

Análisis del nicho trófico de la comunidad de murciélagos del Parque Nacional Laguna Lachuá: un enfoque ecomorfológico

Trujillo L y López J
Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia
Universidad de San Carlos de Guatemala.
bioluis420@gmail.com

Resumen

Una forma de clasificar y describir la estructura trófica de una comunidad de murciélagos es mediante la identificación de grupos de especies definidos en base a los patrones de obtención y utilización del recurso trófico. Se documentó 24 especies de murciélagos en el Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL), Cobán, Alta Verapaz, correspondientes al 84% de la asíntota estimada (28.45 especies) mediante el modelo asíntótico de Clench. No se documentó el consumo de recurso alimentario de tres especies, por lo que únicamente se relacionó la morfología alar y los ítems de dieta consumidos de 21 especies con el fin de explorar las relaciones morfológicas y ecológicas dentro del ensamble. Se agruparon las especies en cuatro gremios funcionales basados en el análisis de componentes principales de los parámetros alares (carga alar, relación de forma e índice de la forma de la punta alar) y la dieta: insectívoros aéreos de espacios cerrados (4 especies), insectívoros acechadores (4 especies), carnívoros (1 especie) y frugívoros (12 especies). La repartición del recurso trófico en las especies frugívoras esta dado principalmente por el consumo de alimentos, todas las especies de este gremio poseen capacidades y características similares de vuelo con leves diferencias en la velocidad y maniobrabilidad. La mayoría de las especies se alimentó de cuatro géneros de plantas: *Piper*, *Ficus*, *Cecropia* y *Vismia*. El consumo de frutos reveló un grupo de especies que se alimentó principalmente de plantas de los géneros *Piper* y *Vismia* y otro grupo de especies que se alimentó principalmente de plantas de los géneros *Ficus* y *Cecropia*. En contraste, la repartición del recurso trófico en las especies insectívoras está dado por la estrategia de forrajeo. La mayoría de las especies se alimentó principalmente de coleópteros, complementando su dieta con otros elementos menos comunes. Los resultados sugieren que diferentes estrategias de forrajeo y la selectividad trófica permiten la coexistencia entre especies y juegan un papel importante en la estructuración de las comunidades de murciélagos

Palabras clave: Ecomorfología; nicho trófico; murciélagos; Parque Nacional Laguna de Lachuá.

Trophic Niche Analysis of the Bat Community at Laguna Lachuá National Park, Guatemala: an Eco morphological Approach

One way to classify and describe the trophic structure of a bat community is to identify groups of species based on the obtaining and utilization of trophic resources. Twenty four bat species were documented at Laguna Lachuá National Park, Cobán, Alta Verapaz, corresponding to 84% of the asymptote (28.45 species) estimated by the asymptotic Clench model. Food consumption could not be documented for three species. Hence, wing morphology and food items consumed were related only for 21 bat species in order to explore interspecific morphological and ecological relationships within the assemblage. The species were grouped in four functional ensembles supported by the principal component analysis of the wing parameters (wing loading, aspect ratio, wing tip shape index) and diet: narrow-space aerial insectivorous (4 species), gleaning insectivorous (4 species), carnivores (1 species) and frugivorous (12 species). The resource partitioning in the frugivorous species is mainly given by the food consumption; all the species in this group has similar characteristics and capability of flight, with smooth differences on flight speed and maneuverability. Most of the species fed primarily on four plant genera: *Piper*, *Ficus*, *Cecropia* and *Vismia*. Fruit consumption reveals a group of species that fed mainly on *Piper* and *Vismia* and other group that fed mainly on *Ficus* and *Cecropia* (≥ 0.5). In contrast, the resource partitioning in the insectivorous species is mainly given by the foraging strategy; the food consumption in this group does not reveal any particular pattern. Most of the species fed primarily on coleopterans, supporting their diets with other less common items. The results indicate that different foraging strategies and trophic selection allows the coexistence within species and plays a great role in the structure of local bat communities.

