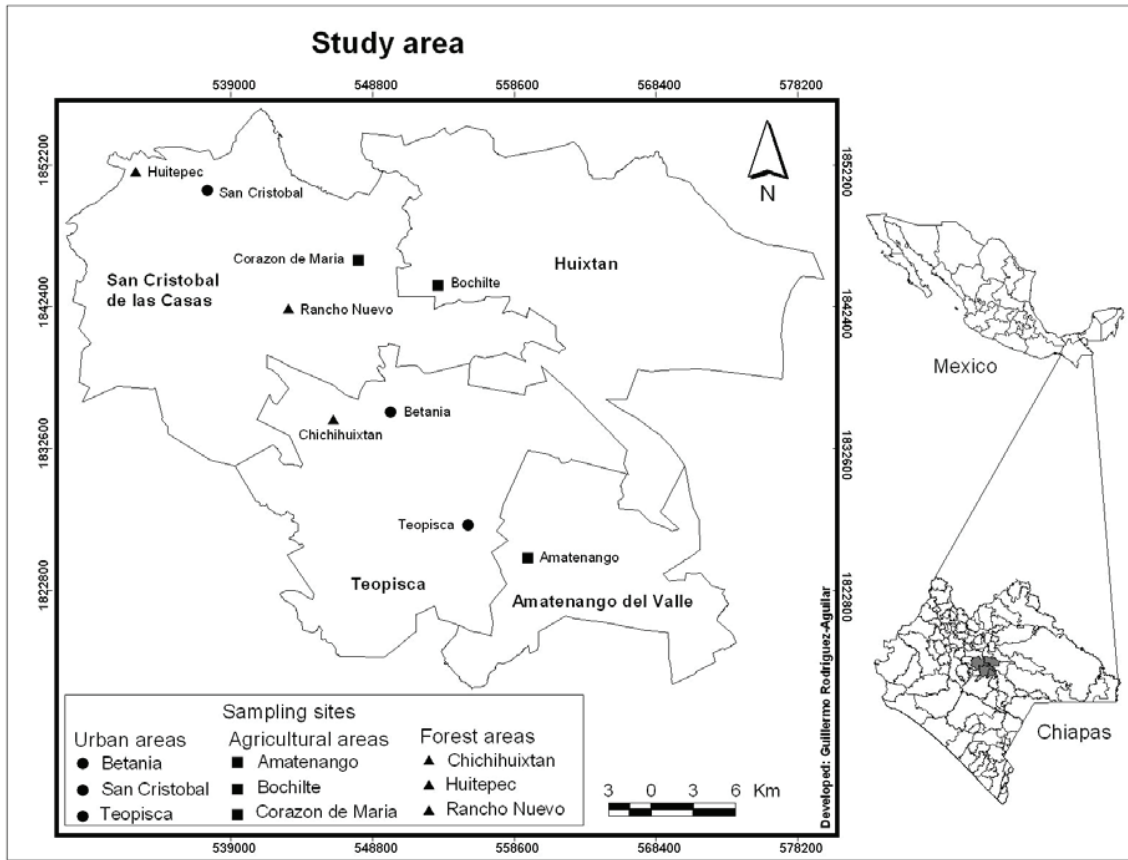


Figure 1: Study area and location of study sites in the southeastern state of Chiapas, Mexico.

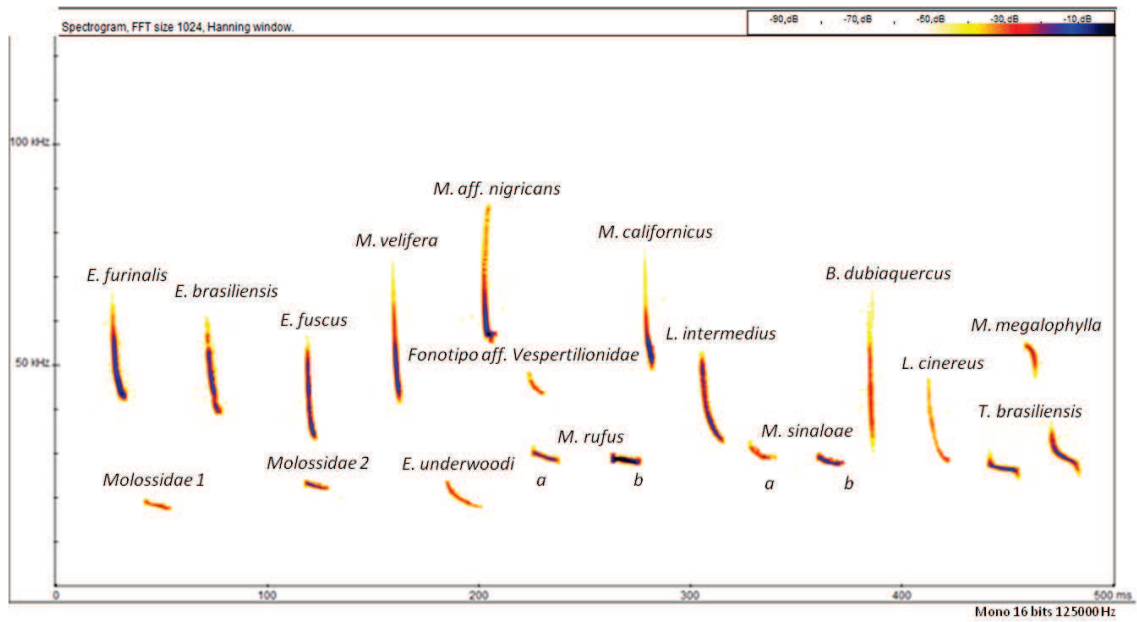


Figure 2: Spectrogram with search calls of the aerial insectivorous bat species recorded in the study area. The species *Molossus rufus* and *M. sinaloae* presented high and low frequency pulses, represented by a and b, and *Tadarida brasiliensis* presented two different searching pulses. The complete species names are presented in the Table 3.

