



El Colegio de la Frontera Sur

Uso de hábitat de los murciélagos insectívoros en Campeche, México

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

José Domingo Cú Vizcarra

2013

ÍNDICE

	Página
DEDICATORIA	I
AGRADECIMIENTOS	II
RESUMEN GENERAL	III
CAPITULO I	1
Introducción general	1
Los murciélagos insectívoros y su importancia	1
Hábitat y uso de hábitat	3
Adaptaciones al uso del hábitat	4
La ecolocalización y los detectores acústicos	6
Avances en el estudio de los murciélagos insectívoros	9
Conservación y estatus de los murciélagos insectívoros	14
Objetivos	15
Objetivo general	15
Objetivos particulares	15
Hipótesis	16
CAPÍTULO II	17
Habitat use by insectivorous bats in Campeche, Mexico	17
Materials and methods	21
Study site	21
Acoustic sampling	22
Vegetation clutter measuring	23
Statistical analysis	24
Results	25
Species richness	25
Habitat use	25

Foraging activity	26
Space-temporal clutter variation	26
Vegetation cluttering and bat activity	27
Functional groups and habitat use	27
Functional groups foraging activity	27
Functional groups and vegetation cluttering	28
Insectivorous bat assemblages composition	28
Discussion	29
Resumen	35
Literature cited	36
Figures	49
Figure 1. Location of the study regions	49
Figure 2. Spectrograms of the species recorded in Campeche	50
Figure 3. Number of 1-min files with search and feeding passes	50
Figure 4. Species accumulation curves by region and by habitat	51
Tables	52
Table 1. Bat family and species bat activity by region and habitat	52
CAPÍTULO III	53
Discusión y conclusiones generales	53
Conclusiones	61
LITERATURA CITADA	63

DEDICATORIA

Esta tesis y mi formación personal y académica son más que sólo un esfuerzo propio, es también el trabajo incesante de una persona que me ha enseñado a vivir y con la cual tengo el gusto de compartir esta vida. Porque las cosas que hago las hago por ti y para ti, gracias a ti lo difícil es siempre más ameno, lo triste se vuelve sensato y la felicidad es siempre desbordante. Te dedico esta tesis porque es parte tuya, parte mía, parte de ambos y porque la hemos sufrido, llorado y emocionado juntos, como todo en nuestra vida ahora y desde siempre hasta siempre.

A ti alma de mi vida, Daniela Guzmán Soriano

Esta tesis se la dedico también a la mujer que me moldeó como ahora soy, que me dio un poco de su ser para yo estar y que me siguió alimentando con sus palabras y su ánimo, que me animó a abrir los ojos, guió mis primeros pasos y procuró que nunca dejara de avanzar. Le dedico este trabajo porque es el fruto de un logro compartido, porque es fruto de su esfuerzo, por ser el ángel de mi vida, de inicio a fin, porque es una meta más que se cumple y en la que ha sido mi cómplice, por darme las herramientas y las ganas de seguir adelante. Te dedico este logro porque es también tuyo.

A mi madre, María de los Ángeles Vizcarra Trejo

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi directora de tesis, la Dra. Griselda Escalona Segura, por el apoyo incondicional desde lo personal hasta lo académico, por su comprensión y calidez humana, por todo el apoyo logístico para completar este trabajo, así como los comentarios hechos en este mismo beneficio. Por su amistad, GRACIAS!

Al Dr. Jorge A. Vargas Contreras por toda su enseñanza y sus esfuerzos para hacerme concluir esta parte de mi formación, por sus atinadas observaciones y por las discusiones siempre enriquecedoras que sostuvimos tan cabalmente, por su sentido del humor y los ánimos puestos a este documento. Por su sencillez y su fortaleza, por su perseverancia y por las pláticas, gracias por su amistad.

Al M. en C. Guillermo E. Castillo Vela por sus observaciones y apoyo en campo y sus comentarios al manuscrito, así como el apoyo para las traducciones del artículo sometido.

Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por su sensatez, sus comentarios y recomendaciones dirigidas al trabajo, por su disponibilidad y su dedicación puesta en este proyecto.

A Enrique Escobedo Cabrera por permitirnos usar los ANABAT II, gracias por su confianza.

A la Lic. Yamile Castillo por todo su apoyo en los procesos antes, durante y a finales de la tesis, por sus asesorías administrativas y por su disponibilidad de tiempo.

A la Lic. Nallely Salazar de ECOSUR por su apoyo en las impresiones, en las gestiones administrativas, por su sentido del humor y su disponibilidad, muchas gracias!

A María Elena Martínez (Male) del SIBE, que me ayudó mucho a conseguir literatura para consultar, por su eficacia que más bien parecen actos de magia, por su apoyo y su disposición y por su siempre amable atención. Gracias.

Al Dr. Rafa Reyna y al Dr. Miguel Martínez por sus comentarios y observaciones al protocolo de tesis, al igual que al Programa de Apoyo a Tesis de Maestría (PATM) de ECOSUR por el apoyo económico brindado.

Al Dr. Alejandro Morón Ríos, por sus comentarios y sus consejos hacia mi trabajo.

Al sínodo externo conformado por la Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio por los comentarios hechos en beneficio del documento, al Dr. Oscar Retana Guiscón por su apoyo y por las observaciones hechas desde el principio de este proyecto. A la Dra. Adriana Vallarino Moncada por sus comentarios tan puntuales y su interés en mi trabajo, además de su ánimo y sus buenos deseos.

Al CONACyT por la beca número 257775 otorgada para la realización de mis estudios en ECOSUR.

A la Dirección de la Reserva de la Biosfera Calakmul, a las autoridades municipales de Calakmul y Hopelchén y a las comisarias ejidales de Conhuás, Hopelchén, Lerma, y Carlos Cano Cruz por permitir el acceso a sus terrenos.

A toda la familia Pech Zamudio de Conhuas, por su aprecio y sus atenciones, a Darling (Abigail) y a Chejo por su ayuda y su compañía en las noches de caminata y de cabalgata y también en los días soleados midiendo vegetación, sobre todo por su buen humor que hicieron el trabajo de campo mucho más ameno, incluidas las noches "disco". A don Chonito por prestarme su corcel en las noches inundadas y por supuesto, por su ánimo y buen humor y por permitirme el acceso a su parcela. A Damaris y Maty por hacerme sentir como en mi propia casa, por sus atenciones y por toda su hospitalidad que hacían sentirme de su familia. A Sergio (padre) por su confianza, hospitalidad y los ratos de camaradería. A Celso Pech por su ayuda en campo y por su disponibilidad. A todos los miembros de esta familia Pech y Zamudio, GRACIAS, por todo su apoyo y sobre todo por su amistad.

A la familia Sánchez Pérez de Carlos Cano Cruz, por las facilidades prestadas para mis estancia en el ejido, a José (pelón), Emanuel (Ema) y César por el tiempo compartido, los ratos alegres y la ayuda en los movimientos de un sitio a otro. A Cony por todas sus atenciones, a Dieguito y Nicolas (Nico) por enseñarme que nunca estás cansado cuando hay una pelota que necesita ser pateada o un juguete que requiere ser jugado y que si no se hace las pelotas se ponchan y los juguetes se queman, gracias nenes!! A doña Juanita por su confianza y hospitalidad, por su franqueza y sus siempre sabias palabras y por su valiosa amistad. Finalmente aunque no menos importante a Aurelio Sánchez, por el apoyo prestado, la confianza brindada las buenas pláticas y toda su gran experiencia compartida. A la familia entera agradezco su confianza y amistad en este corto tiempo, sus buenas atenciones y sus buenos deseos.

A las personas del ejido de Lerma, a Manuel Pat padre e hijo por permitir el acceso a sus parcelas. A don Héctor por ayudarme a encontrar a los dueños de las parcelas. A Fabián y Pedro Pech de Lerma por dar acceso a sus terrenos.

Al Sr. José Tucuch por su ayuda en el movimiento entre mis sitios y por su disponibilidad.

Agradezco enormemente a José Tucuch (Pencuch) por apoyarme en campo en la temporada más acuosa, por prestarme su cuatrimoto (Tina), por los momentos de aventura que vivimos en ella por su buen humor y por su amistad, que es lo más importante.

A mi sobrino Javier que también se animó a apoyarme en campo, por atraer animales con su buena vibra, gracias a ello pudimos ver mucha fauna nocturna.

A mi segunda familia, la familia Guzmán Soriano, por apoyarme y animarme a seguir adelante, por su cariño y su confianza, por su sensibilidad y por todo lo que me han aportado como persona, por ser ejemplo de perseverancia. A los directores de este gran compendio de personas y personitas; A don Rubén Guzmán, por su entereza y su

gusto por la vida que contagian al que lo acompaña, por su apoyo y calidez. A Doña Carmen Soriano, sinónimo de Fe, de sencillez, de bondad, palabras que describen sólo un parte de lo que es, un gran ser con cualidades sanatoriales a la cual le agradezco todo su optimismo y su energía siempre bien dirigida. A toda esta familia, a Kari y Jime por su generosidad y por los angelitos que le dan ese clima de paz, Gael y Allen que siempre me sorprenden con su talento, me hacen reír y disfrutar cada momento con ellos. GRACIAS por darme un espacio en sus corazones.

A mi madre María de los Ángeles Vizcarra Trejo, por su apoyo incondicional, por sus ánimos y por las luchas que enfrentó para que yo hoy estuviera aquí. Por todo su cariño y por compartir conmigo muchas de sus cualidades, su sentido del humor y del respeto, por enseñarme que hay que hacer las cosas lo mejor posible, por su fortaleza espiritual, sus ganas de vivir y de hacer vivir, por la vida que hoy disfruto, por su presencia y por ser lo más admirable para mí. Gracias por TODO.

Agradezco el apoyo de mis hermanos Alan, Jorge y Martha, las risas de mis sobrinos y sobrinas que siempre dan un toque de ánimo, desde el más peque hasta el más grande. Gracias por ampliar la familia!!

A mi amada Daniela Guzmán Soriano, por todo el apoyo desde el inicio de esta maestría, por el apoyo en campo, sus comentarios en el manuscrito, por sus observaciones y por su apoyo moral y físico. Por su seriedad y por su confianza, por su amor y por no dejarme rendirme nunca. GRACIAS por ser y por estar, sin ti no estaría aquí.

A mis compañeros de generación Almendra, Andrea, Carlos, Eduardo, Luvia y Monse en estricto orden alfabético, por los buenos momentos y por la amistad que pudimos crear en esta experiencia, por su humor y su buena vibra. Gracias por sus ánimos!!!

Resumen general

La fragmentación del hábitat es uno de los elementos que más afecta la distribución de las especies de vida silvestre. Los usos y costumbres del manejo de la tierra para actividades de producción pecuarias por parte del hombre, alteran la composición de las especies y, por consecuencia, los factores físicos propios de cada hábitat o tipo de vegetación. Los murciélagos han probado ser buenos indicadores de la salud de un hábitat, además de brindar importantes servicios ecológicos y de salud al humano. Con ayuda de los detectores ultrasónicos se ha dado a conocer información importante en cuanto a la distribución y estimaciones de la abundancia de especies no filostómidas que emiten sonidos de alta frecuencia para navegar y buscar su alimento y son inaudibles para el humano con componentes de frecuencia y tiempo específicos para cada especie y cuyas identificaciones en campo suelen ser fáciles. Sin embargo, aunque el estado de Campeche es uno de los más diversos del sureste mexicano, se desconoce la situación actual de las especies de murciélagos no filostómidos por lo que los objetivos de este trabajo fueron: estimar la actividad de forrajeo de los murciélagos insectívoros en diferentes hábitat, determinar la variabilidad espacial y temporal de esta actividad y analizar la posible relación entre el diseño de ecolocalización de los murciélagos y la obstrucción vegetal en los hábitat que utiliza. Para ello se realizaron puntos de observación en 27 transectos de 5 km distribuidos en tres regiones del estado de Campeche (norte, centro y sur). En cada región se muestreó un transecto con selva baja, uno con selva mediana y otro con vegetación modificada dominada por áreas abiertas. En cada transecto se midió la obstrucción vegetal a nivel de suelo, sotobosque y dosel. Para la detección de los murciélagos se utilizó un detector

ANABAT II conectado a un módulo de análisis de cruzamientos de ceros (ZCAIM por sus siglas en inglés). Se utilizaron ANOVA's para comparar la actividad relativa de los murciélagos entre temporadas (lluvias y secas), regiones y hábitats y análisis de regresión para encontrar las relaciones entre la vegetación y la actividad de murciélagos. Se registraron los fonotipos de 23 especies de murciélagos insectívoros más uno no identificado. Los sitios de selva baja presentaron la mayor riqueza de especies con 22 y en la selva mediana se registró la menor con 17. En cuanto a las regiones fue la Centro la de mayor riqueza con 22 especies. Durante la temporada seca la obstrucción vegetal en el primer nivel del sotobosque (1m sobre el suelo) influyó positivamente en la actividad de los murciélagos. Especies que forrajean en bordes de vegetación mostraron una relación positiva con la obstrucción en el segundo nivel del sotobosque (2 m del suelo) y negativa con el tercer nivel del mismo (3 m). Por el contrario las especies que forrajean en sitios altamente obstruidos presentaron una relación negativa con la obstrucción a 2 m y positiva con la obstrucción a 3 m y la obstrucción del dosel. La actividad de las especies de murciélagos que forrajean en lugares abiertos estuvo positivamente relacionada con la obstrucción a 1m. Se encontró mayor diversidad en las selvas bajas y en la vegetación modificada, mientras que entre regiones fue la región centro la mejor representada. Esta última región comparte mayor número de especies con la norte y sur que las que se comparten entre estas últimas. Los resultados arrojaron la presencia de una especie no registrada en el estado, con lo que se aumenta la riqueza estatal de 55 a 56. La región centro está fungiendo como un corredor biológico entre las dos regiones extremas. Debido a que los hábitats de vegetación modificada presentaron mayor riqueza que los de selva mediana, se cree que esto puede deberse a la alta disponibilidad de recurso alimenticio promovido por la

creación de áreas abiertas. Adicionalmente, se detectaron especies sensibles a la perturbación antrópica como *Lasiurus blossevillii* y *Peropteryx kappleri* por lo que es importante incrementar los esfuerzos de muestreo que ayuden a estimar la distribución actual de estas especies y los efectos que la fragmentación del hábitat pueden estar ocasionando en su distribución. Se recomienda fomentar el uso de los muestreos acústicos como herramientas no invasivas en el estudio de la distribución de especies de murciélagos, principalmente de las vulnerables a la deforestación y de la estimación del uso de hábitat por todas las especies.

Capítulo I

Introducción general

Los murciélagos insectívoros y su importancia

Los murciélagos son considerados un grupo focal en estudios sobre los efectos de la perturbación antrópica debido a su sensibilidad a los cambios de uso de suelo y fragmentación (Fenton et al. 1992; Medellín et al. 2000; Schulze et al. 2000; Galindo-González 2004; Gorresen y Willig 2004). Algunas especies presentan plasticidad para ocupar un amplio espectro de hábitats, mientras que otras son más específicas y por consiguiente, se ven más amenazadas por la pérdida del mismo (Estrada et al. 1993; Nowak 1994; Kalko 1998; Schulze et al. 2000; Denzinger et al. 2004). Sus variados hábitos alimenticios los hacen cumplir importantes funciones dentro de los ecosistemas que habitan, fungiendo como dispersores de semillas, polinizadores y controladores de poblaciones de insectos (Whittaker y Jones 1994; Kunz et al. 1995; Wickramasinghe et al. 2003), lo cual se traducen en beneficios económicos, ecológicos y de salud para los humanos (Wickramasinghe et al. 2003; Kunz et al. 2011).

Cerca del 70% de las especies de murciélagos reconocidas en la actualidad se alimentan principalmente de insectos (Kunz et al. 2011). Esta alta abundancia de especies insectívoras es consecuencia de la alta densidad de artrópodos y a la distribución cosmopolita que estos presentan. Hacia las regiones templadas, este porcentaje de especies insectívoras aumenta como consecuencia de la baja diversidad de plantas, por lo que la abundancia de especies fitófagas (nectarívoras, frugívoras, polinívoras) son cada vez menores al grado de que sólo existen especies insectívoras en los lugares más templados. Como consecuencia, los murciélagos insectívoros son

también el grupo de murciélagos mejor distribuido en el mundo (Kalko 1998; Ceballos y Simonetti 2002; McCain 2007). En este sentido, es importante hacer mención del papel fundamental que juegan estos quirópteros como depredadores tope en la cadena alimenticia y las consecuencias favorables que ofrecen de manera directa como el control de insectos perjudiciales para la salud humana (e. g. mosquitos, chinches; Anthony y Kunz, 1977; Ayala y D'Alessandro, 1973; Griffin et al., 1960; Racey y Swift, 1985; Rydell et al., 2002; Thomas et al., 2007) y para el cultivo de especies de importancia económica (e. g. maíz, algodón, soya, tabaco; Balvanera et al., 2012; Cleveland et al., 2006; Federico et al., 2008; Lee y McCracken, 2002); y de manera indirecta mediante el control de la folivoría por artrópodos (Kalka et al., 2008).