Key words: Eco morphological; trophic niche; bat; Laguna Lachuá National Park

Introducción

La estructura de una comunidad está influenciada por todas las diferentes vías mediante las cuales los organismos de dicha comunidad se relacionan e interactúan entre ellos, y por las propiedades que emergen de dichas interacciones; diversidad de especies, abundancia relativa, estructura trófica y flujo de energía, son algunas de ellas. En la práctica, es imposible estudiar a las comunidades completas, por lo que estas se dividen en grupos de comunidades delimitadas taxonómicamente, por ejemplo, comunidades de peces, aves, lagartijas, etc. (Pianka, 1973). El presente trabajo se enfocó en la comunidad de murciélagos del Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL).

La región neotropical tiene la mayor riqueza de especies de murciélagos en el mundo. En Guatemala se ha descrito que 97 especies de murciélagos habitan en su territorio, lo cual consiste en alrededor del 50% de la fauna de mamíferos reportados para el país (McCarthy y Pérez, 2006; Pérez, *et al.*, 2012). Esta asombrosa diversidad de especies se ve reflejada en comunidades tróficamente diversas, incluyendo especies que se alimentan de insectos, frutas, néctar, vertebrados y sangre (Fenton, *et al.*, 1992). Las peculiares características de las comunidades de murciélagos neotropicales han sido el motivo por el cual numerosos investigadores se han centrado en evaluar los aspectos que regulan la coexistencia de las especies dentro de una comunidad (Arita, 1997;

Kalko, 1998; Sampaio, *et al.*, 2003; Fleming, 1986; Aguirre, 2002); sin embargo, la manera en cómo los diferentes factores influyen en las relaciones interespecíficas aún no se encuentra totalmente clara.

La presente investigación se centró en evaluar los patrones de utilización del recurso trófico por parte de un ensamble de 21 especies de murciélagos que habitan en el PNLL. Se identificó diferentes gremios funcionales a través del análisis de la morfología alar y sus implicaciones en las estrategias de forrajeo y la selectividad trófica por parte de las diferentes especies de murciélagos. Se determinó que las estrategias de forrajeo y la selectividad trófica tienen fuertes implicaciones en la estructura trófica de la comunidad de murciélagos del PNLL.

Materiales y Métodos

Área de Estudio

El área de estudio se ubicó en el Municipio de Cobán, Departamento de Alta Verapaz, específicamente en el Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL), el cual se encuentra en una de las zonas con mayor precipitación y humedad de Guatemala.

Captura de Murciélagos

El método de colecta de los murciélagos consistió en colocar 5 redes de niebla de 12 m de longitud x 2.5 m de alto y 38 mm de apertura de malla en diferentes sitios del parque durante un período de 5 horas. Se capturaron murciélagos 5 noches por

mes durante 6 meses correspondientes a la temporada lluviosa (junio – noviembre de 2012).

Colecta de Muestras

Para determinar el espacio trófico ocupado por las diferentes especies, se procedió a evaluar los diferentes ítems de dieta consumidos. El espacio morfológico se determinó a través de la morfología alar de las especies.

El análisis de la dieta de los murciélagos se llevó a cabo a través de la colecta de restos de alimento encontrados en las heces.

Para determinar las características y capacidades de vuelo de las diferentes especies de murciélagos, se registraron las siguientes medidas: área alar, área de la mano, área del brazo, envergadura, longitud del tercer dígito y la longitud del antebrazo. Las medidas de tamaño y forma que permiten estimar una serie de parámetros ecomorfológicos de acuerdo a las definiciones de Norberg y Rayner (1987), fueron: carga alar (CA), relación de forma (IFA) y el índice de la forma de la punta alar (IPA) (Norberg y Rayner 1987).