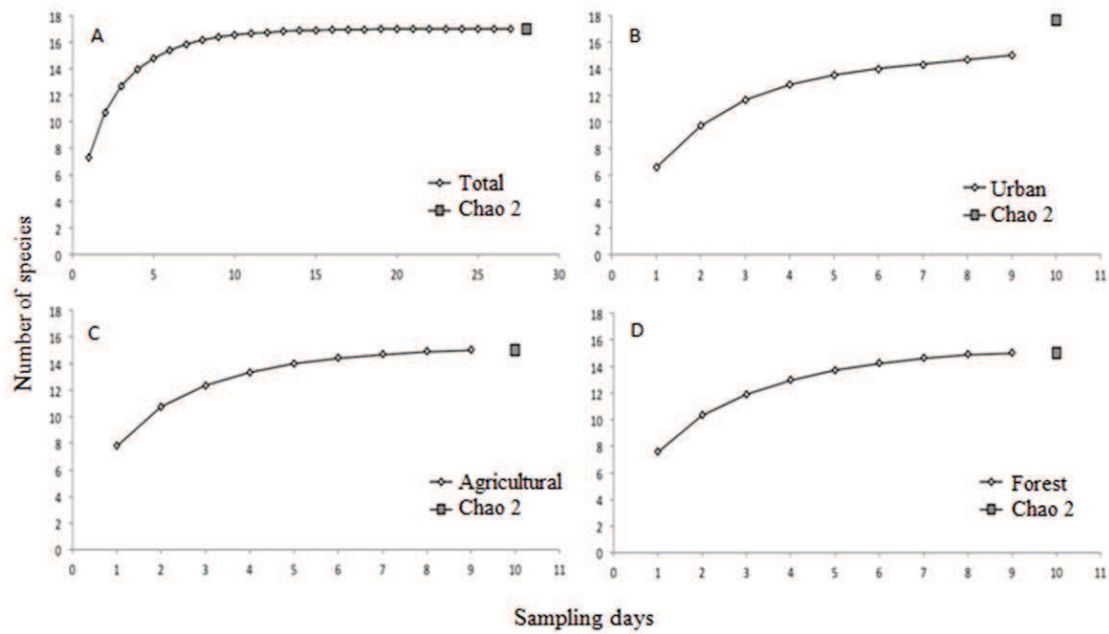


Figure 3: Accumulation curves of the number of aerial insectivorous bat species recorded in (A) all study areas, (B) urban areas, (C) agricultural lands and (D) forests. The separate square represents the richness estimation based on CHAO 2.

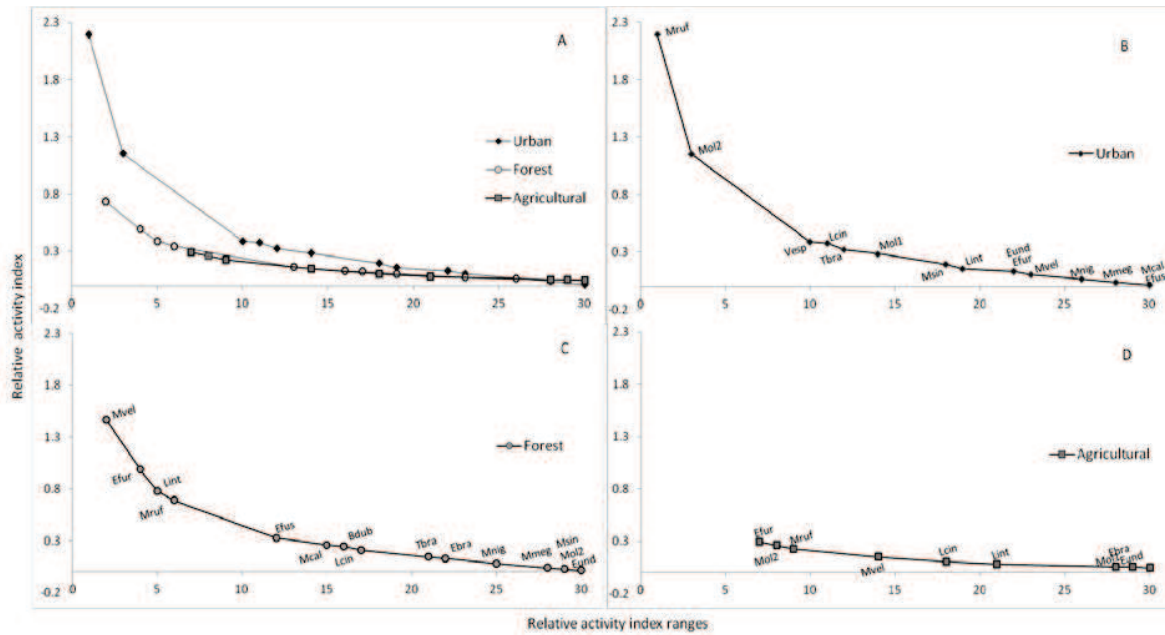


Figure 4: Rank abundance curves of the relative activity of aerial insectivorous bats in (A) the three conditions; urban areas, forests and agricultural lands and separated for (B) urban areas, (C) forests and (D) agricultural lands.

