



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**PREFERENCIA DE HÁBITAT Y ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLES DE  
MURCIÉLAGOS EN AMBIENTES DEGRADADOS DE SELVA SECA EN LA COSTA DE**

**JALISCO**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**LUZ MARÍA SIL BERRA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
DR. ALFONSO VALIENTE BANUET  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2022**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/552/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **25 de abril de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **SIL BERRA LUZ MARÍA** con número de cuenta **302167267** con la tesis titulada **“PREFERENCIA DE HÁBITAT Y ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLES DE MURCIÉLAGOS EN AMBIENTES DEGRADADOS DE SELVA SECA EN LA COSTA DE JALISCO”**, realizada bajo la dirección del **DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. LUIS DANIEL ÁVILA CABADILLA  
Vocal: DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA  
Vocal: DR. VINICIO DE JESÚS SOSA FERNÁNDEZ  
Vocal: DRA. MARÍA CRISTINA MAC SWINEY GONZÁLEZ  
Secretario: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 10 de junio de 2022

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

---

Al Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB), de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por la oportunidad que me otorgó para realizar mis estudios de doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo económico (No. 400449) que me otorgó para apoyar mis estudios de posgrado.

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP-2017 y 2018) por los apoyos económicos que me brindó para la asistencia a congresos internacionales.

A la Idea Wild Association por su donación de equipo (ID: SILMEXI0315) para la realización de los muestreos.

A la Southwestern Association of Naturalists (SWAN) por haberme otorgado el premio Howard McCarley en 2016 para apoyar mi investigación y el premio al poster estudiantil Clark Hubbs en 2019.

A mi tutor principal, el Dr. Cornelio Sánchez Hernández, y a mi comité tutorial conformado por el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales y el Dr. Alfonso Valiente Banuet por sus valiosos comentarios y sugerencias para el mejoramiento del proyecto y de mi formación académica.



## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

---

A la Dra. María de Lourdes Romero (Lulú) y al Dr. Cornelio Sánchez por su apoyo, sus consejos, por las revisiones al artículo y a la tesis y por la compañía que me han brindado desde mis estudios de licenciatura.

A los miembros del jurado del examen de candidatura, el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, la Dra. Luisa Isaura Falcón Álvarez, el Dr. José Jaime Zúñiga Vega y el Dr. Alfonso Valiente Banuet, porque sus comentarios me ayudaron a fortalecer el proyecto.

A mis sinodales, el Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla, la Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, el Dr. Vinicio De Jesús Sosa Fernández y la Dra. María Cristina MacSwiney González, por sus valiosos comentarios y sugerencias.

A todos los que colaboraron en el trabajo de campo: Sr. Filiberto Novoa, Sr. Santiago Ibarra, Erika Morales, Alejandra Cruz, Jorge Rocha, Jairo Rosas, Sebastián Cano, Erick Zavala, Ali Lira, Ana Romina Gómez y Alejandra Gallegos; sin su valiosa ayuda esto no habría sido posible.

Al personal de la Estación de Biología Chamela (IB-UNAM), por el apoyo, el espacio y las facilidades proporcionadas para la realización de los muestreos.

A la Sra. Eva Robles Jiménez y su familia, por sus atenciones y apoyo en el poblado de Francisco Villa durante el trabajo de campo.

A Verónica Vratny, por la revisión de la redacción en inglés del resumen y del artículo de requisito, así como a Celia López González, Troy L. Best y Robert Owen por la revisión del artículo de requisito.

Al personal de la Oficina de Posgrado del Instituto de Biología, especialmente a Rocío González, por su amable atención durante los trámites.

Finalmente, pero no por ello menos importante, a mi familia y seres queridos: mis papás (Alberto Sil y Graciela Berra), mis hermanas (Mercedes Sil y Sabina Sil), mi hija (Carya Elena) y Juan Pitol, por acompañarme en este proceso de crecimiento personal y académico, por apoyarme, motivarme y brindarme tantos momentos felices que compensaron todas las dificultades.

*Gracias a la vida, por permitirme llegar a este momento.*

## DEDICATORIAS

---

*A esos seres que vuelan bajo el cielo nocturno, los murciélagos*

*A mi hija, como motivación para que luche por sus sueños y nunca se dé por vencida*

*A mis padres*

## ÍNDICE

---

	Página
RESUMEN .....	12
ABSTRACT .....	14
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	16
1.1. PERTURBACIÓN Y BIOINDICADORES.....	16
1.2. IMPORTANCIA DE LA COSTA DE JALISCO.....	26
1.3. OBJETIVOS.....	34
1.4. ÁREA DE ESTUDIO .....	34
1.5. MÉTODO DE MUESTREO DE MURCIÉLAGOS .....	37
1.6. CAPTURAS Y RIQUEZA TOTAL ESTIMADA .....	41
1.7. ESTRUCTURA DE LA TESIS .....	46
LITERATURA CITADA.....	48
CAPÍTULO 2. VULNERABILIDAD A PERTURBACIONES NATURALES EN COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES: IMPACTO A CORTO PLAZO DEL HURACÁN PATRICIA EN LA COSTA DEL PACÍFICO MEXICANO.....	67
RESUMEN .....	67
ARTÍCULO .....	68
SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	82
CAPÍTULO 3. DIVERSIDAD DE ESPECIES Y ABUNDANCIA DE GREMIOS TRÓFICOS TRAS DOS AÑOS DEL PASO DE UN HURACÁN EN UN GRADIENTE DE DEGRADACIÓN ANTRÓPICA .....	91
RESUMEN .....	91
3.1. INTRODUCCIÓN .....	92
3.2. MÉTODOS .....	96
3.3. RESULTADOS.....	100
3.4. DISCUSIÓN .....	113
LITERATURA CITADA.....	121
CAPÍTULO 4. USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT POR MURCIÉLAGOS Y ESPECIES INDICADORAS DE PERTURBACIÓN EN LA SELVA SECA.....	129
RESUMEN .....	129
4.1. INTRODUCCIÓN .....	130
4.2. MÉTODOS .....	138

4.3. RESULTADOS.....	145
4.4. DISCUSIÓN .....	150
LITERATURA CITADA.....	160
CONCLUSIONES GENERALES .....	173
GLOSARIO .....	176
APÉNDICE A .....	178
APÉNDICE B .....	179

## LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

---

### **CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL**

**Cuadro 1.1.** Efectos de algunas perturbaciones abióticas que son afectadas por el cambio climático sobre componentes bióticos.

**Cuadro 1.2.** Especies de murciélagos registradas en la región de Chamela-Cuixmala y áreas colindantes, y sus requerimientos ecológicos.

**Cuadro 1.3.** Relación de murciélagos capturados por localidad, de mayo de 2015 a diciembre de 2017, en la región de Chamela-Cuixmala.

**Figura 1.1.** Ruta de los huracanes Jova y Patricia.

**Figura 1.2.** Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo de murciélagos en tres localidades de la costa de Jalisco, México.

**Figura 1.3.** Variaciones climáticas en la región de Chamela-Cuixmala durante 2015–2017.

**Figura 1.4.** Diseño y disposición de las redes de niebla en los sitios de muestreo para el registro de las características del hábitat.

**Figura 1.5.** Patrón de osificación entre el cuarto metacarpo y la primera falange del cuarto dígito, empleado para establecer la edad relativa de los murciélagos.

**Figura 1.6.** Índice de abundancia de individuos y número de especies capturadas por m<sup>2</sup> de red-noche, por periodo de muestreo, total y por localidad.

**Figura 1.7.** Riqueza estimada de especies de murciélagos durante el estudio para las tres localidades de trabajo.

### **CAPÍTULO 2. VULNERABILIDAD A PERTURBACIONES NATURALES EN COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES: IMPACTO A CORTO PLAZO DEL HURACÁN PATRICIA EN LA COSTA DEL PACÍFICO MEXICANO**

**Table 1.** Bat species captured in the Chamela-Cuixmala region and functional traits.

**Table 2.** Bray-Curtis Dissimilarity in species composition of bat assemblages between hurricane conditions, general, by location, and by habitat; and among locations and habitats, before and after the hurricane.

**Table 3.** Best models of main-effects ANOVA built to evaluate the effect of functional traits on changes in relative abundance of bats after Hurricane Patricia.

**Figure 1.** Study area along the coast of Jalisco, Mexico, showing the location of sampling sites in each location.

**Figure 2.** Species richness, diversity, and evenness for the whole area, by location and by habitat, before and after Hurricane Patricia.

**Figure 3.** Species richness, diversity, and evenness, among locations and habitats, before and after Hurricane Patricia.

**Figure 4.** Predicted means and their 95% confidence interval of the changes in the relative abundance of species in functional groups, general and by location, according to the best models built through main effects GLM.

**Figure 5.** Predicted means and their 95% confidence interval of changes in relative abundance of species in functional groups, by habitat, according of the best models built through main effects GLM.

**Figure 6.** Significant body mass-response (changes in relative abundance) relations by functional groups.

**S2.** Rank-abundance graph of captured species before and after Hurricane Patricia, general, by location, and by habitat, on the coast of Jalisco, Mexico.

**S3.** Relative abundance among trophic guilds before and after Hurricane Patricia, in general and by locations.

**S4.** Linear regressions between  $\ln(\text{body mass})$  and relative abundance of bat species, before and after Hurricane Patricia.

**S5.** Linear regression between  $\ln(\text{body mass})$  and changes in relative abundance of bat species between pre- and post-hurricane samplings in Zapata.

**S6.** Body condition analyses of the most common species during pre- and post-hurricane Patricia samplings.

### **CAPÍTULO 3. DIVERSIDAD DE ESPECIES Y ABUNDANCIA DE GREMIOS TRÓFICOS A DOS AÑOS DEL PASO DE UN HURACÁN EN UN GRADIENTE DE DEGRADACIÓN ANTRÓPICA**

**Cuadro 3.1.** Estaciones de muestreo seleccionadas para el análisis de variación en la abundancia de murciélagos en tres localidades con diferente grado de degradación antrópica.

**Cuadro 3.2.** Murciélagos capturados por periodo de muestreo, de marzo de 2016 a diciembre de 2017.

**Cuadro 3.3.** Similitud en la composición de especies de murciélagos entre las localidades a dos años del paso del huracán Patricia.

**Cuadro 3.4.** Similitud en la composición de especies de murciélagos por localidad entre los dos años post-huracán.

**Figura 3.1.** Curvas de interpolación y extrapolación de la riqueza de especies de murciélagos y comparación al mismo número de individuos y a la misma cobertura de muestreo, para las tres localidades durante los dos años de trabajo de campo.

**Figura 3.2.** Riqueza de especies de murciélagos estimada por Chao1 y Bootstrap en las tres localidades durante los dos años de trabajo de campo.

**Figura 3.3.** Diversidad expresada por los órdenes  $q = 1$  y  $q = 2$  basada en el número de individuos y en la cobertura del muestreo para las tres localidades durante los dos años de trabajo de campo.

**Figura 3.4.** Curvas generales de interpolación y extrapolación de la diversidad de especies, según los órdenes  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo para los años 2016 y 2017.

**Figura 3.5.** Curvas de interpolación y extrapolación de la diversidad de especies de orden  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo, para Chamela en 2016 y 2017.

**Figura 3.6.** Curvas de interpolación y extrapolación de la diversidad de especies de orden  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo, para La Fortuna en 2016 y 2017.

**Figura 3.7.** Curvas de interpolación y extrapolación de la diversidad de especies de orden  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo, para Zapata en 2016 y 2017.

**Figura 3.8.** Curva de rango-abundancia de las especies de murciélagos capturadas en 2016 y 2017 en Chamela, Jalisco.

**Figura 3.9.** Diferencias en el número de capturas y abundancia relativa entre 2016 y 2017 de las especies registradas en Chamela.

**Figura 3.10.** Variación estacional en la abundancia de murciélagos, total y por gremios, de acuerdo con los modelos seleccionados mediante GLMs.

**Figura 3.11.** Evaluación en la tendencia de la abundancia post-huracán de murciélagos, total y por gremios alimentarios, de marzo de 2016 a diciembre de 2017.

#### **CAPÍTULO 4. USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT POR MURCIÉLAGOS Y ESPECIES INDICADORAS DE PERTURBACIÓN EN LA SELVA SECA**

**Cuadro 4.1.** Ejemplos de estudios enfocados en el análisis del uso, selección y preferencia de hábitat por murciélagos.

**Cuadro 4.2.** Clasificación de los murciélagos de acuerdo con su respuesta a la fragmentación de selvas húmedas, propuesta por Galindo-González (2004).

**Cuadro 4.3.** Caracterización del hábitat de las estaciones de muestreo de los murciélagos registrados en las localidades de estudio.

**Cuadro 4.4.** Número de murciélagos capturados por hábitat y amplitud del nicho de Levins ( $B$ ) y estandarizado ( $B/4$ ).

**Cuadro 4.5.** Valores indicadores de disturbio (IndVal) estadísticamente significativos, para los murciélagos en cuatro hábitats.

**Figura 4.1.** Imágenes de satélite de un área con radio de 500 m alrededor de las estaciones de muestreo.

**Figura 4.2.** Clasificación de la vegetación y uso de suelo de un área con radio de 500 m alrededor de las estaciones de muestreo.



**Figura 4.3.** Análisis de correspondencia canónica entre nueve unidades de muestreo, variables del hábitat y abundancia de las especies con más de una captura, general y por estaciones.

## RESUMEN

---

Los murciélagos son uno de los grupos biológicos con mayor diversidad taxonómica y ecológica, tienen una distribución geográfica amplia, son sensibles al cambio de su ambiente y exhiben diferentes respuestas a las perturbaciones, lo que los convierte en un excelente grupo bioindicador. A su vez, los murciélagos brindan distintos servicios ecosistémicos, por lo que las afectaciones a sus poblaciones y comunidades ecológicas afectan de manera directa o indirecta la calidad de los ecosistemas y podrían tener consecuencias negativas para las poblaciones humanas.

Los objetivos de este trabajo fueron: (1) investigar las consecuencias de la perturbación natural (huracán Patricia) y antrópica (deforestación y cambio de uso de suelo) sobre comunidades de murciélagos de la costa de Jalisco, México, en términos de su riqueza, diversidad y composición de especies, y la abundancia de grupos funcionales; y (2) analizar el grado de asociación de algunas especies con las características del hábitat. Para tales propósitos, se realizaron muestreos con redes de niebla (20,769 m<sup>2</sup> de red) de mayo de 2015 a diciembre de 2017 en tres localidades de la costa de Jalisco. En cada localidad se establecieron estaciones de muestreo en diferentes condiciones de hábitat: selva primaria, selva secundaria y áreas agrícolas.

Se capturaron 991 murciélagos de 23 especies. Las estimaciones de riqueza indicaron que se registró entre 60 y 90% de la riqueza total. Las especies más dominantes fueron *Artibeus jamaicensis* (22%), *Desmodus rotundus* (22%) y *Pteronotus mexicanus* (15%). La comparación entre antes y después del paso del huracán Patricia indicó que la riqueza de especies se mantuvo en las localidades y en los diferentes hábitats, mientras que la diversidad disminuyó y la composición de especies fue más similar entre localidades. La estructura de los gremios tróficos se mantuvo en la localidad con mayor porcentaje de selva primaria. En general, los grupos funcionales más afectados por el huracán fueron los murciélagos nectarívoros, de tamaño corporal más pequeño, con menos movilidad y con preferencia por el sotobosque y que se refugian en cavidades. Los cambios en abundancia en estos grupos fueron menores en los sitios o hábitats más conservados. Por el contrario, los murciélagos frugívoros generalistas e insectívoros fueron más abundantes después del huracán.

Por otra parte, a dos años del huracán la diversidad de especies fue mayor en la localidad con selva más conservada, siendo además mayor en 2016 que en 2017 y sin cambios significativos en la composición de especies. La abundancia de los nectarívoros y frugívoros varió de acuerdo con la estacionalidad de la región, siendo más abundantes en la estación húmeda temprana. Se observó una tendencia de aumento en la abundancia general y de los frugívoros generalistas e insectívoros a lo largo de los dos años post-huracán y en contraste, la abundancia de los nectarívoros no mostró ninguna tendencia.

*Pteronotus mexicanus* fue la especie más común entre los hábitats. Mientras que *Artibeus lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *Leptonycteris yerbabuena* y *Sturnira parvidens* fueron las más especializadas en algún hábitat. La estacionalidad influyó en la asociación de la abundancia de las especies con las variables del hábitat. En la estación húmeda hubo una mayor diferencia entre las especies: *Glossophaga mutica* se asoció a una mayor cobertura del dosel y porcentaje de vegetación primaria; esta última característica fue importante también para *Dermanura phaeotis*. *Desmodus rotundus* y *Artibeus jamaicensis* se asociaron a una mayor densidad de vegetación en sotobosque; *P. mexicanus* y *P. psilotis* a mayor porcentaje de vegetación secundaria; mientras que *A. lituratus*, *L. yerbabuena* y *S. parvidens* a mayor porcentaje de áreas agrícolas. En la estación seca se presentó una mayor similitud en la asociación con las variables del hábitat, principalmente entre *G. mutica*, *D. phaeotis*, *A. jamaicensis*, *L. yerbabuena* y *D. rotundus*, las cuales se asociaron a mayor densidad de vegetación, cobertura del dosel y porcentaje de vegetación primaria. *Artibeus jamaicensis* resultó ser una especie detectora de cambios en el hábitat y *S. parvidens* especie indicadora de áreas agrícolas.

Se concluye que (1) los cambios en la diversidad, composición de especies y abundancia de ciertos grupos funcionales son indicadores de perturbaciones naturales y antrópicas, y (2) el uso del hábitat varía entre especies y entre estaciones.

## ABSTRACT

---

Bats make up a group with a high taxonomic and ecological diversity, have a wide geographic distribution, are sensitive to changes in their environment and show several responses to disturbance, which in turn make them a good bioindicator group. At the same time, bats perform distinct ecosystem services, therefore effects of disturbances, on their populations and ecological communities, impact in direct or indirect way on healthy of ecosystems and human populations.

The objectives of this work were (1) to evaluate the consequences of natural (Hurricane Patricia) and anthropic disturbance on communities of bats at Coast of Jalisco, Mexico, in terms of their richness, diversity and species composition, and on abundance of functional groups, and (2) to analyze the association level of some species with habitat traits. To meet the objectives, sampling with mist nets (20,769 m<sup>2</sup> net) were performed from May 2015 to December 2017, in three locations of Coast of Jalisco. In each location, sampling stations in distinct habitat conditions were established: primary forest, secondary forest, and farmlands.

A total of 991 bats of 23 species were captured. Richness estimations showed that between 60 and 90% of the total richness was captured. The most dominant species were *Artibeus jamaicensis* (22%), *Desmodus rotundus* (22%), and *Pteronotus mexicanus* (15%). Pre- vs post-hurricane comparison indicated that species richness was maintained in the locations and in the different habitat conditions, in contrast, the diversity decreased, and species composition was more similar among locations after the hurricane. The trophic guild structure was maintained in the location with more conserved forest. In general, the most affected functional groups by the hurricane were the nectarivores, with smaller body size, less mobility, and preference for understory and cavities as roost. The changes in abundance in these groups were lower in the most conserved sites or habitats. In contrast, generalist-frugivorous and insectivorous bats were more abundant after the hurricane.

On the other hand, two years after the hurricane, the species diversity was greater in the location with the most conserved forest, being also greater in 2016 than in 2017 and without significant changes in the species composition. The abundance of nectarivores and frugivores varied according to the seasonality of the region, being more abundant in the early

wet season. An increasing trend was observed in the general abundance and of generalist-frugivores and insectivorous throughout the two post-hurricane years and in contrast, the abundance of nectarivores did not show any trend.

*Pteronotus mexicanus* was the most common species among the habitats. Meanwhile *Artibeus lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *Leptonycteris yerbabuenae*, and *Sturnira parvidens* were the most specialized species in some habitat. The climatic season influenced the association between abundance of species and habitat traits. In the rainy season there was a higher difference among species. *Glossophaga mutica* was associated to higher canopy cover and percentage of primary vegetation; this last trait was important also for *Dermanura phaeotis*. *Desmodus rotundus* and *A. jamaicensis* were associated to higher vegetation density in understory; *P. mexicanus* and *P. psilotis* to higher percentage of secondary vegetation; *Dermanura tolteca* to higher proportion of edge habitat; and *A. lituratus*, *L. yerbabuenae* y *S. parvidens* to higher percentage of farmlands. In the dry season a higher difference in the association among species was found, mainly among *G. mutica*, *D. phaeotis*, *A. jamaicensis*, *L. yerbabuenae*, and *D. rotundus*, which were associated to higher vegetation density, canopy cover and percentage of primary vegetation. *Artibeus jamaicensis* was a detector species of habitat changes and *S. parvidens* was indicator of farmlands.

In conclusion, (1) changes in diversity, species composition, and abundance of some functional groups are indicators of natural and anthropic disturbances, (2) the habitat use varies among species and seasons.

### 1.1. PERTURBACIÓN Y BIOINDICADORES

Las actividades antrópicas han provocado la pérdida y fragmentación del hábitat y la contaminación ambiental y una de sus consecuencias es el cambio climático global, lo que ha favorecido el incremento en la frecuencia e intensidad de perturbaciones naturales. Las perturbaciones y la interacción entre estas ponen en riesgo a la biodiversidad y estabilidad de los ecosistemas, y por lo tanto a los bienes naturales que podemos obtener de los seres vivos y de los procesos ecosistémicos (Cardinale et al., 2012; Souza et al., 2015; Barlow et al., 2016).

En la actualidad, uno de los retos principales de la humanidad es disminuir la pérdida de biodiversidad porque esto mantiene la salud de los ecosistemas y un futuro sostenible (Blignaut y Aronson, 2008). Sin embargo, para conservar la biodiversidad necesitamos identificar de qué forma las distintas perturbaciones afectan a las especies, poblaciones, comunidades o procesos ecológicos, para entonces proponer métodos adecuados de restauración y conservación. Lo anterior no puede realizarse si no se logra identificar los requerimientos biológicos de las especies, sus interacciones y las características ecológicas que las hacen vulnerables como sus hábitos de refugio, dieta, forrajeo, y estrategias reproductivas. Estos estudios son especialmente necesarios para grupos taxonómicos con gran diversidad ecológica como los insectos, las aves y los murciélagos.

Dentro de los mamíferos, el orden Chiroptera es el segundo en riqueza de especies después de los roedores, con cerca de 1,400 especies descritas (Burgin et al., 2018; Simmons y Cirranello, 2020). Es el orden en donde se ha registrado el mayor número de especies simpátricas (Simmons y Voss, 1998); con una gran diversidad de grupos funcionales, incluso mayor que en otros vertebrados (Findley, 1993), lo que los hace muy importantes como proveedores de distintos servicios ecosistémicos como la polinización, dispersión de semillas, control de insectos, entre otros (Jones et al., 2009). Su gran diversidad ecológica y su sensibilidad a las perturbaciones permiten identificar respuestas diferenciales entre las especies o grupos funcionales, en distintos niveles ecológicos como individuos, poblaciones y comunidades (Medellín et al., 2000; Jones et al., 2001; Meyer et al., 2008).

En este estudio se analizaron los efectos del huracán Patricia, de categoría cuatro, y de la degradación antrópica sobre parámetros de distintos niveles ecológicos en ensamblajes de murciélagos, específicamente sobre la diversidad y composición de especies, la abundancia de grupos funcionales y de las especies más comunes. Se consideró, además, la influencia de otros factores ambientales como la estacionalidad y las características de microhábitat y del paisaje, con el objetivo de identificar a las especies o grupos más vulnerables.

#### **PERTURBACIÓN Y PANORAMA ACTUAL**

Una perturbación o disturbio es un proceso que modifica la estructura y dinámica de los ecosistemas, comunidades o poblaciones y cambia la disponibilidad de recursos en el ambiente (Pickett y White, 1985; Turner y Dale, 1998; Calderón-Aguilera et al., 2012). Las definiciones clásicas lo describen como un evento discreto (Turner et al., 1997), aunque también puede ser gradual y continuo (Souza, 1984; Sommer et al., 1993; Battisti et al., 2016). Las perturbaciones pueden ser causadas por agentes bióticos o abióticos. Dentro de los agentes bióticos se encuentran, por ejemplo, enfermedades, plagas, invasión de especies exóticas y el impacto humano, y dentro de los agentes abióticos están los incendios, el viento y la precipitación causados por tornados o huracanes, inundaciones, avalanchas, entre otros (Rogers, 1996). Por otra parte, las perturbaciones se pueden clasificar en naturales o antropogénicas. Dentro de las perturbaciones de origen natural de mayor magnitud y que pueden abarcar grandes extensiones espaciales están los huracanes, erupciones volcánicas, sismos e incendios (Turner et al., 1997). Mientras que las perturbaciones de origen antrópico son causadas principalmente por la deforestación, la transformación de la tierra y uso de suelo y la contaminación ambiental (Turner y Dale, 1998).

Las consecuencias de las perturbaciones sobre la fauna varían y pueden abarcar distintas escalas espaciales y temporales (Hamer y Hill, 2000), así como distintos niveles de organización ecológica; porque van desde el estrés fisiológico en los individuos (Seltmann et al., 2017) hasta cambios en la composición y estructura de las comunidades (Xi, 2015; Battisti et al., 2016). Los huracanes en particular modifican el ciclo de nutrientes, la disponibilidad de recursos, la fenología de floración y fructificación y la estructura de la vegetación (Waide,

1991a). Pueden causar, en pocas horas, la defoliación total o parcial o bien la caída, ruptura o muerte de árboles, lo que genera a su vez cambios microclimáticos al interior de los bosques y una reducción en la producción primaria (Xi, 2015). Como consecuencia, en la fauna asociada a estos bosques pueden ocurrir cambios en la composición de especies y en los patrones de distribución (Pries et al., 2009; Waide, 1991b; Will, 1991; Gannon y Willig, 1994; Vilella y Fogarty, 2005; Johnson y Winker, 2010), en los tamaños poblacionales (Swilling et al., 1998), patrones de reproducción (Gannon y Willig, 2010) y diversidad genética de las poblaciones (Fleming y Murray, 2009). Además, se ha observado que la fragmentación de los bosques y la historia del uso de suelo modifican el impacto de estos fenómenos (Willig y McGinley, 1999; Uriarte et al., 2004; Willig et al., 2007).

La interacción entre las perturbaciones naturales y antropogénicas puede resultar en efectos sinérgicos en los ecosistemas (Turner y Dale, 1998; Battisti et al., 2016; Bhaskar et al., 2018). El estudio de estos efectos es de vital importancia, debido a la situación actual en la que más del 50% de la superficie terrestre ha sido transformada por la actividad humana (Vitousek et al., 1997; Hooke et al., 2012), la tasa de extinción de especies es de 100 a 1000 veces mayor que la tasa de extinción natural (Pimm et al., 1995; de Vos et al., 2014), y la intensidad y frecuencia de las perturbaciones naturales de mayor magnitud han aumentado (Goldenberg et al., 2001; Emanuel, 2005; Westerling et al., 2006; Williams et al., 2010; Altman et al., 2013) y se pronostica que seguirán aumentando (Esteban et al., 2010). Todo esto genera la pérdida de especies, funciones, interacciones ecológicas y servicios ecosistémicos. Entre las causas principales de estas pérdidas están la destrucción y fragmentación del hábitat natural por la deforestación (Tilman et al., 1994).

La tasa de deforestación neta mundial se redujo de 7.3 millones de hectáreas al año, en la década de 1990, a 3.3 millones de hectáreas al año entre 2010 y 2015. A pesar de esta reducción, de 1990 a 2017 se perdieron cerca de 129 millones de hectáreas de bosque. Especialmente, los bosques tropicales disminuyeron a una tasa de 5.5 millones de hectáreas al año de 2010 a 2015 (Keenan et al., 2015). Esto se debe a que estos bosques son más productivos en comparación con los bosques templados y por lo tanto son transformados con mayor frecuencia para fines de agricultura, ganadería y urbanización, además de que se



encuentran en los países más pobres y en su mayoría carecen de planes de manejo, contrario a los bosques templados (FAO, 2016).

México se ubica dentro de los primeros lugares en la lista de países con mayor deforestación a nivel mundial, con sólo 3% de la superficie forestal bajo protección (FAO, 2007), alrededor de 6% de sus bosques primarios se perdieron entre 2000 y 2005, este porcentaje fue rebasado sólo por Indonesia (13%), seguido por Papua Nueva Guinea (5%) y Brasil (4%). Entre 1976 y 2000 la tasa de deforestación se encontraba por encima de la media mundial (0.3% vs 0.1% de pérdida anual; Mas et al., 2004; Sánchez-Colón, 2008). Las cifras más recientes indican que en el periodo de 1990 a 2000 se perdieron 190 mil 400 hectáreas de superficie forestal por año, mientras que de 2000 a 2015 se perdieron 91 mil 600 hectáreas por año (FAO, 2016).

Entre los ecosistemas más amenazados a nivel mundial están los bosques tropicales secos o selvas secas porque al ser taladas se favorece la erosión del suelo y la desertificación con mayor rapidez que en las selvas húmedas y debido a su ubicación geográfica están sujetas con mayor frecuencia a ciclones y huracanes en comparación con otros ecosistemas (Calderón-Aguilera et al., 2012; Blackie et al., 2014). Estas selvas se encuentran en regiones tropicales caracterizadas por una estacionalidad pronunciada en la distribución de las lluvias, lo que resulta en varios meses de sequía y por lo tanto, en una productividad relativamente baja en comparación con los bosques húmedos. Por ejemplo, se reportó una producción primaria neta de 1,600 g/m<sup>2</sup>/año para las selvas tropicales secas y 2,200 g/m<sup>2</sup>/año para las selvas tropicales húmedas (Holdgate, 1996); mientras que para la selva baja caducifolia de la región de Chamela, Jalisco, se calculó un promedio de 1,206 g/m<sup>2</sup>/año (Maass y Martínez-Yrizar, 2013). Se calcula que 97% de estas selvas están en peligro a nivel mundial (Miles et al., 2006) y que cerca de 1.35 millones de hectáreas/año son transformadas a pradera (García-Oliva et al., 2002).

En México, las selvas secas ocupan 60% del total de los bosques tropicales. Su flora es muy diversa y cerca de 40% de sus especies son endémicas. Entre la fauna, el 33% de los vertebrados que se distribuyen en México y el 31% de las especies endémicas se han registrado en estas selvas, siendo el 11% exclusivas de estas (Noguera et al., 2002). Por lo que los estudios

acerca de la biodiversidad que albergan estas selvas y de las consecuencias de las perturbaciones, tanto naturales como antrópicos, son necesarios para su protección.

#### **IMPACTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN EL RÉGIMEN DE PERTURBACIONES NATURALES**

El cambio climático es la alteración en las fluctuaciones regulares de parámetros del clima, como precipitación y temperatura, que ocurre en un lugar en un periodo prolongado y generalmente durante décadas o más; cuando este cambio altera diferentes tipos de climas alrededor del mundo se le conoce como cambio climático global (González et al., 2003; May, 2017). A lo largo de la historia del planeta han ocurrido eventos de cambio climático global provocados por distintos factores como variaciones en la incidencia de la radiación del sol y aumento de las erupciones volcánicas, que provocaron periodos de glaciación y periodos de calentamiento, y que a su vez modificaron la dinámica, distribución y características de los ecosistemas, así como la abundancia y distribución de las especies (NAS, 2020). En la actualidad, el cambio climático es provocado principalmente por la acumulación de gases de efecto de invernadero en la atmósfera, producto de actividades humanas como la quema de combustibles fósiles. Se sabe que desde el año 1900, la temperatura promedio de la atmósfera se ha elevado 1.18°C y seguirá aumentando si no se detiene la emisión de los gases de efecto de invernadero (Taheri et al., 2021).

Las consecuencias inmediatas del cambio climático global son el aumento de la temperatura atmosférica y como consecuencia cambios en los patrones de precipitación, sin embargo, otra consecuencia menos explorada es la alteración en el régimen de perturbaciones de origen biótico y abiótico, ya sea en su ocurrencia, tiempo, frecuencia, duración, extensión e intensidad (Dale et al., 2001). Los efectos sobre la biodiversidad, principalmente la modificación en los patrones de distribución de especies terrestres y en la fenología reproductiva han sido evaluados en relación con los cambios en la temperatura y la precipitación (Parmesan, 2006; Taheri et al., 2021), pero se le ha puesto menos atención a los relacionados con el régimen de perturbaciones. La modificación en este régimen puede tener

diversos efectos al interior de las poblaciones, comunidades, interacciones ecológicas y procesos ecosistémicos (Dale et al., 2001; Descombes et al., 2020; NAS, 2020; Cuadro 1.1).

Entender los efectos del cambio climático sobre el régimen de perturbaciones tiene una gran importancia porque las consecuencias directas de los cambios en la temperatura suelen ser graduales, sin embargo, cuando el régimen de perturbaciones se altera y además hay interacción entre diferentes perturbaciones, los efectos del cambio climático pueden acelerarse (Seidl et al., 2017; Thom et al., 2017; Loehman et al., 2018). Por otra parte, la dirección y el grado de afectación dependen de la característica que se modifica de las perturbaciones así como del grupo taxonómico; por ejemplo, Thom et al. (2017) encontraron que el aumento en la frecuencia y severidad de las perturbaciones aumenta la diversidad de especies arbóreas y de algunos grupos de insectos; mientras que el incremento en su tamaño disminuye la diversidad de especies debido a que este aumento genera áreas homogéneas grandes y reduce la densidad de vegetación en los bordes, disminuyendo a su vez la diversidad de hábitats. Las principales perturbaciones abióticas modificadas por el cambio climático son los incendios, sequías, inundaciones y huracanes (Flannigan et al., 2009; Aponte et al., 2016); mientras que las perturbaciones de origen biótico son la incidencia de especies plaga, patógenos y especies invasoras (Hellman et al., 2008; Campbell et al., 2009; Weed et al., 2013; Cuadro 1.1).

El cambio en el régimen de las perturbaciones tiene diversos efectos sobre la biodiversidad (Parmesan, 2006; Bellard et al., 2012). Particularmente en mamíferos, los estudios que evalúan los efectos del cambio climático incluyen los efectos del aumento de la temperatura ambiental desde el punto de vista fisiológico (Bronson, 2009; Hetem et al., 2014; Mitchell et al., 2018), plasticidad fenotípica (Boutin y Lane, 2013), los relacionados con las habilidades de dispersión (Schloss et al., 2012), cambios en el área de distribución (Thuiller et al., 2011; Levinsky et al., 2007) y principalmente en mamíferos marinos (Learmonth et al., 2006; Simmonds e Isaac, 2007; Moore y Huntington, 2008). Mientras que los efectos del cambio en el régimen de las perturbaciones sobre poblaciones o comunidades de mamíferos bajo el contexto de cambio climático aún son escasos (Ameca y Juárez et al., 2013; Morán-Ordóñez et al., 2018; Yusefi et al., 2021).

**Cuadro 1.1.** Efectos de algunas perturbaciones abióticas que son afectadas por el cambio climático sobre componentes bióticos.

Agente de perturbación	Componentes bióticos afectados	
	Directamente	Indirectamente
Incendios	Cambios en el ciclo de nutrientes Aumento de la mortalidad de flora y fauna Cambios en la dirección de la sucesión ecológica Germinación inducida Pérdida de banco de semillas	Cambios en el hábitat de animales Riesgos a la salud humana Cambios en la composición de especies Aumento de plagas
Sequías	Reducción de la productividad primaria neta Aumento de la mortalidad de la vegetación	Aumento de la susceptibilidad de los árboles a insectos o enfermedades Reducción de los procesos de descomposición
Huracanes	Mortalidad repentina y masiva de vegetación y ciertos grupos de fauna Alteración en los patrones de regeneración	Cambios en la sucesión ecológica Cambios en la heterogeneidad del paisaje Intercambio de biomasa y nutrientes
Tornados	Aumento en la mortalidad de vegetación Disrupción del dosel Reducción en la densidad de árboles	Cambios en las condiciones ambientales
Nevadas	Daños físicos a los árboles Reducción del crecimiento de los árboles	Aumento en la susceptibilidad a enfermedades
Insectos plaga y patógenos	Disminución en la salud de los bosques Disminución de la disponibilidad de sitios de anidamiento Disminución de la red de micorrizas	Cambios en la distribución y abundancia de especies
Especies exóticas o invasoras	Cambios en las interacciones ecológicas Disminución en la diversidad de especies Cambios en el ciclo de nutrientes Cambios en la sucesión ecológica	Cambios en la distribución y abundancia de especies nativas.

Fuentes: Dale et al., 2001; Seidl et al., 2017; Thom et al., 2017; Loehman et al., 2018.

## BIOINDICADORES

La velocidad a la que se han y siguen transformando los ecosistemas apremia a contar con evaluaciones eficientes para conocer las consecuencias de estas transformaciones. Por esto y por la imposibilidad de obtener información de todos los componentes de los ecosistemas, se ha optado por monitorear sólo a uno o a ciertos grupos biológicos sensibles al cambio ambiental, conocidos como bioindicadores (Jones et al., 2009; González y Vallarino, 2014).

Los bioindicadores se clasifican de distintas formas, por el tipo de perturbación que pueden detectar se conocen como indicadores de biodiversidad, ecológicos o ambientales. Los indicadores de biodiversidad son aquellos que reflejan una alta riqueza de especies que viven en simpatría. Los indicadores ecológicos reflejan el impacto de estresores ambientales sobre un hábitat; mediante su presencia, ausencia, o sus fluctuaciones en el tiempo permiten conocer el impacto de dichos estresores sobre otros taxones que habitan en la misma localidad o ecosistema. Los indicadores ambientales responden de manera predecible a las perturbaciones ambientales, por lo que son usados para detectarlas mediante una respuesta específica a dichas perturbaciones (McGeoch y Chown, 1998; Jones et al., 2009).

De acuerdo con su respuesta a las perturbaciones, los bioindicadores se clasifican en detectores, explotadores o acumuladores. Los detectores son aquellos organismos que ante la presencia de estresores ambientales presentan un aumento en la mortalidad, alteración en la actividad reproductiva y una disminución en su abundancia. Los explotadores tienen un crecimiento poblacional tras la desaparición de la competencia o por el enriquecimiento de nutrientes ocasionados por perturbaciones ambientales, por lo que su presencia evidencia dicha perturbación. Los acumuladores pueden acumular contaminantes en sus tejidos en concentraciones que pueden ser medidas sin sufrir un daño aparente (González y Vallarino, 2014).

El empleo de bioindicadores permite realizar evaluaciones relativamente rápidas y económicas de los efectos de los cambios ambientales (González y Vallarino, 2014). Sin embargo, no todos los grupos pueden emplearse como bioindicador, por lo que se han establecido ciertos criterios. Un bioindicador debe ser en primer lugar, sensible al cambio de su ambiente, sin que esto lo lleve a la extinción; además, esta sensibilidad debe poder distinguirse de las variaciones naturales y permitir cuantificar la magnitud de los daños. Las especies seleccionadas deben tener estabilidad taxonómica y ser fáciles de identificar, tener una distribución geográfica amplia, sus respuestas deben estar correlacionadas con el grado de perturbación y con la respuesta de otros grupos, y deben ser fáciles de muestrear de manera eficiente (Jones et al., 2009; González y Vallarino, 2014). Diversos taxa han sido empleados como bioindicadores. Entre estos están principalmente los insectos, dentro de los

invertebrados y las aves, dentro de los vertebrados (Hamer y Hill, 2000; González y Vallarino, 2014). En particular, se ha demostrado que los murciélagos son un grupo ideal que permite evaluar los efectos de distintas perturbaciones, por lo que son excelentes bioindicadores ecológicos y ambientales (Jones et al., 2009).

#### **EL ORDEN CHIROPTERA COMO GRUPO BIOINDICADOR**

Los murciélagos son un grupo ecológicamente muy diverso, por lo que realizan diferentes funciones en los ecosistemas. Al consumir y dispersar polen y semillas, promueven la conservación y regeneración de los bosques, y los que se alimentan de insectos, controlan las poblaciones de vectores de enfermedades y de plagas. Además, tienen gran movilidad y mayor ámbito hogareño en comparación con otros mamíferos, lo que implica que su influencia en los ecosistemas abarca áreas mayores. Los murciélagos cumplen con criterios para ser considerados como un grupo bioindicador porque presentan respuestas a los cambios en la calidad del ambiente, estabilidad taxonómica, la mayoría de las especies son fáciles de identificar, presentan una distribución amplia, incluyen a varios niveles tróficos y proveen diversos servicios ecosistémicos (Fenton et al., 1992; Medellín et al., 2000; Jones et al., 2009).

Además de la gran diversidad de hábitos ecológicos que muestra este grupo, también presenta una gran variedad de respuestas entre las especies y entre grupos funcionales a la modificación del hábitat, por lo que no todas las especies pueden considerarse como bioindicadoras (Peters et al., 2006; Willig et al., 2007; Klingbeil y Willig, 2009). Algunas especies pueden presentar un alto grado de resiliencia ante perturbaciones como incendios (Buchalski et al., 2013) o explotación forestal (Clarke et al., 2005; Holbech, 2013). A pesar de esto, la presencia o ausencia de ciertas especies, o el cambio en abundancia de algunas de ellas entre sitios con distinto grado de degradación pueden emplearse para detectar perturbaciones relacionadas con la ganadería, los monocultivos y la pérdida de conectividad entre sitios conservados, entre otros (Medellín y Viquez-R., 2014).

Diversos estudios han identificado algunas consecuencias de la fragmentación y otras perturbaciones sobre la estructura y dinámica de las comunidades de murciélagos en el Neotrópico (Medellín et al., 2000; Vargas et al., 2008; Vleut et al., 2012), especialmente en la

familia Phyllostomidae, que es la más diversa del orden Chiroptera y la más abundante en esta región (Willig et al., 2007; Ávila-Cabadilla et al., 2012; Meyer et al., 2016). Por ejemplo, en selvas secas de Jalisco, México, la riqueza y la abundancia de especies de filostómidos fue mayor en estados sucesionales tardíos (> 50 años) que, en estados tempranos, y se capturaron a las especies raras o especialistas como *Centurio senex*, *Musonycteris harrisoni* y *Micronycteris microtis* (Ávila-Cabadilla et al., 2009). En los bosques tropicales húmedos de Montes Azules en Chiapas, México, la distancia a los sitios conservados y la proporción de vegetación natural que rodea a los parches influyó sobre la diversidad y abundancia de filostómidos (Vleut et al., 2012).

Los efectos de las perturbaciones naturales en los murciélagos son variados. En Illinois, Estados Unidos, se encontró que la riqueza de especies y el uso de hábitat no fueron distintos entre áreas impactadas y no impactadas por un tornado que dañó cerca de 264 hectáreas, sin embargo, la falta de datos antes de este evento dificulta saber si hubo afectaciones reproductivas o en los tamaños poblacionales de las especies (Wolff et al., 2009). Por otra parte, en la isla Monserrat, se observó que las erupciones volcánicas causaron desde desgaste inusual en los dientes de los murciélagos, alopecia y patologías respiratorias, hasta disminución en los tamaños poblacionales, lo que pudo estar asociado también a huracanes previos (Pedersen et al., 2012). En cuanto a los efectos provocados por huracanes, se tienen datos para el género *Pteropus* del sur del océano Pacífico. Para los zorros voladores (*Pteropus samoensis* y *P. tonganus*) se reportó una disminución de 80 a 90% en los tamaños poblacionales causada por el paso de tres huracanes durante un periodo de cinco años (Tusi en 1987, Ofa en 1990 y Val en 1991) y por la caza de murciélagos para alimento por parte de los pobladores de la isla Samoa Americana (Craig et al., 1994).

También se han realizado estudios para algunas especies de las islas del Caribe, principalmente de filostómidos (Gannon y Willig, 1994; Fleming y Murray, 2009; Gannon y Willig, 2010; Pedersen et al., 2010). En general, los murciélagos frugívoros han sido los más afectados tras el paso de huracanes en comparación con los insectívoros, lo que se ha atribuido a la inanición por la defoliación de los árboles y destrucción de hábitat por los huracanes, además de que los frugívoros suelen tener refugios temporales entre la vegetación y los

refugios de los insectívoros suelen ser más permanentes como cuevas, túneles o construcciones. Los efectos sobre la abundancia de los murciélagos se observaron hasta cuatro años después del huracán Hugo (categoría 4, 1989) en la isla Monserrat (Pedersen et al., 2010) y tres años después en Puerto Rico (Gannon y Willig, 1994; Gannon y Willig, 2010). En Campeche y Tabasco, México, la riqueza de especies capturadas en refugios no disminuyó a una semana del huracán Gilberto (categoría 5, 1988), pero sí cambió la abundancia entre especies, pues dominaron, principalmente, *Mormoops megalophylla*, cuya colonia se refugiaba en una cueva muy grande, y el género *Artibeus*, que incluye a las especies más abundantes (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995). Mientras que, en Yucatán, México, hubo una disminución significativa en el número de capturas de murciélagos en muestreos posteriores al huracán Isidore (categoría 3, 2002; Montiel et al., 2006), lo que puede indicar movimientos locales de individuos hacia sitios menos perturbados.

## **1.2. IMPORTANCIA DE LA COSTA DE JALISCO**

### **IMPORTANCIA PARA LA BIODIVERSIDAD DE LA REGIÓN DE ESTUDIO Y AMENAZAS PARA SU CONSERVACIÓN**

La costa de Jalisco es una región con una gran biodiversidad que está altamente amenazada (Myers et al., 2000). En particular, las selvas secas de esta región son las de mayor diversidad y endemismos en México (Lott y Atkinson, 2006). Lamentablemente, durante el periodo de 1970–1994 el área de selva seca decidua y semidecidua en la región de Chamela y las áreas colindantes se redujo en 25 y 50%, respectivamente. Aunque la tasa de reducción por año había disminuido hasta el 2012 (Flores-Casas y Ortega-Huerta, 2019), la región sigue expuesta a distintas amenazas como la intensificación de la agricultura, la ganadería, la expansión de áreas para asentamientos humanos y la construcción de carreteras e infraestructura turística (Ceballos et al., 1999). A pesar de que en 1993 se creó la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, que comprende 13,142 hectáreas, con el objetivo de proteger principalmente la selva baja caducifolia y humedales de la costa central de Jalisco (Ceballos et al., 1999), la calidad y la disponibilidad de distintos recursos para la fauna en general han sido modificadas por completo en la región.



Por otra parte, en los últimos años la costa de Jalisco ha sido impactada con más frecuencia por ciclones, algunos de los cuales han alcanzado la categoría de huracán. En el océano Pacífico los huracanes se presentan con una frecuencia de 4 a 14 por año, pero la frecuencia de huracanes de categorías 4 y 5 aumentó 10% entre 1990–2004, respecto al periodo 1975–1989 (Webster et al., 2005). Se ha propuesto que este aumento se debe al incremento en la temperatura de la superficie de los océanos provocado por el efecto invernadero, producto de la acumulación de gases en la atmósfera como consecuencia de actividades humanas como la tala inmoderada de árboles y la extracción y uso de combustibles fósiles (Bengtsson, 2001; Goldenberg et al., 2001; Trenberth, 2005; Xi, 2015).

De manera particular, dos huracanes de categoría alta impactaron la región donde se realizó este estudio en menos de cinco años. El huracán Jova alcanzó la categoría 3 en la escala Saffir-Simpson, e impactó como categoría 2 el 12 de octubre del 2011 en el poblado La Fortuna (Figura 1.1). Mientras que el huracán Patricia alcanzó la categoría 5, e impactó como categoría 4 el 23 de octubre del 2015 en el poblado Cuixmala (Figura 1.1). Estos huracanes tuvieron efectos distintos en los ecosistemas.

En Chamela, el huracán Jova modificó los procesos biogeoquímicos relacionados con el fósforo y la recuperación de estos procesos tardó un año (Jaramillo et al., 2018). La defoliación provocada por este huracán disminuyó el índice de reflectancia de la vegetación y aumentó la penetración de luz en el dosel, recuperándose en menos de 100 días (Parker et al., 2018). También disminuyó la fructificación en la selva seca decidua y semidecidua, en la selva decidua se recuperó un año después, pero en la selva semidecidua no se había recuperado a los dos años (Renton et al., 2018), además de que causó efectos diferenciales entre la herpetofauna como disminución en la abundancia de anuros, principalmente los de tamaño grande, y un aumento en la abundancia de lagartijas, especialmente de hábitos arborícolas y de tamaño pequeño (Suazo-Ortuño et al., 2018). Adicionalmente, disminuyó la disponibilidad de cavidades y tocones, que sirven como refugio para pericos (*Amazona finschi*) y sus sitios de anidación (Renton et al., 2018), y disminuyó la riqueza de especies de lepidópteros y el tamaño de las redes de interacciones planta-herbívoro (Luviano et al., 2018). Bhaskar *et al.* (2018) encontraron que cierto grado de intervención humana, como manejo de bosque y conversión

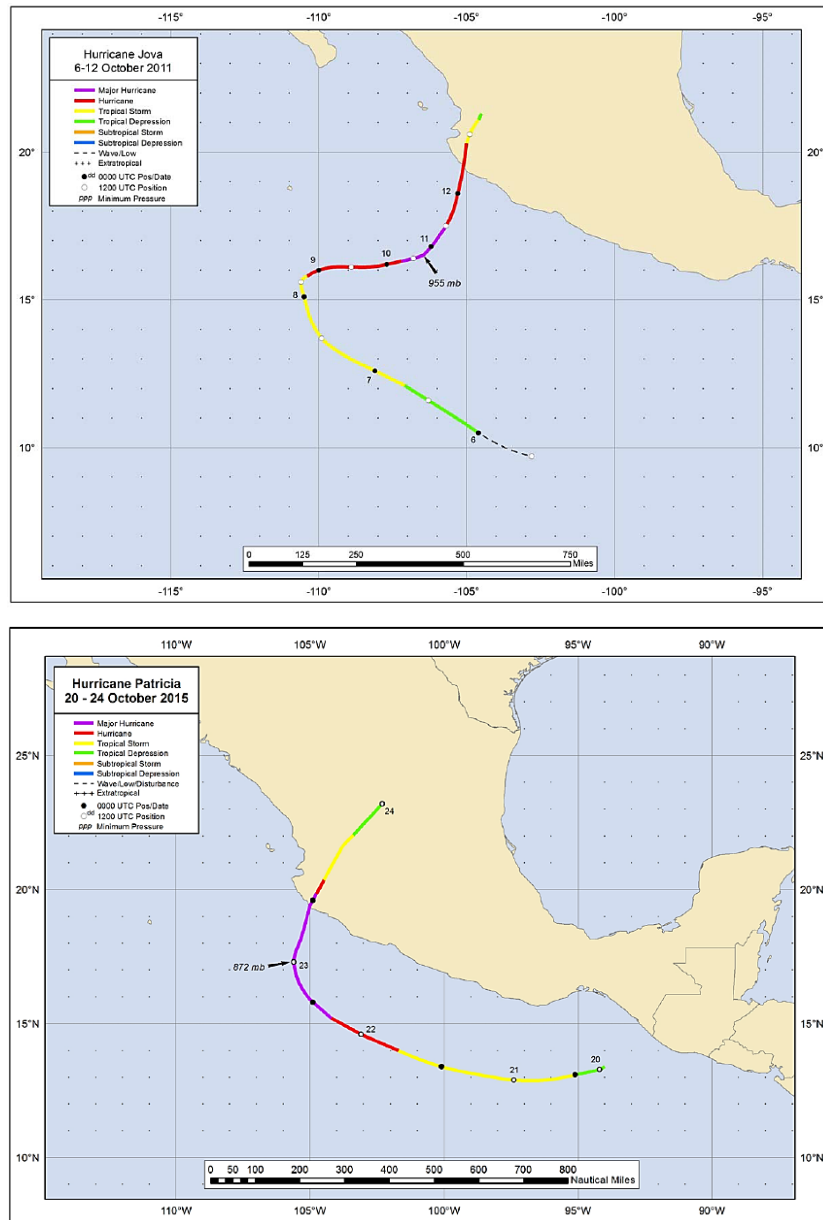
a tierras de agricultura y su posterior abandono, pudo incrementar el grado de resiliencia (velocidad a la cual una comunidad regresa a su estado anterior a una perturbación; Begon et al., 2006) de la selva seca secundaria de la región después de este huracán.

El huracán Patricia tuvo efectos mayores en el ecosistema. Este huracán aumentó en mayor medida la penetrancia de luz en el dosel en comparación con el huracán Jova, la cual no regresó a los valores pre-huracán durante el año siguiente. Disminuyó la densidad y altura del dosel, y la biomasa de la vegetación sufrió el doble (22.7%) de disminución que la causada por el huracán Jova (11%), y se estima que el tiempo de recuperación de la biomasa aérea pre-huracán se alcanzará en 14.4 años (Parker et al., 2018). También disminuyó en mayor medida la fructificación y los sitios de anidación de *A. finschi* (Renton et al., 2018); y la densidad de aves rapaces, al igual que la riqueza, aunque esta última disminuyó principalmente en la selva seca, y aumentó en los manglares. La composición de especies fue más similar entre diferentes hábitats después de este huracán, lo que se atribuyó a un proceso de homogenización biótica (Martínez-Ruiz y Renton, 2018).

#### **MURCIÉLAGOS DE LA COSTA DE JALISCO Y AMENAZAS PARA SU CONSERVACIÓN**

La costa de Jalisco es una de las diez áreas prioritarias para la conservación de especies de murciélagos en estado crítico en América Central (Arita y Ortega, 1998). En esta región se han registrado alrededor de 37 especies de murciélagos (López-Forment et al., 1971; Watkins et al., 1972; Ceballos, 2000), de las cuales tres son endémicas de México (*Musonycteris harrisoni*, *Rhogeessa parvula* y *Glossophaga morenoi*). Alrededor del 50% de las especies son frugívoras o nectarívoras que dependen de los patrones de floración y fructificación, así como de la disponibilidad de árboles, ramas y oquedades en los árboles, por lo que las perturbaciones que modifiquen la disponibilidad o los patrones fenológicos de estos recursos pueden tener importantes repercusiones negativas sobre las poblaciones y comunidades de los murciélagos. Las especies dominantes en los muestreos con redes de niebla son *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Desmodus rotundus* y *Glossophaga mutica*; mientras que otras son poco abundantes o se han capturado en hábitats muy específicos como *Diclidurus albus*, *Glyphonycteris sylvestris*, *Centurio senex* o *Chiroderma scopaeum* (Chávez y Ceballos, 2001;

Stoner, 2005; Ávila-Cabadilla et al., 2009; Zarazúa-Carbajal et al., 2017; Tapia-Palacios et al., 2018; Cuadro 1.2).



**Figura 1.1.** Ruta de los huracanes Jova (arriba) y Patricia (abajo). Mapas tomados de Brennan (2012) y Kimberlain et al. (2016).

En la actualidad se han identificado 12 amenazas principales hacia los murciélagos a nivel global. Las de mayor impacto son: la tala de los bosques, el cambio de uso de suelo para fines de agricultura, la caza y colecta excesivas, las perturbaciones y la intrusión humana, el desarrollo urbano, la minería y la producción de energía, y el clima extremo y cambio climático (Frick et al., 2020). En la costa de Jalisco, las principales amenazas identificadas para los murciélagos son la tala de la selva seca y su conversión a tierras para la agricultura y el pastoreo, la perturbación o destrucción de sus refugios, el desarrollo de infraestructura turística y la construcción de carreteras, así como las consecuencias de los eventos climáticos severos como el aumento en frecuencia de huracanes de mayor categoría.

Dada la importancia de la costa de Jalisco para la biodiversidad de los murciélagos en el ecosistema y las amenazas que existen para las selvas secas, es imprescindible evaluar el impacto de las perturbaciones naturales y antrópicas sobre los murciélagos en sus distintos niveles ecológicos. Se requiere identificar, por ejemplo, cómo cambia la composición y la estructura de las comunidades, cómo cambian las abundancias de las especies dependiendo del grado de perturbación, con qué otras especies mantienen relaciones de interdependencia para analizar efectos en cascada. Además, conocer características ecológicas como son sus preferencias por refugios, su dieta y forrajeo, entre otras, que las hacen más o menos vulnerables a las perturbaciones.

**Cuadro 1.2.** Especies de murciélagos registradas en la región de Chamela-Cuixmala y áreas colindantes, y sus requerimientos ecológicos.