Análisis de Datos

Captura de Murciélagos

Se realizó una curva de acumulación de especies que permitió estimar la riqueza potencial del sitio (Moreno, 2001), se ajustaron los datos aleatorizados al modelo asintótico de Clench (Moreno y

Halffter, 2000; Jiménez y Hortal, 2003). La abundancia relativa de cada especie capturada se determinó con base en la relación entre la frecuencia de aparición de las especies y el esfuerzo de captura y se desplegó mediante una curva de rango abundancia.

Análisis de la Dieta

Para cada murciélago se determinó la frecuencia de aparición de cada ítem identificado en la dieta. Se estimó la amplitud del nicho trófico de cada especie mediante la medida de Levins estandarizada (Krebs, 1998). En cada gremio se examinó el traslape de nicho trófico entre las especies a través del índice de MacArthur y Levins modificado por Pianka (Krebs, 1998).

Análisis de la Morfología

Para cada uno de los parámetros morfológicos (CA; IPA; IFA) se calcularon valores medios y de desviación estándar. Los datos fueron transformados a su forma logarítmica (log). Para analizar el espacio morfológico ocupado por cada especie se realizó un Análisis de Componentes principales (ACP) (Quinn y Keough, 2002).

Análisis Ecomorfológico

Con base en los resultados de la dieta y la morfología se identificó a los diferentes gremios funcionales presentes en la comunidad de murciélagos del PNLL.

Resultados

Composición de la comunidad de murciélagos

Se capturó un total de 501 individuos pertenecientes a 24 especies, la familia mejor representada fue Phyllostomidae (20 especies), seguido por Mormoopidae (2 especies) y Emballonuridae y Vespertilionidae (1 especie). Se realizó un esfuerzo efectivo de 8,748 m. hr. red (27 unidades de esfuerzo), obteniendo un

total de 0.0573 capturas de murciélagos por m. hr. red.

Las especies más abundantes en relación al esfuerzo de captura fueron *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. watsoni*, consideradas como muy comunes. *C. perspicillata*, *C. sowellii* y *P. parnellii* también fueron considerablemente abundantes. La distribución de la abundancia relativa de las diferentes especies se refleja en la curva de rango abundancia (Figura 1).

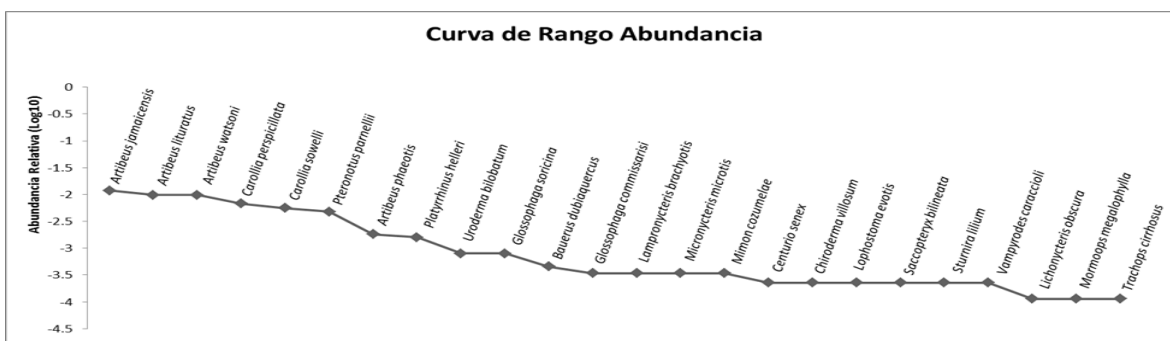


Figura 1. Curva de rango abundancia de las 24 especies de murciélagos registrados entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

Curva de acumulación de especies

Para determinar si el esfuerzo de captura fue suficiente para obtener un inventario confiable de las especies del PNLL, se realizó una curva de acumulación de especies basada en los parámetros y predicciones del modelo de Clench ($S(t) = at / (1+bt)$). Se obtuvo una tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del muestreo (a) de 5.14 y un valor de 0.18 para el parámetro relacionado con la forma de la acumulación de nuevas especies durante el muestreo (b). Con base a estos

parámetros, se estimó que la curva alcanza su asíntota (a/b) a las 28.5 especies. El valor del coeficiente de determinación (r^2) es de 0.99, lo cual indica un buen ajuste de los datos al modelo.