En este último rubro aunque no ha sido tratado de manera amplia, los murciélagos insectívoros influyen de manera indirecta en la distribución y crecimiento de algunas especies de plantas tropicales mediante el control de artrópodos herbívoros que dañan las hojas y depredan las semillas (Fine et al. 2004; Maron y Crone 2006). Se ha observado que en ausencia de consumidores de insectos, algunas plantas tropicales producen menos biomasa, tienen menor cobertura, sufren mayor daño foliar y requieren un elevado consumo energético para producir sustancias químicas antidepredatorias (Gutschick 1999; Bael et al. 2008; Kalka et al. 2008; Mooney et al. 2010). Por ello, los murciélagos al igual que las aves, cumplen otro papel importante en el mantenimiento del equilibrio ecológico fungiendo como depredadores y como presas (Denno et al. 2002; Mooney et al. 2010). De igual manera ayudan al establecimiento de selvas en regeneración, puesto que se ha observado que la abundancia de insectos afecta

negativamente el crecimiento de especies pioneras en la sucesión ecológica de un sitio (Davidson 1993).

Debido al grado de importancia que poseen los murciélagos insectívoros se han hecho esfuerzos para conocer los aspectos que ponen en riesgo la conservación de sus poblaciones en todo el mundo. En el Neotrópico ha sido posible identificar a aquellas especies vulnerables o sensibles a cambios en el uso de suelo y vegetación (Fenton et al. 1992; Medellín et al. 2000; Schulze et al. 2000; Cunto y Bernard 2012). Sin embargo, existe una proporción considerable de especies que no han podido ser muestreadas de manera exitosa debido principalmente, a sus hábitos de vuelo y su especialización en el uso de la ecolocalización, particularment pertenecientes al gremio de las insectívoras (MacSwiney et al. 2008; Meyer et al. 2011; Stahlschmidt y Brühl 2012). Por ello, a pesar de que se dieron a conocer desde hace más de 70 años, el uso de los detectores ultrasónicos para medir la actividad de estos animales ha ido en aumento en las últimas dos décadas (Noyes y Pierce 1938; Pierce y Griffin 1938; Griffin et al. 1960; O'Farrell y Miller 1997; Rydell et al. 1996; Vaughan et al. 1997; O'Farrell et al. 1999; Miller 2001; Estrada et al. 2004; Estrada-Villegas et al. 2010; Lazure y Fenton 2011; Berthinussen y Altringham 2012).

Hábitat y uso de hábitat

En la actualidad aún existe cierta controversia en cuanto al uso del término hábitat el cual, según Krausman (1997) y Hall, Krausman y Morrison (1997), se refiere a los recursos y condiciones presentes en un área que determinan la presencia de un organismo. Sin embargo, se menciona que el término “tipo de hábitat” ha sido usado de

manera incorrecta al manejarlo como sinónimo de “asociación vegetal” o “tipo de vegetación” (Hall et al. 1997). Para efectos prácticos, en este documento se utiliza el término “tipo de hábitat” como lo define Daubenmire (1968), el cual lo refiere sólo al tipo de asociación vegetal en un área.

Por otro lado, el término “uso de hábitat” es conocido como la forma en la que un animal utiliza una colección de componentes físicos y biológicos en un sitio en particular. Puede ser entendido como la ocupación de un sitio o hábitat por un organismo para llevar a cabo diferentes funciones como la alimentación, reproducción y actividades sociales (Hall et al. 1997; Krausman 1997). En el presente trabajo se menciona uso de hábitat para referirse a la actividad que muestran los murciélagos insectívoros que pueden ser de tres tipos: forrajeo, cuando los animales sólo muestran llamados de ecolocalización en pases de búsqueda; alimentación, cuando se detectan pases que indican la captura de presas; y sociales, cuando se registran componentes vocales complejos asociados a una actividad de índole social o comunicativos entre los que destacan el cortejo y la defensa de un territorio (Barclay 1982; Fenton 2003; Jones y Siemers 2010; Übernickel et al. 2013).

Adaptaciones al uso del hábitat

Algunas especies de murciélago muestran altas preferencias por un tipo de hábitat en particular, ya sea para refugiarse, alimentarse o una combinación de ambas (e.g. *Thyroptera* spp; Findley y Wilson, 1974; Vonhof y Fenton, 2004), aunque existen diversos factores que influyen en esta selección, en su mayoría se han tratado como generalidades. Por un lado se tienen las capacidades morfológicas, motrices y

sensoriales que presentan los organismos para explotar el recurso alimenticio disponible (Freeman 1981; Norberg y Rayner 1987), por ejemplo algunos murciélagos están morfológicamente diseñados para capturar peces o insectos arrastrando las patas sobre la superficie del agua, las cuales son largas y con garras fuertes para asirse con firmeza a la presa, y trae consigo la asociación directa hacia un sitio cercano a cuerpos de agua (Craig y Jones 1984; Aihartza et al. 2008); o el recurso espacio, para lo cual se tienen murciélagos con alas angostas y puntiagudas que le dan velocidad para poder capturar insectos en espacios abiertos, mientras que las especies con alas anchas y puntas redondeadas poseen vuelos lentos pero con mayor maniobrabilidad por lo que están adaptadas para alimentarse de los insectos que se encuentran entre la vegetación o de frutos en árboles con follaje denso (Findley et al. 1972; Crome y Richards 1988; Stockwell 2001).

Sin embargo, las características morfológicas no siempre predicen la asociación o preferencia hacia el uso de un tipo de hábitat en particular, es decir, en la naturaleza existen muchas especies morfológicamente similares (crípticas) en una misma región (simpátricas) lo que haría suponer que explotan un mismo recurso, lo cual no siempre es cierto. Por ejemplo, se ha encontrado que algunas especies, pese a estar filogenéticamente relacionadas y compartir características morfológicas, explotan diferentes recursos como el caso entre el murciélago cara de bulldog mayor (*Noctilio leporinus*) y el menor (*N. albiventris*), el primero se especializa en cazar peces en la superficie del agua con ayuda de sus patas, mientras que el segundo utiliza la misma estrategia pero para capturar insectos los cuales conforman el mayor porcentaje en su dieta e inclusive frutos (Craig y Jones 1984; Schnitzler et al. 1994; Aranguren et al.

2011). Un caso similar ocurre con dos especies del género *Myotis* (*M. myotis* y *M. blythii*) entre las cuales se comparten tantas características morfológicas que su identificación en campo suele ser difícil (Arlettaz et al. 1991), sin embargo, se alimentan en hábitats totalmente diferentes y de presas totalmente diferentes (Arlettaz 1999).

Lo anterior se debe a que especies muy parecidas tienden a ser altamente competitivas por lo que una manera de solucionarlo ha sido la repartición del recurso, en este caso el espacio, lo cual ha permitido que muchas especies simpátricas puedan coexistir de manera equilibrada (Pianka 1981; Siemers y Schnitzler 2004). Ante esto, se ha encontrado que un elemento fundamental para que esta coexistencia se diera ha sido la plasticidad en el diseño de la ecolocalización, lo cual es una característica que ha sido exitosamente observada gracias al uso de los detectores ultrasónicos (e.g. Jones y Parijs, 1993).

La ecolocalización y los detectores acústicos

El vuelo y la ecolocalización en los murciélagos, han sido adaptaciones clave que propician su alta riqueza de especies y su habilidad para explotar diversos nichos (Nowak 1994; Denzinger et al. 2004). La ecolocalización implica un sonar activo (la transmisión y recepción de llamados ultrasónicos generalmente breves) con un número de adaptaciones morfológicas y fisiológicas únicas que permiten a los murciélagos esencialmente “ver” con los sonidos (Nowak 1994). Los murciélagos pueden emitir estos sonidos o llamados de ecolocalización por medio de la boca (emisores orales como *Tadarida brasiliensis*) y por la nariz (emisores nasales como *Trachops cirrhosus*; Freeman, 1984; Pedersen, 1995, 1993; Pedersen et al., 1998; Schuller y Moss, 2004).

Estos sonidos son producidos por contracciones de los músculos de la laringe (Novick y Griffin 1961) y pueden ser caracterizados por su frecuencia (medida en kilohertz, kHz), duración (medida en milisegundos, ms) e intensidad (medida en decibeles, dB; Griffin et al., 1958; Fenton, 1992). La mayoría de los llamados de ecolocalización se emiten en frecuencias mayores a 20 kHz, el cual es el límite máximo audible para el ser humano por lo que son llamados “sonidos ultrasónicos” (Pye 1980; Neuweiler 1990; Nowak 1994).

Actualmente los detectores más usados funcionan con tres diferentes sistemas, el sistema heterodino, de división de frecuencias y de expansión de tiempo. El sistema heterodino fue el primero en ser utilizado para detectar sonidos de murciélagos (Pierce y Griffin 1938) y consta de un oscilador de frecuencia que puede ser modificado por el operador y un oscilador de frecuencia constante, las cuales se mezclan con la frecuencia entrante del murciélago reduciendo la señal hasta una frecuencia audible al oído humano (Parsons et al. 2000).

El sistema de división de frecuencias divide la señal de entrada en un factor de 10 o 20. Entonces, si un llamado de ecolocalización es emitido por un murciélago a una frecuencia de 50 kHz, en un factor de diez el sistema registrará la frecuencia cada diez ciclos reduciendo la frecuencia a cinco. Finalmente, el sistema de expansión de tiempo se basa en la relación inversa entre la frecuencia y el tiempo, es decir, la frecuencia de una señal puede ser disminuida si se retrasa el tiempo en el que se produce. Por ejemplo, si se detecta una señal que originalmente es de 40 kHz con una duración de cinco milisegundos y este tiempo se expande cuatro veces (20 ms) la frecuencia será cuatro veces menor (10kHz; Parsons et al., 2000).

Los murciélagos emiten las señales de ecolocalización en tres diferentes fases: fase de búsqueda (*search-phase*), en la cual buscan y detectan a sus presas; fase de aproximación (*approach-phase*), que consiste en la persecución de sus presas; y por último la fase terminal (*feeding buzzes*), usada justo antes de la captura de su presa (Griffin et al. 1960; Kalko y Schnitzler 1989). Los sonidos emitidos durante la primera fase son ideales para la identificación de especies, ya que son producidos más a menudo que los otros y consecuentemente son mejor identificados en campo (Fenton y Morris 1976; Fenton y Bell 1981). Durante esta fase, los sonidos son consistentes en su estructura a través de la secuencia del llamado (Fenton y Bell 1981; O'Farrell et al. 1999) y generalmente tienen características únicas para cada especie (Ahlén 1981; Fenton y Bell 1981; O'Farrell et al. 1999). Los sonidos emitidos durante la fase terminal son importantes para describir el uso del hábitat por una especie, ya que son sinónimos de captura de presas. Su principal característica es el incremento en la tasa de repetición.

Los sonidos de ecolocalización son distintivos para cada especie (Simmons et al. 1979), por lo que para asignarles una denominación específica, se analizan los sonogramas correspondientes poniendo particular atención en la frecuencia, duración y patrones en el cambio de frecuencia (Fenton y Bell 1981). Están compuestos por frecuencias moduladas (FM), frecuencias constantes (CF, por sus siglas en inglés) o una combinación de ambos (CF-CM, FM-CF-FM; Schnitzler y Kalko, 1998).

Existen diversas publicaciones que evalúan la eficiencia de los detectores ultrasónicos para el estudio de los murciélagos en comparación con otros métodos como las trampas tipo arpa, las redes de nylon e incluso se han llevado a cabo

comparaciones entre diferentes sistemas de detectores ultrasónicos y se ha evaluado su detectabilidad (Kunz y Brock 1975; O'Farrell y Gannon 1999; Parsons et al. 2000; Fenton et al. 2001; Johnson et al. 2002; Meyer et al. 2011). En general, estos trabajos presentan datos que favorecen el uso de detectores ultrasónicos para el estudio de los patrones de actividad y uso de hábitat (O'Farrell y Gannon 1999).

Avances en el estudio de los murciélagos insectívoros

Para poder llevar a cabo los estudios con detectores acústicos fue necesario hacer un esfuerzo mayor por capturar un gran número de individuos, identificarlos plenamente a nivel de especie y liberarlos mientras se registraba su repertorio vocal (Noyes y Pierce 1938; Pierce y Griffin 1938; Griffin et al. 1960; O'Farrell y Miller 1999; O'Farrell et al. 1999; Ochoa et al. 2000; MacSwiney et al. 2008). En algunas regiones de Europa se tienen colecciones de sonidos para casi todas las especies de murciélagos que ahí se encuentran, lo cual es producto del esfuerzo de organizaciones como Indicator Bats Program en el Reino Unido programa que ha ayudado a identificar un 77% de las especies de murciélagos europeos por medio de sus llamados de ecolocalización (Walters et al., 2012; <https://sites.google.com/site/ibatsresources/iBatsID>). En América los mayores esfuerzos han sido enfocados a especies de Norteamérica (Murray et al. 2001; Britzke et al. 2011). En la actualidad, el Reino Unido y Norteamérica encabezan los estudios de ecolocalización de las especies de murciélagos debido, principalmente a que un gran porcentaje de estas son especies en peligro de extinción por causas relacionadas al crecimiento poblacional humano y enfermedades infecciosas (Mickleburgh et al. 2002; O'Donnell y Langton 2003; Blehert et al. 2009; Lametti 2010; Wibbelt et al. 2010). Por lo anterior, diversos estudios se han enfocado en la detección

acústica para estimar el tamaño de las poblaciones de murciélagos a escala espacial y temporal en busca de la mejor estrategia para monitorearlas (e. g. O'Donnell y Langton, 2003; O'Donnell et al., 2006).

Gracias al esfuerzo de muchos investigadores hoy se sabe que los murciélagos presentan diferencias en sus llamados de ecolocalización de acuerdo al espacio en el que forrajean, a su tamaño corporal y al tamaño de sus presas (Kalko 1998; Schnitzler y Kalko 1998; Kalko y Schnitzler 1989; Schnitzler y Kalko 2001; Kalko y Schnitzler 1993; Schnitzler et al. 2003; Siemers y Schnitzler 2004; Ratcliffe et al. 2011; Yovel et al. 2011; Fenton et al. 2012). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre uso de hábitat se han enfocado a hábitats específicos (e.g. ríos; Williams, O'Farrell y Riddle, 2006) o bien, con sólo una especie (e.g. *M. tuberculata*; Christie, 2006), además de que se han llevado a cabo en zonas templadas, en su mayoría.

En este sentido se ha reconocido que los murciélagos pueden usar la ecolocalización de una manera diferente de acuerdo al medio físico en el que se desenvuelven. Por ejemplo, Kalcounis-Rüppell et al. (2003), mencionan que las especies que emiten llamados de ecolocalización en frecuencias bajas y con componentes de frecuencia constante (CF), están mejor adaptadas para forrajear en sitios abiertos como pastizales, puesto que los sonidos de baja frecuencia permanecen más tiempo en el aire y viajan mayor distancia. Por otro lado, aquellas especies que emiten sus señales en alta frecuencia y con componentes de frecuencia modulada (FM), están mejor diseñadas para forrajear en sitios con altos niveles de obstrucción, como el caso de algunas especies del género *Myotis* (Simmons et al. 1979; Harper et al. 2005).

Del mismo modo, tales adaptaciones están de acuerdo a la estrategia de caza y a la preferencia por alguna presa, por ejemplo, Broders et al. (2004), encontraron que los llamados de *Myotis septentrionalis*, una especie especialista en alimentarse de invertebrados terrestres que forrajea en sitios de alta obstrucción, difieren en componentes de frecuencia y duración en comparación con los llamados de *M. lucifugus*, la cual es una especie oportunista que forrajea en busca de invertebrados aéreos en sitios abiertos, por lo que existe evidencia de que el diseño de los llamados de ecolocalización de las especies de murciélagos insectívoros, es el reflejo del tipo de hábitat que ocupan y de su comportamiento de forrajeo.

El uso de esta metodología de ecolocalización en México es todavía escaso pero se encuentra en una etapa de desarrollo con estudios que evalúan el uso de hábitat por parte de los murciélagos. De los primeros trabajos que se obtuvieron con esta técnica se encuentran el de Fenton et al. (1992), quienes lo usaron como un método complementario con el uso de redes de nylon para evaluar el uso de los murciélagos filostómidos como indicadores de fragmentación del hábitat en Quintana Roo, México. Sin embargo, debido al tipo de detector que utilizaron sólo pudieron referirse a la actividad de murciélagos como “murciélagos de banda ancha” y “murciélagos de banda estrecha” sin mencionar las especies registradas con el detector. Para principios de la década de los 80's, Barclay (1983), O'Farrell y Miller (1997, 1999), Ibáñez et al. (1999) y Ochoa et al. (2000) dieron las primeras descripciones de las vocalizaciones para especies neotropicales en las que se incluían muchas de las que habitan en el sureste Mexicano. A partir del año 2000 se empezaron a describir los llamados de ecolocalización de algunas especies en México (Ibáñez et al. 2000; Ibáñez et al. 2002;

J. Rydell et al. 2002) y por consecuencia, se llevaron a cabo diferentes investigaciones con el uso de detectores acústicos. Uno de los primeros en medir la actividad con esta técnica fue Estrada et al. (2004) en Veracruz, en donde dieron a conocer cómo los fragmentos de selva y las cercas vivas presentan mayor actividad de murciélagos en comparación con zonas de selva continua, sin embargo, los autores no ofrecen la lista de especies registradas, debido quizás a que todavía se desconocían los fonotipos asociados a las especies de la región de estudio.