Familia/ especie	Fuente	Hábitat	Refugios	Altura de forrajeo	Dieta	Movilidad	Masa (g)	Estado de conservación	
								IUCN	SEMARNAT 2010
Emballonuridae									
<i>Balantiopteryx plicata</i>	5	Matorral espinoso y selvas deciduas	Grietas, construcciones	DO	IA	---	5.6	PM	SE
<i>Diclidurus albus</i>	5	Palmares, selvas deciduas y perennes	Palmares	DO	IA	---	18.7	PM	SE
<i>Saccopteryx bilineata</i>	5, 7	Selvas deciduas, semideciduas y perennes	Árboles, raíces, grietas, construcciones	DO	IA	6.9 ha HR: 139 m	7.4	PM	SE
Mormoopidae									
<i>Mormoops megalophylla</i>	2, 3, 4, 5, 7	Selvas deciduas, semideciduas, matorral xerófilo, bosques de encino	Cuevas, túneles	DO	IA	---	13.0	PM	SE
<i>Pteronotus fulvus</i>	1, 2, 4, 5, 7	Selvas deciduas, vegetación secundaria	Cuevas	DO	IA	3.5 km	6.4	PM	SE
<i>Pteronotus mexicanus</i>	1, 2, 4, 5, 7	Selvas deciduas, matorral xerófilo, vegetación secundaria, bosque de coníferas	Cuevas, túneles	SO	IA	HR: 5 km	15.1	PM	SE
<i>Pteronotus psilotis</i>	1, 5, 7	Selvas deciduas, vegetación secundaria	Cuevas	DO		400 m-3.5 km	9.1	PM	SE
Natalidae									
<i>Natalus mexicanus</i>	5, 7	Selvas deciduas y perennes, vegetación riparia	Cuevas, árboles	DO	I	---	4.7	PM	SE
Noctilionidae									
<i>Noctilio leporinus</i>	1, 7	Manglares, vegetación riparia, selvas deciduas y perennes	Árboles, casas, cuevas	SO	P	HR: 2 km	72.0	PM	SE
Phyllostomidae									
<i>Choeroniscus godmani</i>	3, 4, 5, 6	Selvas deciduas	Cuevas, grietas	SO	PN	---	8.0	PM	SE
<i>Glossophaga commissarisi</i>	4, 5, 7	Selvas deciduas, matorral xerófilo y vegetación secundaria	Oquedades, cuevas	SO	PN	650-1200 m	8.5	PM	SE
<i>Glossophaga morenoi</i>	6, 7	Selvas deciduas y semideciduas y vegetación secundaria	Oquedades, cuevas	SO	PN	---	9.7	PM	EN, SE
<i>Glossophaga mutica</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas, bosques de pino-encino, matorral xerófilo, vegetación secundaria y áreas de cultivo	Cuevas, grietas, oquedades, construcciones	DO, SO	PN	430-890 ha	10.4	PM	SE

**Cuadro 1.2.** (continuación)

Familia/ especie	Fuente	Hábitat	Refugios	Altura de forrajeo	Dieta	Movilidad	Masa (g)	Estado de conservación	
Phyllostomidae									
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	6	Selvas deciduas	Oquedades, puentes, cuevas, túneles	SO	PN	---	7.0	PM	SE
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8	Matorral xerófilo, selvas deciduas, de coníferas y de encinos	Cuevas, túneles	SO	PN	19-35 km >100 km	25.9	CA	A
<i>Musonycteris harrisoni</i>	2, 3, 4, 5, 8	Selvas deciduas y matorral xerófilo	Alcantarillas	SO	PN	---	10.8	VU	EN, P
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	8	Selvas deciduas y perennes, bosques de pino-encino	Oquedades	SO	IG	---	12.0	PM	SE
<i>Micronycteris microtis</i>	1, 2, 3, 4, 8	Selvas deciduas y semideciduas, matorral xerófilo, vegetación secundaria	Cuevas, túneles, alcantarillas, puentes, oquedades		IG	1.6–7.5 ha	7.0	PM	SE
<i>Carollia subrufa</i>	2, 5	Selvas deciduas, semideciduas y perennes y áreas de cultivo	Cuevas, oquedades		FO	---	13.1	PM	SE
<i>Artibeus jamaicensis</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas, matorral xerófilo, bosques de pino	Alcantarillas, cuevas, oquedades, puentes, palmeras	DO, SO	FO	8 km	37.1	PM	SE
<i>Artibeus lituratus</i>	1, 3, 4, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas y semideciduas, bosques de pino- encino	Árboles, cuevas	SO	FO	8,394 ha	55.6	PM	SE
<i>Centurio senex</i>	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas, bosques perennes, bosques de galería, vegetación secundaria	Árboles	DO	F	ML: 4.7 km	19.6	PM	SE
<i>Chiroderma scopaeum</i>	3, 4, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas, bosques de pino- encino, de galería, vegetación secundaria	Árboles, cuevas	DO	F	---	20.3	PM	SE
<i>Dermanura phaeotis</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas y perennes, vegetación secundaria	Árboles	SO	FO	ML: 1.8 km	12.2	PM	SE
<i>Dermanura tolteca</i>	3, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas, matorral xerófilo, bosques de pino- encino	Cuevas, árboles	DO	FO	295 m	11.8	PM	SE
<i>Dermanura watsoni</i>	3, 4, 6	Selvas deciduas		SO		2–18 ha	11.5	PM	Pr

**Cuadro 1.2.** (continuación)

Familia/ especie	Fuente	Hábitat	Refugios	Altura de forrajeo	Dieta	Movilidad	Masa (g)	Estado de conservación	
Phyllostomidae									
<i>Sturnira hondurensis</i>	6	Selvas semidecíduas, bosques de coníferas, vegetación secundaria	Oquedades	SO	FO	HR: 4 km <sup>2</sup>	17.0		
<i>Sturnira parvidens</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8	Selvas deciduas y perennes, pradera, matorral xerófilo y bosques de pino-encino	Cuevas, construcciones, oquedades	SO	FO	>1600 m, 27–128 ha	17.3	PM	SE
<i>Desmodus rotundus</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	Matorral, selvas deciduas, vegetación secundaria, pastizal inducido	Cuevas, grietas, oquedades, construcciones	SO	H	5-20 km	33.1	PM	SE
Vespertilionidae									
<i>Dasypterus intermedius</i>	5, 7	Selvas deciduas y semidecíduas, bosques de coníferas	Árboles	DO	I	10.5 ha	9.8	PM	SE
<i>Dasypterus xanthinus</i>	5	Selvas deciduas	Árboles, cuevas	DO	I	---	11.1	PM	SE
<i>Lasiurus frantzii</i>	4, 5, 7	Selvas deciduas, bosques de encino	Construcciones	DO	IA	---	7.6	PM	SE
<i>Rhogeessa parvula</i>	2, 4, 5, 7	Matorral xerófilo, selvas deciduas y perennes, bosques de pino-encino	Cuevas, árboles, grietas	SO	IA	---	4.0	PM	EN, SE
<i>Myotis fortidens</i>	5	Selvas deciduas, vegetación secundaria, praderas	Cuevas, árboles, construcciones	DO	I	---	6.5	PM	SE
Molossidae									
<i>Molossus molossus</i>	5	Selvas deciduas y perennes, matorral xerófilo, bosques de pino-encino	Cuevas, árboles, construcciones	DO	IA	---	14.0	PM	SE
<i>Molossus nigricans</i>	2, 4, 5	Selvas deciduas y perennes, bosques de coníferas y de encino	Cuevas, árboles, construcciones	DO	IA	---	36.8	PM	SE
<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	5, 7	Selvas deciduas y perennes, bosques de pino-encino	Cuevas, construcciones, árboles	DO	I	---	17.2	PM	SE

<sup>1</sup>López-Forment et al., 1971; <sup>2</sup>Chávez y Ceballos, 2001; <sup>3</sup>Stoner, 2005; <sup>4</sup>Ávila-Cabadilla et al., 2009,

<sup>5</sup>www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/mamiferos.htm; <sup>6</sup>Tapia-Palacios et al., 2018; <sup>7</sup>este trabajo; <sup>8</sup>Zarazúa-Carbajal et al., 2017. IA= insectívoro aéreo, I= insectívoro, FO= frugívoro-omnívoro, F= frugívoro, H= Hematófago, PN= Polinívoro-nectarívoro, IG= insectívoro *gleaning* (recogedor), DO= dosel, SO= sotobosque, HR= *home range* (ámbito hogareño), IUCN= International Union for Conservation of Nature, PM= Preocupación Menor, CA= Casi Amenazada, VU= Vulnerable, SE= Sin Evaluación, A= amenazada, Pr= Sujeta a Protección Especial, P= En Peligro de Extinción, EN= Endémica de México. Otras fuentes consultadas: Kalko et al., 2008; Cortés-Delgado y Sosa, 2014; Lavariega y Briones-Salas, 2016; Sánchez-Hernández et al., 2016; *Mammalian Species*: <https://academic.oup.com/mspecies>.

### 1.3. OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio fue analizar las variaciones en la composición y estructura, taxonómica y funcional, de tres comunidades de murciélagos con relación al grado de degradación natural y antrópica, e identificar los parámetros de diversidad, especies y gremios ecológicos más sensibles a las perturbaciones. En tanto que los objetivos específicos y que se trataron en distintos capítulos, fueron:

1. Analizar los efectos a corto plazo del huracán Patricia sobre la diversidad de murciélagos, sobre la abundancia de los distintos grupos funcionales y sobre la abundancia y condición corporal de las especies más comunes, en localidades con diferente nivel de degradación antrópica.
2. Analizar las tendencias de la diversidad de especies y abundancia de gremios tróficos a dos años del huracán Patricia en un gradiente de degradación antrópica.
3. Analizar el grado de asociación de las especies más comunes con las características locales del hábitat y del paisaje, y su potencial como especies indicadoras.

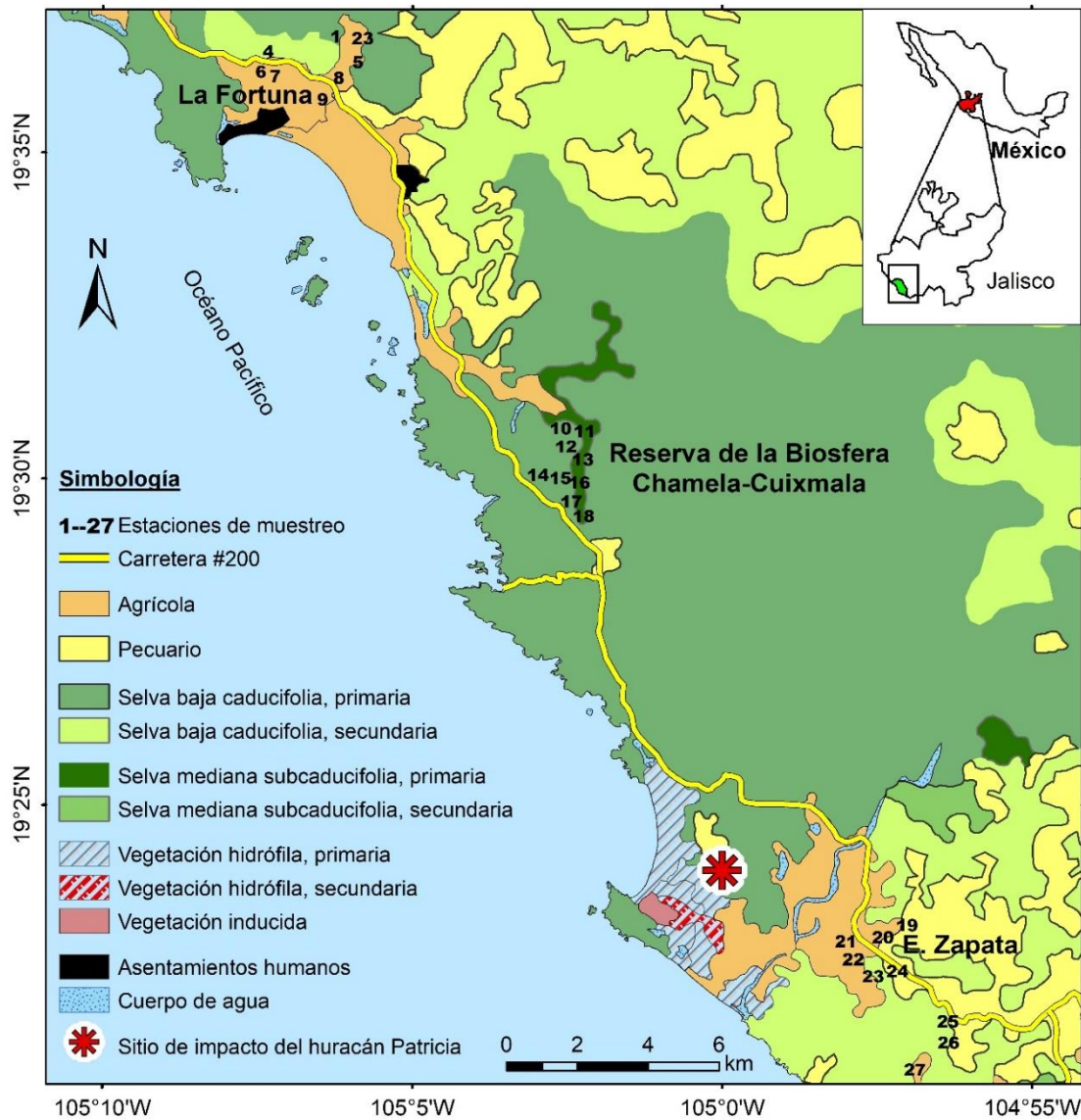
### 1.4. ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en la costa sur de Jalisco, México, entre las coordenadas 19°37'03.68" y 19°21'44.92" N, y 105°07'07.84" y 104°56'31.29" O (Figura 1.2). La región corresponde a la provincia fisiográfica Sierra Madre del Sur, subprovincia Sierras de la Costa de Jalisco y Colima, y a la región hidrológica de la Costa de Jalisco, cuenca Río San Nicolás-Cuitzmala.

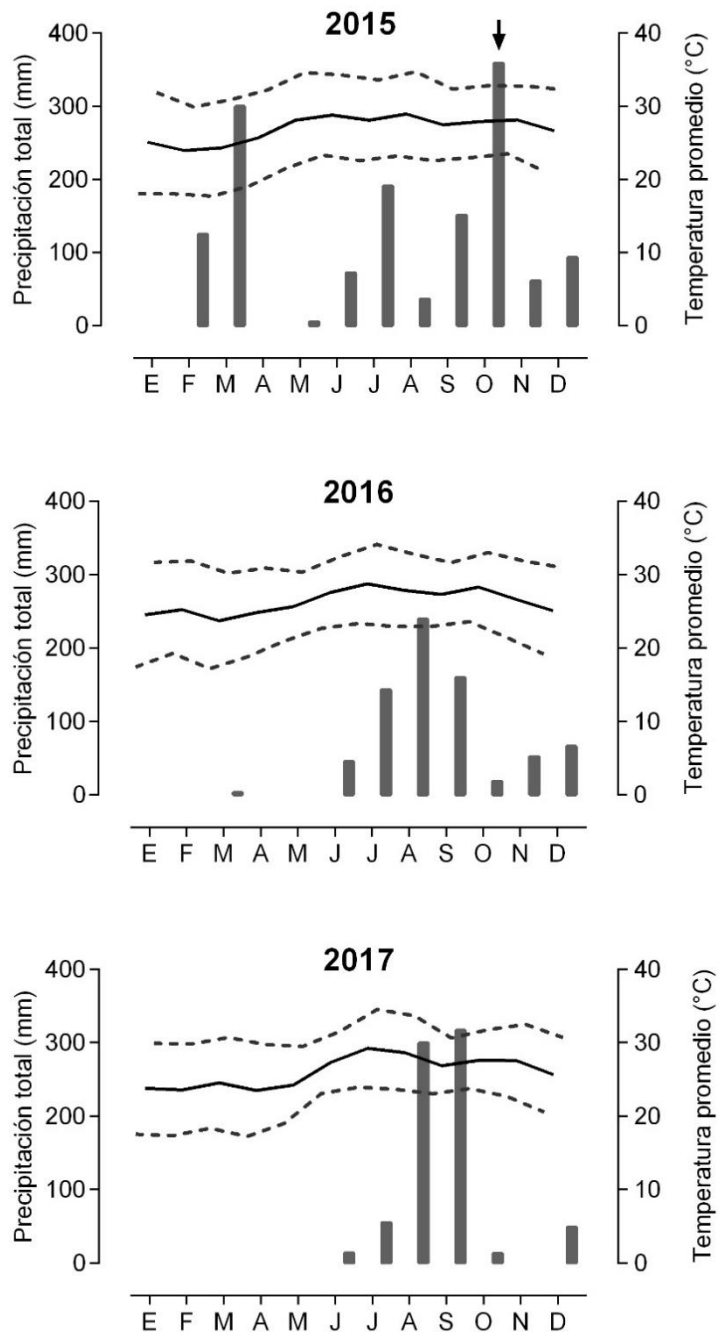
El clima es de tipo A(C)w, que corresponde a cálido subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual es de 24.6° (19.5–30°C). La precipitación promedio anual es de 788 mm (400–1300 mm; García-Oliva et al., 2002). Tradicionalmente se reconocen dos estaciones bien definidas, el periodo de sequía abarca de noviembre a junio y el de lluvias de julio a octubre (Bullock, 1986). De acuerdo con la Estación Meteorológica de la Estación de Biología Chamela, la precipitación total fue mayor en el año 2015 (1,394.16 mm) comparado con 2016 (727.20 mm) y 2017 (748.03 mm). En 2015, el pico de precipitación ocurrió durante octubre (272.54 mm), la precipitación durante la estación seca fue de 595.76 mm, esta



precipitación inusual se debió al fenómeno meteorológico “El Niño”, mientras que en la estación húmeda la precipitación fue de 798.4 mm, de la cual 123.80 mm fueron a causa del huracán Patricia que impactó la costa el 23 de octubre. En 2016 el pico de precipitación ocurrió durante agosto (239.53 mm); mientras que en 2017 las lluvias se concentraron en agosto y septiembre (616.96 mm; Figura 1.3).



**Figura 1.2.** Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo de murciélagos en tres localidades de la costa de Jalisco, México. La información detallada de cada estación se proporciona en el apéndice A. Para la clasificación de uso de suelo y vegetación se emplearon los datos proporcionados por el INEGI (2017).



**Figura 1.3.** Variaciones climáticas en la región de Chamela-Cuixmala durante 2015–2017. Temperatura promedio mensual (línea negra), mínima y máxima (líneas punteadas), y precipitación total mensual (barras). La flecha en 2015 señala la precipitación debida al huracán Patricia. Datos proporcionados por la Estación Meteorológica de la Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, UNAM.

De manera particular para los murciélagos, Stoner (2005) estableció cuatro estaciones basadas en la fenología de plantas quiropterofílicas en la selva baja caducifolia (SBC) y en la cantidad de precipitación en la región:

- 1) *Estación seca temprana*. Abarca de enero a marzo. Al inicio de este período (enero) puede presentarse cierta cantidad de precipitación (Bullock y Solís-Magallanes, 1990) y puede ocurrir un pico de floración quiropterofílica y de frutos del dosel.
- 2) *Estación seca tardía*. De abril a junio, hay poca floración quiropterofílica y pocos frutos. Al final de este periodo pueden presentarse las primeras lluvias del año.
- 3) *Estación húmeda temprana*. De julio a septiembre, se presenta el pico de precipitación y la mayor abundancia de flores quiropterofílicas, y en general hay pocos frutos.
- 4) *Estación húmeda tardía*. De octubre a diciembre, se presentan las últimas lluvias del año, algunas especies quiropterofílicas están en floración y hay una mayor cantidad de árboles con frutos.

La vegetación natural dominante en la región es SBC, pero se encuentran también selva mediana subcaducifolia, matorral mediano espinoso y manglares. Dominan principalmente las leguminosas como *Guapira macrocarpa* (alejo), *Piranhea mexicana* (guayabillo), *Plumeria rubra* (cacalosúchil o palo de oído), *Loncocharpus eriocarinalis* (cuero de indio) y *Bursera instabilis* (copal); otras especies de gran importancia son *Caesalpinia eriostachys* (iguanero), *Tabebuia donell-smithi* (primavera), *Crescentia alata* (coastecomate) y *Jatropha* sp. (papelillo; Durán et al., 2002).

### **1.5. MÉTODO DE MUESTREO DE MURCIÉLAGOS**

Se trabajó en tres localidades con distintos grados de degradación antrópica, de acuerdo con la información de uso de suelo y vegetación proporcionada por el INEGI (2017). La degradación antrópica se estableció con base en el porcentaje de cobertura de bosque primario (la que no presenta alteraciones o en donde la degradación no es evidente) en un área seleccionada de 2 km de radio (1,254 ha) desde el centroide de los sitios de muestreo en cada localidad.

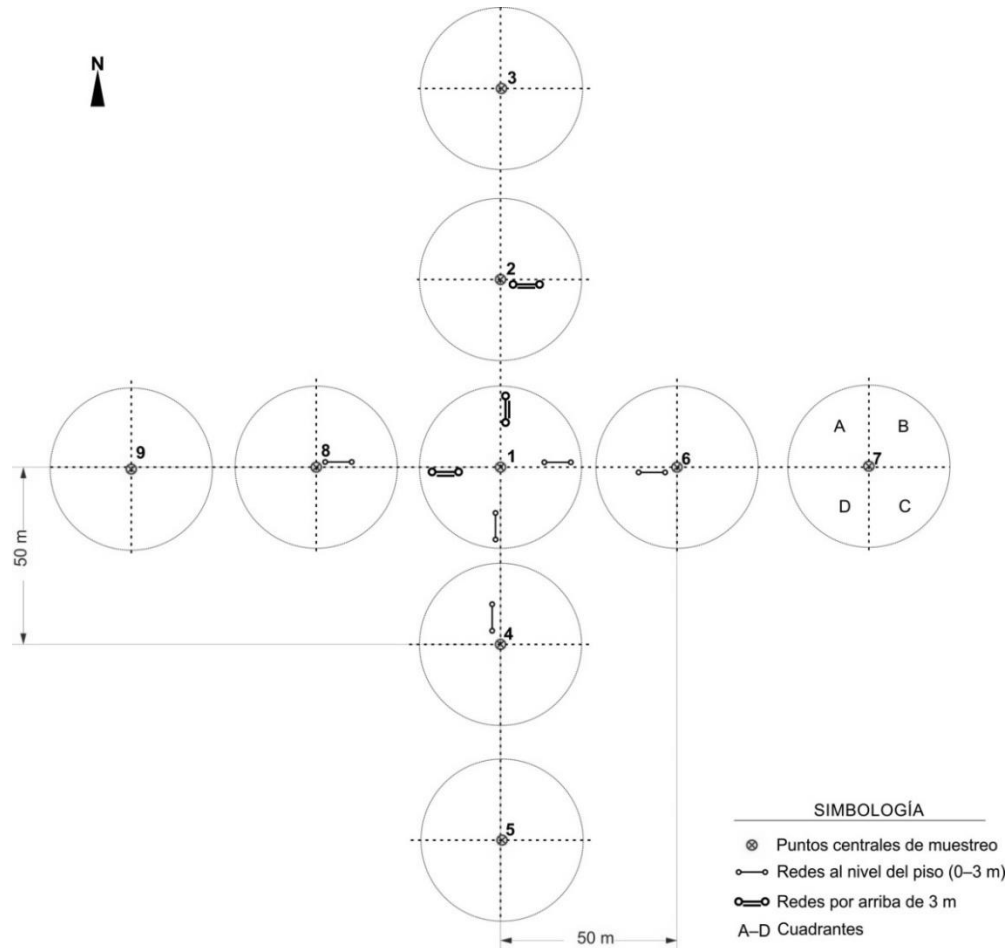
*Localidad 1.* Ejido La Fortuna, km 73 de la carretera Barra de Navidad–Puerto Vallarta, a una altitud de 18 m snm. Corresponde a un área con cierto grado de perturbación humana (SARH, 1992), muestra de ello es la presencia de SBC en sucesión primaria (32.4%) y secundaria (que ha sido alterada y por lo tanto es distinta a la vegetación original; 22.0%), áreas para la agricultura y la ganadería (43.4%), así como zonas con asentamientos humanos (2.2%).

*Localidad 2.* Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Chamela), km 59 de la carretera Barra de Navidad–Puerto Vallarta, a 84 m snm. La extensión total de la reserva es de 13,142 ha. Es la localidad mejor conservada, el paisaje está dominado por SBC en sucesión primaria (85.2% del área de estudio) y presenta una franja de selva mediana subcaducifolia en sucesión primaria (11.4%) en las periferias del arroyo intermitente Zarco, así como un área de agricultura (3.11%) y el río Chamela que está seco la mayor parte del año, a una distancia de 1.8 km al noroeste del centroide y representa 0.2% del área.

*Localidad 3.* Incluye a los ejidos Emiliano Zapata, Francisco Villa y Ley Federal, el acceso es alrededor del km 44 de la carretera Barra de Navidad–Puerto Vallarta. Es el área de estudio con la mayor degradación antrópica. La vegetación natural corresponde a SBC, pero los remanentes de esta selva se encuentran en sucesión secundaria (53.2%) y ha sido sustituida en su mayoría por cultivos permanentes y por áreas para la ganadería (46.8%), además de los asentamientos humanos que van en aumento. En adelante se hará referencia a esta localidad como Zapata.

El trabajo de campo se realizó cada tres meses, de mayo de 2015 a diciembre de 2017. En cada periodo de muestreo se colocaron redes de niebla durante tres noches seguidas en cada localidad, evitando los días de luna llena. El muestreo de mayo 2015 correspondió a un muestreo piloto, donde se colocaron cinco redes de niebla, tres a nivel del piso y dos a los 3 m de altura, con el fin de abarcar tanto especies que forrajean en el sotobosque como en el dosel, durante cinco horas desde la puesta del sol. Las redes se elevaron siguiendo el método propuesto por Carvalho y Fabián (2011). Para aumentar el éxito de captura en los muestreos posteriores, se aumentó el número de redes a ocho, cinco de 9 m y tres de 12 m de longitud, cinco a nivel del piso y tres a los 3 m de altura. Se colocaron cuatro redes a 10 m del punto central de las estaciones de muestreo y cuatro a 50 m (cubriendo un área de 2.25 ha), cada

una en dirección de los cuatro ejes cardinales (Figura 1.4). En el tiempo de verano las redes se abrieron de las 20:00–01:00 h y en el tiempo de invierno de las 19:00–24:00 horas.



**Figura 1.4.** Diseño y disposición de las redes de niebla en los sitios de muestreo para el registro de las características del hábitat.

Con el fin de disminuir las fuentes de variación en las capturas de los murciélagos, a partir de diciembre de 2015 se eligieron tres estaciones de muestreo fijas separadas entre sí al menos 300 m, cuidando que para cada localidad estuvieran representados los diferentes estados del hábitat: vegetación primaria, vegetación secundaria y áreas agrícolas.

Cada murciélago capturado se colocó en una bolsa de manta y posteriormente se registró la siguiente información:

*Especie.* La identificación se realizó con base en claves dicotómicas (Álvarez et al., 1995; Sánchez-Hernández et al., 2016). Para el género *Pteronotus* se siguió la clasificación propuesta por Pavan y Marroig (2016, 2017). Sin embargo, en el capítulo 2 aún se encontrará a *P. mexicanus* como *P. parnellii*, a *P. psilotis* como *P. personatus* y a *P. fulvus* como *P. davyi*. Para la tribu Lasiurini se sigue la clasificación propuesta por Baird et al. (2015). Para las especies de *Chiroderma* se sigue la clasificación propuesta por Garbino et al. (2020). *Glossophaga soricina* se considera como *G. mutica*, de acuerdo con Calahorra-Oliart et al. (2021), aunque en el capítulo 2 aún se encontrará como *G. soricina*.

*Sexo.* Se identificó visualmente: hembras (H) o machos (M).

*Condición reproductiva.* Las hembras se clasificaron como inactivas cuando no se encontraron signos de preñez o lactancia y la vagina se veía cerrada; receptivas cuando la vagina se notaba abierta o dilatada; preñadas cuando mediante palpación en el abdomen se sentía el embrión; o lactantes cuando de las glándulas mamarias salía leche al presionarlas. En los machos se observó si los testículos estaban escrotados o inguinales y se registró su longitud y anchura.

*Edad relativa.* Se estableció si los individuos eran crías, jóvenes, subadultos o adultos, por medio del grado de osificación de las epífisis entre el metacarpo y la primera falange del cuarto dígito (Figura 1.5).

Además, se registraron las siguientes medidas somáticas con un calibrador digital de precisión de  $\pm 0.01$  mm:

*Longitud del antebrazo (AB).* Longitud de la articulación externa de la muñeca (incluyendo los carpos) hasta la parte posterior del codo.

*Longitud del cuarto metacarpo (MET).* Longitud desde la articulación externa de la muñeca hasta la parte interna de la primera falange.

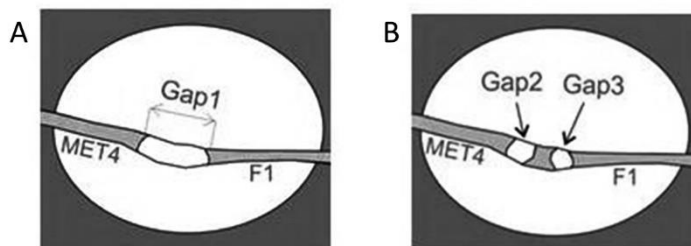
*Falanges 1 y 2 (F1, F2).* Longitud de epífisis a epífisis de cada una de las falanges del cuarto dígito.

*Tibia derecha.* Longitud desde la parte externa de la rodilla (articulación femorotibial) hasta el borde de la epífisis distal (sin incluir el tarso).

*Pata derecha.* Longitud del borde del talón hasta la punta de la uña del dedo más largo.

*Masa corporal.* Se registró con una báscula de resorte (Pesola® ±1.0 g).

Finalmente, todos los individuos se marcaron con anillos de metal numerados (Alloy Split Rings 2.9 mm, Porzana Ltd.) o con collares con cuentas de colores, para evitar registrar al mismo individuo dos veces, y se liberaron en los sitios de captura.



**Figura 1.5.** Patrón de osificación entre el cuarto metacarpo (MET4) y la primera falange (F1) del cuarto dígito, empleado para establecer la edad relativa de los murciélagos. A. En las crías, el cartílago no está osificado (Gap1). B. En los jóvenes se observa el cartílago separado en dos espacios (Gap2 y Gap3) por la osificación. En los subadultos la osificación se amplía y sólo se observa un espacio (Gap2). Mientras que en los adultos la osificación es completa.

## 1.6. CAPTURAS Y RIQUEZA TOTAL ESTIMADA

Durante el estudio se emplearon 20,769 m<sup>2</sup> de red en 99 noches de trabajo. En total se capturaron 990 murciélagos de 23 especies, 17 géneros y 7 familias. Las especies dominantes fueron *Artibeus jamaicensis* (22.2%), *Desmodus rotundus* (22.0%) y *Pteronotus mexicanus* (15.5%), conformando juntas 59.7% de las capturas totales (Cuadro 1.3). La variación estacional fue evidente tanto en abundancia como en el número de especies capturadas, de manera general y por localidades (Figura 1.6).

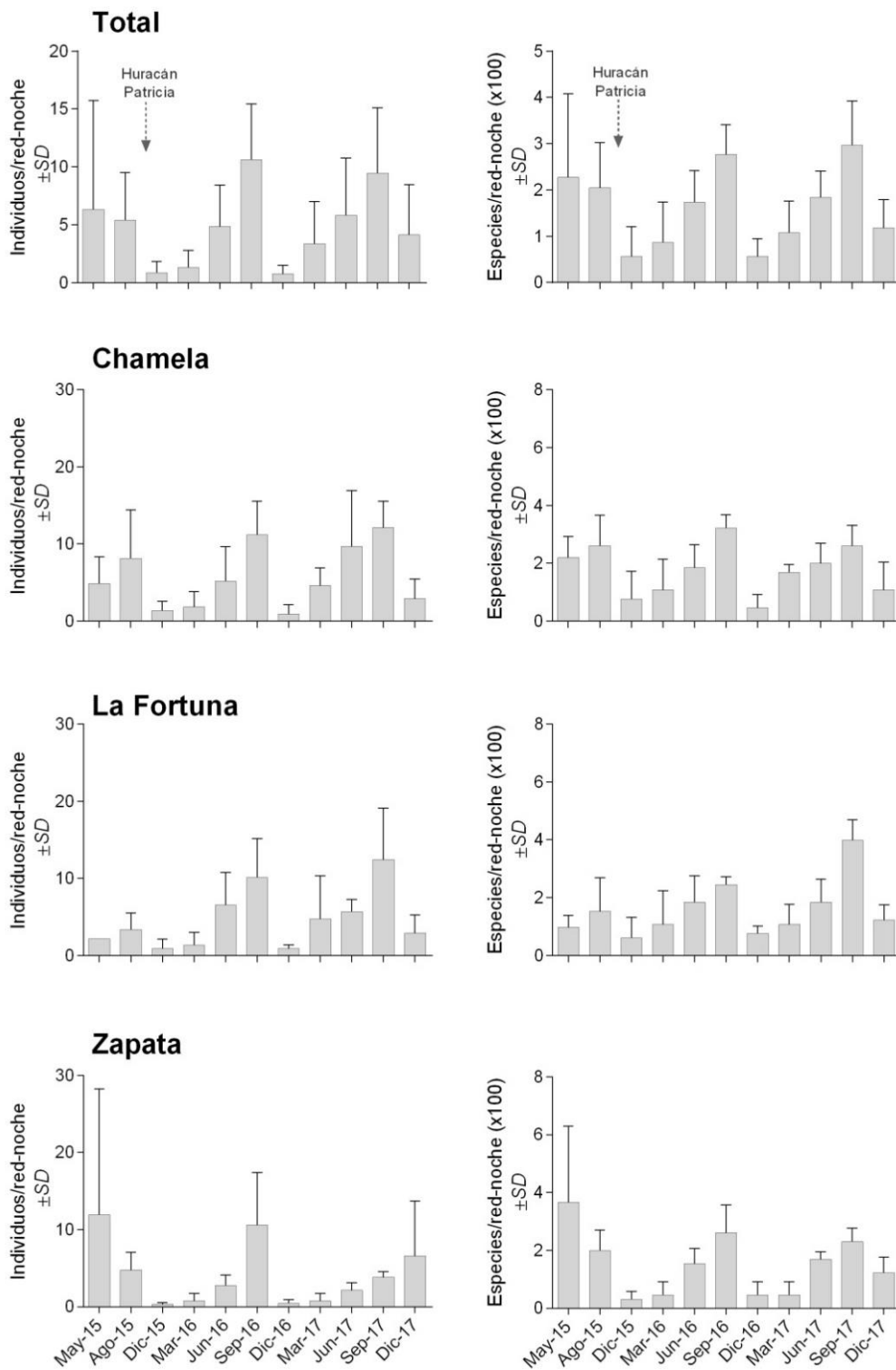
La riqueza general estimada mediante rarefacción (EstimateS; Colwell, 2013) fue de 38 especies de acuerdo con el estimador Chao1, de 25.5 con bootstrap, y de 28.93 con jackknife1; esto quiere decir que se capturó entre 60 y 90% de la riqueza estimada para la región (Figura 1.7). La riqueza estimada por Chao1 (38 especies) es cercana al listado mostrado en el cuadro 1.2 (37 especies) que incluye a todas las especies que se han reportado para la región.

**Cuadro 1.3.** Relación de murciélagos capturados por localidad, de mayo de 2015 a diciembre de 2017, en la región de Chamela-Cuixmala.

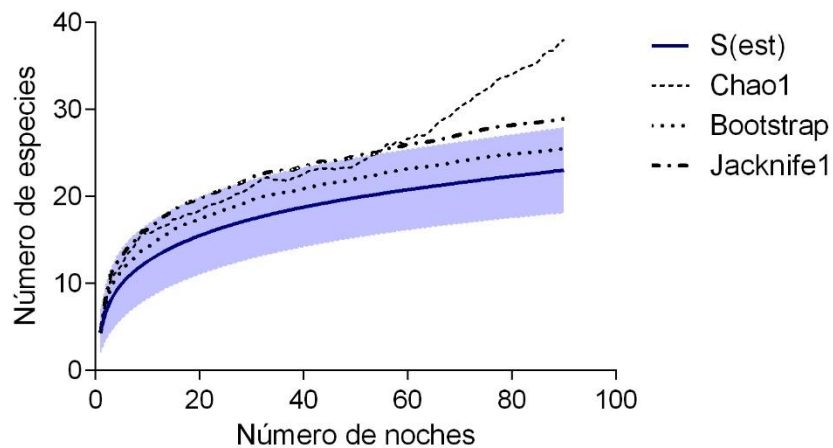
Familia / especie	Dieta	Localidad			Total (%)	
		Chamela	La Fortuna	Zapata		
<b>Emballonuridae</b>						
<i>Saccopteryx bilineata</i>	I			1	1	(0.10)
<b>Mormoopidae</b>						
<i>Pteronotus mexicanus</i>	I	48	85	21	154	(15.54)
<i>Pteronotus psilotis</i>	I	1	4		5	(0.50)
<i>Pteronotus fulvus</i>	I	1			1	(0.10)
<i>Mormoops megalophylla</i>	I	1			1	(0.10)
<b>Natalidae</b>						
<i>Natalus mexicanus</i>	I	1			1	(0.10)
<b>Noctilionidae</b>						
<i>Noctilio leporinus</i>	P		3		3	(0.30)
<b>Phyllostomidae</b>						
<i>Artibeus jamaicensis</i>	FO	125	56	39	220	(22.20)
<i>Desmodus rotundus</i>	H	118	50	50	218	(22.00)
<i>Artibeus lituratus</i>	FO	35	63	51	148	(15.03)
<i>Glossophaga mutica</i>	N	26	16	40	82	(8.27)
<i>Sturnira parvidens</i>	FO	3	12	41	56	(5.65)
<i>Dermanura phaeotis</i>	F	24	8	3	35	(3.53)
<i>Dermanura tolteca</i>	F	2	13	4	19	(1.92)
<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	N	4	12	1	17	(1.71)
<i>Centurio senex</i>	F	2	3	3	8	(0.81)
<i>Glossophaga commissarisi</i>	N	2	1	3	6	(0.60)
<i>Glossophaga morenoi</i>	N	1	2	2	5	(0.50)
<i>Chiroderma scopaeum</i>	F	1			1	(0.10)
<b>Vespertilionidae</b>						
<i>Rhogeessa parvula</i>	I	2		2	4	(0.40)
<i>Dasypterus intermedius</i>	I		1	2	3	(0.30)
<i>Lasiurus frantzii</i>	I	1			1	(0.10)
<b>Molossidae</b>						
<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	I			1	1	(0.10)
<b>Total</b>		<b>397</b>	<b>329</b>	<b>264</b>	<b>990</b>	<b>(100)</b>

I: insectívoro, P: piscívoro, FO: frugívoro-omnívoro, H: hematófago, N: nectarívoro, F: frugívoro.





**Figura 1.6.** Índice de abundancia de individuos y número de especies capturadas por m<sup>2</sup> de red-noche, por periodo de muestreo, total y por localidad.



**Figura 1.7.** Riqueza de especies de murciélagos estimada durante el estudio para las tres localidades de trabajo. La banda azul claro representa el intervalo de confianza al 95%.

Las 23 especies capturadas durante 99 noches de muestreo es mayor que las reportadas por Chávez y Ceballos (2001) quienes capturaron 15 especies durante 36 noches de muestreo, y es similar al número de especies reportadas por Stoner (2005) durante 72 noches de muestreo y por Ávila-Cabadilla *et al.* (2009) durante 142 noches de muestreo, quienes capturaron 22 especies. Las especies dominantes registradas en este trabajo coinciden con las reportadas por estos estudios, así como con otras comunidades Neotropicales (Fleming *et al.*, 1972; Estrada y Coates-Estrada, 2001; Kalko y Handley, 2001; Bernard y Fenton, 2002; Montiel *et al.*, 2006).

En contraste, otras especies capturadas previamente con redes de niebla no se capturaron como *Micronycteris microtis*, *Musonycteris harrisoni*, *Hylonycteris underwoodi*, *Choeroniscus godmani*, *Carollia subrufa*, *Chiroderma villosum*, *Sturnira hondurensis* y *Molossus nigricans* (Chávez y Ceballos, 2001; Stoner, 2005; Ávila-Cabadilla *et al.*, 2009). Pero sí se capturó, aunque en baja abundancia, a *Saccopteryx bilineata*, *Natalus mexicanus*, *Dasypterus intermedius* y *Nyctinomops aurispinosus*; especies que generalmente se capturan con redes de niebla de manera fortuita debido a sus hábitos de forrajeo, a una alta preferencia por hábitats particulares, a que tienen vuelos de forrajeo a mayores alturas, a que son poco abundantes en

la región y a su alta capacidad para detectar las redes mediante ecolocalización (MacSwiney et al., 2018).

Otras especies reportadas que no se capturan con redes son *Balantiopteryx plicata* y *Diclidurus albus* (Emballonuridae), ambas especies insectívoras. *Balantiopteryx plicata* se ha capturado en sus refugios (construcciones abandonadas, puentes y alcantarillas; García-Feria, 2007; Salinas-Ramos, 2007; Rincón-Vargas, 2008; Morales-Ortiz, 2009; Fernández-Barrera, 2013; Sil-Berra, 2014), mientras que *D. albus* se encuentra entre las hojas de las palmas de coco (Sánchez-Hernández, 1978), ambas especies vuelan muy alto (más de 20 metros de altura) en busca de alimento. En contraste, se capturó una hembra adulta de *S. bilineata* en una red a nivel del piso colocada bajo el dosel de una línea de árboles en Zapata (estación de muestreo no. 26; Figura 1.2; Apéndice A), en donde además había remanentes de agua estancada. Esta especie parece tener preferencia por bordes húmedos de vegetación cubiertos por el dosel de los árboles (Bradbury y Vehrencamp, 1976).

De la familia Natalidae, se capturó un individuo de *Natalus mexicanus* en la selva mediana en Chamela (estación de muestreo no. 11; Figura 1.2; Apéndice A). Previamente, se reportó la existencia de un refugio de maternidad de esta especie en una alcantarilla debajo de la carretera federal (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1990) así como la disminución en su tamaño poblacional de alrededor de 50,000 individuos entre 1978–1985 a poco más de 1,000 individuos en 1990. La causa probable fue la remoción de la vegetación en la entrada de este refugio, lo que pudo cambiar las condiciones microclimáticas, los cambios ambientales y el uso de pesticidas en las áreas circundantes (Sánchez-Hernández et al., 2002). No ha sido capturada con redes de niebla en estudios recientes. En otras áreas de la distribución de *N. mexicanus*, se han registrado fluctuaciones en los tamaños poblacionales y movimientos locales de acuerdo con la estación (López-Wilchis et al., 2020), así como cierto grado de preferencia por refugios con determinadas características microclimáticas como temperaturas altas (Ayala-Téllez et al., 2018). La combinación entre la distancia de los refugios a los sitios de muestreo, un ámbito hogareño pequeño (Torres-Flores y López-Wilchis, 2019) y la preferencia por ciertas características microclimáticas en los refugios pueden disminuir la probabilidad de

capturar a esta especie, por lo que se requiere ubicar sus refugios en el área de estudio para evaluar sus poblaciones.

De algunos filostómidos como *Micronycteris microtis*, *Musonycteris harrisoni*, *Choeroniscus godmani* y *Chiroderma villosum* se han capturado uno o dos individuos durante más de 70 noches de muestreo (Stoner, 2005; Ávila-Cabadilla et al., 2009), lo cual puede indicar que son especies con baja abundancia natural en la región. Otras especies como *Lasiurus frantzii*, *Dasypterus intermedius* (Vespertilionidae), *Nyctinomops aurispinosus* y *Molossus nigricans* (Molossidae), vuelan en general a alturas por encima del dosel (Freeman, 1981; Shump y Shump, 1982), por lo que su captura con redes de niebla es ocasional, a menos que las redes se coloquen cerca de cuerpos de agua (Webster et al., 1980; Sánchez-Hernández et al., 2016). El uso de monitoreo acústico sería útil para detectar con mayor eficiencia a estas últimas especies (MacSwiney et al., 2018).

### **1.7. ESTRUCTURA DE LA TESIS**

Este estudio está integrado por cuatro capítulos. En el primer capítulo se planteó el marco teórico, los objetivos generales, el área de estudio, los métodos generales, las capturas totales y una breve discusión acerca de estas capturas. En el segundo capítulo se abordó el efecto de la perturbación sobre las comunidades estudiadas, en específico se buscó responder las siguientes preguntas: ¿qué efectos tuvo el huracán Patricia sobre la riqueza, diversidad, abundancia y composición de especies en las comunidades de murciélagos? ¿Los cambios en estos parámetros fueron iguales en las tres localidades de estudio? ¿Cómo difirió la abundancia entre las especies y grupos funcionales después del huracán? Para esto se incluyeron los datos de los dos muestreos previos al huracán (mayo y agosto del 2015) y dos muestreos posteriores al huracán (junio y septiembre del 2016), con el fin de comparar muestreos correspondientes a las mismas estaciones.

En el tercer capítulo se analizaron las diferencias en la diversidad de especies entre localidades y entre dos años posteriores al huracán, así como las variaciones en abundancia de los gremios tróficos. En esta parte se respondieron las siguientes preguntas: ¿Qué cambios en diversidad de especies de murciélagos pueden indicar una recuperación del ecosistema? ¿Qué

diferencias en esos cambios se observan entre localidades impactadas en distinto grado por el huracán y distinto grado de degradación antrópica? Considerando la estacionalidad, ¿cómo varía la abundancia de los gremios tróficos después del huracán? Para responder estas preguntas se analizaron los datos de los muestreos realizados cada tres meses durante los dos años posteriores al huracán, en tres sitios de muestreo fijos por localidad, incluyendo las diferentes estaciones del clima de la región.

En el cuarto capítulo se analizó la asociación entre la abundancia de las especies más comunes con los distintos hábitats y con características de la vegetación y del paisaje, abordando las preguntas: ¿Qué especies muestran una mayor preferencia por ciertos hábitats? ¿Qué especies pueden ser indicadoras o detectoras de cambios ambientales? Para responder estas preguntas se emplearon los datos de abundancia de las especies de los muestreos posteriores al huracán y datos de estructura de la vegetación y del paisaje alrededor de los sitios de muestreo.

## LITERATURA CITADA

- Ackerman, J. D., L. R. Walker, F. N. Scatena y J. Wunderle. 1991. Ecological effects of hurricanes. *Bulletin of the Ecological Society of America* 72: 178–180.
- Altman, J., J. C. Dolezal, T. Cerny y J. S. Song. 2013. Forest response to increasing typhoon activity on the Korean peninsula: evidence from oak tree-rings. *Global Change Biology* 19: 498–504. DOI: 10.1111/gcb.12067.
- Álvarez, T., S. T. Álvarez-Castañeda y C. J. López-Vidal. 1995. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. 65 p.
- Ameca y Juárez, E.I., G. M. Mace, G. Cowlishaw, W. A. Cornforth y N. Pettorelli. 2013. Assessing exposure to extreme climatic events for terrestrial mammals. *Conservation Letters* 6: 145–153. DOI: 10.1111/j.1755-263X.2012.00306.x
- Aponte, C., W. J. de Groot y B. M. Wotton. 2016. Forest fires and climate change: Causes, consequences, and management options. *International Journal of Wildland Fire* 25: i–ii. DOI: 10.1071/WFv25n8\_FO.
- Arita, H. T. y J. Ortega. 1998. The middle american bat fauna, conservation in the Neotropical-Nearctic border. Pp. 295–308. En: Kunz, T. H. y P. A. Racey (eds.). *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press.
- Ávila-Cabadilla, L. D., G. A. Sánchez-Azofeifa, K. E. Stoner, M. Y. Álvarez-Añorve, M. Quesada y C. A. Portillo-Quintero. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of Phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE* 7(4): e35228. DOI: 10.1371/journal.pone.0035228.
- Ávila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. I. Henry y M. Y. Álvarez. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258: 986–996. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.12.011.
- Ayala-Téllez, H. L., L. I. Iñiguez-Davalos, M. Olvera-Vargas, J. A. Vargas-Contreras y O. A. Herrera-Lizaola. 2018. Bats associated to caves in Jalisco, Mexico. *Therya* 9: 29–40. DOI: 10.12933/therya-18-548.

- Baird, A. B., J. K. Braun, M. A. Mares, J. C. Morales, J. C. Patton, C. Q. Tran y J. W. Bickham. 2015. Molecular systematic revision of tree bats (Lasiurini): doubling the native mammals of the Hawaiian Islands. *Journal of Mammalogy* 96: 1255–74. DOI: 10.1093/jmammal/gyv135.
- Barlow et al. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535:144–147. DOI: 10.1038/nature18326.
- Battisti, C., G. Poeta y G. Fanelli. 2016. An introduction to disturbance ecology: A road map for wildlife management and conservation. Springer Link. 178 p.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed. Blackwell Publishing. 745 pp.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller y F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters* 15: 365–377. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Bengtsson, L. 2001. Hurricane threats. *Science, New Series* 293: 440–441. DOI: 10.1126/science.1062047.
- Bernard, E. y M. B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests, and savannas in central Amazonia, Brazil. *Can. J. Zoo.* 80: 1124–1140. DOI: 10.1139/z02-094.
- Bhaskar, R., F. Arreola, F. Mora, A. Martínez-Yrizar, M. Martínez-Ramos y P. Balvanera. 2018. Response diversity and resilience to extreme events in tropical dry secondary forests. *Forest Ecology and Management* 426: 61–71. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.09.028.
- Blackie, R., C. Baldauf, D. Gautier, D. Gumbo, H. Kassa, N. Parthasarathy, F. Paumgarten, P. Sola, S. Pulla, P. Waeber y T. Sunderland. 2014. Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research. Discussion Paper. Bogor, Indonesia: CIFOR. DOI: 10.17528/cifor/004408.
- Blignaut, J. y J. Aronson. 2008. Getting serious about maintaining biodiversity. *Conservation Letters* 1: 12–17. DOI: 10.1111/j.1755-263X.2008.00006.x.
- Boutin, S., y J. E. Lane. 2013. Climate change and mammals: evolutionary versus plastic responses. *Evolutionary Applications*. 7: 29–41. DOI: 10.1111/eva.12121.

- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 337–81. DOI: 10.1007/BF00299399.
- Brennan, M. J. 2012. Hurricane Jova (EP102011). National Hurricane Center Tropical Cyclone Report. NOAA, Miami, Fla. [https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP102011\\_Jova.pdf](https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP102011_Jova.pdf)
- Bronson, F. H. 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 364: 3331–3340. DOI: 10.1098/rstb.2009.0140.
- Buchalski, M. R., J. B. Fontaine, P. A. Heady, J. P. Hayes y W. F. Frick. 2013. Bat response to differing fire severity in mixed-conifer forest California, USA. *PLoS ONE* 8(3): e57884. DOI: 10.1371/journal.pone.0057884
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Ser. B* 36: 297–316. DOI: 10.1007/BF02263135.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22–35. DOI: 10.2307/2388716.
- Burgin, C. J., J. P. Colella, P. L. Kahn y N. S. Upham. 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99: 1–14. DOI: 10.1093/jmammal/gyx147
- Calahorra-Oliart, A., S. M. Ospina-Garcés y L. León-Paniagua. 2021. Cryptic species in *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae): do morphological data support molecular evidence? *Journal of Mammalogy* 102: 54–68. DOI: 10.1093/jmammal/gyaa116.
- Calderón-Aguilera, L. E., V. H. Rivera-Monroy, L. Porter-Bolland *et al.* 2012. An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation* 21: 589. DOI: 10.1007/s10531-011-0218-6.
- Campbell, J. L., L. E. Rustad, E. W. Boyer, S. F. Christopher, C. T. Driscoll, I. J. Fernandez, P. M. Groffman, D. Houle, J. Kieckbusch, A. H. Magill, M. J. Mitchell y S. V. Ollinger. 2009. Consequences of climate change for biogeochemical cycling in forests of northeastern



- North America. *Canadian Journal of Forest Research*. 39: 264–284. DOI: 10.1139/X08-104.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava y S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–60. DOI: 10.1038/nature11148.
- Carvalho, F. y M. Fabián. 2011. Método de elevação de redes de neblina em dosséis florestais para amostragem de morcegos. *Chiroptera Neotropical* 17: 895–902.
- Ceballos, G. 2000. Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala.
- Ceballos, G., A. Szekely, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP, México. D.F.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5: 27–44. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ie.20074484e.2001.5.1.78>.
- Clarke, F. M., L. V. Rostant y P. A. Racey. 2005. Life after logging: Post-logging recovery of a Neotropical bat community. *Journal of Applied Ecology* 42: 409–420. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01024.x.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.
- Cortés-Delgado, N. y V. Sosa. 2014. Do bats roost and forage in shade coffee plantations? A perspective from the frugivorous bat *Sturnira hondurensis*. *Biotropica* 46: 624–632. DOI: 10.1111/btp.12142.
- Craig, P., P. Trail y T. E. Morrell. 1994. The decline of fruit bats in American Samoa due to hurricanes and overhunting. *Biological Conservation* 69: 261–266. DOI: 10.1016/0006-3207(94)90425-1.
- Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty, R. P. Neilson, M. P. Ayres, M. D. Flannigan, P. J. Hanson, et al. 2001. Climate change and forest disturbances: Climate change can affect forests

- by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience* 51: 723–34. DOI: 10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2.
- Descombes, P., C. Pitteloud, G. Glauser, E. Defosse, A. Kergunteuil, P-M Allard, S. Rasmann y L. Pellissier. 2020. Novel trophic interactions under climate change promote alpine plant coexistence. *Science* 370: 1469–73. DOI: 10.1126/science.abd7015.
- De Vos, J. M., L. N. Joppa, J. L. Gittleman, P. R. Stephens y S. L. Pimm. 2014. Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation Biology* 29: 452–462. DOI: 10.1111/cobi.12380
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, L. A. Pérez-Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: Noguera, F. A., J. H. Vega R., A. N. García-Aldrete y M. Quesada A. (Eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México. pp. 443-472.
- Emanuel, K. A. 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436: 686–688. DOI: 10.1038/nature03906.
- Esteban, M., C. Webersik y T. Shibayama. 2010. Methodology for the estimation of the increase in time loss due to future increase in tropical cyclone intensity in Japan. *Climatic Change* 102:555–578. DOI: 10.1007/s10584-009-9725-9
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 17: 627–646. DOI: 10.1017/S026646740100147X
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist y D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24: 440–446. DOI: 10.2307/2388615.
- Fernández-Barrera, O. 2013. Patrones conductuales de la actividad diurna del murciélago *Balantiopteryx plicata* Peters, 1867 (Chiroptera: Emballonuridae) en la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 61 p.

- Findley, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press. Gran Bretaña. 167 p.
- Flannigan, M., B. Stocks, M. Turetsky y M. Wotton. 2009. Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest. *Global Change Biology* 15: 549–560. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01660.x.
- Fleming, T. H. y K. L. Murray. 2009. Population and genetic consequences of hurricanes for three species of West Indian Phyllostomid bats. *Biotropica* 41: 250–256. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2008.00466.x.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53: 556–569. DOI: 10.2307/1934771
- Flores-Casas, R. y M. A. Ortega-Huerta. 2019. Modelling land cover changes in the tropical dry forest surrounding the Chamela-Cuixmala biosphere reserve, Mexico. *International Journal of Remote Sensing* 40: 6948–6974. DOI: 10.1080/01431161.2019.1597305
- Freeman, P. W. 1981. A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): morphology, ecology, evolution. *Fieldiana Zoology (new series)* 7: 1–173. URL: [www.biodiversitylibrary.org/item/21114](http://www.biodiversitylibrary.org/item/21114).
- Frick, W. F., T. Kingston y J. Flanders. 2020. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469: 5–25. DOI: 10.1111/nyas.14045.
- Gannon, M. R. y M. R. Willig. 1994. The effects of hurricane Hugo on bats of the Luquillo experimental forest of Puerto Rico. *Biotropica* 26: 320–331. DOI: 10.2307/2388854.
- Gannon, M. R. y M. R. Willig. 2010. Island in the storm: Disturbance ecology of plant-visiting bats on the hurricane-prone island of Puerto Rico. En: T. H. Fleming y P. A. Racey (eds.). *Island Bats: Evolution, ecology and conservation*, pp. 281–301. University of Chicago Press.
- Garbino, G. S. T., K. L. Burton y V. Da C. Tavares. 2020. Systematics of big-eyed bats, genus *Chiroderma* Peters, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae). *Zootaxa* 4846: 1–93. DOI: 10.11646/zootaxa.4846.1.1.

- García-Feria, Y. 2007. Dinámica poblacional de *Balantiopteryx plicata* Peters, 1867 (Chiroptera: Emballonuridae) en tres refugios diurnos de la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 68 p.
- García-Oliva F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Historia Natural de Chamela. Noguera, A., J. H. Vega Rivera y A. N. García (eds.). Instituto de Biología, UNAM. 568 p.
- Goldenberg, S. B., C. W. Landsea, A. M. Mestas-Nuñez y W. M. Gray. 2001. The recent increase in Atlantic hurricane activity: causes and implications. *Science* 293: 474–479. DOI: 10.1126/science.1060040.
- González E., M., E. Jurado, S. González E., Ó. Aguirre C., J. Jiménez P., y J. Navar. 2003. Cambio climático mundial: origen y consecuencias. *Ciencia UANL* 6: 377–385.
- González Z., C. A. y A. Vallarino. 2014. Los bioindicadores ¿una alternativa real para la protección del medio ambiente? Pp. 21–37. En: González Z., C. A., A. Vallarino, J. C. Pérez J. y A. M. Low P. (eds.). *Bioindicadores: Guardianes de nuestro futuro ambiental*. El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur). Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC). 779 p.
- Hamer, K. C., y J. K. Hill. 2000. Scale-dependent effects of habitat disturbance on species richness in tropical forests. *Conservation Biology* 14: 1435–40. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2000.99417.x.
- Hellmann, J. J., J. E. Byers, B. G. Bierwagen y J. S. Dukes. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*. 22: 534–43. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x. PMID: 18577082.
- Hetem, R. S., A. Fuller, S. K Maloney y D. Mitchell. 2014. Responses of large mammals to climate change. *Temperature* 1: 115–127. DOI: 10.4161/temp.29651.
- Holbech, L. H. 2013. Differential responses of bats and non-volant small mammals to habitat disturbances in two tropical forest types of Southwest Ghana. pp. 273–297. En: V. K. Gupta y A. K. Verma (eds.). *Animal Diversity, Natural History and Conservation*, vol. 2. Daya Publishing House, New Delhi.
- Holdgate, M. 1996. The ecological significance of biological diversity. *Ambio* 25: 409–416.

- Hooke, R. L., J. F. Martín-Duque y J. Pedraza. 2012. Land transformation by humans: A review. *GSA Today* 22: 4–10. DOI: 10.1130/GSAT151A.1.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2017. Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso de suelo y vegetación, serie VI. Conjunto Nacional. Escala 1:250 000. México.
- Jaramillo, V. J., A. Martínez-Yrizar, M. Maass, M. Nava-Mendoza, L. Castañeda-Gómez, R. Ahedo-Hernández, S. Araiza y A. Verduzco. 2018. Hurricane impact on biogeochemical processes in a tropical dry forest in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 426: 72–80. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.12.031
- Johnson, A. B. y K. Winker. 2010. Short-term hurricane impacts on a neotropical community of marked birds and implications for early-stage community resilience. *PLoS ONE* 5(11): e15109. DOI: 10.1371/journal.pone.0015109
- Jones G., D. S. Jacobs, T. H. Kunz, M. R. Willig y P. A. Racey. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8: 93–115. DOI: 10.3354/esr00182.
- Jones, K. E., K. E. Barlow, N. Vaughan, A. Rodríguez-Durán y M. R. Gannon. 2001. Short-term impacts of extreme environmental disturbance on the bats of Puerto Rico. *Animal Conservation* 4: 59–66. DOI: 10.1017/S1367943001001068.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375. <https://doi>.
- Kalko, E. K. V., y C. O. Handley Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153: 319–333. DOI: 10.1023/A%3A1017590007861.
- Kalko, E. K. V., S. Estrada V., M. Schmidt, M. Wegmann, C. F. J. Meyer. 2008. Flying high—assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology* 48: 60–73. DOI: 10.1093/icb/icn030.
- Keenan, R., G. A. Reams, F. Achard, J. V. de Freitas, A. Grainger y E. Lindquist. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 352:9–20. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.06.014.

- Kimberlain, T. B., E. S. Blake, y J. P. Cangialosi. 2016. Hurricane Patricia (EP202015). National Hurricane Center Tropical Cyclone Report. NOAA, Miami, Fla. [https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP202015\\_Patricia.pdf](https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP202015_Patricia.pdf)
- Klingbeil, B. T. y M. R. Willig. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 46: 203–213. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01594.
- Lavariega, M. C. y M. Briones-Salas. 2016. Notes on bat movements in a fragmented landscape in the Tehuantepec Isthmus, Mexico. *Therya* 7: 321–332. DOI: 10.12933/therya-16-370, ISSN 2007-3364.
- Learmonth, J. A., C. D. MacLeod, M. B. Santos-Vazquez, G. J. Pierce, H. Q. P. Crick y R. Robinson. 2006. Potential effects of climate change on marine mammals. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 44: 431-464. DOI: 10.1016/j.envint.2009.10.008.
- Levinsky, I., F. Skov, J. Svenning y C. Rahbek. 2007. Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation* 16: 3803–3816. DOI: 10.1007/s10531-007-9181-7.
- Loehman, R. A., B. J. Bentz, G. A. DeNitto et al. 2018. Effects of climate change on ecological disturbance in the Northern Rockies Region [Chapter 8]. En: Halofsky, J. E.; D. L. Peterson, S. K. Dante-Wood, L. Hoang, J. J. Ho y L. A. Joyce, eds. *Climate change vulnerability and adaptation in the Northern Rocky Mountains* [Part 2]. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-374. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 317–352.
- López-Forment, C. W., C. Sánchez-Hernández y B. Villa-Ramírez. 1971. Algunos mamíferos de la región de Chamela, Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 42: 99–106.
- López-Wilchis, R., J. W. Torres-Flores y J. Arroyo-Cabrales. 2020. *Natalus mexicanus* (Chiroptera: Natalidae). *Mammalian Species* 52: 27–39. DOI: 10.1093/mspecies/seaa002.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2006. Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. En: *Neotropical savannas*

- and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography, and conservation. Pp. 315–342. R. T. Pennington, G. P. Lewis y J. A. Ratter (eds.). CRC Press. 504 p.
- Luviano, N., E. Villa-Galaviz, K. Boege, A. Zaldívar-Riverón y E. del-Val. 2018. Hurricane impacts on plant-herbivore networks along a successional chronosequence in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 426: 158–163. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.09.011
- Maass, M., y A. Martínez-Yrizar. 2013. NPP Tropical Forest: Chamela, Mexico, 1982-1995, R1. Data set. Available on-line [<http://daac.ornl.gov>] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, USA. DOI: 10.3334/ORNLDAAC/578.
- MacSwiney G., 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. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2019. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. <http://www.mesquiteproject.org>.
- Martínez-Ruiz, M. y K. Renton. 2018. Habitat heterogeneity facilitates resilience of diurnal raptor communities to hurricane disturbance. *Forest Ecology and Management* 426: 134–144. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.08.004.
- Mas, J-F., A. Velázquez, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, C. Alcántara, G. Bocco, R. Castro, T. Fernández y A. Pérez-Vega. 2004. Assessing land use/cover changes: A nationwide multirate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 5: 249–61. DOI: 10.1016/j.jag.2004.06.002.
- May, S. 2017. What Is Climate Change? [WWW Document]. NASA. URL <http://www.nasa.gov/audience/forstudents/k-4/stories/nasa-knows/what-is-climate-change-k4.html> (accessed 9.13.21).
- McGeoch, M. A. y S. L. Chown. 1998. Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 46–47. DOI: 10.1016/S0169-5347(97)01279-2.