Las 24 especies de murciélagos capturadas corresponden al 84% de la asíntota estimada (28.5 especies) (Figura 2). Para completar un nivel satisfactorio de la fauna total de murciélagos (95%), se estima que se necesitan 105 unidades de esfuerzo o completar un total de 34,020 m. hr. red. La pendiente de la curva de

acumulación de especies a las 27 unidades de esfuerzo es de 0.006. Esta pendiente al ser menor de 0.1, indica que

se ha logrado un inventario bastante completo y fiable.

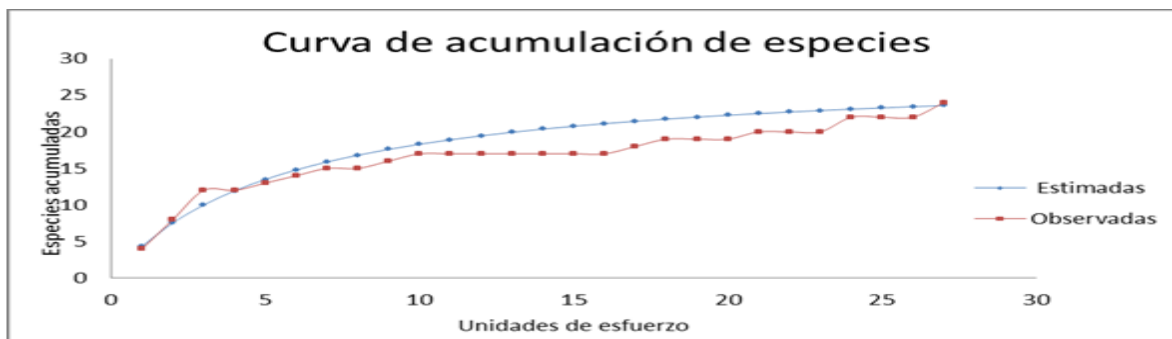


Figura 2. Curva de acumulación de especies ajustada a la función del modelo de Clench. En el eje X se muestra el esfuerzo de muestreo. El eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo. 1 unidad de esfuerzo = 324 m. hr. red.

Hábitos alimentarios

De los 501 murciélagos capturados, se tomó 250 muestras de heces y 12 muestras tomadas del pelo. De las muestras de heces 195 corresponden a murciélagos que se alimentaron de frutos, 56 corresponden a murciélagos que se alimentaron de insectos y dos corresponden a murciélagos que se alimentaron de vertebrados. En las 12 muestras tomadas del pelo no se encontró consumo de recursos florales.

Frugívoros

Se documentó un total de 12 especies de murciélagos frugívoros, todas las especies pertenecen a la familia Phyllostomidae; cabe mencionar que 10 especies poseen hábitos principalmente frugívoros (subfamilias Stenodermatinae con 8 especies y Carrollinae con 2 especies) y dos especies que aparentan ser frugívoros estacionales (subfamilia Glossophaginae).

Se documentó un total de 31 elementos en la dieta de las 12 especies de murciélagos que consumieron frutos. Los elementos en la dieta de las diferentes especies pertenecen a las familias: Moraceae (6 especies), Piperaceae (5 especies), Melastomataceae (3 especies), Cecropiaceae (3 especies), Clusiaceae (2 especies), Solanaceae (2 especies), Sapotaceae (2 especies) y Anacardiaceae (1 especie).

Cuatro géneros de plantas (*Ficus*, *Cecropia*, *Piper* y *Vismia*) constituyeron la mayor parte de la dieta de la mayoría de las especies. Se observó que existió un consumo diferencial, en el cual un grupo de especies se alimentó en mayor proporción de plantas de los géneros *Ficus* y *Cecropia* (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *P. helleri*, *U. bilobatum*) y otro grupo de especies que se alimentó en mayor proporción de plantas de los géneros *Piper* y *Vismia* (*C. perspicillata*, *C. sowelli*, *A. watsoni*) (Tabla 1).