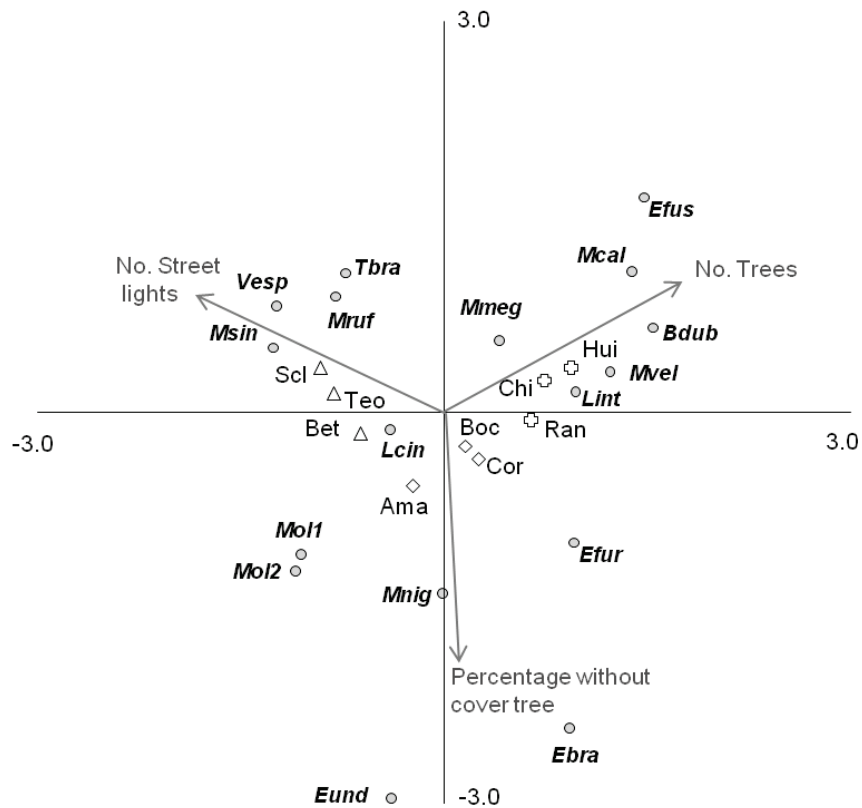


Figure 5: Canonical correspondence analysis (CCA) ordination illustrating the relative activity of aerial insectivorous bats and environmental variables based on acoustic sampling in three sites per condition; urban areas (triangles), agricultural lands (diamonds) and forests (crosses). The vectors length indicates the explanatory importance of the environmental variables in separating bat species according to their relative activity. Bat species are plotted as circles and the abbreviations represent the following names: *Bdub*, *Bauerus dubiaquercus*; *Ebra*, *Eptesicus brasiliensis*; *Efur*, *E. furinalis*; *Efus*, *E. fuscus*; *Eund*, *Eumops underwoodi*; *Lcin*, *Lasiurus cinereus*; *Lint*, *L. intermedius*; *Mcal*, *Myotis californicus*; *Mnig*, *M. nigricans*; *Mvel*, *M. velifer*; *Mmeg*, *Mormoops megalophylla*; *Mruf*, *Molossus rufus*; *Msin*, *M. sinaloae*; *Mol1*, *Molossidae 1*; *Mol2*, *Molossidae 2*; *Tbra*, *Tadarida brasiliensis*; *Vesp*, *Vespertilionidae*.

Table 1: Values of environmental variables per site and condition, standardized for 6.5 ha. Population density (Pop.Den), percentage of asphalt (Per.asph), building density (Buil.den), percentage of area without tree cover (Per.no.vegcov), tree density (Tree.den), number of lamps (Num.lamp).

Condition	Site	Pob.Den	Per.asph	Buil.den	Per.no.vegcov	Tree.den	Num.lamp
Urban	San Cristobal	345	98.61	123	1.39	520	73
	Teopisca	462	95.27	135	4.73	728	66
	Betania	472	78.9	118	21.1	1560	32
Agricultural	Bochilte	87	13.65	14	86.35	1144	2
	Corazon de Maria	85	5.36	16	94.64	832	5
	Amatenango	0	0	0	100	0	0
Forests	Rancho Nuevo	0	2.26	5	7.85	6448	0
	Huitepec	0	0	0	2.63	5200	0
	Chichihuixtan	0	0	0	18.3	4784	0

Table 2: Pearson correlation coefficients between environmental variables. * P < 0.05.

	Pob.Den	Per.asph	Buil.den	Per.no.vegcov	Tree.den	Num.lamp
Pob.Den		4.50E-05	3.13E-06	0.32362	0.16631	0.0025005
Per.asph	0.95878*		5.85E-08	0.20639	0.18546	2.62E-05
Buil.den	0.98087*	0.99389*		0.22149	0.18884	0.00013494
Per.no.vegcov	-0.37242	-0.46575	-0.45236		0.15414	0.19187
Tree.den	-0.50422	-0.48526	-0.48203	-0.51693		0.19376
Num.lamp	0.86659*	0.96475*	0.94333*	-0.47916	-0.47739	

Table 3: Average relative activity and total occurrence of aerial insectivorous bat species per site and condition.

Species	Abb.	Average relative activity									Total occurrence
		Urban			Agricultural			Forests			
		San Cristobal	Teopisca	Betania	Bochilte	Corazon de Maria	Amatenango	Huitepec	Rancho Nuevo	Chichihuixtan	
Molossidae											
<i>Eumops underwoodi</i>	<i>Eund</i>		0.0022	0.0195			0.0152		0.0022		18
<i>Molossus rufus</i>	<i>Mruf</i>	0.1017	0.1818	0.0823	0.0238	0.0216	0.0303	0.0216	0.0649	0.0281	257
<i>Molossus sinaloae</i>	<i>Msin</i>	0.0065	0.0238	0.0022		0.0043	0.0043		0.0022	0.0022	21
<i>Molossidae 1</i>	<i>Mol1</i>	0.0022	0.0238	0.0216	0.0022		0.0152				30
<i>Molossidae 2</i>	<i>Mol2</i>	0.0325	0.0952	0.0649	0.0087	0.0087	0.0693	0.0022		0.0022	131
<i>Tadarida brasiliensis</i>	<i>Tbra</i>		0.0476	0.0065	0.0043	0.0022	0.0022	0.0022	0.0022	0.0195	40
Mormoopidae											
<i>Mormoops megalophylla</i>	<i>Mmeg</i>			0.0065						0.0065	6
Vespertilionidae											
<i>Bauerus dubiaquercus</i>	<i>Bdub</i>						0.0087	0.0043	0.0346	0.0022	23
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	<i>Ebra</i>				0.0022	0.0043	0.0108	0.0022	0.0130	0.0065	18
<i>Eptesicus furinalis</i>	<i>Efur</i>		0.0087	0.0130	0.0346	0.0476	0.0152	0.0433	0.1082	0.0130	131
<i>Eptesicus fuscus</i>	<i>Efus</i>			0.0022		0.0022	0.0022	0.0411	0.0130		28
<i>Lasiurus cinereus</i>	<i>Lcin</i>	0.0065	0.0498	0.0065	0.0065	0.0173	0.0108		0.0346		61
<i>Lasiurus intermedius</i>	<i>Lint</i>		0.0065	0.0195	0.0043	0.0065	0.0152	0.0433	0.0195	0.0671	84
<i>Myotis californicus</i>	<i>Mcal</i>			0.0022				0.0043	0.0022	0.0368	21
<i>Myotis nigricans</i>	<i>Mnig</i>		0.0087	0.0022	0.0043	0.0022	0.0043			0.0130	16
<i>Myotis velifer</i>	<i>Mvel</i>		0.0087	0.0087	0.0130	0.0152	0.0216	0.0498	0.0909	0.1039	144
<i>Vespertilionidae sp</i>	<i>Vesp</i>		0.0325	0.0325			0.0043				32

