

**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA**

**FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**

**Análisis de la diversidad funcional de los murciélagos (Mammalia: Chiroptera) y su  
señal filogenética según sus hábitos alimenticios dentro del Área de Usos Múltiples  
Hawaii, Santa Rosa, Guatemala**

**César Estuardo Fuentes Montejo**

**Biólogo**

**Guatemala, marzo de 2019**

**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA**

**FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**

**Análisis de la diversidad funcional de los murciélagos (Mammalia: Chiroptera) y su  
señal filogenética según sus hábitos alimenticios dentro del Área de Usos Múltiples  
Hawaii, Santa Rosa, Guatemala**

**Informe de Tesis**

**Presentado por**

**César Estuardo Fuentes Montejo**

**Para optar al título de**

**Biólogo**

**Guatemala, marzo de 2019**

**Junta Directiva**  
**Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia**

M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto	Decano
Licda. Miriam Roxana Marroquín Leiva	Secretaria
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal I
Dr. Roberto Flores Arzú	Vocal II
Lic. Carlos Manuel Maldonado Aguilera	Vocal III
Br. Byron Enrique Pérez Díaz	Vocal IV
Br. Pamela Carolina Ortega Jiménez	Vocal V

## Dedicatoria

Este acto lo dedico a...

La vida. Por la oportunidad, suerte y bendición de disfrutar y estudiar cada etapa, aspecto y momento en ella.

Mis abuelitas (que en paz descansan), Felisa Orellana y Ana Tintí. Por todo el amor y dedicación que pusieron en mí.

Mis padres Jorge Alfredo y Alma Aracely, por todo.

Mis hermanos David Leonel y Jorge Alfredo, porque los ejemplos nos los ponemos todos.

A los más nuevos, en especial a mis sobrinos David Leonel y Jorge Alejandro. Para que encuentren la inspiración para ser.

A todos en Hawaii, tanto las personas como los murciélagos, por todo lo bueno que me han dado durante estos años.

*Faber est suae quisque fortunae.* NSE.

## Agradecimientos

A la Universidad de San Carlos de Guatemala y la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, por ser un espacio de aprendizaje y formación para mí durante los últimos años, donde he podido pensar, crecer y ser.

A la Escuela de Biología, por demostrarme lo importante de trabajar por la diversidad y enseñarme lo particular e importante de ser biólogo en un país como Guatemala.

A Sergio Pérez, por su asesoría y consejo, los ratos para discutir ideas y apoyo para sacar adelante mi trabajo. A Jorge Erwin López, por sus observaciones, comentarios y revisiones puntuales que ayudaron a mejorar mi trabajo.

Por las enseñanzas, los consejos y compañerismo. A todos los profesores (o no) que me han (y seguro siguen) ayudado a llegar a este punto. Particularmente a Juan, Héisel, Jennifer, Mónica, Ana Luisa, Sofi, Majo, Andrea, Dana, Laura, Jenny, Rosel, Mónica, Ligia, Carlos, Carmen, Javier, Mario, Regina, Sergio Melgar, José Fernando, Pavel, Claudio, Jorge Erwin, Sergio Pérez, Gustavo, Jorgito, Rosita, Ani, Julio, Yasmín, Christian y Diego.

Por las facilidades y apoyo para estudiar a los murciélagos. A ARCAS-Hawaii, especialmente a Lucía García, por todas las facilidades y apertura para llevar a cabo el trabajo de campo. Al Programa para la Conservación de Murciélagos de Guatemala, por el constante apoyo y acompañamiento en cuanto a conocer más sobre los murciélagos, así como el préstamo de materiales y equipo. Sin su ayuda, este trabajo no habría podido llevarse a cabo.

Por el constante y fundamental apoyo durante los eventos de captura. A Edgar Torres, Jacob Álvarez, Sara De Giorgio, Pablo González, Alejandro Borrayo, Valeria Barrera y José Pellecer. Todas esas horas de redes habrían sido más largas sin su ayuda.

Por la compañía. A Gricell, por ser, compartir, escuchar y vivir, por tantas sonrisas. A mis compañeros biologuitos, en especial a los de clase, Cristian, Elisa, Gaitán, Julio, Lula, Mynor, Vale, por sobrevivir entre todos, ayudarnos, aguantarnos y convivir desde primer año. A los no biologuitos, en especial a Jorge y Walford. A mis amigos que, aunque la distancia exista y nos limita, siempre están.

# ÍNDICE

<b>1. Resumen</b> .....	1
<b>2. Introducción</b> .....	3
<b>3. Antecedentes</b> .....	6
<b>3.1. Diversidad Funcional</b> .....	6
3.1.1. <i>Diversidad biológica</i> .....	6
3.1.2. <i>Diversidad funcional en ecología</i> .....	7
<b>3.2. Nicho ecológico</b> .....	7
3.2.1. <i>Contextualización del concepto de nicho ecológico</i> .....	7
3.2.2. <i>Conceptualización del nicho ecológico</i> .....	8
3.2.3. <i>Sobre rasgos del nicho ecológico y sus funciones</i> .....	8
<b>3.3. Señal filogenética y conservadurismo de nicho ecológico</b> .....	9
3.3.1. <i>Un nicho ecológico que evoluciona</i> .....	9
3.3.2. <i>Conservadurismo de nicho ecológico</i> .....	9
3.3.3. <i>Señal filogenética</i> .....	10
<b>3.4. Murciélagos en la costa sur de Guatemala</b> .....	10
3.4.1. <i>Los murciélagos (Mammalia: Chiroptera)</i> .....	10
3.4.2. <i>Estudios de murciélagos en la vertiente del Pacífico (costa sur) de Guatemala</i> .	11
<b>3.5. El Área de Usos Múltiples Hawaii – AUMH</b> .....	12
3.5.1. <i>Ubicación geográfica y contextualización ambiental</i> .....	12
3.5.2. <i>El AUMH como parte del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas</i> .....	13
<b>4. Justificación</b> .....	14
<b>5. Objetivos</b> .....	16
<b>5.1. General</b> .....	16
<b>5.2. Específicos</b> .....	16
<b>6. Hipótesis</b> .....	17
<b>7. Materiales y métodos</b> .....	18
<b>7.1. Universo</b> .....	18
<b>7.2. Materiales y equipo</b> .....	18
7.2.1. <i>Materiales de campo y laboratorio</i> .....	18

7.2.2. Equipo de apoyo y análisis .....	18
<b>7.3. Obtención de datos</b> .....	19
7.3.1. Evento de captura .....	19
7.3.2. Rasgos funcionales .....	19
7.3.3. Obtención de datos en campo.....	19
7.3.4. Análisis en laboratorio .....	21
7.3.5. Obtención de filogenias.....	21
<b>7.4. Análisis estadístico</b> .....	22
<b>8. Resultados</b> .....	23
<b>9. Discusión</b> .....	30
<b>9.1 Análisis de la diversidad funcional con hábitos alimenticios</b> .....	30
9.1.1. Ensamblaje de murciélagos en el AUMH .....	30
9.1.2. Diversidad funcional del ensamblaje .....	31
9.1.3. Rasgos de hábitos alimenticios .....	33
<b>9.2. Distribución de rasgos funcionales</b> .....	35
9.2.1. Distribución de rasgos en grupos taxonómicos.....	35
9.2.2. Distribución de rasgos en filogenia .....	38
<b>9.3. Análisis de índices de señal filogenética</b> .....	40
<b>10. Conclusiones</b> .....	42
<b>11. Recomendaciones</b> .....	43
<b>12. Referencias</b> .....	44
<b>13. Anexos</b> .....	60

## 1. Resumen

La biodiversidad se estudia a diferentes escalas, aunque tradicionalmente se ha abordado desde un enfoque de diversidad taxonómica. La diversidad funcional define papeles y funciones dentro del ecosistema por parte de los ensamblajes de organismos, cuantificando su aporte al funcionamiento ecosistémico. Las características o rasgos que se consideran en el análisis de diversidad funcional involucran porciones del nicho ecológico, característica propia de los organismos que asocia sus interacciones, así como a su historia evolutiva. Debido a la relación evolutiva que presentan las especies filogenéticamente cercanamente emparentadas, estas especies presentan alta similitud ecológica, descrito como un conservadurismo de nicho ecológico. Para evidenciar dicha similitud se ha utilizado el concepto de señal filogenética, que describe capacidad de predecir la similitud ecológica de las especies a partir de su filogenia, utilizando rasgos ecológicos. Los murciélagos son el segundo grupo más diverso de mamíferos con hasta 100 especies en Guatemala, aunque sus estudios recientes en el país se limitan a listados de especies. El Área de Usos Múltiples Hawaii (AUMH) es un área protegida cuya declaración es reciente, que involucra múltiples procesos biológicos asociados con el manglar y otras áreas marino-costeras de la costa sur de Guatemala, además de varias amenazas que la convierte de interés para su conservación y estudio. No se han evaluado las funciones de los murciélagos dentro ecosistemas asociados a manglares de Guatemala, por lo que se propuso analizar la diversidad funcional de los murciélagos dentro del AUMH a través de sus hábitos alimenticios. Con el fin de describir los rasgos de hábitos alimenticios de los murciélagos, se realizaron muestreos mensuales (febrero a abril de 2017), describiendo la diversidad del ensamblaje, y recolectando muestras de excretas de las especies capturadas. Se analizaron las excretas para identificar restos que indicaran presencia de rasgos funcionales (insectivoría, piscivoría, frugivoría, herbivoría no frugívora), describiendo la proporción de muestras que presentaron cada rasgo por especie. Se analizó la distribución de los rasgos funcionales de hábitos alimenticios en el ensamblaje de murciélagos, abordando un enfoque taxonómico

y uno filogenético. Para evaluar si existe señal filogenética en los rasgos funcionales de hábitos alimenticios del ensamblaje de murciélagos del AUMH se utilizaron varios índices que describieran la relación de la filogenia con la presencia de rasgos animalívoros o herbívoros. Se registraron 259 individuos de 16 especies de 3 Familias, con 54 muestras de excretas provenientes de 14 especies. Los índices de diversidad funcional sugirieron que el ensamblaje de murciélagos posee alta diversidad funcional, con una repartición de papeles entre las especies y un aporte diferente por cada rasgo funcional. La frugivoría presentó un mayor aporte a la diversidad funcional, seguido por la insectivoría. La distribución de la insectivoría está asociada a grupos filogenéticamente ancestrales (*Vesperilionidae* y *Noctilionidae*), mientras que la de la frugivoría se presentó como un rasgo de evolución reciente (*Phyllostomidae*), incluyendo presencia en especies en las cuales no se había descrito previamente. Se determinó que existe señal filogenética, encontrando una relación dependiente entre los rasgos funcionales de hábitos alimenticios y la filogenia de los murciélagos del AUMH. Este trabajo contribuye a la comprensión de la evolución de hábitos alimenticios en murciélagos, y su relación con las funciones ecológicas de murciélagos en ecosistemas asociados al manglar del AUMH.

## 2. Introducción

El estudio de la biodiversidad suele abordarse a diferentes escalas y bajo distintas aproximaciones, entre las cuales se encuentra la diversidad funcional (Moore, 2013, p. 648; Moreno, 2001, p. 13). La diversidad funcional es una dimensión de la biodiversidad que busca reconocer las funciones que tienen las especies de diferentes comunidades en los ecosistemas, agregando características o rasgos que influyen en los procesos y funcionamiento de los ecosistemas al análisis (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Swenson, 2014, pp. 57-58; Moore, 2013, pp. 648-650; Violle *et al.*, 2007). Reconocer apropiadamente los rasgos ecológicamente importantes puede servir como herramienta al plantearse estrategias de conservación, priorizando en las funciones que tienen las especies dentro del ecosistema (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017). Esto es contrastante con las dimensiones y enfoques de los estudios de biodiversidad en Guatemala, restringiéndose a análisis en diversidad taxonómica (riqueza de especies) y algunos efectos en gradientes de perturbación, particularmente con vertebrados (Cajas-Castillo, Cobar-Carranza, Ávila-Santa Cruz, Kraker-Castañeda y Quiñónez-Guzmán, 2015; Kraker-Castañeda y Pérez-Consuegra, 2011; Schulze, Seavy y Whitacre, 2000). En el mismo sentido, los métodos para abordar los estudios en ecología dentro de Guatemala no han reflejado una relación con las diferentes historias naturales y evolutivas de las especies, siendo procesos estrechamente relacionados (Pelletier, Garant y Hendry, 2009).

El concepto de nicho ecológico es un tema central en ecología y en los últimos años ha presentado nuevos aportes sobre cómo estudiarlo, incluyendo el uso de rasgos ecológicos y funcionales para cuantificar el nicho ecológico (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Pedruski, 2015, p. 2; Swenson, 2014; Holt, 2009; Schoener, 2009; Violle *et al.*, 2007). Al considerar los aspectos evolutivos dentro del concepto de nicho ecológico, se puede evaluar qué tan relacionados están los procesos ecológicos y evolutivos en algunos grupos. Algunas herramientas novedosas (como la señal filogenética) permiten reconocer qué nivel de relación (o predicción) existe entre los rasgos ecológicos en las especies a partir de las

filogenias (Losos, 2008; Polechová y Storch, 2008; Chase y Leibold, 2003). A partir de ello se reconoce un vacío importante en comprender si las filogenias se relacionan con rasgos funcionales en ensamblajes naturales.

Actualmente se reconoce a los murciélagos como un grupo ecológicamente importante por brindar servicios ecosistémicos tanto a la biodiversidad natural como a la sociedad humana (Kunz *et al.*, 2011; Polania, Pla y Casanoves, 2011, pp. 5-7), siendo además un grupo de mamíferos muy diverso a nivel mundial, así como en Guatemala (Kraker-Castañeda, Pérez, Cajas-Castillo y Echeverría-Tello, 2016). El Área de Usos Múltiples Hawaii – AUMH – es un área protegida dentro del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas – SIGAP – relativamente nueva. Esta se caracteriza por mantener gran proporción del segundo remanente de mayor tamaño de mangle en Guatemala en el cual ocurren múltiples procesos ecológicos y evolutivos particulares por sus características geográficas, ambientales e históricas (Muccio, Mérida, Varns y Oleksinska, 2011). A pesar de su alto valor a nivel ecosistémico, los estudios en Guatemala con estos organismos se han restringido a hacer listados de especies y se han abordado los papeles ecológicos de los mismos de manera escasa, sin evaluar sus funciones en los ecosistemas del país. Así como sucede en otros vertebrados, se ha limitado su estudio abordando la diversidad taxonómica (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017), siendo el mismo caso para el AUMH.

Aportar una aproximación al conocimiento de las funciones ecológicas que tienen los murciélagos en ambientes naturales con cierto grado de protección, como un área protegida del SIGAP, es de gran importancia. Al reconocer rasgos ecológicamente importantes pueden plantearse estrategias de conservación priorizando en las funciones que tienen las especies dentro del ecosistema (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017). Al utilizar rasgos de hábitos alimenticios se prioriza las funciones directas que estas asociaciones ecológicas (alimentación) tengan dentro del ecosistema. Añadido a esto, analizar el grado de similitud ecológica en especies filogenéticamente cercanas (señal filogenética) es un apoyo a la comprensión de patrones que se ven protegidos a través de las estrategias de

conservación propuestas. Es por ello que el presente trabajo explora la dimensión de la diversidad funcional en un ensamblaje de murciélagos de Guatemala, adoptando un enfoque ecológico-evolutivo a través del uso de rasgos funcionales de hábitos alimenticios. El uso de dichos rasgos implica una orientación práctica en cuanto a la medición de la biodiversidad, así como de la comprensión de procesos asociados. Este trabajo ayuda a delimitar los grupos de especies funcionalmente importantes, considerando las relaciones ecológicas y evolutivas (filogenéticas) en el análisis. Estas consideraciones poseen una orientación novedosa que ayuda a resaltar la importancia de las funciones ecológicas de los murciélagos dentro los planes de conservación en áreas del SIGAP.

### 3. Antecedentes

#### 3.1. Diversidad Funcional

##### 3.1.1. *Diversidad biológica*

La diversidad biológica o biodiversidad es toda la variabilidad que existe entre los organismos vivos desde diferentes fuentes y a diferentes escalas, espaciales y temporales (Magurran, 2004, p.6; Moreno, 2001, p. 13), que se ve explicada a partir de procesos evolutivos y ecológicos que dan lugar a historias naturales complejas (Mayr, 1997; Hutchinson, 1959; Darwin, 1859). Dicha diversidad ha presentado crecientes amenazas generadas principalmente por causas antropogénicas, añadido a que se ha discutido constantemente sobre las formas de medirla, representando un reto en estudios de biología (Moreno *et al.*, 2017; Magurran y McGill, 2011; Purvis y Hector, 2000).

Algunas de las aproximaciones que se han seguido incluyen el estudio de la diversidad genética, el análisis de la riqueza de especies por sitio (listados de especies), el análisis de los ensamblajes de especies (grupos filogenéticamente relacionados que explotan recursos similares dentro de la comunidad), así como la comparación de ensamblajes de especies (agrupaciones taxonómicas dentro de la comunidad que reflejan alguna estructura y diferentes funciones en el ecosistema) (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca, 2016; Monge-Nájera, 2015; Moore, 2013, p. 648; Moreno, 2001, p. 13). Algunos ejemplos exploran escalas incluso mayores, como un acercamiento a la comunidad completa (conjunto de organismos de diferentes grupos taxonómicos y filogenéticos que desempeñan papeles ecológicos diferentes dentro del ecosistema), o bien que se delimitan entre ecosistemas o de manera biogeográfica (Moore, 2013, p. 648; Moreno, 2001, p. 13). Una de las maneras de medir la diversidad biológica que ha ganado auge en los últimos años es la diversidad funcional (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Moreno *et al.*, 2017; Violle *et al.*, 2007; Magurran, 2004, pp. 128-129).

### *3.1.2. Diversidad funcional en ecología*

La diversidad funcional es una dimensión de la biodiversidad que procura reconocer las funciones y desempeños que tienen las especies de diferentes ensamblajes en los ecosistemas, a través de incorporar al análisis características o rasgos que influyen en los procesos y funcionamiento de los ecosistemas (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Swenson, 2014, pp. 57-58; Moore, 2013, pp. 648-650; Violle *et al.*, 2007). Esta dimensión se diferencia de los medios tradicionales de medición de la biodiversidad en el sentido de que otorga papeles y funciones a los organismos dentro de un sistema complejo de interacciones, en lugar de únicamente comparar la estructura y composición de los ensamblajes de especies (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Moreno *et al.*, 2017; Magurran, 2004, pp. 128-129).

A pesar de su rápido desarrollo y creciente interés en la comunidad científica, no ha sido hasta hace pocos años que se han logrado definir las maneras de medir esta dimensión de la biodiversidad (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Petchey y Gaston, 2006). Esta medición se hace a través de la selección de rasgos ecológicamente importantes propios de los organismos. Estos rasgos presentan atributos que tienen efectos fisiológicos, conductuales, de historias de vida, demográficos, o directamente en sus funciones dentro de los ecosistemas en cuestión (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Violle *et al.*, 2007; Petchey y Gaston, 2006). La calidad de información (o rasgos) que se analicen debe poderse medir o cuantificar de acuerdo a la importancia relativa o atributos que tengan estos rasgos para el desempeño o función respecto a otros rasgos posibles. Esta medición debe satisfacer la capacidad explicativa y de predicción de la variación en los procesos a nivel ecosistémico (Violle *et al.*, 2007; Petchey y Gaston, 2006).