Tabla 1. Consumo diferencial expresado en proporción de los cuatro géneros principales de plantas consumidos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

	n	<i>Ficus</i>	<i>Cecropia</i>	<i>Piper</i>	<i>Vismia</i>
<i>C. perspicillata</i>	37	0.06	0.05	0.22	0.57
<i>C. sowelli</i>	31	0.03	0.06	0.49	0.42
<i>A. watsoni</i>	16	0.12	0.12	0.31	0.13
<i>A. jamaicensis</i>	27	0.37	0.37	0.04	0.04
<i>A. lituratus</i>	25	0.28	0.56	0	0.08
<i>A. phaeotis</i>	4	0.25	0.25	0.25	0
<i>P. helleri</i>	4	0	1	0	0
<i>U. bilobatum</i>	5	0.4	0.2	0.2	0.2
<i>Ch. villosum</i>	1	1	0	0	0

Las especies del género *Artibeus* son las que presentan los valores más altos de amplitud de nicho trófico estimado con la medida de Levinz estandarizada, en el siguiente orden: *A. watsoni*, seguido por *A. jamaicensis* y *A. lituratus* respectivamente. El valor más bajo de amplitud de nicho fue para *Ch. villosum*. Las especies que presentaron un mayor traslape de nicho alimentario fueron *C. sowelli* y *C. perspicillata* (0.80) seguidas de *A. lituratus* y *P. helleri* (0.74) y *A. jamaicensis* y *A. lituratus* (0.73).

Insectívoros

Se documentó un total de 8 especies de murciélagos insectívoros. Pertenecen a las familias Phyllostomidae con 4 especies, Mormoopidae con 2 especies, Emballonuridae con 1 especie y Vespertilionidae con 1 especie.

Se documentó un total de 17 elementos en la dieta de las 8 especies de murciélagos que consumieron insectos. Los elementos

en la dieta de las diferentes especies pertenecen a los órdenes: Coleoptera, Hymenoptera, Homoptera, Plecoptera, Lepidoptera, Othoptera y Diptera.

Los resultados de amplitud de nicho trófico de las diferentes especies muestran que *P. parnellii* es la especie que presenta el valor más alto de la medida de Levinz estandarizada, seguido por las especies *M. microtis* y *M. cozumelae* respectivamente. El valor más bajo de amplitud de nicho fue para *M. megalophylla*. Las especies que presentaron un mayor traslape de nicho alimentario fueron *S. bilineata* y *M. megalophylla* (0.97) seguidas de *P. parnellii* y *L. evotis* (0.93) y *M. megalophylla* y *L. brachyotis* (0.91).

Carnívoros

Dos de las especies de murciélagos capturados consumieron vertebrados, estas fueron *L. brachyotis* y *T. cirrhosus* pertenecientes a la familia

Phyllostomidae. Dicho consumo se determinó en ambos casos a través del hallazgo de fragmentos de huesos en las heces.

Morfología alar

Se trazó el contorno del ala de 260 individuos de 24 especies de murciélagos. A partir de los contornos alares, se estimaron tres parámetros de forma y tamaño del ala de acuerdo con las definiciones de Norberg y Rayner (1987), (Carga alar; Índice de la forma alar, Índice de la punta alar).

Las especies que presentaron los valores más altos de Carga alar (CA) son *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *C. senex* y *V. caraccioli*, mientras que *S. bilineata*, *M. microtis*, *L. obscura* y *M. megalophylla* son las especies con menor CA. En cuanto al Índice de la forma alar (IFA) las especies que presentaron los valores más altos son *S. bilineata*, *S. lilium*, *M. megalophylla* y *G. soricina*, mientras que *L. evotis*, *M. cozumelae*, *M. microtis* y *L. brachyotis* son las especies con menor IFA. Finalmente, las especies que

presentaron los valores más altos del Índice de la punta alar (IPA) son *M. microtis*, *L. obscura*, *M. cozumelae*, *G. soricina* y *G. commissarisi*, mientras que *C. senex*, *M. megalophylla*, *S. lilium* y *P. parnellii* son las especies con menor IPA.