Es a mediados de la década de los 2000 que se comienza a estimar el uso de hábitat de los murciélagos por métodos acústicos en México de una manera más formal, siendo el primero en una de las ciudades más pobladas del País, el Distrito Federal (Ávila-Flores y Fenton 2005). Posteriormente se dieron a conocer nuevos registros de murciélagos insectívoros para el estado de Yucatán (MacSwiney et al. 2006) tomados con detectores ultrasónicos. A partir de entonces, se han llevado a cabo estudios más detallados y se le ha dado importancia al método acústico en el estudio de los murciélagos, debido a que ha probado registrar especies que no son capturadas con trampas arpa o redes de nylon (MacSwiney et al. 2007; MacSwiney et al. 2008; MacSwiney et al. 2009; Pech-Canché et al. 2010).

Sin embargo, aún falta mucho por conocer en este aspecto, ya que existen especies cuyos llamados de ecolocalización no han sido descritos, principalmente especies de la familia Molossidae que son difíciles de encontrar y capturar. Por ello, es necesario llevar a cabo más esfuerzo en combinación con los métodos de captura para poder contar con una fonoteca lo más completa posible y llevar a cabo estudios más estandarizados. Cabe señalar que no todas las especies de murciélagos pueden ser

exitosamente registrados con los detectores de sonidos, sobre todo las pertenecientes a la familia Phyllsotomidae que emiten sonidos de muy baja intensidad y con poca consistencia en los componentes de frecuencia y tiempo de emisión, por lo que requieren pasar a distancias muy cortas del micrófono del detector para poder ser registrados, por esta razón algunos autores se refieren a este grupo como murciélagos susurrantes (Kalko 2004, Holderied et al. 2011). Sin embargo, son especies que fácilmente pueden ser atrapadas por métodos convencionales de captura.

Los detectores ultrasónicos aportan información confiable en el estudio de patrones espacio-temporales y uso de hábitat, los cuales han ayudado a comprender efectos de la fragmentación del hábitat (Crome y Richards 1988; Crampton y Barclay 1995; Law et al. 1999). Estudios en Sudamérica, Estados Unidos y Europa, han usado métodos de detección acústica de manera eficiente para estimar el uso de hábitat de los murciélagos insectívoros (e. g. Crampton y Barclay 1998; Fellers y Pierson 2002; Glendell y Vaughan 2002; Downs y Racey 2006; Estrada-Villegas et al. 2010).

Por todo lo anterior, los estudios sobre el uso de hábitat evaluados mediante el uso de detectores acústicos, aportan datos importantes para enmarcar los sitios prioritarios para las especies de murciélagos, ya que la pérdida del hábitat amenaza sus poblaciones, particularmente aquéllas bajo algún estado de protección (Schipper et al. 2008). Conocer los hábitats requeridos para cada especie, es indispensable para asegurar su conservación, y con ello, promover el buen funcionamiento del ecosistema, por los servicios ecológicos que este grupo de mamíferos brinda.

Conservación y estatus de los murciélagos insectívoros

Aproximadamente un cuarto del total de especies de murciélagos del mundo (1 232) se encuentra amenazada debido a la pérdida del hábitat (Schipper et al. 2008, Kunz et al. 2011). Las leyes federales mexicanas protegen a 37 de ~140 especies de murciélagos (SEMARNAT 2010), mientras que la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) enlista a sólo 15 especies (IUCN 2012). Para el estado de Campeche la NOM-059 (SEMARNAT 2010) incluye 14 especies, 10 de ellas de hábitos insectívoros y tres carnívoros. Aunque estas listas incluyen en su mayoría a especies de la familia Phyllostomidae, cuatro de las seis especies bajo protección especial (Pr) pertenecen a especies de otras familias (Emballonuridae y Vespertilionidae, dos cada una). La razón por la que otras especies no filostómidas no aparecen en estas listas rojas, puede ser la escasa información que se tiene sobre su distribución geográfica, lo cual es consecuencia de la baja probabilidad de ser capturadas (Meyer et al. 2011). Debido a esto, es necesario dirigir los esfuerzos por conocer la distribución actual de las especies y posteriormente su dinámica poblacional (cambios en la estructura y tamaño poblacional y los factores que los causan) promoviendo el estudio bajo protocolos estandarizados que permitan el monitoreo a largo plazo como se ha hecho ya para especies de zonas templadas (e. g. O'Donnell y Langton, 2003) y para especies en peligro de extinción en México (e. g. *Myotis planiceps*; Arroyo-Cabrales et al., 2005).

En el estado de Campeche, más del 60% de las 55 especies hasta ahora registradas, son insectívoras (Vargas-Contreras et al. 2008; Guzmán-Soriano et al. 2013). A pesar de su importancia económica y ecológica, son escasos los estudios

sobre sus hábitos y sitios de forrajeo en el Estado (García-Escalona et al. 2003; Cú-Vizcarra 2009). Por ello, el presente trabajo tiene la finalidad de estimar el uso del hábitat de los murciélagos insectívoros y proporcionar aspectos que ayuden a la conservación de las especies y a los servicios que éstas brindan. Los datos de este estudio representan aspectos ecológicos de los murciélagos insectívoros y hacen énfasis en la necesidad de promover estudios a largo plazo para estimar los cambios temporales y espaciales en sus poblaciones.

Objetivos

Objetivo general

Determinar el uso de hábitat de los murciélagos insectívoros en diferentes tipos de vegetación y cambios de uso de suelo en tres regiones dentro del estado de Campeche, México.

Objetivos particulares

1. Estimar la actividad de forrajeo de los murciélagos insectívoros en diferentes tipos de vegetación.
2. Determinar si existe variación temporal (secas-lluvias) en el uso de hábitat por los murciélagos insectívoros.
3. Evaluar la diversidad de especies dentro y entre cada una de las regiones de estudio y entre hábitats.
4. Probar si el diseño de ecolocalización de los murciélagos insectívoros está relacionado con la obstrucción vegetal en cada tipo de hábitat que usan.

Hipótesis

Debido a que los murciélagos usan la ecolocalización de una manera diferente de acuerdo al medio físico en el que se desenvuelven (Kalcounis-Rüppell et al. 2003), se espera que aquellas especies que emiten sonidos en frecuencias altas estarán más asociados a los sitios con baja obstrucción vegetal, principalmente a zonas de vegetación modificada, mientras que aquellas especies con llamados de alta frecuencia modulada y altas tasas de repetición estarán mejor representados en los sitios de obstrucción alta como las selvas bajas y medianas, las cuales presentarán diferentes niveles de obstrucción vegetal. Debido a que la dinámica de foliación obedece a la temporalidad del sitio, la mayor obstrucción será dada durante la temporada de lluvias.

CAPÍTULO II

Habitat use by insectivorous bats in Campeche, Mexico

**Artículo sometido a Journal of Mammalogy*

* JOSÉ D. CÚ-VIZCARRA, GRISELDA ESCALONA-SEGURA, JORGE A. VARGAS-CONTRERAS,

JOAQUÍN ARROYO-CABRALES AND GUILLERMO E. CASTILLO-VELA

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Campeche. Av. Rancho Polígono 2-A, Ciudad Industrial C.P. 24500, Lerma, Camp., México. (JDCV, GES, GACV)

Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Campeche. Av. Agustín Melgar s/n entre Juan de la Barrera y Calle 20, Col. Buenavista, C.P. 24030 Campeche, Camp., México. (JAVC)

Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Moneda # 16, Col. Centro. CP 06060 México, Distrito Federal, México. (JAC)

The ecological and economic value of insectivorous bats and its great abundance in tropical environments make it necessary to evaluate its habitat use and distribution. This study analyzed bat habitat use and vegetation effect selection in three regions of Campeche, Mexico. We found that vegetation obstruction plays a major role in habitat selection among bats due to their sensory motor capacity. Fauna exchange occurs between Southern and Northern regions in Campeche, being the Central region where more species occur. Our results, in southeastern Mexico, are prime regarding the relationship between physical environment and sensorial design in different scales. Deforestation is increasing and its impact on bats feeding capacity and migration is

unknown. We suggest further studies in spatial analysis at different scales in order to identify critical habitats for bat conservation.

Key words: Anabat, bat activity, Calakmul, echolocation, ZCAIM

*Correspondent: jdvizcarra104@hotmail.com

The accelerating rates of population growth cause irreversible changes and habitat alteration that affect behavioral and sensorial responses in wildlife (Turner II et al. 2001; Prosser et al. 2006; Thuiller et al. 2006; Laiolo 2008; Caro and Sherman 2012). Between 1990 and 1997, tropical forests had faced rapid changes and high deforestation rates of 3.09×10^6 ha year⁻¹. In the last 10 years, between 38% and 55% of forest surface area in South America have been transformed into grazing and agricultural land (Achard et al., 2002; Asner et al., 2005; Foley et al., 2005; Gibbs et al., 2010). These changes are causing dispersion of wildlife species that need suitable habitat to maintain their populations (Wright and Muller-Landau, 2006; Wright et al., 2009). Moreover, Amazon forests had undergone vegetation cover changes caused by an increase of grassland areas as a result of agricultural expansion, which also displace primary vegetation communities (Asner et al., 2005; Gibbs et al., 2010).

High environmental heterogeneity in tropical forests causes vertebrates to possess broad morphological adaptations, which ease movements between foraging and roosting areas. These adaptations are in response to energy demand needed for locomotion, and may affect its distribution (Christian et al., 1997). Some authors (Emmons and Gentry, 1983; Cristoffer, 1987; Dudley and DeVries, 1990) suggest that vegetation structure acts as a direct selective force distressing distribution of ground and

arboreal dwelling species. Variables such as tree height and vine density determine presence of gliding and prehensile tail vertebrates.

Because flying animals such as birds and bats forage and roost in the vegetation, adaptations affect their feeding and movement behavior (Develey and Stouffer, 2001; Estrada and Coates-Estrada, 2002; Laurance et al., 2004, 2009; Laurance and Gomez, 2005; Bobrowiec and Gribel, 2010; Williams-Guillen and Perfecto, 2010). Bats are vulnerable to these modifications due to their specialized foraging behavior and echolocation calls designs. Slow flying and high-frequency call species are better adapted to forage in dense vegetation and avoid flying in open areas to escape predation (Schnitzler and Kalko, 2001). In contrast, fast flying and low-frequency call species avoid dense vegetation and are best adapted to open areas with scattered obstruction (Schnitzler and Kalko, 2001). The obstruction-frequency flying pattern is found in many bat species. However, insect-feeding bats use this pattern mostly because they feed at different vegetation levels, including above canopy. Some authors had divided bat ensembles in three functional groups depending on foraging space rather than vegetation type (Aldridge and Rautenbach, 1987; Schnitzler and Kalko, 2001; Schnitzler et al., 2003; Denzinger et al., 2004).

Schnitzler and Kalko (2001) bat ensemble classification is widely used. They classify functional groups as: 1) foraging species in high dense forests, also known as Highly cluttered space (HCS); species feeding on insects along trails and roads near forest edge, also known as Background-cluttered space (BCS); and 3) species preying on open space areas, known as Uncluttered space (UCS).

Generalist bat species are capable of exploit a variety of habitats due to intra specific variation in their echolocation call design, a term known as adaptive phenotypic plasticity (Pigliucci et al., 2006; Wund, 2006; Cryan et al., 2012). Plastic species are adapted to forage in different type of habitats and thus are able to change the frequency and length of their echolocation calls (Kalko and Schnitzler, 1993; Siemers et al., 2001; Wund, 2006).

In the state of Campeche, 40% of the surface area is protected under state or federal laws, which aid to protect many plant and wildlife species. However, as a result of land use change, surface area for agriculture and grazing is increasing, modifying the environment drastically (Lambin et al., 2001; Vester et al., 2007; Ellis and Porter-Bolland, 2008). Forests are changing and fragmentation is alarming. Forest fragmentation may force medium and large mammals to disperse, alter foliar density due higher sunrays, secondary forest fragmentation, and the bottom-up effect in the trophic level (Denno et al., 2002; Pohlman et al., 2009; Obrist et al., 2011).

About 63% of bat species inhabiting in Campeche are insectivorous (Vargas-Contreras et al., 2008; Guzmán-Soriano et al., 2013). Very few studies have evaluated vegetation in bat habitat use. This information is significant for conservation management strategies of vulnerable species and low plastic species in habitat use. Bat conservation is important because of ecologic benefits provided such as crop pest control and human health (Cleveland et al., 2006; Federico et al., 2008; Williams-Guillen et al., 2008).

Our study sought to understand habitat use by an insectivorous bat assemble in Campeche, Mexico, and how the physical environment plays a role in habitat selection of bats species in this region.

MATERIALS AND METHODS

Study site. — Our study was conducted in the state of Campeche, southern Yucatan Peninsula, Mexico. We selected 3 sampling areas: 1) Southern Region (SR for now on; 18°20' N, 89°50' W), located in southern Calakmul Biosphere Reserve and Balam Kú Natural Protected Area; 2) Central Region (CR; 19°23' N, 89°51' W), located in Carlos Cano Cruz Management Unit for Conservation and Sustainable use of Wildlife (named UMA Carlos Cano Cruz in Spanish); and 3) Northern Region (NR; 19°41' N, 90°34' W), about 20 km around San Francisco de Campeche city (Fig.1).

Each region had different land use and vegetation features (Rivas Romero et al., 2000; Martínez and Leal, 2002; Mendoza Arroyo et al., 2011). The SR encompasses the largest continuous tropical forest in Mexico. This area faces threats such as illegal hunting, grazing, and deforestation that are changing the regional landscape (Gil et al., 2001; Klepeis and Turner II, 2001; Turner II et al., 2001; Calderon-Aguilera et al., 2012). The CR is characterized by soybean, corn, and sorghum fields, which in consequence are increasing deforestation (Porter-Bolland et al., 2008). The NR is characterized by diverse farming activities including livestock, charcoal production, and fruit tree plantations. These activities also exert pressure over forested areas around Campeche City (INEGI, 2007).

Following Flores and Espejel (1994), and based on vegetation dominance we choose 3 habitat types in each region: tropical subhumid forest (TSHF), tropical semideciduous forests (TSDF), and open modified vegetation (OMV). On each vegetation type, we established one 5 km transect with 20 equidistant points. A total of

27 transects were surveyed. During 2012, we sampled each transect 3 times in the dry (March to May) and rainy season (June to September) (Garcia, 1973; Gil et al., 2002).

Acoustic sampling. —We recorded echolocation calls using the walking point transect method (Ellison et al., 2005). We began 30 minutes after dusk or when the first bat was detected, whichever occurred first. At each point, we recorded the echolocation calls in real time for *ca.* 5 min period; thus activity peak was sampled in the three hours after sunset as shown in other studies of tropical bats (Ávila-Flores and Fenton, 2005). We used an ANABAT II system (Titley Electronics, Ballina, NSW, Australia; frequency range 10–200 kHz, width band 20–2000 kHz, division ratio 16) to record bat calls, connected to a zero-crossings analysis interface module (ZCAIM), storing files in a CF card.

We classified bat call records following Gannon et al. (2004). An echolocation call is a pulse or a single continuous vocalization separated from all other calls by a period of 2 seconds of silence, while a sequence is a series of calls. A pass was defined as the record emitted by one individual since it has been detected until its departure. Thus, we assumed that every pass was an independent event.

To measure bat activity, we used the Acoustic Activity Index (AI) as suggested by Miller (2001). This index assigns the presence of each species in 1-minute files. We computed AI using AnalookW v. 3.8 (Titley Electronics, Ballina, Australia) and the equation: this is the sum of total number of 1-minute files (n) in which the species (P) is detected. To identify species vocalizations we measured duration call (DUR, period in microseconds from the starting call to its end), maximum frequency (F_{max}), minimum

frequency (F_{min}), time between calls (TBC, period from call ending to the next starting call), mean frequency (F_m , area under call curve divided among its duration), characteristic frequency (F_c , within the curve call, is the frequency at the right end of the flattest portion of a call), characteristic time (T_c , time from the start of the call to the point at F_c is measured), knee frequency (F_k , within the curve call, is the frequency at which the slope abruptly changes from the steep, initial down sweep to the flatter portion), time knee (T_k , time from the start of the call to the point at which F_k is measured), initial slope (S_1 , the first 5 points in a call), characteristic slope (S_c , is the most horizontal region of the call (Gannon et al., 2004).

Bat calls identification were confirmed by comparing our files with other published works from Mexico (Granados, 2001; Ibáñez et al., 2000; MacSwiney et al., 2006, 2008; Rydell et al., 2002) y Centroamérica (Barclay, 1983; O'Farrell and Miller, 1997; Ibáñez et al., 1999; O'Farrell et al., 1999; Ochoa et al., 2000; Miller, 2003; Jung et al., 2007). We created a bat acoustic voucher record deposited at ECOSUR-Campeche library (www.ecosur.mx/sibe).

Vegetation clutter measuring. — We evaluated the vegetation clutter effect on insect-feeding bats foraging behavior. Vegetation clutter was measured in three levels: 1) herbaceous, following Terry and Chilingar (1955) modified method. The method is based on measuring cover percentages on 1 m diameter. The scale represent 1, 5, 10, 20, 30, 40, 50%, and more than 50 % cover; 2) shrubby, was measured following Nudds (1977) method and modified by Mitchell and Hughes (1995). The method uses a 3 m height flag x 1 m width. The flag was divided in three 1-m² sections. Each section was divided in 100 squares of 0.1 x 0.1 m. We counted the number of squares cluttering with

leaves, branches, rocks or any other obstacle at 15 m of distance for each cardinal point; 3) canopy cover was determined with a spherical convex densitometer (Lemmon, 1956).