## **3.2. Nicho ecológico**

### *3.2.1. Contextualización del concepto de nicho ecológico*

El concepto de nicho ecológico es un tema central y válido en ecología (Pedruski, 2015, p. 2; Kearney, Simpson, Raubenheimer y Helmuth, 2010; Holt, 2009; Schoener, 2009), aunque no se ha manejado de manera unificada y se han presentado varios enfoques para

comprenderlo (Colwell y Rangel, 2009; Schoener, 2009; Polechová y Storch, 2008; Vázquez, 2005; Chase y Leibold, 2003). Los enfoques clásicos han sido orientados a los requerimientos que el ambiente confiere a las especies para que puedan ocurrir en cierto espacio (Grinnell, 1917), así como a los roles o funciones que las interacciones dentro de un espacio permiten a las especies (Elton, 1927).

El enfoque con mayor impacto y capacidad explicativa ha sido hacia las propiedades únicas de las especies dentro del ambiente y respecto a una comunidad. Este concepto se representa como un “hipervolumen” con  $n$ -dimensiones, delimitadas por cada una de las características propias del ambiente donde pueda desarrollarse la especie en estudio (Hutchinson, 1957). Estos han llevado a múltiples discusiones sobre cómo debería manejarse el concepto al incluir ciertos tipos de interacciones bióticas, bajo conceptos de ecología poblacional, que permitan la coexistencia de varias especies bajo el uso de recursos (Holt, 2009; Schoener, 2009; Polechová y Storch, 2008; Vázquez, 2005; Chase y Leibold, 2003; MacArthur y Levins, 1967).

### *3.2.2. Conceptualización del nicho ecológico*

En este trabajo se considerará al nicho ecológico como aquellas propiedades (o rasgos) e interacciones de cada especie que involucran una función o papel en el espacio geográfico donde ocurre la especie, y que permiten el desarrollo de la misma. Estas características estarán asociadas a la historia natural y los diferentes procesos que tengan como consecuencia la evolución de la especie, por lo que “evolucionan” junto con la especie misma (Wiens *et al.*, 2010; Holt, 2009; Hutchinson, 1957).

### *3.2.3. Sobre rasgos del nicho ecológico y sus funciones*

Al considerar el nicho ecológico se pueden proponer las características que se cuantificarán dentro del mismo. Los rasgos dentro del nicho ecológico son todas las propiedades de los organismos que se relacionan de forma directa o indirecta con su desarrollo y adecuación dentro del espacio (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Swenson, 2014; Kearney *et al.*, 2010; Violle *et al.*, 2007), las cuales pueden tener efectos en la estructura y funcionamiento del

ecosistema, cumpliendo una función específica (“rasgos funcionales”). Por lo general, se relacionan con aspectos fisiológicos, morfológicos, anatómicos, conductuales u otros, los cuales responden a la obtención de recursos, dispersión, reproducción y otras interacciones (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; McGill *et al.*, 2006; Weiher *et al.*, 2011). En este trabajo se usaron los hábitos alimenticios de las especies como rasgos funcionales, describiendo una relación directa de sus funciones dentro del ecosistema (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017).

### 3.3. Señal filogenética y conservadurismo de nicho ecológico

#### 3.3.1. *Un nicho ecológico que evoluciona*

Durante las últimas dos décadas se han discutido novedosos enfoques y maneras de comprender cómo el nicho ecológico se relaciona con la historia natural y evolutiva de los organismos, esto debido a la creciente cantidad de información filogenética, capacidad computacional y otras herramientas tecnológicas (Crisp y Cook, 2012; Wiens *et al.*, 2010; Cavender-Bares, Kozak, Fine y Kembel, 2009; Colwell y Rangel, 2009; Holt, 2009; Losos, 2008; Wiens, 2008; Blomberg y Garland, 2002). Estos enfoques responden a la propuesta de que los procesos evolutivos, para cada especie de organismo, relacionan también al nicho ecológico, el cual puede ir cambiando junto con los organismos (fisiología, interacciones, espacios ocupados) o bien mantenerse en especies cercanamente relacionadas filogenéticamente (Losos, 2008; Polechová y Storch, 2008; Chase y Leibold, 2003). Estos enfoques se abordan desde el uso de los conceptos de conservadurismo de nicho ecológico y señal filogenética, siendo herramientas que facilitan evaluar el efecto evolutivo en el nicho ecológico.

#### 3.3.2. *Conservadurismo de nicho ecológico*

El conservadurismo de nicho ecológico o conservadurismo filogenético de nicho es la tendencia que existe dentro de los linajes a retener o mantener características o rasgos ecológicos de sus linajes ancestrales a lo largo del tiempo (Pyron, Costa, Patten y Burbrink, 2015; Wiens *et al.*, 2010). Esta característica permite comprender el por qué algunas especies cercanamente relacionadas en su filogenia presentan rasgos similares, como

pueden ser algunas interacciones o áreas de distribución. Al considerar este concepto, se puede entender que la variación o similitud ecológica entre los linajes puede ser explicada por la historia evolutiva.

### *3.3.3. Señal filogenética*

La señal filogenética es una herramienta estadística considerada para evaluar el efecto mencionado anteriormente. Esta evalúa la dependencia de los valores de rasgos ecológicos entre especies debido a sus relaciones filogenéticas, indicando si existe algún patrón reconocible (Swenson, 2014, p. 148; Revell, Harmon y Collar, 2008; Blomberg y Garland, 2002). Bajo estas consideraciones, en este trabajo se considerará a la señal filogenética como la capacidad de predecir la similitud ecológica de las especies a partir de su filogenia, utilizando hábitos alimenticios como rasgos ecológicos.

## **3.4. Murciélagos en la costa sur de Guatemala**

### *3.4.1. Los murciélagos (Mammalia: Chiroptera)*

Los murciélagos conforman un grupo natural de mamíferos, clasificado a nivel de orden bajo el nombre de Chiroptera (Vertebrata: Mammalia). Estos animales poseen como principal adaptación la capacidad de volar, lo cual es conseguido a través de alas anatómicamente análogas a una mano humana; sus alas son dedos muy alargados, con membranas interdigitales. En los murciélagos se reconocen dietas muy variadas que abarcan la herbivoría (frutos, polen, néctar, hojas), animalivoría (insectos, arácnidos, vertebrados) o algunas especializadas como la hematofagia (consumo de sangre). Esta radiación hace que sean reconocidos como un grupo muy diverso (Simmons, 2005; Ferrarezzi y Gimenez, 1996).

En el Neotrópico se distribuye únicamente uno de los dos subórdenes, Microchiroptera (Simmons, 2005), el cual comprende a los murciélagos de menor talla que Megachiroptera, siendo estos últimos de distribución restringida al Viejo Mundo. Este grupo de organismos representa más de 1000 especies alrededor del mundo (Simmons, 2005; Kunz y Lumsden,

2003). En Guatemala se reportan 8 de las 17 Familias de Microchiroptera (Emballonuridae, Mormoopidae, Noctilionidae, Natalidae, Vespertilionidae, Molossidae, Phyllostomidae y Thyropteridae), con un recuento de 100 especies en todo el país (Kraker-Castañeda *et al.*, 2016; McCarthy y Pérez, 2006), aunque esta lista podría extenderse con nuevos registros (Pérez-Consuegra, com.pers.). Es reconocido que la Familia con mayor número de especies para el país (Phyllostomidae), además de ser muy diversa taxonómica y filogenéticamente, posee una alta diversidad ecológica (Monteiro y Nogueira, 2011; Rojas, Vale, Ferrero y Navarro, 2011; Datzmann, von Helversen y Mayer, 2010; Cruz-Neto, Garland y Abe, 2001), lo cual podría representar inconsistencias en cuanto a la retención de rasgos ecológicos que indiquen alguna señal filogenética dentro de los ensamblajes del país.

#### 3.4.2. Estudios de murciélagos en la vertiente del Pacífico (costa sur) de Guatemala

Los murciélagos han sido estudiados en diferentes aspectos en áreas de la costa sur de Guatemala desde hace más de 30 años. Los más antiguos de ellos (Dickerman, Koopman y Seymour, 1981; Seymour y Dickerman, 1982), bajo el enfoque de conocer la diversidad de especies en el área, brindan los primeros reportes de especies, comparando con lo reportado a la fecha en otras áreas del país de manera descriptiva. Estos reportes abarcan el área costera de los departamentos de Santa Rosa y Jutiapa, haciendo énfasis en sitios cercanos a La Avellana, Monterrico y Las Quechas (en el municipio de Taxisco). Asimismo, se han brindado reportes y observaciones en las especies, particularmente el caso de anomalía cutánea en el murciélago *Uroderma bilobatum* en Taxisco, Santa Rosa (Kraker-Castañeda, Lorenzo y Leiva-González, 2013). El más reciente estudio en analizar a las poblaciones de murciélagos en la costa sur del Pacífico de Guatemala, realizado por Briones Carrillo (2014), asocia el ambiente de manglar para conocer la genética de poblaciones de *Artibeus jamaicensis* en Tecojate (Escuintla) y Monterrico (Santa Rosa).

Algunos estudios adicionales en el área han procurado responder preguntas complejas que no involucran a los murciélagos como medida principal de la diversidad. Entre ellos están los análisis de filogenias, historia evolutiva y fisiología de bacterias de microbiomas dentro

del tracto digestivo de murciélagos (Phillips, *et al.*, 2012), así como la incidencia de parásitos oportunistas del género *Bartonella* en murciélagos (Bai *et al.*, 2011). Además, se han analizado nuevos linajes de influenza A hospedados por murciélagos (Tong *et al.*, 2012) y la incidencia de rabia de origen natural en distintas especies de murciélagos (Ellison, *et al.*, 2014).

A pesar de los esfuerzos realizados, los estudios de biodiversidad relacionados a murciélagos están incompletos para muchas áreas de Guatemala, incluyéndose el Área de Usos Múltiples Hawaii (AUMH). Actualmente, únicamente se han realizado inventarios describiendo la riqueza de especies, sin explorar otros aspectos de los ensamblajes de murciélagos (Fuentes Montejo, en prep.; Programa para la Conservación de Murciélagos de Guatemala, 2014). Esto deja con un vacío en la información que se puede obtener al analizar los grupos de murciélagos, destacando así su importancia dentro de los ecosistemas.

### 3.5. El Área de Usos Múltiples Hawaii – AUMH

#### 3.5.1. Ubicación geográfica y contextualización ambiental

El AUMH está ubicada en el departamento de Santa Rosa, al sur de Guatemala (ver Anexo 1) y tiene una extensión territorial de 2 955 (km<sup>2</sup>). Las condiciones climáticas que caracterizan al área incluyen temperaturas promedio que oscilan entre los 24-30 °C, con escaso régimen de lluvias (Muccio *et al.*, 2011). Según el sistema de zonas de vida de Holdridge se encuentra bajo las clasificaciones de Bosque Húmedo Tropical (bh-T) y Bosque Seco Tropical (bs-T) (Pérez Irungaray, Gándara Cabrera, Rosito Monzón, Maas Ibarra y Gálvez Ruano, 2016) y pueden encontrarse ecosistemas de humedales marino-costeros como manglares, aguas marinas someras, playas de arena, pantanos y esteros (Consejo Nacional de Áreas Protegidas - CONAP, 2005).

El departamento de Santa Rosa, donde se ubica el AUMH, es uno de los cuales mantiene mayor proporción de bosque manglar en Guatemala, con hasta 4 900 hectáreas de las 17 600 que existen en la costa del Pacífico guatemalteco (Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales – MARN, 2013; Hernández *et al.*, 2012), representando casi una tercera parte de

dicho total. A pesar de que este espacio geográfico se mantiene como un remanente grande de manglar, existen varias amenazas que afectan tanto de forma directa como indirecta, entre las cuales se pueden mencionar la sobre-extracción de mangle, el incremento de contaminación y mal manejo de desechos sólidos, además de la constante expansión de la industria de caña de azúcar y otros usos extensivos del tipo agrícola y ganadero (CONAP, 2005; Muccio *et al.*, 2011).

### *3.5.2. El AUMH como parte del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas*

El AUMH se clasifica dentro de la categoría III dentro del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas, bajo una coadministración coordinada por el Consejo Nacional de Áreas Protegidas – CONAP – en la región Suroriente (CONAP, 2018). Dicha área protegida considera las interacciones humanas y los usos que diferentes personas tengan respecto a los recursos del área como parte de la planificación de manejo. Dichas características hacen del AUMH un espacio complejo para su conservación y manejo, que contrasta con la planificación y las medidas procuren involucrar la mayoría de actores.

El AUMH está incluida dentro de un complejo continuo de áreas con importancia para la conservación de ecosistemas costeros, siendo el área con mayor extensión dentro de dicho continuo. Esta posee características de humedales marino-costeros que pueden incluirse dentro de políticas de conservación, como la convención Ramsar debido a su diversidad de ecosistemas con gran importancia (CONAP, 2005). Actualmente, aún no se ha incluido en dicha convención para su protección, pero se hacen esfuerzos para incluir las fichas de inscripción y declararla oficialmente a través de estrategias y proyectos de gran escala, cuyos fines buscan conservar dichas áreas marino-costeras en el Pacífico de Guatemala (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo en Guatemala – PNUD, 2017).

#### 4. Justificación

El estudio de la diversidad biológica puede abordarse con diferentes enfoques, procurando analizar distintas escalas y dimensiones de la diversidad misma (Moreno, 2001, p. 13). Los enfoques usualmente utilizados son evaluaciones de autoecología a través del análisis de diversidad taxonómica, bajo los niveles alfa, beta y con menor frecuencia, gama (Moore, 2013, pp. 648-650; Moreno, 2001, p. 13). Los estudios de diversidad en Guatemala se han restringido a aspectos de análisis en la diversidad taxonómica, en específico con el análisis de la riqueza de especies y cómo se ve afectada ante gradientes de perturbación, particularmente con vertebrados (Cajas-Castillo *et al.*, 2015; Kraker-Castañeda y Pérez-Consuegra, 2011; Schulze *et al.*, 2000). Explorar y analizar la dimensión de la diversidad funcional es necesario, considerando los escasos aportes que se han hecho dentro de Guatemala al respecto. Asimismo, evaluar la señal filogenética en los rasgos funcionales no sólo es un aporte novedoso, sino complementario a la formación de conocimiento en estudios de diversidad biológica. Dado que al evaluar la diversidad funcional y la señal filogenética se podrían representar de mejor manera algunas relaciones ecológico-evolutivas (Pelletier *et al.*, 2009), esto también involucra un importante aporte a la conservación de procesos evolutivos, tras identificar rasgos importantes de los organismos para el ecosistema.

Los murciélagos son reconocidos como un grupo ecológicamente importante por brindar servicios ecosistémicos tanto a la biodiversidad natural como a la sociedad humana a través de la reducción de plagas, dispersión de semillas y polinización vegetal, entre otros (Russo, Bosso y Ancillotto, 2018; Díaz *et al.*, 2013; Kunz *et al.*, 2011; Polania *et al.*, 2011, pp. 5-7; Díaz *et al.*, 2007). A pesar de su importancia a nivel ecosistémico, los estudios en Guatemala con estos organismos se han restringido a hacer listados de especies y se han abordado los papeles ecológicos de los mismos de manera escasa, siguiendo un patrón mundial de poca exploración de esta dimensión de la biodiversidad con vertebrados, en especial con grupos

como mamíferos (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017). Estos estudios únicamente comparan la diversidad taxonómica o los papeles ecológicos de algunas pocas especies dentro de las comunidades y no recalcan las funciones de las diferentes especies dentro de los ecosistemas.

En general, se desconocen empíricamente los hábitos alimenticios en la mayoría de ensamblajes de murciélagos de Guatemala, en especial en el área al sur del país, sobre la vertiente del Pacífico. Estos rasgos son importantes ya que afectan a procesos ecológicos y tróficos dentro del ensamble de especies. Es reconocido que los murciélagos juegan varios papeles ecológicos y poseen diversos hábitos alimenticios (Monteiro y Nogueira, 2011; Simmons, 2005; Cruz-Neto *et al.*, 2001; Ferrarezzi y Gimenez, 1996), por lo que esta diversidad podría generar patrones inconsistentes con su filogenia (Rojas *et al.*, 2011; Datzmann *et al.*, 2010; Cruz-Neto *et al.*, 2001). Por ello, encontrar agrupaciones definidas de papeles ecológicos en grupos monofiléticos apoyaría la idea de que existe un conservadurismo de nicho ecológico en los rasgos funcionales de hábitos alimenticios, validado por la señal filogenética que pueda encontrarse (Pyron, Costa, Patten y Burbrink, 2015; Wiens *et al.*, 2010).

El AUMH es un área protegida relativamente nueva dentro del SIGAP, la cual se caracteriza por mantener gran proporción del segundo remanente de mayor tamaño de mangle en Guatemala en el cual ocurren múltiples procesos ecológicos y evolutivos particulares por sus características geográficas, ambientales e históricas (Muccio *et al.*, 2011). Aportar una aproximación al conocimiento de las funciones ecológicas que tienen los murciélagos en ambientes naturales con cierto grado de protección, como un área protegida del SIGAP, es de suma importancia. Este estudio permitirá delimitar los grupos de especies funcionalmente importantes para el área, aportando un enfoque ecológico-evolutivo en el análisis.

## 5. Objetivos

### 5.1. General

Analizar la diversidad funcional de los murciélagos dentro del Área de Usos Múltiples Hawaii a través de sus hábitos alimenticios.

### 5.2. Específicos

- Describir los rasgos de hábitos alimenticios de los murciélagos del Área de Usos Múltiples Hawaii, como indicadores de la diversidad funcional del ensamblaje de murciélagos.
- Analizar la distribución de los rasgos funcionales de hábitos alimenticios en el ensamblaje de murciélagos.
- Evaluar si existe señal filogenética en los rasgos funcionales de hábitos alimenticios del ensamblaje de murciélagos del Área de Usos Múltiples Hawaii.

## 6. Hipótesis

Existe señal filogenética en los rasgos funcionales de hábitos alimenticios de los murciélagos del Área de Usos Múltiples Hawaii.

## 7. Materiales y métodos

### 7.1. Universo

#### 7.1.1 *Población*

Ensamblaje de murciélagos del Área de Usos Múltiples Hawaii, Chiquimulilla, Santa Rosa, Guatemala.

#### 7.1.2 *Muestra u observaciones*

Murciélagos capturados y sus excretas colectadas durante cada evento de muestreo.