Capítulo III. Discusión general y conclusiones

La urbanización y el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos

Los resultados de este estudio sugieren que la urbanización tiene diferentes efectos sobre las especies que componen el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos en Los Altos de Chiapas. Los efectos son más evidentes sobre la actividad relativa de cada especie a lo largo del gradiente urbano, lo que indica que los cambios derivados del desarrollo urbano, como la disminución de áreas arboladas y aumento de áreas asfaltadas, pudieran estar incidiendo directamente sobre este grupo de murciélagos. Asimismo se encontró que el proceso de urbanización en Los Altos de Chiapas es variable, reflejada en la estructura del hábitat de cada condición y en la respuesta diferencial de las especies de murciélagos.

En el caso de las áreas urbanas (San Cristóbal de las Casas, Teopisca y Betania) de la región de los Altos de Chiapas, sus características estructurales posiblemente están influyendo en la actividad relativa de un subensamble de especies. En estas áreas, construcciones como casas y edificios, son elementos que dominan el paisaje. Este tipo de elementos en ecosistemas urbanos son relevantes para muchas especies de murciélagos, en especial el uso de estas estructuras como refugio (Sánchez et al., 1989; Avila-Flores y Fenton, 2005; Ellison et al., 2007). Otro elemento del ecosistema urbano importante para los murciélagos insectívoros aéreos es el número de lámparas, pues se ha documentado que atraen una gran cantidad de insectos, ocasionando que muchas especies forrajeen alrededor de ellas (Rydell, 1992; Jung y Kalko, 2010).

Así, las características en las áreas urbanas, agrícolas y de bosque han influido en la composición del ensamble de murciélagos insectívoros aéreos, ya que en cada condición fue diferente en dos especies (fonotipos). Lo anterior podría ser explicado por la combinación de características del hábitat y rasgos específicos de las especies (Jung y Kalko, 2011). Por ejemplo, en las áreas urbanas no se registró la ocurrencia de las especies *Bauerus dubiaquercus* y *Eptesicus brasiliensis*, lo cual sugiere que estas especies son susceptibles a los cambios relacionados por el desarrollo urbano, y posiblemente sus características ecomorfológicas y de ecolocación no les permiten adaptarse a este tipo de hábitat. Trabajos anteriores con *E. brasiliensis* han reportado que esta especie sólo se ha encontrado en áreas de bosque (Portfors et al., 2000).

Los resultados obtenidos sobre la actividad de las especies exhiben una serie de subensambles que muestran afinidad con algunas de las variables analizadas. Por ejemplo, el análisis de correspondencia canónica muestra un subensamble con tendencia hacia un mayor número de lámparas formado por especies de la familia Molossidae, y otro subensamble de especies de la familia Mormoopidae y Vespertilionidae con tendencia hacia un mayor número de árboles. Estos resultados muestran que la estructura del hábitat influye sobre la persistencia de especies a lo largo del gradiente urbano, definiendo la composición del ensamble total de murciélagos insectívoros aéreos en el área de estudio.

Riqueza y actividad relativa en el gradiente urbanización

La riqueza específica en cada condición no fue estadísticamente diferente; las áreas urbanas, agrícolas y de bosque presentaron un total de 15 fonotipos cada una. Estos

resultados no concuerdan con lo planteado al inicio de este trabajo de investigación; sin embargo, difieren de algunas teorías que manifiestan que a una mayor urbanización, la riqueza de especies de vertebrados dentro de una matriz será menor (e. g. MacKinney, 2006). Dos posibles razones que podrían explicar los resultados encontrados en el presente trabajo, son:

i) El efecto directo del proceso mismo de urbanización en los Altos de Chiapas, vinculado a la heterogénea topografía de la región y el acelerado crecimiento poblacional, lo cual incide en el tamaño y forma de las áreas urbanas. En conjunto, estas características podría influir en el desplazamiento constante de especies a áreas de bosque y agrícolas o viceversa. En esta región, como en muchas otras regiones del país, los centros urbanos se han establecido en pequeños valles rodeados de montañas, lo que podría limitar la expansión urbana. El desarrollo en estos centros urbanos se ha dirigido a residencias y comercios, con escasa presencia de industrias, derivando en una alta densidad poblacional.

ii) El efecto del paisaje en los sitios de muestreo, ya que la configuración del paisaje podría tener efecto sobre la riqueza de especies, pues las áreas urbanas están rodeadas predominantemente de bosques, que posiblemente estén siendo utilizados como refugios y sitios de forrajeo para especies que están adaptadas a hábitats con una estructura cerrada (e. g. vespertilionidos). Bajo este razonamiento, las áreas urbanas posiblemente están siendo utilizadas como sitios de paso, lo que explica la presencia, pero baja ocurrencia de algunas especies en estas áreas.

La actividad relativa en áreas urbanas estuvo representada por un subensamble de especies de la familia Molossidae. Los resultados sugieren que este subensamble ha sido capaz de adaptarse a hábitats que han sido modificados a partir del desarrollo urbano. La mayoría de las especies de esta familia despliegan vuelos rápidos y un tipo de ecolocación que favorece el forrajeo en áreas abiertas, características importantes para evitar depredadores potenciales y localizar sus presas a mayores distancias (Norberg y Rayner, 1987; Jones, 1999). Este mismo patrón se ha registrado en otras áreas urbanas del Neotrópico (ciudad de México y Panamá), donde la ocurrencia y la actividad relativa está dominada por mólosidos (Avila-Flores y Fenton, 2005; Jung y Kalko, 2011).