- Medellín, R. A. y L. R. Viquez-R. 2014. Los murciélagos como bioindicadores de la perturbación ambiental. Pp. 521–539. En: Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental. C. A. González Z., A. Vallarino, J. C. Pérez J., A. M. Low P. (eds.). El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC).
- 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. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x.
- Meyer, C. F. J., J. Fründ, W. L. Pineda y E. K. V. Kalko. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 45: 381–391. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x.
- Meyer, C. F. J., M. J. Struebig y M. R. Willig. 2016. Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. Pp. 63-95. En: *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world*. C.C. Voigt y T. Kingston (eds.). DOI: 10.1007/978-3-319-25220-9\_4.
- Miles L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravillious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491–505. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x.
- Mitchell, D. E. P. Snelling, R. S. Hetem, S. K. Maloney, W. M. Strauss y A. Fuller. 2018. Revisiting concepts of thermal physiology: Predicting responses of mammals to climate change. *Journal of Animal Ecology* 87: 956–973. DOI:10.1111/1365-2656.12818.
- 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. DOI: 10.1017/S026646740500307X.
- Moore, S. E. y H. P. Huntington. 2008. Arctic marine mammals and climate change: impacts and resilience. *Ecological Applications* 18: S157–S165. DOI: 10.1890/06-0571.1.
- Morales-Ortiz, A. 2009. Dinámica poblacional del murciélago *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en un canal de riego, en el occidente de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 56 p.



- Morán-Ordóñez, A., N. J. Briscoe y B. A. Wintle. 2018. Modelling species responses to extreme weather provides new insights into constraints on range and likely climate change impacts for Australian mammals. *Ecography* 41: 308–320. DOI: 10.1111/ecog.02850.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. DOI: 10.1038/35002501.
- National Academy of Sciences. 2020. *Climate Change: Evidence and Causes. Update 2020.* Washington, DC: The National Academies Press. DOI: 10.17226/18730.
- Noguera, F. A., J. H. Vega R., A. N. García A. y M. Quesada A. 2002. *Historia Natural de Chamela.* Instituto de Biología, UNAM. 568 p.
- Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la Agricultura (FAO). 2007. *Situación de los bosques del mundo, 2007.* Roma, Italia. 176 pp.
- Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la Agricultura (FAO). 2016. *Global Forest Resources Assessment 2015: How are the world's forests changing? 2a ed.,* Roma, Italia. 44 p.
- Parker, G., A. Martínez-Yrizar, J. C. Álvarez-Yépiz, M. Maass y S. Araizad. 2018. Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 426:39–52. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.11.037.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pavan, A. C. y G. Marroig. 2016. Integrating multiple evidences in taxonomy: Species diversity and phylogeny of mustached bats (Mormoopidae: *Pteronotus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103: 184–98. DOI: 10.1016/j.ympev.2016.07.011.
- Pavan, A. C. y G. Marroig. 2017. Timing and patterns of diversification in the Neotropical bat genus *Pteronotus* (Mormoopidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 108: 61–69. DOI: 10.1016/j.ympev.2017.01.017.
- Pedersen, S. C., G. G. Kwiecinski, P. A. Larsen, M. N. Morton, R. A. Adams, H. H. Genoways y V. J. Swier. 2010. Bats of Monserrat: Population fluctuation and response to hurricanes

- and volcanoes, 1978–2005. Pp. 302–340. En: *Island bats: Evolution, ecology, and conservation*. T. H. Fleming y P. A. Racey (eds.). University of Chicago Press.
- Pedersen, S. C., T. E. Popowics, G. G. Kwiecinski y D. E. B. Knudsen. 2012. Sublethal pathology in bats associated with stress and volcanic activity on Montserrat, West Indies. *Journal of Mammalogy* 93: 1380–1392. DOI: 10.1644/12-MAMM-A-033.1.
- Peters, S. L., J. R. Malcolm y B. L. Zimmerman. 2006. Effects of selective logging on bat communities in the Southeastern Amazon. *Conservation Biology* 20: 1410–1421. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00526.x.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. USA. 472 p.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman y T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347–350. DOI: 10.1126/science.269.5222.347.
- Pries, J., L. C. Branch y D. L. Miller. 2009. Impact of hurricanes on habitat occupancy and spatial distribution of beach mice. *Journal of Mammalogy* 90: 841–850. DOI: 10.1644/08-MAMM-A-098.1.
- Renton, K., A. Salinas-Melgoza, R. Rueda-Hernández y L. D. Vázquez-Reyes. 2018. Differential resilience to extreme climate events of tree phenology and cavity resources in tropical dry forest: Cascading effects on a threatened species. *Forest Ecology and Management* 426: 164–175. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.10.012.
- Rincón-Vargas, F. J. 2008. Descripción anatómica e histológica del aparato reproductor del macho de *Balantiopteryx plicata* (Emballonuridae): Observaciones sobre su actividad reproductiva en la región de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 65 p.
- Rogers, P. 1996. *Disturbance ecology and forest management: A review of the literature*. INT-GTR-336. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. DOI: 10.2737/INT-GTR-336.
- Salinas-Ramos, V. B. 2007. Variación del tamaño de las crías del murciélago *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en la región occidental de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 58 p.

- Sánchez-Colón, S., A. Flores Martínez, I. A. Cruz-Leyva y A. Velázquez. 2008. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. II Estudio de país. CONABIO, México.
- Sánchez-Hernández, C. 1978. Registro de murciélagos para el estado de Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología* 49:249–256.
- Sánchez-Hernández, C. y M. L. Romero-Almaraz. 1990. Postnatal growth and longevity in *Natalus stramineus*. *Bat Research News* 31:93. DOI: 10.12933/therya-21-1062 ISSN 2007-3364.
- Sánchez-Hernández, C. y M. L. Romero-Almaraz. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche: una propuesta para su conservación. *Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.* 24: 1–215.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz y M. A. Gurrola-Hidalgo. 2002. *Natalus stramineus saturatus* (Dalquest & Hall 1949). En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. H. Vega R., A. N. García A. y M. Quesada A (eds.). Instituto de Biología, UNAM.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz, G. D. Schnell, M. L. Kenedy, T. L. Best, R. D. Owen y S. B. González-Pérez. 2016. *Bats of Colima, Mexico*. University of Oklahoma Press.
- Schloss, C. A, T. A. Núñez y J. J. Lawler. 2012. Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 8606–8611. DOI: 10.1073/pnas.1116791109
- Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH). 1992. *Inventario Nacional de Gran Visión, 1991-1992: Uso de suelo y vegetación, escala 1:1000000*. Subsecretaría Forestal y de la Fauna Silvestre, México.
- Seidl, R., D. Thom, M. Kautz et al. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change* 7: 395–402. DOI: 10.1038/nclimate3303
- Seltmann, A., G. Á. Czirják, A. Courtiol, H. Bernard, M. J. Struebig y C. C. Voigt. 2017. Habitat disturbance results in chronic stress and impaired health status in forest-dwelling

- paleotropical bats. *Conservation Physiology* 5(1): cox020. DOI: 10.1093/conphys/cox020.
- Shump, K. A. y A. U. Shump. 1982. *Lasiurus borealis*. *Mammalian Species* 183: 1–6. DOI: 10.2307/3503843.
- Sil-Berra, L. M. 2014. Crecimiento y desarrollo postnatal de *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en refugios artificiales del occidente de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 102 p.
- Simmonds, M. y S. Isaac. 2007. The impacts of climate change on marine mammals: Early signs of significant problems. *Oryx* 41: 19–26. DOI: 10.1017/S0030605307001524.
- Simmons N. B. y A. L. Cirranello. 2020. Bat species of the world: a taxonomic and geographic database. <https://batnames.org/>
- Simmons, N. y R. S. Voss, R.S. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna, Part 1 Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237: 1–215.
- Sommer, U., J. Padisák, C. S. Reynolds y P. Juhász-Nagy. 1993. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. *Hydrobiologia* 249: 1–7. DOI: 10.1007/BF00008837.
- Souza, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391. DOI: 10.1146/annurev.es.15.110184.002033.
- Souza, D. M., R. F.M. Teixeira y O. P. Ostermann. 2015. Assessing biodiversity loss due to land use with life cycle assessment: are we there yet? *Global Change Biology* 21: 32–47. DOI: 10.1111/gcb.12709.
- Stoner, K. E. 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forest. *Biotropica* 37: 591–599. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2005.00076.x.
- Suazo-Ortuño, I., J. Benítez-Malvido, J. Marroquín-Páramo, Y. Sotoa, H. Siliceo y J. Alvarado-Díaza. 2018. Resilience and vulnerability of herpetofaunal functional groups to natural and human disturbances in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 426: 145–157. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.09.041.

- Swilling Jr., W. R., M. C. Wooten, N. R. Holler y W. J. Lynn. 1998. Population Dynamics of Alabama Beach Mice (*Peromyscus polionotus ammobates*) following Hurricane Opal. *The American Midland Naturalist* 140: 287–298. DOI: 10.1674/0003-0031(1998)140[0287:PDOABM]2.0.CO;2.
- Taheri, S., B. Naimi, C. Rahbek y M. B. Araújo. 2021. Improvements in reports of species redistribution under climate change are required. *Science Advances* 7(15): eabe1110. DOI:10.1126/sciadv.abe1110.
- Tapia-Palacios, M. A., O. García-Suárez, J. Sotomayor-Bonilla, M. A. Silva-Magaña, G. Pérez-Ortíz, A. C. Espinosa-García, M. A. Ortega-Hurtado, C. Díaz-Ávalos, G. Suzán y M. Mazari-Hiriart. 2018. Abiotic and biotic changes at the basin scale in a tropical dry forest landscape after Hurricanes Jova and Patricia in Jalisco, Mexico. *Forest Ecology and Management* 426: 18–26. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.10.015.
- Thom, D., W. Rammer, T. Dirnböck, J. Müller, J. Kobler, K. Katzensteiner, N. Helm y R. Seidl. 2017. The impacts of climate change and disturbance on spatio-temporal trajectories of biodiversity in a temperate forest landscape. *Journal of Applied Ecology* 54: 28–38. DOI: 10.1111/1365-2664.12644.
- Thuiller, W., S. Lavergne, C. Roquet et al. 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* 470: 531–534. DOI: 10.1038/nature09705.
- Tilman D., R. M. May, C. L. Lehman y M. A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66. DOI: 10.1038/371065a0.
- Torres-Flores, J. W. y R. López-Wilchis. 2019. Trophic niche and diet of *Natalus mexicanus* (Chiroptera: Natalidae) in a tropical dry forest of western Mexico. *Acta Chiropterologica* 20(2): 343–50. DOI: 10.3161/15081109ACC2018.20.2.006.
- Trenberth, K. 2005. Uncertainty in hurricanes and global warming. *Science* 308:1753-1754. DOI: 10.1126/science.1112551.
- Turner, M. G. y V. H. Dale. 1998. Comparing large, infrequent disturbances: What have we learned? *Ecosystems* 1: 493–496. DOI: 10.1007/s100219900045.
- Turner, M. G., V. H. Dale y E. H. Everham. 1997. Fires, hurricanes, and volcanoes: Comparing large disturbances. *BioScience* 47: 758–768. DOI: 10.2307/1313098.

- Upham N. S., J. A. Esselstyn, y W. Jetz W. 2019. Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLoS Biol* 17(12): e3000494. DOI: 10.1371/journal.pbio.3000494.
- Uriarte, M., L. W. Rivera, J. K. Zimmerman, T. M. Aide, A. G. Power y A. S. Flecker. 2004. Effects of land use history on hurricane damage and recovery in a Neotropical forest. *Plant Ecology* 174: 49–58. DOI: 10.1023/B:VEGE.0000046058.00019.d9.
- Vargas, E. A., L. F. Aguirre, M. I. Galarza y E. Gareca. 2008. Ensamble de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 15: 297–308.
- Vilella, F. J. y J. H. Fogarty. 2005. Diversity and abundance of forest frogs (Anura: Leptodactylidae) before and after Hurricane Georges in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 41: 157–162.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494–499. DOI: 10.1126/science.277.5325.494.
- 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. DOI: 10.1644/12-MAMM-A-005.1.
- Waide, R. B. 1991a. Summary of the response of animal populations to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23: 508–512. DOI: 10.2307/2388273.
- Waide, R. B. 1991b. The effect of Hurricane Hugo on bird populations in The Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 475–480. DOI: 10.2307/2388269.
- Watkins, L. C., J. K. Jones, Jr. y H. H. Genoways. 1972. Bats of Jalisco, Mexico. *Special Publications The Museum Texas Tech University* 1: 1–44.
- Webster, P. J., G. J. Holland, J. A. Curry y H. R. Chang. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science, New Series* 309: 1844–1846. DOI: 10.1126/science.1116448.
- Webster, Wm D., J. K. Jones y R. J. Baker. 1980. *Lasiurus intermedius*. *Mammalian Species* 132: 1–3. DOI:10.2307/3503980.

- Weed, A. S., M. P. Ayres y J. A. Hicke. 2013. Consequences of climate change for biotic disturbances in North American forests. *Ecological Monographs* 83: 441–70. DOI: 10.1890/13-0160.1.
- Westerling, A. L., H. G. Hidalgo, D. R. Cayan y T. W. Swetnam. 2006. Warming and earlier spring increase western US forest wildfire activity. *Science* 313: 940–943. DOI: 10.1126/science.1128834.
- Will, T. 1991. Birds of a severely hurricane-damaged Atlantic Coast Rain Forest in Nicaragua. *Biotropica* 23: 497–507. DOI: 10.2307/2388272.
- Williams, A. P., C. D. Allen, C. I. Millar, T. W. Swetnam, J. Michaelsen, C. J. Stilla y S. W. Leavitt. 2010. Forest responses to increasing aridity and warmth in the southwestern United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 21289–21294. DOI: 10.1073/pnas.0914211107.
- Willig, M. R. y M. A. McGinley. 1999. The response of animals to disturbance and their roles in patch generation. En: *Ecosystems of Disturbed Ground*. Pp. 633–657. L. R. Walker (ed.). Elsevier Science, Amsterdam, Netherlands.
- Willig, M. R., S. J. Presley, C. P. Bloch, C. L. Hice, S. P. Yanoviak, M. M. Díaz, L. A. Chauca, V. Pacheco y S. C. Weaver. 2007. Phyllostomid bats of Lowland Amazonia: Effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39: 737–746. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2007.00322.x.
- Wolff, J. M., L. Battaglia, T. C. Carter, L. B. Rodman, E. R. Britzke y G. A. Feldhamer. 2009. Effects of tornado disturbance on bat communities in Southern Illinois. *Northeastern Naturalist* 16: 553–56. DOI: 10.1656/045.016.n405
- Xi, W. 2015. Synergistic effects of tropical cyclones on forest ecosystems: a global synthesis. *Journal of Forestry Research* 26: 1–21. DOI: 10.1007/s11676-015-0018-z
- Yusefi, G. H., K. Safi, P. Tarroso y J. C. Brito. 2021. The impacts of extreme climate change on mammals differ among functional groups at regional scale: The case of Iranian terrestrial mammals. *Diversity and Distributions* 27: 1634–1647. DOI: 10.1111/ddi.13307
- Zarazúa-Carbajal, M., L. D. Ávila-Cabadilla, M. Y. Alvarez-Añorve, J. Benítez-Malvido y K. E. Stoner. 2017. Importance of riparian habitat for frugivorous bats in a tropical dry forest

in Western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 33: 74–82. DOI:  
10.1017/S0266467416000572.



## CAPÍTULO 2. VULNERABILIDAD A PERTURBACIONES NATURALES EN COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES: IMPACTO A CORTO PLAZO DEL HURACÁN PATRICIA EN LA COSTA DEL PACÍFICO MEXICANO

---

### RESUMEN

La frecuencia de huracanes de alta intensidad ha aumentado en las últimas décadas, por lo que es necesario entender su impacto en la biodiversidad. Asimismo, la perturbación provocada por huracanes se suma a la perturbación antrópica y causan efectos importantes en los ecosistemas. Los murciélagos son bioindicadores ideales que muestran diferentes respuestas a los impactos de huracanes en los sistemas insulares. Sin embargo, se sabe poco sobre su utilidad para evaluar su impacto en las regiones continentales. El objetivo de este capítulo fue analizar el impacto a corto plazo del huracán Patricia (categoría 4) asociado a la perturbación antrópica sobre la diversidad de murciélagos y la abundancia de grupos funcionales en la costa de Jalisco, México. El muestreo de murciélagos se realizó en tres localidades antes del huracán Patricia y ocho meses después de este. Durante un esfuerzo de muestreo de 7,091 m<sup>2</sup> de red capturamos 487 murciélagos de 17 especies, 12 de las cuales pertenecen a la familia Phyllostomidae. Se detectó una disminución en la diversidad de murciélagos y una composición de especies más similar entre localidades después del huracán, y una mayor estabilidad en la composición de especies y en la estructura trófica en la localidad con selva seca más conservada. Los murciélagos respondieron en formas diferentes según el grupo funcional. Las especies más vulnerables fueron las nectarívoras, las de menor tamaño, con poca movilidad y con preferencia por el sotobosque y las cavidades. Sin embargo, sus cambios en abundancia fueron diferentes entre localidades y hábitats. Por el contrario, la abundancia de los murciélagos frugívoros-omnívoros e insectívoros fue mayor después del huracán. También, hubo mayores cambios en la abundancia entre los grupos funcionales en los sitios más perturbados. Los resultados indican que mantener la selva primaria y los remanentes de selva secundaria es vital para mitigar los efectos de las principales perturbaciones naturales sobre la biodiversidad en las regiones continentales.

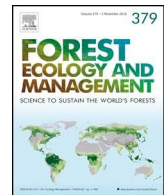
**Palabras clave:** Chiroptera, diversidad, perturbación ecológica, grupo funcional

## ARTÍCULO

Se anexa el artículo y material suplementario:

Sil-Berra, L.M., C. Sánchez-Hernández, M. L. Romero-Almaraz y V. H. Reynoso. 2021.

Vulnerability to natural disturbance in communities of Neotropical bats: Short-term impact of Hurricane Patricia on the Mexican Pacific Coast. *Forest Ecology and Management* 479: 118596. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118596.



## Vulnerability to natural disturbance in communities of Neotropical bats: Short-term impact of Hurricane Patricia on the Mexican Pacific Coast



Luz María Sil-Berra<sup>a</sup>, Cornelio Sánchez-Hernández<sup>b,\*</sup>, María de Lourdes Romero-Almaraz<sup>c</sup>, Víctor Hugo Reynoso<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México C. P. 04510, Mexico

<sup>b</sup> Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México C. P. 04510, Mexico

<sup>c</sup> Escuinapa No. 92 bis. Col. Pedregal de Santo Domingo, Ciudad de México C. P. 04369, Mexico

### ARTICLE INFO

#### Keywords:

Chiroptera  
Diversity  
Disturbances  
Functional traits  
Trophic guild  
Dry forest

### ABSTRACT

The frequency of high-intensity hurricanes has increased in past decades, making it necessary to understand their impacts on biological diversity. The disturbance by cyclones adds to the anthropic disturbance and generates important effects on ecosystems. Bats are ideal bioindicators that show several responses to impacts of hurricanes in insular systems. However, little is known about their usefulness in assessing impacts of hurricanes in continental regions. We aimed to analyze the short-term impact of Hurricane Patricia (category 4) and anthropic disturbance on the diversity of bats in coastal Jalisco, Mexico, and on abundance of functional groups. We sampled bats at three locations before Hurricane Patricia and eight months after. During a sampling effort of 7091 m<sup>2</sup> of netting we captured 487 bats of 17 species, 12 of which were phyllostomids. We detected a decrease in diversity of bats and a more similar composition of species among locations after the hurricane, and a greater stability in species composition and trophic structure in the location with more conserved dry forest. Bats responded in different ways according to functional group. The most vulnerable species were nectarivores, small, with low mobility, and with preferences for understory and cavities. However, their changes in abundance were different among locations and habitats. Conversely, abundance of frugivores-omnivores and insectivores was greater after the hurricane. Additionally, greater changes in abundance among functional groups were in more disturbed sites. Our results indicate that maintaining primary forest and remnants of secondary dry forests is vital to mitigate the effects of major natural disturbances on biodiversity in continental regions.

### 1. Introduction

Climate change has had severe consequences on ecosystems worldwide (Michener et al., 1997; King et al., 2000). Among these is an increase in frequency and severity of major disturbances such as hurricanes, droughts, floods, and fires (Walsh and Pittock, 1998; Goldenberg et al., 2001; Emanuel, 2005; Westerling et al., 2006). The frequency of category 4 and 5 hurricanes has doubled in all ocean basins during 1990–2004 compared with 1975–1989 (Webster et al., 2005). On the Mexican Pacific Coast, tropical storms occur with a frequency of 4–19 per year, but frequency of intense hurricanes (categories 3–5) on the Pacific Coast increased during 1970–2000 and during 1951–2000 the frequency with which hurricanes hit the Pacific Coast was twice that in the Gulf/Caribbean Coast (Jáuregui, 2003).

Hurricanes can have both short- and long-term effects in ecosystems, ranging from a few months to centuries (Lugo, 2008; Xi, 2015).

Most studies have focused on changes in vegetation (Turton and Stork, 2009; McConkey et al., 2004; Bellingham, 2008), because these are the most common and immediate effects (Lugo, 2008). In fauna, avian populations appear to be studied most often (Johnson and Winker, 2010; Brown et al., 2011; Martínez-Ruiz and Renton, 2018), although studies have also been conducted for other vertebrate taxa (Woolbright, 1991; Spiller et al., 1998; Esselstyn et al., 2006; Suazo-Ortuño et al., 2018; Tapia-Palacios et al., 2018). Some effects of hurricanes on the fauna observed in these studies depend on trophic affiliation, roosting behavior, migratory movements, and other ecological traits.

In less than five years two hurricanes made landfall on the southern coast of Jalisco: Jova, a category 2 hurricane, in October 2011; and Patricia a category 4 hurricane, in October 2015. Hurricane Patricia is considered the most intense hurricane over the northeastern Pacific since 1970 (Pérez et al., 2016), reaching maximum sustained winds of 325 km/h, gusts of 400 km/h, a maximum extension of its eye of 10-km

\* Corresponding author.

E-mail address: [cornelio@unam.mx](mailto:cornelio@unam.mx) (C. Sánchez-Hernández).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118596>

Received 8 July 2020; Received in revised form 2 September 2020; Accepted 4 September 2020

Available online 19 September 2020

0378-1127/© 2020 Elsevier B.V. All rights reserved.

radius, and winds covering a 50-km radius (Bravo, 2016; Kimberlain et al., 2016).

Hurricane Patricia defoliated the vegetation and collapsed trees, mainly on north sides of hills (González, 2016), causing loss of canopy and biomass (Parker et al., 2018; Tapia-Palacios et al., 2018) and sudden litterfall (Martínez-Yrizar et al., 2018). This hurricane diminished the abundance of flowers, fruits, and tree-cavity refuges for parrots during the following year in tropical deciduous and semideciduous forest (Renton et al., 2018), changed avian-raptor distributions along the area of impact (Martínez-Ruiz and Renton, 2018), modified plant-herbivore networks (Luviano et al., 2018), and diminished the diversity of small mammals (Tapia-Palacios et al., 2018). These studies are valuable for understanding the impacts of natural disturbances on ecosystems. However, to avoid continued loss of biodiversity, studies of the impacts on ecologically diverse organisms are needed to elucidate the synergistic effects of different environmental disturbances.

Bats are one of the groups of mammals most exposed to hurricanes (Ameza y Juárez et al., 2013) and represents an ideal bioindicator group. They show predictable responses to changes in climate and habitat quality, have slow reproductive rates, occupy various trophic guilds, perform distinct functions in ecosystems, and provide numerous ecosystem services (Fenton et al., 1992; Jones et al., 2009). Bats respond in distinct ways to habitat changes; for example, decreasing size of populations, changing trophic structure, activity patterns, and local distribution (Medellín et al., 2000; Jones et al., 2001; Meyer et al., 2008). These responses vary in accordance with natural abundance of the species, diet, roosting habits, mobility, body size, and wing morphology. Their vulnerability or sensitivity has been studied mainly as associated with habitat fragmentation caused by anthropogenic factors (Meyer et al., 2008; García-García et al., 2014). Some bats may have great resilience to disturbances, such as fires or logging, and especially species that have extensive home ranges because of their ability to travel long distances (Buchalski et al., 2013; Holbeck, 2013).

In general, declines in the populations of bats were reported after hurricanes on islands. The most widely documented patterns in Pacific islands include the 80–90% reduction in the population of *Pteropus* species (Craig et al., 1994), an increase in their foraging period (Grant et al., 1997) due to a decrease in food availability (McConkey et al., 2004). In the Pacific islands of Rota and Guam, abundance of the Marianas flying fox (*P. mariannus*) decreased 70% after a typhoon; initially increasing their population in Guam but decreasing it in Rota immediately after the typhoon. These changes in population size could be explained by migration between islands (Esselstyn et al., 2006).

In Puerto Rico, populations of the Jamaican fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis*) and Leach's single-leaf bat (*Monophyllus redmani*) decreased after category 4 Hurricane Hugo in 1989, but they recovered quickly, in contrast with the red fruit bat (*Stenoderma rufum*), which did not recover; changes in age structure of these bats were also reported (Gannon and Willig, 1994, 2010). After Hurricane Hugo, a decrease in abundance of bats was also observed on Monserrat Island. The relative abundance of the frugivores *A. jamaicensis* and the insular single-leaf bat (*Monophyllus plethodon*) decreased. Before the hurricane, frugivores were dominated by *A. jamaicensis*, but five years after the hurricane this guild was dominated by the Antillean fruit-eating bat (*Brachyphylla cavernarum*; Pedersen et al., 2010). Populations of *A. jamaicensis* on the Grand Cayman Islands also decreased after category 5 Hurricane Ivan in 2004. However, it is also possible that this event has caused the dispersal of individuals to adjacent areas. On the contrary, the buffy flower bat (*Erophylla sezekorni*) and the Waterhouse's leaf-nosed bat (*Macrotus waterhousii*) did not suffer population losses or changes in their genetic diversity after category 4 Hurricane Frances in 2004 and category 3 Hurricane Jeanne in 2004 (Fleming and Murray, 2009). Effects of hurricanes on bats in continental regions are less known. But in a study at a river-basin scale, hurricanes Jova and Patricia caused a decrease in diversity of rodents, more than in phyllostomid bats along the Cuitzmala River. However, species richness quickly recovered in both groups (Tapia-Palacios et al., 2018).

Considering the importance of bats as bioindicators and for ecosystem services, more information about their responses to hurricanes is needed, considering further the synergistic effects with other disturbances, habitat conditions, and ecological traits of the species. Here, we aim to evaluate the effects of Hurricane Patricia in gradients of anthropic disturbance on species diversity and abundance of functional groups (a subset of the species present at an assemblage that shared similar functional attributes, responses to external factors or effects on ecosystem processes; de Bello et al., 2010) of bats comparing pre- and post-hurricane data in the same seasons. Under our hypotheses we expected that Hurricane Patricia had a negative impact on communities of bats on the Mexican Pacific Coast. At the community level we expected to find: (1) a general decrease in bat diversity, (2) different impacts among sites and habitats such as greater changes in locations that were in the path of the eye of the hurricane and in the most anthropically disturbed sites, and therefore (3) different changes in species composition among sites. At the functional-group level we expected: (1) a greater stability in trophic structure in the location least impacted by the hurricane, and (2) a decrease of abundance in feeding guilds with greater dependence on vegetation such as frugivorous and nectarivorous bats, as well as species that roost in foliage, with lower mobility, and greater dietary specialization. At an organismal level we expected: (1) a decrease in body condition mainly in frugivorous and nectarivorous species.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study area

Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (CCBR) is on the Pacific Coast of the Mexican state of Jalisco (Fig. 1). The climate is warm and sub-humid with summer rainfall. The dry season extends from November to June and the wet season from July to October. Dominant natural vegetation is tropical deciduous forest (TDF; INEGI, 2017), with trees 4–15 m in height, of which at least 80% lose their leaves during the dry season. The composition and structure of the vegetation was described in detail by Lott (1985) and Lott et al. (1987).

We selected three locations that were 15 km apart with different regimes of anthropic disturbance based on the proportion of primary TDF cover: A pristine location (Chamela) was set in primary forest within the Estación de Biología Chamela, which is inside CCBR, and the sampling areas were within TDF and tropical semideciduous forest (TSF). The moderately disturbed location was set in Ejido La Fortuna (La Fortuna), a communally owned land dominated by primary and secondary forest associated with farming and grazing areas. The most anthropically disturbed location was in ejidos E. Zapata, F. Villa, and Ley Federal (Zapata), an area dominated by farming and grazing areas with remnants of secondary forest (INEGI, 2017). The eye of Hurricane Patricia passed through Chamela and Zapata, but not through La Fortuna. Distances among sampling stations within each location varied from 700 to 3000 m. Sampling stations included all habitats within each location, i.e., primary forest, secondary forest, and farmlands (Fig. 1).

### 2.2. Bat sampling

We sampled bats during 18 nights in two pre-hurricane periods (May and August 2015) and 18 nights in two post-hurricane periods (June and September 2016). May and June correspond to late dry season, in which TDF has few chiropterophilic flowers and fruits, and is when the first rains of the year may occur. August and September correspond to the middle rainy season when maximum precipitation and greater abundance of chiropterophilic flowers occur and, in general, there are few fruits available (Stoner, 2005).

Sampling periods were performed on three consecutive nights in three different sampling stations in each location, avoiding full-moon nights. During May 2015, we used five mist nets (Avinet, Inc., Portland,

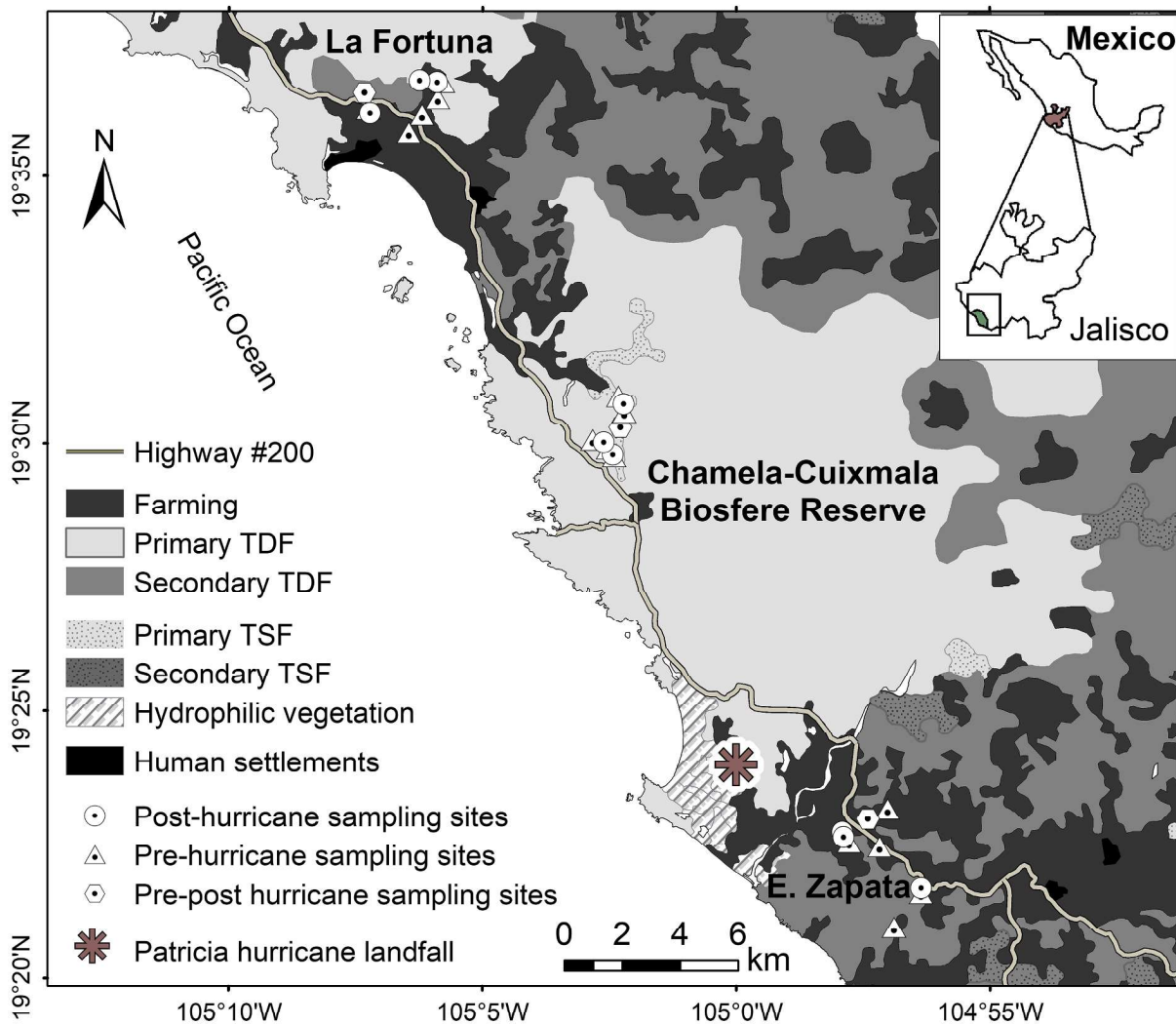


Fig. 1. Study area along the coast of Jalisco, Mexico, showing the location of sampling sites in each location. TDF: tropical deciduous forest, TSF: tropical semi-deciduous forest.

ME; 75 denier, 2 ply, 38 mm mesh) each night, three were  $9.0 \times 2.68$  m and two were  $12.0 \times 2.68$  m; three were at ground level and two at 3.0–5.68 m height which include part of the subcanopy and canopy levels. To increase success in capturing bats in subsequent samples, we used eight mist-nets (five 9 m long and three 12 m long), five at ground level and three at subcanopy level. In both periods, distance between mist nets varied from 20 to 50 m and remained open for five hours after sunset.

We identified bats to species using identification keys in Alvarez et al. (1995) and Sánchez-Hernández et al. (2016). We recorded biological and reproductive data, forearm length (Truper®  $\pm 0.01$  mm), and weight (Pesola®  $\pm 1.0$  g). To avoid measuring the same individual twice, we marked all captured bats with numbered metal rings (Alloy Split Rings 2.9 mm, Porzana Ltd.) or plastic collars with colored beads. All bats were released at site of capture. Sampling and marking procedures followed guidelines of the American Society of Mammalogists (Sikes et al., 2016). Permits for conducting this investigation were provided by the Instituto Nacional de Ecología, Dirección General de Vida Silvestre FAUT.0103 to C. Sánchez-Hernández.

### 2.3. Data analyses

Data were analyzed on three ecological levels: (1) bat assemblages, considering community attributes such as species composition, species richness, abundance, and diversity; (2) functional groups and trophic-

guild structures, considering the relative abundance of these groups; and (3) organismal level, considering the body-condition index.

For analyses of assemblages of bats, we obtained true diversity metrics (Jost, 2006) through individual-based interpolation with 100 randomizations in EstimateS software (Colwell, 2013) for each hurricane condition (pre- and post-hurricane), generally, and for location and habitat. To deal with differences in sampling effort, comparisons were performed with the minimum number of individuals captured in any of the samples. We obtained species richness ( ${}^0D$ ) and Chao1 estimator and their 95% CI. Chao1 was chosen because it is based on abundance and considers rare species. Diversity was analyzed using Shannon exponential ( ${}^1D = \exp(H)$ ) and Simpson inverse index ( ${}^2D = 1/D$ ) and their SD.  ${}^1D$  indicates the number of effective species in the community, that is, the number of equally common species that represent the community considering rare species.  ${}^2D$  indicates the number of dominant species considering the abundance of common species.

Additionally, rank-abundance curves were built for all areas, by location and habitat, before and after the hurricane. These graphs also provide information about richness (number of points), evenness (shape of curve), number of rare species (length of tail), and relative abundance of each species (position upon the line; Feinsinger, 2001). Spearman correlation tests were used to evaluate if rank abundance of bat species were different before and after the hurricane.

Differences in species composition between hurricane conditions, among locations, and among habitats, were analyzed using the Bray-



Curtis dissimilarity method in Biodiversity.R (Kindt and Coe, 2005) and in R software (R Core Team, 2016). In these analyses we used relative-abundance matrices to diminish differences in abundance caused by variations in sampling efforts between pre- and post-hurricane samplings and transformed them with arcsine ( $\arcsin(\sqrt{n})$ ) to diminish the influence of biased caused by probabilities of capturing dominant species.

We evaluated differences in abundance of the most common species: *Pteronotus parnellii*, *A. jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *Glossophaga soricina*, and *Desmodus rotundus*. For this analysis, we calculated the abundance index defined as bats-captured-per m<sup>2</sup>-net per night (BMNN) to consider differences in sampling effort between pre- and post-hurricane samples. BMNN was transformed with  $\ln(n + 1)$ , which is ideal for continuous variables skewed to the right of the curve and because this transformation does not allow zero values. Variations in BMNN were analyzed through mixed general-linear models (mGLM) in STATISTICA (StatSoft, Inc., 2004, version 7, [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)) considering hurricane condition (pre and post), location (Chamela, La Fortuna, and Zapata), and habitat (primary forest, secondary forest, and farmlands) as fixed factors, and season (wet and dry) as the random factor.

For the analysis at the functional group level, we classified the species according to six functional traits (Table 1). By habitat preference following Galindo-González (2004) as adaptable (1): bats that tolerate habitat transformation; vulnerable (2): inhabit forest fragments, but without going out into the open field; and habitat dependent (3): inhabit continuous forest or large fragments, including secondary vegetation or complex agroecosystems. By roost preference as both (cavities and foliage, 1); cavities (2); and foliage (3) based mainly in Hofstede and Fenton (2005) and Sánchez-Hernández et al. (2016). By foraging height level preference as non-preference (1), subcanopy (2) or understory (3) based in literature; in cases where we did not find previous data, we assigned the categories according to our captures in lower and upper mist nets. By trophic guild as insectivore (I), piscivore (P), nectarivore (NE), frugivore-omnivore (FO), frugivore (F), and hematophagous (H), according to Sánchez-Hernández et al. (2016). By dietary specialization as low (1): bats that use several types of resources; intermediate (2): bats that use a type of resource (e.g., insects or fruits), but with a great variety of taxa; and high (3): bats that use a type of resource with little variety, according to Meyer et al. (2008). And by mobility as high (1): they travel > 10 km in a night; intermediate (2): 3–10 km; and low (3): < 3 km. Additional literature consulted is shown in supplementary material (S1).

Differences in proportion of captures of trophic guilds between pre- and post-hurricane samples by location were analyzed through Wilcoxon matched-pairs tests and Spearman correlation ( $r_s$ ). Changes in relative abundance of functional groups between pre- and post-hurricane samples overall, by location, and by habitat were analyzed with the main-effects ANOVA and log function link in generalized linear models (GLZ) in STATISTICA software, for this analysis we selected the best model built with 100 iterations and according to Akaike Information Criterion (AIC).

Additionally, to evaluate changes in relative abundance in relation to body mass (BM) and to compare relation of body mass with changes in relative abundance among functional groups, we performed linear regressions using F-tests to compare slopes before and after the hurricane. For this analysis, mean body mass was transformed with  $\ln$  and relative abundance was normalized with arcsine square-root transformation. Only groups with four or more species were included in these analyses.

To analyze hurricane effects at the organismal level, we evaluated between pre- and post-hurricane samples differences in body condition of the most common species, excluding juveniles and pregnant females, using two methods. (1) We calculated the mean body condition index through the ratio of body mass/forearm length (g/mm; Fleming and Murray, 2009) for before and after the hurricane; the overlapping of 95% CI of the mean body condition index between pre-and post-hurricane samples indicated no significant difference. (2) Following Schulte-Hostedde et al. (2001), we used linear regressions of  $\ln$ -body mass vs  $\ln$ -forearm length for each species testing with Student-*t* or Mann-Whitney-*U* on the residuals of these regressions.

### 3. Results

#### 3.1. Total captures of bats

A total of 487 bats of 17 species were captured with a total sampling effort of 7,091.28 m<sup>2</sup> netting. Dominant species were *A. jamaicensis* ( $n = 129$ ), *A. lituratus* ( $n = 100$ ), *D. rotundus* ( $n = 92$ ), *G. soricina* ( $n = 55$ ), and *P. parnellii* ( $n = 49$ ; Table 1). In pre-hurricane samplings, we captured 184 bats (0.058 bats/m<sup>2</sup> net) of 16 species with a sampling effort of 137 m<sup>2</sup> net-night in May 2015 and 217 m<sup>2</sup> net-night in August, for a total of 3,1834 m<sup>2</sup> netting. During post-hurricane samplings, we captured 303 bats (0.077 bats/m<sup>2</sup> net) of 14 species, with a sampling effort of 217 m<sup>2</sup> net-night and a total of 3907 m<sup>2</sup> netting.

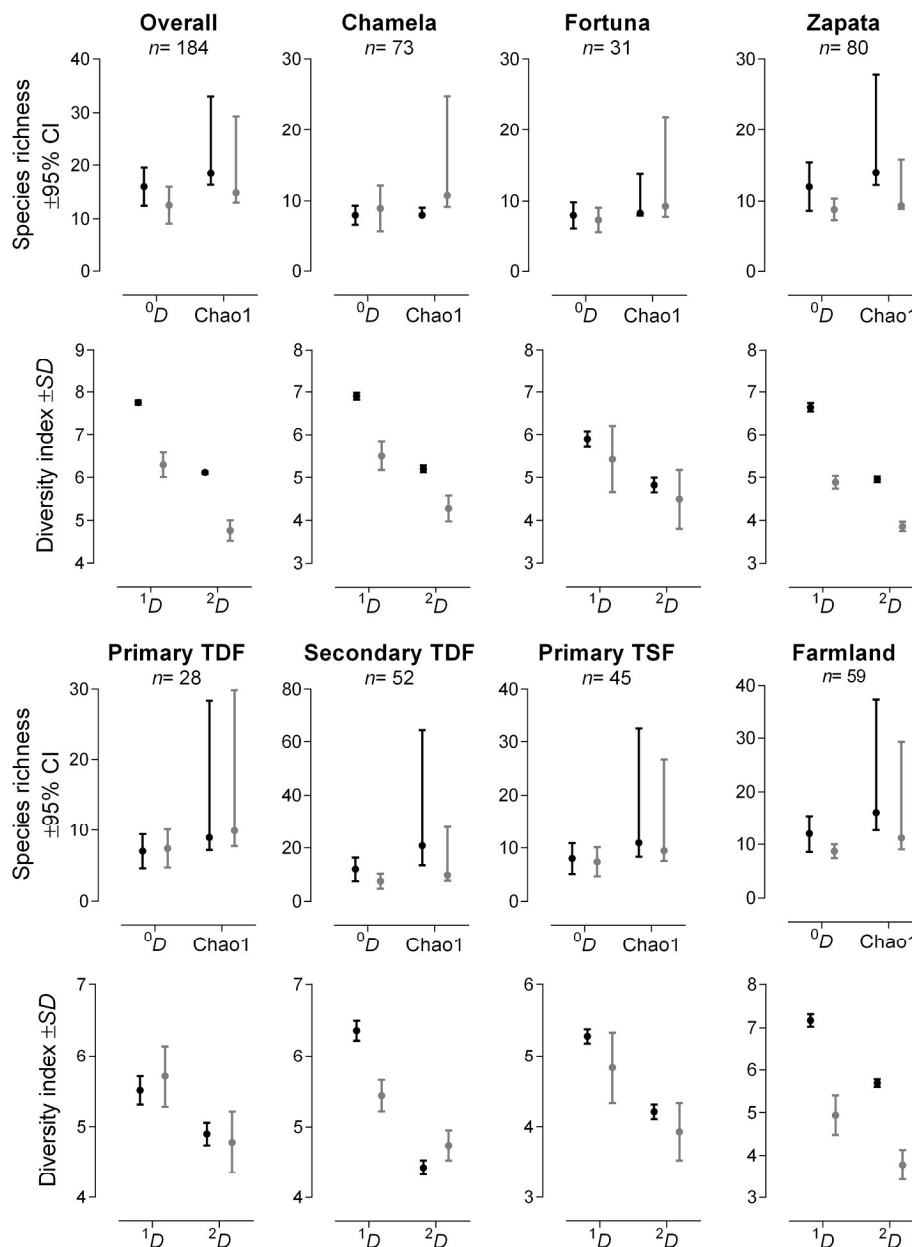
**Table 1**  
Bat species captured in the Chamela-Cuixmala region and functional traits.

Species	<i>n</i>	Habitat preference	Roost preference	Foraging height	Trophic guild	Diet specialization	Mobility	VI <sup>1</sup>	BM
<i>Artibeus jamaicensis</i>	129	AD (1)	Both (1)	No preference (1)	FO (3)	Int (2)	High (1)	9	37.4
<i>Artibeus lituratus</i>	100	AD (1)	Both (1)	No preference (1)	FO (3)	Low (1)	High (1)	8	55.8
<i>Desmodus rotundus</i>	92	AD (1)	Cavities (2)	Understory (3)	H (2)	High (3)	High (1)	12	33.1
<i>Glossophaga soricina</i>	55	AD (1)	Both (1)	No preference (1)	NE (4)	Low (1)	Int (2)	10	10.4
<i>Pteronotus parnellii</i>	49	AD (1)	Cavities (2)	Understory (3)	I (1)	Int (2)	Int (2)	11	15.2
<i>Dermanura phaeotis</i>	19	AD (1)	Foliage (3)	No preference (1)	FO (3)	Low (1)	Int (2)	11	12.2
<i>Dermanura tolteca</i>	10	VU (2)	Both (1)	No preference (1)	F (5)	Int (2)	Low (3)	14	13.3
<i>Sturnira parvidens</i>	7	AD (1)	Cavities (2)	Understory (3)	FO (3)	Low (1)	Low (3)	13	17.3
<i>Glossophaga commissarisi</i>	5	AD (1)	Both (1)	Understory (3)	NE (4)	Low (1)	Low (3)	13	8.5
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	5	AD (1)	Cavities (2)	Understory (3)	NE (4)	Low (1)	High (1)	12	25.9
<i>Centurio senex</i>	5	VU (2)	Foliage (3)	No preference (1)	F (5)	High (3)	Int (2)	16	19.6
<i>Pteronotus personatus</i>	2	VU (2)	Cavities (2)	No preference (1)	I (1)	High (3)	Int (2)	11	9.1
<i>Noctilio leporinus</i>	2	DE (3)	Both (1)	Understory (3)	P (3)	Low (1)	Int (2)	13	72.0
<i>Glossophaga morenoi</i>	2	AD (1)	Both (1)	Understory (3)	NE (4)	Low (1)	Low (3)	13	9.7
<i>Dasypterus intermedius</i>	2	VU (2)	Foliage (3)	Subcanopy (2)	I (1)	Int (2)	Low (3)	13	9.8
<i>Rhogeessa parvula</i>	2	VU (2)	Both (1)	Understory (3)	I (1)	High (3)	Low (3)	13	4.0
<i>Saccopteryx bilineata</i>	1	DE (3)	Cavities (2)	Subcanopy (2)	I (1)	High (3)	Low (3)	14	7.4

For explanation about category assignment and literature consulted see the methods section in the text and supplemental material (S1).

*n*: number captured, AD: adaptable, VU: vulnerable, DE: dependent, FO: frugivores-omnivores, F: frugivores, NE: nectarivores, I: insectivores, H: hematophagous, P: piscivores, Int: intermediate, BM: mean body mass (g).

<sup>1</sup>Vulnerability index was obtained from the sum of assigned numbers in parenthesis in each functional trait.



**Fig. 2.** Species richness, diversity, and evenness for the whole area, by location and by habitat, before (dark circles) and after (gray circles) Hurricane Patricia.  $^0D$ : specific richness,  $^1D$ : order 1 or Shannon exponential ( $\exp(H)$ ),  $^2D$ : order 2 or Simpson inverse index ( $1/D$ ),  $n$ : number of individuals in which the comparison is performed.

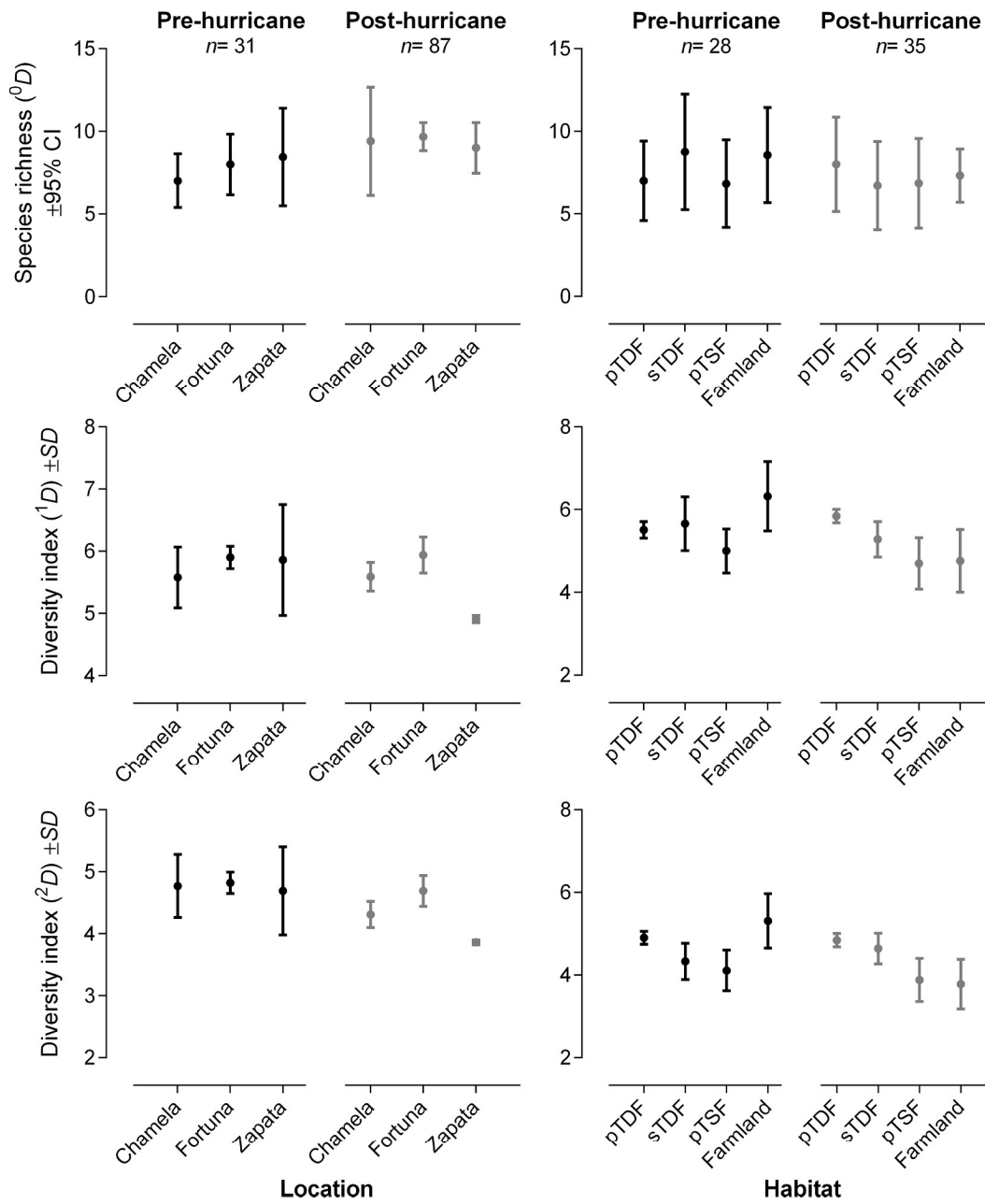
### 3.2. Assemblage level

Only in Chamela there was a slight increase in species richness ( $^0D$ ) after the hurricane according to the Chao1 estimator (8.03–9.06 vs 9.18–24.80), but not to the  $^0D$  index (6.66–9.34 vs 5.74–12.15; Fig. 2). Differences in  $^0D$  among locations and habitats were not significant, neither before nor after the hurricane (Fig. 3). In contrast, diversity metrics ( $^1D$  and  $^2D$ ) decreased overall, in Chamela and Zapata, in secondary TDF (only  $^1D$ ), and in farmlands (Fig. 2). Among locations  $^1D$  and  $^2D$  were similar before the hurricane; but after it, values were significantly lower in Zapata. In the comparison among habitats,  $^2D$  was greater before the hurricane in primary TDF and farmlands compared with TSF. After the hurricane,  $^1D$  and  $^2D$  were greater in primary TDF than in TSF and farmlands (Fig. 3).

Major changes in species composition occurred in Zapata (41.6%), secondary TDF (43.3%), and farmlands (39.5%). Before the hurricane, there was more distance in species composition between Fortuna and

Zapata (58.3%) and after the hurricane, this distance decreased to 27%. We detected more distance in species composition between secondary TDF and farmlands areas (42.6%) and less distance between primary TDF and primary TSF (25.8%) before the hurricane. After the hurricane, there was more distance between primary TDF and farmlands (39.7%) and less between primary and secondary TDF (25.0%). Comparisons among locations and habitats showed an increase in species composition similarity, except between primary TDF and primary TSF, and primary TDF and farmlands, in which the similarity decreased (Table 2).

The hierarchy among the most common species changed in the three communities (Chamela:  $r_s = 0.61$ ,  $P = 0.11$ ; Fortuna:  $r_s = 0.60$ ,  $P = 0.17$ ; Zapata:  $r_s = -0.40$ ,  $P = 0.26$ ). In most cases the unshared species were the rarest or there were fewer captured such as *S. bilineata*, *N. leporinus*, and *D. intermedius* (S2). Major changes in relative abundance were an 17% increase after the hurricane for *A. jamaicensis* and 11% for *A. lituratus*, and 17% decrease for *G. soricina* (S2a). In Chamela,



**Fig. 3.** Species richness, diversity, and evenness, among locations and habitats, before (dark circles) and after (gray circles) Hurricane Patricia. <sup>0</sup>D: specific richness, <sup>1</sup>D: order 1 or Shannon exponential ( $\exp(\hat{H})$ ), <sup>2</sup>D: order 2 or Simpson inverse index ( $1/D$ ), *n*: number of individuals in which the comparison is performed, pTDF: primary tropical deciduous forest, sTDF: secondary tropical deciduous forest, pTSF: primary tropical semideciduous forest.

**Table 2**

Bray-Curtis Dissimilarity (%) in species composition of bat assemblages between hurricane conditions (before vs after Hurricane Patricia), general, by locality, and by habitat; and among localities and habitats, before and after the hurricane.

	Before vs after	Before hurricane		After hurricane			
General	22.3						
Locality		Fortuna	Zapata		Fortuna	Zapata	
Chamela	22.1	38.4	32.4		30.2	26.8	
Fortuna	39.5		58.3			31.0	
Zapata	41.6						
Habitat		pTSF	sTDF	Farmland	pTSF	sTDF	Farmland
Primary TDF	30.3	25.8	29.8	28.5	27.0	25.0	39.7
Primary TSF	18.5		34.0	37.3		28.1	31.7
Secondary TDF	43.3			42.6			32.2
Farmland	39.5						



greatest changes were in relative abundance of *A. jamaicensis* (21% increase) and *D. rotundus* (11% decrease). In La Fortuna, greatest changes occurred in *A. jamaicensis* (21% increase). In Zapata, greatest changes were in *A. lituratus* (33% increase) and *G. soricina* (23% decrease; S2).

A decrease after the hurricane in species richness and greater changes in evenness were in secondary TDF and farmlands (S2). The hierarchy among the most common species changed in primary TDF ( $r_s = -0.03$ ,  $P = 0.47$ ), in secondary TDF ( $r_s = -0.67$ ,  $P = 0.8$ ), and farmlands ( $r_s = 0.20$ ,  $P = 0.37$ ), but it did not change in TSF ( $r_s = 0.84$ ,  $P = 0.02$ ). Relative abundance of *G. soricina* decreased in primary TDF (14%), secondary TDF (25%), and farmlands (19%); *A. jamaicensis* increased in primary TDF (27%) and secondary TDF (26%); *D. rotundus* decreased in primary TDF (18%) and secondary TDF (20%); and *P. parnellii* increased in secondary TDF (15%) but decreased in farmlands (13%). *Saccopteryx bilineata* and *P. personatus* were exclusively captured in secondary TDF; *N. leporinus*, *L. yerbabuena*, and *D. intermedius* were only captured in farmlands; *G. morenoi* was captured in TSF and farmlands; *D. tolteca* in primary and secondary TDF and farmlands; and *R. parvula* in secondary TDF and farmlands (S2).

mGLM analyses showed that BMNN of *P. parnellii* and *D. phaeotis* were not affected either by the hurricane, habitat, or season. Meanwhile, *A. jamaicensis* and *A. lituratus* were more abundant after the hurricane (pre: 0.26, post: 1.86 BMNN;  $P = 0.003$ , and pre: 0.55, post: 1.25 BMNN;  $P = 0.01$ , respectively) and in the rainy season (dry: 0.66, rainy: 1.91 BMNN;  $P = 0.004$ , and dry: 0.35, rainy: 1.58 BMNN;  $P < 0.001$ , respectively), *G. soricina* and *D. rotundus* had a marginal difference in their captures among locations, *G. soricina* was more abundant in Zapata (Chamela: 0.49, La Fortuna: 0.17, Zapata: 0.93 BMNN;  $P = 0.05$ ), and *D. rotundus* was less abundant in La Fortuna (Chamela: 1.34, La Fortuna: 0.25, Zapata: 0.93 BMNN;  $P = 0.05$ ).

### 3.3. Structure of trophic guilds

In the whole area, relative abundance of the FO guild increased 27.4% after the hurricane, while abundance of the NE guild decreased 17.2%. However, the correlation showed no significant change in trophic structure before and after the hurricane ( $r_s = 0.812$ ,  $P = 0.036$ ). In Chamela, structure in abundance of guilds was maintained ( $r_s = 1.0$ ,  $P = 0.008$ ) despite the increment of 23.4% of FO bats. In La Fortuna, the correlation was not significant ( $r_s = 0.486$ ,  $P = 0.178$ ), indicating that there were significant changes in structure of guilds. In this location, hematophagous bats were captured only after the hurricane (9.2%) and the insectivore guild decreased 9.8%. Greater changes were in Zapata ( $r_s = 0.564$ ,  $P = 0.2$ ) where the FO guild increased 42.9% and the NE guild decreased 29.4% after the hurricane (S3).