Statistical analyses. — To compare the bat Acoustic Activity Indices (AI) among habitats, regions, and seasons we ran a 3 one-way ANOVA. When significant effects were found, we applied a Tukey test for multiple comparisons (Zar, 1984; SigmaStat, 1992-1997). Additionally, we used a G test to assess association between bat species and habitats, dividing search and feeding passes (Krebs, 1999). We used STATISTICA 7 software (Copyright© StatSoft, Inc. 1984-2004) and Ecological Methodology (Krebs, 1999).

We compared species richness among habitats using species accumulation curves calculated with EstimateS version 9.0.0 curves using 1000 randomizations (Colwell, 2013). Because acoustic data do not provide reliable abundance data, we selected Bootstrap as a species richness estimator, which is based on presence-absence data (Chazdon et al., 1998).

Faunal complementarity between regions was calculated with Marczewski-Steinhaus Distance Index (Pielou, 1984; Colwell and Coddington, 1994). In addition, we ran a backward stepwise regression analysis to test relationships among vegetation clutter and insectivorous bat activity. Moreover, we used a Person correlation test to assess relationships between nocturnal activity vegetation variables.

Because the relationship between vegetation variables and bat activity are determined by ecomorphological traits of each bat species; we grouped bats in three

categories based on their sonar design system and wing morphology (Schnitzler and Kalko, 2001). Afterward, we ran again a one-way ANOVA to identify variations between habitats, regions, and seasons. Also, we calculated again the backward stepwise regression analysis to test vegetation clutter variables against bat activity.

RESULTS

Species richness. — We recorded 23 bat acoustic phonotypes that belong to four families and one non determined. Molossidae was the most frequent with eight species, followed by Vepertilionidae with six, and Emballonuridae and Mormoopidae with four (Table 1; Fig. 2). TSDF registered the major number species with 22, followed by OMV with 21 species, and TSHF with 17 species. Between regions CCC registered 22 species, CAM 20, and CLK 18 species. The most frequent species was *Pteronotus davyi* with 1102 acoustic files, followed by *Rhogeessa tumida* with 560 acoustic files.

In addition, during the dry season we registered 21 bat species and for the rainy season 24 species. *Bauerus dubiaquercus*, *Lasiurus blossevillii*, and *Molossus molossus* were registered only during the rainy season. *Molossus sinaloae* and *Eumops* were exclusively recorded during the dry season. Furthermore, *Peropteryx kappleri* only occurred in OMV in the Northern Region. *Molossus molossus* was registered in CCC and CAM, and *Lasiurus blossevillii* and *Eumops* (20kHz) in CCC region.

Habitat use. — We recorded 3058 one-minute acoustic files. 1066 files were recorded in TSDF (492 dry season and 514 rainy season), 1015 in TSHF (479 dry season and 536 rainy season) and 1037 in OMV (456 dry season and 581 rainy season).

Based on the number of acoustic files, bat activity was higher in the rainy season. However, this difference was significant ($F_{(1, 12)} = 0.39$, $P = 0.55$), neither between habitats ($F_{(2, 12)} = 0.007$, $P = 0.99$). We found significant differences between regions ($F_{(2, 15)} = 4.49$, $P = 0.03$). Main differences were found between NR and SR (Tukey *post hoc tests*; $P = 0.014$).

Foraging activity. — We identified 346 feeding buzzes in the acoustic files. 104 files were recorded in the dry season and 242 in the rainy season with significant differences between regions and seasons (Seasons: $F_{(1, 12)} = 6.07$, $P = 0.03$; Regions: $F_{(2, 12)} = 7.1$, $P < 0.01$), but not between habitats ($F_{(2, 12)} = 0.31$, $P = 0.74$). CLK region showed the major difference (Tukey *post hoc tests*; CLK vs CAM $P = 0.009$; CLK vs CCC $P = 0.039$).

Space-temporal clutter variation. — The combined cluttering levels showed variations between seasons (Wilks $\lambda = 0.144$, $F_{(5,8)} = 9.51$, $P < 0.01$) and habitats (Wilks $\lambda = 0.115$, $F_{(10,16)} = 3.11$, $P = 0.02$), but not between regions (Wilks $\lambda = 0.18$, $F_{(10,16)} = 2.17$, $P = 0.08$). Independently, we found significant variations between habitats and cluttering at 1 m ($F_{2,12} = 7.46$, $P < 0.01$), above canopy ($F_{2,12} = 13.64$, $P < 0.01$) y shrubby vegetation ($F_{2,12} = 8.46$, $P < 0.01$). Between seasons, canopy cluttering showed significant differences ($F_{1,12} = 16.69$, $P < 0.01$). These differences were found when comparing OMV vs TSHF and OMV vs TSDF (Tukey *post hoc tests* $P < 0.01$).

Vegetation cluttering and bat activity. — Vegetation cluttering influenced bat activity only during the dry season. The model excluded the cluttering variable at 1 m.

The other variables had a significant impact over bat activity ($R^2 = 0.85$, $F_{(4,4)} = 11.92$, $P = 0.02$).

Functional groups and habitat use. — 24 four insect-feeding bat species were classified following Schnitzler y Kalko (2001). Six species as *backgroundcluttered space* (BCS), four as *highlycluttered space* (HCS) and 15 as *uncluttered space* (UCS).

We found significant differences when comparing bat activity in each functional group and region ($F_{(6, 20)} = 9.36$, $p < 0.01$). CAM region was the most significant (Tukey *Post Hoc* tests: CAM vs CLK, $P < 0.01$, CAM vs CCC, $P < 0.01$). Preference habitat test for functional groups showed a significant difference in habitat use. HCS species preferred forested environments ($P < 0.05$), whereas BCS only prefer TSHF and UCS species favors OMV (Fig. 3).

Functional groups foraging activity. — A total of 346 acoustic files with feeding buzzes were identified for each functional group. BCS species had the higher number of acoustic files with searching-phase calls, for the three types of habitats, with 1540. On the other hand, HCS had the majority of feeding buzzes for TSHF and TSDF.

We found no significant differences for foraging activity and habitats (BCS, $F_{(2,15)} = 0.18$, $P = 0.83$; HCS, $F_{(2,15)} = 0.53$, $P = 0.59$; UCS, $F_{(2,15)} = 1.47$, $P = 0.26$). However, there were differences between regions for BCS and HCS (BCS, $F_{(2,15)} = 15.52$, $P < 0.001$; HCS, $F_{(2,15)} = 5.06$, $P = 0.02$) and between seasons for UCS ($F_{(1,16)} = 5.8$, $P = 0.03$). Even though, there were significant results for the total number of acoustic files, we registered the majority of feeding buzzes during the rainy season.

Functional groups and vegetation cluttering.— BCS species showed significant regression ($F_{(2, 1537)} = 9.91$, $R^2 = 0.011$, $P < 0.001$). With two variables of the model: Cluttering at 2m had a positive relation ($B = 0.043$, $t = 4.3$, $P < 0.001$) and at 3m the relation was negative ($B = -0.711$, $t = -4.45$, $P < 0.001$). For HCS species the regression was significant ($F_{(3, 872)} = 13.3$, $R^2 = 0.437$, $P < 0.005$). With three variables in the model: Cluttering at 2m had negative relation ($B = -0.042$, $t = -4.12$, $P < 0.001$). With cluttering at 3m and canopy cluttering the relation was positive ($B = 0.034$, $t = 3.57$, $P < 0.001$; $y B = 0.008$, $t = 5.48$, $P < 0.005$). For UCS species, the regression was significant positive for one variable ($F_{(1, 640)} = 21.55$, $R^2 = 0.325$, $P < 0.005$), cluttering at 1m ($B = 0.006$, $t = 4.64$, $P < 0.001$).

Insectivorous bat assemblages composition. — Species composition, as measured with Sorensen Index, was significant different between habitat types ($t = 5.31$, g. l. = 2, $P = 0.033$). TSHF had the major (0.625), followed by OMV (0.421) and TSDF (0.333). The Bootstrap predicted a higher number of species in TSDF, while an asymptote showed for OMV. On the other hand, paired regions with major similarities were SR-CR and NR-CR. Those regions shared the greatest number of bat species (18 and 19 respectively).

The Bootstrap analysis estimated a high presence of species with 96.5% for the entire state. At the regions level, NR showed the least presence with 88.57% of estimated species. The highest percentage was in the CR with 90.1%. When comparing each habitat, TSDF had the least presence percentage with 88.2% and OMV had the highest presence with 94.5% (Fig. 4).

DISCUSSION

Fragmentation processes and habitat modification have an effect at all ecosystem levels. A bottom-up effect may cause a cascade event distressing from primary producers to top predators. Productivity in disturbed forests, measured by leaf litter production, varies according to forest age and long term use (Klepeis and Turner II, 2001; Turner II et al., 2001). A five years old cornfield or older, undergoing organic matter loss and scarce litter, is more vulnerable to invasive exotic species such as ferns (*Pteridium aquilinum*) and sunflower goldeneye (*Viguiera dentata*; Uhl et al., 1982). At different landscape levels, fragmentation as a result of agriculture and cattle ranching disturb wildlife and foliage production (Kalka et al., 2008; Böhm et al., 2011). Diverse anthropogenic activities in each of the study sites may have an effect insectivorous bat activity.

On one side, the SR showed a nearly homogenous distribution of the three functional groups in each type of habitat. While in the NR, foraging activity was dominated by forest edge feeding species. Since sample routes were set along rural roads, our sample design may have affected our results. Besides, most bat activity registered was of species favoring forest edges, a pattern shown in all sites. Dominance of BCS and low presence of HCS species in the NR, might be due to disturbance caused by clearing forests and cattle ranching.

Each study region has particular edaphologic features and anthropogenic activities. At the CR, forest clearings by Mennonites immigrants are vast seeking to establish crop fields, locally known as “mecanizados”, for soybean, sorghum, and corn

production (Porter-Bolland et al., 2008). Despite these activities, CR region registered the higher number of insectivorous bat species. Perhaps this diversity is a consequence of bat faunas merging from the south and north.

Main activities in the NR include cattle ranching and fruit tree plantations (orange, lemon, papaya, etc.). Even though, productive activities are not intense, there is a small-scale demand of wildlife and forest products including charcoal, firewood, and logwood (*Haematoxylum campechianum*). NR region still conserves forested areas where *Bauerus dubiaquercus* was recorded. This bat needs forests in good conservation status and is forest depended species (Medellín et al., 2000; Galindo-González, 2004).

The distribution range of *Myotis keaysi* on the Yucatan Peninsula is broad (Medellín et al., 2008). However, this species was only recorded in the SR and CR and seems favor TSD, possibly as a result of his dependence on specific habitat. This bat also requires multispecific bat species caves for roosting (Arita and Vargas, 1995), which are rare in the NR. In contrast, SR has one of the largest caves on the Yucatan Peninsula (Vargas-Contreras et al., 2012). Galindo-González (2004) considers this species as “Vulnerable” since it prefers forested areas, forest edge vegetation, and avoids open spaces.

In CAM, we documented *Peropteryx kappleri* both in the dry and rainy seasons. Records of this species for Campeche are rare (Guzmán-Soriano et al., 2013) and only in the SR. Our findings suggest that this species has a broader state range and our report in OMV advise assessing the vulnerability of this species.

Another noteworthy record was *Nyctinomops laticaudatus* in Campeche. In the SR, this species congregates in a unique cave, known as “El Volcan de los Murcielagos”. The bat cave in Calakmul, municipality bears more than a million bats and is known for at least 40 years (Vargas-Contreras et al., 2012). This cave provides critical roosting habitat for *N. laticaudatus* and six other species. Our data disagree with Arita (1993) who found that this species using caves as an alternative and low abundance (< 100 individuals) refuge. In addition another large cave in municipality of Champoton (CR) shelters a large colony of *N. laticaudatus* and other unknown species. CR and SR are undergoing fast environmental disturbance, which urge to assess possible threats for these bats.

The overall estimated presence of species was high with 96.5%. The NR showed the least number of species with 88.57 %, which indicates a key zone for habitat of other species not registered in our study. However, insectivorous species such as *Saccopteryx bilineata* and *Natalus mexicanus* were recorded in nearby areas, but not in our study (Vargas-Contreras et al., 2008). These species need specific habitat requirements regarding water and refuge (Arita, 1993; Galindo-González, 2004). Despites CR had the highest number of species; the model predicts the presence of at least another five, which suggest the importance of this site. SR had low variability and few species, perhaps as result of a homogenous distribution in a continue forests. At the habitat level, TSDF had the smaller percentage of estimated species with 88.1%.

Chazdon et al., (1998) discussed the significance of species richness, when a species is only found in a sample site or singleton. Our study showed that the NR had the greatest number of singletons through the sample period. This suggests that our

sampling effort should improve in order to increase bat records of individuals from those populations. Also it implies that it is a region with high insectivorous bat species richness potential.

Even though TSDF and OVM had the highest species richness, the accumulation curve shows that OVM reaches an asymptote, which indicates low probability for recording new species. In the TSDF and TSHF, the curve did not show an asymptote, which suggest that sampling effort should be greater in order to detect more species.

When comparing species number shared, we found that CR shares a considerable number of species with the other regions, whereas NR and SR share few species. Our findings suggest that CR is transition zone between two extreme regions (NR and SR).

All species recorded in our study take insects in flight, but *B. dubiaquercus* that glean its prey (Reid, 2009). The activity of this bat was associated to medium and high vegetation cluttering (2 m and canopy). However relationship between high cluttering and high activity was positive. Cluttering may be used against predator or a positive relationship between foliage density and insect populations (Estrada and Coates-Estrada, 2002; Williams-Guillen et al., 2008; Bobrowiec and Gribel, 2010). Canopy foliage density exerts strong influence on bat activity.

Vegetation cluttering variables had different effects between functional groups. BCS species were less tolerant to cluttering at 3 m, but were favored by cluttering at 1m. This behavior is a sign of sensory capacities that allow them to feed at ground level and

over water (Schnitzler and Kalko, 2001), and relates to high insect abundance in dense foliage (Rainho et al., 2010).

Species that favor open spaces (UCS) do not forage in high clustered areas, where as species capable of exploiting high clustered environments (HCS, BCS), can occupy low cluttering spaces as well. On one hand, these species have evolved more sensory capacities (high repetition rates, broadband, high frequencies) that allow them to modify their echolocation designs and be able to forage in open areas. On the other hand, less evolved bats (low repetition rates, narrow bands, low frequencies) does not have the capacity to modify its sensory design and exploit high clustered spaces. However, *Molossus rufus* y *Nyctinomops laticaudatus* showed very variable sound emission patterns that let them forage in high clustered habitats compared to other molosids bats such as *Eumops underwoodi* y *Cynomops mexicanus*, which only forage in open areas.

The food habits of many bat species on the Yucatan Peninsula are well known. However, little attention has received the foraging or hunting strategies, and feeding habitats as well. Most bat species recorded were insect-feeding and only one gleaning. Meat-eating bats use different foraging strategies depending on pray and habitat type. Ten phyllostomid bats of possible occurrence in Campeche are seldom mist netted because they prey near ground (Guzmán-Soriano et al., 2013) and acoustic detection fails. The fishing bat (*Noctilio leporinus*) can be acoustically detected and for some phyllostomid species a phonotype has been identified (Belwood, 1989; Kalko, 2004; ter Hofstede et al., 2010).

Habitat change and loss as a result of extensive crop fields and overuse of pesticides causes harmful consequences to the environment. Those changes may alter vegetation clustering and terrestrial arthropods abundance. Bats species such as *B. dubiaquercus* (Reid, 2009) that prefer these foods may result affected. Many crop fields are abandoned because of low productions and gramineous plants become dominant (Uhl et al., 1982).

Our work made an overall evaluation on how habitat fragmentation may strain bat distribution. All insectivorous bats equally used most habitats in our study. Vulnerable species does not have morphological features that allow them to exploit resources.

In the three study regions human activities and impacts are different. NR lacks superficial water sources, as in the SR, which suggest that bat species are more vulnerable in the dry season. In the CCC, vast crop fields and agrochemicals threaten some rare bats. This situation urges to monitor bats inhabiting in this region.

Habitat loss and vegetation changes caused by farming activities are key concerns for habitat survival in this area. Vegetation changes effects on bat behavior should be closely monitored to obtain base information and identify vulnerable species. It is unknown if vegetation cluttering explains bats associations to certain habitats. A major effort is needed to understand causes that displace bats to other sites, which affect the trophic chain.

At last, vegetation-clustering effects on bat distribution should be included as parameter for potential distribution modeling maps of short-term conservation of species such as *B. Dubiaquercus*, which little is known in Campeche. New technology can

improve vegetation-cluttering estimations (*i.e.* Sizov et al., 2008; Hilker et al., 2009), which can aid to obtain accurate distributions involving both space sensory capacities and presence.