En las áreas de bosque la actividad relativa registrada fue realizada principalmente por especies de la familia Vespertilionidae. La poca actividad registrada en áreas urbanas y agrícolas sugiere que los cambios en la estructura del hábitat y el disturbio derivado de las actividades humanas podrían estar teniendo un efecto sobre la persistencia de estas especies. Además, las características ecomorfológicas y de ecolocación intrínsecas de esta familia muestran un vuelo lento y cortas distancias de ecolocación (Norberg y Rayner, 1987; Jones, 1999). Este patrón de actividad también se documentó en Panamá, donde el registro dentro de centros urbanos fue ocasional, pero los niveles de actividad en áreas de bosque fueron significativamente más altos.

Con base en la evidencia de actividad relativa, es posible mostrar cómo responden los murciélagos insectívoros aéreos al gradiente de urbanización en Los Altos de Chiapas. El índice de actividad relativa sugiere el uso que los murciélagos insectívoros aéreos hacen del hábitat (Jung y Kalko, 2011), mostrando que la urbanización tiene efectos

diferenciados sobre las especies, por ejemplo *Molossus rufus*, el cual está presente en las tres condiciones, pero en áreas urbanas presenta mayor actividad, lo que indica un mayor uso de estas áreas. Ante este panorama, el contexto urbano de la región mantiene recursos que son utilizados por un subensamble específico de especies. No obstante, para otras especies como *Bauerus dubiaquercus* y *Eptesicus brasiliensis*, los cambios físicos (edificaciones) ocasionados por la urbanización, probablemente las están desplazando a sitios donde el disturbio derivado de actividades humanas es menor.

Recomendaciones generales

El proceso de urbanización que se presenta en los Altos de Chiapas es explicado por diversos factores tanto físicos, biológicos y sociales. El contexto de la región permite caracterizar las áreas urbanas tal como lo sugiere MacGregor-Fors (2011), buscando estandarizar el punto de partida para comprender los efectos que ocasiona la fragmentación del hábitat derivado del desarrollo urbano, además de incluir otras variables que tengan incidencia directa sobre el objeto de estudio.

Para próximos estudios, es recomendable incrementar la cantidad de minutos de grabación para representar los cambios de la actividad entre las especies a lo largo de la noche, además de realizar muestreos a lo largo del año, obteniendo un registro más completo sobre las especies que integran el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos. Por otro lado, es posible dirigir nuevas investigaciones donde se identifiquen y caractericen refugios dentro de las áreas urbanas, así como evaluar los atributos de las poblaciones de murciélagos insectívoros aéreos que se encuentren, resaltando la

estructura de las poblaciones y el tamaño de las mismas. Con esto será posible evaluar si el uso de estos refugios dentro de las ciudades corresponde a aspectos ecológicos o biológicos de las poblaciones que ahí se encuentran.

Para estudios específicos en áreas urbanas, será interesante realizar muestreos ultrasónicos de manera pasiva (estaciones), donde se coloquen las estaciones sobre estructuras (techos), aumentando las posibilidades de grabar murciélagos que vuelen a mayor altura. Así como evaluar la actividad de forrajeo a partir del registro de trenes de alimentación e identificar áreas de forrajeo dentro de las ciudades, las cuales podrían estar relacionadas a variables como número de lámparas, cuerpos de agua, áreas arboladas, entre otras.

Con los resultados obtenidos es posible hacer sugerencias para la conservación de murciélagos insectívoros aéreos en Los Altos de Chiapas, estas sugerencias van dirigidas hacia los planes de desarrollo urbano en esta región. Entre otras, se propone destinar espacios arbolados dentro de las ciudades, lo que buscará maximizar la riqueza y persistencia de especies de murciélagos insectívoros aéreos y de otros grupos faunísticos (e.g. roedores y aves). Esto favorecería los servicios ambientales que brinda este grupo de animales, tales como el control de plagas, la cuales afectan directa o indirectamente aspectos económicos de la región. Por otro lado, es necesaria la conservación de los bosques que rodean los centros urbanos, ya que estos funcionan como refugios y áreas de alimentación para muchas especies presentes en la región pero que son susceptibles a cambios drásticos en la estructura y composición del hábitat derivados de la urbanización.

Conclusiones

1. Las especies *Bauerus dubiaquercus*, *Eptesicus brasiliensis* y *Myotis californicus* están siendo afectadas negativamente por el desarrollo urbano.
2. La actividad relativa de murciélagos insectívoros aéreos responde a diferente intensidad de urbanización en Los Altos de Chiapas. La urbanización favorece la actividad de especies de la familia Molossidae como *Molossus rufus*, *Molossus sinaloae*, *Tadarida brasiliensis* y del fonotipo Molosidae 2.
3. La conservación de los bosques que rodean las áreas urbanas son importantes para mantener el ensamble de murciélagos insectívoros aéreos, principalmente especies adaptadas a áreas con estructura de vegetación cerrada como la familia Vespertilionidae.