### 3.4. Functional groups

There were significant differences in relative abundance of bats at the trophic level and mobility between pre- and post-hurricane samplings (Table 3). In general, relative abundance of hematophagous bats, the NE guild, and bats with intermediate mobility decreased, while FO, frugivorous bats, and bats with great mobility increased (Fig. 4a, b). In Chamela, relative abundance of NE and FO guilds increased, while hematophagous bats, insectivorous bats, and bats with less dietary specialization decreased. In La Fortuna, NE, FO, and bats with intermediate and great dietary specialization increased, while insectivores and bats with less dietary specialization decreased. In Zapata, hematophagous bats, NE, bats with intermediate dietary specialization, and with low and intermediate mobility decreased; while, frugivorous bats and bats with great mobility increased. In comparison with other locations, Zapata was the only location where mobility was important (Fig. 4).

In primary TDF, none of the models showed effects of functional groups in changes of relative abundance of bats, indicating that changes were not related to functional group. Only in primary TSF, the foraging

level was important; understory foragers decreased, while bats that foraged in both subcanopy and understory increased. In primary TSF, bats with less dietary specialization and intermediate mobility decreased, bats with intermediate dietary specialization and with low mobility increased. In secondary TDF, FO bats increased and hematophagous decreased and only bats with intermediate dietary specialization increased. Finally, in farmlands, four functional traits were significant: roost preference (only in this habitat), trophic level, dietary specialization, and mobility. In this habitat, bats that take refuge in foliage, frugivorous, bats with great dietary specialization and great mobility increased, while those take refuge in cavities, NE, with intermediate dietary specialization and intermediate mobility decreased (Fig. 5).

### 3.5. Body mass

There was a positive correlation between BM and relative abundance, both before and after Hurricane Patricia, the species with larger BM were dominants, except in Fortuna and in primary TDF, and the slopes did not change between pre- and post-hurricane samplings (S4). Changes in relative abundance after the hurricane were positively correlated with BM only in Zapata, which indicated that relative abundance in this location decreased for small species in post-hurricane samplings, while it increased for larger species (S5).

In the whole area, changes in relative abundance showed a positive relation with BM grouping by foraging height. Non-preference level foragers increased their abundance according to their BM. Abundance of *G. soricina* decreased more than expected for its BM, while abundance of *A. jamaicensis* increased more than expected (Fig. 6a). In Chamela, understory foragers decreased in relative abundance as BM increased (Fig. 6b). In farmlands, a relation regarding habitat preference and foraging high was detected; the smallest species decreased, while the largest species increased in relative abundance, regardless of habitat preference (Fig. 6c), and in non-preference foragers, relative abundance of the smallest species decreased and that of the largest increased after the hurricane (Fig. 6d).

### 3.6. Body condition

Contrary to what was expected, none of the tested species showed a reduction in their mean body condition index (S6a). The only significant difference on residuals between pre- and post-hurricane samplings were in *P. parnellii* ( $t = 3.10$ ,  $P = 0.003$ ), indicating that after the hurricane this species had a better body condition (S6b).

## 4. Discussion

### 4.1. Species richness and diversity

As we expected, species diversity decreased in locations crossed by the eye of the Hurricane Patricia (Chamela and Zapata) and farmlands but not species richness. This indicates that although the number of species was maintained, abundance per species changed, and some dominant species became less abundant (e.g. *G. soricina*). Other studies also reported that near the eye of hurricanes there is greater damage to flora, terrestrial mammals (Ramírez-Barajas et al., 2012), and diversity of phyllostomid bats (Tapia-Palacios et al., 2018). Changes in diversity, but not in species richness, of rodents and phyllostomid bats were also detected after hurricane impacts along the Cuitzmala River in Jalisco, Mexico (Tapia-Palacios et al., 2018), and in avian communities on the coasts of the Gulf of Mexico and the Atlantic Coast of the USA (Rittenhouse et al., 2010). Also, Sánchez-Hernández and Romero-Almaraz (1995) observed similar richness of bats before and after Hurricane Gilberto (category 5) in Campeche and Tabasco, Mexico.

Different impact of the hurricane was also detected in habitats; more notable changes occurred in secondary TDF and farmlands.

**Table 3**

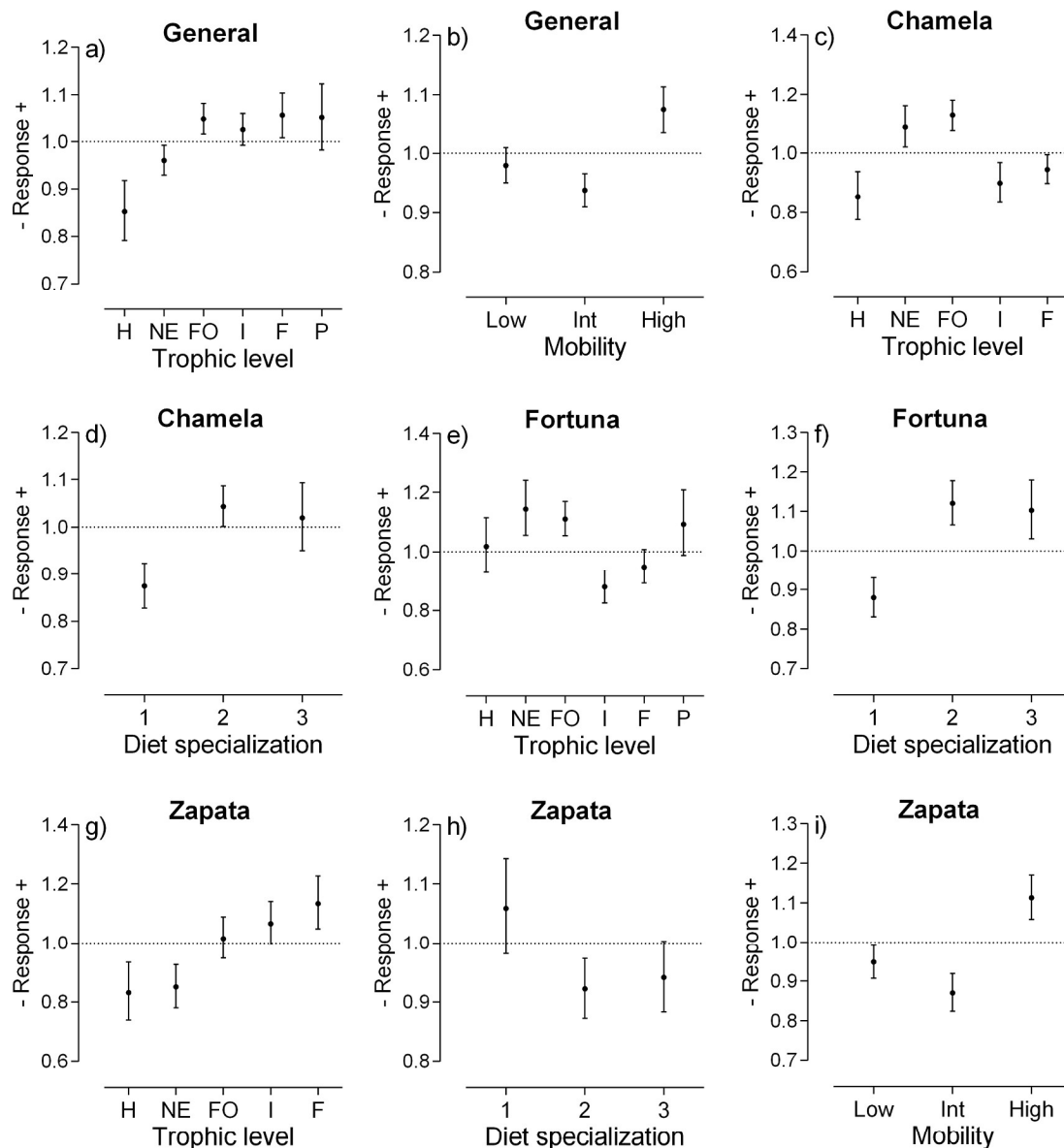
Best models of main-effects ANOVA built to evaluate the effect of functional traits on changes in relative abundance (y) of bats after Hurricane Patricia. Distribution: normal, link function: log. TDFsec: secondary tropical deciduous forest, TSFprim: primary tropical semideciduous forest.

Model	df	AIC	L.Ratio	p
General: $y \sim$ trophic level + mobility	7	-53.2	26.1	> 0.001
Locality				
Chamela: $y \sim$ trophic level + diet specialization	6	-30.6	20.1	0.003
Fortuna: $y \sim$ trophic level + diet specialization	7	-27.7	19.0	0.008
Zapata: $y \sim$ trophic level + diet specialization + mobility	8	-32.3	27.0	> 0.001
Habitat				
TDFsec: $y \sim$ trophic level + diet specialization	6	-27.7	25.0	> 0.001
TSFprim: $y \sim$ foraging + diet specialization + mobility	5	-36.1	22.2	> 0.001
Farmland: $y \sim$ roost + trophic level + diet specialization + mobility	11	-51.1	43.9	> 0.001

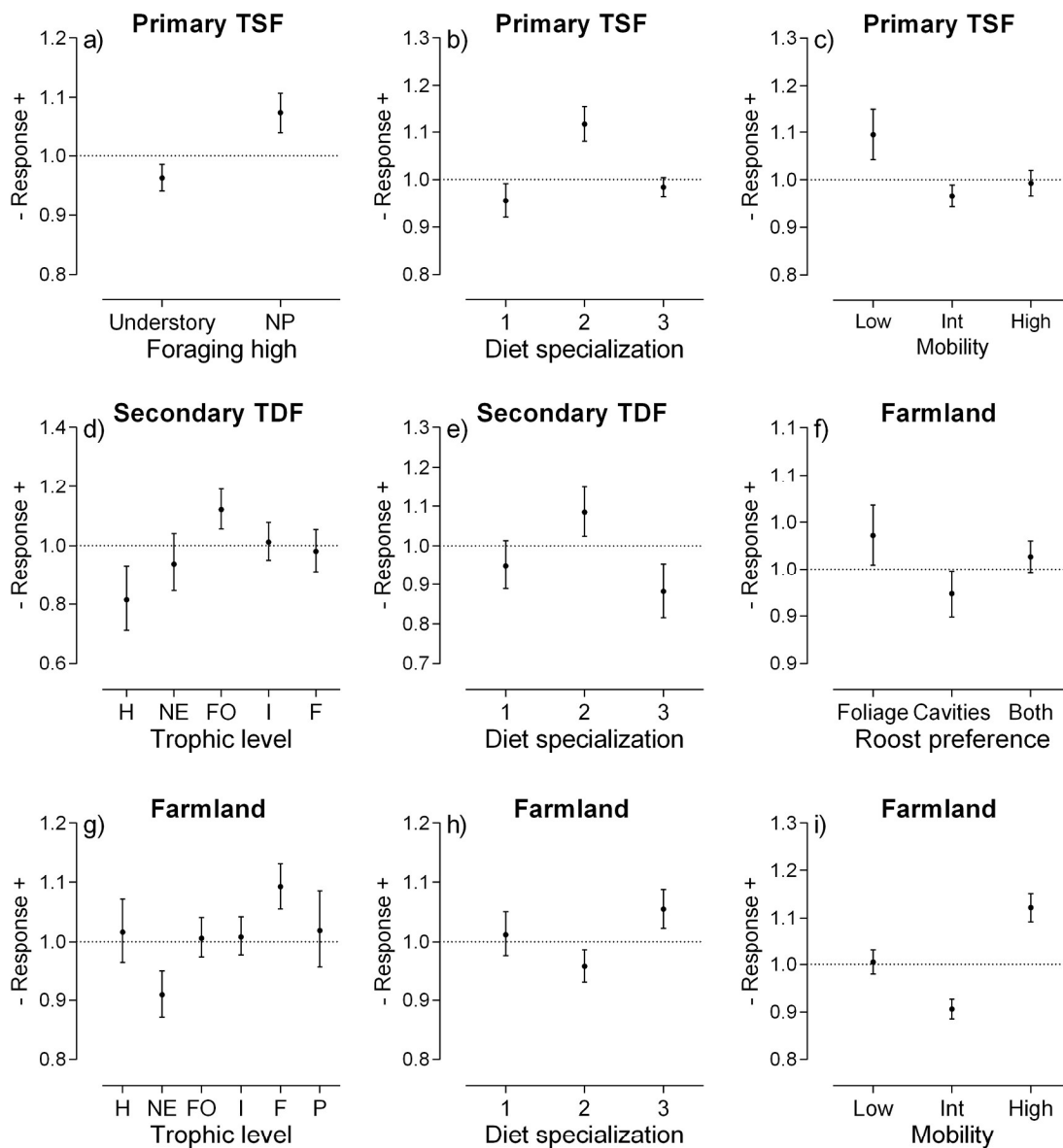
Although there was a slight decrease in number of equally common species (<sup>1</sup>D) in secondary TDF, dominance (<sup>2</sup>D) and species composition were similar to primary TDF after the hurricane. This may indicate the importance of secondary forest for maintenance of diversity or to counteract the effects of natural disturbances. In fact, a large number of

chiropterophilic trees (e.g., *Acacia farnesiana* and *Cordia alliodora*; Ávila-Cabadilla et al., 2012) in secondary TDF seem to be quite resilient to impacts of hurricanes (Bhaskar et al., 2018; Jimenez-Rodríguez et al., 2018) explaining the resilience of the bat community in this forest.

Primary TSF and farmlands were heavily affected and showed a



**Fig. 4.** Predicted means and their 95% confidence interval of the changes in the relative abundance of species (response) in functional groups, general and by location, according to the best models built through main effects GLM. FO: frugivore-omnivores, F: frugivores, NE: nectarivores, I: insectivores, H: hematophagous, P: piscivores, Int: intermediate mobility.



**Fig. 5.** Predicted means and their 95% confidence interval of changes in relative abundance of species (response) in functional groups, by habitat, according of the best models built through main effects GLM. TSF: tropical semideciduous forest, TDF: tropical deciduous forest, NP: no preference by roost type, FO: frugivore-omnivores, F: frugivores, NE: nectarivores, I: insectivores, H: hematophagous, P: piscivores, Int: intermediate mobility.

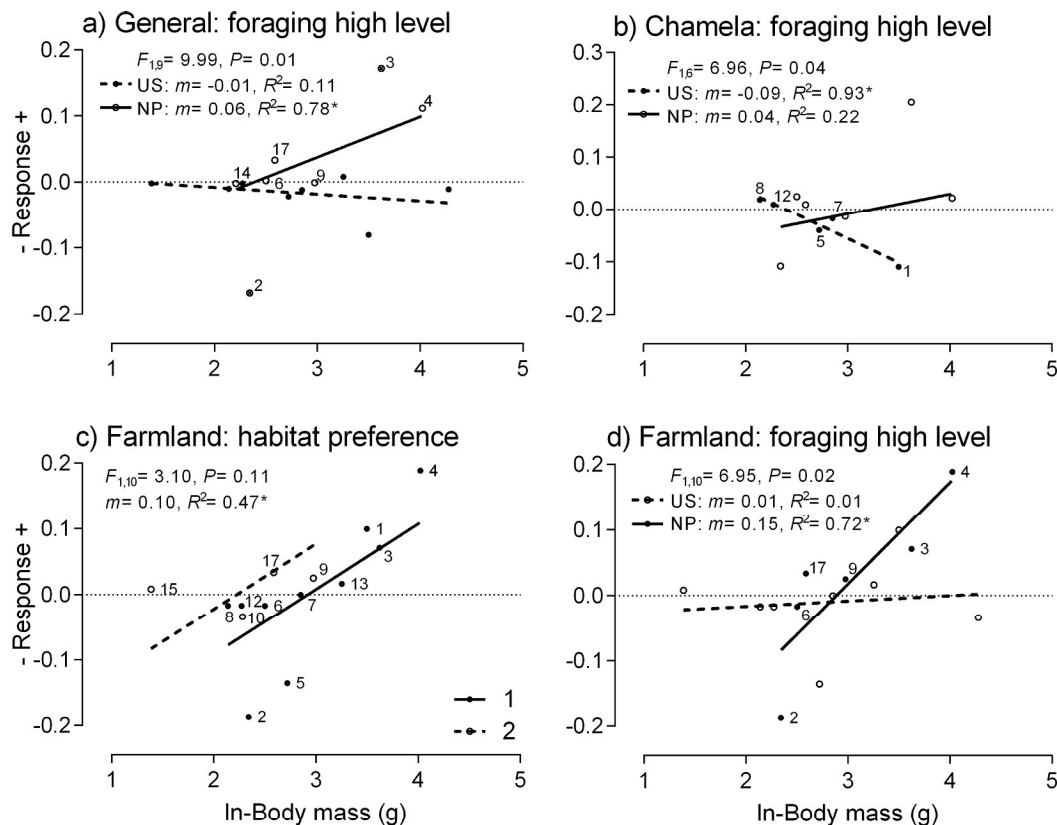
decrease in diversity after the hurricane and diversity was lower relative to primary TDF. Although the decrease in diversity inside primary TSF was not significant it was lower than primary TDF after the hurricane. A less diversity of bats in TSF compared to TDF was previously reported by [Chavez and Ceballos \(2001\)](#), so that this could be the common structure among these forests. Another probable cause of greater bat diversity in TDF is the greater decrease in fruiting and flowering in in TSF than TDF after Hurricane Patricia ([Renton et al., 2018](#)). Some of these fruits and flowers are food resources for bats and could have sustained a greater diversity of bats in TDF after the hurricane. Meanwhile, the decrease in diversity in farmlands confirm the vulnerability of communities of bats in farmlands, probably associated with a greater scarcity of resources (food and roosts).

#### 4.2. Species composition

As we expected, species composition remained stable in Chamela, between pre- and post-hurricane samplings, compared with La Fortuna and Zapata; despite the decrease in diversity of bats. Similarly, there

were fewer changes in species composition in primary TSF. Community structure in landscapes with continuous native forest appears to remain more stable after disturbances, like droughts affecting birds ([Haslem et al., 2015](#)) or habitat fragmentation for bats ([García-García and Santos-Moreno, 2014](#)). The BRCC maintains a large area of native forest, and the number of trees that remained after Hurricane Patricia appeared to have been enough to provide roosts and food for bats, maintaining the species composition.

In most cases, species composition became more similar after the hurricane among locations and habitats, suggesting that hurricanes may cause an even distribution of species among areas. This effect occurred after Hurricane Patricia for communities of avian raptors, which was explained by biotic homogenization ([Martínez-Ruiz and Renton, 2018](#)), in which an increase in taxonomic similarity of biotas generally occurs by the increase of generalist and widespread species and the loss of specialist or endemic species through different ecological mechanisms ([Olden and Poff, 2003](#); [Olden, 2006](#)). A mechanism of biotic homogenization may be habitat expansion in which, after some disturbances, animals can expand their areas of activity to explore and exploit



**Fig. 6.** Significant body mass-response (changes in relative abundance) relations by functional groups. US: understorey foragers, NP: non-preference by foraging high level. 1: *Desmodus rotundus*, 2: *Glossophaga soricina*, 3: *Artibeus jamaicensis*, 4: *Artibeus lituratus*, 5: *Pteronotus parnellii*, 6: *Dermanura phaeotis*, 7: *Sturnira parvidens*, 8: *Glossophaga commissarisi*, 9: *Centurio senex*, 10: *Dasypterus intermedius*, 11: *Noctilio leporinus*, 12: *Glossophaga morenoi*, 13: *Leptonycteris yerbabuena*, 14: *Pteronotus personatus*, 15: *Rhogeessa parvula*, 16: *Saccopteryx bilineata*, 17: *Dermanura tolteca*.

alternative habitats when searching for resources. For example, it has been suggested that hurricanes have caused dispersal of individual *A. jamaicensis* from Cayman Brac Island to Grand Cayman Island ( $\geq 140$  km distance) after Hurricane Ivan (Fleming and Murray, 2009), of *S. rufum* among islands in the Caribbean Sea (Gannon and Willig, 2010), and Thomas's yellow-shouldered bat (*Sturnira thomasi*) and Guadeloupean big-eyed bat (*Chiroderma improvisum*) toward Monserrat Island in the Lesser Antilles after Hurricane Hugo (Pedersen et al., 2010). Although it has not been possible to demonstrate whether these dispersals are active (made by bats) or passive (caused by hurricanes), previous studies have shown that bats can expand their foraging areas in habitats with naturally less available food resources (*A. jamaicensis*; Morrison, 1978) or after hurricanes (*S. rufum*; Gannon and Willig, 1994). So that, regardless of dispersal mechanism, species composition can be more similar between nearby areas after a hurricane due to dispersal of individuals. Herein, not only composition of species of bats resulted in more similarity among locations after the hurricane, but also the relative abundance of common species such as *P. parnellii*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *S. parvidens*, and *D. rotundus*; all generalist or widespread species.

#### 4.3. Trophic guilds and functional groups

We expected that the decrease in flowering and fruiting after hurricanes Jova and Patricia in TDF and TSF (Renton et al., 2018) would cause a decrease in abundance of nectarivorous and frugivorous bats. However, this pattern was seen only in the nectarivore guild, mainly in *G. soricina*, a generalist and opportunistic species in its roosting and habitat preferences, with a low dietary specialization, apparently not affected by some disturbances, such as logging and habitat conversion, and that can occur in a great variety of successional stages as well as in

primary forest (Willig et al., 2007; Ávila-Cabadilla et al., 2009; García-García and Santos-Moreno, 2014). All this would seem contradictory; however, *G. soricina* is also a small bat, with a relatively small home range with distance flights of 2–3 km (Aguilar et al., 2014), and lower reproductive rate than species of *Artibeus*, so apparently disturbances may affect it more than other species in spite of its generalist habits and wide distribution. Similarly, previous studies have shown that species with less mobility are more sensitive to habitat fragmentation (Meyer and Kalko, 2008; Holbech, 2013), and Quesada et al. (2004) showed that *G. soricina* and *M. harrisoni* were more affected than *L. yerbabuena*, a species larger and more mobile, by habitat disruption in Chamela. This may have strong indirect consequences even on the reproductive success of Neotropical trees (e.g., *Ceiba grandiflora*) when there are decreasing visits by bats to flowers and fruit in TDF fragments (Quesada et al., 2004). So, the interaction between major natural and anthropic disturbances may be affecting even species apparently resilient species and in other ecological aspects beyond their abundance, for example, a recent study determined that the genetic diversity of *G. soricina* decreases with conversion of natural vegetation to agriculture, pastures, or urban areas (Collevatti et al., 2020).

The downfall of a high-intensity hurricane homogeneously affects larger areas when compared to habitat fragmentation, logging, or habitat modifications. Hurricanes can affect species other than those with low mobility and dependent on certain vegetation, independent of their generalist behavior. A hurricane may induce a decrease in availability of resources, causing fauna to increase their energetic cost when searching for those resources. Small bats such as *G. soricina*, could be forced to expand their search at a greater cost, which will not outweigh the benefits (Quesada et al., 2004). At the functional level, data show that relative abundance of bats with intermediate mobility decreased, while those with great mobility increased. Also, a greater decrease in



flowering more than in fruiting in TDF after Hurricane Patricia (Renton et al., 2018) could have affected more nectarivores than frugivores, even greater in the most disturbed sites, Zapata, and farmlands.

The abundance of frugivorous bats (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, and *D. phaeotis*) was not affected by the hurricane, neither individually nor by functional group. These results are contrary to the effect reported after hurricanes on islands. For example, abundance of *A. jamaicensis* decreased after hurricanes Hugo and Georges (category 3), recovering after two and four years, respectively (Gannon and Willig, 1994; Fleming and Murray, 2009; Pedersen et al., 2010). Differences may be due to a greater recovery or resilience capacity of FO species due to their greater mobility and ability to use different resources (Morrison, 1978; Evelyn and Stiles, 2003), and because continental regions offer more opportunities to move into other areas less affected and with more resources in comparison with insular lands, especially for those species with great mobility. The increase in abundance FO species in sites with some degree of disturbance (e.g., logging) has been previously reported and it has been attributed to the increase in abundance of bat-dispersed, pioneer, fruiting plants (Clarke et al., 2005). The increase in light and soil resources after hurricanes (Gavito et al., 2018) can allow pioneer plants to grow, giving greater availability of resources and survival opportunity to the fauna. Despite the decrease in fruiting after Hurricane Patricia reported by Renton et al. (2018), it is possible that some pioneer plants were fruiting during our surveys in more distant and less affected sites, providing food for FO species and promoting a greater abundance. The polyestrous reproductive pattern in these bats (Sánchez-Hernández et al., 2016) results in a greater reproductive rate, which may also contribute to fast recovery of population size after disturbances.

We expected less impact on insectivorous bats in relation to frugivorous and nectarivorous. Data showed that the number of insectivores decreased in Chamela and La Fortuna and remained the same in Zapata. Specifically, abundance of *P. parnellii* was not affected by any of the evaluated variables and their body condition after the hurricane may indicate that this species was benefited by this. Hurricanes can also provide new niches (Rittenhouse et al., 2010) and increase primary production, abundance, or biomass of certain organisms, such as insects. Insects can be benefited by humidity, persistence of larvae and pupae, and the flush of new leaves and litter formed in the months following hurricanes (Waide, 1991). In fact, density and abundance of insects increased after Hurricane Patricia (Novais et al., 2018). In addition to the increase in availability of insects, the roosting behavior may benefit some species. In the Chamela region, *P. parnellii* roosts mainly in a large cave on an island near the coast (Isla Don Panchito; Stoner, 2002) and caves may be less affected by hurricanes than trees or branches. Another probable cause is time of landfall of the hurricane (October). This species has one breeding period per year (Sánchez-Hernández et al., 2016) and at the time hurricanes made landfall all individuals of this species were adults, so disturbances caused by the hurricane did not represent problems finding their feeding areas. Few or no effects of hurricanes on insectivorous bats were reported for *Macrotus waterhousii* after hurricanes Frances and Jeanne in the Bahamas (Fleming and Murray, 2009) and insectivorous birds after Hurricane Gilbert in Jamaica (Wauer and Wunderle, 1992). Additionally, Wolff et al. (2009) reported that in Illinois vespertilionid bats used both impacted and non-impacted areas after a tornado for foraging and roosting.

The only hematophagous bat in the region is *D. rotundus*, which decreased in abundance in Chamela, primary and secondary TDF after the hurricane, and increased in La Fortuna. These changes may be caused by changes in foraging patterns due to: 1) vegetation damages, changes in livestock management, or both, 2) by their roosting habits in the region, consisting of culverts and irrigation tunnels, which could be filled with water after hurricanes, changing microclimatic conditions inside the roost, or 3) by its low reproductive rate, which causes a slow recovery. According to local people of Zapata, Hurricane Patricia

decreased availability of pastures for cattle, so they fed them with supplemental feeding for up to two years after the hurricane; this decreased accessibility to food by vampire bats.

We expected a major impact on species that roost in foliage, with lower mobility, and greater dietary specialization. Our overall results showed a decrease in abundance of nectarivorous bats, with intermediate mobility and preference for cavities. Unfortunately, many bats with a low mobility (e.g., *G. morenoi*, *D. intermedius*, *R. parvula*, and *S. bilineata*), foliage roosting preference (*D. intermedius* and *C. senex*), or great dietary specialization (*R. parvula* and *S. bilineata*) have naturally low abundance and it is difficult to assess their vulnerability to disturbance through statistical tests. However, it has already been shown that these species with naturally low abundance have a greater risk of local extinction due to disturbances such as habitat fragmentation (García-García et al., 2014).

#### 4.4. Body size

It has been suggested that larger species have a greater risk of extinction than smaller species (Henle et al., 2004) and that these are more vulnerable to hurricanes (Jones et al., 2001). This prediction is contrary to our results in which the most vulnerable bats were the smaller, but the effects on their abundance were related with the location, and with ecological traits such as the trophic guild and foraging level. In general, abundance of larger species increased after Hurricane Patricia. In contrast, in the most conserved location (Chamela), the smallest understory bats were benefited compared with the largest. This may indicate that primary protected forests offer protection against disturbances and allow a greater recovery of small vulnerable species. In similar form, larger bats were more resilient to logging disturbance of dry forest in Ghana (Holbech, 2013). In anurans and lizards, some small species were affected by Hurricane Jova, others were not, and it was reported that the impact depended on functional group, affecting more small arboreal lizards (Suazo-Ortuño et al., 2018). More research is needed concerning the impact of natural disturbances on body sizes because the effects are different according to type of disturbance and interactions among disturbances (Johst and Brandl, 1997). Moreover, it is necessary to consider ecological traits to predict species sensitivity to disturbance (Henle et al., 2004).

## 5. Conclusions

Short-term data indicate that bats are good indicators of disturbance by hurricanes and land-use changes. The effects of these disturbances may be identified through diversity parameters, changes in species composition, in relative abundance of some species, functional groups, and body sizes. Greater changes and more marked differences were observed in more anthropic and naturally disturbed sites, which suggest a greater vulnerability of assemblages of bats in the most disturbed habitats. All analyses suggested that nectarivorous bats are more impacted by hurricanes. Other functional groups affected were the smallest bats, with low mobility and with preference for understory and cavities, but these effects were lower in the protected forest. We suggest that future research aiming to identify the species most vulnerable to disturbance consider reproductive patterns and life history, and some other indicators such as genetic diversity, sexual ratio, birth time, and social behaviors, among others. Long-term studies will permit us to distinguish natural variations (e.g., annual and seasonal) from the effects of disturbances (natural and anthropic), to evaluate the post-disturbance recovery of diversity and abundance, and to predict future consequences of natural disturbances and their increase; therefore, it is vital to perform these studies at various ecological levels. The results suggest that natural protected areas, such as Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, but also primary and secondary forest remnants outside protected areas, are required to reduce the impact of hurricanes. Therefore, it is essential that forests are kept as natural as

possible and that reforestation and restoration efforts prioritize protection of species that are vulnerable during future major disturbances.

### CRedit authorship contribution statement

**Luz María Sil-Berra:** Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Investigation, Writing - original draft, Project administration. **Cornelio Sánchez-Hernández:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Resources, Supervision. **María de Lourdes Romero-Almaraz:** Conceptualization, Writing - original draft, Visualization, Writing - review & editing. **Víctor Hugo Reynoso:** Conceptualization, Methodology, Writing - review & editing.

### Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

### Acknowledgments

Fieldwork was largely supported by F. Novoa, S. Ibarra, E. Morales, J. R. Carlin, A. Cruz, J. G. Rocha, S. Cano, E. A. Zavala, A. Gallegos, and A. Lira. We especially thank Mrs. Eva Robles Jimenez and her family for their attention in Francisco Villa during fieldwork. We thank T. L. Best, Verónica Vrátný, and R. Owen for reviewing the manuscript in English and personnel of the Estación de Biología Chamela of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for the logistical support during fieldwork. Field research was supported by the Instituto de Biología, UNAM. Idea Wild Association donated mist-nets and other supplies for field research. LMSB was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) scholarship (grant 400 449) and by the Southwestern Association of Naturalists (SWAN) through the Howard McCarley Award in 2016.

### Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118596>.

### References

- Aguilar, L.M.S., Bernard, E., Machado, R.B., 2014. Habitat use and movements of *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Neotropical savannah. *Zoologia (Curitiba)* 31, 223–229. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000300003>.
- Alvarez, T., Alvarez-Castañeda, S.T., López-Vidal, C.J., 1995. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. 65 p.
- Ameca y Juárez, E.I., Mace, G.M., Cowlshaw, G., Cornforth, W.A., Pettorelli, N., 2013. Assessing exposure to extreme climatic events for terrestrial mammals. *Conserv. Lett.* 6, 145–153. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00306.x>.
- Ávila-Cabadilla, L.D., Stoner, K.E., Henry, M.I., Álvarez, M.Y., 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 258, 986–996. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.011>.
- Ávila-Cabadilla, L.D., Sanchez-Azofeifa, G.A., Stoner, K.E., Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Portillo-Quintero, C.A., 2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE* 7 (4), e35228. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035228>.
- Bellingham, P.J., 2008. Cyclone effects on Australian rain forests: An overview. *Austral Ecol.* 33, 580–584. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01914.x>.
- Bhaskar, R., Arreola, F., Mora, F., Martínez-Yrizar, A., Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., 2018. Response diversity and resilience to extreme events in tropical dry secondary forests. *For. Ecol. Manage.* 426, 61–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.028>.
- Bravo, L.C., 2016. Reseña del huracán “Patricia” del Océano Pacífico. Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). Servicio Meteorológico Nacional. [smn.cna.gob.mx/es/ci-clones-tropicales/informacion-historica](http://smn.cna.gob.mx/es/ci-clones-tropicales/informacion-historica).
- Brown, D.R., Sherry, T.W., Harris, J., 2011. Hurricane Katrina impacts the breeding bird community in a bottomland hardwood forest of the Pearl River Basin. *Louisiana. For. Ecol. Manage.* 261, 111–119. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.038>.
- Buchalski, M.R., Fontaine, J.B., Heady, P.A., Hayes, J.P., Frick, W.F., 2013. Bat response to differing fire severity in mixed-conifer forest California, USA. *PLoS ONE* 8 (3), e57884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057884>.
- Chavez, C., Ceballos, G., 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5, 27–44.
- Clarke, F.M., Pio, D.V., Racey, P.A., 2005. A Comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. *Conserv. Biol.* 19, 1194–1204. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00086.x-11>.
- Collevatti, R.G., Vitorino, L.C., Vieira, T.B., Oprea, M., Telles, M.P.C., 2020. Landscape changes decrease genetic diversity in the Pallas’ long-tongued bat. *Perspect. Ecol. Conservation.* <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.06.006>.
- Colwell, R.K., 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL < [purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates) > .
- Craig, P., Trail, P., Morrell, T.E., 1994. The decline of fruit bats in American Samoa due to hurricanes and overhunting. *Biol. Conserv.* 69, 261–266. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90425-1](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90425-1).
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19, 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>.
- Emanuel, K.A., 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436, 686–688. <https://doi.org/10.1038/nature03906>.
- Esselstyn, J.A., Arjun, A., Dustin, J., 2006. Impact of post-typhoon hunting on Mariana fruit bats (*Pteropus mariannus*). *Pac. Sci.* 60, 531–539. <https://doi.org/10.1353/psc.2006.0027>.
- Evelyn, M.J., Stiles, D.A., 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturmira lilium* and *Artibeus intermedius*) in fragmented Neotropical forest. *Biotropica* 35, 405–418. <https://doi.org/10.1646/02063>.
- Feinsinger, P., 2001. Designing field studies for biodiversity conservation. Island Press, Washington, DC.
- Fenton, M.B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M.B.C., Merriman, C., Obrist, M.K., Syme, D.M., 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24, 440–446. <https://www.jstor.org/stable/2388615>.
- Fleming, T.H., Murray, K.L., 2009. Population and genetic consequences of hurricanes for three species of West Indian phyllostomid bats. *Biotropica* 41, 250–256. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00466.x>.
- Galindo-González, J., 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20, 239–243.
- Gannon, M.R., Willig, M.R., 1994. The effects of Hurricane Hugo on bats of the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico. *Biotropica* 26, 320–331. <https://doi.org/10.2307/2388854>.
- Gannon, M.R., Willig, M.R., 2010. Island in the storm: disturbance ecology of plant-visiting bats on the hurricane-prone island of Puerto Rico. In: Fleming, T.H., Racey, P.A. (Eds.), *Island Bats: evolution, ecology and conservation*. University of Chicago Press, pp. 281–301.
- García-García, J.L., Santos-Moreno, A., Kraker-Castañeda, C., 2014. Ecological traits of phyllostomid bats associated with sensitivity to tropical forest fragmentation in Los Chimalapas, Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* 7, 457–474. <https://doi.org/10.1177/194008291400700307>.
- García-García, J.L., Santos-Moreno, A., 2014. Efectos de la estructura del paisaje y de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oaxaca. *México. Rev. Biol. Trop.* 62, 217–239. <http://repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/18890>.
- Gavito, M.E., Sandoval-Pérez, A.L., del Castillo, K., Cohen-Salgado, D., Colarte-Avilés, M.E., Mora, F., Santibáñez-Rentería, A., Siddique, I., Urquijo-Ramos, C., 2018. Resilience of soil nutrient availability and organic matter decomposition to hurricane impact in a tropical dry forest ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 426, 81–90. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.041>.
- Goldenberg, S.B., Landsea, C.W., Mestas-Núñez, A.M., Gray, W.M., 2001. The recent increase in Atlantic hurricane activity: causes and implications. *Science* 293, 474–479. <https://doi.org/10.1126/science.1060040>.
- González, E. del C., 2016. La corta e intensa vida del huracán Patricia. ¿Cómo ves? 207, 16–19.
- Grant, G.S., Craig, P., Trail, P., 1997. Cyclone-induced shift in foraging behavior in flying foxes in American Samoa. *Biotropica* 29, 224–228. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00027.x>.
- Haslem, A., Nimmo, D.G., Radford, J.Q., Bennett, A.F., 2015. Landscape properties mediate the homogenization of bird assemblages during climatic extremes. *Ecology* 96, 3165–3174. <https://doi.org/10.1890/14-2447.1>.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., Settle, J., 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers. Conserv.* 13, 207–251. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000004319.91643.9e>.
- Holbech, L.H., 2013. Differential responses of bats and non-volant small mammals to habitat disturbances in two tropical forest types of Southwest Ghana. In: In: Gupta, V.K., Verma, A.K. (Eds.), *Animal diversity, natural history and conservation, vol. 2*. Daya Publishing House, New Delhi, pp. 273–297.
- Hofstede, H.M., Fenton, M.B., 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behavior of Neotropical bats. *J. Zool. Lond.* 266, 333–340. <https://doi.org/10.1017/S095283690500693X>.
- Jáuregui, E., 2003. Climatology of landfalling hurricanes and tropical storms in México. *Atmosfera* 16, 193–204. <http://ref.scielo.org/fphkxy>.
- Jimenez-Rodríguez, D.L., Alvarez-Añorve, M.Y., Pineda-Cortés, M., Flores-Puerto, J.I., Benítez-Malvido, J., Oyama, K., Ávila-Cabadilla, L.D., 2018. Structural and functional traits predict short term response of tropical dry forests to a high intensity hurricane. *For. Ecol. Manage.* 426, 101–114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.009>.
- Johnson, A.B., Winker, K., 2010. Short-term hurricane impacts on a Neotropical community of marked birds and implications for early-stage community resilience. *PLoS ONE* 5 (11), e15109. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015109>.

- Johst, K., Brandl, R., 1997. Body size and extinction risk in a stochastic environment. *Oikos* 78, 612–617. <https://doi.org/10.2307/3545624>.
- Jones, G., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., Racey, P.A., 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endanger. Species Res.* 8, 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>.
- Jones, K.E., Barlow, K.E., Vaughan, N., Rodríguez-Durán, A., Gannon, M.R., 2001. Short-term impacts of extreme environmental disturbance on the bats of Puerto Rico. *Anim. Conserv.* 4, 59–66. <https://doi.org/10.1017/S1367943001001068>.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2017. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación, serie VI. Conjunto Nacional. Escala 1:250 000. México.
- Kimberlain, T.B., Blake, E.S., Cangialosi, J.P., 2016. Hurricane Patricia (EP202015). National Hurricane Center Tropical Cyclone Report. NOAA, Miami, Fla. [https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP202015\\_Patricia.pdf](https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP202015_Patricia.pdf).
- Kindt, R., Coe, R., 2005. *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies.* World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi.
- King, H.B., Hsia, Y.J., Lin, T.C., Wang, L.J., Liaw, S.C., 2000. Ecological significance of typhoon: a case study of Fu-Shan Forest ecosystem. <http://www.klter.org/EVENTS/Conference00/html/Hen-biau%20King.htm>.
- Lott, E.J., 1985. Listados florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Univ. Nac. Autón. Méx., México. <http://www.ibiologia.unam.mx/BIBLIO68/fulltext/listfor.html>.
- Lott, E.J., Bullock, S.H., Solis-Magalanes, J.A., 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19, 228–235. <https://doi.org/10.2307/2388340>.
- Lugo, A.E., 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: an international review. *Austral Ecol.* 33, 368–398. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01894.x>.
- Luviano, N., Villa-Galaviz, E., Boege, K., Zaldívar-Riverón, A., del-Val, E., 2018. Hurricane impacts on plant-herbivore networks along a successional chronosequence in a tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 426, 158–163. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.011>.
- Martínez-Ruiz, M., Renton, K., 2018. Habitat heterogeneity facilitates resilience of diurnal raptor communities to hurricane disturbance. *For. Ecol. Manage.* 426, 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.004>.
- Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V.J., Maass, M., Búrquez, A., Parker, G., Alvarez-Yépez, J.C., Araiza, S., Verduzco, A., Sarukhán, J., 2018. Resilience of tropical dry forest productivity to two hurricanes of different intensity in western Mexico. *For. Ecol. Manage.* 426, 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.024>.
- McConkey, K.R., Draket, D.R., Franklinton, J., Tonga, F., 2004. Effects of Cyclone Waka on flying foxes (*Pteropus tonganus*) in the Vava'u Islands of Tonga. *J. Trop. Ecol.* 20, 555–561. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001804>.
- Medellín, R.A., Equihua, M., Amin, M.A., 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conserv. Biol.* 14, 1666–1675. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x>.
- Meyer, C.F.J., Fründ, J., Pineda, W.L., Kalko, E.K.V., 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *J. Appl. Ecol.* 45, 381–391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x>.
- Meyer, C.F.J., Kalko, E.K.V., 2008. Bat assemblages on Neotropical land bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. *Divers. Distrib.* 14, 644–654. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00462.x>.
- Michener, W.K., Blood, E.R., Bildstein, K.L., Brinson, M.M., Gardner, L.R., 1997. Climate change, hurricanes, and tropical storms, and rising sea level in coastal wetlands. *Ecol. Appl.* 7, 770–801. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0770:CCHATS\]2.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0770:CCHATS]2.CO;2).
- Morrison, D.W., 1978. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *J. Mammal.* 59, 622–624. <https://doi.org/10.2307/1380242>.
- Novais, S., Macedo-Reis, L.E., Cristóbal-Peréz, J., Sánchez-Montoya, G., Janda, M., Neves, F., Quesada, M., 2018. Positive effects of the catastrophic Hurricane Patricia on insect communities. *Sci. Rep.* 8, 15042. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33210-7>.
- Olden, J.D., 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *J. Biogeogr.* 33, 2027–2039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x>.
- Olden, J.D., Poff, N.L., 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am. Nat.* 162, 442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>.
- Parker, G., Martínez-Yrizar, A., Álvarez-Yépez, J.C., Maass, M., Araiza, S., 2018. Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *For. Ecol. Manage.* 426, 39–52. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.037>.
- Pedersen, S.C., Kwiecinski, G.G., Larsen, P.A., Morton, M.N., Adams, R.A., Genoways, H. H., Swier, V.J., 2010. Bats of Monserrat: population fluctuation and response to hurricanes and volcanoes, 1978–2005. In: Fleming, T.H., Racey P.A. (Eds.). *Island bats: evolution, ecology and conservation.* University of Chicago Press, pp. 302–340.
- Quesada, M., Stoner, K.E., Lobo, J.A., Herrerías-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguía-Rosas, M.A., Salazar, K.A.O., Rosas-Guerrero, V., 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36, 131–138.
- Core Team, R., 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <http://www.R-project.org>.
- Ramírez-Barajas, P.J., Islebe, G.A., Torrescano-Valle, N., 2012. Post-hurricane Dean impact on habitat and its influence on the relative abundance of large vertebrates in the Selva Maya, Quintana Roo. Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 83, 1194–1207. <http://ref.scielo.org/8j2rvq>.
- Renton, K., Salinas-Melgoza, A., Rueda-Hernández, R., Vázquez-Reyes, L.D., 2018. Differential resilience to extreme climate events of tree phenology and cavity resources in tropical dry forest: cascading effects on a threatened species. *For. Ecol. Manage.* 426, 164–175. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.012>.
- Rittenhouse, C.D., Pidgeon, A.M., Albright, T.P., Culbert, P.D., Clayton, M.K., Flatherz, C.H., Huang, C., Masek, J.G., Radeloff, V.C., 2010. Avifauna response to hurricanes: regional changes in community similarity. *Glob. Change Biol.* 16, 905–917. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02101.x>.
- Pérez, S., Martínez, L.M., Farfán, C.L., Tereshchenko, L.M., 2016. Pronóstico y precipitación de los ciclones Jova (2011), Manuel (2013) y Patricia (2015) que afectaron al estado de Jalisco. *Teoría y Praxis* 10–30.
- Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche: una propuesta para su conservación. Cuadernos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, D. F. 24, pp. 1–215.
- Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Schnell, G.D., Kennedy, M.L., Best, T.L., Owen, R.D., González-Pérez, S.B., 2016. Bats of Colima. University of Oklahoma Press, Mexico.
- Schulte-Hostedde, A.L., Millar, J.S., Hickling, G.J., 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Can. J. Zool.* 79, 1021–1029. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-6-1021>.
- Sikes, R.S., The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists., 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mammal.* 97, 663–688. <https://dx.doi.org/10.1093/2Fjammal%2Fgyw078>.
- Spiller, D.A., Losos, J.B., Schoener, T.W., 1998. Impact of a catastrophic hurricane on island populations. *Science* 281, 695–697. <https://doi.org/10.1126/science.281.5377.695>.
- Stoner, K.E., 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del Bosque Tropical Caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. In: Noguera, F.A., Vega, J.H., García-Aldrete, A.N., Quesada, A. (Eds.), *Historia natural de Chamela.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DMéxico, pp. 443–472.
- Stoner, K.E., 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forest. *Biotropica* 37, 591–599. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00076.x>.
- Suazo-Ortuño, I., Benítez-Malvido, J., Marroquín-Páramo, J., Soto, Y., Siliceo, H., Alvarado-Díaz, J., 2018. Resilience and vulnerability of herpetofaunal functional groups to natural and human disturbances in a tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 426, 145–157. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.041>.
- Tapia-Palacios, M.A., García-Suárez, O., Sotomayor-Bonilla, J., Silva-Magaña, M.A., Pérez-Ortiz, G., Espinosa-García, A.C., Ortega-Hurtado, M.A., Díaz-Ávalos, C., Suzán, G., Mazari-Hiriart, M., 2018. Abiotic and biotic changes at the basin scale in a tropical dry forest landscape after hurricanes Jova and Patricia in Jalisco, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 426, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.015>.
- Turton, S.M., Stork, N.E., 2009. Impacts of tropical cyclones on forests in the wet tropics of Australia. In: *Living in a Dynamic Tropical Forest Landscape.* John Wiley & Sons Ltd, pp. 47–58. <https://doi.org/10.1002/9781444300321.ch3>.
- Waide, R.B., 1991. Summary of the response of animal populations to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23, 508–512. <https://www.jstor.org/stable/2388273>.
- Walsh, K., Pittock, A.B., 1998. Potential changes in tropical storms, hurricanes and extreme rainfall events as a result of climate change. *Clim. Change* 39, 199–213. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-2730-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-017-2730-3_3).
- Wauer, R.H., Wunderle, J.M., 1992. The effect of Hurricane Hugo on bird populations on St. Croix, U.S. Virgin Islands. *The Wilson Bulletin* 104, 656–673.
- Webster, P.J., Holland, G.J., Curry, J.A., Chang, H.-R., 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science*, New Series 309, 1844–1846. <https://doi.org/10.1126/science.1116448>.
- Westerling, A.L., Hidalgo, H.G., Cayan, D.R., Swetnam, T.W., 2006. Warming and earlier spring increase western US forest wildfire activity. *Science* 313, 940–943. <http://doi.org/10.1126/science.1128834>.
- Willig, M.R., Presley, S.J., Bloch, C.P., Hice, C.L., Yanoviak, S.P., Díaz, M.N., Chauca, L.A., Pacheco, V., Weaver, S.C., 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39, 737–746. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00322.x>.
- Wolff, J.M., Battaglia, L., Carter, T.C., Rodman, L.B., Britzke, E.R., Feldhamer, G.A., 2009. Effects of tornado disturbance on bat communities in southern Illinois. *Northeast. Nat.* 16, 553–562. <https://doi.org/10.1656/045.016.n405>.
- Woolbright, L.L., 1991. The Impact of Hurricane Hugo on Forest Frogs in Puerto Rico. *Biotropica* 23, 462–467. <https://doi.org/10.2307/2388267>.
- Xi, W., 2015. Synergistic effects of tropical cyclones on forest ecosystems: a global synthesis. *J. Forestry Res.* 26, 1–21. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0018-z>.



## SUPPLEMENTARY MATERIAL

**S1.** Literature consulted for the elaboration of Table 1 on the functional traits of captured bats in the Chamela-Cuixmala region.

### Habitat preference:

Cole, F.R., Wilson, D.E., 2006. *Leptonycteris yerbabuena*. Mammalian Species 1–7. <https://doi.org/10.1644/797.1>

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 García, J.L., Santos-Moreno, A., Rodríguez Alamilla, A., 2009. Population dynamics of the bat *Dermanura tolteca* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a tropical forest in Mexico. RBT 58. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i4.5415>

García-García, J.L, Santos-Moreno, A., Kraker-Castañeda, C., 2014. Ecological traits of phyllostomid bats associated with sensitivity to tropical forest fragmentation in Los Chimalapas, Mexico. Trop. Conserv. Sci. 7, 457–474. <https://doi.org/10.1177/194008291400700307>

Kalko, E.K.V., Estrada Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M., Meyer, C.F.J., 2007. Flying high--assessing the use of the aerosphere by bats. Integrative and Comparative Biology 48, 60–73. <https://doi.org/10.1093/icb/icn030>

Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Schnell, G.D., Kenedy, M.L., Best, T.L., Owen R.D., González-Pérez, S. B., 2016. Bats of Colima, Mexico. University of Oklahoma Press.

Torre, A. de la, Medellín, R.A., 2010. *Pteronotus personatus* (Chiroptera: Mormoopidae). Mammalian Species 42, 244–250.

Webster, Wm.D., Jones, J.K., Jr., Baker, R.J., 1980. *Lasiurus intermedius*. Mammalian Species 1–3. <https://doi.org/10.2307/3503980>

### Roost preference:

Evelyn, M.J., Stiles, D.A., 2003. Roosting requirements of two Frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Arbeteus intermedius*) in Fragmented Neotropical Forest. Biotropica 35, 405–418. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00594.x>

García-Méndez, Antonio & Santos-Moreno, Antonio. (2019). New tent architecture roost by *Dermanura phaeotis* (Miller, 1902) (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Mexico. Mammalia. 10.1515/mammalia-2019-0047.



- Morrison, D.W., 1978. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy* 59, 622–624. <https://doi.org/10.2307/1380242>
- Morrison, D.W., 1979. Apparent male defense of tree hollows in the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy* 60, 11–15. <https://doi.org/10.2307/1379753>
- Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Schnell, G.D., Kenedy, M.L., Best, T.L., Owen R.D., González-Pérez, S. B., 2016. *Bats of Colima, Mexico*. University of Oklahoma Press.
- Webster, Wm.D., Jones, J.K., Jr., Baker, R.J., 1980. *Lasiurus intermedius*. *Mammalian Species* 1–3. <https://doi.org/10.2307/3503980>
- Foraging high:**
- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L., 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1, 337–381. <https://doi.org/10.1007/BF00299399>
- Carvalho, F., Fabián, M.E., Menegheti, J.O., 2013. Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zoologia (Curitiba)* 30, 491–498. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702013000500004>
- García-García, J.L, Santos-Moreno, A., Kraker-Castañeda, C., 2014. Ecological traits of phyllostomid bats associated with sensitivity to tropical forest fragmentation in Los Chimalapas, Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* 7, 457–474. <https://doi.org/10.1177/194008291400700307>
- Gregorin, R., Bernard, E., Lobão, K.W., Oliveira, L.F., Machado, F.S., Gil, B.B., Tavares, V. da C., 2017. Vertical stratification in bat assemblages of the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 33, 299–308. <https://doi.org/10.1017/S026646741700027X>
- Meyer, C.F.J., Fründ, J., Pineda, W.L., Kalko, E.K.V., 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *J. Appl. Ecol.* 45, 381–391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x>
- Ramírez-Lucho, I., Coates, R., González-Christen, A. 2017. The understory bat community in a fragmented landscape in the lowlands of the Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Therya* 8, 99-107. DOI: 10.12933/therya-17-463
- Rex, K., Michener, R., Kunz, T.H., Voigt, C.C., 2011. Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. *J. Trop. Ecol.* 27, 211–222. <https://doi.org/10.1017/S0266467411000022>
- Rydell, J., Arita, H.T., Santos, M., Granados, J., 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *J. Zoology* 257, 27–36. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000626>

Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Schnell, G.D., Kenedy, M.L., Best, T.L., Owen R.D., González-Pérez, S. B., 2016. Bats of Colima, Mexico. University of Oklahoma Press.

Torre, A. de la, Medellín, R.A., 2010. *Pteronotus personatus* (Chiroptera: Mormoopidae). Mammalian Species 42, 244–250.

Zortea, M., Aguiar, L., 2001. Foraging behavior of the fishing bat *Noctilio leporinus* (Noctilionidae). Chiroptera Neotropical. 7. 140-142.

#### **Trophic guild:**

Clarke, F.M., Pio, D.V., Racey, P.A., 2005. A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. Conservation Biology 19, 1194–1204. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00086.x-i1>

Montiel, S., Estrada, A., León, P., 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. J. Trop. Ecol. 22, 267–276. <https://doi.org/10.1017/S026646740500307X>

Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Schnell, G.D., Kenedy, M.L., Best, T.L., Owen R.D., González-Pérez, S. B., 2016. Bats of Colima, Mexico. University of Oklahoma Press.

#### **Diet specialization:**

Clarke, F.M., Pio, D.V., Racey, P.A., 2005. A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. Conservation Biology 19, 1194–1204. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00086.x-i1>

Fleming, T.H., Hooper, E.T., Wilson, D.E., 1972. Three central American bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology 53, 556–569. <https://doi.org/10.2307/1934771>

Meyer, C.F.J., Fründ, J., Pineda, W.L., Kalko, E.K.V., 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. J. Appl. Ecol. 45, 381–391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x>

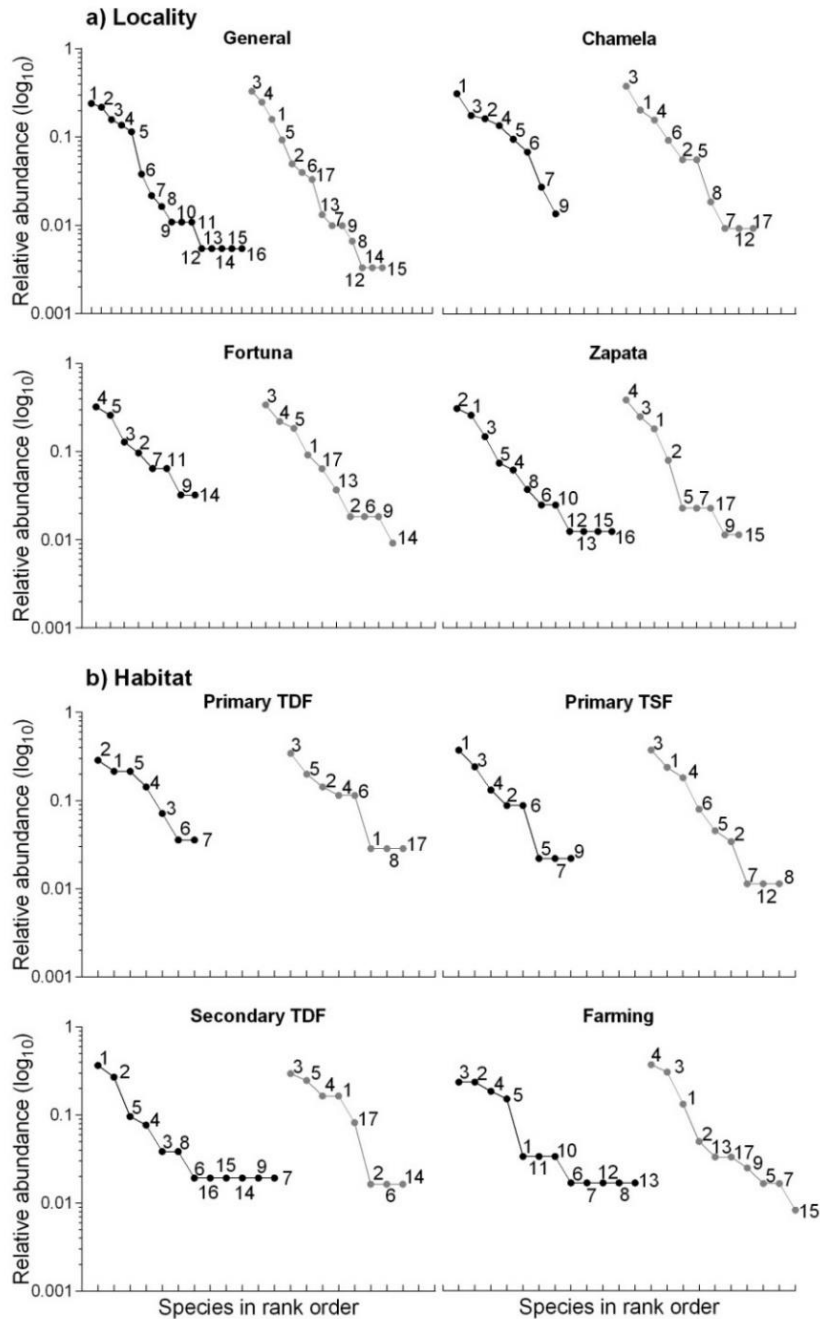
Montiel, S., Estrada, A., León, P., 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. J. Trop. Ecol. 22, 267–276. <https://doi.org/10.1017/S026646740500307X>

Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Schnell, G.D., Kenedy, M.L., Best, T.L., Owen R.D., González-Pérez, S. B., 2016. Bats of Colima, Mexico. University of Oklahoma Press.