### 7.2. Materiales y equipo

#### 7.2.1. *Materiales de campo y laboratorio*

- Redes de niebla
- Tubos de aluminio
- Lazo
- Bolsas de tela
- Guantes de cuero
- Guantes de látex
- Pinzas quirúrgicas
- Balanza Pesola (10 g, 60 g y 100 g)
- Vernier Pretul de hasta 120 mm (0.4mm de precisión)
- Boletas para registro de datos (ver Anexo 2)
- Libreta de campo
- Marcador rapidógrafo
- Marcador indeleble
- Papel mantequilla
- Linterna de cabeza
- Linterna de mano
- Baterías AAA
- Hojas milimetradas
- Cajas de Petri
- Agujas de disección
- Alcohol etílico al 70%

#### 7.2.2. *Equipo de apoyo y análisis*

- Computadora Toshiba – Satellite S55
- Cámara fotográfica Nikon D70
- Clave “Identificación de los murciélagos de México: Clave de campo” (Medellín, Arita y Sánchez, 2007)

- Guía “A field guide to the mammals of Central America & Southeast Mexico” (Reid, 2009)
- Microscopio estereoscópico Wild Heerbrugg M3Z

### 7.3. Obtención de datos

#### 7.3.1. *Evento de captura*

Serie de tres noches de muestreo (repeticiones en diferentes sitios de captura) para la disposición de redes de niebla en horarios comprendidos entre atardecer y media noche.

#### 7.3.2. *Rasgos funcionales*

Para este trabajo se consideraron cuatro (4) rasgos funcionales de hábitos alimenticios para el análisis de la diversidad funcional, según los ítems presentes en las excretas de murciélagos: frugivoría (semillas), herbivoría no frugívora (estructuras florales, fibras vegetales), insectivoría (tarsos o porciones corporales de insectos), y piscivoría (huesos o escamas de peces). Para evaluar la presencia de señal filogenética se consideraron dos (2) rasgos funcionales de hábitos alimenticios: animalivoría (segmentos, fragmentos o estructuras de origen animal) y herbivoría (estructuras vegetales, incluyendo estructuras florales y semillas). Los análisis de distribución de rasgos se hicieron tanto con cuatro, como con dos rasgos, además de analizar en detalle la distribución de animalivoría y herbivoría. El análisis de la animalivoría se hizo bajo dos criterios, donde (1) la insectivoría y piscivoría eran consideradas por separado y luego sumadas (escala de valores con mayor rango), o bien donde (2) tanto insectivoría como piscivoría se consideraban iguales dentro del consumo de animales (escala de valores con menor rango).

#### 7.3.3. *Obtención de datos en campo*

Para analizar la diversidad funcional se describieron los hábitos alimenticios del ensamblaje de murciélagos dentro del Área de Usos Múltiples Hawaii. Se obtuvieron datos a partir de 5 eventos de muestreo de campo realizados entre febrero y mayo de 2017, realizando repeticiones en tres diferentes sitios dentro del AUMH (Anexo 1). Cada sitio representó

características diferentes, clasificándose según la mayor actividad o cobertura asociada de la siguiente manera: Mangle (Sitio 1), Urbano/Doméstico (Sitio 2) y Extensivo (Sitio 3). Se utilizaron dos redes de niebla de 6 m y una de 9 m de longitud, todas de 2.5 m de alto y 38 mm de apertura de malla (3 redes, 52.5 m<sup>2</sup> de red en total). Las redes estuvieron extendidas sobre tubos de aluminio sujetos con lazos para mantener la misma posición durante el tiempo de muestro. El tiempo de apertura de redes fue durante un período mínimo de 3 horas por noche, comprendidas entre la puesta del sol (ca. de las 18:00 horas) y la media noche (0:00 horas), revisando las redes cada 30 minutos para verificar si algún individuo habría sido capturado.

Para la manipulación de los murciélagos se procuró seguir recomendaciones y normativas internacionales, en especial las propuestas por la Sociedad Americana de Mastozoólogos (Sikes y Animal Care and Use Comitee of the American Society of Mammalogists, 2016; Sikes, Gannon y Animal Care and Use Comitee of the American Society of Mammalogists; 2011), buscando reducir riesgos para los investigadores y los murciélagos. Se usaron guantes de cuero y linternas de cabeza, retirándolos de las redes para después colocarlos en bolsas de tela por hasta 2 horas, esto con el fin de garantizar la recolección de la mayor cantidad posible de excretas de los individuos. Posterior a dicho período de tiempo se identificaron taxonómicamente a los individuos y se colectaron muestras de excretas, obtenidas de cada individuo durante la manipulación e identificadas de cuál especie provenían. Estas fueron depositadas en sobres de papel mantequilla, etiquetados debidamente con marcador indeleble, indicando la especie, sitio de obtención y fecha. Dicha manipulación se realizó de manera cautelosa, utilizando guantes de cuero como barrera protectora, añadido a que como método de prevención de una posible transmisión de enfermedades bacterianas o virales entre murciélagos e investigadores, se usaron guantes de látex descartables, desechando cada guante entre individuos.

Para la apropiada identificación taxonómica de los individuos, se utilizaron guías de campo y claves dicotómicas (Reid, 2009; Medellín *et al.*, 2007). Se registraron parámetros

diagnósticos como longitud de antebrazo (mm), coloración de pelaje, morfología corporal externa y peso (g). De igual forma, se obtuvo información demográfica como sexo, estado reproductivo, edad relativa y hora de captura. Cada individuo se identificó a nivel de especie, para su posterior liberación. Para corroborar la identificación taxonómica, un espécimen por especie fue colectado y depositado en la sección de mamíferos de la colección de vertebrados de la Escuela de Biología (USAC). El mismo procedimiento se siguió con los individuos que no sobreviviesen al período de muestreo por alto estrés inherente a la técnica de captura utilizada (Sikes *et al.*, 2016; Finnemore y Richardson, 2004). Toda la información de campo se registró en la libreta de campo y las boletas de registro de datos (ver Anexo 2), las cuales fueron apropiadamente digitalizadas de manera posterior.

#### *7.3.4. Análisis en laboratorio*

Las muestras de excretas permitieron conocer los hábitos alimenticios de cada especie y así reconocer la diversidad funcional. Para distinguir los rasgos de hábitos alimenticios, las muestras de excretas fueron analizadas en el laboratorio (Anexos 3 y 4). Con el uso de microscopio estereoscópico se reconocieron los restos de los cuatro rasgos a evaluar: frugivoría (semillas o restos de las mismas), herbivoría no frugívora (estructuras florales, fibras vegetales), insectivoría (fragmentos, porciones o tarsos de insectos) y piscivoría (huesos o escamas de peces). Se utilizó papel milimetrado para mantener una referencia del tamaño de los restos encontrados. En la descripción de los hábitos alimenticios, se cuantificó el número de excretas en las que se tuvo evidencia de cada rasgo, definiendo una proporción para cada hábito alimenticio por especie. Esta información se recopiló en una matriz de datos especies X rasgos, identificando cuáles rasgos aparecen en las diferentes especies.

#### *7.3.5. Obtención de filogenias*

Para analizar la relación entre las filogenias y los hábitos alimenticios de los murciélagos se obtuvieron datos moleculares disponibles en línea a través del GeneBank (National Center for Biotechnology Information, 2017), descargando secuencias de genes disponibles para

cada especie encontrada en el ensamble (Anexo 5). Se utilizaron secuencias provenientes de individuos geográficamente cercanos (teniendo preferencia a muestras provenientes de Guatemala), además de una especie de Megachiroptera (*Pteropus aldabrensis*) como grupo externo. Las secuencias fueron alineadas en un primer paso en MEGA6 (Tamura, Stecher, Peterson, Filipski y Kumar, 2013), seguido de un alineamiento a mano utilizando BioEdit (Hall, 1999). A partir de estos datos se generó un árbol filogenético describiendo las relaciones entre las especies del área (Anexo 6), por medio de inferencia bayesiana utilizando MrBayes (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Al generar el árbol se convirtió a un formato NEWICK (.nwk) para su apropiada utilización en los análisis.

#### 7.4. Análisis estadístico

Se realizaron análisis estadísticos en la plataforma abierta R (R Core Team, 2016), utilizando el paquete “*FD*” (Laliberté, Legendre y Shipley, 2014; Laliberté y Legendre, 2010) para calcular índices de diversidad funcional a partir de los valores de rasgos funcionales, encontrados a partir de las excretas de murciélagos. Dentro de los índices que fueron calculados se incluyen la Equidad Funcional (FEve), la Dispersión Funcional (FDis), Entropía Funcional (Q de Rao), así como la Media Ponderada de la Comunidad (CWM) y la identificación de especies funcionalmente únicas en el ensamblaje (Pla, Casanoves y Di Rienzo, 2012; Pla, Casanoves y Di Rienzo, 2011). De la misma manera, se utilizaron los paquetes “*ape*” (Paradis, Claude y Strimmer, 2004), “*phylobase*” (Hackathon *et al.*, 2017), “*phylosignal*” (Keck, Rimet, Bouchez y Franc, 2016), y “*phytools*” (Revell, 2012), para analizar la distribución de los rasgos en la filogenia de las especies, posterior al análisis de distribución a nivel taxonómico. Finalmente, se estimaron índices (K y K\* de Blomberg, I de Moran, C de Abouheif y  $\lambda$  de Pagel) para determinar en qué grado puede la similitud filogenética predecir a los rasgos funcionales en las especies, y así evaluar la presencia de señal filogenética, estimando los índices K de Blomberg o  $\lambda$  de Pagel (Keck *et al.*, 2016; Swenson, 2014, pp. 154-162).

## 8. Resultados

Se registró un total de 259 individuos, repartidos en 16 especies de tres Familias (Cuadro 1; ver Anexos 7, 8 y 9) siendo Phyllostomidae la más abundante (95.37% de capturas), seguido de Vespertilionidae (2.7%) y Noctilionidae (1.93%). Las especies con mayor cantidad de capturas fueron *Artibeus jamaicensis*, *Glossophaga soricina* y *Uroderma davisii*. Las especies raras (registradas una vez – “singletones”) fueron *Carollia subrufa*, *Eptesicus furinalis*, *Macrophyllum macrophyllum* y *Phyllostomus discolor*, junto con *Noctilio leporinus* (registrada dos veces – “doubletone”).

**Cuadro 1.** Especies registradas dentro del AUMH, indicando su abundancia por sitio, abundancia relativa y proporción de capturas.

No.	Familia	Subfamilia	Especie	S1	S2	S3	Total	AR	%
				1125*	1125*	1192.5*	3442.5*		
1	V	Eptesicini	<i>Eptesicus furinalis</i>	0	0	1	1	0.0003	0.39
2		Myotinae	<i>Myotis nigricans</i>	0	1	2	3	0.0009	1.16
3		Nycticeiini	<i>Rhogessa bickhami</i>	1	1	1	3	0.0009	1.16
4	N		<i>Noctilio albiventris</i>	0	2	1	3	0.0009	1.16
5			<i>Noctilio leporinus</i>	0	2	0	2	0.0006	0.77
6	P	Carollinae	<i>Carollia subrufa</i>	1	0	0	1	0.0003	0.39
7		Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	5	0	0	5	0.0015	1.93
8		Glossophaginae	<i>Glossophaga soricina</i>	22	29	2	53	<b>0.0154</b>	<b>20.46</b>
9		Phyllostominae	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	1	0	0	1	0.0003	0.39
10			<i>Phyllostomus discolor</i>	0	0	1	1	0.0003	0.39
11			<i>Artibeus jamaicensis</i>	19	50	45	114	<b>0.0331</b>	<b>44.02</b>
12			<i>Artibeus lituratus</i>	4	4	8	16	0.0046	6.18
13		Stenodermatinae	<i>Artibeus phaeotis</i>	0	0	3	3	0.0009	1.16
14			<i>Chiroderma salvini</i>	1	0	4	5	0.0015	1.93
15			<i>Sturnira parvidens</i>	1	0	2	3	0.0009	1.16
16			<i>Uroderma davisii</i>	1	3	41	45	<b>0.0131</b>	<b>17.37</b>
SUMATORIA				56	92	111	259	0.22463	100

S = Sitio; \* = esfuerzo de muestreo (horas\*m<sup>2</sup> de red); V = Vespertilionidae; N = Noctilionidae; P = Phyllostomidae; AR = Abundancia Relativa respecto al esfuerzo de muestreo; % = proporción de individuos capturados respecto al total.

Se recolectó un total de 54 excretas provenientes de 14 especies (Cuadro 2). Las especies con mayor excretas recolectadas fueron *A. jamaicensis*, *G. soricina* y *U. davisii*, mientras que no se recolectó ninguna excreta de *Desmodus rotundus*, ni de *Chiroderma salvini*. Tras analizar las excretas, se encontró que la Familia Vespertilionidae únicamente presentaba el

hábito de insectivoría, Nocilionidae fue la única en presentar hábitos de piscivoría (únicamente *N. leporinus*), a la vez que presentó insectivoría y frugivoría, y Phyllostomidae presentó hábitos de insectivoría, herbivoría no frugívora y frugivoría. Las especies con mayor repartición de hábitos alimenticios fueron *G. soricina* y *N. leporinus*, seguido de *A. jamaicensis*.

**Cuadro 2.** Especies registradas dentro del AUMH, indicando la cantidad de excretas recolectadas y la proporción de hábito alimenticio registrado en las excretas por especie.

No.	Familia	Subfamilia	Especie	#	AR	Ex	INS	PIS	NFR	FRU
1	V	Eptesicini	<i>Eptesicus furinalis</i>	1	0.0008	1	<b>1.000</b>	0.000	0.000	0.000
2		Myotinae	<i>Myotis nigricans</i>	3	0.0026	1	<b>1.000</b>	0.000	0.000	0.000
3		Nycticeiini	<i>Rhogessa bickhami</i>	3	0.0026	2	<b>1.000</b>	0.000	0.000	0.000
4	N		<i>Noctilio albiventris</i>	3	0.0026	3	<b>1.000</b>	0.000	0.000	0.000
5			<i>Noctilio leporinus</i>	2	0.0018	2	<b>1.000</b>	<b>1.000</b>	0.000	<b>0.500</b>
6	P	Caroliinae	<i>Carollia subrufa</i>	1	0.0009	1	0.000	0.000	0.000	<b>1.000</b>
7		Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	5	0.0044	0	NA	NA	NA	NA
8		Glossophaginae	<i>Glossophaga soricina</i>	53	0.0470	13	<b>0.538</b>	0.000	<b>0.538</b>	<b>0.154</b>
9		Phyllostominae	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	1	0.0009	1	<b>1.000</b>	0.000	0.000	0.000
10			<i>Phyllostomus discolor</i>	1	0.0008	1	0.000	0.000	<b>1.000</b>	0.000
11			<i>Artibeus jamaicensis</i>	114	0.0991	14	<b>0.071</b>	0.000	0.000	<b>0.929</b>
12			<i>Artibeus lituratus</i>	16	0.0138	3	0.000	0.000	0.000	<b>1.000</b>
13		Stenodermatinae	<i>Artibeus phaeotis</i>	3	0.0025	1	0.000	0.000	0.000	<b>1.000</b>
14			<i>Chiroderma salvini</i>	5	0.0042	0	NA	NA	NA	NA
15			<i>Sturnira parvidens</i>	3	0.0026	1	0.000	0.000	<b>1.000</b>	0.000
16			<i>Uroderma davisii</i>	45	0.0379	13	0.000	0.000	0.000	<b>1.000</b>

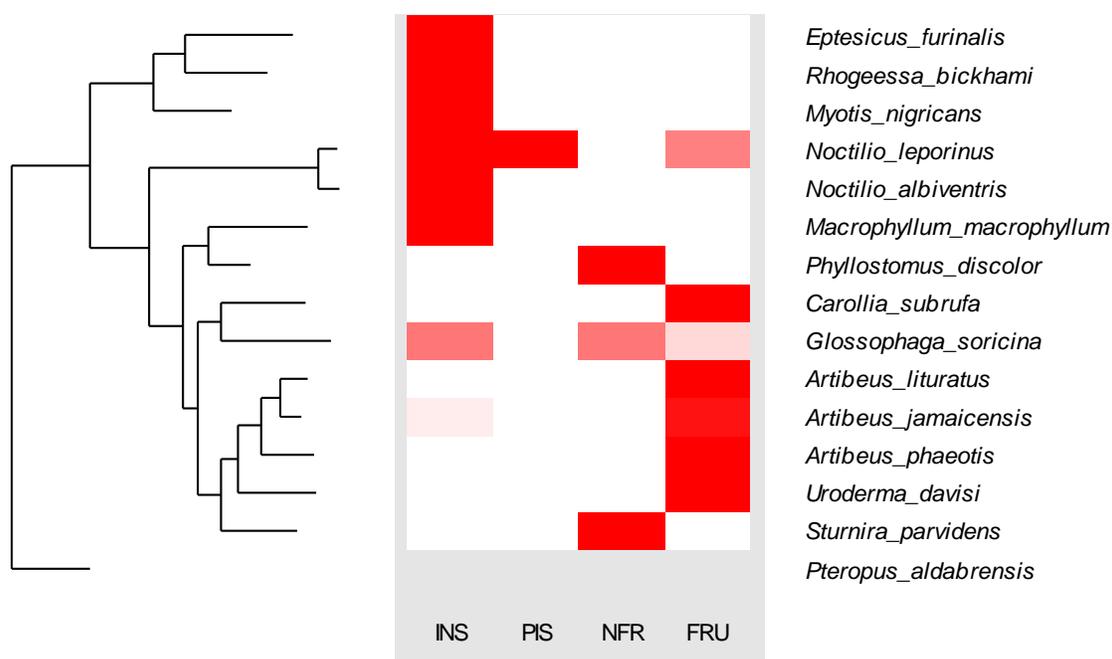
# = Número de individuos observados por especie; AR = Abundancia relativa de la especie; Ex = Número de excretas obtenidas para la especie; V = Vespertilionidae; N = Noctilionidae; P= Phyllostomidae; INS= Insectivoría; PIS= Piscivoría; NFR = Herbivoría no frugívora; FRU= Frugivoría.

Los índices de diversidad funcional muestran que cada sitio de muestreo aporta características diferentes al total de la diversidad evaluada (Cuadro 3). Dentro del total se observan 6 especies funcionalmente únicas (42% del total analizado), mientras que existe baja equidad (FEve) y tanto la entropía funcional (RaoQ), como la dispersión funcional (FDis) indican una repartición de papeles marcada. El hábito que muestra mayor importancia en la diversidad funcional a través de la media ponderada de la comunidad (CWM) fue la frugivoría, seguido de la insectivoría. El hábito con menor aporte fue la piscivoría, por detrás de la herbivoría no frugívora.

**Cuadro 3.** Índices de diversidad funcional para el ensamblaje de murciélagos del AUMH con base en cuatro rasgos de hábitos alimenticios.