Análisis de componentes principales

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) empleando los valores medios de los tres parámetros alares estimados (CA, IFA, IPA) para las diferentes especies; los valores fueron transformados a su forma logarítmica. Los factores considerados para el análisis son el CP1 con el 49.87 % de la varianza y el CP2 con el 34 % de la varianza; en conjunto explican el 83.87 % de la varianza. El CP3 no fue tomado en cuenta debido a que presenta una varianza explicativa menor al 20 % (Tabla 2). El CP1 tiene una correlación positiva con el IPA y una correlación negativa con la CA y el IFA, mientras que el CP2 tiene una correlación positiva con el IFA y una correlación negativa con la CA (Tabla 3 y Figura 3).

Tabla 2. Varianza explicada por los tres factores del análisis de componentes principales de los parámetros alares.

	CP1	CP2	CP3
Eigenvalor	1.496	1.02	0.484
Variabilidad (%)	49.87	34.002	16.129
% acumulado	49.87	83.871	100

Tabla 3. Correlaciones entre los parámetros alares y los factores considerados en el análisis de componentes principales de los parámetros alares.

	CP1	CP2
CA (Newtons/m ²)	-0.628	-0.688
IFA	-0.582	0.739
IPA	0.873	-0.003

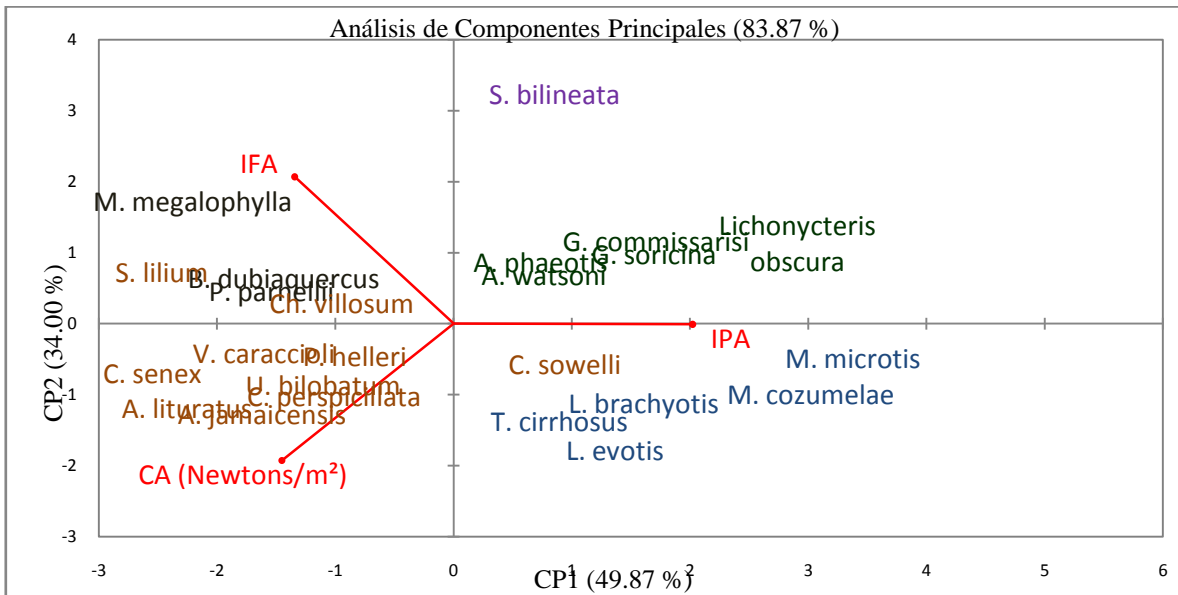


Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) de los parámetros alares de las 24 especies de murciélagos registradas entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá. Cada color corresponde a uno de los grupos identificados.