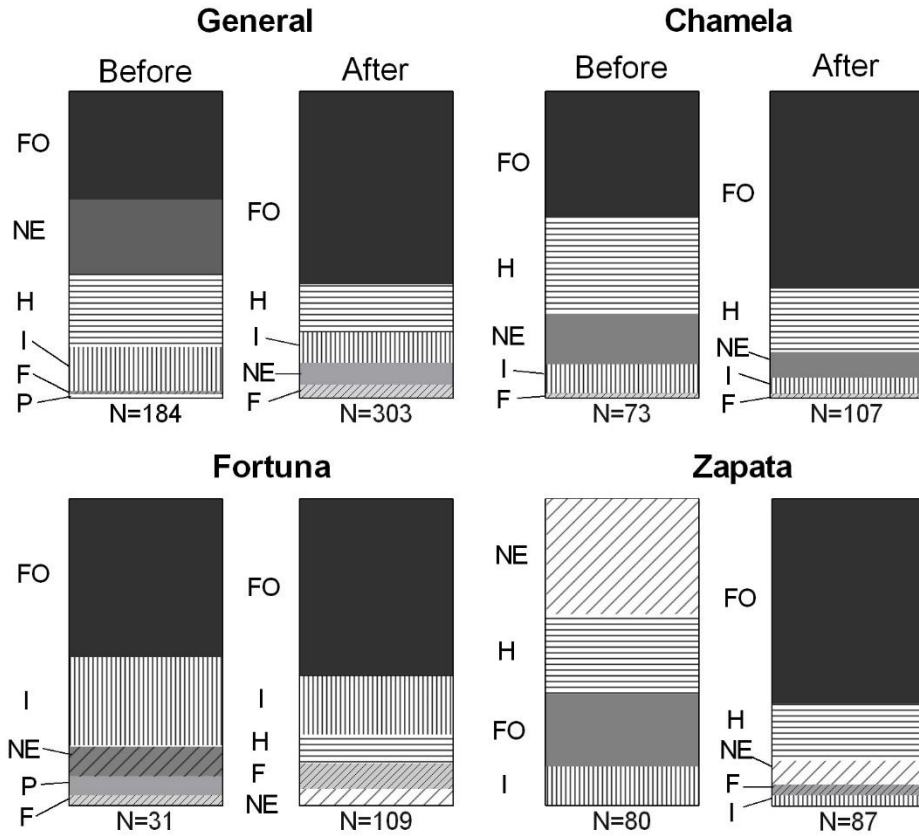
**Mobility:**

- Aguiar, L.M.S., Bernard, E., Machado, R.B., 2014. Habitat use and movements of *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Neotropical savannah. *Zoologia (Curitiba)* 31, 223–229. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000300003>
- Bateman, G.C., Vaughan, T.A., 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy* 55, 45–65. <https://doi.org/10.2307/1379256>
- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L., 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1, 337–381. <https://doi.org/10.1007/BF00299399>
- Brooke, A.P., 2010. Social organization and foraging behaviour of the fishing bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera:Noctilionidae). *Ethology* 103, 421–436. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00157.x>
- Delpietro, H.A., Russo, R.G., Carter, G.G., Lord, R.D., Delpietro, G.L., 2017. Reproductive seasonality, sex ratio and philopatry in Argentina’s common vampire bats. *Royal Society Open Science* 4, 160959. <https://doi.org/10.1098/rsos.160959>
- Fleming, T.H., Hooper, E.T., Wilson, D.E., 1972. Three central American bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53, 556–569. <https://doi.org/10.2307/1934771>
- Galindo-González, J., Sosa, V.J., 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist* 48, 11.
- Krishon, D.M., M.A. Menzel, T.C. Carter and J. Laerm., 1997. Notes on the home range of four species of Vespertilionid bats (Chiroptera) on Sapelo Island, Georgia. *Georgia Journal of Science*. 55: 215-223.
- Medellin, R.A., Rivero, M., Ibarra, A., de la Torre, J.A., Gonzalez-Terrazas, T.P., Torres-Knoop, L., Tschapka, M., 2018. Follow me: foraging distances of *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Sonora determined by fluorescent powder. *Journal of Mammalogy* 99, 306–311. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy016>
- Meyer, C.F.J., Fründ, J., Pineda, W.L., Kalko, E.K.V., 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *J. Appl. Ecol.* 45, 381–391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x>

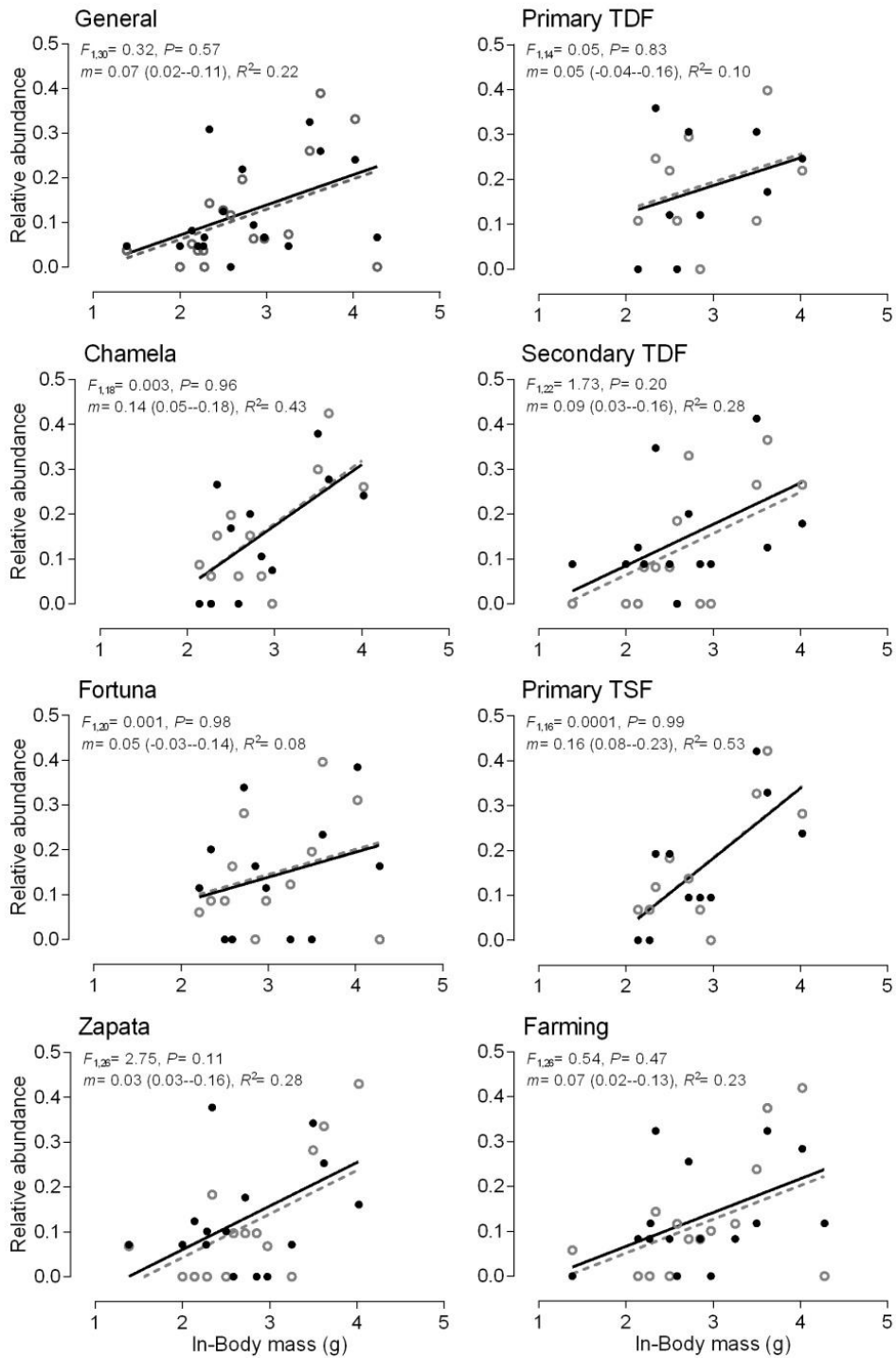
- Montiel, S., Estrada, A., León, P., 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *J. Trop. Ecol.* 22, 267–276. <https://doi.org/10.1017/S026646740500307X>
- Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Schnell, G.D., Kenedy, M.L., Best, T.L., Owen R.D., González-Pérez, S. B., 2016. *Bats of Colima, Mexico*. University of Oklahoma Press.



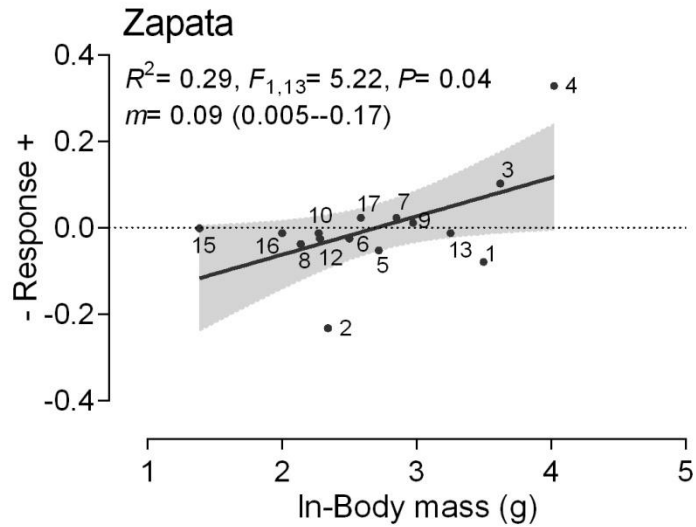
**S2.** Rank-abundance graph of captured species before (black) and after (gray) Hurricane Patricia, general, by location, and by habitat, on the coast of Jalisco, Mexico. Numbers represent species of bats. 1: *Desmodus rotundus*, 2: *Glossophaga mutica*, 3: *Artibeus jamaicensis*, 4: *Artibeus lituratus*, 5: *Pteronotus mexicanus*, 6: *Dermanura phaeotis*, 7: *Sturnira parvidens*, 8: *Glossophaga commissarisi*, 9: *Centurio senex*, 10: *Dasypterus intermedius*, 11: *Noctilio leporinus*, 12: *Glossophaga morenoi*, 13: *Leptonycteris yerbabuena*, 14: *Pteronotus personatus*, 15: *Rhogeessa parvula*, 16: *Saccopteryx bilineata*, 17: *Dermanura tolteca*. TDF: tropical deciduous forest, TSF: tropical semideciduous forest.



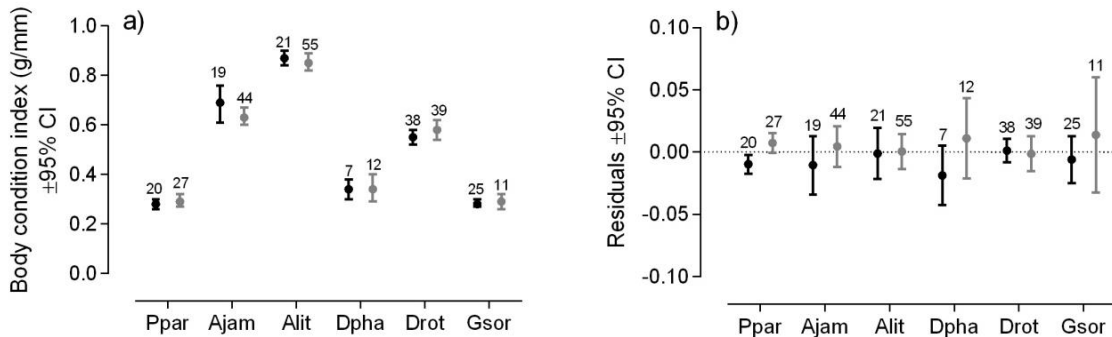
**S3.** Relative abundance among trophic guilds before and after Hurricane Patricia, in general and by locations. FO: frugivore-omnivores, F: frugivores, NE: nectarivores, I: insectivores, H: hematophagous, P: piscivores.



**S4.** Linear regressions between  $\ln(\text{body mass})$  and relative abundance of bat species, before (black circles and continuous lines) and after (gray circles and discontinuous lines) Hurricane Patricia.



**S5.** Linear regression between ln(body mass) and changes in relative abundance (response) of bat species between pre- and post-hurricane samplings in Zapata. Gray area represents the 95% confidence interval. 1: *Desmodus rotundus*, 2: *Glossophaga mutica*, 3: *Artibeus jamaicensis*, 4: *Artibeus lituratus*, 5: *Pteronotus mexicanus*, 6: *Dermanura phaeotis*, 7: *Sturnira parvidens*, 8: *Glossophaga commissarisi*, 9: *Centurio senex*, 10: *Dasypterus intermedius*, 11: *Noctilio leporinus*, 12: *Glossophaga morenoi*, 13: *Leptonycteris yerbabuenae*, 14: *Pteronotus personatus*, 15: *Rhogeessa parvula*, 16: *Saccopteryx bilineata*, 17: *Dermanura tolteca*.



**S6.** Body condition analyses of the most common species during pre- (black circles) and post-hurricane (gray circles) Patricia samplings. (a) Mean body condition index (g/mm), and (b) residuals of linear regressions of ln(body mass) on ln forearm length. Error bars show 95% confidence interval and numbers the sample size ( $n$ ). Ppar = *Pteronotus mexicanus*, Ajam = *Artibeus jamaicensis*, Alit = *Artibeus lituratus*, Dpha = *Dermanura phaeotis*, Drot = *Desmodus rotundus*, Gsor = *Glossophaga mutica*.



### CAPÍTULO 3. DIVERSIDAD DE ESPECIES Y ABUNDANCIA DE GREMIOS TRÓFICOS TRAS DOS AÑOS DEL PASO DE UN HURACÁN EN UN GRADIENTE DE DEGRADACIÓN ANTRÓPICA

---

#### RESUMEN

El incremento en la frecuencia e intensidad de los huracanes se ha atribuido al cambio climático global. Los huracanes contribuyen a mantener el balance de calor, a transportar nutrientes en el planeta y tienen efectos positivos o negativos, inmediatos, a corto o a largo plazo, y directos o indirectos sobre aspectos biológicos y ecológicos. Ejemplos de estos efectos se han reportado para distintos mamíferos terrestres. El objetivo de este capítulo fue analizar las diferencias en diversidad de especies de murciélagos a dos años del huracán Patricia, entre tres localidades impactadas diferencialmente por el huracán y con distintos grados de perturbación antrópica, así como analizar el efecto de la estación y del tiempo post-huracán en la abundancia de los gremios tróficos. A dos años del huracán Patricia, la diversidad de especies fue mayor en la localidad con mayor proporción de selva seca conservada, en donde fue ligeramente mayor en 2016 que en 2017, y la composición de especies no difirió en gran medida entre los años en las localidades. La abundancia de los gremios varió estacionalmente, siendo los frugívoros y nectarívoros más abundantes en la estación húmeda temprana y los insectívoros en la húmeda temprana y seca tardía. Se observó un aumento en la abundancia general de murciélagos de acuerdo con el tiempo post-huracán, mientras que por gremios el aumento fue evidente en los murciélagos frugívoros generalistas e insectívoros. Los resultados resaltan la importancia de las áreas conservadas de selva seca en la capacidad de resiliencia de las comunidades de murciélagos.

**Palabras clave:** Chiroptera, cambio climático, perturbación ecológica, estacionalidad, huracán Patricia, selva baja caducifolia

### 3.1. INTRODUCCIÓN

Los huracanes son ciclones tropicales de grandes dimensiones (normalmente de 300–340 km de diámetro y con una velocidad mínima de 33 m/s o 119 km/h) que se producen en el Atlántico norte, en el Caribe y en el Pacífico nororiental. Contribuyen a mantener el balance de temperatura del planeta al transportar las masas de aire caliente de los trópicos hacia latitudes mayores, además de influir en el transporte de nutrientes (Michener et al., 1997). De acuerdo con la velocidad de los vientos, los huracanes se clasifican según la escala Saffir-Simpson en cinco categorías, en donde los huracanes de categoría cinco alcanzan una velocidad de vientos iguales o mayores a 250 km/h (NHC, 2021).

Se ha afirmado que la frecuencia de los huracanes, principalmente de las categorías altas, ha aumentado en las últimas décadas (Emanuel, 2005; Elsner et al., 2008; Knutson et al., 2010). La causa principal se atribuye al calentamiento global, que es provocado por el efecto de invernadero. El calor acumulado en la superficie del planeta se absorbe en su mayor parte por los océanos y, dada la relación entre la temperatura de los océanos y la formación de ciclones, al ser mayor la temperatura, la frecuencia e intensidad de los ciclones aumenta, favoreciendo la formación de huracanes (Walsh et al., 2009). De acuerdo con su severidad pueden afectar de varias maneras a la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Brokaw y Walker, 1991; Waide, 1991; Lloyd et al., 2019).

Diversos estudios se han enfocado en medir los efectos de estos fenómenos sobre distintas variables biológicas y ecológicas (Lugo, 2008). Los efectos pueden ser positivos o negativos, directos o indirectos, inmediatos, a corto o a largo plazo. Los efectos directos se deben principalmente a la exposición directa de los vientos y la lluvia, y pueden resultar en la mortalidad o en el desplazamiento de individuos o propágulos (Michener et al., 1997). Los efectos indirectos son provocados por los cambios en el ambiente físico, la productividad de los ecosistemas o la disponibilidad de recursos y puede resultar en el aumento de la vulnerabilidad debida a la escasez de recursos o a mayor depredación, entre otros. Los efectos inmediatos o a corto plazo ocurren durante o inmediatamente después de los huracanes; por ejemplo, la modificación en la disponibilidad de los recursos obliga a cambiar la dieta, los patrones de forrajeo o los patrones de reproducción (Lugo, 2008). Mientras que los efectos a

largo plazo pueden durar desde años hasta siglos (Ackerman et al., 1991; Lugo, 2008) y son producto de la recuperación o de la sucesión de los ecosistemas, e incluyen cambios en la composición y diversidad de especies o en los tamaños poblacionales (Wiley y Wunderle, 1993). El grado de afectación de los huracanes en los ecosistemas, así como el tiempo de recuperación, varían de acuerdo con la intensidad, dimensión y tiempo de los huracanes, las características de los sitios como la estructura de la vegetación, la topografía, y el manejo y uso de suelo, y la susceptibilidad a estos eventos de la flora y la fauna (Ackerman et al., 1991; Waide, 1991; Schoener et al., 2004).

Para los mamíferos terrestres, se ha evaluado el riesgo de exposición a eventos climáticos extremos como huracanes e incendios (Ameca y Juárez et al., 2013), así como su vulnerabilidad de acuerdo con su sensibilidad (vagilidad y territorialidad) y su capacidad adaptativa (especialización en la dieta y en hábitat; Ameca et al., 2019). Estos trabajos indican que los órdenes más expuestos a ciclones e incendios a nivel mundial, y que además contienen la mayor proporción de especies en alguna categoría de riesgo, son los primates (Primates), los roedores (Rodentia) y los murciélagos (Chiroptera; Ameca y Juárez et al., 2013). En México, los órdenes Primates, Carnivora y Rodentia son más vulnerables a los huracanes, principalmente las especies que tienen la menor vagilidad (capacidad de dispersión) y mayor especialización en dieta o hábitat (Ameca et al., 2019). Desafortunadamente el orden Chiroptera no fue evaluado en este último trabajo.

Los efectos y las respuestas de los mamíferos hacia huracanes de diferente magnitud se han evaluado en algunas zonas. Por ejemplo, después del huracán Opal (categoría 4, 1995), en Alabama, Estados Unidos, se observaron cambios inmediatos en la tasa de captura del roedor *Peromyscus polionotus* entre vegetación primaria, secundaria y zonas de transición, indicando que las zonas de transición funcionaron como refugio después del huracán. También se registró una disminución en el tamaño poblacional estimado, aunque con variaciones estacionales similares a las variaciones previas al huracán, y efectos a un plazo mayor como el aumento en el esfuerzo reproductivo, cambios en la proporción de sexos de los adultos y disminución de la masa corporal (Swilling et al., 1998).

En Yucatán, México, se observaron efectos inmediatos del huracán Dean (categoría 5, 2007) como la disminución de hasta dos tercios en la abundancia post-huracán con respecto a la abundancia pre-huracán para el agutí (*Dasyprocta punctata*), la paca común (*Cuniculus paca*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), pero un aumento en la abundancia del armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*; Ramírez-Barajas et al., 2012). Asimismo, se observó una relación con el grupo funcional, siendo el grupo de herbívoros especialistas los más afectados. La evaluación de las tendencias en la abundancia de las especies, durante los dos años posteriores al huracán, demostró que la mayoría de estas iban en aumento; indicando una recuperación de los ecosistemas (Ramírez-Barajas et al., 2012).

Por otra parte, hay estudios enfocados en medir el grado de afectación indirecta de los huracanes en el hábitat o en la disponibilidad de recursos específicos para ciertas especies como el mono aullador *Alouatta pigra* y el oso negro *Ursus americanus*. Los principales recursos consumidos antes del huracán Iris (categoría 4, 2001) por *A. pigra* disminuyeron en 35%, lo que provocó que esta especie cambiara sus hábitos de alimentación después del huracán (Pavelka y Behie, 2005). También se observó una disminución en el tiempo dedicado a las interacciones sociales en respuesta a los cambios en la estructura de las poblaciones y a la formación de grupos nuevos después del huracán (Behie y Pavelka, 2005). Mientras que en una evaluación de los daños al hábitat de *U. americanus* por los huracanes Katrina y Rita (categoría 5, 2005), en las costas de Louisiana y Mississippi, no se encontraron disminuciones significativas inmediatas en la calidad del hábitat; sin embargo, los autores se preguntan si los cambios pudieron ser a nivel de microclima, no detectados por los métodos empleados (Murrow y Clark, 2012).

En contraste, también se han observado efectos positivos o nulos sobre algunas poblaciones o comunidades de animales. En el corzo (*Capreolus capreolus*), las tasas de supervivencia y reproducción no se afectaron después del huracán Lothar (categoría 2, 1999) en Francia (Gaillard et al., 2003). Los huracanes también pueden influir en la capacidad de establecimiento de especies invasoras tal como sucedió en islas del Caribe con la rata negra (*Rattus rattus*) y el ratón casero (*Mus musculus*), cuya abundancia aumentó en los muestreos posteriores a los huracanes Irma y María (categoría 5, 2017; Shiels et al., 2020).

Particularmente, los murciélagos constituyen un grupo de gran importancia para los ecosistemas debido a su amplia diversidad ecológica (Fenton et al., 1992; Jones et al., 2009). Su capacidad de dispersarse les confiere cierta resistencia y resiliencia ante perturbaciones en comparación con otros mamíferos terrestres (Buchalski et al., 2013; Holbech, 2013), sin embargo, algunas especies tienen características de su historia de vida y hábitos que las hacen vulnerables (Jones et al., 2001; Meyer et al., 2008). Los efectos de los huracanes sobre los murciélagos son multifactoriales y dependen tanto de las características del hábitat como de los propios murciélagos (sus hábitos de forrajeo, de alimentación y de refugio; algunos ejemplos son citados en el capítulo 2).

En octubre del 2015 el huracán Patricia, que alcanzó la categoría 5, impactó la costa de Jalisco, México, y tuvo distintos efectos en la estructura y fenología de la vegetación, los patrones de distribución, la riqueza y diversidad de distintos taxa y las redes de interacción (ver capítulo 2). En los murciélagos, algunos efectos inmediatos (6 a 8 meses después del huracán) fueron la reducción en la diversidad de especies y en la abundancia de ciertos grupos funcionales como los nectarívoros. Además, los efectos fueron distintos entre localidades con distinto nivel de degradación antropogénica y de impacto del huracán (Sil-Berra et al., 2021; capítulo 2). Por lo que es esencial dar seguimiento a estas comunidades, para entender las consecuencias que tienen los eventos naturales de grandes dimensiones sobre la biodiversidad y su interacción con la degradación antropogénica a un plazo mayor.

Dado que el uso de suelo puede influir en los efectos, en las respuestas y en la tasa de recuperación de los ecosistemas después de un huracán (Lugo, 2008), el objetivo de este capítulo fue dar seguimiento a comunidades de murciélagos de tres localidades con diferentes características de vegetación, degradación antropogénica y uso de suelo. De manera particular, los objetivos fueron: 1) evaluar la diversidad de especies entre tres áreas con distinto grado de perturbación y entre los dos años posteriores al huracán; 2) identificar diferencias en los patrones de abundancia estacional entre los gremios tróficos; y 3) evaluar las tendencias en la abundancia de cada gremio trófico durante los dos años post-huracán.

A dos años del huracán Patricia, se espera encontrar una menor diversidad de especies en la localidad con mayor perturbación y una composición de especies más similar entre las

localidades menos afectadas por el huracán, así como una mayor diversidad de especies en el segundo año posterior al huracán, que indicaría cierta recuperación del ecosistema y por lo tanto de las comunidades de murciélagos.

Se espera encontrar una tendencia en el aumento de la abundancia conforme transcurre el tiempo tras el paso del huracán, principalmente en los murciélagos nectarívoros, que indicaría la recuperación del ecosistema. La abundancia de murciélagos insectívoros será más constante a lo largo de los dos años de estudio en comparación con otros gremios y posiblemente será mayor durante el primer año después del huracán debido a que sus refugios son más permanentes, por ejemplo, las cuevas ubicadas en las islas cercanas a la zona de estudio. Además de que se ha reportado que la densidad y abundancia de los insectos aumentó después del huracán a causa de la humedad dejada por este, lo que debe favorecer el incremento de la abundancia de los murciélagos insectívoros (Novais et al., 2018). Asimismo, se espera encontrar una variación en la abundancia de los murciélagos en general, debido a la estacionalidad de la región, pero principalmente de murciélagos frugívoros y nectarívoros al ser altamente dependientes de los patrones de fenología de las plantas. Por otra parte, los recursos alimentarios para los murciélagos hematófagos están sujetos al manejo por parte de los ganaderos, por lo tanto, la variación en su abundancia no mostrará un patrón claro con relación a la estacionalidad ni al tiempo post-huracán.

### **3.2. MÉTODOS**

#### **MUESTREO DE MURCIÉLAGOS**

Se seleccionaron los datos de los muestreos realizados en marzo, junio-julio, septiembre y diciembre de 2016 y de 2017, debido a que el esfuerzo y sitios de muestreo fueron los mismos durante estos periodos. Se ha considerado que diciembre y marzo corresponden a la estación seca, mientras que julio y septiembre a la estación de lluvias (Bullock, 1986). Sin embargo, de acuerdo con Stoner (2005), que distingue cuatro estaciones, marzo corresponde a la estación seca temprana, junio y julio a la estación seca tardía, septiembre a la húmeda temprana y diciembre a la estación húmeda tardía.

Para cada una de las tres localidades de estudio (Chamela, La Fortuna y Zapata) se seleccionaron tres estaciones de muestreo fijas representativas de cada tipo de hábitat: vegetación primaria, secundaria y áreas agrícolas. En Chamela se seleccionaron dos sitios de muestreo de selva mediana subcaducifolia, al ser la única localidad con este tipo de vegetación. Mientras que en Zapata se eligieron dos sitios de uso agrícola porque es el que domina el paisaje y porque no hay vegetación primaria (Cuadro 3.1). Chamela se consideró como la localidad más conservada (nivel de degradación 1 o DEG1), La Fortuna la medianamente conservada (nivel de degradación 2 o DEG2) y Zapata como la más degradada (nivel de degradación 3 o DEG3).

El número de redes, el tiempo y las estaciones de muestreo fueron los mismos en cada periodo. Se colocaron ocho redes de niebla, cinco al nivel del piso (tres de 9 x 2.68 m y dos de 12 x 2.68 m de longitud) y tres a los 3 m de altura (dos de 9 x 2.68 m y una de 12 x 2.68 m de longitud), las cuales se mantuvieron abiertas durante 5 horas después de la puesta del sol. El esfuerzo de captura en cada periodo de muestreo fue de 217.08 m<sup>2</sup> de red por noche, para un total de 15,629.76 m<sup>2</sup> de red.

**Cuadro 3.1.** Estaciones de muestreo seleccionadas para el análisis de variación en la abundancia de murciélagos en tres localidades con diferente grado de degradación antrópica.

Estado del hábitat	Chamela (DEG1)	La Fortuna (DEG2)	Zapata (DEG3)	Total
SBC primaria (1)	15	1		2
SBC secundaria (2)		4	25	2
SMS primaria (1)	10, 13			2
Agrícola (3)		7	20, 22	3
<b>Total</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>9</b>

SBC: selva baja caducifolia, SMS: selva mediana subcaducifolia.

Los números entre paréntesis se refieren al grado de degradación asignado, en donde 1 es poco o nada alterado, 2 medianamente alterado y 3 con perturbación evidente.

Los números en el cuerpo del cuadro corresponden a las unidades de muestreo mostradas en la Figura 1.2 (mapa del área de estudio) y enlistadas en el apéndice A (capítulo 1).

## ANÁLISIS DE DATOS

### DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES

Para comparar la diversidad de especies entre los años y las localidades, se construyeron curvas de rarefacción basadas en individuos y en cobertura del muestreo en iNext (Chao et al., 2016). La diversidad de especies (orden  $q = 0, 1$  y  $2$ ) entre las localidades se comparó al mismo número de individuos ( $n = 182$ ) y a la misma cobertura del muestreo (0.98), mediante 1000 aleatorizaciones con Bootstrap y con intervalo de confianza de 95%. Adicionalmente, para estimar la riqueza total se emplearon los estimadores no paramétricos Chao1 y Bootstrap en EstimateS (Colwell, 2013).

Para comparar la composición de especies entre años y localidades se calcularon índices de similitud en SpadeR (Chao et al., 2015) con 1000 aleatorizaciones en todos los casos. Para la comparación global entre las localidades a dos años del huracán se obtuvo el índice de similitud Bray-Curtis. Este índice es confiable cuando se quieren comparar abundancias absolutas bajo esfuerzos de muestreo estandarizados en todas las comunidades. Adicionalmente se realizó una comparación por pares con los índices de Sørensen y Jaccard. Para la comparación entre años por localidad se emplearon los índices Chao-Jaccard y Chao-Sørensen. Estos índices, a diferencia de los índices clásicos de Jaccard y Sørensen, toman en cuenta la abundancia relativa de las especies y se recomiendan cuando hay sospechas de submuestreo y cuando es probable que las muestras tengan numerosas especies raras (Chao et al., 2005), tal como sucede con las comunidades de murciélagos.

Adicionalmente, para las localidades con diferencias significativas en diversidad de especies entre los años y con el fin de identificar las causas de esas diferencias, se construyeron curvas de rango abundancia y se realizó una prueba de rangos con signo de Wilcoxon para datos pareados con el número de individuos capturados por especie.

### VARIACIÓN TEMPORAL EN LA ABUNDANCIA DE GREMIOS TRÓFICOS

Las especies de murciélagos fueron clasificadas en los gremios tróficos: frugívoro-omnívoros (FO), frugívoros (FR), nectarívoros (NE), insectívoros (IN) y hematófagos (H), de acuerdo con literatura relevante (Sánchez-Hernández et al., 2016). Para evaluar el efecto de la estación y



el tiempo post-huracán sobre el número de murciélagos capturados (como subrogado de la abundancia) por gremio trófico, se emplearon modelos lineales generalizados (GLM) con distribución Poisson, de todo el ensamblaje y de cada gremio. Para evaluar cuál de las dos clasificaciones de estacionalidad explican mejor la variación en abundancia de los murciélagos, se realizaron dos pruebas en cada caso, una con dos estaciones (estación1): seca y húmeda, y otra con las cuatro estaciones descritas por Stoner (2005; estación2): húmeda temprana, húmeda tardía, seca temprana y seca tardía. Los niveles del factor post-huracán fueron los periodos de muestreo: marzo-2016, junio-2016, septiembre-2016, diciembre-2017, marzo-2017, junio-2017, septiembre-2017 y diciembre-2017. Se probaron cuatro modelos y se compararon con un modelo nulo mediante la función *anova* en R (R Core Team, 2016):

Modelo 1:  $\text{capturas} \sim \text{estación1} + \text{tiempo post-huracán}$

Modelo 2:  $\text{capturas} \sim \text{estación1}$

Modelo 3:  $\text{capturas} \sim \text{estación2} + \text{tiempo post-huracán}$

Modelo 4:  $\text{capturas} \sim \text{estación 2}$

Modelo nulo:  $\text{capturas} \sim 1$

Se seleccionó el modelo con el menor Criterio de Información de Akaike (AIC), mayor devianza explicada y que fuera significativamente distinto al modelo nulo.

Una vez que se confirmó un efecto de la estación y del tiempo post-huracán, con el fin de identificar la dirección de la tendencia en la abundancia de los murciélagos, los datos se transformaron con  $\sqrt{x + 1}$  para disminuir los datos extremos debidos a la estacionalidad. Con estos datos se realizaron pruebas de tendencia Mann-Kendall (Mann, 1945; Kendall, 1975; Gilbert, 1987) con los datos generales y para cada gremio trófico en XLSTAT (Addinsoft, 2021), con las series temporales suavizadas mediante el modelo de media móvil. La prueba de tendencia Mann-Kendall o  $\tau$  (tau) de Kendall es una prueba no paramétrica que ha sido empleada para identificar tendencias considerando la aleatoriedad y la estacionalidad principalmente en análisis climatológicos e hidrológicos (e.g. Douglas et al., 2000).

### 3.3. RESULTADOS

#### DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES

Se capturaron 790 murciélagos (344 en 2016 y 446 en 2017) de 21 especies, 15 géneros y seis familias. Las especies dominantes fueron *Artibeus jamaicensis* ( $n = 190$ ), *Desmodus rotundus* ( $n = 167$ ), *Pteronotus mexicanus* ( $n = 131$ ) y *A. lituratus* ( $n = 122$ ). El mes con el mayor número de capturas fue septiembre del 2016 y con menor número, diciembre del 2016 (Cuadro 3.2). La localidad en donde se capturaron más murciélagos fue Chamela (DEG1;  $n = 316$ ), seguida de La Fortuna (DEG2;  $n = 292$ ) y Zapata (DEG3;  $n = 182$ ). La mayor parte de las especies raras ( $n = 4$ ) se capturaron en Chamela, en vegetación mediana subcaducifolia.

Las curvas de rarefacción basadas en individuos no mostraron diferencias significativas en la riqueza de especies entre las localidades a dos años del huracán (Figura 3.1a y 3.1b). Sin embargo, las curvas basadas en cobertura del muestreo (Figura 3.1c y 3.1d), así como los estimadores Chao1 y Bootstrap (Figura 3.2) señalaron una mayor riqueza en Chamela (DEG1) en comparación con La Fortuna (DEG2) y Zapata (DEG3). En tanto que, la diversidad de orden  $q = 2$ , indicó que el número de especies efectivas fue menor en Chamela (DEG1; Figura 3.3c y 3.3d), lo cual quiere decir que la abundancia entre las especies dominantes fue más inequitativa en esta localidad.

La comparación general entre años no mostró diferencias significativas en la diversidad de especies (Figura 3.4). Mientras que, por localidades, en Chamela (DEG1) se encontró una mayor diversidad en 2016 en comparación con 2017 de los órdenes  $q = 0$  y  $q = 1$  (Figura 3.5). En La Fortuna (DEG2), se encontró una diversidad ligeramente mayor en 2016, pero sin diferencias significativas con 2017 (Figura 3.6). Finalmente, en Zapata (DEG3) no hubo diferencias en la diversidad de especies entre años (Figura 3.7).

Por otra parte, la similitud en composición de especies entre las tres localidades a dos años del huracán fue de 0.64 (0.60–0.68) de acuerdo con el índice Bray-Curtis. La comparación por pares indicó que la similitud fue mayor entre Chamela (DEG1) y Zapata (DEG3), y fue menor entre La Fortuna (DEG2) y Zapata (DEG3). Sin embargo, las diferencias no fueron significativas de acuerdo con el intervalo de confianza al 95% (Cuadro 3.3). El análisis por localidad, entre años, indicó que en La Fortuna (DEG2) la composición de especies fue más similar entre los dos

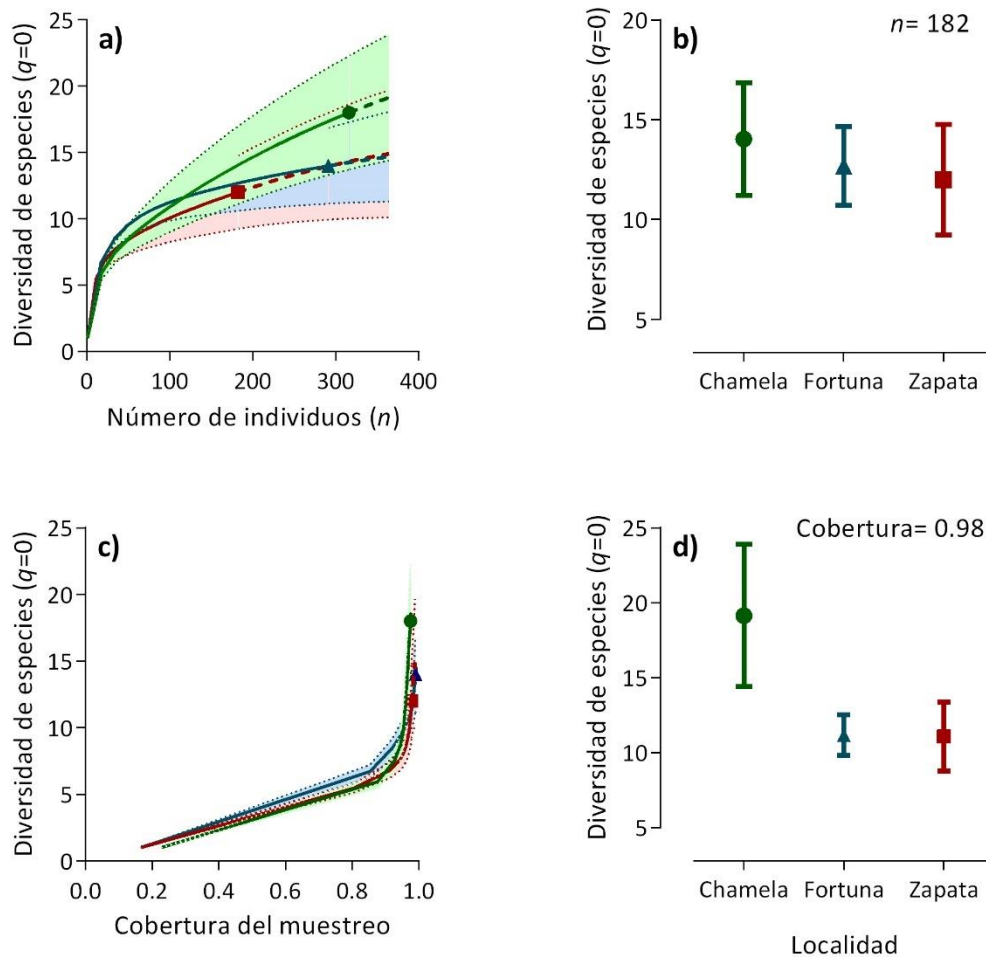
años, y fue menos similar en Chamela (DEG1). En Zapata (DEG3) los índices fueron cercanos a 1; sin embargo, el intervalo de confianza fue mucho mayor en comparación con las otras localidades (Cuadro 3.4). De cualquier forma, los valores altos en los índices indican pocos cambios en la composición de especies entre años en las tres localidades.

**Cuadro 3.2.** Murciélagos capturados por periodo de muestreo, de marzo de 2016 a diciembre de 2017. IN: insectívoro, PI: piscívoro, NE: nectarívoro, FO: frugívoro-omnívoro, F: frugívoro, H: hematófago, M: marzo, J: junio, S: septiembre, D: diciembre, T: total

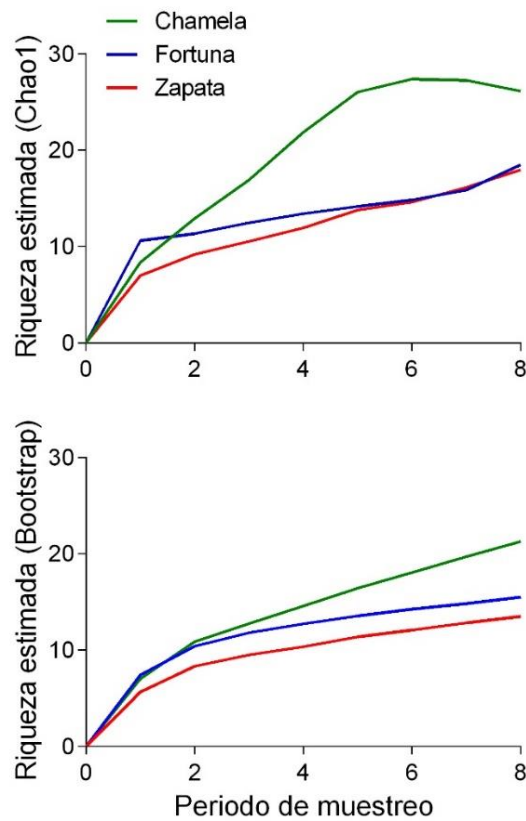
Familia/especie	Gremio	2016					2017					Total		
		M	J	S	D	T	M	J	S	D	T	T	%	
<i>Mormoopidae</i>														
<i>M. megalophylla</i>	IN	1				1						1	0.13	
<i>P. mexicanus</i>	IN	2	24	4	2	32	10	31	52	6	99	131	16.58	
<i>P. psilotis</i>	IN		1		1	2		1	1		2	4	0.51	
<i>P. fulvus</i>	IN	1				1						1	0.13	
<i>Natalidae</i>														
<i>N. mexicanus</i>	IN						1				1	1	0.13	
<i>Noctilionidae</i>														
<i>N. leporinus</i>	PI								1		1	1	0.13	
<i>Phyllostomidae</i>														
<i>G. mutica</i>	NE	4	6	9		19	4	8	6	2	20	39	4.94	
<i>G. commissarisi</i>	NE			2		2				1	1	3	0.38	
<i>G. morenoi</i>	NE	1		1		2			1		1	3	0.38	
<i>L. yerbabuenae</i>	NE	4	4			8		5	3		8	16	2.03	
<i>A. jamaicensis</i>	FO	1	22	78	6	107	12	34	37		83	190	24.05	
<i>A. lituratus</i>	FO		10	65	2	77	2	3	37	3	45	122	15.44	
<i>D. phaeotis</i>	FO		2	10		12		3	10	3	16	28	3.54	
<i>D. tolteca</i>	F	1		10	2	13		3	2	1	6	19	2.41	
<i>S. parvidens</i>	FO	1	2	1	1	5		1	5	41	47	52	6.58	
<i>C. senex</i>	F			3		3			3		3	6	0.76	
<i>D. rotundus</i>	H	9	24	24		57	36	25	26	23	110	167	21.14	
<i>Vespertilionidae</i>														
<i>L. frantzii</i>	IN								1		1	1	0.13	
<i>D. intermedius</i>	IN	1				1						1	0.13	
<i>R. parvula</i>	IN			1		1	1			1	1	3	0.38	
<i>Molossidae</i>														
<i>N. aurispinosus</i>	IN				1	1						1	0.13	
<b>Total</b>		<b>26</b>	<b>95</b>	<b>208</b>	<b>15</b>	<b>344</b>	<b>66</b>	<b>114</b>	<b>185</b>	<b>81</b>	<b>446</b>	<b>790</b>		

**Cuadro 3.3.** Similitud en la composición de especies de murciélagos entre las localidades a dos años del paso del huracán Patricia. Los valores entre paréntesis corresponden al intervalo de confianza al 95%.

Localidades	Índice de Jaccard	Índice de Sørensen
Fortuna-Chamela	0.429 (0.214–0.644)	0.600 (0.361–0.840)
Fortuna-Zapata	0.367 (0.171–0.564)	0.537 (0.323–0.751)
Chamela-Zapata	0.474 (0.222–0.725)	0.643 (0.376–0.910)



**Figura 3.1.** Curvas de interpolación (línea continua) y extrapolación (línea discontinua) de la riqueza de especies de murciélagos (a y b) y comparación al mismo número de individuos (b) y a la misma cobertura de muestreo (d), para las tres localidades durante los dos años de trabajo de campo. Verde = Chamela (DEG1), Azul = La Fortuna (DEG2) y Rojo = Zapata (DEG3).



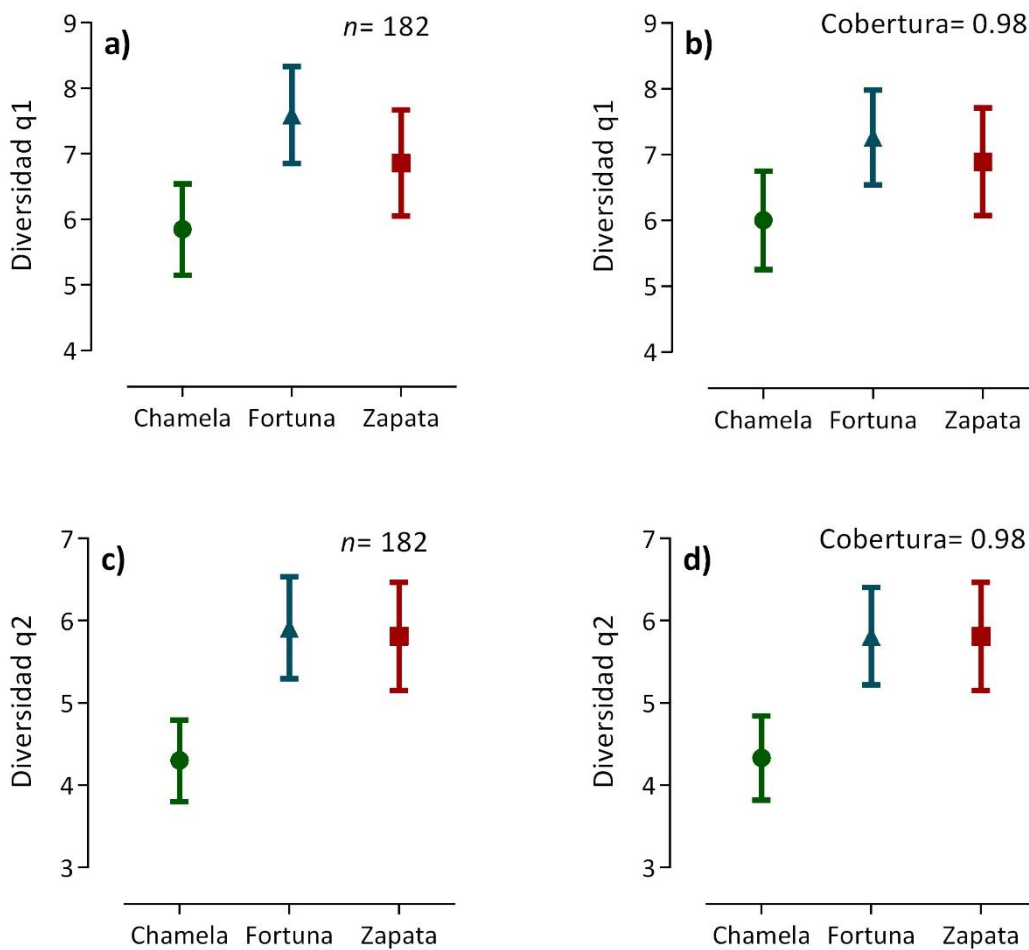
**Figura 3.2.** Riqueza de especies de murciélagos estimada por Chao1 y Bootstrap en las tres localidades durante los dos años de trabajo de campo. Verde = Chamela (DEG1), Azul = La Fortuna (DEG2) y Rojo = Zapata (DEG3).

**Cuadro 3.4.** Similitud en la composición de especies de murciélagos por localidad entre los dos años post-huracán (2016 vs 2017). Los valores entre paréntesis corresponden al intervalo de confianza al 95%.

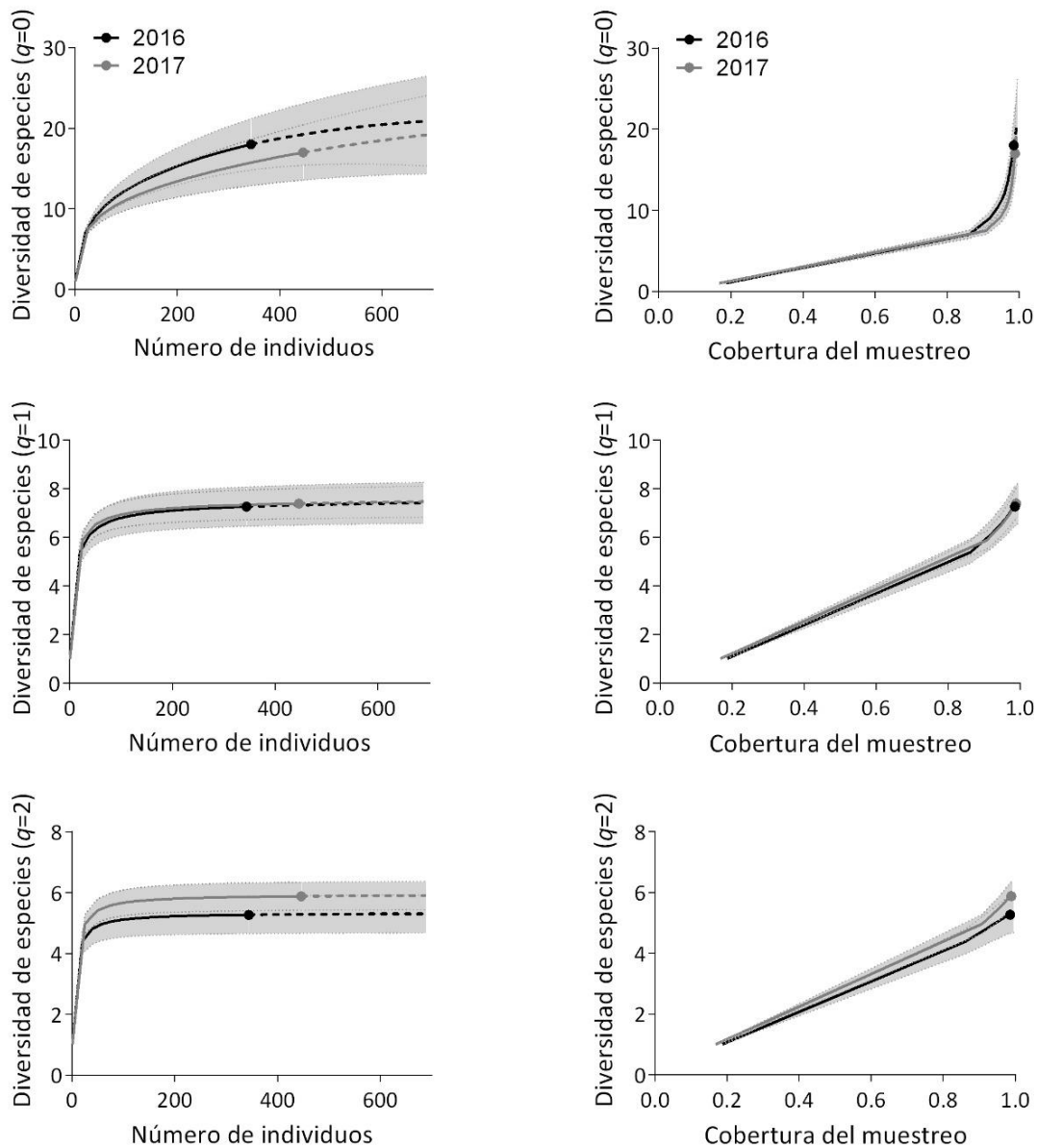
Localidades	Índice Chao-Jaccard	Índice Chao-Sørensen
Fortuna (DEG1)	0.968 (0.899–1.040)	0.983 (0.957–1.010)
Chamela (DEG2)	0.875 (0.869–0.881)	0.933 (0.930–0.936)
Zapata (DEG3)	0.957 (0.765–1.150)	0.978 (0.847–1.110)

Las curvas de rango abundancia para Chamela (DEG1) mostraron una mayor riqueza de especies en 2016, con una distribución de abundancias entre las especies más homogénea y más especies raras en comparación con 2017. Las especies dominantes en 2016 fueron A.

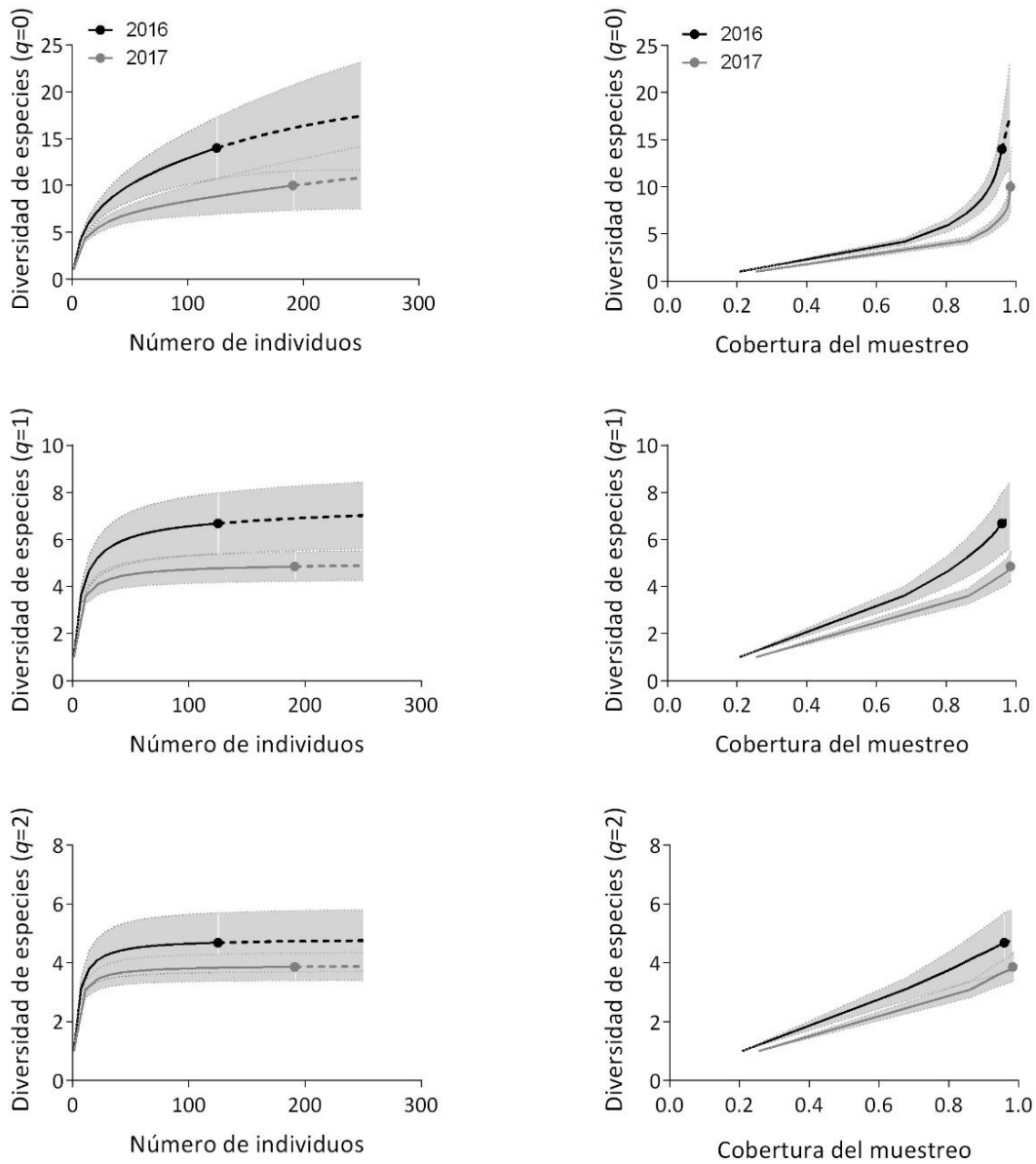
*jamaicensis*, *D. rotundus* y *A. lituratus*, mientras que en 2017 fueron *A. jamaicensis*, *D. rotundus* y *P. mexicanus* (Figura 3.8). Las pruebas de pareamiento de Wilcoxon resultaron no significativas al considerar el número de individuos capturados ( $P = 0.88$ ) y la abundancia relativa ( $P = 0.14$ ); lo quiere decir que hubo cambios significativos entre los dos años en el rango de abundancia de las especies, mostrando un aumento en la abundancia de *D. rotundus* y *P. mexicanus*, y una disminución de *A. lituratus* (Figura 3.9).



**Figura 3.3.** Diversidad de órdenes  $q = 1$  y  $q = 2$  basada en el número de individuos y en la cobertura del muestreo para las tres localidades durante los dos años de trabajo de campo. Verde = Chamela (DEG1), Azul = La Fortuna (DEG2) y Rojo = Zapata (DEG3).

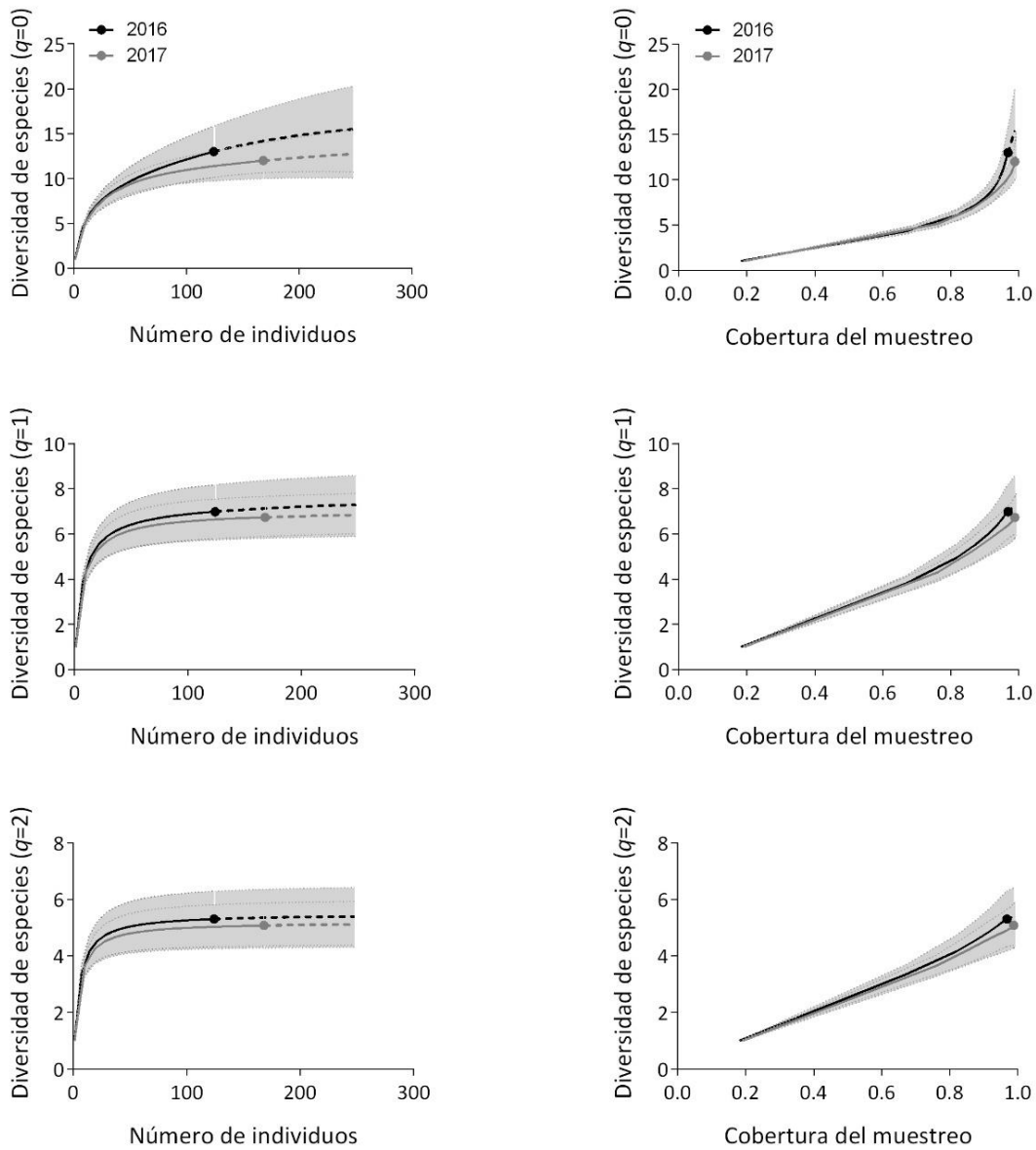


**Figura 3.4.** Curvas generales de interpolación (líneas continuas) y extrapolación (líneas discontinuas) de la diversidad de especies de orden  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo, para los años 2016 y 2017.