Literatura citada

- Alberti, M., 2005. The Effects of Urban Patterns on Ecosystem Function. *International Regional Science Review*, 28 (2), pp. 168-192.
- Alberti, M., 2008. *Advances in urban ecology: Integrating Humans and Ecological Processes in Urban Ecosystems*. New York. Springer.
- Alberti, M., Marzluff, J., Shulenberger, E., Bradley, G., Ryan, C. y Zumbrunnen, C., 2003. Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *BioScience*, 53(12), pp. 1169-1179.
- Altringham, J.D., 2011. *Bats from evolution to conservation*, 2nd ed., Oxford, Oxford University Press.
- Arroyo-Cabrales, J., González-Christen, A., Canales, D., León-Burgos, F., Franco-Morales, M.L., Navarro, L. y Vargas-Contreras, J., Coord., 2011. *Los Murciélagos de Calakmul*. Guía ilustrada. Veracruz. Consejo Veracruzano de Investigación Científica y Desarrollo Tecnológico.
- Avila-Flores, R. y Fenton, M., 2005. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*, 86 (6), pp. 1193-1204.
- Berry, B., 2008. Urbanization. In J. Marzluff et al., *Urban ecology*, New York, Springer.
- Clergeau, P., Savard, J.L., Mennechez, G. y Falardeau, G., 1998. Bird abundance y diversity along an urban-rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. *The Condor*, 100 (3), 413-425.
- Cleveland, C.J., Betke, M., Federico, P., Frank, J.D., Hallam, T.G., Horn, J., López, J.D., MacCracken, G.F., Medellín, R.A., Moreno-Valdez, A., Sansone, C.G., Westbrook, J.K. y Kunz, T.H., 2006. Economic value of the pest control service

- provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *The Ecological Society of America*, 4 (5), pp. 238-243.
- CONAPO, 2012. Proyecciones de la población 2010-2050. En línea, disponible en: www.conapo.gob.mx, [Accesado 18 Febrero 2013].
- Cook, E., 2002. Landscape structure indices for assessing urban ecological networks. *Landscape and Urban Planning*, 58, pp. 269-280.
- Duchamp, J. y Swihart, R., 2008. Shifts in bat community structure related to evolved traits and features of human-altered landscapes. *Landscape Ecology*, 23 (7), pp. 849–860.
- Ellison, L., O’Shea, T., Neubaum, D. y Bowen, R., 2007. Factors influencing movement probabilities of big Brown bats (*Eptesicus fuscus*) in buildings. *Ecological Applications*, 17 (2), pp. 620–627.
- Faeth, S., Bang, C. y Saari, S., 2011. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223, pp. 69-81.
- Fauth, J., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W., Van Buskirk, J. y McCollum, S., 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist*, 147 (2), pp. 282-286.
- Fenton, M.B. y Bell, G.P., 1981. Recognition of species of Insectivorous bats by their Echolocation Calls. *Journal of Mammalogy*, 62, pp. 233-243.
- Fuentes-Moreno, H. 2010. Estructura del ensamble de murciélagos de la Venta, Oaxaca, México. *Tesis de Maestría*, Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional.
- Fuller, R.A., Tratalos, J. y Gaston, K., 2009. How many birds are there in a city of half a million people?. *Diversity and Distributions*, 15, pp. 328-337.

- Gaisler, J., Zukal, J., Rehak, Z. y Homolka, M., 1998. Habitat preference and flight activity of bats in a city. *The Zoological Society of London*, 244 (3), pp. 439-445.
- Gaston, K., 2010. Urban Ecology. In Gaston, K., ed., *Urban Ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Granados-Herrera, J., 2001. Caracterización de los llamados de ecolocalización de los murciélagos insectívoros del estado de Yucatán, *Tesis de Licenciatura*, Distrito Federal Universidad Autónoma de México.
- Gehrt, S. y Chelsvig, J., 2003. Bat Activity in an Urban Landscape: Patterns at the Landscape and Microhabitat Scale. *Ecological Applications*, 13 (4), pp. 939-950.
- Gehrt, S. y Chelsvig, J., 2004. Species-specific patterns of bat activity in an urban landscape. *Ecological Applications*, 14 (2), pp. 625-635.
- Hayes, J.P., 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy*, 78 (2), pp. 514-524.
- Hourigan, C., Johnson, C. y Robson, S., 2006. The structure of a micro-bat community in relation to gradients of environmental variation in a tropical urban area. *Urban Ecosystems*, 9 (2), pp. 67-82.
- INEGI, 2010. Anuario de estadísticas por entidad federativa 2010[PDF]. En línea, disponible en http://www.inegi.gob.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/integracion/pais/aepef/2010/Aepef2010.pdf
- INEGI, 2010a. Cuéntame. En línea, disponible en: http://cuentame.inegi.org.mx/poblacion/rur_urb.aspx?tema=P, [Accesado 10 Mayo 2012].

- Jones, G., 1999. Scaling of echolocation call parameters in bats. *The journal of Experimental Biology*, 202, pp. 3359-3367.
- Jones, G. y Holderied, M., 2007. Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceeding of the Royal Society B*, 274, pp. 905-912.
- Jones, G. y Teeling, E., 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 21 (3), pp. 149-156.
- Jung, K. y Kalko, E., 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*, 91 (1), pp. 144-153.
- Jung, K. y Kalko, E., 2011. Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity and Distributions*, 17, pp. 262-274.
- Kalka, M., Smith, A. y Kalko, E., 2008. Bat limits arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*, 320, p. 71.
- Kraker, C., 2010. Análisis de la alimentación de murciélagos insectívoros en cultivos de café del departamento de Sacatepéquez. *Informe final Proyecto No. 12-2008*, Fodecyt, Guatemala.
- Kunz, T., Braun, E., Bauer, D., Lobova, T. y Fleming, T., 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223 (1), pp. 1-38.
- Limpens, H., 2002. Field identification: using bat detectors to identify species. In Brighman, R., et al., eds., *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*. Austin, Texas, Bat Conservation International.

Luniak, M., 2004. Synurbization adaptation of animal wildlife to urban development.

Proceedings 4th International Urban Wildlife Symposium. Shaw et al., Eds. 2004.

MacGregor-Fors, I., 2011. Misconceptions or misunderstandings? On the standardization of basic terms and definitions in urban ecology. *Landscape and Urban Planning*, 100, pp. 347-349.

MacGregor-Fors, I. y Schondube, J., 2011. Gray vs. green urbanization: Relative importance of urban features for urban bird communities. *Basic and Applied Ecology*, 12, pp. 382-381.

MacSwiney, M.C., Clarke, F.M. y Racey, P.A., 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detector in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 1364-1371.

McDonnell, M.J. y Pickett, S., 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71 (4), pp. 1232-1237.

Mcintyre, N.E., Knowles-Yañez, K. y Hope, D., 2001. Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of "urban" between the social and natural sciences. *Urban Ecosystems*, 4, pp. 5-24.