RESUMEN

La importancia económica y ecológica de los murciélagos insectívoros y su alta representatividad en los ambientes tropicales, hacen necesario evaluar su uso de hábitat y distribución. El presente estudio analizó el uso de hábitat en tres regiones del estado de Campeche, México y el efecto de la vegetación en la selección por este grupo de mamíferos. Mediante el uso de detectores acústicos en transectos se encontró que la obstrucción vegetal juega un papel fundamental en la selección de hábitats por parte de los murciélagos debido a sus capacidades sensoriales. Existe un intercambio faunístico entre la región Sur y Norte del Estado, encontrando un mayor número de especies en la región Centro. Estos resultados son los primeros en cuanto a la relación entre ambiente físico y diseño sensorial en diferentes escalas en el sureste mexicano, recalcando la importancia de ampliar los estudios para identificar hábitats prioritarios para su conservación. Las áreas deforestadas van en aumento y su impacto sobre la capacidad de forrajeo y migración en los murciélagos aún se desconoce, razón por la cual son necesarios los estudios de análisis espacial a diferentes escalas.

LITERATURE CITED

- Achard F, Eva HD, Stibig HJ, Mayaux P, Gallego J, Richards T, Malingreau JP. 2002. Determination of Deforestation Rates of the World's Humid Tropical Forests. *Science* 297:999–1002.
- Aldridge HDJN, Rautenbach IL. 1987. Morphology, Echolocation and Resource Partitioning in Insectivorous Bats. *Journal of Animal Ecology* 56:763–778.
- Arita HT, Vargas JA. 1995. Natural History, Interspecific Association, and Incidence of the Cave Bats of Yucatán, México. *The Southwestern Naturalist* 40:29–37.
- Arita HT. 1993. Conservation Biology of the Cave Bats of Mexico. *Journal of Mammalogy* 74:693–702.
- Asner GP, Knapp DE, Broadbent EN, Oliveira PJC, Keller M, Silva JN. 2005. Selective Logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310:480–482.
- Ávila-Flores R, Fenton MB. 2005. Use of Spatial Features by Foraging Insectivorous Bats in a Large Urban Landscape. *Journal of Mammalogy* 86:1193–1204.
- Barclay RMR. 1983. Echolocation Calls of Emballonurid Bats from Panama. *Journal of Comparative Physiology A* 151:515–520.
- Belwood JJ. 1989. Foraging behaviour, prey selection and echolocation in phyllostomine bats. In: Nachtigall PE, editor. *Animal Sonar: processes and performance*. New York: Plenum Press. p. 601–605.

- Bobrowiec PED, Gribel R. 2010. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation* 13:204–216.
- Böhm SM, Wells K, Kalko EKV. 2011. Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*). *PLoS ONE* 6:e17857.
- Calderon-Aguilera LE, Rivera-Monroy VH, Porter-Bolland L, Martínez-Yrizar A, Ladah LB, Martínez-Ramos M, Alcocer J, Santiago-Pérez AL, Hernandez-Arana HA, Reyes-Gómez VM, et al. 2012. An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodivers Conserv* 21:589–617.
- Caro T, Sherman PW. 2012. Vanishing behaviors. *Conservation Letters* 5:159–166.
- Chazdon RL, Colwell RK, Denslow JS, Guariguata MR. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest. In: Dallmeier F, Comiskey JA, editors. *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modeling*. Washington D.C. EUA: UNESCO Paris and The Parthenon Publishing Group. p. 285–309.
- Christian KA, Baudinette RV, Pamula Y. 1997. Energetic costs of activity by lizards in the field. *Functional Ecology* 11:392–397.
- Cleveland CJ, Betke M, Federico P, Frank JD, Hallam TG, Jason Horn, Jr. JDL, McCracken GF, Medellín RA, Moreno-Valdez A, et al. 2006. Economic Value of

the Pest Control Service Provided by Brazilian Free-Tailed Bats in South-Central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:238–243.

Colwell RK, Coddington JA. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345:101–118.

Colwell RK. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8 Persistent. USA: University of Connecticut. Available from: <http://purl.oclc.org/estimates>

Cristoffer C. 1987. Body Size Differences Between New World and Old World, Arboreal, Tropical Vertebrates: Cause and Consequences. *Journal of Biogeography* 14:165–172.

Cryan PM, Stricker CA, Wunder MB. 2012. Evidence of cryptic individual specialization in an opportunistic insectivorous bat. *Journal of Mammalogy* 93:381–389.

Denno RF, Gratton C, Peterson MA, Langellotto GA, Finke DL, Huberty AF. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insecto community. *Ecology* 83:1443–1458.

Denzinger A, Kalko EK, Jones G. 2004. Ecological and evolutionary aspects of echolocation in bats. *Echolocation in bats and dolphins* (JA Thomas, CF Moss, and M. Vater, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois:311–326.

Develey PF, Stouffer PC. 2001. Effects of Roads on Movements by Understory Birds in Mixed-Species Flocks in Central Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 15:1416–1422.

- Dudley R, DeVries P. 1990. Tropical Rain Forest Structure and the Geographical Distribution of Gliding Vertebrates. *Biotropica* 22:432–434.
- Ellis EA, Porter-Bolland L. 2008. Is community-based forest management more effective than protected areas?: A comparison of land use/land cover change in two neighboring study areas of the Central Yucatan Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:1971–1983.
- Ellison LE, Everette AL, Bogan MA. 2005. Examining Patterns of Bat Activity in Bandelier National Monument, New Mexico, by Using Walking Point Transects. *The Southwestern Naturalist* 50:197–208.
- Emmons LH, Gentry AH. 1983. Tropical Forest Structure and the Distribution of Gliding and Prehensile-Tailed Vertebrates. *The American Naturalist* 121:513–524.
- Estrada A, 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.
- Federico P, Hallam TG, McCracken GF, Purucker ST, Grant WE, Correa-Sandoval AN, Westbrook JK, Medellín RA, Cleveland CJ, Sansone CG, et al. 2008. Brazilian Free-Tailed Bats as Insect Pest Regulators in Transgenic and Conventional Cotton Crops. *Ecological Applications* 18:826–837.
- Flores JS, Espejel I. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán, Dirección General de Extensión.

- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, et al. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309:570–574.
- 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.
- Gannon WL, O'Farrell MJ, Corben C, Bedrick EJ. 2004. Call Character Lexicon and Analysis of Field Recorded Bat Echolocation Calls. In: Thomas JA, Moss CF, Vater M, editors. *Echolocation in Bats and Dolphins*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press. p. 604.
- García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. *Instituto de Geografía* 971.
- Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, Clayton MK, Holmgren P, Ramankutty N, Foley JA. 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *PNAS* 107:16732–16737.
- Gil GG, Mifsut IM, Acosta OC, Gallegos JRD. 2001. Uso del suelo y transformación de selvas en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México (parte 1). *Investigaciones Geográficas (Mx)*:39–53.
- Gil GG, Prieto JLP, Pérez MAO. 2002. Reconocimiento geomorfológico e hidrográfico de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas (Mx)*:7–23.

- Granados J. 2001. Los sonidos de ecolocalización de los murciélagos insectívoros de Yucatán [Licenciatura]. México, D. F.: Universidad Autónoma de México.
- Guzmán-Soriano D, Retana-Guiascón OG, Cú-Vizcarra JD. 2013. Lista de los mamíferos terrestres del estado de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 29:105–128.
- Hilker T, Coops NC, Coggins SB, Wulder MA, Brown M, Black TA, Nesic Z, Lessard D. 2009. Detection of foliage conditions and disturbance from multi-angular high spectral resolution remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 113:421–434.
- Ter Hofstede HM, Kalko EKV, Fullard JH. 2010. Auditory-based defence against gleaning bats in neotropical katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 196:349–58.
- Ibáñez C, Guillén A, Juste J, Pérez-jordá JL. 1999. Echolocation Calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. *Journal of Mammalogy* 80:924–928.
- Ibáñez C, Lopez-Wilchis R, Javier JB, León-Galván MA. 2000. Echolocation Calls and a Noteworthy Record of *Pteronotus gymnonotus* (Chiroptera, Mormoopidae) from Tabasco, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 45:345–347.
- INEGI. 2007. Sistema de Consulta de Información Geoestadística Agropecuaria. Available from: <http://gaia.inegi.org.mx/sciga/viewer.html>

- Jung K, Kalko EKV, Von Helversen O. 2007. Echolocation calls in Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology* 272:125–137.
- Kalka MB, Smith AR, Kalko EKV. 2008. Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. *Science* 320:71.
- Kalko EK, Schnitzler H-U. 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:415–428.
- Kalko EKV. 2004. Neotropical leaf-nosed bats (Phyllostomidae): “whispering” bats as candidates for acoustic surveys? Brigham RM, Kalko EKV, Jones G, Parsons S, Limpens HJGA, editors. *Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis*:63–69.
- Klepeis P, Turner II B. 2001. Integrated land history and global change science: the example of the Southern Yucatan Peninsular Region project. *Land Use Policy* 18:27–39.
- Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman Menlo Park. Available from: <http://tocs.ulb.tu-darmstadt.de/68411685.pdf>
- Laiolo P. 2008. Characterizing the spatial structure of songbird cultures. *Ecological Applications* 18:1774–1780.

- Lambin EF, Turner BL, Geist HJ, Agbola SB, Angelsen A, Bruce JW, Coomes OT, Dirzo R, Fischer G, Folke C, et al. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change* 11:261–269.
- Laurance SG, Stouffer PC, Laurance WF. 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conservation Biology* 18:1099–1109.
- Laurance SGW, Gomez MS. 2005. Clearing Width and Movements of Understory Rainforest Birds. *Biotropica* 37:149–152.
- Laurance WF, Goosem M, Laurance SGW. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 24:659–669.
- Lemmon PE. 1956. A Spherical Densimeter For Estimating Forest Overstory Density. *Forest Science* 2:314–320.
- MacSwiney MC, Bolívar-Cimé B, Clarke FM, Racey PA. 2006. Nuevos Registros de *Pteronotus personatus* y *Cynomops mexicanus* (Chiroptera) en el estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 10:80–87.
- MacSwiney MC, Clarke FM, Racey P a. 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology* 45:1364–1371.
- Martínez E, Leal CG. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*:7–32.

- Medellín RA, Arita HT, Sanchez-Herrera O, de Mastozoología AM. 2008. Identificación de los murciélagos de México: clave de campo. Segunda Edición. México, D. F.: Instituto de Ecología, UNAM-CONABIO. Available from: <http://orton.catie.ac.cr/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=SIBE01.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=012437>
- Medellín RA, Equihua M, Amin MA. 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14:1666–1675.
- Mendoza Arroyo GE, Navarro Martínez MA, Ochoa Gaona S, Van Der Wal H. 2011. Arboreal architecture and development of *Guaiacum sanctum* L. in Balam-Kin, Campeche, Mexico. *Arquitectura arbórea y desarrollo del bosque de Guaiacum sanctum* L. en Balam-Kin, Campeche, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* xvii,(agosto 2011), 215.
- Miller BW. 2001. A Method for Determining Relative Activity of Free Flying Bats Using a New Activity Index for Acoustic Monitoring. *Acta chiropterologica* 3:93–105.
- Miller BW. 2003. Community Ecology of the Non-Phyllostomid Bats of Northwestern Belize, with a Landscape Level Assessment of the Bat of Belize [Thesis Ph. D]. University of Kent at Canterbury.
- Mitchell WA, Hughes HG. 1995. Visual obstruction. Vicksburg, MS: U. S. Army Engineer Waterways Experiment Station.

- Nudds TD. 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* 5:113–117.
- O’Farrell MJ, Miller BW, Gannon WL. 1999. Qualitative Identification of Free-Flying Bats Using the Anabat Detector. *Journal of Mammalogy* 80:11–23.
- O’Farrell MJ, Miller BW. 1997. A New Examination of Echolocation Calls of Some Neotropical Bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of mammalogy* 78:954–963.
- Obrist MK, Rathey E, Bontadina F, Martinoli A, Conedera M, Christe P, Moretti M. 2011. Response of bat species to sylvo-pastoral abandonment. *Forest Ecology and Management* 261:789–798.
- Ochoa J, O’Farrell MJ, Miller BW. 2000. Contributions of acoustic methods to the study of insectivorous bats diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica* 2:171–183.
- Pielou EC. 1984. *The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination*. New York: John Wiley and Sons.
- Pigliucci M, Murren CJ, Schlichting CD. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J Exp Biol* 209:2362–2367.
- Pohlman CL, Turton SM, Goosem M. 2009. Temporal variation in microclimatic edge effects near powerlines, highways and streams in Australian tropical rainforest. *Agr. For. Meteorol* 194:84–95.

- Porter-Bolland L, Sánchez González MC, Ellis EA. 2008. La conformación del paisaje y el aprovechamiento de los recursos naturales por las comunidades mayas de La Montaña, Hopelchén, Campeche. *Investigaciones geográficas*:65–80.
- Prosser C, Hudson S, Thompson MB. 2006. Effects of Urbanization on Behavior, Performance, and Morphology of the Garden Skink, *Lampropholis guichenoti*. *Journal of Herpetology* 40:151–159.
- Rainho A, Augusto AM, Palmeirim JM. 2010. Influence of vegetation clutter on the capacity of ground foraging bats to capture prey. *Journal of Applied Ecology* 47:850–858.
- Reid F. 2009. *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*. 2nd ed. Oxford: Oxford.
- Rivas Romero JA, Calmé S, González MJ, García Gil G. 2000. Contribución al conocimiento de la dieta de *Meleagris Ocellata* (Galliformes: phasianidae) en Campeche, México [Tesis (Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural)]. El Colegio de la Frontera Sur.
- Rydell J, Arita HT, Santos M, Granados J. 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology* 257:27–36.
- Schnitzler HU, Kalko EKV. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *Bioscience* 51:567–569.
- Schnitzler H-U, Moss CF, Denzinger A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* 18:386–394.

- Siemers BM, Stilz P, Schnitzler H-U. 2001. The acoustic advantage of hunting at low heights above water: behavioural experiments on the European “trawling” bats *Myotis capaccinii*, *M. dasycneme* and *M. daubentonii*. *J Exp Biol* 204:3843–3854.
- Sizov V, Hu C, Antoniou M, Cherniakov M. 2008. Vegetation clutter spectral properties in VHF/UHF bistatic doppler radar. In: *IEEE Radar Conference, 2008. RADAR '08*. p. 1–6.
- Terry RD, Chilingar GV. 1955. Summary of “concerning some additional aids in studying sedimentary formations” By M. S. Shvetsov. *Journal of Sedimentary Petrology*. University of Southern California 25:229–234.
- Thuiller W, Broennimann O, Hughes G, Alkemade JRM, Midgley GF, Corsi F. 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology* 12:424–440.
- Turner II B, Villar SC, Foster D, Geoghegan J, Keys E, Klepeis P, Lawrence D, Mendoza PM, Manson S, Ogneva-Himmelberger Y, et al. 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management* 154:353–370.
- Uhl C, Jordan C, Clark K, Clark H, Herrera R. 1982. Ecosystem Recovery in Amazon Caatinga Forest after Cutting, Cutting and Burning, and Bulldozer Clearing Treatments. *Oikos* 38:313–320.

- Vargas-Contreras JA, Escalona-Segura G, Arroyo-Cabrales J, Von Osten JR, Navarro L. 2012. Conservación de Murciélagos en Campeche. *Therya* 3:53–66.
- Vargas-Contreras JA, Escalona-Segura G, Cú-Vizcarra JD, Arroyo-Cabrales J, Medellín RA. 2008. Estructura y diversidad de los ensambles de murciélagos en el centro y sur de Campeche, México. Lorenzo C, Espinoza E, Ortega J, editors. *Avances en el estudio de los mamíferos de México* 2:551–577.
- Vester HFM, Lawrence D, Eastman JR, Turner li BL, Calmé S, Dickson R, Pozo C, Sangermano F. 2007. Land change in the southern Yucatán and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications* 17:989–1003.
- Williams-Guillen K, Perfecto I, Vandermeer J. 2008. Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science* 320:70.
- Williams-Guillen K, Perfecto I. 2010. Effects of Agricultural Intensification on the Assemblage of Leaf-Nosed Bats (Phyllostomidae) in a Coffee Landscape in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 42:605–613.
- Wright SJ, MULLER-LANDAU HC, Schipper JAN. 2009. The future of tropical species on a warmer planet. *Conservation biology* 23:1418–1426.
- Wright SJ, Muller-Landau HC. 2006. The Future of Tropical Forest Species¹. *Biotropica* 38:287–301.

Wund MA. 2006. Variation in the Echolocation Calls of Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*) in Response to Different Habitats. *The American Midland Naturalist* 156:99–108.

Zar JH. 1984. *Biostatistics*. Prentice-Hall Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

FIGURES

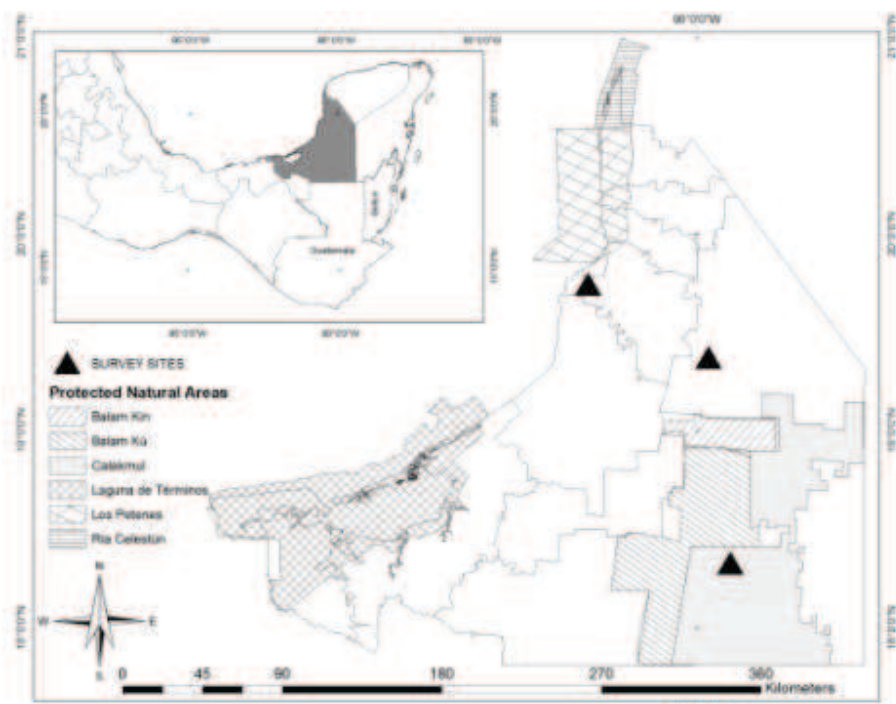


Figure 1. Location of the study regions (▲) in the state of Campeche (dark gray polygon), southern Yucatan Peninsula.