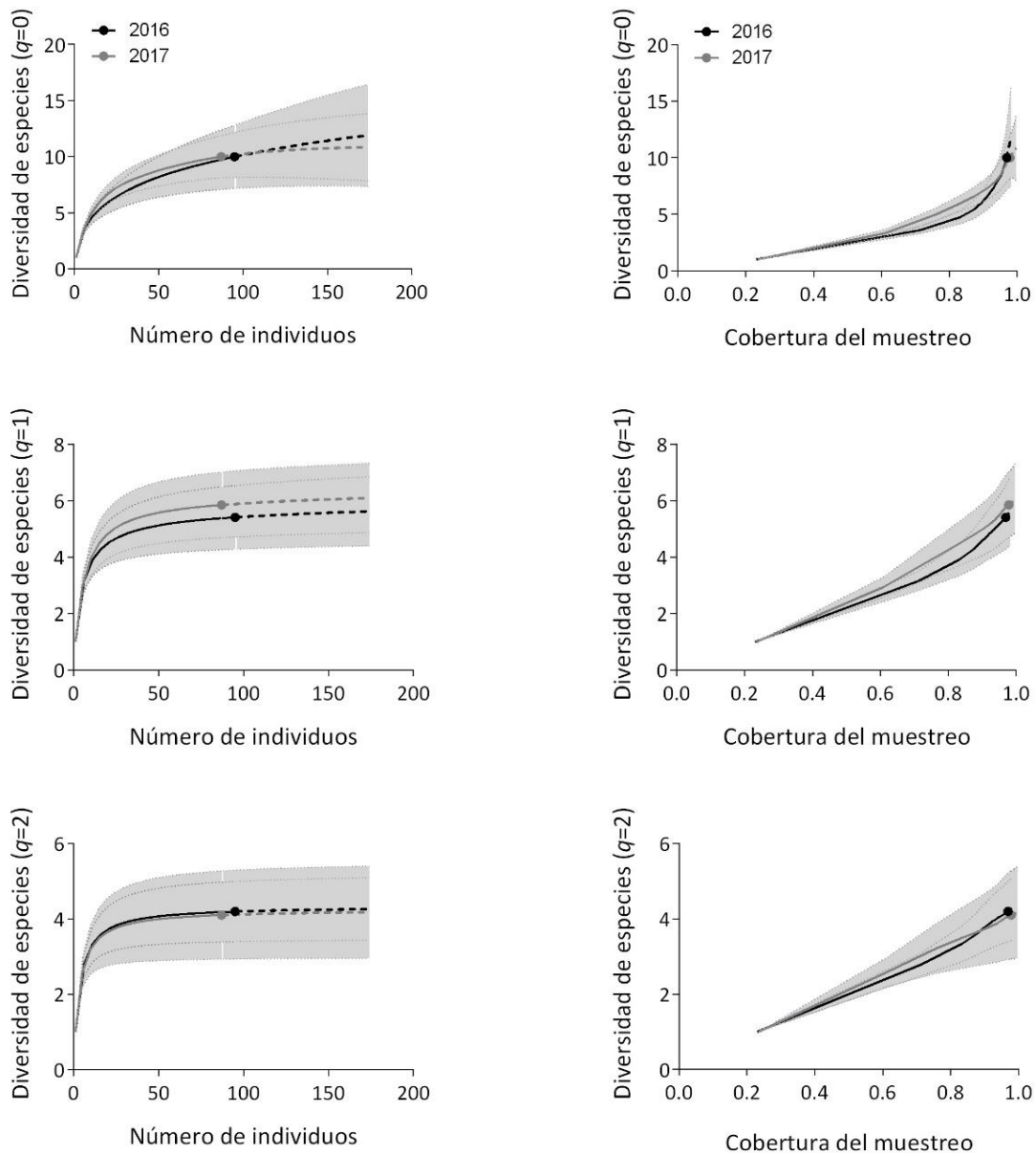


**Figura 3.5.** Curvas de interpolación (líneas continuas) y extrapolación (líneas discontinuas) de la diversidad de especies de orden  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo, para Chamela (DEG1) en 2016 y 2017.

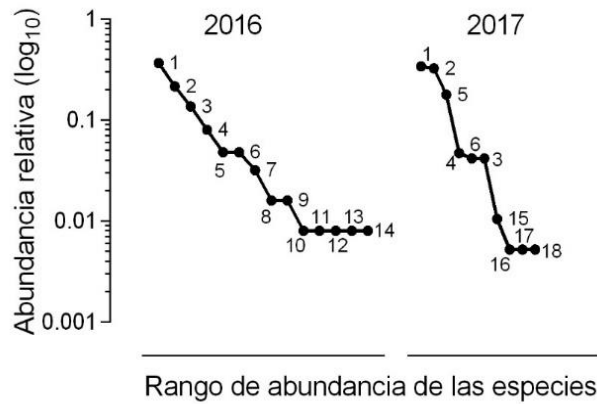




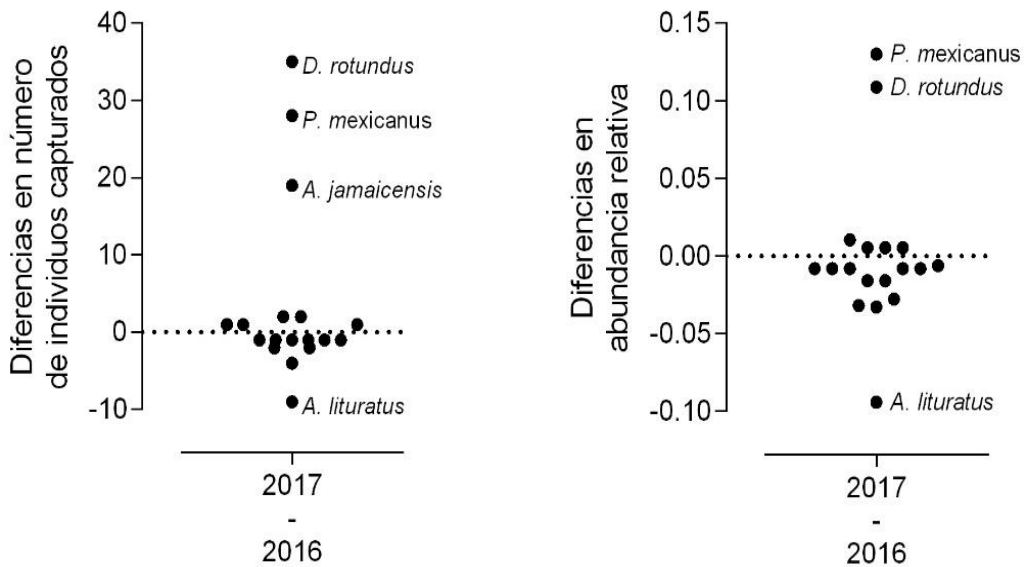
**Figura 3.6.** Curvas de interpolación (líneas continuas) y extrapolación (líneas discontinuas) de la diversidad de especies de orden  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo, para La Fortuna (DEG2) en 2016 y 2017.



**Figura 3.7.** Curvas de interpolación (líneas continuas) y extrapolación (líneas discontinuas) de la diversidad de especies de orden  $q = 0, 1$  y  $2$ , basadas en el número de individuos y en la cobertura del muestreo, para Zapata (DEG3) en 2016 y 2017.



**Figura 3.8.** Curva de rango-abundancia de las especies de murciélagos capturadas en 2016 y 2017 en Chamela, Jalisco. 1: *A. jamaicensis*, 2: *D. rotundus*, 3: *A. lituratus*, 4: *D. phaeotis*, 5: *P. mexicanus*, 6: *G. mutica*, 7: *L. yerbabuena*, 8: *G. commissarisi*, 9: *D. tolteca*, 10: *M. megalophylla*, 11: *P. psilotis*, 12: *P. fulvus*, 13: *G. morenoi*, 14: *S. parvidens*, 15: *R. parvula*, 16: *N. mexicanus*, 17: *C. senex*, 18: *L. blossevillii*.



**Figura 3.9.** Diferencias en el número de capturas y abundancia relativa entre 2016 y 2017 de las especies registradas en Chamela (puntos negros). Se muestran únicamente los nombres de las especies con las mayores diferencias.

### VARIACIÓN TEMPORAL EN LA ABUNDANCIA DE GREMIOS TRÓFICOS

El análisis general (GLM), considerando a las tres localidades de estudio, mostró que el número de murciélagos capturados estuvo influenciado por la estación y el tiempo post-huracán. Todos los modelos evaluados arrojaron diferencias significativas entre las estaciones. El mejor modelo fue el que incluyó a las cuatro estaciones y al tiempo post-huracán (modelo 3). De acuerdo con esto, en la estación húmeda temprana (septiembre) se capturaron más murciélagos que en el resto de las estaciones, en las estaciones seca temprana (marzo) y húmeda tardía (diciembre) se capturaron menos murciélagos, y las diferencias entre estas dos estaciones no fueron significativas (Figura 3.10a, apéndice B).

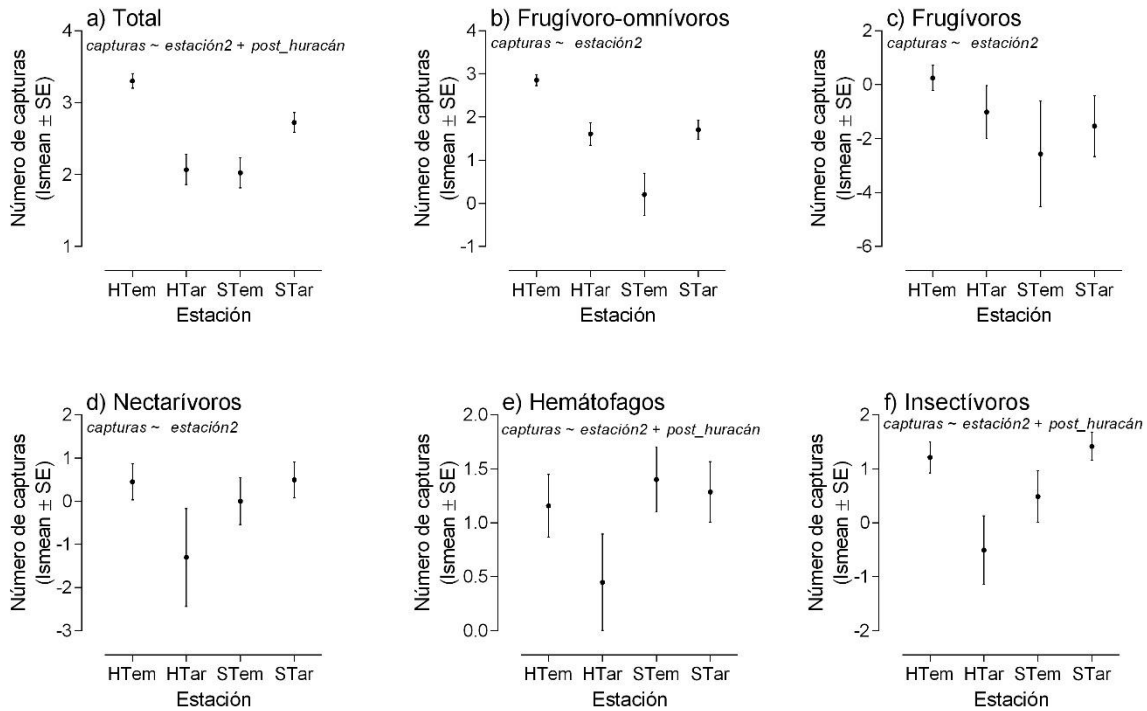
En cuanto al análisis por gremios, se encontró que para los murciélagos frugívoro-omnívoros (FO) y frugívoros (FR) los mejores modelos fueron el 3 (cuatro estaciones y tiempo post-huracán) y 4 (cuatro estaciones); sin embargo, en el modelo 3 el tiempo post-huracán no tuvo efecto sobre ninguno de estos gremios. De acuerdo con ambos modelos, se capturaron más murciélagos FO y FR en la estación húmeda temprana, menos murciélagos FO en la húmeda tardía y seca tardía, y menos murciélagos FR en la estación seca temprana y tardía (Figuras 3.10b y 3.10c, apéndice B).

Para los murciélagos nectarívoros, las diferencias entre los modelos fueron mínimas y no hubo un efecto del tiempo post-huracán. De acuerdo con el modelo 4, que es el más sencillo, con mayor devianza explicada y menor AIC, se capturaron más murciélagos PI en la estación húmeda temprana y seca tardía, y menos en la húmeda tardía (Figura 3.10d, apéndice B).

Para los murciélagos hematófagos, la devianza explicada en todos los modelos fue baja. El modelo 3 arrojó la mayor devianza con 7% y el menor AIC (360.4) y las diferencias con el modelo nulo fueron significativas ( $P < 0.01$ ). De acuerdo con este modelo hubo efecto de la estación y del tiempo post-huracán, y menos capturas en la estación húmeda tardía en comparación con el resto de las estaciones (Figura 3.10e, apéndice B).

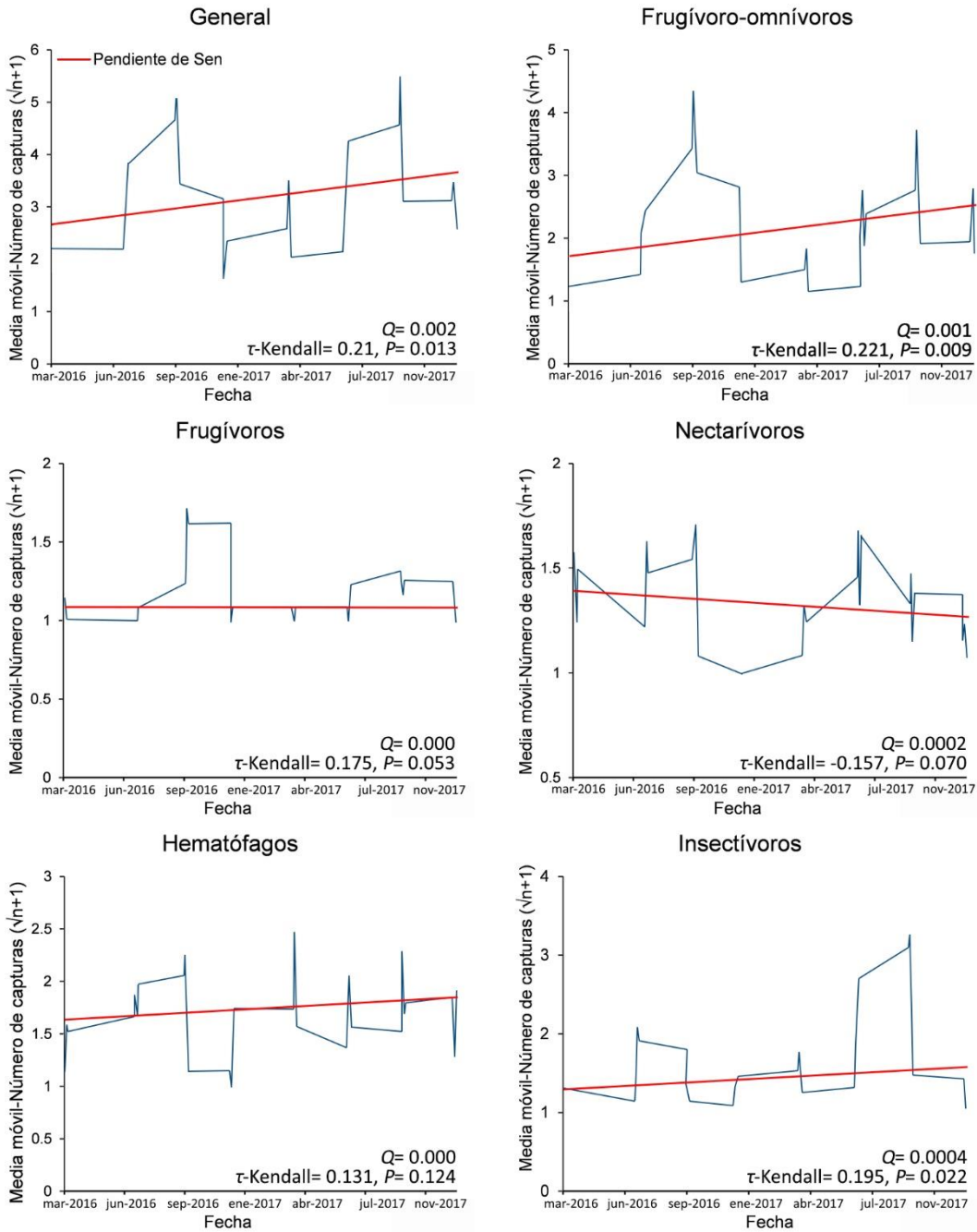
En cuanto a los murciélagos insectívoros, la devianza explicada no sobrepasó el 31% en todos los modelos. El modelo con la mayor devianza (31%) y menor AIC (274.2) fue el modelo 3. Todos los modelos fueron distintos al modelo nulo ( $P < 0.01$ ) y hubo efecto tanto de la

estación cómo del tiempo post-huracán. De acuerdo con el modelo 3, se capturaron más murciélagos insectívoros en la estación seca tardía y en la húmeda temprana, sin diferencias significativas entre estas estaciones ( $P = 0.71$ ; Figura 3.10f, apéndice B).



**Figura 3.10.** Variación estacional en la abundancia de murciélagos (número de capturas), total y por gremios, de acuerdo con los modelos seleccionados mediante GLMs. Los detalles de los modelos se muestran en el apéndice B.

El análisis de tendencia Mann-Kendall demostró que el número de capturas general aumentó conforme avanzó el tiempo post-huracán (Figura 3.11). Por gremios, se encontró que la abundancia de los murciélagos FO e insectívoros iba en aumento ( $P < 0.01$ ). Para los murciélagos nectarívoros se encontró una pendiente negativa, aunque no fue significativa ( $P = 0.07$ ). Mientras que los murciélagos frugívoros y hematófagos no mostraron una tendencia definida (Figura 3.11).



**Figura 3.11.** Evaluación en la tendencia de la abundancia post-huracán de murciélagos, total y por gremios alimentarios, de marzo de 2016 a diciembre de 2017. Pendiente de Sen (línea roja) ajustada a la curva suavizada (azul).

### 3.4. DISCUSIÓN

#### DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES

Como se esperaba, a dos años del huracán Patricia, la riqueza de especies de murciélagos fue mayor en la selva primaria de Chamela que en áreas de estudio con mayor disturbio, aunque tuvo menor equitatividad en las abundancias de las especies más comunes (menor diversidad de orden  $q = 2$ ). Reportes previos indican que, a ocho meses del huracán, la dominancia y equitatividad fueron menores en Chamela y Zapata con respecto a muestreos pre-huracán, y que la riqueza de especies no era diferente entre las localidades (Sil-Berra et al., 2021; capítulo 2). Estos resultados sugieren que las áreas con mayor cantidad de vegetación nativa, como Chamela, presentan mayor resiliencia ante grandes perturbaciones naturales, lo que puede implicar una recuperación más rápida, mayor disponibilidad de recursos en un tiempo menor y por lo tanto mayor riqueza de especies de murciélagos.

Se ha reportado que las áreas de selva seca de la región de Chamela son poco resistentes a huracanes, sin embargo, son altamente resilientes debido a la cantidad de humedad que dejan estos eventos, que favorecen la recuperación de la vegetación y como consecuencia de la fauna asociada, aunque esto depende de la magnitud de los vientos, de las variaciones climáticas posteriores a dichas perturbaciones y de las características de la vegetación (Álvarez-Yépiz et al., 2018; Jiménez-Rodríguez et al., 2018). La resiliencia de las comunidades de murciélagos se asocia a su vez al grado de modificación del paisaje por actividades humanas. Aunque el huracán Patricia dañó más a los árboles estructuralmente en la vegetación primaria que en la vegetación secundaria, la vegetación primaria resultó ser más resiliente en términos de menor mortalidad y mayor densidad de rebrotes (Jiménez-Rodríguez et al., 2018). Esto pudo deberse a que la vegetación primaria tiene árboles de mayor altura, diámetro y edad, lo que influye en una mayor capacidad de obtención de recursos (Jiménez-Rodríguez et al., 2018) y como consecuencia la recuperación del ecosistema en general es más rápida.

Por otra parte, la menor diversidad de orden  $q = 2$  sugiere que la recuperación en la disponibilidad de recursos es aprovechada principalmente por las especies generalistas, como *A. jamaicensis*, o que tienen asegurados sus recursos, como *D. rotundus*, que fueron las

especies más dominantes y con mayor diferencia en abundancia respecto al resto de las especies, o bien que a pesar de aumentar la riqueza de especies, algunas de estas, incluso siendo comunes, disminuyeron en abundancia, tal como sucedió con *A. lituratus* en 2017. De manera similar, en comunidades de aves se ha reportado un aumento en la tasa de captura del gremio omnívoro y de especies que forrajean en áreas abiertas después del paso de huracanes (Johnson y Winker, 2010).

Contrario a lo esperado, en Chamela, la diversidad de especies fue mayor en 2016 que en 2017 ( $n = 14$  vs 10 en número de especies y  $n = 5$  vs 3 de especies raras). También hubo mayor equitatividad en las abundancias entre las especies en el 2016 y la composición de especies cambió en mayor medida entre los años. Estos cambios pueden ser resultado de diferentes factores. En primer lugar, Chamela pudo funcionar como resguardo para especies generalistas, comunes y raras en el tiempo más inmediato al huracán (2016) al contener una mayor cobertura de vegetación en comparación con las otras localidades y por consiguiente mayores opciones de alimento para los murciélagos. Posteriormente, de manera similar a la hipótesis del disturbio intermedio y por el proceso de recuperación del ecosistema, las especies más resistentes y las no tan resistentes pero que van colonizando nuevos nichos después de una perturbación, pudieron compartir la misma área con lo que aumenta la diversidad.

La variación climática entre los años también puede influir en la diversidad de especies, aunque de acuerdo con la Estación Meteorológica de la Estación de Biología Chamela, UNAM, 2016 fue más seco y tuvo una menor precipitación y humedad relativa, en comparación con 2017, por lo que se esperaría mayor diversidad en 2017. Pero, por otra parte, la humedad favorece a la vegetación de toda la región, lo que pudo favorecer que en 2017 las distintas especies de murciélagos se dispersaran en busca de alimento o hábitat hacia otras zonas, lo que a su vez pudo disminuir la diversidad. Se necesitarían muestreos a un plazo mayor para establecer las relaciones entre las variaciones climáticas interanuales y la diversidad de especies de murciélagos y conocer el punto de equilibrio de la diversidad después de un huracán.



En cuanto a la composición de especies, la mayor diferencia entre La Fortuna y Zapata puede ser un efecto del decaimiento en la similitud por distancia (Soininen et al., 2007), puesto que estas son las localidades más lejanas y también con mayores diferencias en cuanto al impacto del huracán Patricia. Mientras que en Chamela, la mayor diferencia en composición de especies entre los años fue resultado del aumento en la abundancia de *A. jamaicensis* y *D. rotundus*, y de la disminución de *A. lituratus* en 2017, y de las especies raras, que fueron diferentes entre los años.

*Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* son especies cercanas y tienen dietas similares (García-Estrada et al., 2012) pero no idénticas, porque *A. lituratus* consume mayor cantidad de frutos de plantas pioneras (Lou y Yurrita, 2005; Eusebio-Valdes, 2019); además es de mayor tamaño, en México sus poblaciones son menos abundantes y su ámbito hogareño es más amplio (cuadro 1.2, capítulo 1). Se ha documentado que las dos especies usan el hábitat de forma diferente (Bolívar-Cimé et al., 2013). Por ejemplo, en la selva alta perennifolia de Oaxaca, *A. lituratus* parece funcionar como especie conectora entre los estratos del dosel y el sotobosque, así como entre los estados sucesionales tempranos y medios (García-García y Santos-Moreno, 2014). Por esta razón, en 2016, tras el paso del huracán Patricia, la selva de Chamela pudo servir como sitio de refugio para esta especie porque en las áreas circundantes la abundancia de recursos alimenticios y de refugios fueron limitados; mientras que en 2017, cuando la vegetación se estaba recuperando del impacto del huracán en toda la región, *A. lituratus* pudo ampliar su ámbito hogareño o trasladarse a zonas con vegetación en estados sucesionales tempranos, lo que disminuyó su éxito de captura en Chamela.

#### **VARIACIÓN TEMPORAL EN ABUNDANCIA DE GREMIOS TRÓFICOS**

A pesar de las afectaciones del huracán Patricia en la estructura y fenología de la vegetación (Parker et al., 2018; Renton et al., 2018), la abundancia de los murciélagos mostró una variación estacional clara en concordancia con las cuatro estaciones propuestas por Stoner (2005). Esta abundancia fue mayor durante la estación húmeda temprana (julio a septiembre), lo que coincide con el periodo de mayor precipitación en la región, y fue menor en las estaciones húmeda tardía (octubre a diciembre) y seca temprana (enero a marzo), que

corresponde a la menor precipitación. Durante la estación húmeda temprana se presenta la mayor abundancia de flores quiropterofílicas (e.g. *Combretum fruticosum* [bejuco colorado], *Crescentia alata* [coatecomate], *Ceiba aesculifolia* [pochote], *Helicteres baruensis* [algodoncillo], *Stenocereus chrysocarpus* [pitayo], entre otras) y hay pocos frutos; en la húmeda tardía algunas especies quiropterofílicas están en floración (e.g. *C. fruticosum*, *Ceiba grandiflora* [ceiba], *Ipomoea ampullacea* [campanilla], *Stenocereus standleyi* [pitayo marismeño], entre otras) y hay una mayor cantidad de árboles con frutos; y en la seca temprana puede ocurrir un segundo pico de floración quiropterofílica (e.g. *C. fruticosum*, *C. grandiflora*, *I. ampullacea*, *Bauhinia unguolata* [pata de gallo], *Agave colimana* [maguey], entre otras) y de frutos del dosel (Stoner et al., 2003; Stoner, 2005). La baja abundancia de murciélagos en esta última estación puede ser un reflejo de las afectaciones del huracán Patricia a la floración quiropterofílica.

A pesar de los efectos negativos del huracán sobre la abundancia de ciertos grupos funcionales de murciélagos (capítulo 2), se observó una variación estacional en la abundancia de los gremios tróficos. Lo cual indica cierta capacidad de resistencia y resiliencia de la vegetación y de las comunidades de murciélagos. Los murciélagos frugívoros (FO y FR) tuvieron un máximo de abundancia en la estación húmeda temprana (julio a septiembre), lo que pudo ser resultado del inicio del pico de abundancia de frutos quiropterofílicos en la región (Stoner, 2002, 2005). Las especies representativas de estos gremios son *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *D. phaeotis*. Se ha reportado que la principal fuente de alimentación para *A. jamaicensis* durante la estación húmeda temprana es *Ficus insipida* y que a lo largo del año cambia sus hábitos alimentarios, variando entre las distintas especies de *Ficus* presentes en la región (Ramírez-Priego, 2000), por lo que información acerca de cómo los huracanes afectan la fenología reproductiva de *Ficus* serían de gran utilidad, por otra parte, también consume *Spondias* ssp. (ciruelo), *Stenocereus* ssp. (pitaya), *Psidium* ssp. (arrayán o guayabillo; Sánchez-Hernández, 1984), e incluso plantas pioneras como *Cecropia* ssp. y *Solanum* ssp. (García-Estrada et al., 2012). La información acerca de la dieta de *A. lituratus* es escasa para la región, sin embargo, se ha reportado similitud con la dieta de *A. jamaicensis*, mostrando gran preferencia por *Ficus*, *Cecropia* y *Solanum* ssp. (García-Estrada et al., 2012). Otros frutos que

consumen ambas especies en la región son *Sideroxylon capiri* (Sapotaceae) y *Brosimum alicastrum* (Moraceae) durante la estación seca (Zarazúa-Carbajal et al., 2012). Para *D. phaeotis* tampoco hay información de su dieta para la región de Chamela. En otros sitios se ha reportado que es estrictamente frugívora, mostrando preferencia por *Ficus*, *Trophis*, *Solanum*, *Cecropia* y *Parathesis* sp. (Díaz-Camacho, 2004; García-Estrada et al., 2012; Sánchez-Hernández et al., 2016).

Por otra parte, la mayor abundancia de estos gremios en la estación húmeda temprana puede estar asociada a la elevada tasa de capturas de individuos juveniles ( $n = 66$  para *A. jamaicensis* y  $n = 26$  para *A. lituratus*) en comparación con otras estaciones, lo que indica que, aunque tienen un patrón poliestro continuo (Sánchez-Hernández et al., 2016), presentan un pico de nacimientos que coincide con el inicio del pico de fructificación. Esto puede ser una estrategia para asegurar el éxito de supervivencia de los futuros adultos, en la que el pico de fructificación (octubre a diciembre) coincide con el tiempo en el que los jóvenes alcanzan la madurez.

Los murciélagos nectarívoros e insectívoros presentaron dos picos de abundancia, durante la estación seca tardía y húmeda temprana. Por el contrario, Stoner (2005) reportó una mayor abundancia de murciélagos nectarívoros y un pico de disponibilidad de flores quiropterofílicas en la estación seca temprana y húmeda temprana. Es probable que el pico de abundancia de flores quiropterofílicas durante la estación seca temprana (enero a marzo) en 2016 se haya afectado por el huracán Patricia, lo que estaría provocando el desfase en el pico de abundancia de los murciélagos nectarívoros. Por otra parte, durante la estación seca tardía puede presentarse el inicio de floración quiropterófila que se continua hasta la estación húmeda temprana (Stoner, 2005). *Glossophaga mutica* es la especie nectarívora dominante en estos ensambles. Se considera omnívora debido a que además de néctar consume frutos e insectos (Sánchez-Hernández et al., 2016). Algunas plantas reportadas en su dieta y presentes en la región son *Cordia alliodora*, *Ceiba pentandra* (pochote), *Crescentia alata* (coatecomate), *Pseudobombax ellipticum* (coquito), *Ipomoea* sp. (campanillas) y *Stenocereus* sp. (pitayas; Sánchez-Casas y Álvarez, 2000; Sánchez-Hernández et al., 2016). Mientras que *L. yerbabuena* (la segunda especie nectarívora con mayor abundancia) se refugia principalmente en las

cuevas de las islas cercanas a la costa, en donde el tamaño poblacional se incrementa entre noviembre y diciembre y disminuye gradualmente hasta 99% en agosto, y se alimenta de cerca de 22 especies de plantas, principalmente bombacáceas (*Ceiba* ssp. y *P. ellipticum*) y cactáceas (*Stenocereus* sp.), con variaciones en su dieta a lo largo del año (Stoner, et al., 2003). Estudios específicos acerca del efecto de los huracanes sobre la fenología de plantas quiropterófilas son necesarios.

En cuanto a la mayor abundancia de los murciélagos insectívoros durante la estación seca tardía y húmeda temprana, se puede explicar por el inicio de la temporada de lluvias (Figura 1.3, capítulo 1), lo que aumenta también la abundancia de insectos. Este gremio está representado principalmente por *P. mexicanus*, una especie de hábitos generalistas en cuanto a dieta y hábitat y que presenta variaciones en abundancia de acuerdo con la disponibilidad de insectos (Williams-Guillén y Perfecto, 2011; Oliveira et al., 2015).

Por otra parte, la abundancia de los murciélagos hematófagos fue relativamente constante a lo largo del año, excepto en la estación húmeda tardía, cuando se encontraron los valores más bajos. Los cambios en la abundancia de *D. rotundus* se han asociado principalmente con las prácticas de manejo del ganado (Lanzagorta-Valencia et al., 2020), en menor medida con la variación en la abundancia de otras presas, como venados o pecaríes (Sánchez-Cordero et al., 2011), y con los cambios de la temperatura debidos a la estacionalidad (Trajano, 1996; Zortéa et al., 2018). En la región de Chamela, los pobladores manejan al ganado de acuerdo con la estacionalidad y la abundancia de recursos; al inicio de la estación seca dejan libre al ganado para que aprovechen la pastura disponible en la zona, pero conforme la estación avanza lo encierran y complementan su dieta con alimento preparado, por lo que la tasa de captura de los murciélagos hematófagos puede estar parcialmente asociada a este manejo. En cuanto al clima, durante diciembre a febrero (estación húmeda tardía) la temperatura mínima es menor que en el resto del año (Figura 1.3; capítulo 1), en un promedio de 6°C por debajo de la temperatura que tienen las noches en la estación húmeda temprana (Ayala-Berdon et al., 2009), lo que podría modificar los patrones de actividad de estos murciélagos. Por otra parte, la reproducción incide de manera directa sobre su abundancia. Se sabe que esta especie tiene un patrón reproductivo poliestro asincrónico

continuo, pero se ha reportado que los nacimientos aumentan en la estación de lluvias (Schmidt, 1988; Lord, 1992; Núñez y de Viana, 1997). En este trabajo se capturaron hembras preñadas en todas las estaciones, excepto en la húmeda tardía, cuando se capturaron principalmente hembras inactivas, tres lactando y una postlactante; sin embargo, sólo un estudio más riguroso de la dinámica poblacional de la especie podrá ayudar a establecer si en Chamela existen periodos más definidos para su reproducción, cambios en sus patrones de actividad o de desplazamiento y si existen variaciones en sus patrones de forrajeo asociados a la estacionalidad climática.

En cuanto al tiempo post-huracán, hubo una tendencia en el aumento de capturas de murciélagos durante el periodo de muestreo, lo que puede indicar una recuperación de la vegetación y del ecosistema en general, a dos años del paso del huracán. Sin embargo, al agrupar por gremios tróficos, esta tendencia se encontró solamente para los murciélagos FO e insectívoros. Un análisis entre antes y después del huracán indicó que la abundancia de murciélagos nectarívoros disminuyó tras este evento (Sil-Berra et al., 2021; capítulo 2) y los resultados conjuntos podrían indicar que este gremio no se había recuperado todavía al final de los muestreos, en diciembre de 2017. Lo anterior concuerda con Renton et al. (2018), quienes reportaron que los patrones fenológicos de floración y fructificación no se habían recuperado de las perturbaciones provocadas por el huracán Patricia un año después de este; y con comunidades de aves, en donde los frugívoros y nectarívoros fueron los gremios más afectados a dos años del huracán Iris (categoría 4) en Belice (Johnson y Winker, 2010). Sin embargo, se requeriría de datos a un plazo mayor y quizá otros análisis, por ejemplo, poblacionales, para diferenciar los patrones de variación natural de variaciones estocásticas producidas por eventos de perturbación o por la propia dinámica de las poblaciones. Lo que es un hecho es que, *G. mutica* consistentemente era de las especies dominantes en muestreos previos a los huracanes Jova y Patricia (Chávez y Ceballos, 2001; Stoner, 2002; Stoner, 2005; Ávila-Cabadilla et al., 2009; Zarazúa-Carbajal et al., 2017), mientras que no ha sido el caso en estudios recientes (Tapia-Palacios et al., 2018) ni en este trabajo, en donde representó 6% de la abundancia del ensamblaje de filostómidos. Esta especie parece haber sido afectada por los

huracanes y se considera necesario dar seguimiento a esta y otras especies nectarívoras de la región y de sus recursos.

Se concluye que: 1) la diversidad de especies de murciélagos se recuperó más rápido en el área más conservada; 2) a pesar de las perturbaciones provocadas por el huracán, la abundancia de cada gremio siguió un patrón de acuerdo con la estacionalidad, principalmente los murciélagos frugívoros y nectarívoros; y 3) el aumento en la abundancia de los murciélagos, principalmente de frugívoro-omnívoros e insectívoros, con el tiempo post-huracán puede ser resultado de la recuperación de los ecosistemas en la región. Debido a que las áreas dominadas por selva baja caducifolia presentan una gran resiliencia ante eventos climáticos extremos como huracanes, la recuperación de la biodiversidad ocurre a una mayor velocidad; sin embargo, además de conservar las áreas naturales, se requiere mantener las áreas con vegetación secundaria y reforestar áreas agrícolas o abandonadas para mitigar los efectos de estos eventos extremos.

## LITERATURA CITADA

- Ackerman, J. D., L. R. Walker, F. N. Scatena y J. Wunderle. 1991. Ecological effects of hurricanes. *Bulletin of the Ecological Society of America* 72: 178–80.
- Addinsoft. 2021. XLSTAT statistical and data analysis solution. New York, USA. <https://www.xlstat.com>
- Álvarez-Yépiz, J. C., A. Martínez-Yrizar y T. S. Fredericksen. 2018. Special Issue: Resilience of tropical dry forests to extreme disturbance events. *Forest Ecology and Management* 426: 1–6. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.05.067.
- Ameca y Juárez, E. I., G. M. Mace, G. Cowlshaw, W. A. Cornforth y N. Pettorelli. 2013. Assessing exposure to extreme climatic events for terrestrial mammals. *Conservation Letters* 6: 145–53. DOI: 10.1111/j.1755-263X.2012.00306.x.
- Ameca, E. I., G. M. Mace, G. Cowlshaw y N. Pettorelli. 2019. Relative vulnerability to hurricane disturbance for endangered mammals in Mexico: A call for adaptation strategies under uncertainty. *Animal Conservation* 22: 262–73. DOI: 10.1111/acv.12461.
- Ávila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. I. Henry y M. Y. Álvarez. 2009. Composition, structure, and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258: 986–996. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.12.011.
- Ayala-Berdon, J., J. E. Schondube y K. E. Stoner. 2009. Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *Journal of Comparative Physiology B* 179: 553–562. DOI: 10.1007/s00360-008-0335-z.
- Behie, A. M. y M. S. M. Pavelka. 2005. The short-term effects of a hurricane on the diet and activity of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. *Folia Primatologica* 76: 1–9. DOI: 10.1159/000082450.
- Bolívar-Cimé, B., R. Flores-Peredo, S. Aislinn García-Ortíz, R. Murrieta-Galindo y J. Laborde. 2019. Influence of landscape structure on the abundance of *Desmodus rotundus* (Geoffroy 1810) in Northeastern Yucatan, Mexico. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 6: 263. DOI: 10.19136/era.a6n17.1968.

- Brokaw, N. V. L. y L. R. Walker. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica* 23: 442–47. DOI: 10.2307/2388264.
- Buchalski, M. R., J. B. Fontaine, P. A. Heady, J. P. Hayes y W. F. Frick. 2013. Bat response to differing fire severity in mixed-conifer forest California, USA. *PLoS ONE* 8(3): e57884. DOI: 10.1371/journal.pone.0057884.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Ser. B* 36: 297–316.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell y T-J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148–59. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x.
- Chao, A., K. H. Ma, T. C. Hsieh y C. H. Chiu. 2015. Programa en línea SpadeR (Species-richness Prediction and Diversity Estimation in R). Programa y guía de usuario publicados en: [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/).
- Chao, A., K. H. Ma y T. C. Hsieh. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online. Programa y guía de usuario publicados en: [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/).
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5: 27–44. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ie.20074484e.2001.5.1.78>.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.
- Díaz-Camacho, W. G. 2004. Identificación de los hábitos alimenticios del murciélago *Dermanura phaeotis* (Chiroptera: Phyllostomidae) por medio de isótopos estables de nitrógeno y carbono en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Recuperado de <https://repositorio.unam.mx/contenidos/291225>
- Douglas, E. M., R. M. Vogel y C. N. Kroll. 2000. Trends in floods and low flows in the United States: impact of spatial correlation. *Journal of Hydrology* 240: 90–105.



- Elsner, J. B., J. P. Kossin, y T. H. Jagger. 2008. The increasing intensity of the strongest tropical cyclones. *Nature* 455: 92–95. DOI:10.1038/nature07234.
- Emanuel, K. 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436: 686–688.
- Eusebio-Valdes, G. 2019. Análisis de la hipótesis de estratificación vertical para la coexistencia de murciélagos frugívoros del bosque tropical seco. Tesis de maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México. URL: [http://bibliotecavirtual.dgb.umich.mx:8083/xmlui/handle/DGB\\_UMICH/1801](http://bibliotecavirtual.dgb.umich.mx:8083/xmlui/handle/DGB_UMICH/1801).
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist y D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24: 440–446.
- Gaillard, J-M, P. Duncan, D. Delorme, G. Van Laere, N. Pettorelli, D. Maillard y G. Renaud. 2003. Effects of Hurricane Lothar on the population dynamics of European roe deer. *The Journal of Wildlife Management* 67: 767–73. DOI: 10.2307/3802684.
- García-Estrada, C., A. Damon, C. Sánchez-Hernández, L. Soto-Pinto y G. Ibarra-Núñez. 2012. Diets of frugivorous bats in montane rain forest and coffee plantations in Southeastern Chiapas, Mexico. *Biotropica* 44: 394–401. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2011.00816.x.
- García-García, J. L. y A. Santos-Moreno. 2014. Efectos de la estructura del paisaje y de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 62: 217–39. URL: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=44931382018>.
- Gilbert, R. O. 1987. *Statistical methods for environmental pollution monitoring*. Wiley, NY.
- Holbech, L. H. 2013. Differential responses of bats and non-volant small mammals to habitat disturbances in two tropical forest types of Southwest Ghana. pp. 273–297. En: V. K. Gupta y A. K. Verma (eds.). *Animal Diversity, Natural History and Conservation*, vol. 2. Daya Publishing House, New Delhi.
- Jiménez-Rodríguez, D. L., M. Y. Álvarez-Añorve, M. Pineda-Cortés, J. I. Flores-Puerto, J. Benítez-Malvido, K. Oyama y L. D. Ávila-Cabadilla. 2018. Structural and functional traits predict

- short term response of tropical dry forests to a high intensity hurricane. *Forest Ecology and Management* 426: 101–14. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.04.009.
- Johnson, A. B. y K. Winker. 2010. Short-term hurricane impacts on a neotropical community of marked birds and implications for early-stage community resilience. *PLoS ONE* 5(11): e15109. DOI: 10.1371/journal.pone.0015109
- Jones G., D. S. Jacobs, T. H. Kunz, M. R. Willig y P. A. Racey. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8: 93–115.
- Jones, K., K. Barlow, N. Jennings, A. Rodríguez-Durán y M. R. Gannon. 2001. Short-term impacts of extreme environmental disturbance on the bats of Puerto Rico. *Animal Conservation* 4: 59–66. DOI: 10.1017/S1367943001001068.
- Kendall, M. G. 1975. Rank correlation methods. 4th edition, Charles Griffin, London.
- Knutson, T. R., J. L. McBride, J. Chan, K. Emanuel, G. Holland, C. Landsea, I. Held, J. P. Kossin, A. K. Srivastava y M. Sugi. 2010. Tropical cyclones and climate change. *Nature Geoscience* 3: 157–63. DOI: 10.1038/ngeo779.
- Lanzagorta-Valencia, K., J. I. Fernández-Méndez, R. A. Medellín, A. Z. Rodas-Martínez y R. Ávila-Flores. 2020. Landscape and cattle management attributes associated with the incidence of *Desmodus rotundus* attacks on cattle. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 7: 1–10. DOI: 10.19136/era.a7n1.2164.
- Lloyd, J. D., C. C. Rimmer y J. A. Salguero-Farías. 2019. Short-term effects of hurricanes Maria and Irma on forest birds of Puerto Rico. *PLOS ONE* 14(6): e0214432. DOI: 10.1371/journal.pone.0214432.
- Lord, R. 1992. Seasonal reproduction of vampire bats and its relation to seasonality of bovine rabies. *Journal of Wildlife Diseases* 28: 292–294. DOI: 10.7589/0090-3558-28.2.292.
- Lou, S. y C. L. Yurrita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 21: 83–94. URL: [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0065-17372005000100003&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372005000100003&lng=es&tlng=es).

- Lugo, A. E. 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: an international review. *Austral Ecology* 33: 368–98. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2008.01894.x.
- Mann, H. B. 1945. Non-parametric tests against trend. *Econometrica* 13: 163–171.
- Meyer, C. F. J., J. Fründ, W. Pineda L. y E. K.V. Kalko. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 45: 381–91. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x.
- Michener, W. K., E. R. Blood, K. L. Bildstein, M. M. Brinson y L. R. Gardner. 1997. Climate change, hurricanes and tropical storms, and rising sea level in coastal wetlands. *Ecological Applications* 7: 770–801. DOI: 10.2307/2269434.
- Murrow, J. L. y J. D. Clark. 2012. Effects of hurricanes Katrina and Rita on Louisiana black bear habitat. *Ursus* 23: 192–205. DOI: 10.2192/URSUS-D-11-00032.1.
- National Hurricane Center (NHC). s/f. National Hurricane Center. Consultado el 9 de marzo de 2021. <https://www.nhc.noaa.gov/>.
- Novais, S., L. Macedo-Reis, E. J. Cristóbal Pérez, G. Sánchez-Montoya, M. Janda, F. Neves y M. Quesada. 2018. Positive effects of the catastrophic Hurricane Patricia on insect communities. *Scientific Reports* 8. DOI: 10.1038/s41598-018-33210-7.
- Núñez, H. A. y M. L. de Viana. 1997. Estacionalidad reproductiva en el vampiro común *Desmodus rotundus* (Cbiroptera, Phyllostomidae) en el Valle de Lerma (Salta, Argentina). *Revista de Biología Tropical* 45: 1231–1235.
- Oliveira, L., R. Marciente, W. Magnusson, P. Bobrowiec y D. Bobrowiec. 2015. Activity of the insectivorous bat *Pteronotus parnellii* relative to insect resources and vegetation structure. *Journal of Mammalogy* 96: 1036–1044. DOI: 10.1093/jmammal/gyv108.
- Parker, G., A. Martínez-Yrizar, J. C. Álvarez-Yépez, M. Maass y S. Araizad. 2018. Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 426:39–52. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.11.037.
- Pavelka, M. S. M. y A. M. Behie. 2005. The effect of Hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Alouatta Pigra*) in Southern Belize. *Biotropica* 37: 102–8. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2005.03102.x.

- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.
- Ramírez-Barajas, P. J., G. A. Islebe y N. Torrescano-Valle. 2012. Perturbación post-huracán Dean en el hábitat y la abundancia relativa de vertebrados mayores de la Selva Maya, Quintana Roo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1194–1207. DOI: 10.7550/rmb.27964.
- Ramírez-Priego, N. 2000. Estudio de los hábitos alimentarios del murciélago *Artibeus jamaicensis* mediante la determinación de variaciones estacionales en su composición isotópica de carbono y nitrógeno en la Bahía de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Recuperado de <https://repositorio.unam.mx/contenidos/337058>
- Renton, K., A. Salinas-Melgoza, R. Rueda-Hernández y L. D. Vázquez-Reyes. 2018. Differential resilience to extreme climate events of tree phenology and cavity resources in tropical dry forest: Cascading effects on a threatened species. *Forest Ecology and Management* 426: 164–175. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.10.012.
- Sánchez-Casas, N. y T. Alvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta zoológica mexicana* 81: 23–62.
- Sánchez-Cordero, V., F. Botello, G. Magaña-Cota y J. Iglesias. 2011. Vampire bats, *Desmodus rotundus*, feeding on white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. *Mammalia* 75 (1). DOI: 10.1515/mamm.2010.065.
- Sánchez-Hernández, C. 1984. Los murciélagos de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión “Chamela”, Jalisco, México. En: *Actas de la II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados* (J. Castroviejo, ed.). Estación Biológica de Doñana, Cáceres, España. Pp. 385–398.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz, G. D. Schnell, M. L. Kenedy, T. L. Best, R. D. Owen y S. B. González-Pérez. 2016. *Bats of Colima, Mexico*. University of Oklahoma Press.
- Schmidt, C. 1988. Reproduction. En: *Natural history of vampire bats* (A. M. Greenhall y U. Schmidt, eds.). CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida. Pp. 99–109.

- Schoener, T. W., D. A. Spiller y J. B. Losos. 2004. Variable ecological effects of hurricanes: The importance of seasonal timing for survival of lizards on Bahamian Islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 177–81. DOI: 10.1073/pnas.0306887101.
- Shiels, A. B., C. D. Lombard, L. Shiels y Z. Hillis-Starr. 2020. Invasive rat establishment and changes in small mammal populations on Caribbean islands following two hurricanes. *Global Ecology and Conservation* 22: e00986. DOI: 10.1016/j.gecco.2020.e00986.
- Sil-Berra, L. M., C. Sánchez-Hernández, M. L. Romero-Almaraz y V. H. Reynoso. 2021. Vulnerability to natural disturbance in communities of Neotropical bats: Short-term impact of Hurricane Patricia on the Mexican Pacific Coast. *Forest Ecology and Management* 479: 118596. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118596.
- Soininen, J., R. McDonald y H. Hillebrand. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30: 3–12. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2007.04817.x.
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del Bosque Tropical Caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. En: Noguera, F.A., Vega, J.H., García-Aldrete, A.N., Quesada A., N. (Eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México. pp. 443–472.
- Stoner, K. E., K. A. O.-Salazar, R. C. R.-Fernández, y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 357–73. DOI: 10.1023/A:1021963819751.
- Stoner, K. E. 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forest. *Biotropica* 37: 591–599. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2005.00076.x.
- Swilling, W. R., M. C. Wooten, N. R. Holler y W. Lynn. 1998. Population dynamics of Alabama Beach Mice (*Peromyscus polionotus ammobates*) following Hurricane Opal. *The American Midland Naturalist* 140: 287–98. DOI: 10.1674/0003-0031(1998)140[0287:PDOABM]2.0.CO;2.
- Tapia-Palacios, M. A., O. García-Suárez, J. Sotomayor-Bonilla, M. A. Silva-Magaña, G. Pérez-Ortíz, A. C. Espinosa-García, M. A. Ortega-Hurtado, C. Díaz-Ávalos, G. Suzán y M. Mazari-Hiriart. 2018. Abiotic and biotic changes at the basin scale in a tropical dry

- forest landscape after Hurricanes Jova and Patricia in Jalisco, Mexico. *Forest Ecology and Management* 426: 18–26. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.10.015.
- Trajano, E. 1996. Movements of cave bats in Southeastern Brazil, with emphasis on the population ecology of the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). *Biotropica* 28: 121–129. DOI: 10.2307/2388777.
- Waide, R. B. 1991. Summary of the response of animal populations to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23: 508–12. DOI: 10.2307/2388273.
- Walsh K., D. Karoly y N. Nicholls. 2009. Detection and attribution of climate change effects on tropical cyclones. In: Elsner J., Jagger T. (eds) *Hurricanes and Climate Change*. Springer, Boston, MA. DOI: 10.1007/978-0-387-09410-6\_1.
- Wiley, J. W. y J. M. Wunderle. 1993. The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean Islands. *Bird Conservation International* 3: 319–49. DOI: 10.1017/S0959270900002598.
- 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 (1): e16502. DOI: 10.1371/journal.pone.0016502.
- Zarazúa-Carbajal, M., L. D. Ávila-Cabadilla, M. Y. Alvarez-Añorve, J. Benítez-Malvido y K. E. Stoner. 2017. Importance of riparian habitat for frugivorous bats in a tropical dry forest in Western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 33: 74–82. DOI: 10.1017/S0266467416000572.
- Zortéa, M., D. A. Silva y A. M. Calaça. 2018. Susceptibility of targets to the vampire bat *Desmodus rotundus* are proportional to their abundance in Atlantic Forest fragments? *Iheringia. Série Zoologia* 108: e2018037. DOI: 10.1590/1678-4766e2018037.

## CAPÍTULO 4. USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT POR MURCIÉLAGOS Y ESPECIES INDICADORAS DE PERTURBACIÓN EN LA SELVA SECA

---

### RESUMEN

El uso y la selección del hábitat influyen en las interacciones que tienen las especies y en el desarrollo de las comunidades ecológicas. Su estudio permite entender los requerimientos ecológicos de las especies, identificar las consecuencias de la modificación del hábitat, proponer planes de conservación efectivos e identificar áreas de protección de alta prioridad. Sin embargo, la información para murciélagos de selvas secas es limitada. El objetivo de este capítulo fue analizar la asociación que tienen los murciélagos con distintos hábitats, sus características e identificar especies indicadoras de perturbación en ambientes con predominio de selva baja caducifolia tanto en sucesión primaria como secundaria. Se seleccionaron los datos de los muestreos realizados durante 2016–2017 en la costa de Jalisco, México, en diferentes hábitats, y se registraron variables de la vegetación y del paisaje alrededor de los sitios de muestreo. Los resultados demuestran que *Pteronotus mexicanus* tuvo la mayor amplitud de nicho, seguido por *Dermanura tolteca*, *Artibeus jamaicensis* y *Glossophaga mutica*. *Rhogeessa parvula*, *A. jamaicensis*, *Dermanura phaeotis*, *Glossophaga commissarisi* y *Desmodus rotundus* se asociaron con vegetación primaria, mayor densidad de vegetación y mayor cobertura del dosel. *Dermanura tolteca*, *Pteronotus psilotis* y *P. mexicanus* con un mayor porcentaje de vegetación secundaria y mayor longitud de bordes. *Sturnira parvidens*, *A. lituratus* y *Glossophaga morenoi* con mayor proporción de áreas agrícolas. En la estación seca se encontró una mayor asociación de las especies con variables que indican mayor cobertura y densidad de la vegetación. *Artibeus jamaicensis* y *D. rotundus* resultaron especies detectoras de cambios en el hábitat y *S. parvidens* fue indicadora de áreas agrícolas. Los resultados permitirán incluir los requerimientos de los murciélagos en el planeamiento de los paisajes dominados por selva baja caducifolia, así como diseñar otros estudios ecológicos dirigidos a las especies detectoras o indicadoras de hábitat para la región.

**Palabras clave:** bioindicadores, Chiroptera, perturbación ecológica, fragmentación, hábitat, paisaje, selva baja caducifolia, vegetación secundaria

## **4.1. INTRODUCCIÓN**

### **DEFINICIÓN DE HÁBITAT**

El hábitat se define como el espacio que cuenta con las condiciones y recursos específicos necesarios que fomentan la ocupación de los individuos de una especie dada y que les permite sobrevivir y reproducirse (Vázquez-Domínguez et al., 2011). Otra definición señala que es la suma total de los factores bióticos y abióticos del ambiente que una especie requiere para realizar sus funciones biológicas básicas como supervivencia y reproducción en una área (Cooperrider, 1986). Un hábitat debe proveer principalmente cuatro recursos básicos a los individuos: agua, alimento, refugio y el espacio suficiente para encontrar recursos y desplegar su comportamiento (Vázquez-Domínguez et al., 2011).

Para algunos autores, el uso, selección y preferencia de hábitat son conceptos distintos (Montgomery y Roloff, 2017). El uso del hábitat es la ocurrencia de un organismo en un área, sin que necesariamente sea por elección. La selección del hábitat ocurre cuando el organismo elige activamente estar en un lugar en particular para llevar a cabo algún evento de su historia de vida como forrajear, crecer o reproducirse. Mientras que la preferencia del hábitat es específica de las especies y se refiere a su selección sobre otro, incluso si aquel hábitat tiene poca disponibilidad en el paisaje en donde residen las poblaciones locales. En general, la preferencia de hábitat es difícil de cuantificar, por lo que los estudios ecológicos se enfocan en el uso y selección del hábitat (Montgomery y Roloff, 2017). El uso, selección y preferencia del hábitat pueden influenciar las interacciones directas entre las especies y el desarrollo de las comunidades. Por ello, documentar la asociación entre la ocurrencia de las especies y el uso de distintos atributos del hábitat permite inferir la importancia de la selección de este para explicar en parte, los mecanismos de ensamble de las comunidades (Morin, 2011).

### **FACTORES DE CAMBIO Y VARIACIÓN EN EL HÁBITAT**

La heterogeneidad del hábitat puede resultar de variaciones en las características físicas como las condiciones climáticas, de fuentes bióticas como la disponibilidad de recursos, así como de la presencia y densidad de individuos de la misma especie o de diferentes especies, los cuales influyen en la disponibilidad de recursos y por lo tanto en la calidad del hábitat (Doligez y Boulinier, 2008). El hábitat puede ser modificado por eventos naturales o por actividades



humanas, lo que a su vez puede cambiar su calidad o causar fragmentación. La calidad del hábitat es el conjunto de aquellos factores bióticos y abióticos del ambiente que tienen la capacidad potencial para incrementar la adecuación de los individuos de una población por periodos de tiempo largos, y se puede evaluar mediante la disponibilidad y abundancia de alimento o sitios de refugio, riesgo de depredación, intensidad de competencia, entre otros (Johnson, 2005). La disminución en esta calidad puede resultar con o sin fragmentación y sus efectos pueden no ser evidentes a corto plazo (Fahrig, 2003; Vázquez-Domínguez et al., 2011). Mientras que la fragmentación es el cambio en el arreglo espacial de los elementos del paisaje, provoca pérdida de continuidad en el hábitat y genera parches de vegetación natural más o menos conectados por corredores e inmersos en una matriz. La fragmentación tiene tres efectos espaciales principales: 1) disminución de la superficie de hábitat original; 2) división del hábitat continuo en varios fragmentos más pequeños; y 3) aumento en el aislamiento entre los fragmentos. En el presente, la fragmentación se debe principalmente a la modificación de la cobertura vegetal para fines agropecuarios y al incremento y conexión de áreas urbanas (Fahrig, 2003). Ambos procesos, la disminución en la calidad del hábitat y la fragmentación, provocan la pérdida de hábitat. Las consecuencias de esta pérdida varían de acuerdo con las especies presentes y con las escalas espaciales y temporales, y pueden reflejarse a nivel de individuos, poblaciones y comunidades, así como en las interacciones bióticas y en muchos casos puede llevar a las especies a su extinción (Vázquez-Domínguez et al., 2011).

Las especies responden de manera distinta al cambio en su hábitat, dependiendo de sus características biológicas como historia de vida, de su conducta y de sus requerimientos. En las últimas décadas, el hábitat de las especies está cambiando a tasas mayores que las que se dan de manera natural y no todos los organismos pueden responder y adaptarse a estos cambios (Duchamp y Swihart, 2008).

#### **RESPUESTAS DIFERENCIALES A LA MODIFICACIÓN DEL HÁBITAT**

La pérdida de hábitat puede tener consecuencias biológicas como disminución de los tamaños poblacionales y en el intercambio de individuos entre fragmentos (Fahrig, 2003), cambios en la conducta de las especies (Hargis et al., 1999) y en sus interacciones (Aizen y Feinsinger, 1994) e incluso aumento del estrés fisiológico (Seltmann et al., 2017). Sin embargo, ciertos

organismos oportunistas o generalistas pueden aumentar su abundancia tras un evento de perturbación; lo que se ha explicado bajo la teoría de “complementación del paisaje” (Dunning et al., 1992). De acuerdo con esta teoría, en un paisaje fragmentado puede generarse una mayor diversidad de nichos (Fahrig, 2003), lo que permite, por ejemplo, que en un área determinada se encuentren las especies que habitan dentro de los fragmentos de vegetación, las que habitan los bordes y las de espacios abiertos, generando en total una riqueza aparentemente mayor. También, las especies que emplean ciertos elementos para refugiarse (e.g. árboles) pero que se desplazan a sitios distintos para alimentarse (e.g. áreas abiertas) encuentran esos sitios con mayor facilidad, en un tiempo menor y con un menor gasto energético, lo que puede resultar en el aumento de sus tamaños poblacionales (Dunning et al., 1992). A pesar de estas aparentes ventajas sobre la biodiversidad en paisajes medianamente fragmentados, se ha propuesto que existe un umbral de degradación y deforestación por encima del cual, ciertos procesos y especies pueden verse afectados (Fahrig, 1997). De esta manera, las respuestas a la perturbación dependen del taxón, su conducta, las habilidades de dispersión, los atributos de historia de vida y sus requerimientos ecológicos (Karr y Freemark, 1985; Shin-Jae y Woo-Shin, 2007). Cierta grado de perturbación puede resultar en pérdida de hábitat y riesgo de extinción para algunas especies, pero no para otras, aunque en general se asume que las especies más susceptibles a la alteración del ambiente son aquellas que tienen preferencia por recursos particulares; es decir, las especies especialistas (Swihart et al., 2003).