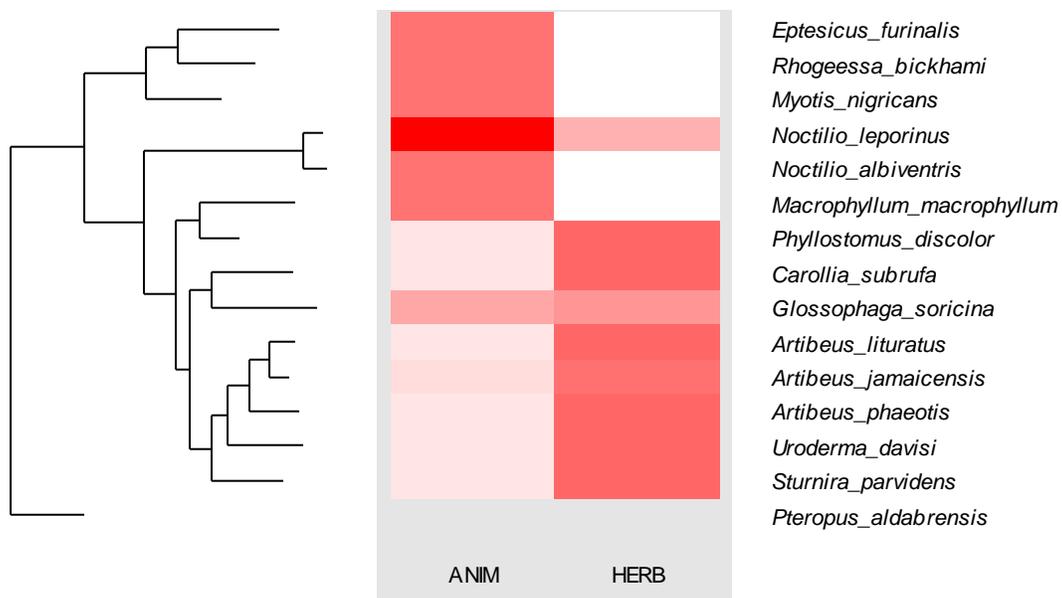
Sitio	1	2	3	Total
<i>ÍNDICES A NIVEL ENSAMBLAJE</i>				
<b>S</b>	8	8	11	14
<b>Sing.sp</b>	5	5	5	6
<b>FEve</b>	0.38248552	0.10160704	0.16846398	0.06317782
<b>FDis</b>	1.2593909	1.2090999	0.4737309	1.0423045
<b>RaoQ</b>	1.6342483	1.7597561	0.7564022	1.4869597
Sitio	1	2	3	Total
<i>IMPORTANCIA DE RASGOS EN DIVERSIDAD (CWM)</i>				
<b>INS</b>	0.30406593	0.27376971	0.08683373	0.19952337
<b>PIS</b>	0	0.016304348	0	0.006024096
<b>HER</b>	0.25692308	0.16973244	0.03810208	0.13067655
<b>FRU</b>	0.5405495	0.6346751	0.8793776	0.7209277

S = Riqueza o número de especies; Sing.sp = Especies funcionalmente únicas en el ensamblaje; FEve = Equidad Funcional; FDis = Dispersión Funcional; RaoQ = Q o Entropía de Rao; CWM = Media ponderada de la comunidad; INS = Insectivoría; PIS = Piscivoría; HER = Herbivoría no frugívora; FRU = Frugivoría.



**Figura 1.** Distribución de cuatro rasgos alimenticios a lo largo de la filogenia de las especies de murciélagos presentes en el AUMH de los cuales se pudieron coleccionar excretas. Los colores más fuertes indican mayor asociación del rasgo con la especie, los colores más débiles representan baja asociación. INS = Insectivoría; PIS = Piscivoría; NFR = Herbivoría no frugívora; FRU = Frugivoría.

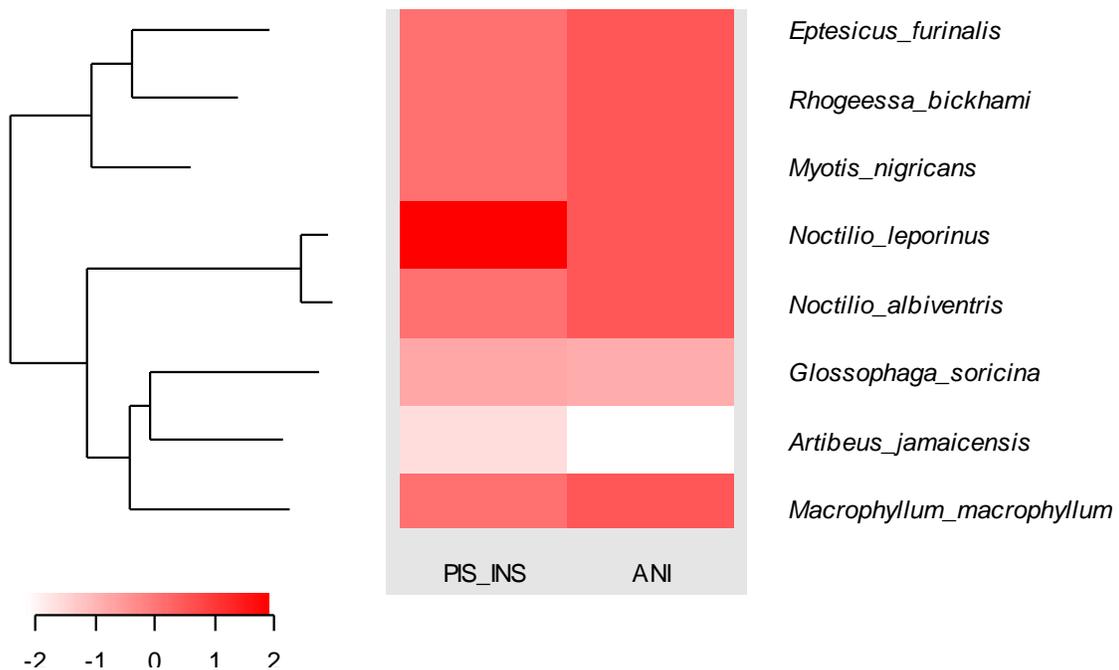
La distribución de los rasgos funcionales del ensamblaje a nivel filogenético presentó un patrón similar al taxonómico. La Figura 1 muestra el grado de asociación de los rasgos respecto a los representantes dentro de la filogenia, con colores más oscuros ante mayores valores de asociación y más claros ante menor asociación, hasta ausencia del rasgo (en blanco). La insectivoría fue predominante en grupos filogenéticamente más basales, mientras que la frugivoría y herbivoría no frugívora fueron hábitos presentados principalmente en grupos más novedosos. La piscivoría se resaltó por la alta especialización al estar presente en una única rama terminal, sin embargo no se presentó en un grupo monofilético completo. La frugivoría presentó una distribución restringida a un grupo dentro de la Subfamilia Stenodermatinae, incluyendo además a *Carollia subrufa* así como a *N. leporinus*.



**Figura 2.** Distribución de dos rasgos alimenticios a lo largo de la filogenia de las especies de murciélagos presentes en el AUMH de los cuales se pudieron colectar excretas. Los colores más fuertes indican mayor asociación del rasgo con la especie, los colores más débiles representan baja asociación. ANIM = Animalivoría; HERB = Herbivoría.

La distribución fue marcadamente más estructurada al reclasificar los hábitos en animalivoría y herbivoría (Figura 2), donde se distinguen claramente dos grupos funcionales principales, con dos especies marcadamente generalistas (*N. leporinus* y *G. soricina*). Se

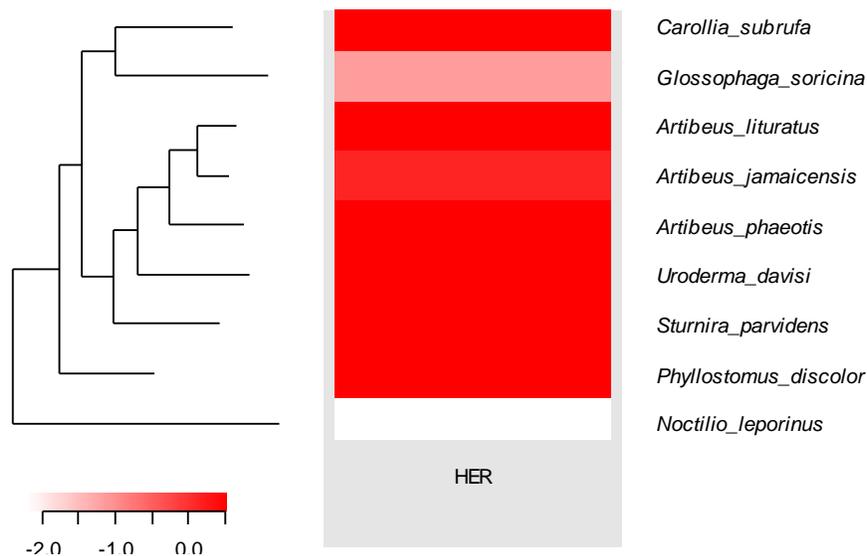
observa que los grupos funcionales están relacionados a su historia evolutiva, teniendo los hábitos animalívoros como un rasgo ancestral. La herbivoría se distribuye en diferentes grupos filogenéticos, con mayor predominancia en murciélagos de la Familia Phyllostomidae.



**Figura 3.** Distribución de dos rasgos alimenticios a lo largo de la filogenia de las especies de murciélagos presentes en el AUMH de los cuales se pudieron coleccionar excretas con evidencia de hábitos animalívoros. Los colores más fuertes indican mayor asociación del rasgo con la especie, los colores más débiles representan baja asociación. PIS\_INS = Piscivoría más Insectivoría; ANI = Animalivoría homogenizada.

La distribución de los hábitos animalívoros fue diferente bajo distintas consideraciones (Figura 3). Al considerar a la piscivoría y la insectivoría como una sumatoria que aportara al hábito animalívoro no se observó un patrón claro a lo largo de la filogenia, donde la única especie que presentaba ambos hábitos (*N. leporinus*) tuvo una mayor asociación. Contrario a ello, al considerar la animalivoría como un complemento entre piscivoría e insectivoría (ambas categorías iguales) se observó un patrón de mayor asociación en grupos más basales (Vespertilionidae) y menos asociado a la Familia Phyllostomidae.

La distribución de hábitos herbívoros presentó una alta asociación en la mayoría de representantes dentro de la filogenia (Figura 4), con la mayor asociación en Phyllostomidae, principalmente la Subfamilia Stenodermatinae. Solamente tres especies no presentaron la máxima asociación (*A. jamaicensis*, *G. soricina* y *N. leporinus*), indicando que el hábito es predominante en los organismos de las especies restantes. A pesar de que el murciélago pescador mayor (*N. leporinus*) presentó el hábito, es el que tiene menor asociación.



**Figura 4.** Distribución del rasgo alimenticio de herbivoría a lo largo de la filogenia de las especies de murciélagos presentes en el AUMH de los cuales se pudieron coleccionar excretas con evidencia de herbivoría. Los colores más fuertes indican mayor asociación del rasgo con la especie, los colores más débiles representan baja asociación.

Tras realizar los análisis de señal filogenética se encontró que únicamente el índice de  $\lambda$  de Pagel mostró valores estadísticamente significativos (Cuadro 4). Las especies que presentaron el hábito herbívoro mostraron similitud entre el rasgo y la filogenia, con un patrón diferente al de un modelo de movimiento Browniano, evidenciando tener señal filogenética. Similarmente, las especies con hábitos animalívoros, bajo la consideración de usar la insectivoría y piscivoría como complementos dentro de la animalivoría, evidenciaron tener señal filogenética. Cabe resaltar, aunque no fueran estadísticamente significativos, los índices que evalúan autocorrelaciones ( $C_{menan}$ , I de Moran) tuvieron valores bajos, mientras que los basados en modelos evolutivos ( $K$ ,  $K^*$ ) tuvieron valores altos.

**Cuadro 4.** Índices de señal filogenética para los hábitos animalívoros (ANI) y herbívoros (HER), y su significancia estadística ( $\alpha = 0.05$ ).

<b>Hábito</b>	<b>C<sub>mean</sub></b>	<b>I</b>	<b>K</b>	<b>K*</b>	<b><math>\lambda</math></b>
HER	-0.1436597	-0.07247849	1.394774	1.457873	<b>1.201744</b>
<i>p</i>	<i>0.356</i>	<i>0.099</i>	<i>0.077</i>	<i>0.052</i>	<b>0.001</b>
I+P	0.1184712	-0.05493797	0.3778653	0.3939472	4.99E-05
<i>p</i>	<i>0.09</i>	<i>0.079</i>	<i>0.791</i>	<i>0.744</i>	<i>1</i>
ANI	0.2472109	-0.0491399	0.9684155	1.0056356	<b>1.1000</b>
<i>p</i>	<i>0.129</i>	<i>0.186</i>	<i>0.109</i>	<i>0.097</i>	<b>0.001</b>

HER = Herbivoría; I+P = Insectivoría y Piscivoría analizados por separado; ANI = Animalivoría; C<sub>mean</sub> = C de Abouheif; K = K de Blomberg; I = I de Moran; K\* = K de Blomberg corregida;  $\lambda$  = Lambda de Pagel.

## 9. Discusión

### 9.1 Análisis de la diversidad funcional con hábitos alimenticios

#### 9.1.1. Ensamblaje de murciélagos en el AUMH

El ensamblaje de murciélagos (Cuadros 1 y 2) muestra la presencia de hasta 16 especies durante el período de muestreo, de las cuales 3 fueron más frecuentemente capturadas (*A. jamaicensis*, *G. soricina* y *U. bilobatum*) en comparación a las otras. Además, *A. jamaicensis* demostró ser la especie más ampliamente distribuida, manteniendo una alta abundancia en todos los sitios. Contrariamente, *G. socirina* y *U. bilobatum* mantuvieron únicamente una alta abundancia en uno de los tres sitios diferentes (Urbano/Doméstico y Extensivo, respectivamente), por lo que podría considerarse como un uso preferente de dichos sitios, respecto a los demás.

Las especies más capturadas (*A. jamaicensis*, *G. soricina* y *U. bilobatum*) representan especies comunes que ya han sido registradas para otras áreas del Pacífico (Briones Carrillo, 2014; Dickerman *et al.*, 1981), aunque la abundancia relativa ha cambiado, en especial desde hace más de 30 años cuando se registraba a *Phyllostomus discolor* y a *Noctilio leporinus* como altamente abundantes, evidenciando un recambio. A pesar de que existen especies comunes y con alta abundancia, algunas otras mantienen una baja abundancia en general, pero fueron registradas en todos los sitios de muestreo, como *Rhogeessa bickhami* y *Artibeus lituratus*, lo cual podría indicar que estas utilizan de igual manera todos los espacios disponibles dentro del AUMH. También existen especies que fueron registradas en sólo un sitio de muestreo, pero fueron capturadas más de una vez como *Noctilio leporinus* (2), *Desmodus rotundus* (5), *Artibeus phaeotis* (3), con lo que se podría atribuir algún grado de especificidad a estos sitios, donde pudieran obtener recursos (alimento) o refugio (sitios de descanso).

### 9.1.2. Diversidad funcional del ensamblaje

Pese a que se registraron 16 especies, no se pudo recolectar excretas de 2 de ellas (*Desmodus rotundus* y *Chiroderma salvini*), por lo que fueron excluidas del análisis a partir de los datos de campo (Cuadro 2). Los hábitos previamente reportados para estas especies son particulares y tienen papeles ecológicos dentro del ecosistema, por lo que se puede afirmar que existe alguna diversidad no reconocida por la metodología utilizada en presente estudio. Es importante y valioso explorar empíricamente los papeles ecológicos de estas especies dentro de áreas de Guatemala, en particular en el AUMH, a partir de otros mecanismos de recolección de datos (e.g. ADN de hisopados rectales, regurgitación; Wray *et al.*, 2016; Tedjo *et al.*, 2015; Bressan, Rossi, Gerald y Figueira, 2014; Ellison *et al.*, 2014), los cuales puedan hacer efectivo el registro y no depender únicamente de la deposición fecal. Añadido a esto, cabe resaltar la importancia de continuar y aumentar los esfuerzos de muestreo del ensamblaje de murciélagos dentro del AUMH y en la costa sur de Guatemala, con lo cual podría obtenerse más información para identificar patrones no analizados en este trabajo y reducir el sesgo en recolección de información que se obtiene debido a la imperfecta detección de las metodologías (Si *et al.*, 2018).

Al analizar los índices de diversidad funcional obtenidos para el ensamblaje de murciélagos del AUMH es fácil encontrar que cerca de la mitad de las especies son funcionalmente únicas según los hábitos alimenticios y su abundancia, siendo esto un importante aporte a la comprensión de la diversidad de funciones que podrían indicar una repartición de papeles dentro del ensamblaje (Laliberté *et al.*, 2014). La Equidad Funcional (FEve) fue baja, lo que describe una distribución no igual de los rasgos a lo largo del ensamblaje y sugiriendo una baja diversidad funcional (Pla *et al.*, 2012, pp. 44-45; Villéger, Mason y Mouillot, 2008). Esta inequidad describe cómo algunas funciones son únicas para algunas especies (e.g. piscivoría en *N. leporinus*), así como algunos grupos con alta abundancia pueden presentar funciones redundantes (e.g. Phyllostomidae con frugivoría), presentando diversos escenarios para la ocupación de las funciones en el ensamblaje.

La Entropía (RaoQ) indica qué tan distintas son las especies entre sí, al describir el valor promedio de las diferencias pareadas entre las especies, tomando en cuenta las frecuencias de captura (Pla *et al.*, 2012, p. 38; Rao, 1982). Con ello se entiende que, si RaoQ posee valores bajos, el ensamblaje tiene poca diferencia y las especies se parecen funcionalmente entre sí, lo cual no es del todo aplicable para el ensamblaje completo ya que se tiene un valor intermedio (1.4487) al compararlo con los valores de los sitios de muestreo de forma independiente (0.7564-1.75597), dejando ver que no existe tanta similitud entre las especies (mayor diversidad). Considerando lo anterior, es claro notar que el número de especies funcionalmente únicas es coherente con los índices de Feve y RaoQ.

La diferenciación entre especies y sus rasgos describe a la diversidad encontrada, respaldando alguna exclusividad de papeles y dándole la importancia en procesos ecológicos a las distintas especies del ensamblaje. En cuanto al análisis de la Dispersión Funcional (FDis), que describe la dispersión de las especies respecto al valor del centroide en un plano gráfico que tiene el ensamblaje, se toma en consideración un valor corregido por medio de las abundancias de las especies (Pla *et al.*, 2012, p. 46; Villéger, Mason y Mouillot, 2008; Garnier *et al.*, 2004). Al encontrar en los resultados un valor distinto a 0, se asegura que existe diferenciación funcional entre las especies y así describir que no existe redundancia para todas las funciones del ensamblaje. Esto se ve respaldado con la marcada diferencia de valores de rasgos observada en la Media Ponderada de la Comunidad (CWM), la cual describe qué tanto aporta cada rasgo a los procesos ecosistémicos, presentando los valores de rasgos de manera única para cada ensamblaje (Laliberté y Legendre, 2010; Lavorel *et al.*, 2008; Díaz *et al.*, 2007).

La relación de cada rasgo con un servicio ecosistémico dentro del ensamblaje se ve claramente indicada a través de la CWM, que resaltaría la diferenciación encontrada con FDis, FEve y RaoQ de manera general. Encontrar valores de CWM diferentes para cada rasgo sugiere que cada rasgo interviene de manera diferente en el ecosistema y que el ensamblaje provee en diferentes proporciones servicios ecosistémicos relacionados con los hábitos

alimenticios analizados (Díaz *et al.*, 2007), lo cual ha sido evidenciado como un aporte beneficioso importante para los sistemas de producción agro-pastoriles (Russo *et al.*, 2018), que representan porciones de uso y manejo en sistemas a pequeña escala dentro del AUMH (Muccio *et al.*, 2011).