McKinney, M., 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*. 52 (10), pp. 883-890.

McKinney, M., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127 (3), pp. 247-260.

Medellín, R., Arita, H. y Sánchez, O., 2008. *Identificación de los murciélagos de México, Clave de campo*. 2da. Edición. México. Instituto de Ecología UNAM.

- Meyer, C., Schwarz, C. J. y Fahr, J., 2004. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest–savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology*, 20, pp. 397-407.
- Moreno, C.A., Arita, H. y Solis, L., 2006. Morphological assembly mechanisms in neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia*, 149 (1), pp. 133-140.
- Neuweiler, G., 2000. *The biology of bats*. Translated from german by Ellen Covey. Oxford, Oxford University Press.
- Norberg, U. y Rayner, J., 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 316 (1179), pp. 335-427.
- Ochoa, J., O' Farrell, M. y Miller, B., 2000. Contribution of acoustic methods to the study of insectivorous bat in protected area from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica*, 2, pp. 171-183.
- O'Farrell, M. J. y Miller, B., 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying Neotropical bats. *Biotropica*, 31, pp. 507-516.
- O'Farrell, M. J., Miller, B. y Gannon, W.L., 1999. Qualitative identification of free-flying bats using the anabat detector, *Journal of Mammalogy*, 89 (1), pp. 11-23.
- Orozco-Lugo, C.L., 2007. Efecto de la perturbación del hábitat en la comunidad de murciélagos insectívoros de la selva baja caducifolia, *Tesis de Maestría*, Distrito Federal, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Portfors, C., Fenton, B., Aguilar, L., Baumgarten, J., Vonhof, M., Bouchard, S., De Faria, D., Pedro, W., Rauntenbach, N. y Zortea, M., 2000. Bats from Fazenda Intervalles, Southeastern Brazil- species account and comparison between different sampling methods. *Revista brasileira de Zoologia*, 17 (2), pp. 533-538.
- PACCCH, 2011. Programa de Acción ante el Cambio Climático en el Estado de Chiapas: Anexo técnico III Modelo de Deforestación del Estado de Chiapas. [pdf], Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, [Accesado 20 Enero 2013].
- ONU-Habitat, 2012. Estado de las ciudades de América Latina y del Caribe 2012. Programa de las Naciones Unidas para Asentamientos Humanos [pdf], [Accesado 01 Marzo 2013].
- Randa, L.A. y Yunker, J.A., 2006. Carnivore occurrence along an urban-rural gradient: a landscape-level analysis, *Journal of Mammalogy*, 87 (6), pp. 1154-1164.
- Ratcliffe, J.M., Hofstede, H.M., Avila-Flores, R., Fenton, M.B., Mccracken, G.F., Biscardi, S., Blasko, J., Gillam, E., Orprecio, J. y Spanjer, G., 2004. Conespecific influence call design in the Brazilian free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 82, pp. 966-971.
- Reid, F., 1997. *A field guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, Oxford.
- Rizo-Aguilar, A., 2008, Descripción y análisis de los pulsos de ecolocación de 14 especies de murciélagos insectívoros aéreos del Estado de Morelos. *Tesis de Maestría*, Xalapa, Instituto de Ecología, A. C.

- Rodríguez, A. y Mora, E., 2006. The Echolocation Repertoire of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Cuba. *Caribbean Journal of Science*, 42, pp. 121-128.
- Rydell, J., 1992. Exploitation of Insects around Streetlamps by Bats in Sweden. *Functional Ecology*, 6 (6), pp. 744-750.
- Rydell, J., Entwistle, A. y Racey, P., 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, 76 (2), pp. 243-252.
- Rydell, J., Arita, H., Santos, M. y Granados, J., 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *The Zoological Society of London*, 257, pp. 27-36.
- Sánchez, O., López-Ortega y López-Wilchis R., 1989. Murciélagos de la ciudad de México y sus alrededores. En Gío-Argáez, R., Hernández-Ruiz, I. y Sáinz-Hernández, E. eds. *Ecología Urbana*. Sociedad Mexicana de Historia Natural. D.F.
- Schnitzeler, H. y Kalko, E., 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*. 51 (7), pp. 557-569.
- Siemers, B.M., Kalko, E. y Schnitzeler, H. 2001. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*?. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 50, pp. 317-328.
- United Nations (UN), 2010. World Population Prospects: The 2010 Revision and World Urbanization Prospects: The 2011 Revision. En línea, disponible en <http://esa.un.org/unpd/wup/unup/p2k0data.asp>, [Accesado 18 noviembre 2012].

Wilson, O., 2002. Murciélagos: respuestas al vuelo, traducido del inglés por J. Galindo.

Xalapa, Universidad Veracruzana.

Anexo I: Identificación de murciélagos insectívoros con base en sus llamados de ecolocación

Se lograron identificar 17 fonotipos, de los cuales 14 de ellos fueron identificados a nivel de especie y tres se identificaron a nivel de familia. Estos 17 fonotipos pertenecen a las familias Mormoopidae (1), Molossidae (6) y Vespertilionidae (10). Su identificación se basó en la comparación de los parámetros cuantitativos de frecuencia inicial (Fi), frecuencia final (Ff), frecuencia de máxima amplitud o pico de frecuencia (Fmaxam), duración del pulso (Dp) y duración del intervalo entre pulsos (Di), adicionalmente se utilizaron los parámetros cualitativos como la forma y tipo de frecuencia como frecuencia constante (FC), frecuencias modulada (FM) y frecuencia cuasi-constante (FQC), ya que en su mayoría los llamados presentan estas características de manera separada o en combinación durante un pulso (Jones, 1999), el análisis de los pulsos se realizó en la fase de búsqueda con descripciones realizadas en publicaciones previas, además de la captura en redes de niebla de la especie *Bauerus dubiaquercus*, realizándose su grabación al liberar el individuo y posterior medición de parámetros.

Estos fonotipos se agruparon primero por familias y posteriormente se contrastaron los parámetros con aquellas especies que potencialmente se distribuían en el área de estudio. Las características que se utilizaron para agrupar por familias y las principales características de las especies fueron las siguientes.

