
Implementación de métodos complementarios para muestreo de murciélagos en un paisaje kárstico del centro–norte de Guatemala, Centroamérica

C. Kraker–Castañeda, L. Nuñez–Portales, A. L. Arévalo, S. G. Pérez–Consuegra

Kraker–Castañeda, C., Nuñez–Portales, L., Arévalo, A. L., Pérez–Consuegra, S. G., 2024. Implementación de métodos complementarios para muestreo de murciélagos en un paisaje kárstico del centro–norte de Guatemala, Centroamérica. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 22: 95–113. DOI: <https://doi.org/10.32800/amz.2024.22.0095>

Abstract

Implementation of complementary methods for bat sampling in a karstic landscape in central–northern Guatemala, Central America. The use of complementary sampling methods for bats is recommended to improve inventories of species. Here we performed direct and indirect sampling in caves, in the main river, and in various forest vegetation covers in a karst landscape in central–northern Guatemala. We determined efficiency and complementarity between methods. Using mist nets and with an effort of 2,670 m²h, we captured 296 individuals of 19 species. Using ultrasonic microphones and after 71 hours of recording, we obtained 1,598 effective files of 16 species/sonotypes. Using a harp trap and after 79 hours of operation, we captured 939 individuals of 12 species. In total, we report 34 species/sonotypes. Regarding the percentage of species richness sampled, according to an extrapolation to double the sampling effort, this varied between 69.8% and 91.5%, which we consider satisfactory. The percentages of complementarity between methods were over 70%, notably high between mist nets and ultrasonic microphones (91%). To date in Guatemala, inventories have been incomplete, mainly because they are biased by the use of mist nets and the capture of bats of the Phyllostomidae family. Training and implementation of non–extensively used methods such as acoustic detection is needed to improve our knowledge about this taxonomic group and provide fundamental information for conservation strategies.

Dataset published through [GBIF](https://doi.org/10.15470/3vcvof) (DOI: [10.15470/3vcvof](https://doi.org/10.15470/3vcvof)).

Key words: Harp trap, Karstic caves, Lanquín, Mist nets, Riparian environments, Ultrasonic microphones

Resumen

Implementación de métodos complementarios para muestreo de murciélagos en un paisaje kárstico del centro–norte de Guatemala, Centroamérica. El uso de métodos complementarios de muestreo para murciélagos es recomendable para mejorar los inventarios de especies. En este estudio implementamos muestreo directo e indirecto en cuevas, en el río principal y en distintas coberturas de vegetación forestal en un paisaje kárstico del centro–norte de Guatemala, y determinamos la eficiencia y complementariedad entre métodos. Con redes de niebla y un esfuerzo de 2.670 m²h, capturamos un total de 296 individuos de 19 especies; con micrófonos ultrasónicos y un esfuerzo de 71 horas de grabación, obtuvimos 1.598 archivos efectivos de 16 especies/sonotipos; y con una trampa de arpa y un esfuerzo de 79 horas de operación, capturamos 939 individuos de 12 especies. En total, reportamos 34 especies/sonotipos. Con respecto al porcentaje de la riqueza de especies muestreada, según una extrapolación al doble del esfuerzo de muestreo, este varió entre 69,8% y 91,5%, lo cual consideramos satisfactorio. Los porcentajes de complementariedad entre métodos resultaron superiores al 70%, y fue notablemente alto entre redes de niebla y micrófonos ultrasónicos (91%). En el país, los inventarios han sido particularmente incompletos, porque están sesgados al uso de redes de niebla y, por ende, a la captura de murciélagos de la familia Phyllostomidae. Es necesaria la capacitación e implementación de métodos que no son utilizados extensivamente, como la detección acústica, para mejorar el conocimiento sobre este grupo taxonómico y brindar información fundamental para las estrategias de conservación.

Datos publicados en [GBIF](https://doi.org/10.15470/3vcvof) (DOI: [10.15470/3vcvof](https://doi.org/10.15470/3vcvof)).

Palabras clave: Trampa de arpa, Cuevas kársticas, Lanquín, Redes de niebla, Ambientes ribereños, Micrófonos ultrasónicos

Resum

Implementació de mètodes complementaris per a mostrejar ratpenats en un paisatge càrstic del centre–nord de Guatemala, a Centreamèrica. És recomanable emprar mètodes complementaris per a mostrejar ratpenats amb l'objectiu de millorar els inventaris d'espècies. En aquest estudi implementem el mostreig directe i l'indirecte en coves, al riu principal i en diferents cobertures de vegetació forestal en un paisatge càrstic del centre–nord de Guatemala, i determinem l'eficiència i la complementarietat entre mètodes. Amb xarxes japoneses i un esforç de 2,670 m²h, vam capturar un total de 296 individus de 19 espècies; amb micròfons ultrasònics i un esforç de 71 hores d'enregistrament, vam obtenir 1.598 arxius efectius de 16 espècies/sonotips; i amb un parany d'arpa i un esforç de 79 hores d'operació, vam capturar 939 individus de 12 espècies. En total, vam registrar 34 espècies/sonotips. Pel que fa al percentatge de la riquesa d'espècies mostrejada, segons una extrapolació al doble de l'esforç de mostreig, va variar entre el 69,8% i el 91,5%, cosa que considerem satisfactòria. Els percentatges de complementarietat entre mètodes van resultar superiors al 70%, i va ser notablement elevat el de xarxes japoneses i micròfons ultrasònics (91%). Al país, els inventaris han resultat particularment incomplets, perquè estan esbiaixats a l'ús de xarxes japoneses i, per tant, a la captura de ratpenats de la família Phyllostomidae. Cal la capacitació i implementació de mètodes que no s'empren de manera extensiva, com ara la detecció acústica, per a millorar el coneixement sobre aquest grup taxonòmic i aportar informació fonamental per a les estratègies de conservació.

Dades publicades a [GBIF](https://doi.org/10.15470/3vcvof) (DOI: [10.15470/3vcvof](https://doi.org/10.15470/3vcvof)).

Paraules clau: Parany d'arpa, Coves càrstiques, Lanquín, Xarxes japoneses, Ambients ribereños, Micròfons ultrasònics

Received: 17/05/2024; Conditional acceptance: 21/06/2024; Final acceptance: 01/10/24

Cristian Kraker Castañeda, *El Colegio de la Frontera Sur, Oficina de Enlace, Parque Científico y Tecnológico de Yucatán, km. 5.5, carretera Sierra Papacal – Chuburná Puerto, 97302 Mérida, Yucatán, México.*– Lourdes Nuñez–Portales y Sergio G. Pérez Consuegra, *Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala, edificio T–10, segundo nivel, Ciudad Universitaria, zona 12, 01012 Ciudad de Guatemala, Guatemala.*– Ana Lucía Arévalo, *Sistemas de Estudios de Posgrado, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca, 11501–2060 San José, Costa Rica.*

Corresponding author: Cristian Kraker–Castañeda. E–mail: cristian.kraker@ecosur.mx

ORCID ID: C. Kraker–Castañeda: 0000-0002-4105-3876; L. Nuñez–Portales: 0009-0008-1265-3072; A. L. Arévalo: 0000-0002-9061-3913; S. G. Pérez Consuegra: 0000-0001-6762-3569

Introducción

Los murciélagos son considerados indicadores biológicos; son sensibles a la perturbación, por ejemplo, originada por actividades humanas, y su presencia o ausencia, o los cambios de abundancia y dominancia de algunas especies, pueden indicar efectos negativos en el ambiente (Medellín *et al.*, 2000; Medellín y Víquez, 2014). Los métodos desarrollados para el muestreo de estos mamíferos permiten la obtención de una gran cantidad de datos en relativamente poco tiempo, por lo que suelen ser considerados en las evaluaciones ecológicas rápidas. Sin embargo, está comprobado que los distintos métodos de muestreo están sesgados al registro de distintas familias taxonómicas, en respuesta a los rasgos de vuelo y las características de ecolocalización (por ejemplo, vuelo bajo vs. vuelo alto o intensidad baja vs. intensidad alta, respectivamente), que convergen filogenéticamente y representan adaptaciones al ambiente (Kalko *et al.*, 2008; MacSwiney *et al.*, 2008; Silva Mancini *et al.*, 2022).

En Guatemala, el conocimiento sobre los murciélagos se basa principalmente en datos obtenidos mediante el uso de redes de niebla. Este método está sesgado al registro de murciélagos de la familia Phyllostomidae (murciélagos de hoja nasal), cuyas especies impactan en las mallas por su característico vuelo bajo y limitada capacidad de detectarlas y esquivarlas mediante la visión y ecolocalización (MacSwiney *et al.*, 2008; Silva Mancini *et al.*, 2022). En cambio, los micrófonos ultrasónicos permiten registrar murciélagos insectívoros aéreos cuyo vuelo puede ser más alto y que difícilmente son capturados en las redes de niebla, pero que emiten pulsos de ecolocalización de intensidad alta que pueden ser detectados a varios metros de distancia (Pech–Canche *et al.*, 2010). La acústica es hasta ahora deficiente para el registro de los murciélagos de hoja nasal (Yoh *et al.*, 2020), lo que hace que ambos métodos (redes de niebla y micrófonos ultrasónicos) sean potencialmente complementarios.