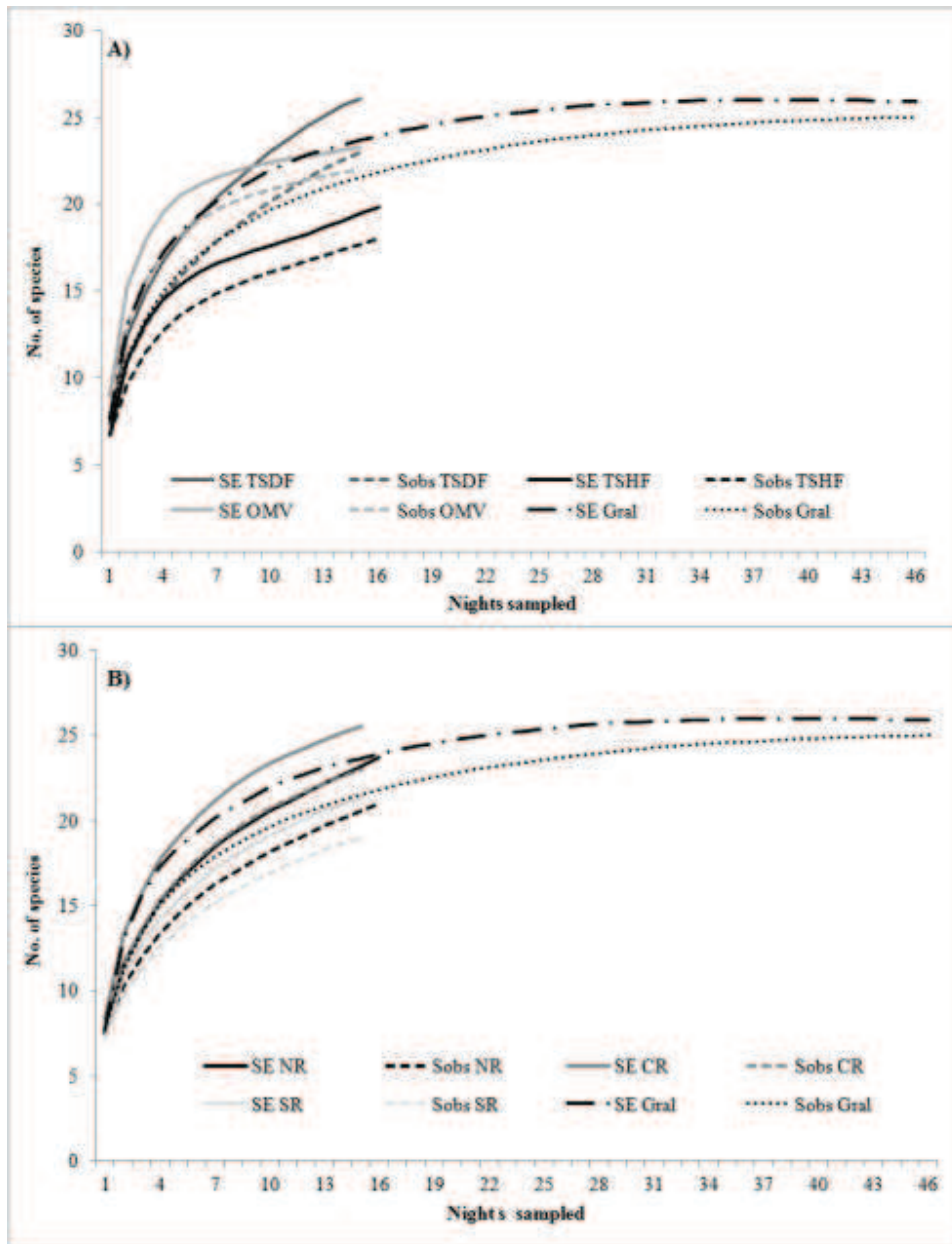


Figure 4. Species accumulation curves by region and by habitat.

TABLES

Table 1. Bat family and specie bat activity by region and habitat in the north, center and south of Campeche.

Familia	Especie	CLK			CAM			CCC			Subtotal especie	Subtotal Familia
		SB	SM	VM	SB	SM	VM	SB	SM	VM		
Emballonuridae	<i>Balantiopteryx io</i>			1				1	1		3	
	<i>Diclidurus albus</i>	20	15	9	13	2	5	8	40	1	113	
	<i>Peropteryx kappleri</i>						3				3	
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	6		1					1		8	127
Molossidae	<i>Cynomops mexicanus</i>			1			2	1		3	7	
	<i>Eumops auripendulus</i>			1	1				1	12	15	
	<i>Eumops glaucinus</i>			3	2		5			3	13	
	<i>Eumops underwoodi</i>			4	1		13			10	28	
	<i>Eumops20</i>								2		2	
	<i>Molossus molossus</i>				1			1			2	
	<i>Molossus rufus</i>	3			37	7	35	2	6	3	93	
	<i>Molossus sinaloae</i>	2						1			3	
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	59	41	60	5		9	1	1	4	180	343
	Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i>	4	1	13			1	32	31	28	110
<i>Pteronotus davyi</i>		13	45	87	273	227	240	65	127	25	1102	
<i>Pteronotus parnellii</i>		86	66	57	13	32	9	14	20	5	302	
<i>Pteronotus personatus</i>					26	85	147			1	259	1773
Vespertilionidae	<i>Bauerus dubiaquercus</i>				2			1	9	2	14	
	<i>Eptesicus furinalis</i>			4	2	2	24	20	35	8	95	
	<i>Lasiurus blossevillii</i>				1				3		4	
	<i>Lasiurus ega</i>	3	1	6	5	2	8		1	1	27	
	<i>Lasiurus intermedius</i>			7	23	4		2	1	2	3	42
	<i>Myotis keaysi</i>	14	1	15					38	4	1	73
<i>Rhogeessa tumida</i>	33	24	17	78	42	67	114	132	53	560	815	
Subtotal Habitat		243	201	302	464	399	571	299	415	164		
Subtotal Región		746			1434			878			3058	3058
TOTAL					3058							

CAPÍTULO III

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

En un lugar y en un tiempo en el que la fragmentación del hábitat se ha vuelto un problema creciente que afecta la conservación de la flora y fauna silvestres, el monitoreo de especies vulnerables y en peligro de extinción se vuelve algo indispensable para estimar estas afectaciones. Como medida necesaria ante tal problemática, el estudio de los agentes causales en la desaparición de la fauna silvestre ha tomado su auge en décadas recientes, con lo que se ha logrado enfocar esfuerzos en la detección de patrones y procesos que determinan la presencia o ausencia de especies silvestres, más aún de aquellas con un valor agregado en términos de servicios ecosistémicos como los murciélagos (Kunz et al. 2011), los cuales brindan beneficios ecológicos y económicos de gran importancia en la salud ambiental y la salud humana.

En general la fauna silvestre enfrenta retos que ponen en riesgo su existencia, tales como las enfermedades, las cuales están relacionadas con el crecimiento urbano y las densidades poblacionales, haciendo que cada vez haya más población humana compartiendo espacio con animales silvestres; destrucción del hábitat que provoca que muchas especies permanezcan en relictos de vegetación debido al aislamiento al que han sido sometidos por causa del cambio de uso de suelo; cacería ilegal, que provoca disminución de presas y por ende de depredadores (Schipper et al. 2008; Rondinini et al. 2011).

En el neotrópico, un alto porcentaje de la mastofauna son murciélagos por lo que este grupo de animales contribuye significativamente a la riqueza de especies, además de que ocupa diferentes niveles en la cadena trófica, desde depredadores tope como el falso vampiro (*Vampyrum spectrum*) hasta importantes elementos en la patología de enfermedades fungiendo como reservorios y transmisores de una gran cantidad de agentes infecciosos como la rabia, el mal de chagas, síndromes respiratorios, virus henipa, del nilo y dengue (Platt et al. 2000; Arguin et al. 2002; Arguin et al. 2002; Thomas et al. 2007; Wacharapluesadee et al. 2010; Anthony et al. 2013).

En este trabajo se puede observar que en el estado de Campeche existen especies de murciélagos con amplia distribución (e.g. *Pteronotus davyi*, *P. personatus*, *Molossus rufus*) mientras que otras parecen ser raras (*Balantiopteryx io*, *Peropteryx kappleri*, *Bauerus dubiaquercus*, *Lasiurus blossevillii*, *L. ega*). Esta clasificación coincide con el análisis de rareza llevado a cabo por Arita (1993), mencionando que *B. dubiaquercus*, *Cynomops mexicanus*, *L. blossevillii*, *L. intermedius* y *Mormoops megalophylla* son especies localmente escasas y de distribución restringida, por lo que se encuentran más vulnerables a la extinción local. En Campeche estas especies se registraron en abundancias bajas (menos de 15 registros), de las cuales las tres primeras fueron más abundantes en CCC (entre el 57% y el 85% de los registros) mientras que *L. intermedius* lo fue en CLK (71% de los registros).

Esto realza la importancia de la región centro (CCC) como refugio de especies importantes y con altas prioridades de conservación al mismo tiempo que reafirma la importancia de la región sur (CLK), por lo que es indispensable llevar a cabo estudios que puedan aportar datos sobre sus hábitos generales, pues su rareza no ha permitido

conocer mucho sobre su historia natural. Por otro lado *P. kappleri* y *L. ega* son especies localmente escasas pero bien distribuidas (Arita 1993a), en este estudio *P. kappleri* sólo se registró en CAM mientras que *L. ega* fue mejor observado en CLK y en CAM. Para el caso de *L. ega* es importante mencionar que, aunque ha sido registrado en lugares altamente perturbados como cultivos y ciudades (Cú-Vizcarra 2009; Williams-Guillén y Perfecto 2011), su abundancia en CCC fue baja en comparación con la región CAM y CLK. Esta especie es selectiva en cuanto al uso de refugio, se ha encontrado que utiliza el denso follaje de algunos árboles como las palmeras (Baker et al. 1971). Lo anterior sugiere que su ausencia en CCC puede deberse a la ausencia de un lugar óptimo de refugio o bien, podría tratarse de una consecuencia del constante uso de agroquímicos en el sitio (obs. pers).

Entre otras de las observaciones a destacar es el caso del murciélagos mastín negro (*Molossus rufus*) la cual es una especie considerada sinantrópica, es decir, con una alta afinidad a poblar lugares urbanos o en cercanía con la población humana (McKinney 2006). Esta es una de las principales razones por las que sólo el 3% (tres archivos) de los registros en Campeche se obtuvieron en CLK mientras que en CAM se dio la mayor abundancia con el 85% (79 archivos). Es decir, CAM es una región que se encuentra a escasos kilómetros de la ciudad de San Francisco de Campeche, en donde ha sido registrada como la especie más activa y dominante (Cú-Vizcarra 2009).

Debido a que las principales diferencias encontradas en este trabajo sólo pudieron ser observadas a diferentes escalas, es importante hacer mención de las posibles causas que marcan esta regionalización. En primer lugar, se tiene que la región sur comprendida por el macizo forestal más importante de Centroamérica, fue la

que contó con el menor número de especies. En segundo lugar se encontró la región del norte en la que las actividades humanas sólo son llevadas a cabo por la comunidad de ejidatarios de las comisarías de Lerma, Chulbac y Chiná, aunque poseen también amplias zonas deforestadas para el mantenimiento de ganado. En esta zona la principal producción se centra en cultivos de árboles frutales y de maíz en donde utilizan el tradicional método de roza-tumba-quema para la preparación de sus terrenos. Por otro lado, la región centro fue la que contó con el mayor número de especies y, es importante mencionar que en esta región se llevan a cabo actividades humanas de mayor impacto debido a la producción intensiva de soya, maíz y sorgo principalmente y a diferencia de la región norte preparan el terreno con maquinaria, lo que les permite sembrar y cosechar en amplias extensiones de suelo (INEGI, 2007). Con base en lo anterior, esta diferencia en cuanto a la riqueza de especies entre las regiones puede ser explicada por la hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978) que predice que la diversidad más alta será mantenida por una escala intermedia de disturbio. Los estudios que ponen a prueba esta hipótesis han coincidido en que un disturbio de baja intensidad promueve la mayor riqueza de especies de murciélagos, al menos para las que pueden ser capturadas con redes de niebla y trampas harpa como los frugívoros de la familia Phyllostomidae (Estrada y Coates-Estrada, 2001; Estrada et al., 1993; Vleut et al., 2012). En este estudio se observó una mayor riqueza de especies en sitios con mayor superficie de tierra usada para actividades productivas (INEGI 2007), lo que sugiere que el disturbio alto también afecta positivamente la diversidad de especies, aunque esto no puede probarse de manera contundente con este trabajo.

Sin embargo, las especies no filostómidas son especies animalívoras de vuelos rápidos y algunas de ellas tienen hábitos oportunistas en cuanto al consumo de alimento, por lo que tienden a ocupar de manera más eficaz los espacios abiertos y un nivel de perturbación intermedio, al grado de explotar insectos en lugares abiertos e inclusive en sitios bien iluminados (Rydell 1992; Thomas 1988; Ávila-Flores y Fenton 2005), no obstante, requieren de áreas forestadas para refugiarse. En la región Centro (RC) se encuentra una Unidad de Manejo y Aprovechamiento de la vida Silvestre (UMA) de carácter extensiva en donde se llevan a cabo actividades cinegéticas de alto impacto internacional por la cacería del pavo ocelado (*Melleagris ocellata*) y venado temazate (*Mazama americana*) principalmente. Por ello, los miembros de la UMA han empleado grandes esfuerzos para mantener fragmentos de vegetación dentro y a los alrededores de sus cultivos, además de proteger los cuerpos de agua superficiales que se encuentran en la zona, los cuales son conocidos como “aguadas”, con lo que han logrado mantener estables a las poblaciones de fauna silvestre sin alterar sus actividades productivas, al tiempo que reciben beneficios económicos y ecológicos por estas acciones.

Lo anterior no significa que en la región sur se tengan menos especies, por el contrario, se espera encontrar un mayor número de especies en comparación con las dos regiones restantes si se emplea un mayor esfuerzo de muestreo. En la región sur se encuentran los murciélagos más amenazados del neotrópico, el falso vampiro de Linneo (*Vampyrum spectrum*) y el falso vampiro lanudo (*Chrotopterus auritus*), ambas especies están en peligro de extinción según SEMARNAT (2010). Estas especies requieren de selvas altas y medianas para mantener estables sus poblaciones.

En este contexto, la región norte alberga una especie rara con requerimientos específicos de refugio, el murciélago perro mayor (*Peropteryx kappleri*), el cual sólo ha sido registrado una vez y en la región sur (García-Escalona 2003), por lo que es probable que su rango de distribución sea mucho más al norte de lo que se tiene contemplado (Medellín et al. 2008), además de que se encuentra bajo la categoría de protección especial por las normas oficiales mexicanas (SEMARNAT 2010). En el Estado, esta y otras especies de murciélagos insectívoros presentan un patrón de amenaza a la extinción en un nivel medio y alto debido a la escasez de información, a los pocos registros que se tienen y a la distribución restringida que presentan según algunas estimaciones (Guzmán-Soriano 2008; Guzmán-Soriano et al. 2013).

Queda claro que la zona centro del estado de Campeche representa el lugar en el que se da el intercambio de especies por la ocurrencia de especies comunes entre la región sur y la norte, lo que sugiere que el sitio sea promovido como un posible corredor biológico para la región, el cual podría atravesar las zonas selváticas y llegar a las zonas más norteñas y en cercanía con la costa, donde se tienen también registros importantes de murciélagos como el murciélago rayado mayor (*Saccopteryx bilineata*), el murciélago de cola ancha (*Nyctinomops laticaudatus*) y el murciélago orejas de embudo mexicano (*Natalus mexicanus*; Montiel et al., 2006) los cuales no fueron registrados en la región norte en este trabajo.