Mormoopidae

De esta familia se identificó una especie, su identificación se basó principalmente en la forma de sus pulsos, los cuales muestran patrones fácilmente reconocibles (Jones,

1999; O'Farrell y Miller, 1999; Orozco-Lugo, 2007; MacSwiney et al., 2008). La especie *Mormoops megalophylla*, muestra un segmento de FC al principio, seguido de otro segmento pequeño de FM descendente, similar a una "L" invertida, corta y extendida. Presenta Fi generalmente de 54 kHz, con una Ff sobre los 45 KHz y una Dp ~ 7 ms.

Molossidae

Para esta familia se identificaron seis fonotipos, cuatro de ellos identificados a nivel de especie y los dos restantes solo se denominaron como Molósido 1 y Molósido 2.

Algunas especies presentan llamados que pueden ser audibles (ej. *Eumops sp.*), y otras con frecuencias hasta 40 kHz (ej. *Tadarida brasiliensis* y *Molossus sp.*), además de algunas especies que presentan un patrón de llamados altos y bajos (ej. *Molossus rufus* y *Molossus sinaloae*) (Fenton y Bell, 1981; Granados-Herrera, 2001; Ratcliffe et al., 2004; Orozco-Lugo, 2007). Sus llamados se caracterizan por presentar un segmento de FC y un pequeño pico de FQC descendente al principio o al final, la duración del pulso generalmente es mayor a 10 ms. La especie *Tadarida brasiliensis*, presenta variaciones en los arreglos de sus llamados de ecolocación, su forma principalmente es de una "S" acostada, mostrando dos segmentos de FQC al principio y al final, y al centro del llamado un segmento de FC, los valores de Fi y Dp en publicaciones previas muestran algunas variaciones, sin embargo, la Ff se mantiene en ~ 24 kHz (ej. Avila-Flores y Fenton, 2005; Orozco-Lugo, 2007; Rizo-Aguilar, 2008).

Eumops underwoodi, presenta Di por encima de los 290 ms, la Dp es aproximadamente de ~19 ms y presenta una Ff de ~ 14 kHz (Orozco-Lugo, 2007; Rizo-Aguilar, 2008). Las especies *Molossus rufus* y *Molossus sinaloae*, presentan pulsos altos y bajos, *M. sinaloae* registra por lo regular Dp menor a 12.5 ms y una Ff

mayor a 25 kHz, mientras que *M. rufus* registra Dp hasta 19 ms y sus Ff puede llegar a los 22 kHz (Orozco-Lugo, 2007; Rizo-Aguilar, 2008; Fuentes-Moreno, 2010).

Vespertilionidae

De los 17 fonotipos reportados, 10 pertenecen a la familia Vespertilionidae. En esta familia, los llamados de ecolocación son principalmente de FM con un segmento pequeño de FQC al final, la Dp es muy variable. Por ejemplo, para el género *Myotis*, la Dp es generalmente menor a 5 ms, mientras que para géneros como *Eptesicus* y *Lasiurus* presentan Dp entre 5 y 10 ms (Orozco-Lugo, 2007; MacSwiney et al., 2008; Rizo-Aguilar, 2008). Del género *Myotis*, las especies *M. velifer*, *M. nigricans* y *M. californicus*, se identificaron principalmente con base en la Ff y la Dp, en el caso de *M. velifer*, su Ff se reporta ~40 kHz y una Dp menor a 5 ms (Orozco-Lugo, 2007; Rizo-Aguilar, 2008). Mientras que para *M. nigricans*, algunos autores reportan variaciones en sus parámetros de acuerdo al hábitat donde se encuentre forrajeando, siendo los parámetros de Fi, Dp y Di, los que muestran mayor variación, sin embargo, la Ff, se mantiene en ~51 kHz (Siemers et al., 2001). Para *M. californicus*, la Ff es de ~44 kHz y una Dp menor a 4 ms (Rizo-Aguilar, 2008). Del género *Eptesicus*, se reportaron tres especies, *E. fuscus*, *E. brasiliensis* y *E. furinalis*, al igual que el género *Myotis*, su identificación fue posible con base en Ff y Dp, ya que este último generalmente es mayor a 5 ms. *E. fuscus* presenta una Ff de ~31 kHz, mientras que *E. brasiliensis* alrededor de ~35 kHz y *E. furinalis* de ~38.5 KHz (Ochoa et al., 2000; Avila-Flores-Fenton, 2005; Rodríguez y Mora, 2006; Fuentes-Moreno, 2010; Kraker, 2010). De los vespertilionidos reportados, las especies del género *Lasiurus*, *L. cinereus* y *L.*

intermedius, presentan una Ff de ~25 y ~29 kHz respectivamente, y una Dp mayor a 6 ms (MacSwiney et al., 2008, Rizo-Aguilar, 2008; Fuentes-Moreno, 2010).

Caracterización de los llamados de *Bauerus dubiaquercus*

La grabación de los llamados de ecolocación de *Bauerus dubiaquercus* se obtuvieron al realizar la liberación del individuo, la identificación de esta especie se realizó con base en Medellín et al., (2008) y Reid (1997). Los parámetros registrados son con base en una secuencia y ocho pulsos. Los resultados promedio y desviación estándar fueron: Fi 59.15 ± 2.33 , Ff 27.95 ± 0.21 , Fmaxam 43.65 ± 0.07 , Dp 3.65 ± 0.07 , Di 97.95 ± 12.79 . Estos resultados no coinciden con los parámetros que muestran O'Farrell y Miller (1999) quienes ofrecen como referencia la forma de los pulsos de esta especie, que de acuerdo a las escalas mostradas en la imagen, la Ff es de aproximadamente 40 kHz y Fi por encima de los 70 kHz. La caracterización aquí presentada, muestra una referencia cuantitativa de los parámetros de esta especie, con base en esto, se determinó la ocurrencia de la especie durante este estudio, puesto que algunas secuencias coinciden con los valores registrados durante la grabación del individuo, registrando una mayor ocurrencia en sitios de bosque y sin presencia en áreas urbanas.