#### **ANTECEDENTES EN MURCIÉLAGOS**

El uso y selección de hábitat pueden ser evaluados mediante el análisis del grado de asociación entre la ocurrencia o abundancia de las especies y diferentes tipos de hábitats o con las características del hábitat a diferentes escalas (Montgomery y Roloff, 2017). Las especies filogenéticamente relacionadas, con una amplia diversidad ecológica, por ejemplo, con distintos niveles tróficos, preferencias de alimento, patrones de forrajeo, preferencia de refugios, entre otros, y que además respondan a los cambios de su ambiente, permiten evaluar esta selección y son buenos candidatos para emplearse como grupos indicadores (Medellín et al., 2000). Uno de los órdenes de mamíferos que cumplen con estas características es Chiroptera, y en las últimas décadas se han realizado diversos estudios de uso y selección de

hábitat, principalmente sobre el forrajeo en regiones templadas, mientras que los estudios para selvas tropicales secas y otros tipos de ecosistemas tropicales son escasos (Cuadro 4.1). La mayoría de estos trabajos se han enfocado en incluir algún gradiente de perturbación como estados sucesionales, tipos de cultivo, grado de fragmentación, intensidad de la tala, urbanización, entre otros, así como atributos locales y del paisaje relacionados con la continuidad o complejidad de la vegetación, presencia de cuerpos de agua y cercanía a estructuras o poblaciones humanas. Asimismo, estos estudios demuestran que los factores que influyen en el uso, selección y preferencia de hábitat son multifactoriales y pueden observarse en distintos niveles ecológicos. Para las selvas húmedas neotropicales, por ejemplo, Galindo-González (2004) propuso clasificar a los murciélagos de acuerdo con su respuesta hacia la fragmentación, nombrándolos dependientes del hábitat, vulnerables o adaptables (Cuadro 4.2).

Específicamente, la selva baja caducifolia (SBC) de la región de Chamela, Jalisco, ha sido extensamente estudiada en varios aspectos ecológicos, incluyendo la variación estacional en la abundancia de murciélagos, principalmente frugívoros y nectarívoros (Stoner, 2002), pero se ha estudiado poco en cuanto a uso y selección de hábitat de murciélagos. Ávila-Cabadilla et al. (2012) reportaron una relación entre la ocurrencia de murciélagos filostómidos y los factores locales y del paisaje en áreas de sucesión secundaria. De acuerdo con este trabajo, la abundancia de *Glossophaga mutica* aumentó con el incremento en la diversidad de tipos de cobertura de vegetación a una escala de 500 m de radio; mientras que la abundancia de *Leptonycteris yerbabuena* aumentó con el incremento de área de selva seca en un radio de 1000 m. La abundancia de los murciélagos nectarívoros se relacionó negativamente con el tamaño promedio de los fragmentos de SBC, la abundancia de los frugívoros y la de *Desmodus rotundus* se relacionaron positivamente con la proporción de hábitat ribereño, mientras que la abundancia de *Artibeus jamaicensis* y *Dermanura phaeotis* se relacionó positivamente con una estructura de la vegetación más compleja y con fragmentos de mayor tamaño (Ávila-Cabadilla et al., 2012). Este trabajo demuestra la importancia que tiene para los murciélagos la diversidad de tipos de vegetación y la conservación de los fragmentos de selva.

Se han reportado variaciones en el uso y selección del hábitat por parte de los murciélagos de acuerdo con la estacionalidad del ambiente (Barros et al., 2014; Ferreira et al.,

2017; Heim et al., 2018; Rojo-Cruz et al., 2019), y dado que en las selvas secas las estaciones son altamente marcadas, su inclusión en los análisis de uso y selección de hábitat, así como la comparación entre sitios conservados y alterados, es esencial para entender las respuestas de las especies a los cambios en su hábitat, lo que permite a su vez identificar grupos o especies vulnerables o indicadoras de perturbación.

El objetivo general de este capítulo es entender la asociación de las especies con diferentes hábitats y con características locales y del paisaje, así como identificar especies indicadoras o detectoras de cambios en el hábitat, en un paisaje con predominio de selva baja seca en sucesión primaria y secundaria. De manera particular, los objetivos son: 1) evaluar la amplitud de nicho de las especies, tomando en cuenta sus abundancias en cuatro tipos de hábitat; 2) evaluar el grado de asociación de las especies de murciélagos con las características del hábitat a nivel local y del paisaje, y su variación estacional; y 3) identificar especies indicadoras o detectoras de cambios en el hábitat.

Se espera encontrar variación en la amplitud de nicho entre las especies. *Ptenonotus mexicanus*, *A. jamaicensis*, *S. parvidens* y *D. rotundus*, que se han reportado con poca preferencia por algún tipo de hábitat (generalistas) se capturarán de manera similar en los distintos hábitats resultando en una amplitud de nicho mayor. Estas especies también se verán menos afectadas por las características del hábitat a nivel local. Las especies con cierto grado de especialización como *L. yerbabuena*, *Centurio senex* y *Artibeus lituratus* tendrán una menor amplitud del nicho, se asociarán a características relacionadas a una menor perturbación y se verán afectadas en mayor medida por las características locales. Por otra parte, debido a que características del hábitat como la densidad de la vegetación y la cobertura del dosel cambian con la estacionalidad, la asociación de las especies a estas características serán distintas entre estaciones. Finalmente, las especies comunes que muestren variaciones en su abundancia de acuerdo con el tipo de hábitat serán las candidatas a detectoras de cambios ambientales.

**Cuadro 4.1.** Ejemplos de estudios enfocados en el análisis del uso, selección y preferencia de hábitat por murciélagos.

Fuente	Lugar	Clima	Método de muestreo	Vegetación/hábitats	Nivel ecológico
Ávila-Cabadilla et al., 2012	Jalisco, México	Tropical	Redes de niebla	Selva baja caducifolia secundaria: inicial, temprana, intermedia y tardía, y atributos del paisaje.	Comunidades de filostómidos, gremios tróficos y poblaciones (especies)
Ávila-Flores y Fenton, 2005	CDMX, México	Templado	Detección acústica	Gradiente de urbanización	Especies insectívoras
Ashrafi et al., 2013	Suiza	Templado	Radiotelemetría	Áreas agrícolas y pastizales, bosque y bordes, parámetros de heterogeneidad vertical	Especies vespertiliónidas
Barros et al., 2014	Río Grande, Brasil	Templado	Detección acústica	Plantaciones de eucalipto, pastizales, canales, bosque ribereño y humedales	Abundancia de insectívoros
Bolívar-Cimé et al., 2013	Yucatán, México	Tropical	Redes de niebla	Calidad del parche (estructura de la vegetación) y características del paisaje (composición y configuración) en selva y pastizal	Especies fitófagas
Castro-Luna et al., 2007	Tabasco, México	Tropical	Redes de niebla	Selva húmeda y selva secundaria tardía, intermedia y temprana	Comunidades y especies
Chambers et al., 2016	Nicaragua	Tropical	Redes de niebla	Selva baja caducifolia: sin selva, con cobertura del dosel abierta y cerrada	Comunidades y gremios tróficos
Ciechanowski, 2015	Polonia	Templado	Detección acústica	36 hábitats	Especies vespertiliónidas
Davidson-Watts y Jones, 2006	Inglaterra	Templado	Radiotelemetría	9 hábitats en una matriz dominada por pastizales y hábitats ribereños	Especies vespertiliónidas
Duchamp y Swihart, 2008	Indiana, EUA	Templado	Detección acústica	Parámetros del paisaje modificado por agricultura y urbanización.	Especies vespertiliónidas
Duchamp et al., 2004	Indianapolis, EUA	Templado	Radiotelemetría	Desarrollo de baja densidad, urbano, agrícola, bosque, aguas abiertas y de áreas de transporte	Especies vespertiliónidas

**Cuadro 4.1.** (continuación)

Fuente	Lugar	Clima	Método de muestreo	Vegetación/hábitats	Nivel ecológico
Faria, 2006	Bahia, Brasil	Tropical	Redes de niebla	Fragmentos grandes de selva atlántica madura, bordes de fragmentos grandes, fragmentos pequeños, bordes de fragmentos pequeños y plantación de cacao	Comunidades, gremios tróficos y especies
Ferreira et al., 2017	Manaus, Brasil	Tropical	Redes de niebla	Atributos locales y del paisaje dominado por selva húmeda de tierra firme	Especies filostómidas y <i>Pteronotus parnellii</i>
Fuentes-Montemayor et al., 2013	Escocia	Templado	Detección acústica y redes de niebla con señuelo acústico	Áreas agrícolas y bosque fragmentado	Especies vespertiliónidas
García-Estrada et al., 2012	Chiapas, México	Tropical	Redes de niebla	Cafetales en diferentes regímenes de manejo	Especies frugívoras
Gili et al., 2020	Inglaterra	Templado	Detección acústica	Gradiente de urbanización	Especies vespertiliónidas
Gorresen y Willig, 2004		Tropical	Redes de niebla	Atributos del paisaje dominado por mata atlántica	Comunidades y especies
Gorresen et al., 2005	Paraguay	Tropical	Redes de niebla	13 sitios en selva subtropical semidecidua y parámetros locales y del paisaje	Comunidades y especies
Heim et al., 2018	Alemania	Templado	Detección acústica	Lagos en matriz agrícola	
Jung et al., 1999	Ontario, Canadá	Templado	Detección acústica	Bosque de pino viejo, maduro, boreal y talado selectivamente	Especies vespertiliónidas
Kraker-Castañeda et al., 2019	Chiapas, México	Tropical	Redes de niebla	Nueve sitios con distinta cobertura de selva	Comunidades y gremios tróficos y de forrajeo
Klingbeil y Willig, 2009	Perú	Tropical	Redes de niebla	Parámetros del paisaje	Especies individuales y gremios tróficos
Laurindo et al., 2020	Minas, Brasil	Tropical	Redes de niebla	Café, monocultivo de eucalipto, pastizales y remanentes de bosque	Gremios tróficos

**Cuadro 4.1.** (continuación)

Fuente	Lugar	Clima	Método de muestreo	Vegetación/hábitats	Nivel ecológico
Loeb y O'Keefe, 2006	Carolina del Sur, EUA	Templado	Detección acústica	Bosque de pino y bosque maderable en diferentes estados de sucesión	Especies vespertiliónidas
MacSwiney et al., 2007	Yucatán, México	Tropical	Redes de niebla y trampas harpa	Pastizal con y sin cenotes, y selva con y sin cenotes	Comunidades y gremios tróficos
MacSwiney et al., 2009	Yucatán, México	Tropical	Detección acústica	Pastizal con y sin cenotes, y selva con y sin cenotes	Especies insectívoras
Meyer et al., 2004	Guinea, África	Tropical	Detección acústica, redes de niebla y trampas arpa	Fragmentos de sabana, de selva y bosque de galería	Grupos funcionales en especies insectívoras
Patriquin y Barclay, 2003	Alberta, Canadá	Templado	Detección acústica	Gradiente de tipos de cultivos	Especies vespertiliónidas
Rocha et al., 2017	Manaus, Brasil	Tropical	Redes de niebla	Gradiente de fragmentación de selva húmeda y parámetros de vegetación y del paisaje	Comunidades y gremios tróficos de filostómidos y <i>Pteronotus parnellii</i>
Rajo-Cruz et al., 2019	Jalisco, México	Templado	Detección acústica	Características de la vegetación en bosque nuboso y bosque de pino	Familias y especies
Uhrin et al., 2017	Eslovaquia	Templado	Ubicación de refugios	Gradiente de modificación del paisaje	Especies vespertiliónidas
Valle et al. 2021	Ecuador	Tropical	Redes de niebla	Vegetación natural, seminatural y degradada, y ribereña vs selva	Ensamblaje de murciélagos y filostómidos, y especies más comunes
Walsh y Harris, 1996	Inglaterra	Templado	Detección acústica	7 hábitats en una matriz dominada por pastizales y áreas agrícolas	Especies vespertiliónidas
Williams-Guillén y Perfecto, 2011	Chiapas, México	Tropical	Redes de niebla y detección acústica	Fragmentos de bosque, cafetal de manejo bajo, medio y alto	Grupos funcionales en especies insectívoras
Yates y Muzika, 2006	Missouri, EUA	Templado	Detección acústica	Parámetros locales y del paisaje en un paisaje dominado por bosque de encino y de pino-encino.	Especies vespertiliónidas
Zarazúa-Carbajal et al. 2017	Jalisco, México	Tropical	Redes de niebla	Selva seca y ribereña	Ensamble de frugívoros y especies más comunes

**Cuadro 4.2.** Clasificación de los murciélagos de acuerdo con su respuesta a la fragmentación de selvas húmedas, propuesta por Galindo-González (2004).

Categoría	Características	Ejemplos
1. Dependientes del hábitat	Fragmentos de selva (>200 ha), vegetación secundaria (de más de 10 años) y agroecosistemas complejos. Requieren un dosel con 12–20 m de altura. Especialistas en sus requerimientos de alimento y hábitat. No toleran espacios abiertos ni volar fuera de la cobertura vegetal. No visitan los pastizales con árboles aislados, ni la vegetación ribereña que atraviesa a los pastizales.	<i>Saccopteryx bilineata</i> <i>Pteronotus psilotis</i>
2. Vulnerables	Fragmentos de selva (>200 ha), vegetación ribereña y corredores que atraviesan a los pastizales, sin salir hacia campo abierto.	<i>Phyllostomus discolor</i> <i>Choeroniscus godmani</i> <i>Platyrrhinus helleri</i> <i>Dermanura phaeotis</i>
3. Adaptables	Generalistas en sus hábitos alimentarios y de forrajeo y emplean tanto las áreas conservadas como las fragmentadas, saliendo a campo abierto.	<i>Sturnira parvidens</i> <i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Dermanura tolteca</i> <i>Desmodus rotundus</i>

## 4.2. MÉTODOS

### MUESTREO DE MURCIÉLAGOS

Se seleccionaron los datos de los muestreos de murciélagos realizados en marzo, junio-julio, septiembre y diciembre de 2016 y de 2017, en La Fortuna, Chamela y Zapata (ver la sección de métodos, capítulo 1). Se consideraron las dos estaciones climáticas clásicas para la región con el fin de tener tamaños de muestra suficientes para los análisis. Diciembre y marzo corresponden a la estación seca, mientras que julio y septiembre a la estación de lluvias (Bullock, 1986).

### CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT

Se registraron 20 variables del hábitat para cada estación de muestreo (Cuadro 4.3). Diez variables corresponden a la estructura de la vegetación a nivel local y 10 a la composición y configuración del paisaje en un radio de 500 m alrededor del punto central del área de colocación de las redes (78.54 ha, Figura 4.1). Esta escala fue seleccionada porque abarca el



ámbito hogareño de los géneros más pequeños como *Glossophaga* y *Dermanura* (cuadro 1.2, capítulo 1).

#### ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

Para obtener los parámetros de la estructura de la vegetación se empleó el método de cuadrantes centrados en un punto (Cottam y Curtis, 1956), para lo cual se establecieron nueve puntos de muestreo, uno en el centro, cuatro a una distancia de 50 m y cuatro a 100 m del centro en dirección de los cuatro ejes cardinales. En cada punto se establecieron cuatro cuadrantes (A–D; Figura 1.4) y en cada uno de ellos se registraron los siguientes parámetros:

*Cobertura del dosel.*- Se registró el porcentaje de cobertura con un densiómetro cóncavo (Forestry Suppliers Inc., modelo C), a una distancia de 2 m de cada uno de los puntos centrales. Se obtuvo el promedio de los cuatro cuadrantes por punto. Se calculó la cobertura promedio (CD), para la estación seca (CDS) y para la estación húmeda (CDH).

*Densidad de la vegetación.*- Se colocó un poste vertical de 6 m en cada cuadrante a una distancia de 2 m del punto central. Se contó el número de veces que la vegetación tocaba el poste en dos niveles, de 0–3 m (DD3) y de 3–6 m (DD6). Se obtuvo un promedio de los cuatro cuadrantes por punto para cada nivel.

*Distancia al árbol más cercano (DAC).*- En el punto central se registró la distancia en metros al árbol más cercano con diámetro > 5 cm a la altura del pecho.

*Altura (AA).*- Se registró la altura en metros de los árboles más cercanos al centro con un clinómetro (Suunto, Forestry Suppliers Inc.).

*Diámetro a la altura del pecho (DAP).*- Se registró la circunferencia (C) en metros de los árboles más cercanos al centro con una cinta métrica, a una altura de 1.3 m del suelo. El diámetro se obtuvo mediante la ecuación:  $D = C/\pi$ .

Adicionalmente, se calculó la densidad de árboles por hectárea (DAh) mediante la ecuación:  $Dah = 10000/(DAC^2)$ , y el área basal (m<sup>2</sup>) por hectárea (ABh) mediante la ecuación:  $ABh = \pi (DAP^2/4)*DAh$  (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

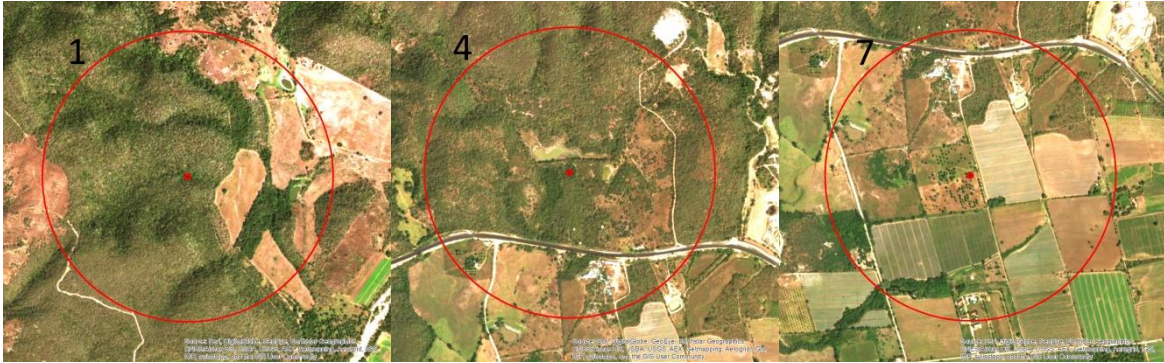
**Cuadro 4.3.** Caracterización del hábitat de las estaciones de muestreo de los murciélagos registrados en las localidades de estudio.

Localidad /ID*	Estructura de la vegetación (promedios)										Composición y configuración del paisaje										
	CD	CDS	CDH	DD3	DD6	DAC	DAP	DAh	ABh	AA	pPRIM	pSEC	pAGR	D	SHEI	LB	B/A	DC	DH	DEG	
La Fortuna																					
1	43.61	25.35	60.48	1.85	1.32	3.26	9.88	940.95	72138.73	6.20	0.48	0.20	0.31	0.05	0.95	3399.0	43.28	1268.10	1543.95	2	
4	18.27	15.34	22.86	2.41	1.92	4.95	5.63	408.12	10160.06	6.66	0.03	0.74	0.23	0.38	0.61	5685.0	72.38	313.44	1623.67	2	
7	2.84	2.84	2.84	2.43	0.24	10.94	46.91	83.55	144406.27	7.61	0	0	1	1	0	4870.0	62.01	367.83	892.13	2	
Chamela																					
11	36.80	33.57	44.87	3.67	2.0	4.98	19.44	403.22	119680.57	8.29	1	0	0	1	0	2367.0	30.14	2189.92	3900.00	1	
13	28.25	24.71	36.99	5.50	4.30	5.29	15.42	357.34	66734.01	8.00	1	0	0	1	0	1037.0	13.20	1478.07	4238.56	1	
15	21.95	17.98	28.17	3.79	0.96	4.41	9.47	514.19	36217.01	6.43	1	0	0	1	0	2931.0	37.32	796.51	4243.44	1	
Zapata																					
20	1.14	1.14	1.14	1.85	0.0	17.99	17.35	30.90	7305.10	3.91	0	0.06	0.94	0.66	0.34	3877.0	49.36	499.80	132.26	3	
22	8.08	6.94	19.50	1.56	0.19	5.95	7.75	282.46	13324.76	4.81	0	0.08	0.92	0.59	0.41	1872.0	23.83	499.80	499.80	3	
25	36.35	24.48	66.01	6.42	3.58	4.53	9.27	487.31	32889.17	6.61	0	0.59	0.40	0.03	0.97	5115.0	65.13	181.70	2821.36	3	

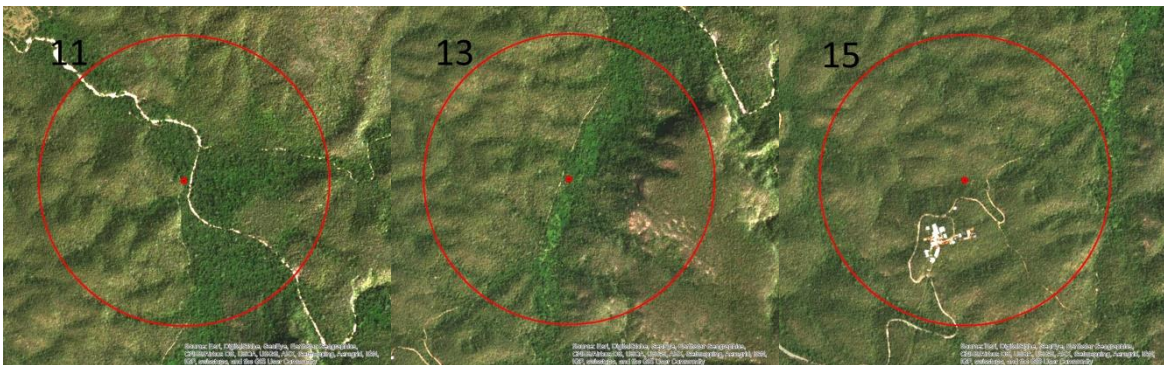
\*Corresponde al número asignado a cada estación de muestreo, especificado en la figura 1.2 del capítulo 1 y en el apéndice A.

CD: cobertura del dosel (%), CDS: cobertura del dosel en la estación seca (%), CDH: cobertura del dosel en la estación húmeda (%), DD3: densidad de la vegetación de 0–3 m, DD6: densidad de la vegetación de 3–6 m, DAC: distancia al árbol más cercano (m), DAP: diámetro a la altura del pecho (m), DAh: densidad de árboles por hectárea, ABh: área basal por hectárea (m<sup>2</sup>), AA: altura al árbol más cercano (m), pPRIM: proporción de vegetación primaria, pSEC: proporción de vegetación secundaria, pAGR: proporción de áreas agrícolas, D: dominancia de hábitat (proporción), SHEI: equidad de Shannon, LB: longitud de bordes (m), B/A: relación entre la longitud de bordes y el área, DC: distancia a carreteras (m), DH: distancia a asentamientos humanos (m), DEG: nivel de degradación de la localidad (1, más conservado, a 3, más degradado).

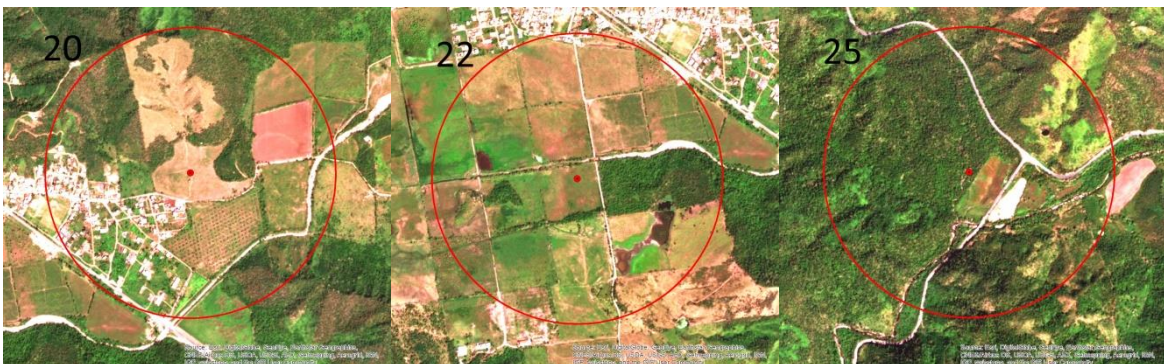
## La Fortuna



## Chamela



## Zapata



**Figura 4.1.** Imágenes de satélite de un área con radio de 500 m alrededor de las estaciones de muestreo (círculo). Los números corresponden al número asignado a cada estación y mostrados en la figura 1.2 del capítulo 1 y en el apéndice A. Fuente: Esri, DigitalGlobe, GeoEye, Earthstar Geographics, CNES/Airbus DS, USDA, USGS, AEX, Getmapping, Aerogrid, IGN, IGP, swisstopo, y GIS User Community.

## COMPOSICIÓN Y CONFIGURACIÓN DEL PAISAJE

Las variables del paisaje se obtuvieron en un área delimitada por un radio de 500 m desde el punto central alrededor de las estaciones de muestreo. Se empleó el mapa base de ArcGis 10.2.1 (Esri Inc.) y el Conjunto de datos vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación, escala 1:250 000, Serie VI (Conjunto Nacional; INEGI, 2017). Se consideraron dos aspectos del paisaje: composición y configuración.

*Composición.* Se calculó la proporción ( $p_i$ ) de cobertura en sucesión primaria ( $p_{PRIM}$ ), en sucesión secundaria ( $p_{SEC}$ ) y de áreas agrícolas ( $p_{AGR}$ ; Figura 4.2).

Se obtuvo la dominancia ( $D$ ) (O'Neill et al., 1988) de las diferentes coberturas mediante la relación:

$$D = \frac{\ln(S) + \sum_i [p_i * \ln(p_i)]}{\ln(S)}$$

Donde  $S$  es el número de tipos de cobertura y  $p_i$  es la proporción del  $i$ -ésimo tipo de cobertura. Los valores varían de 0 a 1; los cercanos a 1 indican un paisaje dominado por uno o varios tipos de cobertura, mientras que los cercanos a 0 indican que las proporciones de cada tipo de cobertura son similares.

Se calculó la equidad de Shannon ( $SHEI$ ) (Pielou, 1975) entre las coberturas mediante la ecuación:

$$SHEI = \frac{-\sum_i [p_i * \ln(p_i)]}{\ln(S)}$$

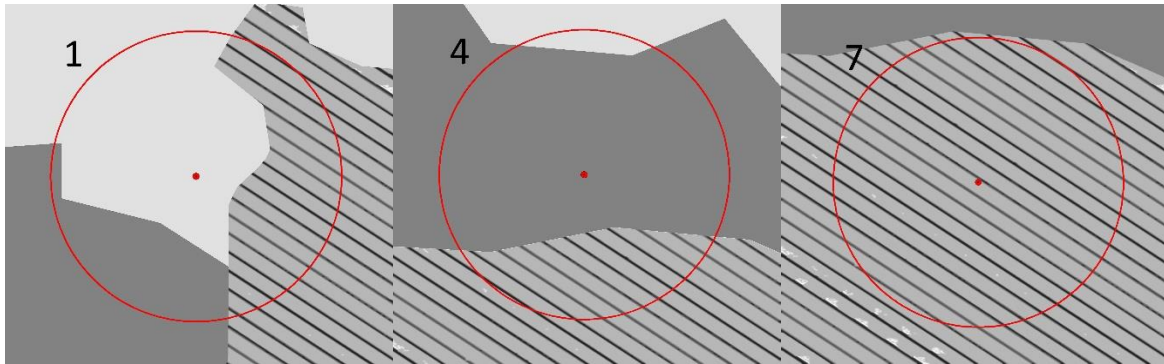
Donde  $S$  es el número de tipos de cobertura y  $p_i$  es la proporción del tipo de cobertura  $i$ -ésimo. Sus valores van desde 0 a 1. Valores cercanos a 1 indican que las proporciones son muy similares, mientras que cercanos a 0 indican que el paisaje está dominado por uno o pocos tipos de coberturas.

Se midió la longitud (m) de bordes ( $LB$ ) y se obtuvo la relación entre la longitud y el área ( $B/A$ ) de las estaciones de muestreo.

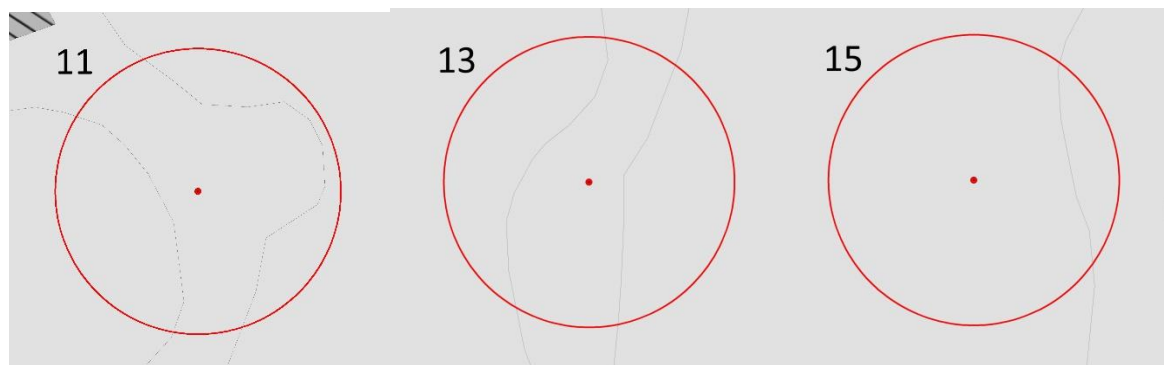
*Configuración.* Se midió la distancia mínima en metros del punto central de las estaciones de muestreo a caminos principales o carreteras ( $DC$ ) y a asentamientos humanos ( $DH$ ). El nivel de degradación antrópica ( $DEG$ ) asignado a cada localidad se mantuvo como una variable. Esta escala se asignó con base en el porcentaje de vegetación primaria en cada localidad: 1 para Chamela, 2 para La Fortuna y 3 para Zapata.



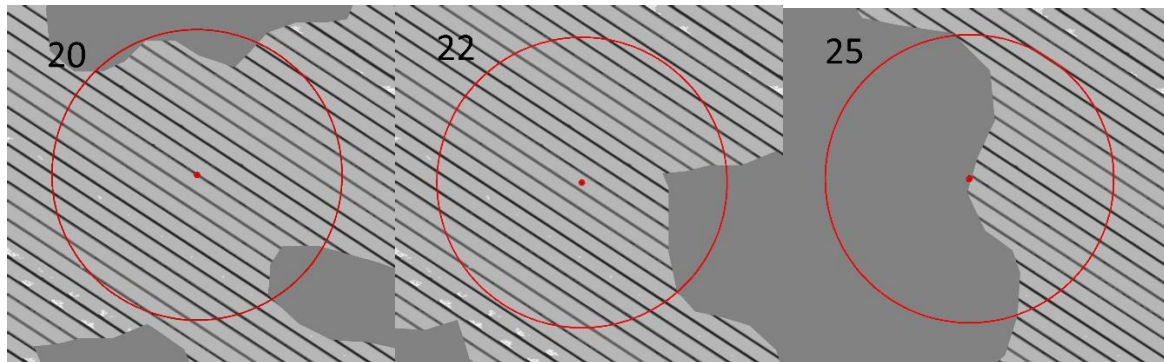
### La Fortuna



### Chamela



### Zapata



**Figura 4.2.** Clasificación de la vegetación y uso de suelo de un área con radio de 500 m alrededor de las estaciones de muestreo (círculo). Vegetación primaria (gris claro), vegetación secundaria (gris medio) y áreas agrícola-pecuarias (líneas diagonales). Los números corresponden al número asignado a cada estación, los cuales son mostrados en la figura 1.2 del capítulo 1 y en el apéndice A. Fuente: Conjunto de datos vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación, escala 1:250 000, Serie VI (Conjunto Nacional), INEGI (2017).

## ANÁLISIS DE DATOS

### AMPLITUD DE NICHOS

Se estimó la amplitud del nicho de Levins (1968) de cada especie. Este índice mide la uniformidad de la distribución de los individuos entre los diferentes estados de los recursos. En este caso, los estados del recurso que se consideraron fueron: selva baja primaria, selva baja secundaria, selva mediana primaria y áreas agrícolas. El índice se calculó con la fórmula:

$$B = \frac{Y^2}{\sum N_j^2}$$

donde  $B$  = amplitud del nicho de Levins,  $Y$  = número total de individuos muestreados y  $N_j$  = número de individuos encontrados en el estado del recurso  $j$ . El intervalo de  $B$  es de 1 a  $n$ , donde  $n$  es el número total de los estados del recurso, en este caso  $n = 4$ . Se estandarizó la amplitud del nicho para expresarlo en una escala de 0 a 1, dividiendo  $B$  entre  $n$  (Krebs, 1999).

### ASOCIACIÓN CON LAS CARACTERÍSTICAS DEL HÁBITAT

Para evaluar la correlación entre las variables del hábitat y reducir el número de variables redundantes, se realizó un análisis de componentes principales en STATISTICA (StatSoft Inc., 2004).

Para analizar el grado de relación entre las variables del hábitat y la abundancia de las especies, se realizaron análisis de correspondencia canónica en R (R Core Team, 2016), con el paquete Vegan (Oksanen et al., 2016). Para investigar las variaciones estacionales en la abundancia de las especies, se realizaron tres análisis, uno general, uno para la estación seca y otro para la estación húmeda. Las especies que se capturaron una sola vez fueron excluidas del análisis, por lo que se consideraron 14 especies para el análisis general, 10 para la estación seca y 13 para la estación húmeda.

### VALOR INDICADOR

Se evaluó el potencial de las especies como indicadoras de hábitat (selva baja primaria, selva baja secundaria, selva mediana primaria y áreas agrícolas) mediante el método Valor Indicador (IndVal; Dufrene y Legendre, 1997). El IndVal se basa en el grado de especificidad (exclusividad a un hábitat particular) y el grado de fidelidad (frecuencia de ocurrencia dentro del mismo

hábitat), ambos medidos de manera independiente para cada especie y expresados como un porcentaje (Martín-Regalado, 2019). Se calculó el IndVal con el paquete labdsv (Roberts, 2019) aplicando 10,000 iteraciones en R. Las especies con IndVal mayor a 0.7 y  $p < 0.05$  fueron consideradas como indicadoras de hábitat, mientras que por debajo de este valor y con  $p < 0.05$  se consideraron como especies detectoras de cambios ambientales (Van Rensburg et al., 1999). Las especies indicadoras son características de un hábitat en particular, mientras que las detectoras muestran diferentes grados de preferencia por distintos hábitats y pueden ser útiles para detectar la dirección de los cambios producidos por perturbaciones (Van Rensburg et al., 1999; McGeoch et al., 2002).

### 4.3. RESULTADOS

#### AMPLITUD DE NICHOS

De acuerdo con la amplitud de nicho de Levins ( $B$ ) hubo una gran heterogeneidad en la preferencia de hábitat entre las especies de murciélagos. De manera general, las especies más abundantes fueron también las más comunes entre los hábitats; es decir, las de mayor amplitud del nicho y menor preferencia. *Pteronotus mexicanus* tuvo la mayor amplitud ( $B = 3.6$ ), indicando que esta especie se puede capturar en abundancias similares en cualquiera de los cuatro hábitats muestreados.

*Dermanura tolteca* fue poco abundante ( $n = 19$ ); sin embargo, ocupó el segundo lugar en amplitud, siendo menos capturada en selva mediana. Especies comunes en cuanto a abundancia y también entre los hábitats fueron *A. jamaicensis*, *G. mutica* y *D. rotundus*, las cuales tuvieron amplitudes cercanas a tres. *Artibeus jamaicensis* y *G. mutica* se capturaron en menor cantidad en selva baja secundaria y *D. rotundus* en selva baja primaria. Especies con amplitudes cercanas a dos fueron *A. lituratus*, *D. phaeotis*, *C. senex*, *G. commissarisi*, *G. morenoi*, *R. parvula*, *P. psilotis* y *L. yerbabuena*. *Sturnira parvidens*, a pesar de tener una abundancia intermedia ( $n = 52$ ), mostró una menor amplitud del nicho y tuvo preferencia por áreas agrícolas. Mientras que siete especies se capturaron solamente en un hábitat y fueron también las menos abundantes (Cuadro 4.4).

**Cuadro 4.4.** Número de murciélagos capturados por hábitat y amplitud del nicho de Levins (B) y estandarizado (B/4).

Especie	Hábitat				Total	Amplitud del nicho	
	SBCp	SBCs	SMSp	Agrícola		B	B/4
<i>P. mexicanus</i>	23	51	30	27	131	3.61	0.902
<i>D. tolteca</i>	4	7	1	7	19	3.14	0.785
<i>A. jamaicensis</i>	31	20	88	51	190	3.08	0.771
<i>G. mutica</i>	6	4	11	18	39	3.06	0.765
<i>D. rotundus</i>	12	47	78	30	167	2.99	0.747
<i>A. lituratus</i>	9	20	23	70	122	2.52	0.630
<i>D. phaeotis</i>	7	3	16	2	28	2.47	0.616
<i>C. senex</i>		1	1	4	6	2.00	0.500
<i>G. commissarisi</i>	2		1		3	1.80	0.450
<i>G. morenoi</i>			1	2	3	1.80	0.450
<i>R. parvula</i>			2	1	3	1.80	0.450
<i>P. psilotis</i>		3	1		4	1.60	0.400
<i>L. yerbabuenae</i>			4	12	16	1.60	0.400
<i>S. parvidens</i>	2	3	1	46	52	1.27	0.317
<i>M. megalophylla</i>			1		1	1.00	0.250
<i>P. fulvus</i>			1		1	1.00	0.250
<i>N. mexicanus</i>			1		1	1.00	0.250
<i>N. leporinus</i>		1			1	1.00	0.250
<i>L. frantzii</i>			1		1	1.00	0.250
<i>D. intermedius</i>				1	1	1.00	0.250
<i>N. aurispinosus</i>				1	1	1.00	0.250
<b>Total</b>	<b>96</b>	<b>160</b>	<b>262</b>	<b>272</b>	<b>790</b>		

SBCp: selva baja caducifolia primaria, SBCs: selva baja caducifolia secundaria, SMSp: selva mediana subperennifolia primaria

#### RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DE HÁBITAT

El análisis de componentes principales mostró una correlación negativa fuerte entre el nivel de degradación de la localidad (DEG) y el porcentaje de vegetación primaria (pPRIM;  $r = -0.90$ ). Se encontraron correlaciones positivas entre la cobertura del dosel promedio (CD) y la cobertura en la estación seca (CDS) y en la de lluvias (CDH;  $r > 0.94$ ), así como en la cobertura entre las estaciones ( $r = 0.86$ ). Asimismo, entre las dos variables de densidad de la vegetación, a los 3 (DD3) y a los 6 m de altura (DD6;  $r = 0.86$ ). La distancia a construcciones humanas (DH) se correlacionó negativamente con pPRIM ( $r = -0.86$ ), pero también con el porcentaje de área agrícola (pAGR;  $r = -0.89$ ), esta última también tuvo correlación negativa con CDS ( $r = -0.86$ ).



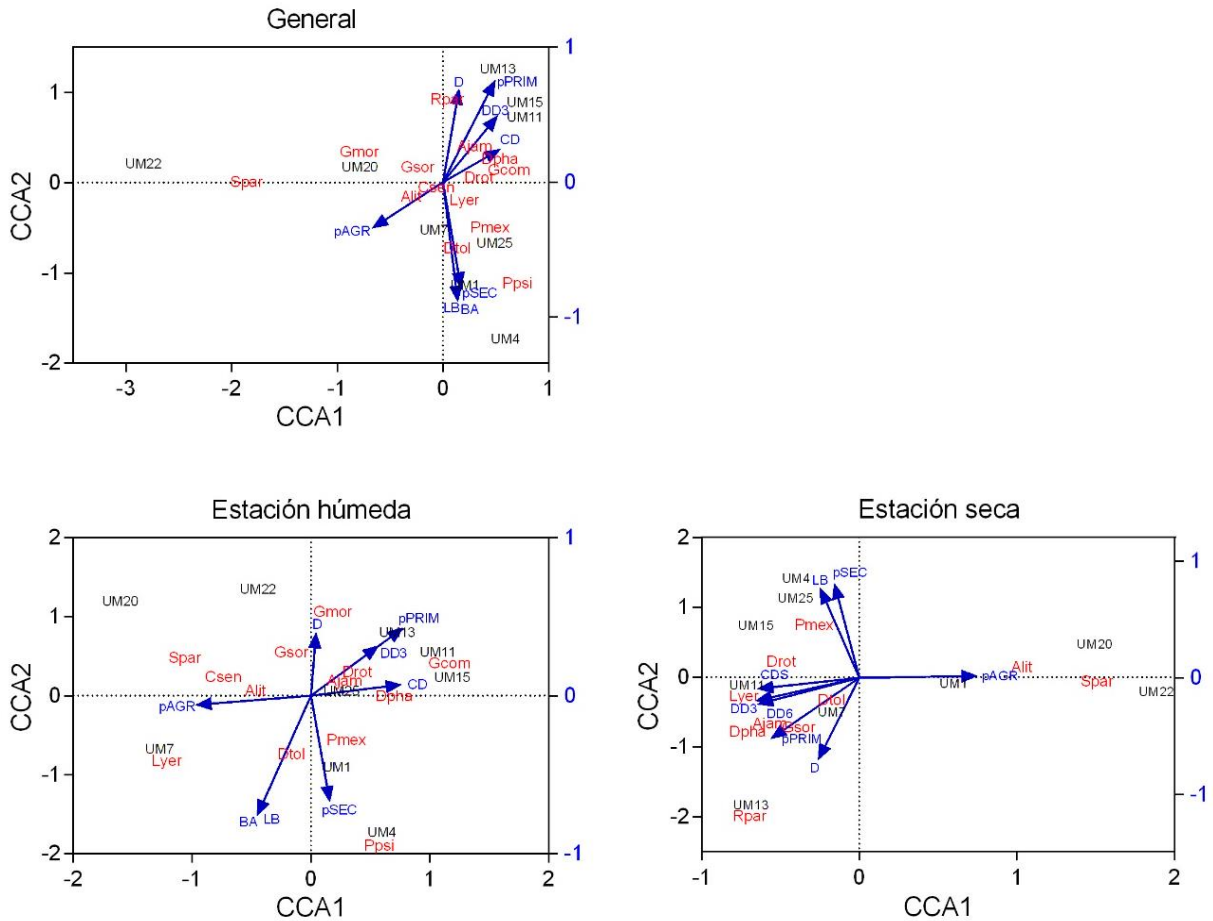
Para el análisis de correspondencia entre las variables de hábitat y las abundancias de las especies de murciélagos se excluyeron las variables DEG, por altamente correlacionada con pPRIM, y CDS y CDH, por estar correlacionada con CD. Quedando un total de 17 variables para el análisis general. Para la estación húmeda se empleó CDH y para la seca CDS, en lugar del promedio general (CD).

#### **ASOCIACIÓN ENTRE LA ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES Y LAS VARIABLES DE HÁBITAT**

El análisis de correspondencia canónica (CCA) general encontró ocho variables de hábitat asociadas al número de capturas de las especies de murciélagos: densidad de la vegetación (D), densidad a los 3 m (DD3), porcentaje de vegetación primaria (pPRIM), cobertura del dosel (CD), porcentaje de vegetación secundaria (pSEC), longitud de bordes (LB), relación entre la longitud de bordes y el área (BA) y porcentaje de área agrícola (pAGR; Figura 4.3). La proporción de varianza explicada por los dos primeros ejes fue 67.4%. De acuerdo con estos ejes, se pueden agrupar las unidades de muestreo (UM) en tres grupos: (1) las UM 11, 13 y 15, corresponden a Chamela y se caracterizan por tener un mayor índice de dominancia (D; en este caso de SBC primaria), porcentaje de vegetación primaria (pPRIM), densidad de vegetación a los 3 m (DD3) y cobertura del dosel (CD). Las especies con una asociación fuerte a estos sitios y variables fueron *R. parvula*, *A. jamaicensis*, *D. phaeotis*, *G. commissarisi* y, en menor medida, *D. rotundus*. (2) Las UM 1, 4, 7 (La Fortuna) y 25 (Zapata) se caracterizan por tener mayor porcentaje de vegetación secundaria, longitud de bordes (LB) y mayor borde-área (B/A), variables registradas a nivel del paisaje. Las especies asociadas a estas variables fueron *D. tolteca*, *P. psilotis* y *P. mexicanus*. (3) Las UM 20 y 22 corresponden a Zapata y tienen mayor proporción de área agrícola (pAGR). Las especies asociadas a esta variable fueron *S. parvidens*, *A. lituratus* y *G. morenoi*. Por otra parte, hubo especies que no mostraron asociaciones particulares con las variables de hábitat como *C. senex*, *L. yerbabuena* y *G. mutica* (Figura 4.3).

Para la estación de lluvias se encontró una gran dispersión entre las variables de hábitat y de las especies. *Glossophaga mutica* y *G. morenoi* tuvieron asociaciones fuertes con una mayor dominancia de hábitat (D); *D. rotundus* y *A. jamaicensis* con una mayor densidad de la vegetación a los 3 m (DD3) y mayor porcentaje de vegetación primaria (pPrim); *D. phaeotis* y *G. commissarisi* con mayor cobertura del dosel; *P. psilotis* y *P. mexicanus* con un mayor

porcentaje de vegetación secundaria (pSec); *D. tolteca* con una mayor longitud de bordes (BA y LB); y *A. lituratus*, *C. senex*, *L. yerbabuena*e y *S. parvidens* con mayor porcentaje de áreas agrícolas (pAgr, Figura 4.3a).



**Figura 4.3.** Análisis de correspondencia canónica entre nueve unidades de muestreo (UM), variables del hábitat (vectores) y abundancia de las especies con más de una captura (en rojo), general y por estaciones. El porcentaje de varianza explicada por los dos ejes es (a) 67.4%, (b) 63.1% y (c) 75.2%. Pmex = *P. mexicanus*, Ppsi = *P. psilotis*, Gmor = *G. morenoi*, Gcom = *G. commissarisi*, Gsor = *G. mutica*, Lyer = *L. yerbabuena*e, Ajam = *A. jamaicensis*, Alit = *A. lituratus*, Dpha = *D. phaeotis*, Dtol = *D. tolteca*, Csen = *C. senex*, Spar = *S. parvidens*, Drot = *D. rotundus*, Rpar = *R. parvula*.

Mientras que para la estación seca las variables de hábitat que mostraron una correlación marcada fueron pPrim, DD3, DD6, CDS, D y se asociaron con *R. parvula*, *G. mutica*, *D. phaeotis*, *A. jamaicensis*, *L. yerbabuena*e y *D. rotundus*. Las variables LB y pSEC mostraron

correlación y *P. mexicanus* estuvo asociada a estas variables; y se encontró una asociación fuerte de *A. lituratus* y *S. parvidens* con el porcentaje de áreas agrícolas (pAgr; Figura 4.3b).

Las especies que presentaron mayores cambios entre las estaciones fueron *D. tolteca* y *L. yerbabuena* que estuvieron asociadas a zonas de agricultura en la estación húmeda, mientras que en la estación seca, se asociaron a variables de mayor complejidad estructural como porcentaje de vegetación primaria, mayor densidad de vegetación y cobertura del dosel. Esta última variable tuvo también más importancia en la estación seca en comparación con la húmeda para otras especies, como *D. rotundus* y *A. jamaicensis*. Las especies que estuvieron asociadas a variables a nivel del paisaje en ambas estaciones fueron *P. mexicanus*, *G. mutica*, *D. tolteca*, *A. lituratus* y *S. parvidens*.

#### VALOR INDICADOR

El análisis general de IndVal señaló a *S. parvidens* como especie indicadora de áreas agrícolas (IndVal = 0.84,  $p = 0.01$ ) y a *A. jamaicensis* como especie detectora (IndVal = 0.51,  $p = 0.04$ ). En la estación de lluvias, *A. jamaicensis* y *D. rotundus* resultaron ser especies detectoras (IndVal = 0.48 y 0.56, respectivamente,  $p = 0.04$ ), mientras que en la estación seca sólo *S. parvidens* fue indicadora de áreas agrícolas (IndVal = 0.87,  $p = 0.01$ ; Cuadro 4.5).

**Cuadro 4.5.** Valores indicadores (IndVal) significativos para los murciélagos en cuatro hábitats.

Especie	Hábitat				$p$	Clasificación
	SBCp	SBCs	SMSp	Agrícola		
General						
<i>A. jamaicensis</i>	0.18	0.11	0.51*	0.20	0.04	Detectora
<i>S. parvidens</i>	0.03	0.08	0.14	0.84*	0.01	Indicadora
Estación de lluvias						
<i>A. jamaicensis</i>	0.19	0.13	0.48*	0.20	0.04	Detectora
<i>D. rotundus</i>	0.04	0.21	0.56*	0.16	0.04	Detectora
Estación seca						
<i>S. parvidens</i>	0.02	0.10	0.0	0.87*	0.01	Indicadora

#### 4.4. DISCUSIÓN

Como era de esperarse, las especies presentaron variaciones en su amplitud de nicho. La especie más ubicua fue *P. mexicanus*, lo que concuerda con trabajos previos (MacSwiney et al., 2009). Además, tuvo una relación fuerte entre su abundancia y un mayor porcentaje de vegetación secundaria y de bordes, características asociadas a algún grado de perturbación, pero también de cobertura de vegetación. *Pteronotus mexicanus* es una especie insectívora que captura a sus presas en vuelo, por lo que los bordes podrían ofrecerle mayor facilidad para forrajear (Estrada y Coates-Estrada, 2001). Se ha reportado que esta especie no muestra preferencia por algún hábitat en particular (Williams-Guillén y Perfecto, 2011) y que su abundancia se relaciona con la disponibilidad de insectos (Oliveira et al., 2015). En contraste, también se ha reportado que forrajea cerca del suelo o dentro de la vegetación con más frecuencia que otros mormópidos (Rydell et al., 2002), que puede ser más abundante en sitios con vegetación en estadios sucesionales avanzados o en bosque maduro (Castro-Luna et al., 2007b) y que muestra preferencia por sitios con mayor densidad de vegetación y cobertura del dosel (Rojo-Cruz et al., 2019). En la región de estudio esta especie ocupa como refugios principales las cuevas ubicadas en las islas cercanas a la costa y algunos túneles (Stoner, 2002), por lo que su captura en diferentes hábitats puede ser resultado de su desplazamiento hacia las áreas de forrajeo.

Otra especie con gran amplitud de nicho fue *Dermanura tolteca*, que se ha capturado en selva primaria y secundaria, así como en refugios distintos como cuevas, oquedades de árboles y construcciones humanas (Webster y Jones, 1982; Sánchez-Hernández et al., 2016). Por lo que es relativamente generalista en cuanto a forrajeo, refugios y dieta (García-García et al., 2010; García-Estrada et al., 2012). En este trabajo se asoció a los bordes de vegetación en la estación húmeda y a un mayor porcentaje de vegetación primaria en la estación seca. De acuerdo con García-García et al. (2014), esta especie es sensible a la fragmentación de la selva húmeda. Los resultados en conjunto indicarían que necesita cierta proporción de áreas conservadas que le brinde recursos. En la estación húmeda, cuando hay mayor disponibilidad de recursos o mayor densidad en la vegetación, puede aprovechar los bordes para forrajear y alimentarse de plantas pioneras como se reportó para Chiapas (García-Estrada et al., 2012); mientras que en la estación seca la vegetación primaria le brinda más y mejores recursos.

*Dermanura tolteca*, por sus hábitos alimenticios y amplitud de nicho, es considerada una especie con alto potencial de dispersión de semillas (García-Estrada et al., 2012)

La conducta de forrajeo de los murciélagos puede cambiar de acuerdo con las características del hábitat, la fenología de la vegetación y la estacionalidad (Jung y Kalko, 2010; Ferreira et al., 2017). Es posible que, en las selvas secas las especies sean más tolerantes a los cambios en su hábitat y muestren mayor plasticidad en su conducta de forrajeo que en las selvas húmedas debido a la alta estacionalidad de manera similar a otros grupos taxonómicos que habitan estas selvas, por ejemplo, anfibios y reptiles (Suazo-Ortuño et al., 2015), y que presentan variaciones conductuales que les permiten obtener suficientes recursos para sobrevivir y reproducirse (Stoner y Timm, 2011). Se ha sugerido, además, que el forrajeo fuera de áreas de bosque puede reducir el tiempo y el gasto de energía en comparación con el forrajeo en el interior del bosque, si los refugios se encuentran cerca (Boonman, 2000), por lo que algunas especies como *P. mexicanus* y *D. tolteca* podrían forrajear en áreas de borde y con vegetación menos densa como estrategia para ahorrar energía.

En contraste, *Sturnira parvidens* mostró la menor amplitud del nicho y estuvo asociada a áreas agrícolas, este resultado fue respaldado por el valor indicador (IndVal) alto para este hábitat, principalmente en la estación seca. En la estación de lluvias, al haber más disponibilidad de recursos alimentarios en la región, probablemente esta especie expande su nicho, mientras que en la estación seca se limita a los recursos disponibles como plantas pioneras que se encuentran cerca de las áreas de cultivo y que son de sus principales fuentes de alimento. Estos resultados coinciden con trabajos previos en donde se reporta que esta especie aprovecha los espacios abiertos para alimentarse, consume una gran cantidad de plantas pioneras de los géneros *Piper* sp., *Cecropia* sp. y *Solanum* sp., por lo que se asocia a hábitats de borde y de sucesión temprana (Estrada y Coates-Estrada, 2001; Galindo-González, 2004; Castro-Luna et al., 2007b; Olea-Wagner et al., 2007; García-Estrada et al., 2012), y muestra especificidad y fidelidad por hábitats particulares con vegetación secundaria (IndVal = 0.73; Castro-Luna et al., 2007a). Estas características realzan la importancia de esta especie en la regeneración de selvas y bosques y en la continuidad de la sucesión ecológica.

*Artibeus jamaicensis* y *D. phaeotis* fueron más abundantes en la selva mediana, se asociaron con mayor densidad de vegetación, cobertura del dosel y porcentaje de vegetación

primaria, y tuvieron mayor amplitud de nicho en comparación con *S. parvidens*. De manera similar a los resultados de este trabajo, su abundancia se ha relacionado positivamente con el área basal en la selva ribereña de la misma región (Zarazúa-Carbajal et al., 2017). Se considera que *A. jamaicensis* tiene preferencia por higos (*Ficus* sp., Stoner, 2002) y en Chamela, estos árboles se restringen a la selva mediana (Durán et al., 2002), por lo que la disponibilidad de estos son un factor clave en las variaciones en su abundancia (Stoner, 2002); aunque también se han reportado otras especies en su dieta como ciruelos (*Spondias purpurea*), zapote negro (*Diospyros nigra*), pitaya (*Stenocereus thurberi*), arrayán (*Psidium sartorianum*), ramón (*Brosimum alicastrum*), entre otros (Sánchez-Hernández, 1984), así como variaciones en la dieta de acuerdo con la disponibilidad de estos frutos (Stoner, 2002).

El IndVal indicó que *A. jamaicensis* es indicadora de gradientes de perturbación. Este resultado concuerda con el de Castro-Luna et al. (2007b), quienes reportaron que esta especie fue la única con diferencias significativas en su abundancia entre diferentes estadios sucesionales en Agua Blanca, Tabasco, pero contrasta con el de Castro-Luna et al. (2007a), quienes reportaron que, en selva alta perennifolia, *A. jamaicensis* fue indicador de áreas con vegetación primaria (IndVal = 0.91). También concuerda con los resultados de Medellín et al. (2000), quienes reportaron que fue abundante en cuatro hábitats (selva lacandona, cultivos, vegetación secundaria y plantaciones de cacao) y que las variaciones en su abundancia la convierten en una especie indicadora de perturbación. Mientras que, en los Chimalapas, Oaxaca (selva húmeda), *A. jamaicensis* mostró poca sensibilidad a la fragmentación (García-García et al., 2014). Es posible que en paisajes dominados por selvas húmedas conservadas tenga mayor preferencia por sitios más conservados; mientras que, en ambientes dominados por selva seca, que presenta una marcada estacionalidad y variación en la disponibilidad de recursos, o altamente fragmentados amplíe su nicho ecológico ante la escasez de recursos, como se ha reportado para las especies generalistas (Clare et al., 2014) y para cafetales en Chiapas (García-Estrada et al., 2012). Más análisis de su dinámica poblacional en estos gradientes, así como de la disponibilidad de recursos podrían permitir más explicaciones.

En cuanto a *D. phaeotis*, se ha reportado que habita tanto en vegetación primaria como en secundaria (Castro-Luna et al., 2007a), pero en Chamela es más abundante en estadios sucesionales tardíos (Ávila-Cabadilla et al., 2009), y a diferencia de *A. jamaicensis*, mostró

asociación con una mayor cobertura del dosel en ambas estaciones. Aparentemente, ambas especies tienen una gran similitud en la selección de hábitat y en la asociación con características del hábitat (Bolívar-Cimé et al., 2013). Sin embargo, existen diferencias en la composición de la dieta entre ambas especies. Por ejemplo, en cafetales de Chiapas, *D. phaeotis* consume principalmente frutos de especies asociadas a sucesión temprana como *Solanum* sp., mientras que *A. jamaicensis* consume de *Cecropia obtusifolia* y *Ficus cookii* (García-Estrada et al., 2012); y en la selva húmeda subtropical de Guatemala, *D. phaeotis* consumió en mayor parte frutos de plantas arbustivas y del sotobosque, mientras que *A. jamaicensis* mostró preferencia por frutos del dosel de plantas arbóreas (Lou y Yurrita, 2005). Se necesitan estudios en la región de Chamela acerca de preferencias en la dieta, preferencias de refugio, diferenciación de nicho temporal y vertical para entender los mecanismos de la repartición de nicho entre estas y otras especies frugívoras.

*Artibeus lituratus* fue más abundante en áreas agrícolas. Se ha reportado que consume principalmente frutos de *Ficus* sp. (Ríos-Blanco y Pérez-Torres, 2005; Eusebio-Valdes, 2019), mostrando un traslape amplio con la dieta de *A. jamaicensis* (García-Estrada et al., 2012), pero incluye también en mayor cantidad frutos de *Cecropia*, *Solanum* y *Piper* (Lou y Yurrita, 2005; Eusebio-Valdes, 2019). Asimismo, ha sido más abundante en selvas fragmentadas que en continuas y se le considera una especie conectora entre los estratos del dosel y sotobosque, así como entre los estados sucesionales tempranos y medios (García-García y Santos-Moreno, 2014). Aparentemente, las áreas agrícolas en la región de Chamela, relativamente cercanas a la vegetación secundaria, en donde se encuentran piperáceas y solanáceas, y primaria, en donde se encuentran los *Ficus*, pueden ofrecerle los distintos recursos necesarios para su supervivencia. Al igual que *A. jamaicensis*, *A. lituratus* tiene un alto valor como dispersor de semillas (García-Estrada et al., 2012).