### 9.1.3. Rasgos de hábitos alimenticios

El análisis de la diversidad funcional es de suma importancia para tomar en consideración al implementar medidas de conservación, incluso desde el planteamiento metodológico de su medición y análisis (Zhu *et al.*, 2017; Pla *et al.*, 2012, p. 4; Lavorel *et al.*, 2008). Debido a lo anterior, es comprensible que la selección de los rasgos a usarse en los análisis es de suma importancia. Gómez-Ortiz y Moreno (2017) describen la dificultad que han presentado los mamíferos al momento de asignarse valores de rasgos ecológicos para estudios de diversidad funcional, indicando que es válido usar los hábitos alimenticios con dicho grupo. Este tipo de rasgos se incluyen dentro de los rasgos funcionales “duros” (Violle *et al.*, 2007; Hodgson, Wilson, Hunt, Grime y Thompson, 1999), los cuales representan una determinada función a cualquier nivel organizacional dentro del ecosistema.

La relación que las funciones proveen a los servicios ecosistémicos es importante (Pla *et al.*, 2012, pp. 4-5), y que en este trabajo podrían haberse limitado a un número menor al total de funciones ligadas a los servicios que proveen los murciélagos, lo cual no se había evaluado y descrito en su totalidad previamente para el área. A pesar de ello, Petchey y Gaston (2006) discuten sobre la selección de rasgos a utilizar en el análisis, indicando que no es la cantidad de rasgos no representa toda la importancia, sino que se deben evaluar los rasgos de interés o relacionados con el enfoque de cada trabajo, lo cual podría justificar el por qué aquí se dejan fuera de análisis algunos potenciales rasgos. Esto podría complementarse al incluir rasgos “suaves” al análisis, tales como morfología, demografía o historias de vida (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Violle *et al.*, 2007).

Es importante resaltar el hecho de que los resultados (Cuadro 3) ayudan a poner a prueba qué tanto se contribuye a procesos ecosistémicos relacionados con los rasgos evaluados

(insectivoría, frugivoría, herbivoría no frugívora y piscivoría). A pesar de ello, hay aspectos no considerados en este trabajo que se relacionan con procesos de polinización (consumo de polen y/o néctar floral) o en el consumo de sangre (hematofagia). El aporte de cada rasgo dentro a la CWM es diferente, siendo la frugivoría (0.721) el rasgo con más aporte, seguido por la insectivoría (0.199), lo cual nos indicaría que el proceso ecosistémico que más se cubre y recibe un servicio por parte del ensamblaje de murciélagos es el de dispersión de semillas por medio de hábitos alimenticios herbívoros, seguido por la reducción poblacional de insectos por medio de hábitos alimenticios insectívoros.

Las especies que tienen estos hábitos (insectivoría y frugivoría) representan un papel importante dentro del ensamblaje al tener mayor aporte a la diversidad funcional en general. Sin embargo, aunque la piscivoría fue el rasgo con menor aporte a la CWM, sólo una especie presenta dicho rasgo (*N. leporinus*) y representa un papel único dentro del resto de especies. Estas explicaciones podrían abordarse desde la perspectiva de la posición trófica de las especies y su aporte dentro de las cadenas tróficas involucradas dentro del ecosistema, lo cual puede ser medido a través del análisis de isótopos estables como una herramienta con creciente uso en ecología (Cucherousset y Villéger, 2015; Layman, Arrington, Montaña y Post, 2007; Post, 2002).

Los ensamblajes de especies presentan algún recambio en su diversidad a lo largo de su distribución (Moreno *et al.*, 2018; Halffter y Moreno, 2005), aunque estos representen grupos de organismos filogenéticamente emparentados (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca, 2016). En el presente trabajo únicamente se usaron cuatro rasgos para describir y explorar la diversidad funcional del ensamblaje, lo cual validaría la definición de hasta cuatro grupos funcionales o gremios en el AUMH, los cuales también podrían reunirse en dos grandes grupos (animalivoría y herbivoría). Sin embargo, otros autores describen la diversidad de gremios en murciélagos a través de sus hábitos alimenticios debido a sus comportamientos conocidos, reuniendo diferentes agrupaciones. Segura-Trujillo (2018) reúne siete grupos o gremios de murciélagos según sus hábitos alimenticios: frugívoros, nectarívoros,

sanguívoros, piscívoros, carnívoros, omnívoros y artrópodívoros, aclarando que el último es descrito por complementariedad al grupo tradicionalmente descrito como “insectivoría”, ya que es reconocido que los murciélagos no restringen únicamente su consumo a insectos sino también a otros artrópodos. A pesar de ello, Rojas, Vale, Ferrero y Navarro (2012) reconocen únicamente cuatro rasgos alimenticios en murciélagos neotropicales (Noctilionoidea), mientras que en un ámbito más amplio, Miljutin (2009) propone que en mamíferos voladores o aéreos existen dos grandes gremios: animalívoros y frugívoros (incluyendo herbívoros con hábitos que incluyen visitas florales). Dicha dificultad en cuanto a la descripción de ensamblajes según hábitos alimenticios ocasionalmente resalta la diversidad que existe. Incluso, al analizar únicamente la cantidad de hábitos alimenticios en la Familia Phyllostomidae, en ensamblajes de Costa Rica se han reconocido hasta tres grupos – frugívoros, nectarívoros y animalívoros depredadores (Durant, Hall, Cisneros, Hyland y Willig, 2013) – encontrando alguna variación a nivel de Subfamilia, como sucede con Vampirinae en Brasil (Bonato, Facure y Uieda, 2004), ya que ocurriendo sólo tres especies se sabe que estas consumen múltiples grupos de animales, pero se limitando sus hábitos a ser animalívoros.

## 9.2. Distribución de rasgos funcionales

### 9.2.1. Distribución de rasgos en grupos taxonómicos

El hábito insectívoro es reconocido como el más ampliamente utilizado por murciélagos, en especial dentro de los Microchiroptera (Segura-Trujillo, 2018; Segura-Trujillo, Lidicker y Álvarez-Castañeda, 2016; Hutson, Mickleburgh y Racey, 2001, p.5; Wilson, 1973). Al analizar la distribución de los rasgos en cada Familia (Cuadro 2), es notable la predominancia de insectivoría en Vespertilionidae, que es coherente con lo reportado previamente (Simmons, 2005; Ferrarezzi y Gimenez, 1996), donde se describe a la mayoría de murciélagos en la Familia como insectívoros. El hábito insectívoro en Noctilionidae ha sido reconocido como una complementariedad en la dieta de *N. leporinus*, mientras que únicamente para *N. albiventris* es un hábito predominante (Gonçalves, Munin, Costa y Fischer, 2007; Bordignon,

2006; Brooke, 1994; Ferrarezzi y Gimenez, 1996), coincidiendo con los resultados de este trabajo. La Familia Phyllostomidae, a pesar de ser reconocida con una amplia diversidad de hábitos alimenticios, únicamente presentó la insectivoría como dieta predominante en una especie (*M. macrophyllum*), además de presentar alguna complementariedad en otras dos (*G. soricina* y *A. jamaicensis*), siguiendo lo reportado para estas especies (Giannini y Kalko, 2004; Ortega y Castro-Arellano, 2001; Alvarez, Willig, Jones y Webster, 1991; Harrison, 1975). El consumo de insectos por estas últimas podría ser complementario de forma incidental al tener otros hábitos alimenticios predominantes, considerando que algunos restos eran notablemente poco digeridos al encontrarse en las excretas recolectadas (ver Anexo 3).

La piscivoría es uno de los hábitos alimenticios más particulares para los murciélagos, junto con otros como la carnivoría y sanguivoría (Simmons, 2005; Ferrarezzi y Gimenez, 1996; Wilson, 1973), ya que estos están restringidos a algunas pocas especies, las cuales generalmente poseen mayor tamaño (Hutson *et al.*, 2001, p.5). Sin embargo, la piscivoría no representa una dieta exclusiva, ya que siempre se ve complementada principalmente con el consumo de insectos (Ferrarezzi y Gimenez, 1996), tal como se observó en la Familia Noctilionidae, siendo *N. leporinus* la única especie con el rasgo (Cuadro 2). El consumo de peces ha sido claramente descrito dentro de *N. leporinus* (Gonçalves *et al.*, 2007; Brooke, 1994; Ferrarezzi y Gimenez, 1996) y, a pesar de que la Familia Noctilionidae ha sido descrita como la de “murciélagos pescadores”, únicamente se conoce como una la posibilidad para capturar y alimentarse de peces de manera no intencionada y rara por parte de *N. albiventris* (Goncalves *et al.*, 2007; Hood y Jones, 1984; Hood y Pitoccheli, 1983), inclusive con hábitos de forrajeo similares al de su especie hermana como parte de una “pre-adaptación” a la piscivoría (Kalko, Schnitzler, Kaipf y Grinell, 1998). Sin embargo, este hábito ha sido reportado para algunas especies dentro de Vespertilionidae, siendo únicamente *Myotis vivesi* la única otra considerada “piscívora” de manera general (Ferrarezzi y Gimenez, 1996; Altenbach, 1989; Wilson, 1973).

Después de la insectivoría, el hábito de frugivoría es el más utilizado por murciélagos en el Neotrópico (Wilson, 1973), seguido por el consumo de otros hábitos herbívoros como nectarivoría, folivoría y polinivoría (Ferrarezzi y Gimenez, 1996; Wilson, 1973). La Familia Phyllostomidae mostró predominancia en el rasgo frugívoro (6 de 7 especies frugívoras dentro de la Familia, ver Cuadro 2), lo cual se ve respaldado con evidencia previa (Rojas *et al.*, 2012; Rojas *et al.*, 2011; Giannini y Kalko, 2004; Ferrarezzi y Gimenez, 1996). Asimismo, el rasgo de herbivoría no frugívora únicamente se evidenció en Phyllostomidae, en especies de las cuales ya se conocía el hábito (Kwiecinski, 2006; Alvarez *et al.*, 1991; Gannon, Willig y Jones, 1989), aunque *P. discolor* y *S. parvidens* habían sido reconocidas como especies principalmente frugívoras y con otros hábitos herbívoros como complemento. La otra Familia que presentó el rasgo frugívoro fue Noctilionidae, cuyo único registro de frugivoría y transporte de semillas había sido descrito para *N. albiventris* (Gonçalves *et al.*, 2007). En el presente trabajo se tuvo evidencia de que *N. leporinus* demostró un hábito frugívoro, cuando únicamente había sido reportado con hábitos animalívoros (Bordignon, 2006; Brooke, 1994). Dicha complementariedad de dieta con hábitos diferentes a los predominantes ya ha sido documentada previamente por otras especies de murciélagos (Ferrarezzi y Gimenez, 1996), como es el caso de individuos de *Myotis nigricans* (Vespertilionidae) con hábitos frugívoros (Novaes *et al.*, 2015).

La diversidad funcional basada en rasgos alimenticios tuvo una distribución coincidente con lo conocido para las Familias que se encuentran dentro del AUMH. Añadido a que Phyllostomidae tuvo más riqueza, fue la Familia que ocupó múltiples hábitos alimenticios, correspondiendo a lo previamente conocido (Rojas *et al.*, 2012; Rojas *et al.*, 2011; Giannini y Kalko, 2004; Ferrarezzi y Gimenez, 1996). Es importante mencionar que Phyllostomidae presentó 3 rasgos, Noctilionidae ocupó de igual manera 3 rasgos (de los cuales uno podría significar una nueva interacción no reconocida hasta ahora para una de las especies de la Familia), pero esta última con menor diversidad (riqueza y abundancia) en general. A pesar de que la herbivoría no frugívora sólo se describió para Phyllostomidae, el análisis no toma en consideración que dicho rasgo podría abarcar algunos hábitos alimenticios no evaluados

con la metodología utilizada (folivoría, nectarivoría, polinivoría), por lo que se recomendaría utilizar otras técnicas como recolección de polen o búsqueda de colonias para describir dichos comportamientos en el AUMH. Asimismo, otros hábitos animalívoros como la sanguivoría no fueron considerados en el análisis, por lo que podría restarle importancia a las interacciones que involucren rasgos animalívoros y podrían complementar el análisis dentro de las Familias de murciélagos conocidas.

### 9.2.2. Distribución de rasgos en filogenia

Al analizar la distribución de cada rasgo respecto a la filogenia de las especies del ensamblaje de murciélagos del AUMH es resaltable que ningún rasgo está presente en todas las ramas terminales. Añadido a esto, se observó que la distribución fue diferente para cada uno de los cuatro rasgos considerados (Figura 1), siendo la insectivoría y frugivoría los que tuvieron mayor amplitud en cuanto al grado de asociación en la filogenia, siendo coherente con la literatura (Ferrarezzi y Gimenez, 1996; Wilson, 1973). La insectivoría presentó una distribución asociada a especies filogenéticamente antiguas, siendo el rasgo con mayor continuidad en cuanto su distribución. La piscivoría, debido a que únicamente se presentó en una especie, fue la que tuvo mayor especificidad y su distribución es la más limitada, seguido de la herbivoría no frugívora. Por otro lado, la frugivoría se demostró una amplia distribución a lo largo de la filogenia, aunque esta era discontinua y aparecía con menor asociación en algunas ramas.

Al reunir los rasgos en dos categorías nuevas (animalivoría y herbivoría, ver Figura 2) se observó una mayor continuidad en la distribución de los nuevos rasgos. La animalivoría presentó mayor asociación en grupos filogenéticamente basales (no anidados dentro de otros grupos), mientras que la herbivoría presentó una distribución asociada a grupos más nuevos (anidados). Esto sería coincidente con la discusión respecto a los orígenes de los Microchiroptera, cuyo ancestro más antiguo se cree fuera un insectívoro (Yohe *et al.*, 2015; Rojas *et al.*, 2012; Gunnell y Simmons, 2005; Jones, Purvis, MacLarnon, Bininda-Emonds y Simmons, 2002), además de reconocer que la herbivoría en murciélagos surgió de manera

gradual como un nicho ecológico sin ocupar por organismos “omnívoros” y recientemente aprovechado por el clado de murciélagos filostómidos (Rojas, Warsi y Dávalos, 2016; Rojas *et al.*, 2012; Monteiro y Nogueira, 2011; Rojas *et al.*, 2011; Datzmann *et al.*, 2010; Cruz-Neto *et al.*, 2001). Luego de encontrar dichos patrones o agrupaciones en la filogenia, es importante considerar dentro de un siguiente paso la descripción de los efectos que tienen las especies en el ecosistema de manera directa (como servicios ecosistémicos) y la tolerancia ante los cambios que las poblaciones puedan presentar para mantener dichos servicios (Díaz *et al.*, 2013).

La distribución de los rasgos animalívoros está asociada a ramas de grupos con mayor longitud que no se encuentran anidados más allá de su enraizamiento, con lo que se sugiere que es un rasgo ancestral o plesiomórfico similar a lo reportado previamente (Yohe *et al.*, 2015; Gunnell y Simmons, 2005; Jones, *et al.*, 2002). Debido a su constante presencia en grupos con mayor longitud, se podría tomar a la insectivoría dentro de los hábitos animalívoros como el más antiguo (Ferrarezzi y Gimenez, 1996), seguido de la piscivoría (Pavan, Martins y Morgante, 2013; Lewis-Oritt, Van Den Bussche y Baker, 2001). Es de reconocer que la piscivoría resulta de una acelerada tasa de diversificación dentro de Noctilionidae y representa una ampliación del nicho ecológico bastante reciente que permite la coexistencia de los diferentes clados dentro del linaje (Pavan *et al.*, 2013; Lewis-Oritt *et al.*, 2001), similar a la diversificación que ocurre dentro de Phyllostomidae (Rojas *et al.*, 2016; Rojas *et al.*, 2012; Monteiro y Nogueira, 2011; Cruz-Neto *et al.*, 2001).

Los patrones de distribución de rasgos animalívoros en la filogenia podrían ligarse a los procesos ecológicos que involucran a las especies de los linajes, procesos que son resultado de los usos diferenciales de los rasgos por los murciélagos de distintos linajes. Por ejemplo, Orr, Ortega, Medellín, Sánchez y Hammond (2016) describen el consumo de insectos es diferencial en *A. jamaicensis*, siendo más utilizado por hembras gestantes, sugiriendo que los requerimientos proteicos escasos en los frutos consumidos se compensan a través del consumo de insectos, que estaría ligado a los ciclos reproductivos de la especie. En el mismo

sentido, la repartición en cuanto a las fuentes daría espacio a una estructuración de nicho ecológico en Noctilionidae (Gonçalves *et al.*, 2007; Brooke, 1994; Ferrarezzi y Gimenez, 1996), junto con una diversificación de los linajes filogenéticos (Pavan *et al.*, 2013; Lewis-Oritt *et al.*, 2001). Es importante resaltar que el uso de diferentes criterios para unificar los valores de rasgos funcionales presenta un panorama ligeramente diferente al brindar mayor importancia a la piscivoría (Figura 3), llevando a algunas consideraciones diferentes que pueden enmendarse al unificar los criterios.

La distribución de los rasgos herbívoros es altamente asociada a las ramas terminales de especies dentro de la Familia Phyllostomidae, teniendo una menor asociación únicamente con *G. soricina* y *N. leporinus* (Figura 4). Sánchez y Giannini (2018) describen que para los murciélagos filostómidos ha ocurrido un cambio en la tasa de diversificación bastante reciente, en especial dentro de Stenodermatinae, evidenciando una alta dependencia de las especies de murciélagos con sus fuentes alimenticias, lo cual responde a patrones evolutivos morfológico-funcionales (co-evolución). Asimismo, se debe considerar que algunas especies tienen mayor o menor amplitud dentro de sus hábitos alimenticios, como sucede con *G. soricina*, que tiene papeles altamente generalistas en cuanto al consumo de frutos, teniendo por detrás a *C. sowellii*, *S. liliium* o *A. lituratus* con dietas más restrictivas (da Silva, Gaona y Medellín, 2008).

### 9.3. Análisis de índices de señal filogenética

Al analizar los índices de señal filogenética es interesante encontrar sólo uno de ellos con valores de significancia alta y sugiriendo una señal filogenética presente (Cuadro 4), aunque otros con menor significancia sugieren el mismo patrón de señal filogenética, tanto en animalivoría como en herbivoría. El índice de Lambda de Pagel ( $\lambda > 1$ ) se describe como un parámetro de escala que mide la dependencia filogenética de los datos de rasgos. Asumiendo un modelo de evolución del tipo Browniano, el índice considera que las relaciones filogenéticas de las especies únicamente definen la covarianza esperada de la matriz de rasgos (Borges, Machado, Gomes, Rocha y Antunes, 2018; Münkemüller *et al.*,

2012). Por ello podría atribuirse su significado a que no es la topología o la distancia esperada entre especies la que describe la señal filogenética sino que la estimación de las relaciones y la distribución de los rasgos es suficientemente diferente a un modelo Browniano, reflejando una historia evolutiva por parte de los rasgos. Sin embargo, los otros índices utilizados muestran tendencias a reconocer una señal filogenética con diferente sensibilidad (Borges *et al.*, 2019; Münkemüller *et al.*, 2012), aunque también pueden describir otros tipos de relación distintas a las del índice de Lambda, tales como I de Moran (autocorrelación con distancia filogenética), Cmean de Abouheif (autocorrelación con topología del árbol), K de Blomberg (patrón evolutivo con relación de media filogenética corregida).