Otro de los métodos de muestreo para murciélagos, con menor implementación en la región, es la trampa de arpa, diseñada principalmente para uso en cuevas, ya que permite capturar una gran cantidad de individuos durante la emergencia, que pueden ser procesados con mayor eficiencia (Pech–Canche *et al.*, 2011). La trampa de arpa también puede ser útil en veredas estrechas dentro de vegetación tupida, por ejemplo, en bosques, como lo reportan Miller y Pérez (2014). Sin embargo, en el país, los esfuerzos con este tipo de dispositivo han sido pocos, siendo los trabajos de Miller y Pérez (2014) en el Parque Nacional Río Azul, Petén, y de Cajas–Castillo *et al.* (2015) en la cueva del Silvino, en Morales, Izabal, los únicos esfuerzos conocidos.

En este estudio registramos murciélagos en cuevas y su paisaje exterior en el municipio de Lanquín, Alta Verapaz, en el centro–norte de Guatemala, mediante métodos de captura

(redes de niebla y trampa de arpa) y detección acústica (micrófonos ultrasónicos). Nuestros objetivos fueron: 1) identificar las especies de murciélagos presentes en cuevas, en el río principal y en distintas coberturas de vegetación forestal, 2) establecer la eficiencia del muestreo de la riqueza de especies con redes de niebla, trampa de arpa y micrófonos ultrasónicos, y 3) determinar la complementariedad entre los distintos métodos de muestreo. Nuestro propósito es evidenciar la importancia de los métodos complementarios para mejorar los inventarios en ambientes heterogéneos, tomando en cuenta consideraciones de restricciones físicas y características de las especies y los ambientes presentes.

Material y métodos

Área de estudio

Realizamos el estudio en el municipio de Lanquín, Alta Verapaz (15° 34' 33" N, -89° 58' 52" O; fig. 1). El área se encuentra a un promedio de 390 m de elevación y está representada por bosque muy húmedo premontano tropical (IARNA–URL, 2018), con temperaturas entre 24 °C y 30 °C, y precipitaciones anuales entre 2.000 y 4.000 mm (Castañeda, 2008; SEGEPLAN, 2014). Se trata de un paisaje kárstico desarrollado característicamente sobre roca sedimentaria carbonatada, que favoreció la formación de drenajes subterráneos y cuevas (Chiquín y Machorro, 2003; Estrada Medina *et al.*, 2020).

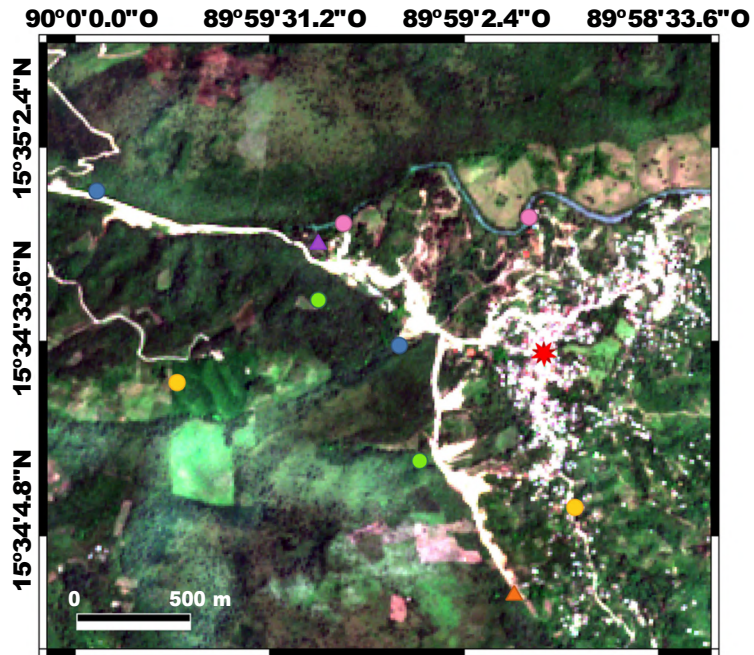
En este municipio, en los alrededores del núcleo urbano, hay presencia de cultivos agroforestales de cacao *Theobroma cacao* L. 1753, café *Coffea arabica* L. 1753, y cardamomo *Elettaria cardamomum* (L.) Maton 1811 bajo sombra de distintas especies, y plantaciones de pino *Pinus caribaea* Morelet 1851 (fig. 1). También hay presencia de pastizales y cultivos de maíz de subsistencia. Además, por su origen geológico, hay un sistema de cuevas, siendo las más emblemáticas las grutas de Lanquín, a partir de las cuales surge el río con el mismo nombre (fig. 1).

Recolección de datos con redes de niebla

Entre diciembre de 2021 y diciembre de 2022, realizamos capturas de murciélagos. Establecimos los sitios de muestreo en distintas coberturas de vegetación forestal: bosque, cacao y pino (fig. 1). Utilizamos redes de niebla Avinet de 12 x 2,6 m (Avinet Research Supplies, EE. UU.) colocadas a nivel del sotobosque. El esfuerzo de muestreo fue calculado multiplicando el área total por el número de horas y noches (Medellín *et al.*, 2000). Los individuos capturados fueron procesados siguiendo los lineamientos de la American Society of Mammalogists (Sikes y The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016) y los protocolos sanitarios recomendados por el Grupo de Especialistas en Murciélagos de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Kingston *et al.*, 2021). Luego de la identificación taxonómica con la clave de campo de Medellín *et al.* (2008) y la toma de datos (longitud de antebrazo, peso, sexo, edad y estado reproductivo), liberamos los individuos en el mismo sitio de captura.

Recolección de datos con micrófonos ultrasónicos

Colocamos micrófonos ultrasónicos autónomos AudioMoth v. 1.2.0 (Open Acoustic Devices, Inglaterra) en espacios abiertos cercanos a los sitios donde utilizamos las redes de niebla, para muestreo pasivo. Estos micrófonos son de espectro completo con tasa o frecuencia de muestreo de 384 kHz, y los configuramos con una duración de 15 s para las grabaciones y 5 s de pausa entre cada una. Adicionalmente, colocamos micrófonos ultrasónicos autónomos Ultramic 384BLE (Dodotronic, Italia), de características similares a los AudioMoth, en el margen del río Lanquín, orientándolos hacia la corriente de agua, y los configuramos con la misma duración para las grabaciones, sin pausas entre cada una.



Sistema de Coordenadas Geogràfiques, Datum WGS 84.
 Fuente: límites (país, departamentos, municipios) - sinitGeoportal, Infraestructura de Datos Espaciales de Guatemala (IDEG, Segeplan); imagen satelital - Copernicus Sentinel-2A (Agencia Espacial Europea, 2022) en color verdadero 2, 3, 4.

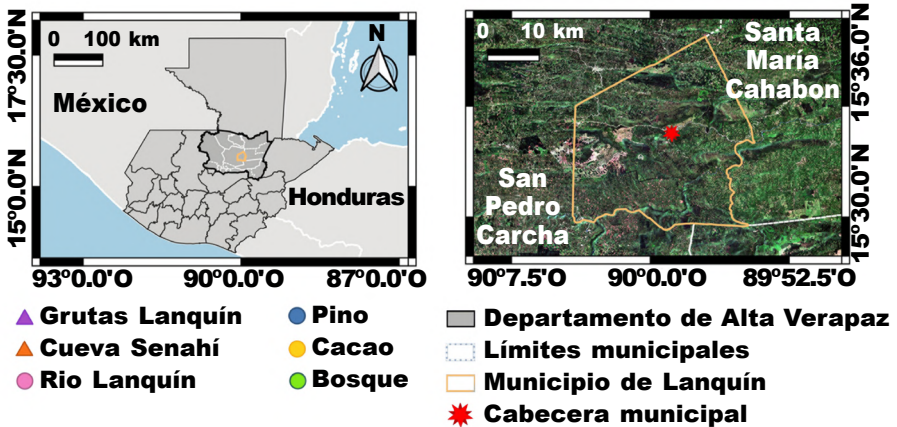


Fig. 1. Ubicación del área de estudio y de los sitios de muestreo en el municipio de Lanquín, Alta Verapaz, Guatemala.

Fig. 1. Location of the study area and sampling sites in the municipality of Lanquín, Alta Verapaz, Guatemala.

Posteriormente, utilizamos el programa Kaleidoscope® v. 5.6.2 (Wildlife Acoustics, EE. UU.) para filtrar las grabaciones con evidencia de pulsos de ecolocalización (archivos efectivos) de las grabaciones con ruido. Llevamos a cabo la inspección manual de los archivos efectivos para corregir errores, ya fuese en el reconocimiento de pulsos de ecolocalización (falsos positivos) o en las identificaciones automáticas, y asignamos grabaciones a nivel de familia, género, especie y sonotipo. El nivel de especie correspondió a los casos en los que distintas líneas de evidencia, firmas acústicas o grabaciones que fueron obtenidas mediante captura–identificación–liberación, confirieron certidumbre.