De los seis individuos capturados de *Centurio senex*, cuatro se capturaron en áreas agrícolas durante la estación húmeda. Previamente, se ha capturado en selva ribereña (Zarazúa-Carbajal et al., 2017), estados sucesionales tardíos (Ávila-Cabadilla et al., 2012), y se ha asociado principalmente a selva continua (Estrada y Coates-Estrada, 2002; García-García y Santos-Moreno, 2014). En general, es una especie rara en Chamela (Chávez y Ceballos, 2001; Stoner, 2002; Tapia-Palacios et al., 2018), así como a lo largo de su distribución (Santos-

Moreno et al., 2010). En su dieta se han reportado plantas de *Ficus sp.* (higos; Elizalde-Arellano et al., 2004), *Spondias radlkoferi* (Bonaccorso, 1979), *Drypetes lateriflora* (Snow et al., 1980), *Guettarda foliacea* (Giannini y Kalko, 2004), *Vitex mollis* (Ramírez-Pulido y López-Forment, 1979), *Maclura tinctoria* (Dumont et al., 2009) y *Sideroxylon capiri* (Madrid-López et al., 2013). Se refugia principalmente entre la vegetación (Sánchez-Hernández et al., 2016). En este trabajo, las capturas en áreas agrícolas pueden ser eventos casuales, o bien, pueden relacionarse con la cercanía a la vegetación primaria y secundaria; sin embargo, se necesitan estudios de su dieta, preferencia de refugios en la región y posiblemente muestreos durante una mayor parte de la noche, debido a que se ha reportado un pico de actividad a la media noche y otro alrededor de las 03:00 horas (Santos-Moreno et al., 2010).

En cuanto a las especies nectarívoras, *G. mutica* mostró una amplitud de nicho moderada ( $B = 3.06$ ) y asociación con una mayor dominancia de hábitat en la estación húmeda y porcentaje de vegetación primaria en la estación seca. Estos resultados podrían parecer contrastantes con otros en donde se ha asociado a selvas fragmentadas, mayor cobertura arbustiva y mayor distancia entre fragmentos (Estrada y Coates-Estrada, 2002; García-García y Santos-Moreno, 2014); sin embargo, es importante referir que dichos muestreos se realizaron a una distancia relativamente cercana (alrededor de 4 km) a las selvas continuas. En Chamela, se han reportado 15 especies de plantas en su dieta, principalmente de las flores de *Helicterus baruensis*, *Ceiba sp.*, *Crescentia alata* y *Combretum sp.* (Stoner, 2002) y la mayoría de las especies quiropterofílicas se encuentran en la selva seca (Stoner et al., 2003; Ávila-Cabadilla et al., 2012). Además, presenta un ámbito hogareño menor en comparación con otras especies (alrededor de 430–890 ha; Aguiar et al., 2014). Esta información explicaría su requerimiento de vegetación primaria y de dominancia de hábitat; es decir, de áreas más o menos homogéneas de selva seca.

La baja abundancia de otras especies nectarívoras como *G. morenoi* y *G. commissarisi* impide realizar afirmaciones acerca de la selección de hábitat, pero es importante señalar que *G. morenoi* mostró una asociación con variables del hábitat similares a *G. mutica* en la estación húmeda. Los estudios acerca de aspectos biológicos y ecológicos para estas especies son escasos; para *G. morenoi* se han encontrado como parte de su dieta principalmente a *Ceiba pentandra*, *Myrtillocactus annectens*, *Crescentia alata*, *Cordia alliodora* y *Acacia pennulata*;



mientras que para *G. commissarisi*, se han encontrado principalmente a *Mastichodendron capiri* y *Cordia alliodora* (Sánchez-Casas y Ticul-Alvarez, 2000). *Glossophaga morenoi*, al igual que *G. mutica*, ha sido más abundante en selvas fragmentadas y se ha asociado a mayor cobertura arbustiva (García-García y Santos-Moreno, 2014). En Chamela, *G. commissarisi* está presente en distintos estados sucesionales y se le clasifica como generalista en cuanto a conducta de forrajeo (Ávila-Cabadilla et al., 2012). Para *G. morenoi* no hay más información para esta región.

Por otra parte, *L. yerbabuena* se asoció a las áreas agrícolas en la estación húmeda y a mayor densidad y cobertura del dosel en la estación seca. Esto concuerda con Ávila-Cabadilla et al. (2009), quienes la capturaron principalmente en estados sucesionales tempranos, y con Ávila-Cabadilla et al. (2012), quienes encontraron una asociación con menor área de selva seca; pero contrasta con Chávez y Ceballos (2001) quienes la capturaron en selva baja y no en selva mediana. En Chamela, su principal refugio es la cueva de Don Panchito, ubicada en la bahía de Chamela, y presenta fluctuaciones en su abundancia de acuerdo con las estaciones, siendo más abundante entre noviembre y marzo; y presenta variaciones estacionales en su dieta, siendo más importantes las familias Cactaceae, Bombacaceae y Agavaceae (Stoner, 2002; Stoner et al., 2003). Es de las especies con ámbito hogareño mayor, por lo que se puede desplazar hasta 100 km de sus refugios a sus áreas de alimentación (Horner et al. 1998; Medellín et al., 2018) y es considerado como forrajeador oportunista (Cole y Wilson, 2006). Si esta especie se desplaza grandes distancias en busca de alimento, las áreas agrícolas pueden representar un espacio con estructura simple que disminuye los costos del vuelo para llegar a sus sitios de alimentación.

Los resultados indican que los glosófagos no son buenos detectores ni indicadores de cambios ambientales, por lo menos en términos de las variaciones en su abundancia entre hábitats, lo que concuerda con trabajos previos (Estrada y Coates-Estrada, 2001; Castro-Luna et al., 2007a). Sin embargo, los resultados también demuestran que estas especies requieren de hábitats con cierta complejidad en la estructura de la vegetación que pueda proveerles refugio, protección y alimento. Lo anterior explicaría la disminución de su abundancia después del huracán Patricia, que implicó la disminución y cambio en la fenología de los recursos

florales y en la densidad y cobertura de la vegetación a una escala amplia y homogénea y de manera abrupta (Sil-Berra et al., 2021; capítulo 2).

*Pteronotus mexicanus* fue la especie más ubicua en estas comunidades, mientras que las otras especies insectívoras fueron menos abundantes y tuvieron menor amplitud de nicho. De manera similar a *P. mexicanus*, la abundancia de *P. psilotis* tuvo una relación fuerte con un mayor porcentaje de vegetación secundaria y de bordes, pero solamente en la estación húmeda. Trabajos previos han capturado a *P. psilotis* en asociación con sistemas agroforestales complejos (Galindo-González, 2004), vegetación densa (Watkins et al., 1972; Baker y Jones, 1975; Carter y Jones, 1978) y asociada a cuerpos de agua como cenotes (MacSwiney et al., 2009). La preferencia por sitios con estas características en los mormópidos puede indicar una mayor abundancia de presas, de refugios o protección contra depredadores (Rojo-Cruz et al., 2019). En Chamela, los mormópidos comparten refugio en las cuevas de las islas, siendo *P. mexicanus* la más abundante (Miranda, 2002); sin embargo, las pocas capturas de *P. psilotis* en la estación seca reafirman su necesidad de cierta cobertura vegetal, aun cuando también se asocia a los bordes y a la vegetación secundaria.

Los resultados obtenidos para los murciélagos insectívoros pueden ser un efecto de su baja probabilidad de captura con redes de niebla (MacSwiney et al., 2008), por lo que el valor de amplitud de nicho calculado no necesariamente refleja el uso y selección del hábitat, principalmente para aquellas especies con una captura. Al respecto, será recomendable usar detectores acústicos para evaluar el uso del hábitat de las especies insectívoras de vuelo alto (>10 m) con mayor precisión, como se ha realizado en otras regiones (Rojo-Cruz et al., 2019). Sin embargo, los resultados permiten inferir la importancia de las selvas primarias y sus remanentes para los murciélagos insectívoros, debido a que la mayoría de las especies (*M. megalophylla*, *P. fulvus*, *N. mexicanus* y *L. frantzii*) se capturaron en selva mediana subcaducifolia. También se debe resaltar su importancia en el control de plagas, al estar presentes en áreas agrícolas (*R. parvula*, *D. intermedius* y *N. aurispinosus*). Trabajos previos han reportado una fuerte asociación de este gremio a cuerpos de agua y, en sitios con algún grado de urbanización, a las luces de las calles (Laurindo et al., 2020). Asimismo, se han reportado cambios estacionales en el uso del hábitat, como menor actividad durante

temperaturas bajas (Rojo-Cruz et al., 2019) y mayor uso de los canales de agua en el invierno (Barros et al., 2014).

El murciélago hematófago, *D. rotundus*, fue capturado de manera similar en tres de los cuatro hábitats, siendo menos abundante en la selva baja primaria y tuvo cierta asociación con una mayor cobertura del dosel en la estación seca. Trabajos previos han capturado un mayor número de individuos en selvas primarias que en secundarias (Castro-Luna et al., 2007a), se ha asociado a selva ribereña (Ávila-Cabadilla et al., 2012), a pastizales con algún cuerpo de agua (MacSwiney et al., 2007) y cuando ha sido más abundante en áreas agrícolas, se ha asociado a una mayor cantidad de fragmentos y corredores de vegetación (Bolívar-Cimé et al., 2019). Estos resultados confirman la capacidad de adaptación de esta especie a casi cualquier hábitat, mientras le brinde los recursos necesarios como refugio, alimento y protección contra depredadores. El valor indicador alto para esta especie sugiere que responde a los gradientes ambientales. En una región de Ecuador, dominada por selva seca, se encontró que su condición corporal fue mayor en selva natural y seminatural en comparación con selva degradada (Valle et al., 2021); por lo que el análisis de su dinámica poblacional, identificación de refugios, áreas de forrajeo y condición corporal entre diferentes hábitats podrían aportar más información.

Variabes del hábitat relacionadas con una mayor complejidad de la vegetación mostraron una fuerte asociación con la abundancia de los murciélagos, esto concuerda con trabajos previos en donde además variables como la altura de los árboles han mostrado poca asociación con la actividad de murciélagos insectívoros (Rojo-Cruz et al., 2019). Como se esperaba, la asociación entre la abundancia de las especies y las características del hábitat fue distinta entre las estaciones, encontrándose en la estación seca una mayor agrupación de las especies con una mayor densidad y cobertura del dosel. Estos resultados concuerdan con reportes previos para la misma región, en donde durante la estación húmeda, se encontró una mayor homogeneidad en la composición y diversidad funcional entre comunidades de murciélagos cercanas, mientras que en la estación seca hubo mayores diferencias en composición y diversidad entre sitios y los murciélagos se restringieron en mayor medida a sitios con vegetación más compleja (Martínez-Ferreira et al., 2020). Se ha reportado que, durante periodos de baja disponibilidad de recursos, los murciélagos frugívoros y nectarívoros

en las SBC pueden cambiar su hábitat hacia áreas de selva con mayor disponibilidad de recursos con el fin de sobrevivir, y en su caso, reproducirse (Fleming, 1988 en Stoner, 2001). De manera similar, cuando la disponibilidad de recursos disminuye en áreas de vegetación primaria, los murciélagos pueden emplear la vegetación secundaria para aprovechar los recursos disponibles o como áreas de paso (*stepping stones*) hacia otras áreas con mayor cantidad de recursos (Ferreira et al., 2017). Esto explicaría en parte la mayor asociación de varias especies a características de vegetación similares, indicando que los efectos de la modificación antropogénica del hábitat pueden intensificarse en la estación seca, debido a la escasez de recursos. Mientras que en murciélagos insectívoros se ha encontrado un mayor traslape en el uso de recursos en la estación seca que en la húmeda, lo que se explica bajo la teoría de estrategia del forrajeo óptimo (Fenton y Thomas, 1980; Sánchez-Hernández et al., 2022), generado por la ampliación del nicho de las especies generalistas (Clare et al., 2014). Estudios acerca de la dieta o los tipos de refugios que emplean los murciélagos en la región de Chamela podrían ayudar a explicar los mecanismos de repartición de recursos entre las especies y entre las estaciones.

En conclusión, las distintas especies de murciélagos mostraron diferencias en la amplitud de nicho, siendo la de *P. mexicanus* la más amplia; la asociación entre la abundancia de los murciélagos y los parámetros de la vegetación y del paisaje varían de acuerdo con la estación; las áreas con vegetación más compleja cobran mayor importancia en la estación seca, lo que indica la necesidad de mantener esta complejidad; y el seguimiento de especies detectoras como *A. jamaicensis* y *D. rotundus* puede ayudar a entender los efectos del cambio en el ambiente sobre los murciélagos.

Los resultados permitirán incluir los requerimientos de las especies de murciélagos en los planes de manejo y de diseño del paisaje, considerando las características particulares de la región. Por ejemplo, se requiere mantener áreas amplias con vegetación primaria, vegetación continua con cierta complejidad estructural como alta densidad y cobertura del dosel y líneas de árboles en las áreas agrícolas para formar bordes de vegetación que funcionen como fuente de recursos, refugio y sombra. Estas acciones son benéficas para distintas especies de murciélagos y para el ser humano por los servicios ecosistémicos que desempeñan

los murciélagos. Asimismo, se requiere incentivar la preservación de la vegetación secundaria, especialmente las áreas que están en abandono en ciertas zonas de la región.

## LITERATURA CITADA

- Aguiar, L.M.S., E. Bernard, R. B. Machado. 2014. Habitat use and movements of *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Neotropical savannah. *Zoologia (Curitiba)* 31: 223–229. DOI: doi.org/10.1590/S1984-46702014000300003.
- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330–351. DOI: 10.2307/1939538.
- Ashrafi, S., M. Rutishauser, K. Ecker, M. K. Obrist, R. Arlettaz y F. Bontadina. 2013. Habitat selection of three cryptic *Plecotus* bat species in the European Alps reveals contrasting implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 22: 2751–66. DOI: 10.1007/s10531-013-0551-z.
- Ávila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. I. Henry y M. Y. Álvarez. 2009. Composition, structure, and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258: 986–996. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.12.011.
- Ávila-Cabadilla, L. D., G. A. Sánchez-Azofeifa, K. E. Stoner, M. Y. Álvarez-Añorve, M. Quesada y C. A. Portillo-Quintero. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE* 7: e35228. DOI: 10.1371/journal.pone.0035228.
- Avila-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. DOI: 10.1644/04-MAMM-A-085R1.1.
- Baker, R. J. y J. K. Jones, Jr. 1975. Additional records of bats from Nicaragua, with revised checklist of Chiroptera. *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University* 32: 1–13. DOI: 10.5962/bhl.title.142873.
- Barros, M. A. S., D. M. A. Pessoa y A. M. Rui. 2014. Habitat use and seasonal activity of insectivorous bats (Mammalia: Chiroptera) in the grasslands of Southern Brazil. *Zoologia (Curitiba)* 31: 153–61. DOI: 10.1590/S1984-46702014000200006.
- Bolívar-Cimé, B., R. Flores-Peredo, S. Aislinn García-Ortíz, R. Murrieta-Galindo y J. Laborde. 2019. Influence of landscape structure on the abundance of *Desmodus rotundus*

- (Geoffroy 1810) in Northeastern Yucatan, Mexico. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 6: 263. DOI: 10.19136/era.a6n17.1968.
- Bolívar-Cimé, B., J. Laborde, M. C. MacSwiney G., C. Muñoz-Robles y J. Tun-Garrido. 2013. Response of phytophagous bats to patch quality and landscape attributes in fragmented tropical semi-deciduous forest. *Acta Chiropterologica* 15: 399–409. DOI: 10.3161/150811013X679026
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproduction in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences* 24: 359–408.
- Boonman, M. 2000. Roost selection by noctules (*Nyctalus noctula*) and Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Journal of Zoology* 251: 385–389. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2000.tb01089.x
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Ser. B* 36: 297–316.
- Carter, D. C. y J. K. Jones, Jr. 1978. Bats from the Mexican state of Hidalgo. *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University* 54: 1–12.
- Castro-Luna, A. A., V. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007a. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica* 9: 219–28. DOI: 10.3161/150811007781694381.
- Castro-Luna, A. A., V. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007b. Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in South-Eastern Mexico. *Animal Conservation* 10: 219–28. DOI: 10.1111/j.1469-1795.2007.00097.x.
- Chambers, C. L., S. A. Cushman, A. Medina-Fitoria, J. Martínez-Fonseca y M. Chávez-Velásquez. 2016. Influences of scale on bat habitat relationships in a forested landscape in Nicaragua. *Landscape Ecology* 31: 1299–1318. DOI: 10.1007/s10980-016-0343-4.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5: 27–44. DOI: 10.22201/ie.20074484e.2001.5.1.78.

- Ciechanowski, M. 2015. Habitat preferences of bats in anthropogenically altered, mosaic landscapes of Northern Poland. *European Journal of Wildlife Research* 61: 415–28. DOI: 10.1007/s10344-015-0911-y.
- Clare, E. L., W. O. C. Symondson y M. B. Fenton. 2014. An inordinate fondness for beetles? Variation in seasonal dietary preferences of night roosting big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Molecular Ecology* 23: 3633–3647. DOI: 10.1111/mec.12519.
- Cole, F. R. y D. E. Wilson. 2006. *Leptonycteris yerbabuenae*. *Mammalian Species* 797: 1–7. DOI: 10.1644/797.1.
- Cooperrider, A. Y. 1986. Habitat evaluation systems. Pp. 757–776. En: *Inventory and monitoring of wildlife habitat*. A. Y. Cooperrider, R. J. Boyd y H. R. Stuart (eds.). U.S. Department of Interior, Bureau of Land Management. Denver, Colorado.
- Cottam, G. y J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451–460.
- Doligez, B. y T. Boulinier. 2008. Habitat selection and habitat suitability preferences. Pp. 1810–1830. En: *Behavioral Ecology*. Vol. [3] of *Encyclopedia of Ecology*, 5 vols. (S. E. Jørgensen y B. D. Fath, eds.). Oxford: Elsevier.
- Duchamp, J. E. y R. K. Swihart. 2008. Shifts in bat community structure related to evolved traits and features of human-altered landscapes. *Landscape Ecology* 23: 849–860. DOI: 10.1007/s10980-008-9241-8
- Duchamp, J. E., D. W. Sparks y J. O. Whitaker, Jr. 2004. Foraging-habitat selection by bats at an urban–rural interface: Comparison between a successful and a less successful species. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1157–1164. DOI: 10.1139/z04-095.
- Dufrene, M. y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366. DOI: 10.2307/2963459.
- Dumont, E. R., A. Herrel, R. A. Medellín, J. A. Vargas-Contreras y S. E. Santana. 2009. Built to bite: Cranial design and function in the wrinkle-faced bat. *Journal of Zoology* 279: 329–37. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2009.00618.x.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson y H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169–175. DOI: 10.2307/3544901.



- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. Pp. 443–472. En: Historia Natural de Chamela. (F. A. Noguera, M. Quesada, J. Vega y A. Garcia-Aldrete, eds.) Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Elizalde-Arellano, C., E. Uría-Galicia y J. C. López-Vidal. 2004. Estructura anatómica e histológica de la lengua del murciélago frugívoro *Centurio senex* (Chiroptera: Phyllostomidae). Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 20: 31–37.
- Esri, DigitalGlobe, GeoEye, Earthstar Geographics, CNES/Airbus DS, USDA, USGS, AEX, Getmapping, Aerogrid, IGN, IGP, swisstopo, and the GIS User Community
- 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. DOI: 10.1034/j.1600-0587.2001.240111.x.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237–45. DOI: 10.1016/S0006-3207(01)00135-5.
- Eusebio-Valdes, G. 2019. Análisis de la hipótesis de estratificación vertical para la coexistencia de murciélagos frugívoros del bosque tropical seco. Tesis de maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México. URL: [http://bibliotecavirtual.dgb.umich.mx:8083/xmlui/handle/DGB\\_UMICH/1801](http://bibliotecavirtual.dgb.umich.mx:8083/xmlui/handle/DGB_UMICH/1801).
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of Wildlife Management* 61: 603–10. DOI: 10.2307/3802168.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487–515. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.
- Faria, D. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the North-Eastern Atlantic forest, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 22: 531–42. DOI:10.1017/S0266467406003385.
- Fenton, M. B. y D. W. Thomas. 1980. Dry-season overlap in activity patterns, habitat use, and prey selection by sympatric African insectivorous bats. *Biotropica* 12: 81–90. DOI: 10.2307/2387723.

- Ferreira, D. F., R. Rocha, A. López-Baucells, F. Z. Farneda, J. M. B. Carreiras, J. M. Palmeirim y C. F. J. Meyer. 2017. Season-modulated responses of Neotropical bats to forest fragmentation. *Ecology and Evolution* 7: 4059–4071. DOI: 10.1002/ece3.3005.
- Fleming, T. H. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant–animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Fuentes-Montemayor, E., D. Goulson, L. Cavin, J. M. Wallace y K. J. Park. 2013. Fragmented woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 172: 6–15. DOI: 10.1016/j.agee.2013.03.019.
- García-Estrada, C., A. Damon, C. Sánchez-Hernández, L. Soto-Pinto y G. Ibarra-Núñez. 2012. Diets of frugivorous bats in Montane Rain Forest and Coffee plantations in Southeastern Chiapas, Mexico. *Biotropica* 44: 394–401. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2011.00816.x
- Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20: 239–243.
- García-García, J. L., A. Santos-Moreno y A. Rodríguez-Alamilla. 2010. Population dynamics of the bat *Dermanura tolteca* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a tropical forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 58: 1323–1334. DOI: 10.15517/rbt.v58i4.5415.
- García-García, J. L. y A. Santos-Moreno. 2014. Efectos de la estructura del paisaje y de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 62: 217–39. URL: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=44931382018>.
- García-García, J. L., A. Santos-Moreno y C. Kraker-Castañeda. 2014. Ecological traits of phyllostomid bats associated with sensitivity to tropical forest fragmentation in Los Chimalapas, Mexico. *Tropical Conservation Science* 7: 457–474. DOI: 10.1177/194008291400700307.
- Giannini, N. P. y E. K. V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105: 209–20. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.12690.x.

- Gili, F., S. E. Newson, S. Gillings, D. E. Chamberlain y J. A. Border. 2020. Bats in urbanising landscapes: Habitat selection and recommendations for a sustainable future. *Biological Conservation* 241: 108343. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.108343.
- Gorresen, P. M. y M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85: 688–97. DOI: 10.1644/BWG-125.
- Gorresen, P. M., M. R. Willig y R. E. Strauss. 2005. Multivariate analysis of scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological Applications* 15: 2126–36. DOI: 10.1890/04-0532.
- Hargis, C. D., J. A. Bissonette y D. L. Turner. 1999. The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology*. 36: 157–172. DOI: 10.1046/j.1365-2664.1999.00377.x
- Heim, O., J. Lenski, J. Schulze, K. Jung, S. Kramer-Schadt, J. A. Eccard y C. C. Voigt. 2018. The relevance of vegetation structures and small water bodies for bats foraging above farmland. *Basic and Applied Ecology* 27: 9–19. DOI: 10.1016/j.baae.2017.12.001.
- Horner, M. A., T. H. Fleming y C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244: 575–586. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1998.tb00062.x.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2017. Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso de suelo y vegetación, serie VI. Conjunto Nacional. Escala 1:250 000. México.
- Johnson, M. D. 2005. Habitat quality: a brief review for wildlife biologists. *Transactions of the Western Section of the Wildlife Society* 41: 31–41.
- Jung, T. S., I. D. Thompson, R. D. Titman y A. P. Applejohn. 1999. Habitat selection by forest bats in relation to mixed-wood stand types and structure in Central Ontario. *The Journal of Wildlife Management* 63: 1306–19. DOI: 10.2307/3802849.
- Jung, K. y E. K. V. Kalko. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy* 91: 144–153. DOI: 10.1644/08-MAMM-A-313R.1.

- Karr, J. R. y K. E. Freemark. 1985. Chapter 9 - Disturbance and Vertebrates: An Integrative Perspective. En: Pickett, S.T.A., y White, P.S. (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego, pp. 153–168. DOI: 10.1016/B978-0-08-050495-7.50014-4.
- Klingbeil, B. T. y M. R. Willig. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 46: 203–213. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01594.x.
- Kraker-Castañeda, C., A. Santos-Moreno, C. Lorenzo, A. Horváth, M. C. MacSwiney G. y D. Navarrete-Gutiérrez. 2017. Responses of phyllostomid bats to forest cover in upland landscapes in Chiapas, southeast Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 52: 112–121. DOI: 10.1080/01650521.2017.1297559.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Addison-Wesley Longman, Inc. EUA. 581 p.
- Laurindo, R. S., R. F. Souza, G. Lemos, N. Silva-Teodoro, L. Marin-Bonilha y F. Lucio-de Oliveira. 2020. Feeding habits define habitat use by bats in an agricultural landscape of the Atlantic Forest. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91: e913223. DOI: 10.22201/ib.20078706e.2020.91.3223.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments: Some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 120 p.
- Loeb, S. C. y J. M. O'keefe. 2006. Habitat use by forest bats in South Carolina in relation to local, stand, and landscape characteristics. *The Journal of Wildlife Management* 70:1210–1218. [www.jstor.org/stable/4128040](http://www.jstor.org/stable/4128040)
- Lou, S. y C. L. Yurrita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 21: 83–94. URL: [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0065-17372005000100003&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372005000100003&lng=es&tlng=es).
- MacSwiney G., M. C., P. Vilchis L., 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. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.12.021.
- MacSwiney G., 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. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x
- MacSwiney G., 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. DOI: 10.3161/150811009X465758
- Madrid-López, S. M., A. A. Castro-Luna y J. Galindo-González. 2013. First report of a hard fruit in the diet of *Centurio senex* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Mexico. *Journal of Mammalogy* 94: 628–31. DOI: 10.1644/12-MAMM-A-218.1.
- Martín-Regalado, C. N. 2019. Detección de especies indicadoras de condiciones de hábitats. Pp. 223–235. En: *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (C. E. Moreno, ed.). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México.
- Martínez-Ferreira, S. R., M. Y. Álvarez-Añorve, A. E. Bravo-Monzón, C. Montiel-González, J. I. Flores-Puerto, S. P. Morales-Díaz, X. Chiappa-Carrara, K. Oyama y L. D. Ávila-Cabadilla. 2020. Taxonomic and functional diversity and composition of bats in a regenerating neotropical dry forest. *Diversity* 12: 332. DOI: 10.3390/d12090332.
- McGeoch, M. A., B. J. Van Rensburg y A. Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: A case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 39: 661–72. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2002.00743.x.
- 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. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x.
- Medellín, R. A., M. Rivero, A. Ibarra, J. A. de la Torre, T. P. González-Terrazas, L. Torres-Knoop y M. Tschapka. 2018. Follow me: foraging distances of *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Sonora determined by fluorescent powder. *Journal of Mammalogy* 99: 306–11. DOI: 10.1093/jmammal/gyy016.
- Meyer, C. F. J., C. J. Schwarz y J. Fahr. 2004. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a west African forest–savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology* 20: 397–407. DOI: 10.1017/S0266467404001373.

- Miranda, A. 2002. Diversidad, historia natural, ecología y conservación de los mamíferos de Chamela. En: Historia Natural de Chamela (Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño, eds.) Instituto de Biología, UNAM. México. Pp. 359-377.
- Montgomery, R. A. y G. J. Roloff. 2017. Habitat Selection. En: Reference Module in Life Sciences, Elsevier. DOI: 10.1016/B978-0-12-809633-8.02383-9.
- Morin, P. J. 2011. Habitat Selection. En: Community Ecology. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 238–250. DOI: 10.1002/9781444341966.ch10.
- Mostacedo, B. y T. S. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. BOLFOR, Bolivia. 92 p.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Firendly et al. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R Package Version 2.4-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olea-Wagner, A., C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz y L. León-Paniagua. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. Revista mexicana de biodiversidad 78: 191–200. URL: [ref.scielo.org/7p542n](http://ref.scielo.org/7p542n)
- Oliveira, L., R. Marciente, W. Magnusson, P. Bobrowiec y D. Bobrowiec. 2015. Activity of the insectivorous bat *Pteronotus parnellii* relative to insect resources and vegetation structure. Journal of Mammalogy 96: 1036–1044. DOI: 10.1093/jmammal/gyv108.
- O'Neill, R. V., J. R. Krummel, R. H. Gardner, G. Sugihara, B. Jackson, D. L. DeAngelis, B. T. Milne, M. G. Turner, B. Zygmunt, S. Christensen, V. H. Dale y R. L. Graham. 1988. Indices of landscape pattern. Landscape Ecology 1:153–162. DOI: 10.1007/BF00162741.
- Patriquin, K. J. y R. M. R. Barclay. 2003. Foraging by bats in cleared, thinned, and unharvested boreal forest. Journal of Applied Ecology 40: 646–57. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2003.00831.x.
- Pielou, E. C. 1975. Ecological diversity. John Wiley & Sons, New York. 165 p.
- Ramírez-Pulido, J. y W. López-Forment. 1979. Additional records of some Mexican bats. Southwestern Naturalist 24:541–544.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.

- Ríos-Blanco, M. C. y J. Pérez-Torres. 2005. Dieta de las especies dominantes del ensamblaje de murciélagos frugívoros frugívoros en un bosque seco tropical (Colombia). *Mastozoología Neotropical* 22: 103-111.
- Roberts, D. W. 2019. Ordination and multivariate analysis for ecology. URL: <http://ecology.msu.montana.edu/labdsv/R>
- Rocha, R., A. López-Baucells, F. Z. Farneda, F.Z. et al. 2017. Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats: disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. *Landscape Ecology* 32: 31–45. DOI: 10.1007/s10980-016-0425-3.
- Rojo-Cruz, M. A., S. Zuloaga-Aguilar, R. Cuevas-Guzmán, M. C. MacSwiney G. y L. I. Iñiguez-Dávalos. 2019. Influence of vegetation and abiotic factors on habitat use by insectivorous bats in subtropical mountain forests. *Mammalian Biology* 95: 93–101. DOI: 10.1016/j.mambio.2019.03.004.
- 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. DOI: 10.1017/S0952836902000626.
- Sánchez-Casas, N. y Ticul-Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 81: 23–62.
- Sánchez-Hernández, C. 1984. Los murciélagos de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión “Chamela”, Jalisco, México. En: *Actas de la II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados* (J. Castroviejo, ed.). Estación Biológica de Doñana, Cáceres, España. Pp. 385–398.
- Sánchez-Hernández, C., L. M. Sil-Berra, M. L. Romero-Almaraz y G. D. Schnell. 2022. Prey selection by sympatric insectivorous bats in a Mexican tropical dry forest [artículo en preparación]. Instituto de Biología, UNAM.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz, G. D. Schnell, M. L. Kenedy, T. L. Best, R. D. Owen, and S. B. González-Pérez. 2016. *Bats of Colima, Mexico*. University of Oklahoma Press.

- Santos-Moreno, A., J. L. García-García y A. Rodríguez-Alamilla. 2010. Ecología y reproducción del murciélago *Centurio senex* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 847–52.
- Seltmann, A., G. Á. Czirják, A. Courtiol, H. Bernard, M. J. Struebig y C. C. Voigt. 2017. Habitat disturbance results in chronic stress and impaired health status in forest-dwelling paleotropical bats. *Conservation Physiology* 5:cox020. DOI: 10.1093/conphys/cox020.
- Sil-Berra, L. M., C. Sánchez-Hernández, M. L. Romero-Almaraz y V. H. Reynoso. 2021. Vulnerability to natural disturbance in communities of Neotropical bats: Short-term impact of Hurricane Patricia on the Mexican Pacific Coast. *Forest Ecology and Management* 479: 118596. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118596.
- Shin-Jae, R. y L. Woo-Shin. 2007. Influence of forest fragmentation on the winter abundance of mammals in Mt. Chirisan National Park, South Korea. *The Journal of Wildlife Management* 71: 1404–1408. DOI: 10.2193/2005-584.
- Snow, J. L., J. K. Jones, Jr. y W. D. Webster. 1980. *Centurio senex*. *Mammalian Species* 138: 1–3. DOI: 10.2307/3503871.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stoner, K. E. 2001. Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1626–1633. DOI: 10.1139/z01-105.
- Stoner, K. E. y R. Timm. 2011. Seasonally dry tropical forest mammals: Adaptations and seasonal patterns. Pp. 85–106. En: *Seasonally dry tropical forests: Conservation and ecology* (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos, eds.) Island Press, Washington, DC. DOI: 10.5822/978-1-61091-021-7\_6.
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Pp. 379–395. En: *Historia Natural de Chamela*. (F. A. Noguera, M. Quesada, J. Vega y A. Garcia-Aldrete, eds.) Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Stoner, K. E., K. A. O.-Salazar, R. C. R.-Fernández, y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco,



- Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 357–73. DOI: 10.1023/A:1021963819751.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, E. Mendoza, L. López-Toledo, N. Lara-Urbe, C. Márquez-Camargo, J. G. Paz-Gutiérrez y J. D. Rangel-Orozco. 2015. High resilience of herpetofaunal communities in a human-modified Tropical Dry Forest landscape in Western Mexico. *Tropical Conservation Science* 8: 396–423. DOI: 10.1177/194008291500800208.
- Swihart, R. K., T. M. Gehring, M. B. Kolozsvary y T. E. Nupp. 2003. Responses of “resistant” vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions* 9: 1–18. DOI: 10.1046/j.1472-4642.2003.00158.x.
- Tapia-Palacios, M. A., O. García-Suárez, J. Sotomayor-Bonilla, M. A. Silva-Magaña, G. Pérez-Ortíz, A. C. Espinosa-García, M. A. Ortega-Hurtado, C. Díaz-Ávalos, G. Suzán y M. Mazari-Hiriart. 2018. Abiotic and biotic changes at the basin scale in a tropical dry forest landscape after Hurricanes Jova and Patricia in Jalisco, Mexico. *Forest Ecology and Management* 426: 18–26. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.10.015.
- Uhrin, M., P. Benda y P. Kaňuch. 2017. Different responses of attic-dwelling bat species to landscape naturalness. *Mammalian Biology* 82: 48–56. DOI: 10.1016/j.mambio.2016.10.001.
- Valle, D., D. M. Griffith, A. Jara-Guerrero, D. Armijos-Ojeda y C. I. Espinosa. 2021. A multifaceted approach to understanding bat community response to disturbance in a seasonally dry tropical forest. *Scientific Reports* 11: 5667. DOI: 10.1038/s41598-021-85066-z.
- Van Rensburg, B. J., McGeoch, M. A., Chown, S. L. y Van Jaarsveld, A. S. 1999. Conservation of heterogeneity among dung beetles in the Maputaland Centre of Endemism, South Africa. *Biological Conservation* 88: 145–153. DOI: 10.1016/S0006-3207(98)00109-8.
- Vázquez-Domínguez, G., J. Galindo-González y R. Flores-Peredo. 2011. La fragmentación del paisaje y la pérdida del hábitat, sus efectos sobre comunidades de murciélagos. Pp. 601–609. En: Lorea-Hernández, F. G., Hernández Ortiz, V., Morales-Mávil, J. E. (eds.).

- La Biodiversidad en Veracruz, estudio del Estado, Volumen II. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, INECOL. México.
- Walsh, A. L. y S. Harris. 1996. Foraging habitat preferences of vespertilionid bats in Britain. *Journal of Applied Ecology* 33: 508–18. DOI: 10.2307/2404980.
- Watkins, L. C., J. K. Jones, Jr. y H. H. Genoways. 1972. Bats of Jalisco, México. *Special Publications, The Museum, Texas Tech University* 1: 1–44.
- Webster, Wm. D. y J. K. Jones Jr. 1982. *Artibeus toltecus*. *Mammalian Species* 1–3. DOI: 10.2307/3503992
- 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 (1): e16502. DOI: 10.1371/journal.pone.0016502.
- Yates, M. D. y R. M. Muzika. 2006. Effect of forest structure and fragmentation on site occupancy of bat species in Missouri Ozark forests. *The Journal of Wildlife Management* 70: 1238–1248. DOI: 10.2193/0022-541X(2006)70[1238:EOFSAF]2.0.CO;2
- Zarazúa-Carbajal, M., L. D. Ávila-Cabadilla, M. Y. Alvarez-Añorve, J. Benítez-Malvido y K. E. Stoner. 2017. Importance of riparian habitat for frugivorous bats in a tropical dry forest in Western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 33: 74–82. DOI: 10.1017/S0266467416000572.

## CONCLUSIONES GENERALES

---

En este estudio se observaron cambios en distintos parámetros de las comunidades de murciélagos con relación a características del hábitat y a la presencia de perturbaciones naturales y antrópicas, así como variaciones en la abundancia de especies y de grupos funcionales con relación al hábitat, la estacionalidad y el tiempo post-perturbación.

Los análisis entre antes y después del huracán Patricia demostraron que la riqueza de especies no se afectó tras el paso de este huracán, sin embargo, otros parámetros de diversidad relacionados con la equitatividad y dominancia sí se afectaron, y se afectaron en mayor medida en los sitios más degradados por el ser humano. Este resultado tiene serias implicaciones si además consideramos que existe una tendencia de aumento en la intensidad y frecuencia de huracanes de categorías mayores, y que la degradación antrópica del ambiente es cada vez mayor. Otras medidas de diversidad tales como diversidad funcional y filogenética podrían ampliar el entendimiento de las afectaciones de estos eventos en procesos ecológicos y evolutivos.

La clasificación por grupos funcionales y la evaluación de los cambios en su abundancia tras el huracán permitió identificar a grupos potencialmente vulnerables a altos grados de perturbación como los murciélagos nectarívoros, los de menor tamaño, los que tienen menor movilidad en cuanto a área de ámbito hogareño, y los que muestran preferencia por cavidades de árboles como refugio.

Por otra parte, los muestreos durante los dos años posteriores al huracán permitieron evaluar el estado de los ensamblajes e identificar diferencias en la diversidad de especies entre las localidades, así como determinar variaciones estacionales y trayectorias en la abundancia de los gremios tróficos. Se encontró que la riqueza de especies fue mayor en Chamela, el área más conservada y con mayor proporción de vegetación primaria, aunque la abundancia entre las especies más dominantes fue más inequitativa, y que la diversidad fue mayor en 2016 que en 2017. Las variaciones en la abundancia de los gremios responden a cuatro estaciones climáticas, principalmente para los frugívoros y nectarívoros. Se encontró que la abundancia de los murciélagos frugívoros e insectívoros iba en aumento durante los dos años post-huracán, pero no la de nectarívoros, por lo que se propone continuar con el monitoreo de este

último gremio y su interacción con el ambiente porque como se sabe, la polinización es una de las funciones más amenazadas en los ecosistemas a nivel global.

Asimismo, se evaluó la asociación entre la abundancia de las especies con distintos hábitats, con características de la vegetación a nivel local y del paisaje, las diferencias en esta asociación entre estaciones, y se identificaron especies indicadoras de hábitat o detectoras de cambios en el hábitat. *Pteronotus mexicanus* fue la especie con mayor amplitud del nicho, encontrándose de manera similar en los cuatro hábitats considerados, mientras que *A. lituratus*, *L. yerbabuena* y *S. parvidens* se encontraron principalmente en áreas agrícolas. La asociación entre la abundancia de las especies con las variables de hábitat cambió entre estaciones, durante la estación seca más especies parecen estar asociadas a variables de mayor cobertura y densidad del dosel, mientras que en la estación húmeda hay una mayor dispersión de las especies entre las diferentes condiciones del hábitat. Algunas especies se restringen siempre a la vegetación primaria y mayor cobertura, otras cambian con la estación y otras siempre estuvieron asociadas a algún grado de perturbación como menor cobertura, mayor longitud de borde y vegetación secundaria. *Sturnira parvidens* resultó especie indicadora de áreas agrícolas, mientras que *A. jamaicensis* y *D. rotundus* resultaron especies detectoras de cambios en el hábitat. Estos resultados muestran la gran diversidad ecológica presente en los murciélagos y las diferentes respuestas a las variaciones climáticas y a perturbaciones.

Se recomienda continuar con el monitoreo de las comunidades de murciélagos en sitios expuestos a perturbaciones naturales de gran magnitud, así como de las poblaciones de especies potencialmente vulnerables. A la fecha, falta información biológica básica de varias especies como características reproductivas, variaciones en historia de vida, conducta de alimentación y forrajeo, dinámica poblacional, redes de interacción, entre otros aspectos; esta información es necesaria para conocer sus respuestas a las perturbaciones y su capacidad de resistencia y resiliencia. El monitoreo de las poblaciones de murciélagos vulnerables como los nectarívoros y de especies comunes pero que presentan variaciones en abundancia entre distintos hábitats pueden ser útiles para identificar cambios en el ambiente. El análisis en distintos niveles ecológicos y taxonómicos es imprescindible para el entendimiento de los

efectos de las perturbaciones. Asimismo, la protección de áreas naturales, como la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, es necesaria porque tienen una gran capacidad de resiliencia ante grandes perturbaciones naturales, pero también los remanentes de vegetación primaria y secundaria fuera de la reserva brindan recursos y hábitat indispensable para distintas especies, no sólo de murciélagos sino también de otros mamíferos y de fauna en general, por lo que se debe incentivar su cuidado y preservación.

## GLOSARIO

**Ámbito hogareño.** Área total ocupada por un individuo durante sus actividades normales de búsqueda de alimento, pareja, reproducción y cuidado de las crías.

**Comunidad.** Conjunto de poblaciones de diferentes especies que comparten un tiempo y un espacio determinado y que interactúan entre sí.

**Perturbación (disturbio).** Cualquier evento, natural o antropogénico, que causa cambios temporales y localizados en las tasas demográficas de las especies.

**Diversidad biológica.** Variedad de formas de vida, generalmente de especies, pero puede ser de funciones ecológicas, genética, evolutiva, entre otras.

**Ensamble.** Conjunto de taxones delimitados por las relaciones filogenéticas o por sus funciones ecológicas, que comparten un tiempo y un espacio y que interactúan entre sí.

**Escala local.** Extensión espacial pequeña, desde menos de 1 m hasta pocos kilómetros, dependiendo de la especie bajo estudio.

**Fragmento.** Unidades morfológicas relativamente discretas con condiciones homogéneas en relación con una o más variables relevantes para la escala y el organismo de estudio y que se pueden diferenciar en determinada área.

**Gremio trófico.** Conjunto de organismos que coexisten y usan los mismos recursos o similares para alimentarse.

**Grupo funcional.** Conjunto de organismos que comparten ciertas características como pueden ser similitudes morfológicas, fisiológicas o en el uso de recursos.

**Hábitat.** Lugar físico que ocupa una población y que cumple con las condiciones y recursos necesarios para su establecimiento y reproducción.

**Nicho ecológico.** Hipervolumen de  $n$ -dimensiones conformado por las condiciones y recursos necesarios para que una especie pueda mantener una población viable. En un hábitat pueden existir diversos nichos.

**Paisaje.** Espacio del territorio formado por parches (unidades morfológicas que se pueden diferenciar en el territorio) y corredores; los cuales forman la matriz, que es el elemento

básico del paisaje y se puede describir por la superficie, forma, número y disposición de los fragmentos y corredores. Generalmente, abarca más de 1 ha.

**Recurso.** Factor biótico o abiótico que es consumido o usado por el organismo.

**Resiliencia.** Capacidad de una comunidad para volver a su estructura o función original después de una perturbación.

**Resistencia.** Capacidad de una comunidad o ecosistema para mantener su estructura o función frente a posibles perturbaciones.

**Vegetación primaria.** Vegetación natural, que no ha sido modificada o ha sido muy poco modificada.

**Vegetación secundaria.** Vegetación presente después de haber sido modificada la vegetación natural por alguna perturbación, removiendo total o parcialmente la vegetación original.

## APÉNDICE A

Lista de localidades y tipo de vegetación representativa de acuerdo con la figura 1.2.

---

1. La Fortuna, La Huerta, 19°36'47.30"N, 105°6'14.50"W, 37 m snm. Selva baja caducifolia, primaria.
  2. La Fortuna, La Huerta, 19°36'45.50"N, 105°5'53.70"W, 37 m snm. Agrícola.
  3. La Fortuna, La Huerta, 19°36'45.40"N, 105°5'46.70"W, 26 m snm. Agrícola.
  4. La Fortuna, La Huerta, 19°36'33.50"N, 105°7'19.80"W, 18 m snm. Selva baja caducifolia, secundaria.
  5. La Fortuna, La Huerta, 19°36'26.99"N, 105°5'52.99"W, 23 m snm. Agrícola.
  6. La Fortuna, La Huerta, 19°36'15.50"N, 105°7'15.50"W, 12 m snm. Agrícola.
  7. La Fortuna, La Huerta, 19°36'10.60"N, 105°7'13.20"W, 12 m snm. Agrícola.
  8. La Fortuna, La Huerta, 19°36'9.00"N, 105°6'11.50"W, 18 m snm. Agrícola.
  9. La Fortuna, La Huerta, 19°35'49.20"N, 105°06'27.20"W, 13 m snm. Agrícola.
  10. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°30'53.20"N, 105°2'19.10"W, 32 m snm. Selva mediana subcaducifolia, primaria.
  11. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°30'44.50"N, 105°2'13.00"W, 37 m snm. Selva mediana subcaducifolia, primaria.
  12. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°30'35.50"N, 105°2'12.10"W, 37 m snm. Selva mediana subcaducifolia, primaria.
  13. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°30'18.30"N, 105°2'16.90"W, 43 m snm. Selva mediana subcaducifolia, primaria.
  14. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°30'4.33"N, 105°2'49.75"W, 49 m snm. Selva baja caducifolia, primaria.
  15. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°30'1.44"N, 105°2'36.60"W, 67 m snm. Selva baja caducifolia, primaria.
  16. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°29'54.30"N, 105°2'31.30"W, 74 m snm. Selva mediana subcaducifolia, primaria.
  17. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°29'47.90"N, 105°2'25.90"W, 76 m snm. Selva baja caducifolia, primaria.
  18. Estación de Biología Chamela, Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, La Huerta, 19°29'45.80"N, 105°2'23.90"W, 64 m snm. Selva mediana subcaducifolia, primaria.
  19. Emiliano Zapata, La Huerta, 19°23'10.14"N, 104°57'0.89"W, 39 m snm. Agrícola-pecuaria.
  20. Emiliano Zapata, La Huerta, 19°22'59.00"N, 104°57'24.20"W, 30 m snm. Agrícola.
  21. Francisco Villa, La Huerta, 19°22'44.30"N, 104°57'54.60"W, 14 m snm. Agrícola.
  22. Francisco Villa, La Huerta, 19°22'38.80"N, 104°57'53.00"W, 14 m snm. Agrícola.
  23. Francisco Villa, La Huerta, 19°22'33.10"N, 104°57'46.30"W, 17 m snm. Agrícola.
  24. Emiliano Zapata, La Huerta, 19°22'27.90"N, 104°57'10.20"W, 36 m snm. Pecuaria.
  25. Ley Federal, La Huerta, 19°21'41.80"N, 104°56'21.30"W, 54 m snm. Selva baja caducifolia, secundaria.
  26. Ley Federal, La Huerta, 19°21'35.59"N, 104°56'21.36"W, 49 m snm. Selva baja caducifolia, secundaria.
  27. Ley Federal, La Huerta, 19°20'57.30"N, 104°56'53.30"W, 34 m snm. Agrícola.
-



## APÉNDICE B

Modelos (GLM's con distribución Poisson para los residuales) para evaluar el efecto de la estacionalidad y el tiempo post-huracán sobre el número de murciélagos capturados (como subrogado de la abundancia) desde marzo de 2016 a diciembre de 2017. hum: húmeda, sec: seca, hum\_temp: húmeda temprana, hum\_tar: húmeda tardía, sec\_temp: seca temprana, sec\_tar: seca tardía.

Modelo y parámetros					Contraste entre estaciones					
	Variables	Estimado	P(z)	D <sup>2</sup> devianza	AIC	lsmeans ~ estación		Contraste	Estimado	P
						Estación	lsmean			
<b>General</b>										
Modelo1:	capturas ~ estación1+post_huracán									
	intercepto	2.617	<0.001	0.277	717.78	húmeda	3.056	hum vs sec	1.019	<0.001
	post-huracán	0.079	<0.001			seca	2.037			
	estación seca	-1.019	<0.001							
Modelo2:	capturas ~ estación1									
	intercepto	3.068	<0.001	0.243	739.10	húmeda	3.068	hum vs sec	1.010	<0.001
	estación seca	-1.010	<0.001			seca	2.058			
Modelo3:	capturas ~ estación2+post_huracán									
	Intercepto	1.766	<0.001	0.342	676.40	hum_tar	2.069	hum_tar vs hum_temp	-1.233	<0.001
	hum_temp	1.233	<0.001			hum_temp	3.302	hum_tar vs sec_tar	-0.657	<0.001
	sec_tar	0.657	<0.001			sec_tar	2.756	hum_tar vs sec_temp	0.043	0.993
	sec_temp	-1.043	0.782			sec_temp	2.026	hum_temp vs sec_tar	0.700	<0.001
	post-huracán	0.055	0.002					hum_temp vs sec_temp	1.276	<0.001
								sec_tar vs sec_temp	0.685	<0.001
Modelo4:	capturas ~ estación2									
	Intercepto	2.166	<0.001	0.329	683.90	hum_tar	2.166	hum_tar vs hum_temp	-1.168	<0.001
	hum_temp	1.168	<0.001			hum_temp	3.335	hum_tar vs sec_tar	-0.537	0.0001
	sec_tar	0.537	<0.001			sec_tar	2.703	hum_tar vs sec_temp	0.210	0.476
	sec_temp	-0.210	0.151			sec_temp	1.957	hum_temp vs sec_tar	0.631	<0.001
								hum_temp vs sec_temp	1.378	<0.001
								sec_tar vs sec_temp	0.746	<0.001
<b>Frugívoro-omnívoros</b>										
Modelo1:	capturas ~ estación1+post_huracán									
	Intercepto	2.069	<0.001	0.223	647.20	húmeda	2.428	hum vs sec	1.358	<0.0001
	estación seca	-1.358	<0.001			seca	1.070			
	post-huracán	0.065	0.006							

**APÉNDICE B**  
(Continuación)

Modelo y parámetros					Contraste entre estaciones					
	Variables	Estimado	P(z)	D <sup>2</sup> devianza	AIC	lsmeans ~ estación		Contraste	Estimado	P
						Estación	lsmean			
<b>Frugívoro-omnívoros</b>										
Modelo2:	capturas ~ estación1									
	Intercepto	2.436	<0.001	0.211	652.70	húmeda	2.436	hum vs sec	1.351	<0.0001
	estación seca	-1.351	<0.001			seca	1.085			
Modelo3:	capturas ~ estación2+post_huracán									
	Intercepto	1.767	<0.001	0.399	537.80	hum_tar	1.645	hum_tar vs hum_temp	-1.218	<0.0001
	hum_temp	1.218	<0.001			hum_temp	2.864	hum_tar vs sec_tar	-0.047	0.994
	sec_tar	0.047	0.799			sec_tar	1.692	hum_tar vs sec_temp	1.469	<0.0001
	sec_temp	-1.469	<0.001			sec_temp	0.176	hum_temp vs sec_tar	1.171	<0.0001
	post-huracán	-0.022	0.383					hum_temp vs sec_temp	2.687	<0.0001
	mod2a_general_frug_omn							sec_tar vs sec_temp	1.516	<0.0001
Modelo4:	capturas ~ estación2									
	Intercepto	1.609	<0.001	0.398	536.60	hum_tar	1.609	hum_tar vs hum_temp	-1.244	<0.0001
	hum_temp	1.244	<0.001			hum_temp	2.854	hum_tar vs sec_tar	-0.095	0.949
	sec_tar	0.095	0.589			sec_tar	1.705	hum_tar vs sec_temp	1.402	<0.0001
	sec_temp	-1.402	<0.001			sec_temp	0.208	hum_temp vs sec_tar	1.149	<0.0001
	mod4_general_frug_omn							hum_temp vs sec_temp	2.646	<0.0001
								sec_tar vs sec_temp	1.497	<0.0001
<b>Frugívoros</b>										
Modelo1:	capturas ~ estación1+post_huracán									
	Intercepto	-0.278	0.61	0.120	104.50	húmeda	-0.288	hum vs sec	1.281	0.01
	Seca	-1.281	0.01			seca	-1.568			
	post-huracán	-0.002	0.985							
Modelo2:	capturas ~ estación1									
	Intercepto	-0.288	0.187	0.120	102.50	húmeda	-0.288	hum vs sec	1.281	0.01
	estación seca	-1.281	0.01			seca	-1.567			

**APÉNDICE B**  
(Continuación)

Modelo y parámetros					Contraste entre estaciones					
	Variables	Estimado	P(z)	D <sup>2</sup> devianza	AIC	lsmeans ~ estación		Contraste	Estimado	P
						Estación	lsmean			
<b>Frugívoros</b>										
Modelo3:	capturas ~ estación2+post_huracán									
	Intercepto	-0.137	0.153	0.352	92.51	hum_tar	-0.834	hum_tar vs hum_temp	-1.114	0.199
	hum_temp	1.110	0.433			hum_temp	0.280	hum_tar vs sec_tar	0.804	0.743
	sec_tar	-0.804	0.004			sec_tar	-1.637	hum_tar vs sec_temp	1.935	0.339
	sec_temp	-1.935	0.604			sec_temp	-2.769	hum_temp vs sec_tar	1.918	0.013
	post-huracán	-0.126	0.183					hum_temp vs sec_temp	3.049	0.018
								sec_tar-sec vs temp	1.131	0.762
Modelo4:	capturas ~ estación2									
	Intercepto	-1.012	0.043	0.329	92.12	hum_tar	-1.012	hum_tar vs hum_temp	-1.263	0.102
	hum_temp	1.263	0.022			hum_temp	0.251	hum_tar vs sec_tar	0.529	0.9
	sec_tar	-0.529	0.489			sec_tar	-1.540	hum_tar vs sec_temp	1.553	0.506
	sec_temp	-1.553	0.165			sec_temp	-2.565	hum_temp vs sec_tar	1.792	0.021
								hum_temp vs sec_temp	2.816	0.031
								sec_tar vs sec_temp	1.024	0.811
<b>Nectarívoros</b>										
Modelo1:	capturas ~ estación1+post_huracán									
	Intercepto	0.810	0.018	0.104	170.27	húmeda	0.465	hum vs sec	0.881	0.002
	estación seca	-0.881	0.002			seca	-0.416			
	post_huracán	0.063	0.288							
Modelo2:	capturas ~ estación1									
	Intercepto	0.474	0.001	0.094	169.41	húmeda	0.474	hum vs sec	0.880	0.002
	estación seca	-0.880	0.002			seca	-0.405			
Modelo3:	capturas ~ estación2+post_huracán									
	Intercepto	-1.166	0.113	0.142	170.12	hum_tar	-1.269	hum_tar vs hum_temp	-1.729	0.027
	hum_temp	1.729	0.005			hum_temp	0.460	hum_tar vs sec_tar	-1.755	0.027
	sec_tar	1.755	0.005			sec_tar	0.486	hum_tar vs sec_temp	-1.243	0.247
	sec_temp	1.243	0.063			sec_temp	-0.026	hum_temp vs sec_tar	-0.026	0.999
	post_huracán	-0.019	0.771					hum_temp vs sec_temp	0.486	0.552
								sec_tar vs sec_temp	0.512	0.463

**APÉNDICE B**  
(Continuación)

Modelo y parámetros					Contraste entre estaciones					
	Variables	Estimado	P(z)	D <sup>2</sup> devianza	AIC	lsmeans ~ estación		Contraste	Estimado	P
						Estación	lsmean			
<b>Nectarívoros</b>										
Modelo4:	capturas ~ estación2									
	Intercepto	-1.299	0.029	0.141	168.21	hum_tar	-1.299	hum_tar vs hum_temp	-1.751	0.023
	hum_temp	1.751	0.003			hum_temp	0.452	hum_tar vs sec_tar	-1.796	0.018
	sec_tar	1.796	0.002			sec_tar	0.496	hum_tar vs sec_temp	-1.299	0.177
	sec_temp	1.299	0.078			sec_temp	0.000	hum_temp vs sec_tar	-0.044	0.999
								hum_temp vs sec_temp	0.452	0.568
								sec_tar vs sec_temp	0.496	0.48
<b>Hematófagos</b>										
Modelo1:	capturas ~ estación1+post_huracán									
	Intercepto	0.783	0.0006	0.030	368.30	húmeda	1.249	hum vs sec	0.232	0.141
	estación seca	-0.232	0.141			seca	1.017			
	post_huracán	0.085	0.0155							
Modelo2:	capturas ~ estación1									
	Intercepto	1.263	<0.001	0.008	372.30	húmeda	1.263	hum vs sec	0.221	0.16
	estación seca	-0.221	0.16			seca	1.041			
Modelo3:	capturas ~ estación2+ post_huracán									
	Intercepto	-0.367	0.332	0.075	360.40	hum_tar	0.450	hum_tar vs hum_temp	-0.709	0.029
	hum_temp	0.709	0.006			hum_temp	1.159	hum_tar vs sec_tar	-0.837	0.01
	sec_tar	0.837	0.002			sec_tar	1.286	hum_tar vs sec_temp	-0.952	0.005
	sec_temp	0.952	0.001			sec_temp	1.401	hum_temp vs sec_tar	-0.128	0.925
	post-huracán	0.148	0.0003					hum_temp vs sec_temp	-0.243	0.684
								sec_tar vs sec_temp	-0.115	0.947
Modelo4:	capturas ~ estación2									
	Intercepto	0.738	0.0004	0.023	372.20	hum_tar	0.737	hum_tar vs hum_temp	-0.535	0.145
	hum_temp	0.535	0.036			hum_temp	1.273	hum_tar vs sec_tar	-0.515	0.174
	sec_tar	0.515	0.041			sec_tar	1.253	hum_tar vs sec_temp	-0.504	0.201
	sec_temp	0.504	0.049			sec_temp	1.242	hum_temp vs sec_tar	0.020	1
								hum_temp vs sec_temp	0.031	1
								sec_tar vs sec_temp	0.011	1

**APÉNDICE B**  
(Continuación)

Modelo y parámetros					Contraste entre estaciones					
	Variables	Estimado	P(z)	D <sup>2</sup> devianza	AIC	lsmeans ~ estación		Contraste	Estimado	P
						Estación	lsmean			
<b>Insectívoros</b>										
Modelo1:	capturas ~ estación1+post_huracán									
	intercepto	0.284	0.304	0.288	276.90	húmeda	1.348	hum vs sec	1.311	<0.0001
	estación seca	-1.311	<0.001			seca	0.037			
	post-huracán	0.193	<0.001							
Modelo2:	capturas ~ estación1									
	intercepto	1.421	<0.001	0.190	298.10	húmeda	1.421	hum vs sec	1.267	<0.001
	estación seca	-1.267	<0.001			seca	0.154			
Modelo3:	capturas ~ estación2p+post_huracán									
	intercepto	-1.829	0.0001	0.316	274.20	hum_tar	-0.506	hum_tar vs hum_temp	-1.718	<0.001
	hum_temp	1.718	<0.001			hum_temp	1.212	hum_tar vs sec_tar	-1.923	<0.001
	sec_tar	1.923	<0.001			sec_tar	1.418	hum_tar vs sec_temp	-0.994	0.075
	sec_temp	0.994	0.016			sec_temp	0.488	hum_temp vs sec_tar	-0.205	0.707
	post-huracán	0.240	<0.001					hum_temp vs sec_temp	0.724	0.059
								sec_tar vs sec_temp	0.930	0.005
Modelo4:	capturas ~ estación2									
	intercepto	0.000	1	0.192	301.50	hum_tar	0.000	hum_tar vs hum_temp	-1.438	0.0001
	hum_temp	1.438	<0.001			hum_temp	1.438	hum_tar vs sec_tar	-1.404	0.0001
	sec_tar	1.404	<0.001			sec_tar	1.404	hum_tar vs sec_temp	-0.268	0.9
	sec_temp	0.268	0.488			sec_temp	0.268	hum_temp vs sec_tar	0.035	1
								hum_temp vs sec_temp	1.170	0.0001
								sec_tar vs sec_temp	1.136	0.0002