La señal filogenética permite predecir la similitud ecológica de las especies a partir de sus relaciones filogenéticas (Swenson, 2014, p. 148; Revell *et al.*, 2008; Blomberg y Garland, 2002), describiendo con claridad la distribución de los rasgos a lo largo de la filogenia como un continuo. Los rasgos funcionales de murciélagos en el ensamblaje de AUMH reflejan similitud ecológica entre los grupos filogenéticamente cercanos. Reflejo de ello son los valores de los índices de señal filogenética encontrados, en donde se sugiere que existe una relación dependiente entre los rasgos funcionales de hábitos alimenticios y la filogenia de los murciélagos del AUMH. La diversidad ecológica en murciélagos ha sido evidenciada correspondiente con la variación en morfología y su historia evolutiva, como por ejemplo en Phyllostomidae (Dumont, 2007; Freeman, 2000). Esto sugeriría la relación de intervalos en la estructura en la red alimenticia con la filogenia, cuyo componente (de estructura y funcionamiento) de los ensamblajes pueda describir relaciones que no son fácilmente distinguibles (Eklöf y Stouffe, 2016). Dichas relaciones involucrarían aspectos ecológicos, de comportamiento y otras variaciones que no se evalúan ordinariamente en estudios de sistemática. Este trabajo contribuye a la comprensión de la evolución de hábitos alimenticios en murciélagos y cómo se relaciona esto con las funciones ecológicas que tienen los murciélagos dentro de los ecosistemas asociados al manglar del AUMH.

## 10. Conclusiones

- La diversidad funcional de los murciélagos dentro del Área de Usos Múltiples Hawaii presenta una repartición de papeles entre las distintas especies del ensamblaje.
- La diversidad funcional de los murciélagos está representada por una disimilitud funcional entre las especies, resaltando el papel de especies funcionalmente únicas.
- Los rasgos funcionales aportan de manera diferente a la diversidad funcional del ensamblaje de murciélagos del Área de Usos Múltiples Hawaii.
- Los rasgos funcionales con más aporte a la diversidad dentro del ensamblaje son la frugivoría e insectivoría, seguido de la herbivoría no frugívora y la piscivoría.
- La piscivoría es un rasgo con gran importancia al ocurrir solamente en una especie del ensamblaje estudiado (*Noctilio leporinus*), siendo funcionalmente única.
- La distribución de la insectivoría está asociada a grupos filogenéticamente ancestrales, principalmente en las Familias Vesperilionidae y Noctilionidae.
- La distribución de la frugivoría se presentó como un rasgo de evolución reciente, asociado principalmente a la familia Phyllostomidae, incluyendo presencia en especies en las cuales no se había descrito previamente.
- La distribución de los rasgos animalívoros refleja un origen insectívoro de los murciélagos Microchiroptera.
- La distribución de los rasgos herbívoros indica una acelerada tasa de evolución dentro del grupo monofilético de los Phyllostomidae.
- Se determinó que existe señal filogenética, al encontrar una relación dependiente entre los rasgos funcionales de hábitos alimenticios y la filogenia de los murciélagos del Área de Usos Múltiples Hawaii.
- Se contribuyó a comprender la evolución de hábitos alimenticios en murciélagos y su relación con las funciones ecológicas que tienen los murciélagos dentro de los ecosistemas del Área de Usos Múltiples Hawaii.

## 11. Recomendaciones

- Continuar y aumentar los esfuerzos de muestreo del ensamblaje de murciélagos asociados al manglar dentro del AUMH, así como en la costa sur de Guatemala, para identificar patrones no analizados en este trabajo y reducir el sesgo en recolección de información debido a la imperfecta detección de las metodologías utilizadas.
- Utilizar otras técnicas para el registro de otros hábitos alimenticios, tales como la folivoría, nectarivoría o polinivoría, incluyendo la recolección de polen, búsqueda de colonias para describir dichos comportamientos en el AUMH.
- Utilizar técnicas novedosas para la recolección de datos de dieta (e.g. ADN de hisopados rectales, regurgitación), las cuales puedan hacer efectivo el registro y no depender únicamente de la deposición fecal, registrando los papeles de especies que no fueron consideradas en el análisis del presente trabajo.
- Indagar en los análisis de diversidad funcional involucrando rasgos funcionales “suaves”, tales como morfometría y reproductivos que puedan detallar los papeles de los mismos dentro del ecosistema.
- Realizar análisis de recambio de la diversidad funcional con ecosistemas a lo largo de la costa sur de Guatemala, así como de la región (Centroamérica-México).
- Profundizar en el estudio molecular y genético de las especies del AUMH y de la costa sur de Guatemala, utilizando secuencias de especímenes colectados dentro del área y reconocer patrones a escala más detallada.
- Involucrar la medición rasgos ecológicos que puedan describir funciones ecosistémicas en los monitoreos de ensamblajes de murciélagos dentro el AUMH, así como en otras áreas naturales del resto del país.
- Cuantificar el efecto que presenten los rasgos funcionales de frugivoría (como dispersión de semillas) e insectivoría (como reducción poblacional de insectos perjudiciales) por los murciélagos como servicios ecosistémicos dentro Guatemala.

## 12. Referencias

- Altenbach, J. S. (1989). Prey capture by the fishing bats *Noctilio leporinus* and *Myotis vivesi*. *Journal of Mammalogy*, 70(2): 421-424.
- Alvarez, J., Willig, M. R., Jones, J. K., y Webster, W. D. (1991). *Glossophaga soricina*. *Mammalian Species*, 379: 1-7. doi:10.2307/3504146
- Bai, Y., Kosoy, M., Recuenco, S., Alvarez, D., Moran, D., Turmelle, A., Ellison, J., Garia, D. L., Estevez, A., Lindblade, K. y Rupprecht, C. (2011). Bartonella spp. In bats, Guatemala. *Emerging Infectious Diseases*, 17(7): 1269-1272.
- Blomberg, S. P. y Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899–910. doi:10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x
- Bonato, V., Facure, K. G. y Uieda, W. (2004). Food habits of bats of subfamily Vampyrinae in Brazil. *Journal of Mammalogy*, 85(4): 708-713.
- Bordignon, M. O. (2006). Diet of the fishing bat *Noctilio leporinus* (Linnaeus) (Mammalia, Chiroptera) in a mangrove area of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1): 256-260.
- Borges, R., Machado, J. P., Gomes, C., Rocha, A. P. y Antunes, A. (2018). Measuring phylogenetic signal between categorical traits and phylogenies. *Bioinformatics*, bty800. Doi:<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty800>
- Bressan, E. A., Rossi, M. L., Gerald, L. R. S. y Figueira, A. (2014). Extraction of high-quality DNA from ethanol-preserved tropical plant tissues. *BMC Research Notes*, 7: 268. Doi: <https://doi.org/10.1186/1756-0500-7-268>

- Briones Carrillo, S. (2014). Genética de poblaciones de *Artibeus jamaicensis* en dos bosques de mangle de la costa sur de Guatemala, Tecojate y Monterrico. Tesis de grado, Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala, Guatemala.
- Brooke, A. P. (1994). Diet of the Fishing Bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Journal of Mammalogy*, 75(1): 212-218.
- Cajas-Castillo, J. O., Cobar-Carranza, A. J., Ávila-Santa Cruz, R. C., Kraker-Castañeda, C. y Quiñónez-Guzmán, J. M. (2015). Diversidad de aves de sotobosque en bosques tropicales, áreas de regeneración natural y cultivos de palma africana en humedales del Lago de Izabal, Guatemala. *Ornitología Neotropical*, 26(1): 1-12.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A. y Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- Chase, J.M. y Leibold, M.A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago, EEUU: University of Chicago Press.
- Colwell, R. K. y Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(suplemento 2), 19651-19658.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas – CONAP (2005). *Política nacional de humedales de Guatemala*. Guatemala: Consejo Nacional de Áreas Protegidas.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas – CONAP (2018). Áreas Protegidas de Guatemala. Recuperado el 25/03/2018 de: 168.234.196.99/AreasProtegidas.aspx
- Crisp, M. D. y Cook, L. G. (2012). Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes?. *New Phytologist*, 196(3), 681–694. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x
- Cruz-Neto, A. P., Garland, T. y Abe, A. S. (2001). Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology*, 104: 49-58.

- Cucherousset, J., y Villéger, S. (2015). Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators*, 56: 152-160. doi:10.1016/j.ecolind.2015.03.032
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Londres, Inglaterra: John Murray.
- Datzmann, T., von Helversen, O. y Mayer, F. (2010). Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 10(1): 165. Doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-165>
- da Silva, A. G., Gaona O. y Medellín, R. A. (2008). Diet and trophic structure in a community of fruit eating bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89(1): 43-49.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donogue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P. y Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9):2958-2975. doi: 10.1002/ece3.601
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. y Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52): 20684-20689. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Dickerman, R. W., Koopman, K. F y Seymour, C. (1981). Notes on Bats from the Pacific Lowlands of Guatemala. *Journal of Mammalogy*, 62 (2): 406-411.
- Dumont, E. R. (2007). Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. *Integrative and Comparative Biology*, 47(1): 137-146.
- Durant, K. A., Hall, R. W., Cisneros, L. M., Hyland, R. y Willig, M. R. (2013). Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 94(6): 1438-1448. DOI: 10.1644/13-MAMM-A-103.1

- Eklöf, A. y Stouffer, D. B. (2016). The phylogenetic component of food web structure and intervality. *Theoretical Ecology*, 9(1): 107-115.
- Ellison, J. A., Gilbert, A. T., Recuenco, S., Moran, D., Alvarez, D. A., Kuzmina, N., Garcia, D. L., Peruski, L. F., Mendonça, M. T., Lindblade, K. A. y Rupprecht, C. E. (2014). Bat Rabies in Guatemala. *PLoS Negl Trop Dis*, 8(7): e3070. doi:10.1371/journal.pntd.0003070
- Elton, C. (1927). *Animal ecology*. Londres: Sidgwick & Jackson.
- Ferrarezzi, H. y Gimenez, E. A. (1996). Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *Journal of Comparative Biology*, 1: 75-94.
- Finnemore, M. y Richardson, P. W. (2004). Catching bats. En *Mitchell-Jones, A. J. y McLeish, A. P. Bat Workers' Manual, 3ra ed.* Reino Unido: Joint Nature Conservation Committee.
- Freeman, P. W. (2000). Macroevolution in Microchiroptera: Recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research*, 2: 317-335.
- Fuentes Montejo, C. (en preparación). Estimación de la diversidad alfa de murciélagos asociados al mangle de la aldea Hawaii, Santa Rosa Guatemala.
- Giannini, N. P. y Kalko, E. K. V. (2004). Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 105: 209-220.
- Gómez-Ortiz, Y. y Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165-174.
- Gonçalves, F., Munin, R., Costa, P., y Fischer, E. (2007). Feeding habits of *Noctilio albiventris* (Noctilionidae) bats in the Pantanal, Brazil. *Acta Chiropterologica*, 9(2): 535-546.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34, 427-433.

- Gunnell, G. F., y Simmons, N. B. (2005). Fossil evidence and the origin of bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1/2): 209-246. DOI: 10.1007/s10914-005-6945-2
- Hackathon, R., Boker, B., Butler, M., Cowan, P., de Vienne, D., Eddelbuettel, D., Holder, M., Jombart, T., Kembel, S., Michonneau, F., Orme, D., O'Meara, B., Paradis, E., Regetz, J. y Zwickl, D. (2017). Phylobase: Base package for phylogenetic structures and comparative data. R package, version 0.8.4. <https://github.com/fmichonneau/phylobase>
- Halffter, G. y Moreno, C. E. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Zaragoza, España: Monografías Tercer Milenio.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41:95-98.
- Harrison, D. L. (1975). *Macrophyllum macrophyllum*. *Mammalian Species*, 62: 1-3.
- Hernández, B., Cherrington, E. A., Bosarreyes, A., Gálvez, J. G., Oyuela, M. y Sempris, E. (2012). *Clasificación de cobertura actual del mangle de las costas del Pacífico y Atlántico de Guatemala, a través de técnicas de percepción remota*. Guatemala: CATHALAC y SIA-MARN.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P. y Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 85(2): 282-294. Doi: 10.2307/3546494
- Holt, R. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement\_2), 19659-19665.
- Hood, C. S. y Jones, J. K. (1984). *Noctilio leporinus*. *Mammalian Species*, 216: 1-7.

- Hood, C. S. y Pitoccheli, J. (1983). *Noctilio albiventris*. *Mammalian Species*, 197: 1-5.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2), 415–427.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93(870): 145-159.
- Hutson, A. M., Mickleburgh, S. P. y Racey, P. A. (comp.) (2001). *Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: IUCN, 258 pp.
- Jones, K. E., Purvis, A., MacLarnon, A., Bininda-Emonds, O. R. P. y Simmons, N. B. (2002). A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biological Reviews*, 77: 223-259. DOI: 10.1017/S1464793101005899
- Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U., Kaipf, I. y Grinnell, A. D. (1998). Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*: preadaptations for piscivory? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(5), 305–319. doi:10.1007/s002650050443
- Kearney, M., Simpson, S. J., Raubenheimer, D. y Helmuth, B. (2010). Modelling the ecological niche from functional traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 3469-3483; DOI: 10.1098/rstb.2010.0034.
- Keck, F., Rimet, F., Bouchez, A. y Franc, A. (2016). phylosignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and evolution*, 6(9), 2774-2780.
- Kraker-Castañeda, C. y Cobar-Carranza, A. J. (2011). Uso de rarefacción para la comparación de la riqueza de especies: el caso de las aves de sotobosque en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. *Naturaleza y Desarrollo*, 9(1): 60-70.

- Kraker-Castañeda, C., Lorenzo, C. y Leiva-González, E. M. (2013). Cutaneous anomaly in *Uroderma bilobatum* (Stenodermatinae: Stenodermatini) from Taxisco, Guatemala. *Chiroptera Neotropical*, 19(1): 1182-1184.
- Kraker-Castañeda, C. y Pérez-Consuegra, S. G. (2011). Contribución de los cafetales bajo sombra en la conservación de murciélagos en la Antigua Guatemala, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 27(2): 291-303.
- Kraker-Castañeda, C., Pérez, S. G., Cajas-Castillo, J. O. y Echeverría-Tello, J.L. (2016). Lista actualizada de los murciélagos (Mammalia, Chiroptera) de Guatemala. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(2), 409-416.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. y Fleming, T. H (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223: 1-38
- Kunz, T. H. y Lumsden, L. F. (2003). Ecology of Cavity and Foliage Roosting Bats. En *Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (eds.). Bat Ecology*. Chicago, USA: The University of Chicago Press. Pp: 3-89.
- Kwieceński, G. G. (2006). *Phyllostomus discolor*. *Mammalian Species*, 801: 1-11. doi: <https://doi.org/10.1644/801.1>
- Laliberté, E., y Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P. y B. Shipley. (2014). *FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*. R package, version 1.0-12.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. y Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22: 134-147. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>

- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G. y Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1): 42-48.
- Lewis-Oritt, N., Van Den Bussche, R. A. y Baker, R. (2001). Molecular evidence for evolution of piscivory in *Noctilio* (Chiroptera: Noctilionidae). *Journal of Mammalogy*, 82(3): 748-759.
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x
- MacArthur, R. H. y Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377–385
- Magurran, A. E., y McGill, B. J. (2011). Challenges and opportunities in the measurement and assessment of biological diversity. En *Magurran, A. E., y McGill, B. J. Biological Diversity: frontiers in measurement and assessment*. Nueva York, EEUU: Oxford University Press.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Oxford, Reino Unido: Blackwell Publishing. 256 pp.
- Mayr, E. (1997). *Evolution and the diversity of life*. Londres, Inglaterra: Harvard University Press.
- McCarthy, T. y Pérez, S. (2006). Land and Freshwater Mammals of Guatemala: faunal documentation and diversity. En *Cano, E. (ed.). Biodiversidad de Guatemala* (pp. 625-674). Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.
- Medellín, R. A., Arita, H. T. y Sánchez, O. (2007). *Identificación de los murciélagos de México: Clave de campo*. México: Instituto de Ecología, UNAM.
- Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales – MARN (2013). *Informe técnico: Estudio de la cobertura de mangle en la República de Guatemala*. Guatemala: MARN.

- Miljutin, A. (2009). Substrate utilization and feeding strategies of mammals: description and classification. *Estonian Journal of Ecology*, 58(1): 60-71. doi: 10.3176/eco.2009.1.07
- Monge-Nájera, J. (2015). ¿Existen realmente los ensamblajes ecológicos? *Revista de Biología Tropical*, 63(3): 575-577.
- Monteiro, L. R. y Nogueira, M. R. (2011). Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 137. Doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-137>
- Moore, J. C. (2013). Diversity, taxonomic versus functional. En *Levin, S. Encyclopedia of Biodiversity* (2da ed.). Waltham, Massachusetts, EEUU: Elsevier Academic Press. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00036-8>.
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España: M&T- Manuales y Tesis SEA.
- Moreno, C. E., Calderón-Patrón, J. M., Arroyo-Rodríguez, V., Barragán, F., Escobar, F., Gómez-Ortiz, Y., Martín-Regalado, N., Martínez-Galcón, A. P., Martínez-Morales, M. A., Mendoza, E., Ortega-Martínez, I. J., Pérez-Hernández, C. X., Pineda, E., Pineda-López, R., Rios-Díaz, C. L., Rodríguez, P., Rosas, F., Schondube, J. E. y Zuria, I. (2017). Measuring biodiversity in the Anthropocene: a simple guide to helpful methods. *Biodiversity and Conservation*, 26:2993-2998.
- Moreno, C. E., Calderón-Patrón, J. M., Martín-Regalado, N., Martínez-Falcón, A. P., Ortega-Martínez, I. J., Rios-Díaz, C. L. y Rosas, F. (2018). Measuring species diversity in the tropics: a review of methodological approaches and framework for future studies. *Biotropica*, 50(6): 929-941.
- Muccio, C., Mérida, E., Varns, T. y Oleksinska, E. (2011). *Diagnóstico del estado actual del recurso manglar y diagnóstico sobre el consumo familiar de mangle en el Área de Usos Múltiples Hawaii, Chiquimulilla, Santa Rosa, Guatemala*. Guatemala: Asociación de Rescate y Conservación de Vida Silvestre (ARCAS).

- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, L. y Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 743-756. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x
- National Center for Biotechnology Information (2017). *GenBank*. Recuperado el 29/10/2017 de: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>
- Novaes, R., Souza, R., Ribeiro, E., Siqueira, A., Greco, A., Moratelli, R. (2015). First evidence of frugivory in *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae, Myotinae). *Biodiversity Data Journal*, 3: e6481. doi: 10.3897/BDJ.3.e6481.
- Orr, T. J., Ortega, J., Medellín, R. A., Sánchez, C. D. y Hammond, K. A. (2016). Diet choice in frugivorous bats: gourmets or operational pragmatists? *Journal of Mammalogy*, 97(6): 1578-1588. doi:10.1093/jmammal/gyw122
- Ortega, J. y Castro-Arellano, I. (2001). *Artibeus jamaicensis*. *Mammalian Species*, 662: 1-9.
- Paradis, E., Claude, J. y Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2): 289-290, <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Pavan, A. C., Martins, F. M. y Morgante, J. S. (2013). Evolutionary history of bulldog bats (genus *Noctilio*): recent diversification and the role of the Caribbean in Neotropical biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108: 210-224.
- Pedruski, M. (2015). *The ecological niche: historical, modelling, and experimental approaches to one of ecology's central concepts* (Tesis doctoral). McGill University, Montréal, Québec, Canada.
- Pelletier, F., Garant, D. y Hendry, A. P. (2009). Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1523), 1483-1489. <http://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>

- Pérez Irungaray, G. E., Gándara Cabrera, G. A., Rosito Monzón, C. R., Maas Ibarra, R. E. y Gálvez Ruano, J. J. (2016). Ecosistemas de Guatemala, una aproximación basada en el sistema de clasificación de Holdridge. *Revista Eutopía*, 1(1): 25-68.
- Petchey, O. L. y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741-758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Phillips, C. D., Phelan, G., Dowd, S. E., McDonough, M. M., Ferguson, A. W., Hanson, J. D., Siles, L., Ordóñez-Garza, N., San Francisco, M. y Baker, R. (2012). Microbiome analysis among bats describes influences of host phylogeny, life history, physiology and geography. *Molecular Ecology*, 21(11): 2617-2627.
- Pla, L., Casanoves, F. y Di Rienzo, J. A. (2011). Cuantificación de la diversidad funcional. En *Casanoves, F., Pla, L. y Di Rienzo, J. A. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).
- Pla, L., Casanoves, F. y Di Rienzo, J. (2012). *Quantifying Functional Biodiversity*. Dordrecht, Países Bajos: Springer, 98 pp.
- Polania, C., Pla, L. y Casanoves, F. (2011). Diversidad funcional y servicios ecosistémicos. En *Casanoves, F., Pla, L. y Di Rienzo, J. A. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).
- Polechová, J. y Storch, D. (2008). Ecological Niche. En *Jørgensen, S. E. y Fath, B. D. (eds.). Encyclopedia of Ecology* (pp. 1088-1097). Inglaterra, Oxford: Academic Press.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3): 703718.
- Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo en Guatemala – PNUD (2017). Humedales para la reducción del riesgo de desastres. Recuperado el 26/07/2017 de:

[www.gt.undp.org/content/guatemala/es/home/presscenter/articles/2017/02/02/humedales-para-la-reduccion-del-riesgo-de-desastres.html](http://www.gt.undp.org/content/guatemala/es/home/presscenter/articles/2017/02/02/humedales-para-la-reduccion-del-riesgo-de-desastres.html)

Programa para la Conservación de Murciélagos de Guatemala (PCMG) (2014). *2º Censo Navideño Centroamericano de Murciélagos*. Guatemala: Murciélagos en Centroamérica.

Purvis, A. y Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 212-219.

Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A. y Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248–1262. doi:10.1111/brv.12154

R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de: <https://www.R-project.org/>.

Ramírez, A. y Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2016). Sobre ensambles y ensamblajes ecológicos – respuesta a Monge-Nájera. *Revista de Biología Tropical*, 64(2): 817-819.

Reid, F. A. (2009). *A field guide to the mammals of Central America & Southeast Mexico* (2da ed.). Nueva York: Oxford University Press.

Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217-223. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x

Revell, L. J., Harmon, L. J. y Collar, D. C. (2008). Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *Systematic Biology*, 57(4), 591–601. DOI: <https://doi.org/10.1080/10635150802302427>

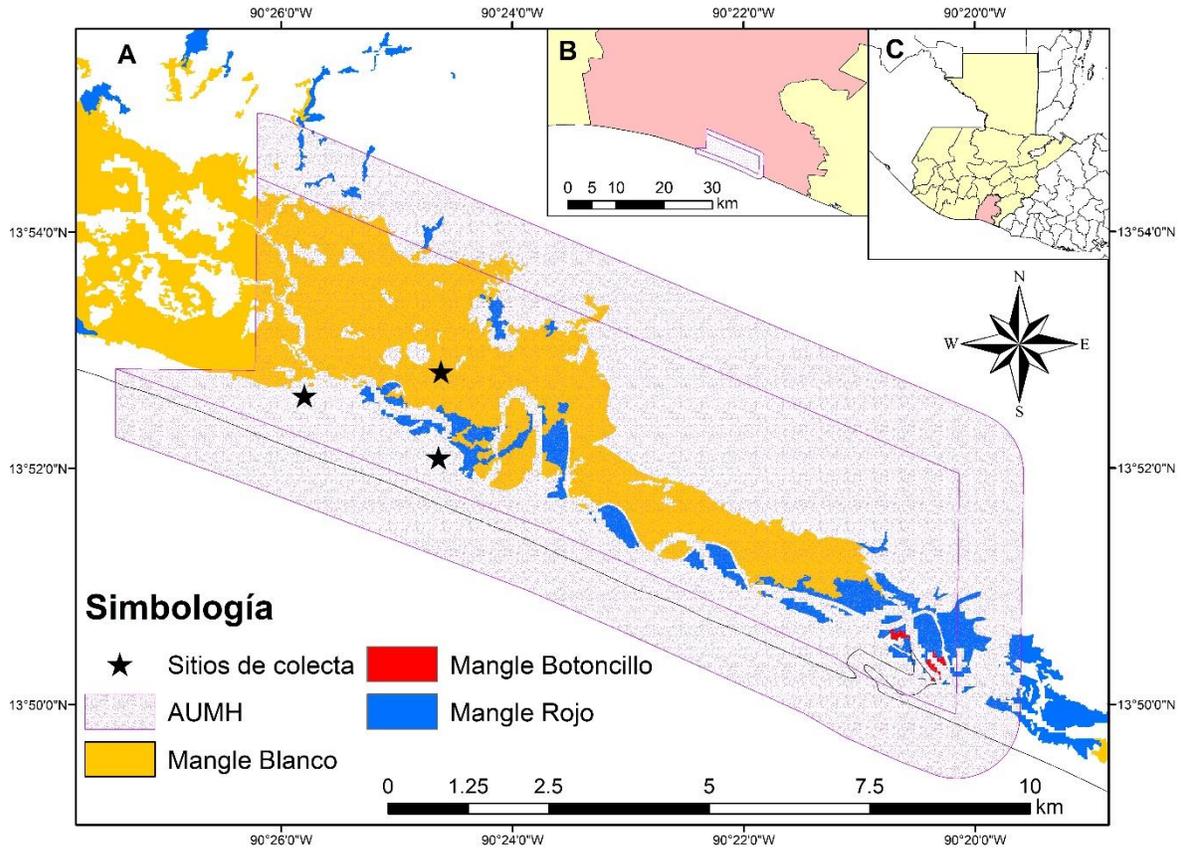
- Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V. y Navarro, L. (2011). When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology*, 20: 2217-2228. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05082.x
- Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V. y Navarro, L. (2012). The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography*, 39(11): 1948-1960. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02709.x
- Rojas, D., Warsi, O. M. y Dávalos, L. M. (2016). Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) challenge a recent origin of extant Neotropical diversity. *Systematic Biology*, 65(3): 432-448. DOI:10.1093/sysbio/syw011
- Ronquist, F. y J. P. Huelsenbeck. (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19:1572-1574.
- Russo, D., Bosso, L. y Ancillotto, L. (2018). Novel perspectives on bat insectivory highlight the value of this ecosystem service in farmland: Research frontiers and management implications. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 266: 31-38. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.024>
- Sánchez, M. S., y Giannini, N. P. (2018). Trophic structure of frugivorous bats in the Neotropics: emergent patterns in evolutionary history. *Mammal Review*, 48(2), 90–107. doi:10.1111/mam.12116
- Schoener, T. W. (2009). Ecological niche. En Levin S. A., Carpenter, S. R., Godfray, H. C., Kinzig, A. P., Loreau, M., Losos, J. B., Walker, B., Wilcove, D. S. (eds.). *The princeton guide to ecology* (pp. 3-13). Princeton, New Jersey, EEUU: Princeton University Press.
- Schulze, M. D., Seavy, N. E. y Whitacre, D. F. (2000). A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32(1): 174-184.

- Segura-Trujillo, C. A. (2018). Arthropodophagy vs “insectivory” in bats. *Therya*, 8(2): 89-90.  
DOI: 10.12933/therya-17-509 ISSN 2007-3364
- Segura-Trujillo, C. A., W. Z. Lidicker, y Álvarez-Castañeda, S. T. (2016). New perspectives on trophic guilds of arthropodivorous bats in North and Central America. *Journal of Mammalogy* 97(2): 644-654. DOI:10.1093/jmammal/gyv212
- Seymour, C. y Dickerman, R. W. (1982). Observations on the Long-Legged Bat, *Macrophyllum macrophyllum*, in Guatemala. *Journal of Mammalogy*, 63(3): 530-532.
- Si, X., Cadotte, M. W., Zhao, Y., Zhou, H., Zeng, D., Li, J., Jin, T., Ren, P., Wang, Y., Ding, P. y Tingley, M. W. (2018). The importance of accounting for imperfect detection when estimating functional and phylogenetic community structure. *Ecology*, 99(9): 2103-2112. doi:10.1002/ecy.2438
- Sikes, R. S. y Animal Care and Use Comitee of the American Society of Mammalogists (2016). 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97(3): 663-688.
- Sikes, R. S., Gannon, W. L. y Use Comitee of the American Society of Mammalogists (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, 92(1):235-253.
- Simmons, N. (2005). Order Chiroptera. En: *D. Wilson & D. Reeder (eds.). Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference* (3a ed.). Baltimore: Johns Hopkins University Press. Pp. 312-529.
- Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R*. Nueva York, EEUU: Springer.

- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. y Kumar, S. (2013). MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 2725-2729.
- Tedjo, D. I., Jonkers, D. M. A. E., Savelkoul, P. H., Masclee, A. A., van Best, N., Pierik, M. J. y Penders, J. (2015). The effect of sampling and storage on the fecal microbiota composition in healthy and diseased subjects. *PLoS ONE*, 10(5): e00126685. doi:10.1371/journal.pone.0126685
- Tong, S., Li, Y., Rivaille, P., Conrardy, C., Alvarez Castillo, D. A., Chen, L.M., Recuenco, S., Ellison, J. A., Davis, C. T., York, I.A., Turmelle, A. S., Moran, D., Rogers, S., Shi, M., Tao, Y., Weil, M. R., Tang, K., Rowe, L. A., Sammons, S., Xu, X., Frace, M., Lindblade, K.A., Cox, N. J., Anderson, L. J., Rupprecht, C. E. y Donis, R. O. (2012). A distinct lineage of influenza A virus from bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(11): 4269-4274.
- Vázquez, D. P. (2005). Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral*, 15, 149-158.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M. y Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10): 1310–1324. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x
- Wiens, J. J. (2008). Commentary on Losos (2008): niche conservatism déjà vu. *Ecology Letters*, 11(10), 1004–1005. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01238.x
- Wilson, D. E. (1973). *Bat Faunas: A Trophic Comparison*. *Systematic Zoology*, 22(1), 14-29. doi:10.2307/2412374

- Wray, A. K., Olival, K. J., Morán, D., Lopez, M. R., Alvarez, D., Navarrete-Macias, I., Liang, E., Simmons, N. B., Lipkin, W. I., Daszak, P. y Anthony, S. J. (2016). Viral diversity, prey preference, and *Bartonella* prevalence in *Desmodus rotundus* in Guatemala. *EcoHealth*, 13(4): 761-774. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10393-016-1183-z>
- Yohe, L. R., Velazco, P. M., Rojas, D., Gerstner, B. E., Simmons, N. B. y Dávalos, L. M. (2015). Bayesian hierarchical models suggest oldest known plant-visiting bat was omnivorous. *Biology Letters*, 11(11): 20150501. DOI:<https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0501>
- Zhu, L., Fu, B., Zhu, H., Wang, C., Jiao, L. y Zhou, J. (2017). Trait choice profoundly affected the ecological conclusions drawn from functional diversity measures. *Scientific Reports*, 7: 3643. DOI:[10.1038/s41598-017-03812-8](https://doi.org/10.1038/s41598-017-03812-8)

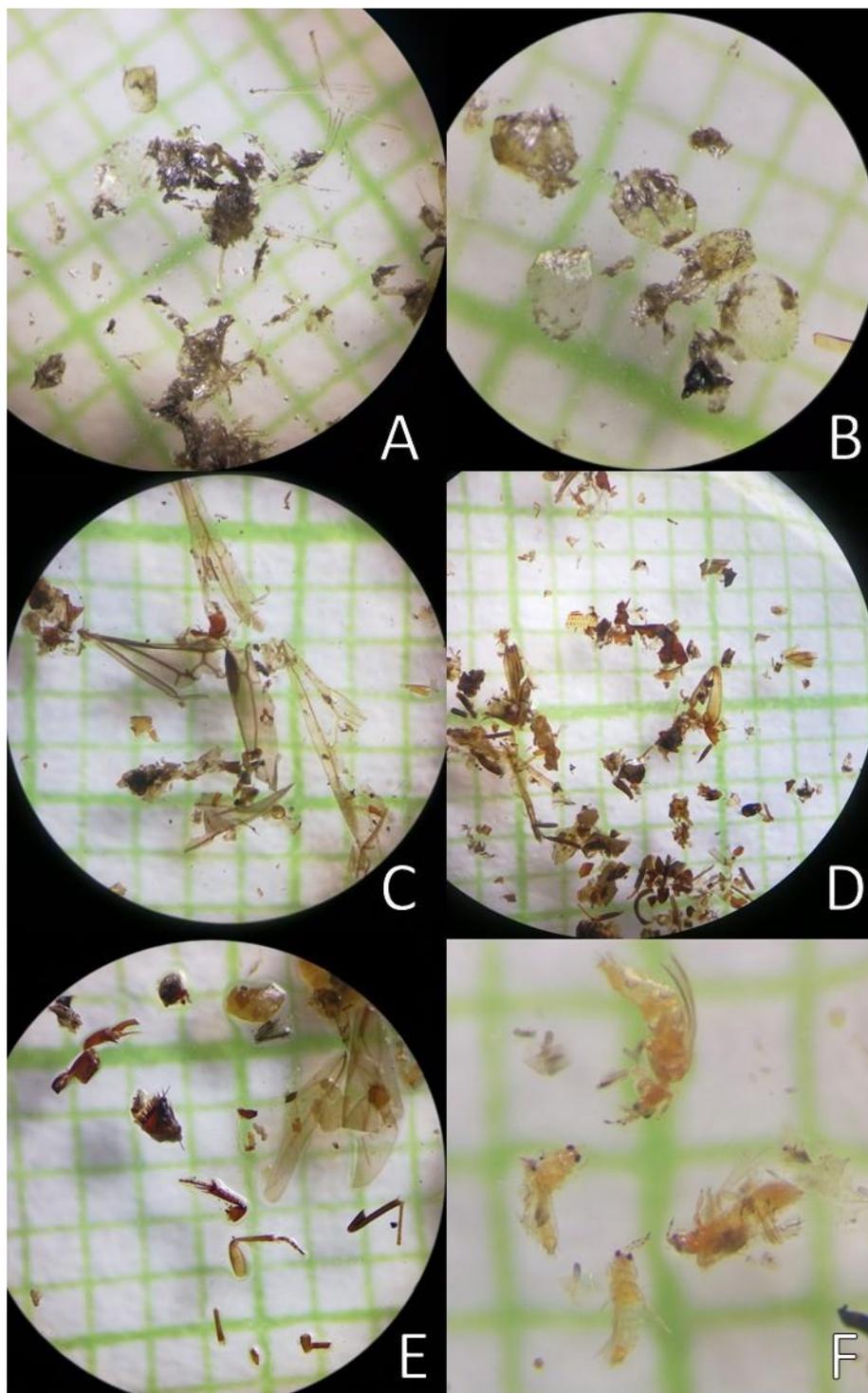
## 13. Anexos



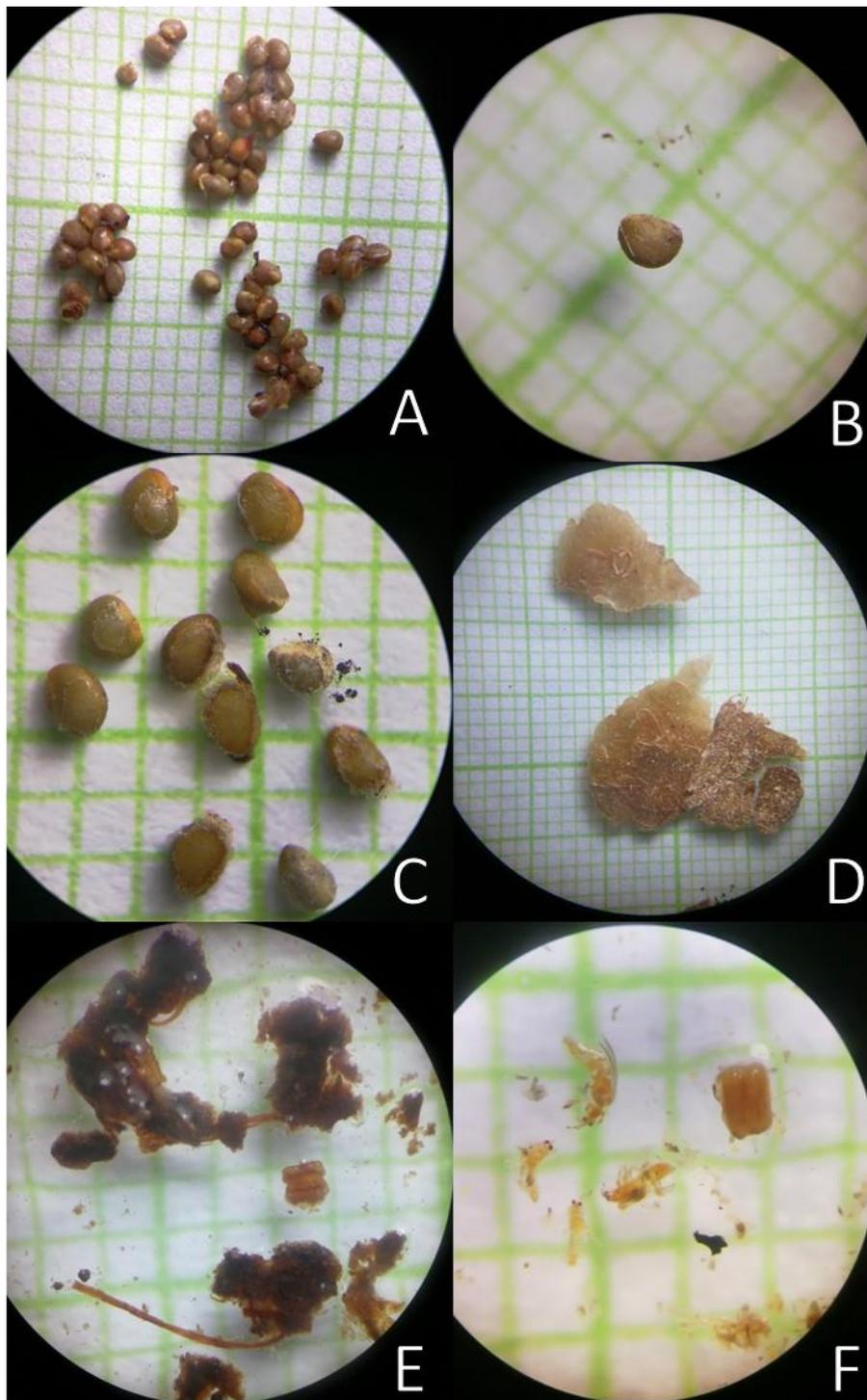
**Anexo 1.** Ubicación geográfica del Área de Usos Múltiples Hawaii (A), describiendo la cobertura de mangle que existe en el área según la especie de mangle que se ha reportado y la ubicación de sitios de captura (estrellas). Referencia geográfica respecto al departamento de Santa Rosa (B) y respecto a Guatemala (C). Elaboración propia a partir de información de CONAP (2016).