El estudio del uso de hábitat de los murciélagos ha sido abordado satisfactoriamente en todo el mundo. Sin embargo, es importante mencionar que es difícil establecer asociaciones claras y bien delimitadas entre el hábitat y los murciélagos, principalmente por la gran diversidad y alta movilidad que presentan estos

organismos, de manera que cuando se pretende conocer el hábitat usado por las especies los investigadores se enfrentan a diversas situaciones que hacen que los resultados no encajen como uno espera. Por ejemplo, las especies con mayor capacidad para moverse tiene la oportunidad de ocupar más de un hábitat, lo que disminuye la dependencia que pudiera tener si sus capacidades motrices son menores. Otro factor importante es la ambigüedad en el uso del hábitat para refugiarse (diurno) y para forrajear (nocturno), de manera que se tienen especies con altos requerimientos ecológicos de percha como los murciélagos de disco (*Thyroptera* spp.), en los cuales se han desarrollado estructuras circulares en la base de las manos y patas que funcionan como discos de succión y están especializadas para percharse en hojas de determinadas especies de plantas (*Heliconia* spp.) que son comunes en selvas medianas y bajas, sin embargo, presentan alta plasticidad al seleccionar sitios de forrajeo ya que han sido capturados tanto en lugares abiertos como bordes de vegetación y caminos, hasta sitios de selva alta (Vonhof et al. 2004).

Bajo esta perspectiva, es difícil asociar un hábitat a una o varias especies de murciélagos, es más común referirse a las preferencias y a la matriz completa que un murciélago puede estar ocupando. Sin embargo, gracias a estos estudios podemos detectar sitios en los que existe alguna anomalía, ya que aun habiendo el hábitat adecuado, es imposible detectar a la especie en el sitio.

Adicionalmente a todo lo anterior, es posible encontrar especies morfológicamente similares que pueden ser altamente competitivas. Para el caso de los mormópidos de espalda pelona de Davy (*Pteronotus davyi*) y el de espalda pelona mayor (*P. gymnonotus*) en los cuales se ha sugerido que en ausencia del primero, el

segundo incrementa su densidad poblacional (Reid 2009). Algo similar puede estar ocurriendo en Campeche entre el murciélago bigotudo (*P. parnellii*) y el de espalda pelona de Davy (*P. davyi*) puesto que sus abundancias fueron opuestas en dos sitios diferentes. En CLK *P. parnellii* presentó el 70% de sus registros y *P. davyi* sólo el 13%, mientras que en CAM *P. davyi* registró el porcentaje más alto de actividad con 67% de las detecciones mientras que *P. parnellii* presentó el 17%. Desafortunadamente se desconoce cuáles son los elementos que entran en juego en esta exclusión, por un lado, ambas especies se refugian en cuevas (Arita 1993b), sin embargo, se ha encontrado un número mayor de cuevas en las que se refugia *P. parnellii* lo que podría suponer que *P. davyi* puede ocupar otro tipo de refugios (Arita y Vargas 1995). Adicionalmente, se ha encontrado que *P. parnellii* está más asociado a los sitios de baja perturbación antrópica, en comparación con *P. davyi* (Medellín et al. 2000, Williams-Guillén y Perfecto 2011). En este sentido, es posible que el hecho de que CAM esté a escasos 20 km de la zona urbana pueda estar afectando la distribución de *P. parnellii*.

Diversos autores han encontrado que existen especies de murciélagos que pueden modificar sus llamados de ecolocalización de manera que les permita explotar los espacios altamente obstruidos del mismo modo que los espacios con baja obstrucción (e. g. Kalko y Schnitzler 1993). En este trabajo se encontraron cuatro especies que estuvieron presentes en todos los transectos (*Diclidurus albus*, *P. davyi*, *P. parnellii* y *Rhogeessa tumida*) ocupando todos los hábitats bajo diferentes niveles de obstrucción, lo cual podría significar que tienen capacidades sensoriales y morfológicas que les permiten explotar los espacios. Estas especies se caracterizan por tener llamados de alta frecuencia, adaptaciones morfológicas para volar entre sitios muy

obstruidos y para algunas de ellas se han reportado cambios en la estructura de sus vocalizaciones en diferentes hábitats y en diferentes regiones geográficas (Ibáñez et al. 1999), por lo que resulta de interés evaluar el cambio en el diseño de la ecolocalización de estos murciélagos con respecto al hábitat en el que forrajean, lo que podría significar alta plasticidad fenotípica (Kalko y Schnitzler 1993, Jung y Kalko 2010). Cabe destacar que los registros de *D. albus* son los primeros que se reportan para el estado, por lo que la riqueza de especies de murciélagos en el estado de Campeche asciende de 55 especies a 56.

Por todo lo anterior es necesario ampliar los conocimientos sobre la ecolocalización de los murciélagos, así como la variabilidad inter e intra-específica que pudieran presentar para estimar su vulnerabilidad ante los cambios de uso de suelo. De manera conjunta se deben incrementar los esfuerzos para obtener una biblioteca de sonidos lo más completa posible, de manera que sirva de guía y consulta para futuras investigaciones. Además de esto, resulta de particular interés evaluar la relación existente entre la vegetación expresada en términos de diversidad, ya que determinadas plantas pueden aportar diferentes niveles de obstrucción o atraer diferentes tipos de presas, por lo que evaluar este factor puede aportar otro elemento primordial en la distribución y presencia de especies en la región.

Conclusiones

La variación de la actividad de los murciélagos insectívoros sólo pudo ser observada al comparar entre regiones, lo que significó que existe un importante recambio de especies a lo largo del Estado siendo la región centro un importante punto de transición

entre las quiropterofaunas del norte y del sur. Por otro lado, se remarca la importancia del uso de los detectores ultrasónicos para medir la actividad y la distribución de las especies de murciélagos insectívoros, ya que con este trabajo se logró el primer registro de *Diclidurus albus* para el estado. Adicionalmente se plantea la probabilidad de que la distribución de *Pteropteryx kappleri* sea más hacia el norte de lo que se ha estimado.

Murciélagos como *Pteronotus davyi* estuvieron presentes en todos los hábitats haciendo evidente cierta plasticidad en el uso de éste, lo que sugiere que pueden alterar algunos componentes en el diseño de sus llamados de ecolocalización. Por el contrario, algunos molósidos como *Molossus rufus*, *Eumops glaucinus* y *Cynomops mexicanus* fueron más asociados a los sitios de vegetación modificada de bajo nivel de obstrucción.

Existen factores que pueden afectar la distribución de las especies de murciélagos insectívoros, tales como la presencia de sitios de refugio adecuados, lo cual pudo observarse con la especie *Nyctinomops laticaudatus* que dominó en la región sur en donde se encuentra una cueva que alberga a más de un millón de individuos de esta especie y sus registros fueron raros hacia el norte.

En las selvas bajas y medianas se registraron especies vulnerables o en algún estado de conservación propuesto por las normas oficiales mexicanas, tales como *Lasiurus blossevillii* y *Saccopteryx bilineata*, así como también otros registros raros importantes de los molósidos *M. molossus* y *E. auripendulus*.

La región centro del estado de Campeche cuenta con el mayor número de especies de murciélagos insectívoros seguida de la región norte y por último la región sur. Los resultados obtenidos en este trabajo forman una línea base para futuras investigaciones sobre la distribución y la situación actual de las poblaciones de murciélagos de la península de Yucatán. Por ello, es importante llevar a cabo estudios en diferentes localidades para determinar posibles alteraciones o movimientos de la quiroptero fauna que puedan ser provocados por la fragmentación del hábitat. Finalmente, para llevar a cabo estudios de murciélagos con métodos acústicos es pertinente formar una biblioteca de sonidos lo más completa posible, para lo que es necesario incrementar los esfuerzos de captura en diversos puntos de la región.

Literatura citada

- Ahlén, I. 1981. Identification of Scandinavian bats by their sounds. Department of Wildlife Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Report 6: 1–56.
- Aihartza, J., D. Almenar, E. Salsamendi, U. Goiti y I. Garin. 2008. Fishing behaviour in the long-fingered bat *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837): an experimental approach. *Acta Chiropterologica* 10: 287–301.
- Anthony, E.L.P. y T.H. Kunz. 1977. Feeding Strategies of the Little Brown Bat, *Myotis Lucifugus*, in Southern New Hampshire. *Ecology* 58: 775–786.
- Anthony, S., R. Ojeda-Flores, O. Rico-Chávez, I. Navarrete-Macias, C. Zambrana-Torrel, M.K. Rostal, J.H. Epstein, et al. 2013. Coronaviruses in bats from Mexico. *Journal of General Virology* 94: 1028-1038

- Aranguren, C.I., J.A. González-Carcacia, H. Martínez y J.M. Nassar. 2011. *Noctilio albiventris* (Noctilionidae), a Potential Seed Disperser in Disturbed Tropical Dry Forest Habitats. *Acta Chiropterologica* 13: 189–194.
- Arguin, P.M., K. Murray-Lillibridge, M.E. Miranda, J.S. Smith, A.B. Calaor y C.E. Rupprecht. 2002. Serologic evidence of Lyssavirus infections among bats, the Philippines. *Emerging infectious diseases* 8: 258–262.
- Arita, H.T. 1993a. Conservation Biology of the Cave Bats of Mexico. *Journal of Mammalogy* 74: 693–702.
- Arita, H.T. 1993b. Rarity in Neotropical Bats: Correlations with Phylogeny, Diet y Body Mass. *Ecological Applications* 3: 506–517.
- Arita, H.T. y J.A. Vargas. 1995. Natural History , Interspecific Association , and Incidence of the Cave Bats of Yucatán, México. *The Southwestern Naturalist* 40: 29–37.
- Arlettaz, R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* 460–471.
- Arlettaz, R., R. Ruedi y J. Hausser. 1991. Field morphological identification of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae) a multivariate approach. *Myotis* 29: 7–16.

- Arroyo-Cabrales, J., E.K.V. Kalko, R. LaVal, J.E. Maldonado, R.A. Medellín, O.J. Polaco y B. Rodríguez-Herrera. 2005. Rediscovery of the Mexican flat-headed bat *Myotis planiceps* (Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica* 7: 309–318.
- Ávila-Flores, R. y M.B. Fenton. 2005. Use of Spatial Features by Foraging Insectivorous Bats in a Large Urban Landscape. *Journal of Mammalogy* 86: 1193–1204.
- Ayala, S.C. y A. D'Alessandro. 1973. Insect Feeding Behavior of Some Colombian Fruit-Eating Bats. *Journal of Mammalogy* 54: 266–267.
- Bael, S.A.V., S.M. Philpott, R. Greenberg, P. Bichier, N.A. Barber, K.A. Mooney y D.S. Gruner. 2008. Birds as Predators in Tropical Agroforestry Systems. *Ecology* 89: 928–934.
- Baker, R.J., T. Mollhagen y G. Lopez. 1971. Notes on *Lasiurus ega*. *Journal of Mammalogy* 52: 849–852.
- Balvanera, P., M. Uriarte, L. Almeida-Leñero, A. Altesor, F. DeClerck, T. Gardner, J. Hall, et al. 2012. Ecosystem services research in Latin America: The state of the art. *Ecosystem Services* 2: 56–70.
- Barclay, R.M.R. 1983. Echolocation Calls of Emballonurid Bats from Panama. *Journal of Comparative Physiology A* 151: 515–520.
- Barclay, R.M.R. 1982. Interindividual use of echolocation calls: Eavesdropping by bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 271–275.

- Berthinussen, A. y J. Altringham. 2012. The effect of a major road on bat activity and diversity. *Journal of Applied Ecology* 49: 82–89.
- Blehert, D.S., A.C. Hicks, M. Behr, C.U. Meteyer, B.M. Berlowski-Zier, E.L. Buckles, J.T.H. Coleman, et al. 2009. Bat White-Nose Syndrome: An Emerging Fungal Pathogen? *Science* 323: 227–227.
- Britzke, E.R., J.E. Duchamp, K.L. Murray, R.K. Swihart y L.W. Robbins. 2011. Acoustic identification of bats in the eastern United States: A comparison of parametric and nonparametric methods. *The Journal of Wildlife Management* 75: 660–667.
- Broders, H.G., C.S. Findlay y L. Zheng. 2004. Effects of clutter on echolocation call structure of *Myotis septentrionalis* and *M. lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 85: 273–281.
- Ceballos, G. y J.A. Simonetti. 2002. Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Christie, J.E. 2006. Nocturnal activity patterns of the lesser short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*) in temperate rainforest, Fiordland, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 33: 125–132.
- Cleveland, C.J., M. Betke, P. Federico, J.D. Frank, T.G. Hallam, Jason Horn, J.D.L. Jr., et al. 2006. Economic Value of the Pest Control Service Provided by Brazilian Free-Tailed Bats in South-Central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 238–243.

- Connell, J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Craig, S.H. y J.K. Jones. 1984. *Noctilio leporinus*. *Mammalian Species* 216: 1–7.
- Crampton, L.H. y R.M. Barclay. 1995. Habitat selection by bats in fragmented and unfragmented aspen mixedwood stands of different ages. *Aspen Bibliography. Bats and forest Conference*. Aspen.
- Crampton, L.H. y R.M.R. Barclay. 1998. Selection of Roosting and Foraging Habitat by Bats in Different-Aged Aspen Mixedwood Stands. *Conservation Biology* 12: 1347–1358.
- Crome, F.H.J. y G.C. Richards. 1988. Bats and Gaps: Microchiropteran Community Structure in a Queensland Rain Forest. *Ecology* 69: 1960–1969.
- Cunto, G.C. y E. Bernard. 2012. Neotropical Bats as Indicators of Environmental Disturbance: What is the Emerging Message? *Acta Chiropterologica* 14: 143–151.
- Cú-Vizcarra, J.D. 2009. Efectos de la luz en la actividad de los murciélagos insectívoros en la ciudad de San Francisco de Campeche, México. Tesis Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, Campeche, México.
- Daubenmire, R. 1968. *Plant communities: a textbook of plant synecology*. Harper and Row, New York.

- Davidson, D.W. 1993. The Effects of Herbivory and Granivory on Terrestrial Plant Succession. *Oikos* 68: 23–35.
- Denno, R.F., C. Gratton, M.A. Peterson, G.A. Langellotto, D.L. Finke y A.F. Huberty. 2002. Bottom-up Forces Mediate Natural-Enemy Impact in a Phytophagous Insect Community. *Ecology* 83: 1443–1458.
- Denzinger, A., E.K. Kalko y G. Jones. 2004. Ecological and evolutionary aspects of echolocation in bats. *Echolocation in bats and dolphins* (JA Thomas, CF Moss y M. Vater, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois 311–326.
- Downs, N.C. y P.A. Racey. 2006. The use by bats of habitat features in mixed farmland in Scotland. *Acta Chiropterologica* 8: 169–185.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24: 94–102.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309–318.
- Estrada, A., C. Jiménez, A. Rivera y E. Fuentes. 2004. General bat activity measured with an ultrasound detector in a fragmented tropical landscape in Los Tuxtlas, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 1–9.

- Estrada-Villegas, S., C.F.J. Meyer y E.K.V. Kalko. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation* 143: 597–608.
- Federico, P., T.G. Hallam, G.F. McCracken, S.T. Purucker, W.E. Grant, A.N. Correa-Sandoval, J.K. Westbrook, et al. 2008. Brazilian Free-Tailed Bats as Insect Pest Regulators in Transgenic and Conventional Cotton Crops. *Ecological Applications* 18: 826–837.
- Fellers, G.M. y E.D. Pierson. 2002. Habitat use and foraging behavior of townsend's big-eared bat (*Corynorhinus townsendii*) in coastal California. *Journal of Mammalogy* 83: 167–177.
- Fenton, M.B. 1992. *Bats. Facts on File*. New York.
- Fenton, M.B. 2003. Eavesdropping on the echolocation and social calls of bats. *Mammal Review* 33: 193–204.
- Fenton, M.B., L. Acharya, D. Audet, M.B.C. Hickey, C. Merriman, M.K. Obrist, D.M. Syme y B. Adkins. 1992. Phyllostomid Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24: 440–446.
- Fenton, M.B. y G.P. Bell. 1981. Recognition of Species of Insectivorous Bats by Their Echolocation Calls. *Journal of Mammalogy* 62: 233–243.
- Fenton, M.B., S. Bouchard, M.J. Vonhof y J. Zingouris. 2001. Time-expansion and zero-crossing period meter systems present significantly different views of echolocation calls of bats. *Journal of Mammalogy* 82: 721–727.

- Fenton, M.B., P.A. Faure y J.M. Ratcliffe. 2012. Evolution of high duty cycle echolocation in bats. *The Journal of Experimental Biology* 215: 2935–2944.
- Fenton, M.B. y G.K. Morris. 1976. Opportunistic feeding by desert bats (*Myotis* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 54: 526–530.
- Findley, J.S., E.H. Studier y D.E. Wilson. 1972. Morphologic Properties of Bat Wings. *Journal of Mammalogy* 53: 429–444.
- Findley, J.S. y D.E. Wilson. 1974. Observations on the Neotropical Disk-Winged Bat, *Thyroptera tricolor* Spix. *Journal of Mammalogy* 55: 562–571.
- Fine, P.V.A., I. Mesones y P.D. Coley. 2004. Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. *Science* 305: 663–665.
- Freeman, P.W. 1981. Correspondence of Food Habits and Morphology in Insectivorous Bats. *Journal of Mammalogy* 62: 166–173.
- Freeman, P.W. 1984. Functional cranial analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 387–408.
- 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.
- García-Escalona, M. 2003. Papel ecológico de las aguadas para murciélagos insectívoros en un bosque tropical subhúmedo. Tesis de Maestría. ECOSUR. Unidad Chetumal.