Ecomorfología

Mediante la integración de la información de la morfología alar y los hábitos alimentarios de las diferentes especies se realizaron inferencias acerca de las capacidades del vuelo y de las posibles estrategias de forrajeo. Se agrupó a las especies en cuatro gremios funcionales: *insectívoros aéreos de espacios cerrados*, *insectívoros asechadores*, *carnívoros* y *frugívoros*.

Discusión

En el Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL) coexisten por lo menos 24 especies de murciélagos. Esta cifra corresponde al 23.5 % de los murciélagos reportados para el territorio guatemalteco (McCarthy y Pérez, 2006; Pérez, y otros 2012). Las especies registradas pertenecen a cuatro familias y 19 géneros. El 83.33 % (20) de las especies pertenecen a la familia Phyllostomidae y el 16.66 % restante pertenecen a las familias Mormoopidae (2),

Emballonuridae (1) y Vespertilionidae (1). El modelo de Clench predice que la curva alcanza su asíntota a las 28.5 especies para el PNLL. El valor de la asíntota corresponde a la riqueza total de murciélagos estimada para el sitio, por lo que se registró el 84% de la riqueza esperada (Moreno y Halfpeter 2000; Jiménez y Hortal, 2003). Cabe resaltar que la predicción de la riqueza de murciélagos para el PNLL solo toma en cuenta especies que pueden ser capturadas a través de redes de niebla a nivel del suelo, debido a que únicamente con este método se generó la distribución de las capturas a lo largo del período de muestreo.

Se obtuvo evidencia de la dieta del 87.5 % (21) de las especies de murciélagos capturadas. Se documentó un consumo diferencial entre las especies, encontrando especies que se alimentaron de frutos (12), insectos (8) y vertebrados (2). El patrón de utilización de los frutos fue diferente entre especies, la mayoría mostró un mayor consumo hacia ciertos géneros o especies de plantas. La selectividad de los murciélagos se refleja en la proporción de hallazgos de los diferentes ítems de dieta en las diferentes especies. Se identificó un grupo de especies que se alimentaron en mayor proporción de plantas de los géneros *Ficus* y *Cecropia*, otro grupo de especies que se alimentó en mayor proporción de plantas de los géneros *Piper* y *Vismia* y un grupo de especies que se pueden considerar como generalistas (Tabla 1). En cuanto a los murciélagos insectívoros, el orden de los coleópteros represento

alrededor del 50% de hallazgos en la dieta de todas las especies, con excepción de *M. microtis* que los coleópteros solo representaron alrededor del 30% de su dieta. Sin embargo, el patrón de utilización de los diferentes órdenes de insectos fue diferencial entre especies, la mayoría mostró un mayor consumo hacia uno o dos órdenes de insectos y complemento su dieta con otros órdenes.

Se identificaron cinco grupos en base a la distribución de las especies en los componentes principales. Un grupo constituido por las especies de talla grande y mediana de la subfamilia Stenodermatinae y las especies de la subfamilia Carrollinae (*A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *U. bilobatum*, *C. senex*, *V. caraccioli*, *P. helleri*, *Ch. villosum*, *S. liliun*, *C. perspicillata* y *C. sowellii*); otro grupo constituido por las especies de la subfamilia Phyllostominae (*T. cirrhosus*, *L. brachyotis*, *L. evotis*, *M. cozumelae* y *M. microtis*); otro grupo constituido por las especies de la subfamilia Glossophaginae y las especies de talla pequeña del género *Artibeus* (*L. obscura*, *G. soricina*, *G. commissarisi*, *A. watsoni* y *A. phaeotis*); otro grupo constituido por las especies de las familias Mormoopidae y Vespertilionidae (*P. parnelli*, *M. megalophylla* y *B. dubiaquercus*); y *S. bilineata* la cual no se agrupó con ninguna de las especies (Figura 3).

Con base en los resultados de la dieta y la morfología alar, se agrupó a las especies en cuatro gremios funcionales: *insectívoros aéreos de espacios cerrados*, *insectívoros asechadores*, *carnívoros* y

frugívoros. Los resultados sugieren que la morfología alar y sus implicaciones en las estrategias de forrajeo y la selectividad trófica de las diferentes especies juegan un rol importante en la estructuración de las comunidades de murciélagos. En el PNLL la estructura trófica de la comunidad de murciélagos muestra una clara separación entre especies zoófagas y especies fitófagas, al igual con lo reportado por Giannini y Kalko (2004) quienes evaluaron la estructura trófica de un ensamble de murciélagos phyllostomidos en la isla de Barro Colorado en Panamá.

Los datos recabados respaldan que las especies que coexisten en el PNLL difieren en los patrones de utilización del recurso trófico y que los diferentes grupos de murciélagos identificados utilizan diferentes mecanismos que permiten la coexistencia. En primer lugar como mecanismo de coexistencia general, la selectividad trófica nos permite clasificar a las especies en base a su dieta primaria. Dentro de esta clasificación, es posible explorar mecanismos de coexistencia específicos tales como la especialización trófica y la utilización de diferentes estrategias de forrajeo. Si bien la morfología alar y la dieta de las especies permiten realizar inferencias acerca de la estructura de la comunidad y de los patrones de coexistencia entre especies, es prudente seguir explorando los diferentes mecanismos que permiten que un alto número de especies coexistan en una misma localidad.

Agradecimientos

Se desea agradecer a Javier Rivas (Escuela de Biología) las sugerencias para el presente trabajo. Asimismo, se agradece a las autoridades del Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL) y Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP) por otorgar el permiso de Investigación N. 048/2012. Se agradece a todas las personas que colaboraron en la realización del trabajo de campo, en especial a Ricardo Gordillo y Elida Leiva y a todas las personas del PNLL que hicieron posible que se realizara el presente trabajo. Se agradece también a IDEA WILD por la donación de libros y equipo de trabajo.

Referencias

- Aguirre L. (2002). A structure of neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy*, 83: 775-784.
- Arita H. (1997). Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatán, México. *Journal of Animal Ecology*, 66, 83-97.
- Fenton M., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M., Merriman, C., Obrist, M., Syme, D. y Adkins, B. (1992). Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24, 440-446.

- Fleming T. (1986). The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59, 135-150
- Giannini N. y Kalko E. (2004). Trophic structure in a large assemblage of phyllostomids bats in Panama. *Oikos*, 105, 209-220.
- Jiménez A. y Hortal J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios ecológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. Zaragoza, España. 8, 151-161.
- Kalko E. (1998). Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101, 281-297.
- Krebs C. (1998). *Ecological Methodology*. Segunda edición. Addison Wesley Press. U.S.
- McCarthy, T. J. y S. G. Pérez. (2006). *Land and freshwater mammals of Guatemala: faunal documentation and diversity*. Cano, E. (ed.) En: Biodiversidad de Guatemala. Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala.
- Moreno C. y Halffter G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *British Ecological Society. Journal of Applied Ecology*. 37, 149-158.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.
- Norberg, U., y Rayner, J. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and Echolocation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 316, 335-427.
- Pérez, S., López, J. y McCarthy T. (2012). Five New records of bats for Guatemala, with comments on the check list of the country. *Chiroptera Neotropical*, 18, 1106-1110.
- Pianka E. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53-74.

Quinn G. y Keought M. (2002).
*Experimental design and data
analysis for biologist*. Cambridge
University Press. N.Y. USA.

Sampaio E., Kalko E., Bernard E.,
Rodríguez B. y Handley Ch.
(2003). A biodiversity assessment
of bats in a tropical lowland
rainforest of central Amazonia,
including methodological and
conservation considerations.
*Studies of Neotropical Fauna and
Environment*, 38, 17-31.