Dado que se incluyeron distintos niveles taxonómicos, consideramos que es posible una subestimación de la riqueza de especies, principalmente de aquellas que son crípticas acústicamente. Para comentar algunas identificaciones utilizamos como referencia los patrones descritos a nivel de familia y género por O'Farrell y Miller (1999), y comparamos las grabaciones de espectro completo con los trabajos de Jung et al. (2014), Arias–Aguilar et al. (2018) y Ortega et al. (2022).

Recolección de datos con trampa de arpa

Entre marzo y noviembre de 2022, realizamos capturas de murciélagos en cuevas utilizando una trampa arpa de doble marco y 4,2 m² de superficie de captura (Faunatech Austbat, Australia), específicamente en las grutas de Lanquín (15°34'47.53"N, –89°59'21.97"O; fig. 1) y en la cueva Senahí (15°33'56"N, –89°58'55"O; fig. 1). Posteriormente a la identificación taxonómica y la toma de datos, como fue descrito previamente, liberamos a los individuos en los alrededores de las cuevas y también obtuvimos grabaciones de referencia de una muestra de las especies más abundantes, para conformar la biblioteca acústica.

Para la biblioteca acústica, grabamos activamente los murciélagos capturados con la trampa de arpa mediante la técnica de liberación en mano, en un área abierta cercana. Para dichas grabaciones utilizamos un micrófono ultrasónico U256 (Pettersson Elektronik AB, Suecia) y la aplicación Bat Recorder v. 1.0R172 para sistema operativo Android (Digital Biology, EE. UU.), utilizando la configuración por defecto. Las grabaciones identificadas a nivel específico se encuentran depositadas en la Biblioteca Acústica de la Colección de Mamíferos (BACoMa, El Colegio de la Frontera Sur, <https://arbimon.rfcx.org/project/bacoma/dashboard>).

Análisis de la riqueza de especies

Presentamos los nombres científicos de acuerdo con la nomenclatura de Simmons y Cirranello (2024), siendo las actualizaciones posteriores al último listado de especies de murciélagos del país (véase Kraker–Castañeda et al., 2016) las siguientes: *Glossophaga soricina handleyi*, como *G. mutica* (Calahorra–Oliart et al., 2021); *Pteronotus personatus psilotis*, como *P. psilotis* (Simmons y Cirranello, 2024); *P. davyi fulvus*, como *P. fulvus* (Simmons y Cirranello, 2024); y *Molossus rufus nigricans*, como *M. nigricans* (Loureiro et al., 2020).

Elaboramos curvas de rarefacción/extrapolación, en el caso de las redes de niebla en base a la abundancia de las especies y el esfuerzo de muestreo reescalado al número de individuos capturados. En el caso de los micrófonos ultrasónicos y la trampa de arpa, en base a los datos de incidencia de las especies (matrices de presencia) y el esfuerzo de muestreo reescalado a las horas acumuladas de grabación y operación, respectivamente. Aunque los datos obtenidos con la trampa de arpa, al igual que con las redes de niebla, representan recuentos de individuos, utilizamos las horas de muestreo como unidad de esfuerzo debido a que las diferencias en los tamaños de muestra no permiten visualizar adecuadamente las curvas en los gráficos. Obtuvimos los intervalos de confianza mediante el remuestreo de los datos con la técnica *bootstrap* y 100 réplicas, con el programa iNEXT (Chao y Jost, 2012; Chao et al., 2014; 2016).

Análisis de la complementariedad de métodos

Para determinar el grado de disimilitud en la composición de especies de manera pareada entre los métodos de muestreo, utilizamos el índice de complementariedad (Pech–Canche et al., 2010). Dicho índice se obtiene a partir del cálculo de la riqueza total para ambos métodos combinados, dividido entre el número de especies únicas de ambos métodos, y se interpreta en una escala de 0, cuando la composición de especies registradas con ambos métodos es idéntica; a 100, cuando la composición de especies registradas con ambos métodos es completamente distinta, es decir, que se complementan al 100% (Colwell y Coddington, 1994; Moreno, 2001).

Resultados

En la tabla 1, presentamos los datos obtenidos por método y sitio de muestreo, y brindamos detalles del esfuerzo, la riqueza de especies observada y extrapolada, y el cálculo del porcentaje de la riqueza muestreada. Con las redes de niebla y un esfuerzo total de 2.670 m²h, capturamos un total de 296 individuos (bosque = 112 individuos, cacao = 159 individuos, pino = 25 individuos) de 19 especies; con los micrófonos ultrasónicos y un esfuerzo total de 71 horas de grabación, obtuvimos 1.598 archivos efectivos de 16 especies/sonotipos (bosque = 329 archivos, cacao = 24 archivos, pino = 91 archivos, río Lanquín = 1.154 archivos); y con la trampa de arpa y un esfuerzo total de 79 horas de operación, capturamos 939 individuos (grutas de Lanquín = 877 individuos, cueva Senahí = 62 individuos) de 12 especies. En total, reportamos 34 especies/sonotipos.

En las tablas 2 y 3 (véase también los datos publicados en [GBIF](https://doi.org/10.15470/3vcvof), DOI: [10.15470/3vcvof](https://doi.org/10.15470/3vcvof)), presentamos las especies/sonotipos: con las redes de niebla registramos representantes de las familias Phyllostomidae y Mormoopidae; con los micrófonos ultrasónicos, de las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Molossidae y Vespertilionidae; y con la trampa arpa, de las familias Phyllostomidae, Emballonuridae, Mormoopidae y Natalidae.

En la figura 2 presentamos los pulsos de ecolocalización obtenidos para las especies de la familia Mormoopidae que fueron capturadas con la trampa de arpa, para ejemplificar las grabaciones de la biblioteca acústica. Estas referencias son utilizadas para el reconocimiento de especies grabadas en vuelo libre. Por otro lado, como resultado del muestreo pasivo, presentamos los espectrogramas de las especies/sonotipos y su caracterización cualitativa (anexo 1, fig. 1–16, <https://doi.org/10.5281/zenodo.13786170>) y cuantitativa (anexo 2, tabla 1, <https://doi.org/10.5281/zenodo.13786191>).

En las figuras 3A–3D, presentamos las curvas de rarefacción/extrapolación de especies para los datos obtenidos con cada método de muestreo. Observamos superposición de los intervalos de confianza, con excepción de los datos obtenidos con micrófonos ultrasónicos en el bosque y en los cultivos de cacao (fig. 3B).

Finalmente, con respecto a la complementariedad entre métodos de muestreo, nuestros cálculos fueron los siguientes: entre redes de niebla y micrófonos ultrasónicos, 91%; entre redes de niebla y trampa de arpa, 71%; y entre micrófonos ultrasónicos y trampa de arpa, 73%. El número de especies registradas con más de un método fue bajo: entre redes de niebla y micrófonos ultrasónicos, 3; entre redes de niebla y trampa de arpa, 7; y entre micrófonos ultrasónicos y trampa de arpa, 6. Las redes de niebla nos permitieron registrar especies únicas de la familia Phyllostomidae; los micrófonos ultrasónicos nos permitieron registrar especies/sonotipos únicos de las familias Emballonuridae, Vespertilionidae y Molossidae; y la trampa de arpa nos permitió registrar especies únicas capturadas en las cuevas como *Natalus mexicanus* y *Phyllostomus hastatus*.

Tabla 1. Resultados generales del muestreo de murciélagos en cuevas (grutas de Lanquín y cueva Senahí), en el río Lanquín y en distintas coberturas de vegetación forestal en el municipio de Lanquín, Guatemala. S, riqueza observada; n*2, riqueza extrapolada; %, porcentaje muestreado.

Table 1. General results from sampling bats in caves (grutas de Lanquín and Senahí cave), in the Lanquín River, and different forest vegetation covers in the municipality of Lanquín, Guatemala. S, observed richness; n*2, extrapolated richness; %, sampled percentage.

Método de muestreo	Sitio de muestreo	Esfuerzo	S	n*2	%
Redes de niebla	Bosque	1.170 m ² h	17	19,1	89,0
	Cacao	1.260 m ² h	14	15,3	91,5
	Pino	240 m ² h	9	12,9	69,8
Micrófonos ultrasónicos	Bosque	18 h	11	14,1	78,0
	Cacao	12 h	4	4,8	83,3
	Pino	18 h	8	9,6	83,3
	Río Lanquín	23 h	13	14,8	87,6
Trampa de arpa	Grutas de Lanquín	71 h	9	11,2	80,4
	Cueva Senahí	8 h	5	7,0	71,4

Discusión

Riqueza de especies con los métodos de muestreo

La riqueza de especies registrada con redes de niebla, casi exclusivamente murciélagos de hoja nasal (con excepción de *Mormoops megalophylla*, *Pteronotus mesoamericanus* y *P. fulvus*), no mostró diferencias entre las coberturas de vegetación forestal (bosque, cacao, pino), como fue reflejado por la variabilidad de los datos. En cambio, la riqueza de especies obtenida con micrófonos ultrasónicos mostró diferencias entre el bosque y los cultivos de cacao (no hubo superposición de los intervalos de confianza), siendo menor en este último tratamiento. Este resultado podría deberse a un artefacto del muestreo, ya que los micrófonos instalados en el cacao presentaron fallas, el número de horas de grabación fue menor, así como el número de archivos efectivos, por lo que nuestra observación no es concluyente y, en general, los análisis deberían respaldarse en conjuntos de datos más robustos y un mayor control sobre el funcionamiento del equipo.

En el río Lanquín, los micrófonos ultrasónicos permitieron registrar especies exclusivas como *Peropteryx macrotis* (Emballonuridae), la cual no fue capturada durante los muestreos, así como especies de la familia Mormoopidae que únicamente fueron capturadas con la trampa de arpa en las grutas de Lanquín (*Pteronotus gymnonotus* y *P. psilotis*) y especies/sonotipos de las familias Molossidae y Vespertilionidae. La detección acústica ha sido señalada por algunos autores como un método útil para registrar especies que exhiben patrones de ecolocalización casi específicos y que son difíciles de capturar, por ejemplo, de la familia Emballonuridae (Hintze et al., 2016).

En cuanto a las capturas con la trampa de arpa, nuestras observaciones fueron similares a las de otros estudios en cuevas, los cuales han determinado que las familias Emballonuri-

Tabla 2. Listado de especies de la familia Phyllostomidae registradas en cuevas (grutas de Lanquín y cueva Senahí), en el río Lanquín y en distintas coberturas de vegetación forestal en el municipio de Lanquín, Alta Verapaz, Guatemala: B, bosque; P, pino; C, cacao; GL, grutas de Lanquín; CS, cueva Senahí. (X indica presencia).

Table 2. List of species of the Phyllostomidae family registered in caves (grutas de Lanquín and Senahí cave), in the Lanquín river, and in different forest vegetation covers in the municipality of Lanquín, Alta Verapaz, Guatemala: B, forest; P, pine; C, cocoa; GL, grutas de Lanquín; CS, Senahí cave. (X indicates presence).

	Redes			Micrófonos			Arpa	
	B	P	C	B	P	C	GL	CS
Stenodermatinae								
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	X	X	X				X	X
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	X	X	X					
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	X	X	X					
<i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901)	X		X					
<i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902	X	X	X					
<i>Dermanura tolteca</i> (Saussure, 1860)			X					
<i>Phyllostomus hastatus</i> (Pallas, 1767)								X
<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	X		X					
<i>Vampyressa thylene</i> Thomas, 1909	X							
<i>Uroderma convexum</i> Lyon, 1902	X		X					
<i>Sturnira parvidens</i> Goldman, 1917	X	X	X					
<i>Carollia sowelli</i> Baker, Solari y Hoffmann, 2002	X	X	X					
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X					X
Glossophaginae								
<i>Choeroniscus godmani</i> (Thomas, 1903)	X							
<i>Glossophaga mutica</i> Merriam, 1898	X		X					
<i>Glossophaga commissarisi</i> Gardner, 1962			X				X	
Desmodontinae								
<i>Desmodus rotundus</i> (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810)	X		X					X

dae, Mormoopidae y Natalidae son las principales ocupantes de estas (Hernández–Aguilar y Santos–Moreno, 2020; Barbosa y Bernard, 2021; Salgado–Mejía et al., 2021). Particularmente, la familia Mormoopidae está compuesta de especies cavernícolas estrictas y gregarias, en contraste con la mayoría de las especies de la familia Phyllostomidae, que no dependen de este tipo de refugios (Torres–Flores et al., 2012) y que solamente fueron capturadas de manera aislada en las cuevas (*Artibeus jamaicensis*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga commissarisi*, *Desmodus rotundus* y *P. hastatus*). A pesar de la diferencia del esfuerzo de muestreo entre ambas cuevas, las curvas de interpolación/extrapolación reflejaron un patrón similar, con superposición de los intervalos de confianza.

Tabla 3. Listado de especies de las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Molossidae, Vespertilionidae y Natalidae registradas en cuevas (grutas de Lanquín y cueva Senahí), en el río Lanquín y en distintas coberturas de vegetación forestal en el municipio de Lanquín, Alta Verapaz, Guatemala: B, bosque; P, pino; C, cacao; RL, Río Lanquín; GL, grutas de Lanquín; CS, cueva Senahí. (X indica presencia).

Table 3. List of species of the families Emballonuridae, Mormoopidae, Molossidae, Vespertilionidae, and Natalidae registered in caves (grutas de Lanquín and Senahí cave), in the Lanquín River, and in different forest vegetation covers in the municipality of Lanquín, Alta Verapaz, Guatemala: B, forest; P, pine; C, cocoa; RL, Lanquín River; GL, grutas de Lanquín; CS, Senahí cave. (X indicates presence).

	Redes			Micrófonos				Arpa	
	B	P	C	B	P	C	RL	GL	CS
Emballonuridae									
<i>Balantiopteryx io</i> Thomas, 1904				X	X	X	X	X	X
<i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner, 1843)							X		
Emballonuridae 1				X	X	X			
Mormoopidae									
<i>Mormoops megalophylla</i> (Peters, 1864)	X			X	X	X	X	X	
<i>Pteronotus gymnonotus</i> (J. A. Wagner, 1843)							X	X	
<i>Pteronotus fulvus</i> (Thomas, 1892)	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Pteronotus psilotis</i> (Dobson, 1878)							X	X	
<i>Pteronotus mesoamericanus</i> Smith, 1972	X			X			X	X	
Molossidae									
<i>Promops centralis</i> Thomas, 1915				X	X				
<i>Molossus nigricans</i> Miller, 1902				X	X		X		
<i>Eumops</i> sp.				X	X		X		
Molossidae 1							X		
Vespertilionidae									
<i>Myotis elegans</i> Hall, 1962							X		
<i>Myotis</i> sp.				X	X		X		
Vespertilionidae 1				X			X		
Natalidae									
<i>Natalus mexicanus</i> Miller, 1902								X	
Sonotipo				X					

Eficiencia y complementariedad de los métodos de muestreo

Hasta hace poco tiempo, los métodos acústicos habían sido poco implementados en la región (MacSwiney et al., 2008). En un estudio considerado entre los pioneros, junto con el de Rydell et al. (2002), MacSwiney et al. (2008) utilizaron redes de niebla en el sotobosque

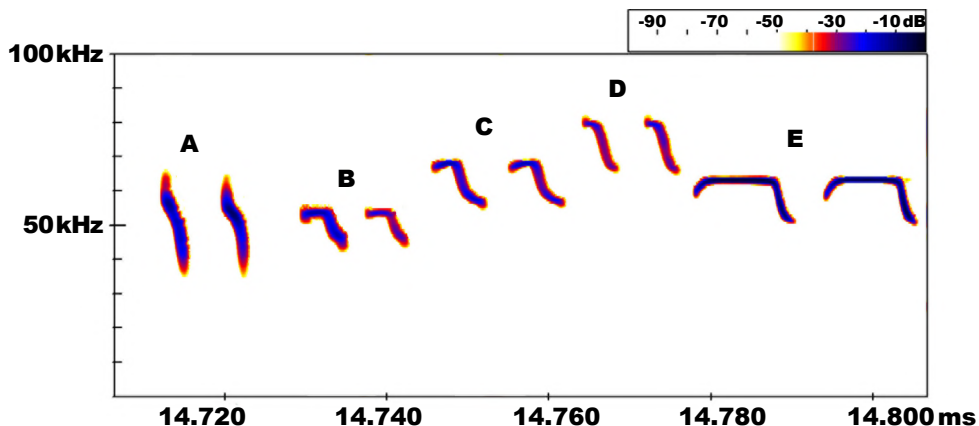


Fig. 2. Espectrograma que muestra pulsos de ecolocalización de las especies de la familia Mormoopidae presentes en cuevas de Lanquín, Guatemala. Los pulsos de estas especies representan firmas acústicas que pueden ser reconocidas por estructura (forma) y parámetros acústicos, como la frecuencia de máxima energía (FME), medida en el espectro de poder: A, *Mormoops megalophylla* ($n = 40$; 50,1 kHz); B, *Pteronotus gymnonotus* ($n = 7$; 54,5 kHz); C, *Pteronotus fulvus* ($n = 38$; 68,1 kHz); D, *Pteronotus psilotis* ($n = 7$; 77,1 kHz); y E, *Pteronotus mesoamericanus* ($n = 52$; 63,2 kHz). Para la visualización y lectura de parámetros acústicos se utilizó el programa BatSound Standard – Sound Analysis v. 3.31 (Pettersson Elektronik AB, Suecia). En la imagen el tiempo se encuentra comprimido entre pulsos.

Fig. 2. Spectrogram showing echolocation signals of species of the Mormoopidae family in caves in Lanquín, Guatemala. The signals of these species represent acoustic signatures recognizable by structure (shape) and acoustic parameters, such as the frequency of maximum energy (FME), measured in the power spectrum: A, *Mormoops megalophylla* ($n = 40$, 50.1 kHz); B, *Pteronotus gymnonotus* ($n = 7$, 54.5 kHz); C, *Pteronotus fulvus* ($n = 38$, 68.1 kHz); D, *Pteronotus psilotis* ($n = 7$, 77.1 kHz); and E, *Pteronotus mesoamericanus* ($n = 52$, 63.2 kHz). We used the BatSound Standard – Sound Analysis v program v. 3.31 (Pettersson Elektronik AB, Sweden) to display and read acoustic parameters. In the spectrogram the time between signals is compressed.

y subdosel, una trampa de arpa y detección acústica, y registraron 26 especies. En todos los hábitats, la combinación de métodos generó una cantidad notablemente mayor de especies que únicamente las capturas, pasando desapercibido con estas últimas un 30% del ensamble de murciélagos, mientras que los murciélagos insectívoros aéreos fueron registrados exclusivamente mediante detección acústica (MacSwiney et al., 2008).

En los años siguientes, distintos estudios han aportado información que reafirma la importancia de la implementación de distintos métodos de muestreo para mejorar los inventarios de murciélagos. Por ejemplo, en Guatemala, en la evaluación ecológica rápida del Parque Nacional Río Azul, Petén, Miller y Pérez (2014) utilizaron redes de niebla, micrófonos ultrasónicos y varias trampas de arpa colocadas en brechas dentro del bosque, y registraron 22 especies mediante capturas (considerando dos especies para el género *Artibeus*: *A. jamaicensis* y *A. lituratus*), pertenecientes a las familias Phyllostomidae, Emba-

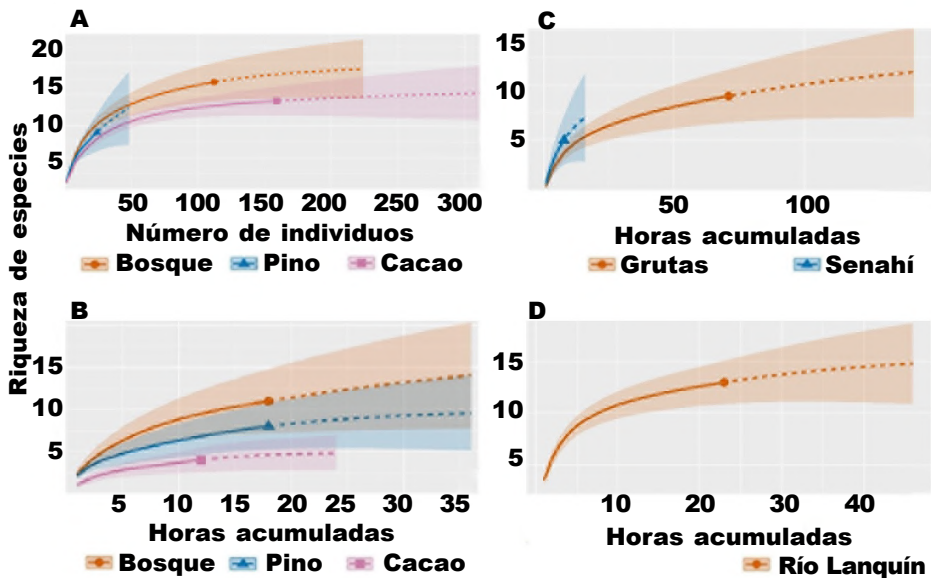


Fig. 3. Curvas de rarefacción/extrapolación de especies de murciélagos en el municipio de Lanquín, Guatemala: A, redes de niebla en bosque, pino y cacao. B, micrófonos AudioMoth en bosque, pino y cacao. C, Trampa de arpa en las grutas de Lanquín y la cueva Senahí. D, Micrófono Ultramic en el río Lanquín. La línea continua representa la riqueza de especies interpolada, y la discontinua, la riqueza de especies extrapolada. Se muestran los intervalos del 95% de confianza.

Fig. 3. Bat species rarefaction/extrapolation curves in the municipality of Lanquín, Guatemala: A, Mist nets in forest, pine, and cacao. B, AudioMoth microphones in forest, pine, and cacao. C, Harp trap in grutas de Lanquín and Senahí cave. D, Ultramic microphone in the Lanquín river. The solid line represents the interpolated species richness, and the dashed line represents the extrapolated species richness. 95% confidence intervals are shown.

llonuridae, Mormoopidae, Vespertilionidae y Natalidae). Además, reconocieron 24 especies/sonotipos mediante detección acústica, pertenecientes a las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Vespertilionidae y Molossididae. Entre métodos de captura y detección acústica se compartieron registros (*Rhynconycteris naso*, *Myotis elegans*, *Rhogeessa tumida*, *Bauerus dubiaquercus*, *Lasiurus ega*, *P. mesoamericanus* y *P. fulvus*), para un total de 39 especies/sonotipos (Miller y Pérez, 2014).

En los bosques secos de Brasil, casi el 50% de las especies presentes están representadas por murciélagos insectívoros de áreas abiertas que vuelan por arriba de las redes de niebla (Rodrigues Silva y Bernard, 2017). Rodrigues Silva y Bernard (2017) registraron 29 especies con redes de niebla, 27 con detección acústica y cinco especies entre ambos métodos (aproximadamente, 42% de los murciélagos insectívoros aéreos mediante detección acústica y solamente 20% capturados con redes de niebla). En base a sus resultados, determinaron mediante la detección acústica que algunas especies podrían tener distribuciones más amplias y ser más abundantes que lo esperado.

Da Silva *et al.* (2021) registraron 38 especies mediante la combinación de redes de niebla en el sotobosque y detección acústica, y la composición entre los dos métodos fue notablemente distinta, con 10 especies registradas exclusivamente mediante el último método. Por otro lado, Appel *et al.* (2021) registraron 43 especies con redes de niebla en el sotobosque y 22 especies/sonotipos con detección acústica, y llevaron a cabo una revisión de literatura a través de la cual determinaron que ninguna combinación de métodos (redes en el dosel y sotobosque, redes en el dosel y búsqueda de refugios, redes en el sotobosque y búsqueda de refugios) impactó en el número de especies registradas de la familia Phyllostomidae, en comparación con el uso exclusivo de redes en el sotobosque. Sin embargo, determinaron que el uso simultáneo de redes de niebla en el sotobosque y la detección acústica permitió un incremento considerable de especies y gremios, particularmente murciélagos insectívoros aéreos (Appel *et al.*, 2021).

Entre los estudios más recientes, Gregorin *et al.* (2022) reportaron un total de 54 especies en el Parque Estadual do Rio Doce, en el sureste Brasil, utilizando una combinación de redes de niebla en el dosel y en el sotobosque, detección acústica y búsqueda de perchas, a partir de varios eventos de muestreo desde la década de 1990, revelando el ensamble de murciélagos más rico en especies reportado hasta ahora para el Bosque Atlántico. Por otro lado, Silva Mancini *et al.* (2022) implementaron redes de niebla en el sotobosque y detección acústica en una región montañosa de Brasil, y registraron 22 especies con el primer método y 15 especies/sonotipos con el segundo, con una disimilitud de 97% en la composición de especies entre métodos.

Implicaciones de los resultados para la conservación biológica

Estudios previos han demostrado que hay especies de murciélagos que utilizan de forma regular los sistemas agroforestales, lo que atribuyen a su mayor heterogeneidad y estratificación vertical (Faria y Baumgarten, 2005; Calles *et al.*, 2011; Corella–Saborío, 2016; Maas *et al.*, 2016; Medellín *et al.*, 2000). Por ejemplo, hay evidencia de que el cultivo tradicional de cacao puede albergar ensambles de murciélagos similares a los de los bosques cercanos (véase, Faria y Baumgarten, 2005), y estos, junto con otros vertebrados como las aves, proveen servicios ecosistémicos que pueden mejorar el rendimiento en las plantaciones, como la polinización y el control de plagas (Vansynghel *et al.*, 2022).

De forma generalizada en la región, la expansión de los cultivos comerciales está provocando el declive de la biodiversidad debido a la degradación, pérdida y fragmentación de los bosques, y la homogenización de las zonas agrícolas. Sin embargo, los sistemas agroforestales, principalmente los tradicionales, son alternativas productivas con beneficios ambientales (Moguel y Toledo, 1999; Calles *et al.*, 2011; Corella–Saborío, 2016). Estos sistemas pueden contener niveles de riqueza de especies en una magnitud similar a la de las áreas conservadas y favorecer la continuidad de los servicios ecosistémicos (Kraker–Castañeda y Soto–Pinto, 2015). Asimismo, hay especies de murciélagos y otro tipo de fauna que pueden aprovechar las áreas de reforestación, como las plantaciones de pino (Rodríguez–San Pedro y Simonetti, 2015), aunque Liposki Biassi *et al.* (2022) argumentan que la riqueza de especies puede ser baja debido a su homogeneidad, lo cual reduce la amplitud de nichos.

En otros estudios se ha señalado que ciertos elementos inmersos en las zonas agrícolas, como los ríos, pueden tener un efecto positivo en la movilidad y actividad de forrajeo de algunas especies de murciélagos (Carrasco–Rueda y Loiselle, 2019; Mullin *et al.*, 2020), pero estos no son monitoreados regularmente por las restricciones físicas. Asimismo, las cuevas son fundamentales como refugio diurno para los murciélagos, los cuales participan en el equilibrio de este sistema manteniendo las condiciones ambientales y de sustrato a través del guano que se acumula como materia orgánica (Trajano, 1995; Arita, 1996). Además, la actividad nocturna de los murciélagos que habitan las cuevas, que es principalmente insectívora en

áreas naturales y zonas agrícolas, mantiene estos elementos subterráneos interconectados con el paisaje exterior, representando una importante fuente de energía (Culver y Pipan, 2019), de tal manera que su papel ecológico es fundamental.

Consideraciones finales

En este estudio utilizamos métodos directos e indirectos para el registro de la riqueza de especies de murciélagos en un paisaje heterogéneo, el cual tiene presencia de elementos que restringen el uso, por ejemplo, de las redes de niebla, las cuales son utilizadas extensivamente en el país. Las restricciones físicas de sitios como las cuevas y ambientes como los ríos, así como los rasgos de historia natural que varían entre las especies, plantean que la implementación de métodos complementarios es necesaria para mejorar los inventarios, lo cual queda evidenciado con los resultados presentados.

En total, registramos 34 especies/sonotipos y consideramos que este listado representa una subestimación, dado que el esfuerzo de muestreo fue relativamente bajo y la representación de sitios y ambientes, y la extensión geográfica fueron limitadas. Asimismo, algunos sonotipos pueden contener especies que son crípticas acústicamente, lo cual podría ser determinado posteriormente. Para el norte del país, este recuento de especies es cercano al reportado por Miller y Pérez (2014), quienes utilizaron los mismos métodos de muestreo, y es alto en comparación con otros estudios que contemplaron únicamente redes de niebla (por ejemplo, Schulze *et al.*, 2000).

Con respecto al porcentaje de la riqueza de especies muestreada, este varió entre 69,8 % y 91,5%. Consideramos que estos resultados son satisfactorios por las razones expuestas previamente, específicamente el esfuerzo con las redes de niebla y los micrófonos ultrasónicos, y aun así alcanzamos una muestra importante de la riqueza de especies calculada con el doble de esfuerzo. Estos resultados confirman la eficiencia de los distintos métodos desarrollados para el muestreo de murciélagos.

Nuestros cálculos de complementariedad fueron altos entre métodos de muestreo, superiores al 70%, notablemente entre redes de niebla y micrófonos ultrasónicos (91%). En general, lo registrado por medio de redes de niebla no fue registrado con los micrófonos ultrasónicos, y estos últimos brindaron especies de interés que no pudieron ser capturadas con redes de niebla, como *P. macrotis* y *Balantiopteryx io*. Esta última especie únicamente fue capturada con la trampa de arpa directamente en las grutas de Lanquín y la cueva Senahí.

Como esperábamos, las redes de niebla fueron eficientes para registrar las especies de la familia Phyllostomidae y los micrófonos ultrasónicos para registrar especies/sonotipos de las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Vespertilionidae y Molossididae. En cambio, la trampa arpa fue eficiente para la captura de murciélagos directamente en las cuevas, principalmente de las familias Emballonuridae y Mormoopidae, pero también nos permitió registrar especies que no fueron registradas con ningún otro método, como *N. mexicanus* y *P. hastatus*.

Es importante resaltar que la detección acústica, como método de muestreo no invasivo para murciélagos, ha sido incorporada lentamente en Guatemala en comparación con otros países de la región, con pocos estudios accesibles (Kraker y Pérez, 2012; Colombo *et al.*, 2017; Trujillo *et al.*, 2021). La mayoría de los inventarios tratan muestras subrepresentadas (Gregorin *et al.*, 2022), principalmente sesgadas a murciélagos de hoja nasal capturados con redes de niebla.

En la actualidad hay disponibilidad de micrófonos autónomos de bajo costo como una alternativa para el muestreo acústico y varios dispositivos pueden ser utilizados simultáneamente en modalidad pasiva para monitoreos de mediano y largo plazo, y siguen sumándose ejemplos como referencia para su implementación (por ejemplo, Revilla–Martín *et al.*, 2021; da Costa y Ramos Pereira, 2022; Ferreira, *et al.*, 2022; López–Bosch *et al.*, 2022). A la vez, es importante señalar que es necesaria la estandarización de los protocolos para optimizar los muestreos, evitar información imprecisa y sesgos en la identificación taxonómica (Kraker–Castañeda *et al.*, 2020; López–Baucells *et al.*, 2021). El tipo de micrófono también

dependerá de aspectos de presupuesto, enfoques de investigación y los requerimientos de calidad de las grabaciones, ya que, con respecto a esto último, está comprobado que hay diferencia entre opciones de bajo y alto costo (Starbuck et al., 2024).

Nuestros resultados señalan la necesidad de mejorar los inventarios de murciélagos en el país mediante la implementación de métodos complementarios, ya que, como argumentan Carvalho et al. (2022), la efectividad de estos se relaciona con la capacidad de establecer cambios en la distribución y en la dinámica de las poblaciones, y deberían ser criterios para dirigir las estrategias de conservación. Sin embargo, la implementación de un único método o de varios métodos dependerá de la finalidad de cada estudio.

Finalmente, enfatizamos que debe dirigirse una mayor atención al estudio y manejo de las cuevas y de los ambientes ribereños en este y otros tipos de paisajes y ecosistemas, ya que son elementos clave para la biodiversidad, frecuentemente ignorados. En el área pudimos registrar especies catalogadas vulnerables, que habitan en las cuevas y utilizan los ríos, como *B. io* (Lim, 2015), entre otras de interés para investigación y conservación, que podrían estar siendo impactadas negativamente por las actividades humanas.

Agradecimientos

Este trabajo de investigación contó con el apoyo financiero de la Dirección General de Investigación de la Universidad de San Carlos de Guatemala, a través del proyecto Ecología y Genética de los Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en el Parque Nacional Grutas de Lanquín, Alta Verapaz, Guatemala (B31–2022), y del programa EDGE (Evolutionarily Distinct and Globally Endangered) de la Zoological Society of London, a través del proyecto Ecology and Conservation of the Sac-winged Bat, *Balantiopteryx io*, in Lanquín, Guatemala (EDG–122). Lourdes Nuñez–Portales agradece el apoyo de la Estrategia Centroamericana para la Conservación de los Murciélagos por la donación de los micrófonos AudioMoth. Ana Lucía Arévalo agradece al programa Young Explorers 2021 de la National Geographic Society por el apoyo para la adquisición del micrófono U256 y la licencia de Kaleidoscope Pro a través del proyecto Rebranding the ZOTZciety. Agradecemos a las autoridades locales, específicamente a la Dirección de Turismo y a la municipalidad de Lanquín, por los permisos concedidos y el apoyo logístico, y a las personas que nos permitieron ingresar en sus propiedades y dieron acompañamiento en campo. Asimismo, a Elida Leiva por el apoyo en la gestión administrativa del proyecto y la elaboración del mapa, y a Gerber Guzmán y Lesly Rodríguez por la asistencia en campo. El Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP, Gobierno de Guatemala) emitió la licencia de investigación y la licencia de colecta o aprovechamiento de vida silvestre, ambas bajo el número de registro I–DRVE–002/2021, otorgadas a Lourdes Nuñez–Portales. Por último, agradecemos las observaciones de dos revisores anónimos, que contribuyeron a mejorar nuestro manuscrito.

Referencias

- Appel, G., Capaverde Jr, U. D., Queiroz de Oliveira, L., do Amaral Pereira, L. G., da Cunha Tavares, V., López–Baucells, A., Magnusson, W. E., Beggiano Baccaro, F., Bobrowiec, P. E., 2021. Use of complementary methods to sample bats in the Amazon. *Acta Chiropterologica*, 23(2): 499–511. DOI: [10.3161/15081109ACC2021.23.2.017](https://doi.org/10.3161/15081109ACC2021.23.2.017)
- Arias–Aguilar, A., Hintze, F., Aguiar, L. M. S., Rufay, V., Bernard, E., Ramos Pereira, M. J., 2018. Who's calling? Acoustic identification of Brazilian bats. *Mammal Research*, 63: 231–253. DOI: [10.1007/s13364-018-0367-z](https://doi.org/10.1007/s13364-018-0367-z)
- Arita, H., 1996. The conservation of cave–roosting bats in Yucatán, México. *Biological Conservation*, 76: 177–185. DOI: [10.1016/0006-3207\(95\)00105-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00105-0)
- Barbosa, E., Bernard, E., 2021. Morcegos cavernícolas do carste arenítico do Parque Na-

- cional do Catimbau, nordeste do Brasil. *Mastozoología Neotropical*, 28(2): 1–17. DOI: [10.31687/saremMN.21.28.2.0.08.e0608](https://doi.org/10.31687/saremMN.21.28.2.0.08.e0608)
- Cajas–Castillo, J., Echeverría, J., Trujillo, L., 2015. Murciélagos del Parque Nacional Cuevas del Silvino, Izabal, Guatemala. *Boletín Red Latinoamericana Conservación Murciélagos*, 6(1): 4–8.
- Calahorra–Oliart, A., Ospina–Garcés, S. M., León–Paniagua, L., 2021. Cryptic species in *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae): do morphological data support molecular evidence? *Journal of Mammalogy*, 102(1): 54–68. DOI: [10.1093/jmammal/gyaa116](https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa116)
- Calles, V., Smeltekop, H., Villca, R., 2011. Sistemas agroforestales como alternativas ecológicas y productivas en áreas degradadas. *Journal of the Selva Andina Research Society*, 2(1): 71–72.
- Carrasco–Rueda, F., Loiselle, B. A., 2019. Do riparian forest strips in modified forest landscapes aid in conserving bat diversity? *Ecology and Evolution*, 9(7): 4192–4209. DOI: [10.1002/ece3.5048](https://doi.org/10.1002/ece3.5048)
- Carvalho, W. D., Miguel, J. D., da Silva Xavier, B., López–Baucells, A., de Castro, I. J., Hilário, R. R., De Toledo, J. J., Rocha, R., Palmeirim, J. M., 2022. Complementarity between mist–netting and low–cost acoustic recorders to sample bats in Amazonian rainforests and savannahs. *Community Ecology*, 24: 47–60. DOI: [10.1007/s42974-022-00131-5](https://doi.org/10.1007/s42974-022-00131-5)
- Castañeda, C., 2008. Diversidad de ecosistemas de Guatemala. En: *Guatemala y su biodiversidad: un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*: 181–229 (C. Azurdia, M. García, M. Ríos, Eds.). Oficina Técnica de Biodiversidad, Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Guatemala.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage–based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12): 2533–2547. DOI: [10.1890/11-1952.1](https://doi.org/10.1890/11-1952.1)
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., Ellison, A. M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84: 45–67. DOI: [10.1890/13-0133.1](https://doi.org/10.1890/13-0133.1)
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C., 2016. *iNEXT online software for interpolation and extrapolation of species diversity*. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inextonline/
- Chiquín, L., Machorro, R., 2003. Caracterización geológica del karst en la porción sur de Alta Verapaz, Guatemala. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*, 36: 4–8.
- Colombo, R., Pichard, A., Gager, Y., 2017. Rapid assessment of bat diversity in the biological station ‘Las Guacamayas’ (‘Laguna del Tigre’ National Park, Petén). *Journal of Bat Research and Conservation*, 10(1): 1–13. DOI: [10.14709/BarbJ.10.1.2017.10](https://doi.org/10.14709/BarbJ.10.1.2017.10)
- Colwell, R. K., Coddington, J. A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 345: 101–118. DOI: [10.1098/rstb.1994.0091](https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0091)
- Corella–Saborío, M. F., 2016. Agroforestería y biodiversidad: La importancia de los sistemas agroforestales en la conservación de especies. *Repertorio Científico*, 19(1): 1–4.
- Culver, D. C., Pipan, T., 2019. Sources of Energy in Subterranean Environments. En: *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*: 24–42 (D. C. Culver, T. Pipan, Eds.). Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- da Costa, C. F., Ramos Pereira, M. J., 2022. Aerial insectivorous bats in the Brazilian–Uruguayan savanna: Modelling the occupancy through acoustic detection. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 937139. DOI: [10.3389/fevo.2022.937139](https://doi.org/10.3389/fevo.2022.937139)
- Da Silva, N., Bernardi, T., Oliveira, A., Mendes, P., Peixoto, F., Oprea, M., de Souza, L., 2021. Bat species of a karstic region in the Brazilian savanna and extension of the *Hsunycteris thomasi* (Phyllostomidae: Lonchophyllinae) distribution. *Mammalia*, 86(1): 27–36. DOI: [10.1515/mammalia-2021-0019](https://doi.org/10.1515/mammalia-2021-0019)
- Estrada Medina, H., Jiménez Osornio, J. J., Álvarez Rivera, O., Barrientos Medina, R. C., 2020. El karst de Yucatán: su origen, morfología y biología. *Acta Universitaria*, 29: 1–18.

- DOI: [10.15174/au.2019.2292](https://doi.org/10.15174/au.2019.2292)
- Faria, D., Baumgarten, J., 2005. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16(2): 291–312. DOI: [10.1007/s10531-005-8346-5](https://doi.org/10.1007/s10531-005-8346-5)
- Ferreira, D. F., Gibb, R., López–Baucells, A., Nunes, N. J., Jones, K. E., Rocha, R., 2022. Species–specific responses to land–use change in island insectivorous bats. *Journal of Nature Conservation*, 67: 126177. DOI: [10.1016/j.jnc.2022.126177](https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126177)
- Gregorin, R., Tahara, A., Mancini, M., Lobão, K., Oliveira, L., Tavares, V., 2022. Mixed sampling methods reveal elevated bat richness in a semideciduous Atlantic Forest remnant. *Acta Chiropterologica*, 24(1): 139–150. DOI: [10.3161/15081109ACC2022.24.1.011](https://doi.org/10.3161/15081109ACC2022.24.1.011)
- Hernández–Aguilar, I., Santos–Moreno, A., 2020. Bat diversity in three roots in the Coast region of Oaxaca, México. *Neotropical Biology and Conservation*, 15(2): 135–152. DOI: [10.3897/neotropical.15.e50136](https://doi.org/10.3897/neotropical.15.e50136)
- Hintze, F., Barbier, E., Berbard, E., 2016. Emballonuridae Gervais, 1855 (Chiroptera) of Reserva Biológica de Salinho (Atlantic Forest), in Brazil, revealed by echolocation. *Check List*, 12(4): 1925. DOI: [10.15560/12.4.1925](https://doi.org/10.15560/12.4.1925)
- IARNA–URL., 2018. *Ecosistemas de Guatemala basado en el sistema de clasificación de zonas de vida*. Universidad Rafael Landívar, Guatemala.
- Jung, K., Molinari, J., Kalko, E., 2014. Driving factor for the evolution of species–specific echolocation call design in new world free–tailed bats (Molossidae). *Plos One*, 9(1): e85279. DOI: [10.1371/journal.pone.0085279](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085279)
- Kalko, E. K., Estrada–Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M., Meyer, C., 2008. Flying high—assessing the use of the atmosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, 48: 60–73. DOI: [10.1093/icb/10.030](https://doi.org/10.1093/icb/10.030)
- Kingston, T., Frick, W., Kading, R., Leopardi, S., Medellin, R., Mendenhall, I., Racey, P., Shapiro, T., Vicente–Santos, A., Viquez, L., Worledge, L., 2021. *IUCN SSC Bat Specialist Group (BSG). Recommended Strategy for Researchers to Reduce Risk of Transmission of SARS–CoV–2 from Humans to Bats. Version 2.0.* <https://www.iucnbsg.org/bsg-publications.html>
- Kraker, C., Pérez, S., 2012. Detección ultrasónica de murciélagos insectívoros en cafetales de La Antigua Guatemala. *Revista Científica de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia*, 22(1): 43–53.
- Kraker–Castañeda, C., Ku–Peralta, W., Santos–Moreno, A., 2020. Missing something? Importance of measurement criteria of acoustic parameters in the analysis of bats recordings. *Journal of Bat Research & Conservation*, 13(1): 94–99. DOI: [10.14709/BarbJ.13.1.2020.15](https://doi.org/10.14709/BarbJ.13.1.2020.15)
- Kraker–Castañeda, C., Pérez, S. G., Cajas–Castillo, J. O., Echeverría–Tello, J. L., 2016. Lista actualizada de los murciélagos (Mammalia, Chiroptera) de Guatemala. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(2): 409–416. DOI: [10.1016/j.rmb.2015.10.005](https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.10.005)
- Kraker–Castañeda, C., Soto–Pinto, L., 2015. Los modelos de conservación biológica divergente y convergente: una mirada desde las perspectivas de la ecología del paisaje y la teoría de metapoblaciones. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 2(2): 59–66. DOI: [10.36829/63CTS.v2i2.79](https://doi.org/10.36829/63CTS.v2i2.79)
- Lim, B., 2015. *Balantiopteryx io*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2015*, e.T2532A22030080. DOI: [10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T2532A22030080.en](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T2532A22030080.en)
- Liposki Biassi, D., Baldissera, R., Galiano, D., de Souza, R., 2022. Effect of forestry (*Pinus* sp.) on the bat community (Mammalia: Chiroptera) in Neotropical region. *Austral Ecology*, 47(2): 306–315. DOI: [10.1111/aec.13111](https://doi.org/10.1111/aec.13111)
- López–Baucells, A., Yoh, N., Rocha, R., Bobrowiec, P. E. D., Palmeirim, J. M., Meyer, C. F. J., 2021. Optimizing bat bioacoustics surveys in human–modified Neotropical landscapes. *Ecological Applications*, 31(6): e02366. DOI: [10.1002/eap.2366](https://doi.org/10.1002/eap.2366)
- López–Bosch, D., Rocha, R., López–Baucells, A., Wang, Y., Si, X., Ding, P., Gibson, L., Palmeirim, A. F., 2022. Passive acoustic monitoring reveals the role of habitat affinity in sensitivity of sub–tropical East Asian bats to fragmentation. *Remote Sensing in Ecology*

- and Conservation, 8(2): 208–221. DOI: [10.1002/rse2.237](https://doi.org/10.1002/rse2.237)
- Loureiro, L. O., Engstrom, M. D., Lim, B. K., 2020. Single nucleotide polymorphisms (SNPs) provide unprecedented resolution of species boundaries, phylogenetic relationships, and genetic diversity in the mastiff bats (*Molossus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 143: 106690. DOI: [10.1016/j.ympev.2019.106690](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106690)
- Maas, B., Karp, D., Bumrungsri, S., Darras, K., Gonthier, D., Huang, J., Lindell, C., Maine, J., Mestre, L., Michel, N., Morrison, E., Perfecto, I., Philpott, S., Sekercioglu, C., Silva, R., Taylor, P., Tschantke, T., Van Bael, S., Whelan, C., Williams–Guillén, K., 2016. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes. *Biological Reviews*, 91(4): 1081–1101. DOI: [10.1111/brv.12211](https://doi.org/10.1111/brv.12211)
- MacSwiney, G., Clarke, F., Racey, P., 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 45(5): 1364–1371. DOI: [10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x)
- Medellín, R. A., Viquez–R., L. R., 2014. Los murciélagos como bioindicadores de la perturbación ambiental. En: *Biodicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*: 521–542 (C. González Zuarth, A. Vallarino, J. Pérez Jiménez, A. Low, Eds.). Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, México.
- Medellín, R., Arita, H., Sánchez, O., 2008. *Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo*. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Medellín R., Equihua M., Almin M. A., 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14: 1666–1675. DOI: [10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x)
- Miller, B., Pérez, S., 2014. Bats. En: *Ecological evaluation of the Mirador–Río Azul National Park, Petén, Guatemala*: 37–50 (R. García, J. Radachowsky, Eds.). Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Moguel, P., Toledo, V. M., 1999. Biodiversity Conservation in Traditional Coffee Systems of Mexico. *Conservation Biology*, 13(1): 11–21. DOI: [10.1046/j.1523-1739.1999.97153.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97153.x)
- Moreno, C. E., 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. CYTED/ORCYT–UNESCO/SEA, España.
- Mullin, K.E., Yoh, N., Mitchell, S.L., Basrur, S., Seaman, D.J., Berbard, H., Struebig, M.J., 2020. Riparian Reserves Promote Insectivorous Bat Activity in Oil Palm Dominated Landscapes. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3: 73. DOI: [10.3389/ffgc.2020.00073](https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00073)
- O'Farrell, M. J., Miller, B. W., 1999. Use of Vocal Signatures for the Inventory of Free–flying Neotropical Bats. *Biotropica*, 31(3): 507–516. DOI: [10.1111/j.1744-7429.1999.tb00394.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00394.x)
- Ortega J., MacSwiney, C., Zamora, V., 2022. *Compendio de los llamados de ecolocalización de los murciélagos insectívoros mexicanos*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Asociación Mexicana de Mastozoología, México.
- Pech–Canche, J. M., Estrella, E., López–Castillo, D. L., Hernández–Betancourt, S. F., Moreno, C. E., 2011. Complementarity and efficiency of bat capture methods in a lowland tropical dry forest of Yucatán, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(3): 896–903. DOI: [10.22201/ib.20078706e.2011.3.683](https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.3.683)
- Pech–Canche, J. M., MacSwiney, M. C., Estrella, E., 2010. Importancia de los detectores ultrasónicos para mejorar los inventarios de murciélagos Neotropicales. *Therya*, 1(3): 221–227. DOI: [10.12933/therya-10-17](https://doi.org/10.12933/therya-10-17)
- Revilla–Martín, N., Budinsky, I., Puig–Montserrat, X., Flaquer, C., López–Baucells, A., 2021. Monitoring cave–dwelling bats using remote passive acoustic detectors: a new approach for cave monitoring. *Bioacoustics*, 30: 527–542. DOI: [10.1080/09524622.2020.1816492](https://doi.org/10.1080/09524622.2020.1816492)
- Rodrigues Silva, C., Bernard, E., 2017. Bioacoustics as an Important Complementary Tool in Bat Inventories in the Caatinga Drylands of Brazil. *Acta Chiropterologica*, 19(2): 409–418. DOI: [10.3161/15081109ACC2017.19.2.017](https://doi.org/10.3161/15081109ACC2017.19.2.017)
- Rodríguez–San Pedro, A., Simonetti, J., 2015. The relative influence of forest loss and fragmentation on insectivorous bats: does the type of matrix matter? *Landscape Ecology*,

- 30: 1561–1572. DOI: [10.1007/s10980-015-0213-5](https://doi.org/10.1007/s10980-015-0213-5)
- Rydell, J., Arita, T., Santos, M., Granados, J., 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology*, 257(1): 27–36. DOI: [10.1017/S0952836902000626](https://doi.org/10.1017/S0952836902000626)
- Salgado-Mejía, F., López-Wilchis, R., Guevara, L., Valverde-Padilla, P., Martínez, P., Porto-Ramírez, S., Rojas-Martínez, I., Sámano-Barbosa, G., 2021. Characterization of assemblages in neotropical cave dwelling bats based on their diet, wing morphology, and flight performance. *Therya*, 12(3): 435–447. DOI: [10.12933/therya-21-1075](https://doi.org/10.12933/therya-21-1075)
- Schulze, M. D., Seavy, N. E., Whitacre, D. F., 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32(1): 174–184. DOI: [10.1111/j.1744-7429.2000.tb00459.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00459.x)
- SEGEPLAN., 2014. *Plan de desarrollo municipal de Lanquín, Alta Verapaz*. Gobierno de Guatemala, Guatemala.
- Sikes, R., the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists., 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wildlife in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97(3): 663–688. DOI: [10.1093/jmammal/gyw078](https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078)
- Silva Mancini, M. C., Hintze, F., de Souza Laurindo, R., de Macêdo Mello, R., Gregorin, R., 2022. Tradition vs. innovation: comparing bioacoustics and mist-net results to bat sampling. *Bioacoustics*, 31(5): 575–593. DOI: [10.1080/09524622.2021.2008494](https://doi.org/10.1080/09524622.2021.2008494)
- Simmons, N. B., Cirranello, A. L., 2024. *Bat species of the world: a taxonomic and geographic database. Version 1.5*. <https://batnames.org/>
- Starbuck, C. A., DeSchepper, L. M., Hoggatt, M. L., O’Keefe, J. M., 2024. Tradeoffs in sound quality and cost for passive acoustic devices. *Bioacoustics*, 33: 58–73. DOI: [10.1080/09524622.2023.2290715](https://doi.org/10.1080/09524622.2023.2290715)
- Torres-Flores, J., López-Wilchis, R., Soto-Castruita, A., 2012. Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México. *Revista de Biología Tropical*, 60(30): 1369–1389. DOI: [10.15517/rbt.v60i3.1814](https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.1814)
- Trajano, E., 1995. Protecting caves for the bats or bats for the caves? *Chiroptera Neotropical*, 1(2): 19–21.
- Trujillo, L. A., Barahona-Fong, R., Kraker-Castañeda, C., Medina-Fitoria, A., Hernández, J., Pérez, S. G., 2021. Noteworthy records of bats of the genus *Eumops* Miller, 1906 from Guatemala: first confirmed record of Underwood’s Bonneted Bat, *Eumops underwoodi* Goodwin, 1940 (Mammalia, Chiroptera, Molossidae), in the country. *Check List*, 17(4): 1147–1154. DOI: [10.15560/17.4.1147](https://doi.org/10.15560/17.4.1147)
- Vansynghel, J., Ocampo-Ariza, C., Maas, B., Martin, E. A., Thomas, E., Hanf-Dressler, T., Schumacher, N., Ulloque-Samatelo, C., Yovera, F., Tschantke, T., Steffan-Dewenter, I., 2022. Quantifying services and disservices provided by insects and vertebrates in cacao agroforestry landscapes. *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1882): 20221309. DOI: [10.1098/rspb.2022.1309](https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1309)
- Yoh, N., Syme, P., Rocha, R., Meyer, C. F. J., López-Baucells, A., 2020. Echolocation of Central Amazonian ‘whispering’ phyllostomid bats: call design and interspecific variation. *Mammal Research*, 65: 583–597. DOI: [10.1007/s13364-020-00503-0](https://doi.org/10.1007/s13364-020-00503-0)