- Glendell, M. y N. Vaughan. 2002. Foraging activity of bats in historic landscape parks in relation to habitat composition and park management. *Animal Conservation* 309–316.
- Gorresen, P.M. y M.R. Willig. 2004. Landscape response of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85: 688–697.
- Griffin, D.R., A. Novick y M. Kornfield. 1958. The Sensitivity of Echolocation in the Fruit Bat, *Rousettus*. *The Biological Bulletin* 115: 107–113.
- Griffin, D.R., F.A. Webster y C.R. Michael. 1960. The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour* 8: 141–154.
- Gutschick, V.P. 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* 143: 3–18.
- Guzmán-Soriano, D. 2008. Mamíferos terrestres del estado de Campeche, México. Tesis (Licenciatura en Biología). Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, Campeche, México.
- Guzmán-Soriano, D., O.G. Retana-Guiascón y J.D. Cú-Vizcarra. 2013. Lista de los mamíferos terrestres del estado de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 29: 105–128.
- Hall, L.S., P.R. Krausman y M.L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173–182.

- Harper, K.A., S.E. Macdonald, P.J. Burton, J. Chen, K.D. Brososke, S.C. Saunders, E.S. Euskirchen, et al. 2005. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology* 19: 768–782.
- Holderied, M., C. Korine y T. Moritz. 2011. Hemprich's long-eared bat (*Otonycteris hemprichii*) as a predator of scorpions: whispering echolocation, passive gleaning and prey selection. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 197: 425–33.
- Ibáñez, C., A. Guillén, J. Juste y J.L. Pérez-jordá. 1999. Echolocation Calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. *Journal of Mammalogy* 80: 924–928.
- Ibáñez, C., J. Juste, R. López-Wilchis, A.V. Luis y A. Núñez-Garduño. 2002. Echolocation of Three Species of Sac-Winged Bats (*Balantiopteryx*). *Journal of Mammalogy* 83: 1049–1057.
- Ibáñez, C., R. Lopez-Wilchis, J.B. Javier y M.A. León-Galván. 2000. Echolocation Calls and a Noteworthy Record of *Pteronotus gymnonotus* (Chiroptera, Mormoopidae) from Tabasco, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 45: 345–347.
- INEGI. 2007. Sistema de Consulta de Información Geoestadística Agropecuaria. Available at: <http://gaia.inegi.org.mx/sciga/viewer.html> [Accessed June 18, 2013].
- IUCN. 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. Available at: <http://www.iucnredlist.org/> [Accessed June 12, 2013].

- Johnson, J.B., M.A. Menzel, J.W. Edwards y W.M. Ford. 2002. A comparison of 2 acoustical bat survey techniques. *Wildlife Society Bulletin* 30: 931–936.
- Jones, G. y S.M.V. Parijs. 1993. Bimodal Echolocation in Pipistrelle Bats: Are Cryptic Species Present? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 251: 119–125.
- Jones, G. y B.M. Siemers. 2010. The communicative potential of bat echolocation pulses. *Journal of Comparative Physiology A* 197: 447–457.
- Jung K. y Kalko E.K.V. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*. 91:144–153.
- Kalcounis-Rüppell, M.C., T.J. Brown, P.T. Handford y R.A. Ojeda. 2003. Preliminary notes on bat activity and echolocation in northwestern Argentina. *Mastozoología Neotropical* 10: 331–339.
- Kalka, M.B., A.R. Smith y E.K.V. Kalko. 2008. Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. *Science* 320: 71.
- Kalko, E.K. y H.-U. Schnitzler. 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 415–428.
- Kalko, E.K. y H.-U. Schnitzler. 1989. The echolocation and hunting behavior of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 225–238.

- Kalko, E.K.V. 1998. Organisation and diversity of tropical bats communities through space and time. *Zoology* 101: 281–297.
- Kalko, E.K.V. 2004. Neotropical leaf-nosed bats (Phyllostomidae): “whispering” bats as candidates for acoustic surveys?. Pp. 63–69. En: R. M. Brigham, E. K. V. Kalko, G. Jones, S. Parsons, and H. J. G. A. Limpens (eds.). *Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis*. Bat Conservation International, Austin, Texas.
- Krausman, P.R. 1997. Some Basic Principles of Habitat Use. *Habitat* 85–90.
- Kunz, T.H. y C.E. Brock. 1975. A comparison of mist nets and ultrasonic detectors for monitoring flight activity of bats. *Journal of Mammalogy* 56: 907–911.
- Kunz, T.H., E.B. de Torrez, D. Bauer, T. Lobova y T.H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 1–38.
- Kunz, T.H., J.O. Whitaker y M.D. Wadanoli. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecologia* 101: 407–415.
- Lametti, D. 2010. What Is Killing America’s Bats? *Discover* 31: 10–12.
- Law, B.S., J. Anderson y M. Chidel. 1999. Bat communities in a fragmented forest landscape on the south-west slopes of New South Wales, Australia. *Biological Conservation* 88: 333–345.

- Lazure, L. y M.B. Fenton. 2011. High duty cycle echolocation and prey detection by bats. *The Journal of Experimental Biology* 214: 1131–1137.
- Lee, Y.-F. y G.F. McCracken. 2002. Foraging activity and food resource use of Brazilian free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis*(Molossidae). *Ecoscience* 9: 306–313.
- MacSwiney, M.C., B. Bolívar Cimé, F.M. Clarke y P. A. Racey. 2009. Insectivorous Bat Activity at Cenotes in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Acta Chiropterologica* 11: 139–147.
- MacSwiney, M.C., B. Bolívar-Cimé, F.M. Clarke y P.A. Racey. 2006. Nuevos Registros de *Pteronotus personatus* y *Cynomops mexicanus* (Chiroptera) en el estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 10: 80–87.
- MacSwiney, M.C., F.M. Clarke y P. a. Racey. 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology* 45: 1364–1371.
- MacSwiney, M.C., P. Vilchis, F.M. Clarke y P.A. Racey. 2007. The importance of cenotes in conserving bat assemblages in the Yucatan, Mexico. *Biological Conservation* 136: 499–509.
- Maron, J.L. y E. Crone. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2575–2584.

- McCain, C.M. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16: 1–13.
- McKinney, M.L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation* 127: 247–260.
- Medellín, R.A., H.T. Arita, O. Sanchez-Herrera y A.M. de Mastozoología. 2008. Identificación de los murciélagos de México: clave de campo. Segunda Edición. Instituto de Ecología, UNAM-CONABIO, México, D. F. Available at: <http://orton.catie.ac.cr/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=SIBE01.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=012437> [Accessed June 5, 2013].
- Medellín, R.A., M. Equihua y M.A. Amin. 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14: 1666–1675.
- Meyer, C.F.J., L.M.S. Aguiar, L.F. Aguirre, J. Baumgarten, F.M. Clarke, J.-F. Cosson, S.E. Villegas, et al. 2011. Accounting for detectability improves estimates of species richness in tropical bat surveys. *Journal of Applied Ecology* 48: 777–787.
- Mickleburgh, S.P., A.M. Hutson y P.A. Racey. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx* 36: 18–34.
- Miller, B.W. 2001. A Method for Determining Relative Activity of Free Flying Bats Using a New Activity Index for Acoustic Monitoring. *Acta chiropterologica* 3: 93–105.

- Montiel, S., A. Estrada y P. León. 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology* 22: 267–276.
- Mooney, K.A., D.S. Gruner, N.A. Barber, S.A.V. Bael, S.M. Philpott, R. Greenberg y T.W. Schoener. 2010. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 7335–7340.
- Murray, K.L., E.R. Britzke y L.W. Robbins. 2001. Variation in Search-Phase Calls of Bats. *Journal of Mammalogy* 82: 728–737.
- Neuweiler, G. 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiol. Rev.* 70: 615–640.
- Norberg, U.M. y J.M.V. 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. Series B, Biological Sciences* 316: 335–427.
- Novick, A. y D.R. Griffin. 1961. Laryngeal mechanisms in bats for the production of sounds. *Journal of Experimental Zoology* 148: 125–145.
- Nowak, R.M. 1994. *Walker's bats of the world*. Johns Hopkins University Press.
- Noyes, J.A. y G.W. Pierce. 1938. Apparatus for Acoustic Research in the Supersonic Frequency Range. *The Journal of the Acoustical Society of America* 9: 205–211.

- O'Donnell, C.F. y S. Langton. 2003. Power to detect trends in abundance of long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*) using counts on line transects. Department of Conservation Wellington,, New Zealand. Available at: <http://www.doc.govt.nz/upload/documents/science-and-technical/Sfc224.pdf> [Accessed March 19, 2013].
- O'Donnell, C.F.J., J.E. Christie y W. Simpson. 2006. Habitat use and nocturnal activity of lesser short-tailed bats (*Mystacina tuberculata*) in comparison with long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*) in temperate rainforest. *New Zealand Journal of Zoology* 33: 113–124.
- O'Farrell, M.J. y W.L. Gannon. 1999. A comparison of acoustic versus capture techniques for the inventory of bats. *Journal of Mammalogy* 80: 24–30.
- O'Farrell, M.J. y B.W. Miller. 1997. A New Examination of Echolocation Calls of Some Neotropical Bats (*Emballonuridae* and *Mormoopidae*). *Journal of mammalogy* 78: 954–963.
- O'Farrell, M.J. y B.W. Miller. 1999. Use of Vocal Signatures for the Inventory of Free-Flying Neotropical Bats. *Biotropica* 31: 507–516.
- O'Farrell, M.J., B.W. Miller y W.L. Gannon. 1999. Qualitative Identification of Free-Flying Bats Using the Anabat Detector. *Journal of Mammalogy* 80: 11–23.
- Ochoa, J., M.J. O'Farrell y B.W. Miller. 2000. Contributions of acoustic methods to the study of insectivorous bats diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica* 2: 171–183.

- Parsons, S., A.M. Boonman y M.K. Obrist. 2000. Advantages and disadvantages of techniques for transforming and analyzing chiropteran echolocation calls. *Journal of Mammalogy* 81: 927–938.
- Pech-Canché, J.M., M.C. MacSwiney G. y E. Estrella. 2010. Importancia de los detectores ultrasónicos para mejorar los inventarios de murciélagos Neotropicales. *Therya* 1: 221–228.
- Pedersen, S.C. 1993. Cephalometric correlates of echolocation in the chiroptera. *Journal of Morphology* 218: 85–98.
- Pedersen, S.C. 1998. Morphometric Analysis of the Chiropteran Skull with Regard to Mode of Echolocation. *Journal of Mammalogy* 79: 91–103.
- Pianka, E.R. 1981. Competition and niche theory. In R. May [ed.], *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 167–196. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Pierce, G.W. y D.R. Griffin. 1938. Experimental determination of supersonic notes emitted by bats. *Journal of Mammalogy* 19: 454–455.
- Platt, K.B., J.A. Mangiafico, O.J. Rocha, M.E. Zaldivar, J. Mora, G. Trueba y W.A. Rowley. 2000. Detection of Dengue Virus Neutralizing Antibodies in Bats from Costa Rica and Ecuador. *Journal of Medical Entomology* 37: 965–967.
- Pye, D. 1980. Adaptiveness of echolocation signals in bats Flexibility in behaviour and in evolution. *Trends in Neurosciences* 3: 232–235.

- Racey, P.A. y S.M. Swift. 1985. Feeding Ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during Pregnancy and Lactation. I. Foraging Behaviour. *Journal of Animal Ecology* 54: 205–215.
- Ratcliffe, J.M., L. Jakobsen, E.K.V. Kalko y A. Surlykke. 2011. Frequency alternation and an offbeat rhythm indicate foraging behavior in the echolocating bat, *Saccopteryx bilineata*. *Journal of Comparative Physiology A* 197: 413–423.
- Reid, F. 2009. *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*. 2nd ed. Oxford, Oxford.
- Rondinini, C., M.D. Marco, F. Chiozza, G. Santulli, D. Baisero, P. Visconti, M. Hoffmann, et al. 2011. Global habitat suitability models of terrestrial mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2633–2641.
- Rydell, J. 1992. Exploitation of Insects around Streetlamps by Bats in Sweden. *Functional Ecology* 6: 744–750.
- Rydell, J., H.T. Arita, M. Santos y J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology* 257: 27–36.
- Rydell, J., A. Entwistle y P.A. Racey. 1996. Timing of Foraging Flights of Three Species of Bats in Relation to Insect Activity and Predation Risk. *Oikos* 76: 243–252.
- Rydell, J., D.P. McNeill y J. Eklöf. 2002. Capture success of little brown bats (*Myotis lucifugus*) feeding on mosquitoes. *Journal of Zoology* 256: 379–381.

- Schipper, J., J.S. Chanson, F. Chiozza, N.A. Cox, M. Hoffmann, V. Katariya, J. Lamoreux, et al. 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science* 322: 225–230.
- Schnitzler, H.U. y Kalko. 1998. How echolocating bat search and find food. In T. H. Kunz y P. A. Racey [eds.], *Bat Biology and Conservation*, 183–196. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. EUA.
- Schnitzler, H.U. y E.K.V. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *Bioscience* 51: 567–569.
- Schnitzler, H.-U., E.K.V. Kalko, I. Kaipf y A.D. Grinnell. 1994. Fishing and echolocation behavior of the greater bulldog bat, *Noctilio leporinus*, in the field. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 327–345.
- Schnitzler, H.-U., C.F. Moss y A. Denzinger. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 386–394.
- Schuller, G. y C.F. Moss. 2004. Vocal control and acoustically guided behavior in bats. In *Echolocation in Bats and Dolphins*, 3–16. The University of Chicago Press, Chicago.
- Schulze, M.D., N.E. Seavy y D.F. Whitacre. 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala¹. *Biotropica* 32: 174–184.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de

riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.

Siemers, B.M. y H.-U. Schnitzler. 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature* 429: 657–661.

Simmons, J.A., M.B. Fenton y M.J. O'Farrell. 1979. Echolocation and pursuit of prey by bats. *Science*; *Science*.

Stahlschmidt, P. y C.A. Brühl. 2012. Bats as bioindicators – the need of a standardized method for acoustic bat activity surveys. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 503–508.

Stockwell, E.F. 2001. Morphology and flight manoeuvrability in New World leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology of London* 254: 505–514.

Thomas, D.W. 1988. The Distribution of Bats in Different Ages of Douglas-Fir Forests. *The Journal of Wildlife Management* 52: 619–626.

Thomas, M.E., J.J. Rasweiler IV y A. D'Alessandro. 2007. Experimental transmission of the parasitic flagellates *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma rangeli* between triatomine bugs or mice and captive neotropical bats. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 102: 559–565.

Übernicketl, K., M. Tschapka y E.K.V. Kalko. 2013. Selective Eavesdropping Behaviour in Three Neotropical Bat Species. *Ethology* 119: 66–76.

- Vargas-Contreras, J.A., G. Escalona-Segura, J.D. Cú-Vizcarra, J. Arroyo-Cabrales y R.A. Medellín. 2008. Estructura y diversidad de los ensambles de murciélagos en el centro y sur de Campeche, México C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega [eds.],. Avances en el estudio de los mamíferos de México 2: 551–577.
- Vaughan, N., G. Jones y S. Harris. 1997. Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of a broad-band acoustic method. *The Journal of Applied Ecology* 34: 716–730.
- Vleut, I., S.I. Levy-Tacher, J. Galindo-González, W.F. de Boer y N. Ramírez-Marcial. 2012. Tropical rain-forest matrix quality affects bat assemblage structure in secondary forest patches. *Journal of Mammalogy* 93: 1469–1479.
- Vonhof, M.J. y M.B. Fenton. 2004. Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 20: 291–305.
- Vonhof, M.J., H. Whitehead y M.B. Fenton. 2004. Analysis of Spix's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. *Animal Behaviour* 68: 507–521.
- Wacharapluesadee, S., K. Boongird, S. Wanghongsa, N. Ratanasetyuth, P. Supavonwong, D. Saengsen, G.N. Gongal y T. Hemachudha. 2010. A longitudinal study of the prevalence of Nipah virus in *Pteropus lylei* bats in Thailand: evidence for seasonal preference in disease transmission. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 10: 183–190.

- Walters, C.L., R. Freeman, A. Collen, C. Dietz, M. Brock Fenton, G. Jones, M.K. Obrist, et al. 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats. *Journal of Applied Ecology* 49: 1064–1074.
- Whittaker, R.J. y S.H. Jones. 1994. The Role of Frugivorous Bats and Birds in the Rebuilding of a Tropical Forest Ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography* 21: 245–258.
- Wibbelt, G., M.S. Moore, T. Schountz y C.C. Voigt. 2010. Emerging diseases in Chiroptera: why bats? *Biology Letters* 6: 438–440.
- Wickramasinghe, L.P., S. Harris, G. Jones y N. Vaughan. 2003. Bat Activity and Species Richness on Organic and Conventional Farms: Impact of Agricultural Intensification. *Journal of Applied Ecology* 40: 984–993.
- Williams, J.A., M.J. O'Farrell y B.R. Riddle. 2006. Habitat use by bats in a riparian corridor of Mojave desert in southern Nevada. *Journal of Mammalogy* 87: 1145–1153.
- Williams-Guillén, K. y I. Perfecto. 2011. Ensemble Composition and Activity Levels of Insectivorous Bats in Response to Management Intensification in Coffee Agroforestry Systems. *PLoS ONE* 6: e16502.
- Yovel, Y., M.O. Franz, P. Stilz y H.-U. Schnitzler. 2011. Complex echo classification by echo-locating bats: a review. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 197: 475–90.