Boleta para registro de datos en capturas de murciélagos										
Número de Boleta:						Encargados:				
Fecha:		Horario de muestreo:								
Info. Del lugar:										
No.	Hora	Peso (g)	Sexo (Mas-Fem)	Edad (J, Sub, A)	Marca	AB	Cola (L-C-B)	Tibia	OTROS	ESPECIE
1										
2										
3										
4										
5										
6										
7										
8										
9										
10										
11										
12										
13										
14										
15										
16										
17										
18										
19										
20										
21										
22										
23										
24										
25										

**Anexo 2.** Ejemplo de boleta para registro de datos en campo. Elaboración propia.



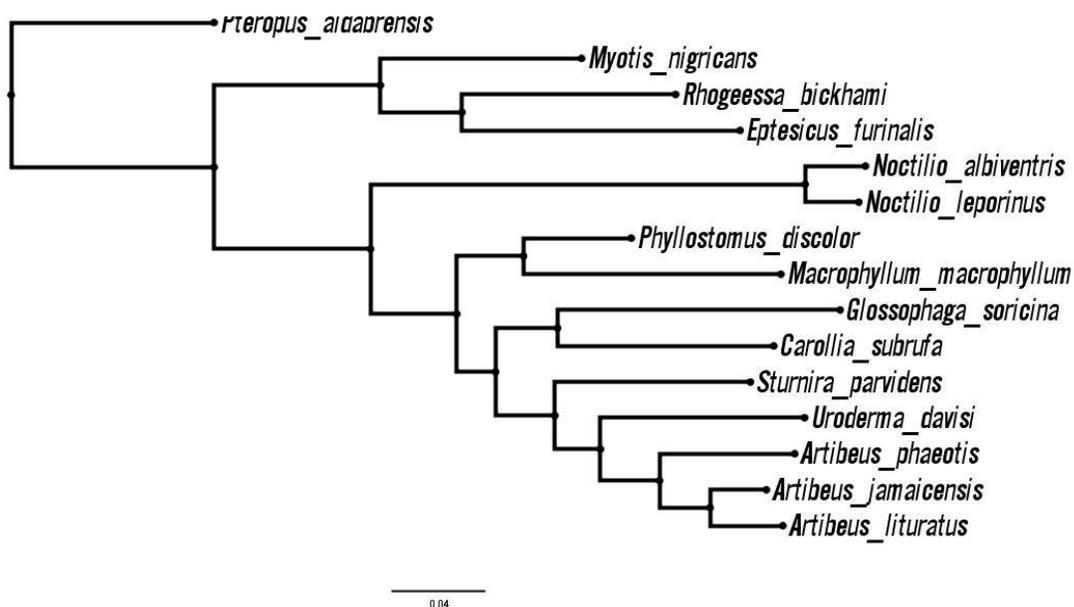
**Anexo 3.** Restos encontrados en excretas con rasgos animalívoros. A= Huesos (*N. leporinus*); B= Escamas (*N. leporinus*); C= Alas de insecto (*R. bickhami*); D= Tarsos de insecto (*E. furinalis*); E= Tarsos de insecto (*N. albiventris*); F= Insectos parcialmente digeridos (*G. soricina*).



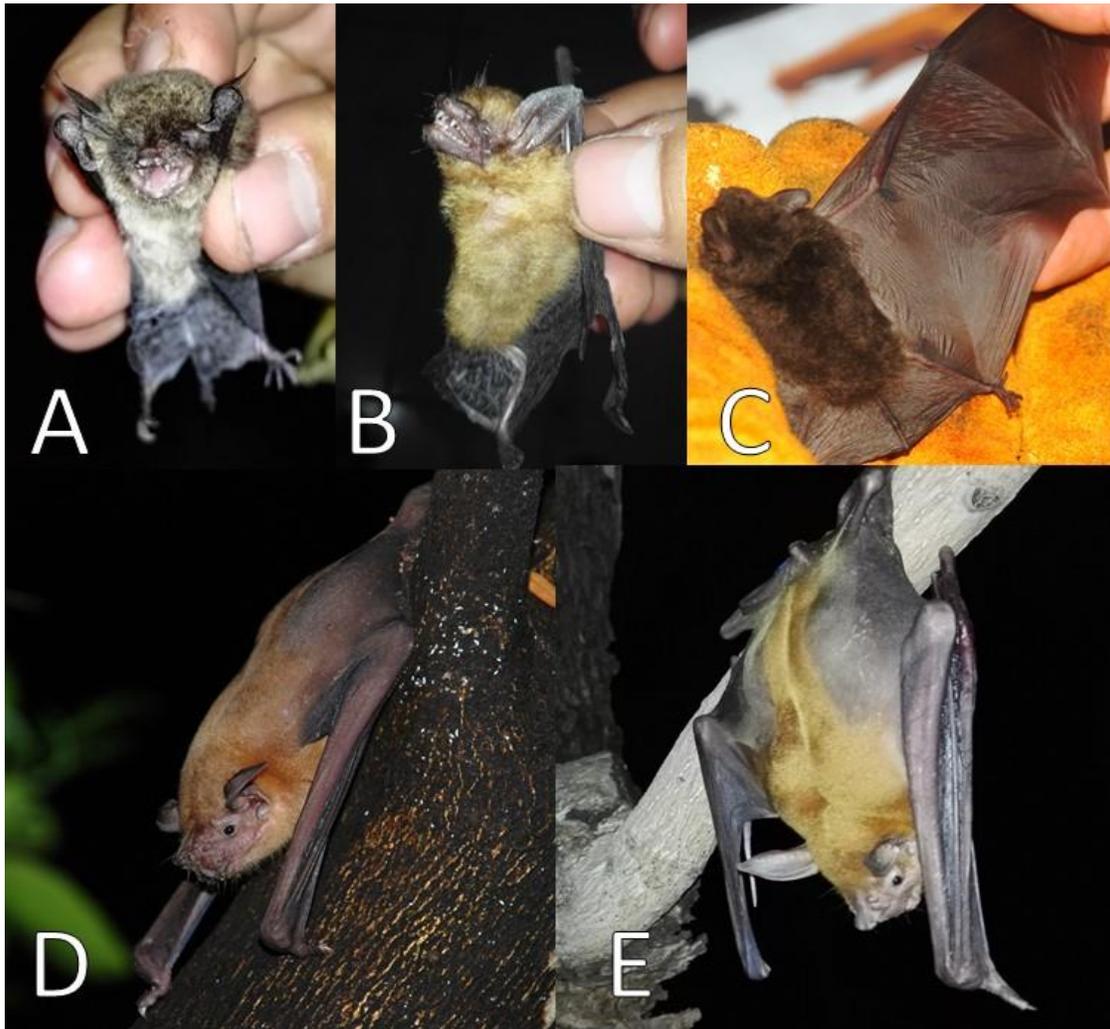
**Anexo 4.** Restos encontrados en excretas con rasgos herbívoros. A= Semillas (*A. jamaicensis*); B= Semilla (*N. leporinus*); C= Semillas (*U. davisii*); D= Fibras vegetales (*P. discolor*); E= Estambres (*G. soricina*); F= Antera e insectos parcialmente digeridos (*G. soricina*).

**Anexo 5.** Lista de secuencias de citocromo b (cytb) utilizadas para el análisis de filogenias y señal filogenética, ordenadas alfabéticamente.

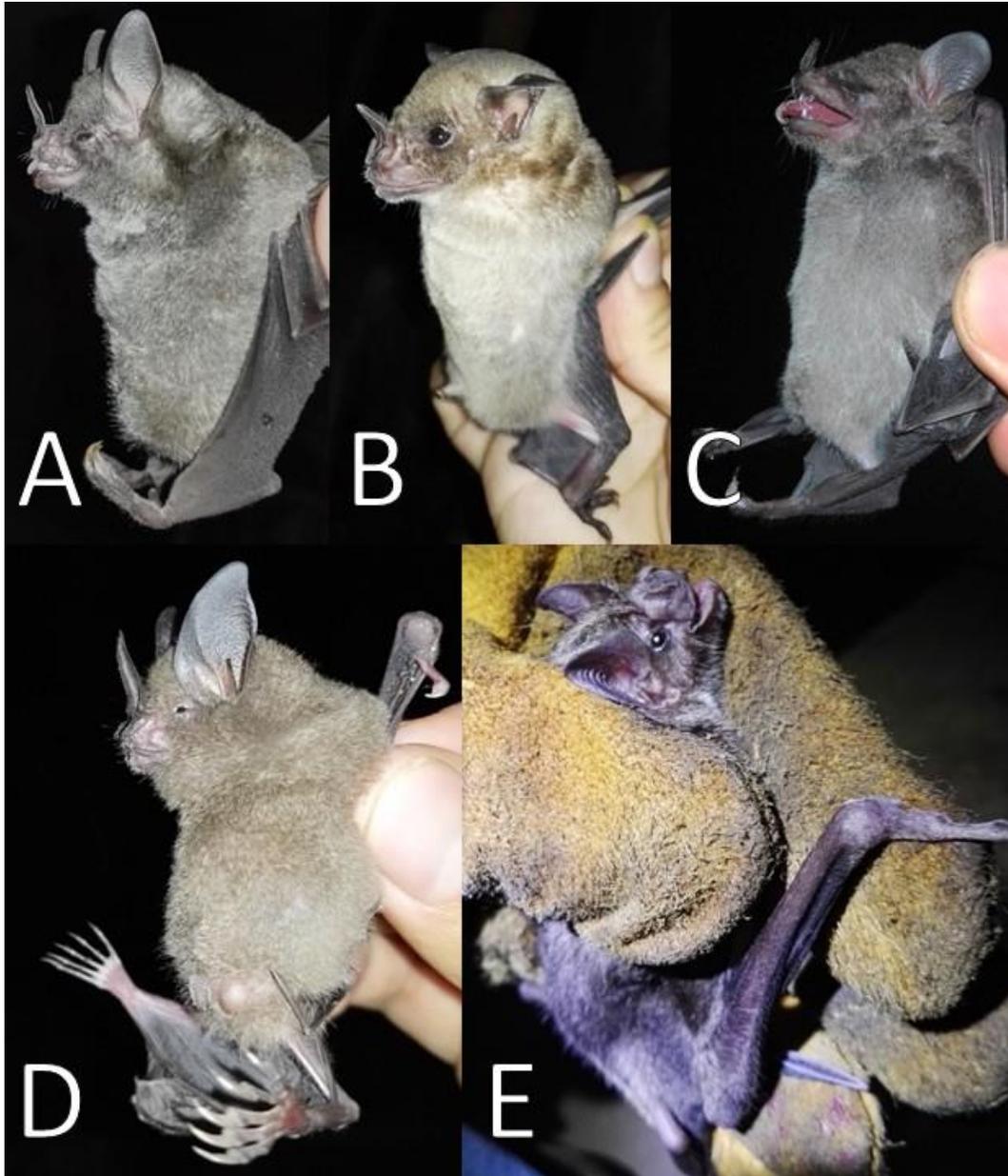
Especie	Número de acceso en GenBank	Fuente geográfica
<i>Artibeus jamaicensis</i>	AY382786.1	Chiapas, México
<i>Artibeus lituratus</i>	AY684729.1	Playitas, Honduras
<i>Artibeus phaeotis</i>	U66514.1	Managua, Nicaragua
<i>Carollia subrufa</i>	AF187024.1	El Refugio, Ahuachapan , El Salvador
<i>Eptesicus furinalis</i>	EU786865.1	Guarico, Venezuela
<i>Glossophaga soricina</i>	AF382867.1	Zacapa, Guatemala
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	FJ155484.1	Bolívar, Venezuela
<i>Myotis nigricans</i>	JX130489.1	Veracruz, México
<i>Noctilio albiventris</i>	AF330805.1	Bolivar, El Manteco, Venezuela
<i>Noctilio leporinus</i>	JX235604.1	Chiapas, México
<i>Phyllostomus discolor</i>	HM470157.1	-
<i>Pteropus aldabrensis</i>	FJ561394.1	Seychelles, África
<i>Rhogeessa bickhami</i>	EF222380.1	San Salvador, El Salvador
<i>Sturnira parvidens</i>	KC753866.1	Tikal, Petén, Guatemala
<i>Uroderma bilobatum</i>	AY169911.1	La Paz, La Herradura, El Salvador



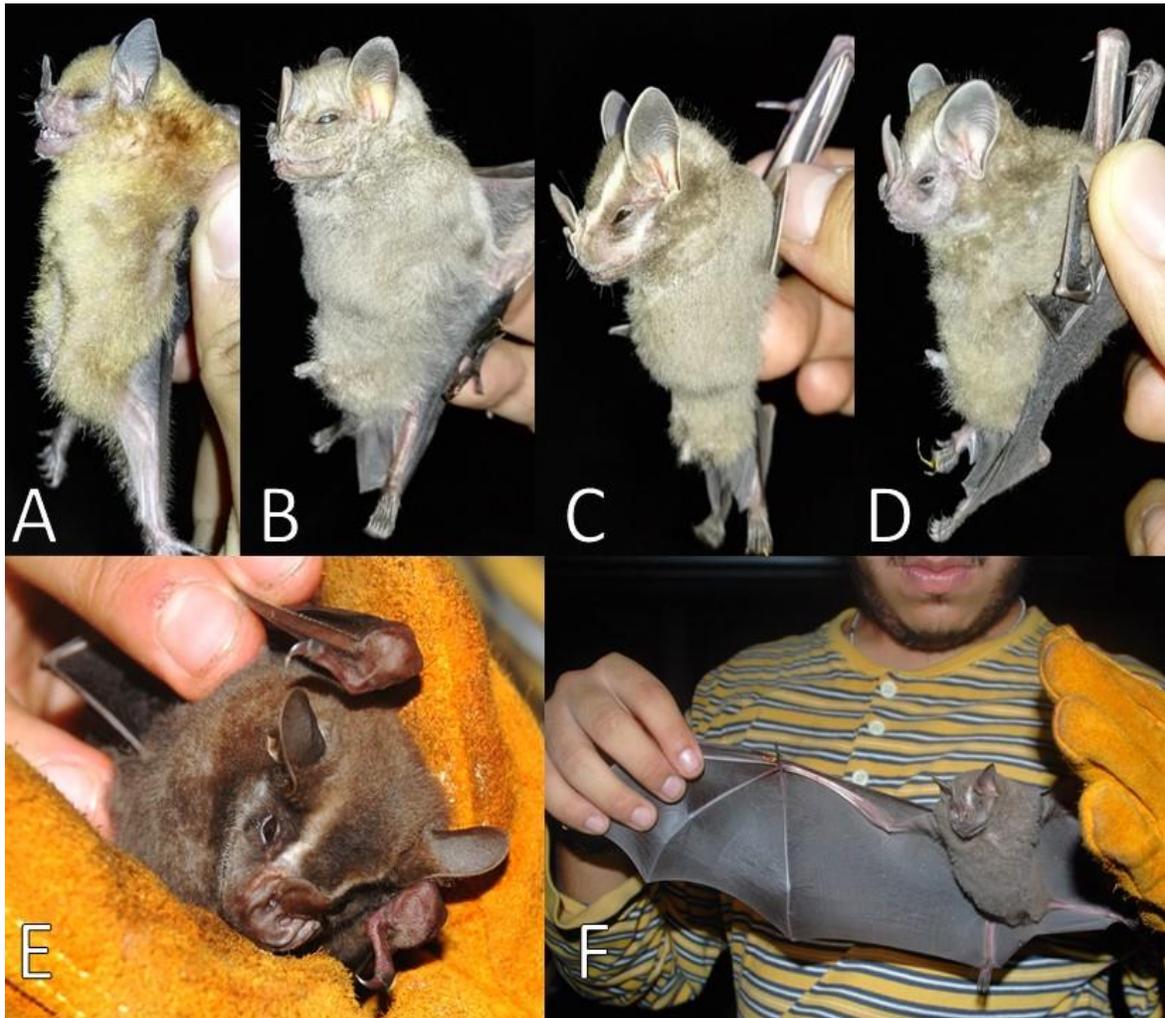
**Anexo 6.** Árbol filogenético obtenido a partir de secuencias utilizadas, describiendo relaciones entre las especies utilizadas para el análisis. Elaboración propia.



**Anexo 7.** Fotografías de individuos de las especies de Vespertilionidae y Noctilionidae en el AUMH. A= *Myotis nigricans*; B= *Rhogeessa bickhami*; C= *Eptesicus furinalis*; D= *Noctilio albiventris*; E= *Noctilio leporinus*.



**Anexo 8.** Fotografías de individuos de las especies de Phyllostomidae en el AUMH. A= *Carollia subrufa*; B= *Phyllostomus discolor*; C= *Glossophaga soricina*; D= *Macrophyllum macrophyllum*; E= *Desmodus rotundus*.



**Anexo 9.** Fotografías de individuos de las especies de Phyllostomidae (Stenodermatinae) en el AUMH. A= *Sturnira parvidens*; B= *Chiroderma salvini*; C= *Uroderma bilobatum*; D= *Artibeus phaeotis*; E= *Artibeus jamaicensis*; F= *Artibeus lituratus*.



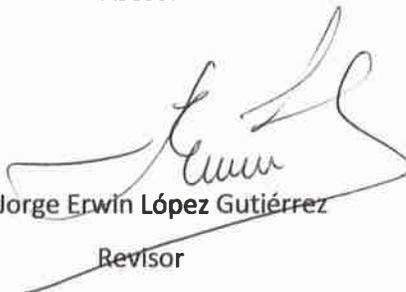
César Estuardo Fuentes Montejo

Autor



Dr. Sergio Guillermo Pérez Consuegra

Asesor



Dr. Jorge Erwin López Gutiérrez

Revisor



Dr. Sergio Alejandro Melgar Valladares

Director

Escuela de Biología



M.A. Pablo Oliva

Decano

Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia