

**Universidad de Costa Rica**

**Diversidad, riqueza y abundancia de especies de murciélagos en el  
Corredor Biológico Regional Nogal – La Selva**

**Tesis de Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología**

**Natalie Bolaños Arrieta**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio**

**Facultad de Ciencias**

**Escuela de Biología**

**San José, Costa Rica, 2013**

Esta tesis fue aceptada por la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por la Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología.

---

Dr. Javier Trejos Zelaya, Decano de la Facultad de Ciencias

---

Dr. Bernal Rodríguez-Herrera, Director del Trabajo Final de Graduación

---

M. Sc. Leslie Ragde Sánchez, Lectora

---

M. Sc. Marco Retana López, Lector

---

Dr. Gilbert Barrantes Montero, Miembro del Tribunal

---

Natalie Bolaños Arrieta, Sustentante

## **Dedicatoria**

A mis padres, Marlen y Silvio, por todo su apoyo incondicional.

A mi novio, Orlando;

mi hermana, Magaly y

mi mejor amiga, Jk

por ese extra impulso que me ayudó a terminar este proyecto.

Ustedes representan las personas más importantes de mi vida.

## **Agradecimientos**

A mi tutor, Bernal Rodríguez-Herrera, por incluirme en este proyecto, por su dirección del proceso de investigación y por todo su conocimiento.

Al resto de mi comisión por sus valiosos señalamientos.

A todas aquellas personas que se convirtieron en mis asistentes por un breve periodo de tiempo con el único pago de una muy buena aventura.

Al Sr. Orlando Vargas, Jefe de Operaciones Científicas de la Estación Biológica La Selva, quien me ayudó enormemente en la identificación de las semillas y plántulas recolectadas a lo largo de esta investigación.

A la Estación Biológica La Selva y a la Empresa Bananera Chiquita, por brindarme hospedaje y alimentación en cada una de las giras realizadas.

Al Laboratorio de Análisis y Asesoría Farmacéutica (LAYAFA) de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Costa Rica, por el préstamo de las instalaciones y equipo de laboratorio para la observación, clasificación y toma de fotos de las semillas y plántulas recolectadas a lo largo de esta investigación.

## Índice

Resumen.....	1
1. Introducción.....	3
2. Marco teórico.....	5
2.1 Ensamblaje de comunidades y diversidad biológica.....	5
2.2 Fragmentación y degradación del hábitat .....	9
2.3 Murciélagos y sus amenazas .....	14
2.4 Respuestas de los murciélagos a la fragmentación y degradación del bosque.....	16
2.5 Importancia de los murciélagos en la regeneración de bosques .....	18
3. Objetivos e hipótesis.....	22
3.1 Objetivo general .....	22
3.2 Objetivos específicos .....	22
3.3 Hipótesis.....	22
5. Métodos .....	23
5.1 Área de estudio.....	23
5.2 Diseño experimental.....	23
5.3 Análisis de datos .....	24
5.3.1 Caracterización de la composición de la comunidad de murciélagos .....	24

5.3.2 Caracterización de las semillas y/o plántulas .....	25
6. Resultados.....	26
6.1 Esfuerzo de captura, riqueza y abundancia .....	26
6.2 Composición, biomasa y estructura de los murciélagos .....	27
6.3 Hábitos alimenticios de los murciélagos frugívoros .....	33
7. Discusión .....	36
7.1 Esfuerzo de captura, riqueza y abundancia .....	36
7.2 Composición, biomasa y estructura de los murciélagos .....	37
7.3 Hábitos alimenticios de los murciélagos frugívoros .....	42
8. Conclusiones.....	45
9. Recomendaciones.....	47
10. Literatura citada .....	48

## Resumen

Entender las causas y las consecuencias de la abundancia y de la dinámica de las comunidades es importante para lograr la conservación de la diversidad biológica. El número de especies y la abundancia relativa de los individuos entre las especies son las características de las comunidades que se usan para definir diversidad de especies y evidenciar el ensamblaje de una comunidad. La fragmentación y degradación del hábitat son las dos causas principales que afectan la estructura de las comunidades de murciélagos, razón por la cual éstos son buenos objetos de estudio. Esto es porque los cambios en la diversidad, la riqueza y la abundancia poblacional están determinados por los cambios en la oferta alimenticia. El objetivo de este estudio fue determinar la dieta y las abundancias relativas de las diferentes especies de murciélagos frugívoros dentro del Corredor Nogal-La Selva. Con el uso de redes de niebla los murciélagos capturados se identificaron hasta especie y se llevó un registro de sus hábitos alimentarios, también se realizaron colectas de semillas a partir de las heces. Los datos se analizaron con el fin de caracterizar la estructura de la comunidad y determinar su dieta. De los tres fragmentos de bosque muestreados se capturaron un total de veintiséis especies de murciélagos pertenecientes a seis gremios (insectívoros aéreos y recogedores, sanguívoros, nectarívoros, frugívoros y omnívoros); Starke presentó una mayor abundancia relativa y biomasa, mientras que la riqueza fue mayor en Sofía; tanto Nogal como Starke presentaron similitudes en cuanto a riqueza, sin embargo Nogal obtuvo los valores más bajos de biomasa. Los géneros más comunes durante el periodo de muestreo fueron *Artibeus* y *Carollia*, los cuales se alimentaron en

mayor medida de *Ficus* spp. y *Piper* spp., respectivamente. Se puede concluir que los murciélagos frugívoros, al estar presentes en el área de estudio, dispersan semillas de flora de bosque secundario y primario en cada uno de los fragmentos del área de estudio.



## 1. Introducción

Entender las causas y las consecuencias de la abundancia y de la variación en la distribución de formas de vida; así como, la estructura y dinámica de las comunidades, es importante para lograr la conservación de la diversidad biológica (Medellín *et al.* 2000, Smith y Smith 2001). El ensamblaje de una comunidad es un mecanismo dinámico donde individuos, fenotipos, poblaciones y gremios, interactúan produciendo patrones observables (Brown 1981, Drake *et al.* 1999). Estas interacciones (la competencia, la depredación y los procesos sucesionales) determinan la diversidad de las comunidades, donde las especies, continuamente están colonizando espacios y perdiendo poblaciones (extinciones locales) (MacArthur y Wilson 1967).

La fragmentación y degradación del hábitat es una de las principales amenazas a la biodiversidad. En Centroamérica, el ritmo de desaparición de los bosques en las últimas décadas ha sido muy acelerado (Avendaño 2005). La remoción de la vegetación nativa y el aislamiento de los fragmentos boscosos ocasionan la concentración de la fauna dentro de éstos (Lovejoy *et al.* 1986). Como respuesta a esta fragmentación de bosques se ha incrementado el interés por generar conocimiento acerca de los procesos naturales de regeneración en hábitats modificados por el ser humano (ejem: sucesión secundaria) y los roles que los animales tienen en estos procesos para, así, lograr conservar y restaurar muchos ecosistemas (Muscarella y Fleming 2007). Animales y plantas tienen más oportunidad de moverse entre parches y logran mantener la diversidad genética en las poblaciones reduciendo la posibilidad de extinciones de pequeñas poblaciones aisladas (Mech y Hallett 2001).

Los murciélagos, al ser mamíferos voladores, son muy importantes en los procesos ecológicos que ocurren en los bosques tropicales, dados sus diversos hábitos de alimentación, sus esquemas coevolutivos con las plantas, sus niveles poblacionales, su alta diversidad ecológica, sus adaptaciones a la búsqueda de insectos y otros alimentos, y su potencial de desplazarse en áreas extensas en un paisaje fragmentado (Medellín 1993, Medellín y Gaona 1999, Kalka y Kalko 2006, Meyer *et al.* 2008, Lobo *et al.* 2009). Características por las cuales llenan requerimientos importantes para facilitar la evaluación de la eficacia de los corredores biológicos según las diferentes especies de murciélagos (Medellín y Gaona 1999, Kalka y Kalko 2006).

Existen algunos reportes en los cuales se afirma que hay algunos murciélagos frugívoros que trazan una misma dirección cuando se están alimentando, lo cual permite una mayor posibilidad de germinación de esas semillas en espacios abiertos (Muscarella y Fleming 2007). Estas semillas conectan los fragmentos de bosques y minimizan el aislamiento de los hábitats, reduciendo el impacto de la fragmentación.

## **2. Marco teórico**

### **2.1 Ensamblaje de comunidades y diversidad biológica**

Existen varias definiciones de comunidad, sin embargo la más apropiada es: la combinación de poblaciones de diversas especies que coexisten en un escenario evolutivo dado (Whittaker 1975, Roughgarden y Diamond 1986, Granado 2000). El número de especies (riqueza), la abundancia relativa de los individuos entre las especies (equitatividad), y las escalas temporal y espacial son las características de las comunidades que se usan tanto para definir diversidad de especies, como para evidenciar el ensamblaje de una comunidad (Wiens 1986, Krebs 1999, Smith y Smith 2001, Weiher y Keddy 2001, Sánchez 2009).

El ensamblaje de una comunidad es un mecanismo dinámico donde individuos, fenotipos, poblaciones y gremios interactúan produciendo patrones observables (Brown 1981, Drake *et al.* 1999). La competencia interespecífica, los procesos sucesionales y la depredación determinan la diversidad de las comunidades, donde las especies continuamente están colonizando espacios y perdiendo poblaciones (extinciones locales) (MacArthur y Wilson 1967, Brown 1981, Drake *et al.* 1999).

Cuando las comunidades interactúan unas con otras e influyen en la capacidad de las especies involucradas para sobrevivir y reproducirse, sirven como agentes de selección natural. La competencia interespecífica es la que ocurre entre miembros de especies diferentes que utilizan los mismos recursos de alimento y espacio (Audesirk *et al.* 2004), por lo tanto es uno de los factores principales que determina la estructura de una comunidad

de animales (Diamond 1975). Su intensidad depende de la superposición de los nichos ecológicos de las especies en competencia (Audesirk *et al.* 2004); un alto grado de solapamiento genera un efecto negativo sobre la diversidad de las especies de dicha comunidad, por lo tanto, en el ensamblaje de una comunidad, cada nueva especie que entra (de otro género o de otro grupo taxonómico con necesidades de espacio y dieta similares) (Fox 1989) ocupa un nicho más pequeño que el que cualquiera de ellas ocuparía si estuvieran solas, lo que permite una partición de los recursos y la coexistencia entre las especies que conforman la comunidad (Audesirk *et al.* 2004).

Los procesos sucesionales también tienen un papel importante en la composición de especies dentro de una comunidad, ya que éstos causan la aparición de jerarquías competitivas. La sucesión progresa a través de una fase pionera desde un ecosistema sin vegetación y pocos animales hacia la formación de una comunidad más madura y compleja, donde especies de mayor habilidad competitiva dominan sobre las pioneras. Es altamente variable en tiempo y espacio debido a las diferentes interacciones con el microclima, la estacionalidad, los eventos estocásticos, entre otros (Tow y Lazenby 2001). En las distintas etapas de la sucesión se pueden encontrar especies tempranas, las cuales se caracterizan por tener una amplia dispersión, rápido crecimiento poblacional y ser las primeras en colonizar nuevos nichos; y las especies tardías, que presentan tasas de dispersión y colonización bajas, así como menores tasas de crecimiento (Calixto *et al.* 2008).

En el proceso de formación de una comunidad, la entrada de una nueva especie puede desplazar completamente a una especie vieja, ocupar un nicho desocupado, o coexistir dentro de un mismo nicho con una especie pre-existente. Esto significa que la

ocupación de nichos vacíos es más fácil al inicio de la formación de una comunidad, ya que conforme ésta madura y se diversifica se hace cada vez más difícil (Hutchinson 1959).

De tal manera que las comunidades están gobernadas por dos conjuntos de reglas de ensamblaje: las de asociación y las de respuesta. Las primeras permiten predecir la estructura de una comunidad conforme ésta gana o pierde especies luego de una perturbación (Granado 2000, Weiher y Keddy 2001). Explican la diversidad como un balance entre la especiación (o inmigración) y la extinción, con un cambio constante de la composición de las especies (MacArthur y Wilson 1967). Las segundas evalúan la compatibilidad ecológica de las especies que coexisten dentro de una comunidad (Granado 2000, Weiher y Keddy 2001, Keddy 2001). Están basadas en diferencias entre las especies (estrategia de historia de vida, afinidad de hábitat, plagas, depredadores) que les permite diferir en sus rangos competitivos (Grubb 1977).

Estas reglas permiten predecir cuáles especies son capaces de coexistir. Basadas en el recurso disponible y en la utilización que cada especie hace de ese recurso, habrá combinaciones de especies que dejan pocos recursos sin usar, por lo tanto van a coexistir. Aquellas comunidades que tienen baja diversidad (o una combinación de especies limitada o poco apta para la utilización total de los recursos) son invadidas constantemente por nuevas especies por lo que son precursores de la formación de comunidades más diversas (Fox 1999).

Por lo tanto, las reglas de ensamblaje pueden 1) controlar el número local de especies coexistentes ( $\alpha$ -diversidad), el cual se verá reflejado como un balance entre las tasas de colonización y de extinción, como sucede en islas pequeñas o en fragmentos de

bosque; 2) relacionar la amplificación de una comunidad y/o cambios en la composición de especies a cambios en la disponibilidad de recursos ( $\beta$ -diversidad), como sucede en islas en crecimiento o en hábitats cada vez más complejos; y 3) regular composiciones alternativas de la comunidad dentro de los límites de un hábitat, al identificar las contrapartes ecológicas que contribuyen a la diversidad ( $\gamma$ -diversidad) (Weiher y Keddy 2001).

La teoría de subconjuntos anidados (TSA) es otro modelo de ensamblaje de comunidades; de acuerdo con ésta, dado un conjunto de réplicas de un mismo hábitat que varían en su riqueza, tales como las especies en las islas de un archipiélago o fragmentos de bosque en el continente, los hábitats menos diversos tienden a ser subconjuntos de los hábitats que ensamblan un mayor número de especies. Explica que las comunidades exhiben un patrón de distribución anidado cuando las especies se encuentran en sistemas dominados por patrones de extinción, tal como sucede dentro de los fragmentos de hábitat, donde la pérdida de especies ocurre en un orden predecible, basado en la vulnerabilidad de cada especie a la extinción (relajación de fauna) (Wright *et al.* 1998). En contraste a lo propuesto por Diamond (1975), la TSA no considera que la competencia sea el mecanismo estructural bajo el cual se ensambla una comunidad. Los patrones anidados surgen como resultado de procesos de colonización o extinción, estructura del hábitat, distancia entre fragmentos o efectos de área (Wright *et al.* 1998). La TSA ha recibido mucha atención por su relevancia en el manejo de la biodiversidad y su conservación, y su potencial para identificar especies sensibles a la fragmentación (Fischer and Lindenmayer 2005; Martínez-Morales 2005).

## 2.2 Fragmentación y degradación del hábitat

Los bosques tropicales contienen una gran proporción de la biodiversidad mundial; albergan el 70% de las especies de animales y plantas del mundo, influyen en el clima local y regional, regulan el caudal de los ríos y proveen una amplia gama de productos maderables y no maderables (Aide y Grau 2004, Rodríguez-Herrera y Timm 2008). La fragmentación y degradación de hábitats silvestres en el último siglo son las principales amenazas a la biodiversidad, generando un mosaico de bosques nativos, lo cual ha provocado cambios a gran escala en la estructura natural, heterogeneidad y función de los ecosistemas (Chapin *et al.* 2000, Rodríguez-Herrera y Timm 2008). Estas amenazas son particularmente prominentes en los sistemas neotropicales; en Centroamérica por ejemplo, el ritmo de desaparición de los bosques en las últimas décadas ha sido muy acelerado (Avendaño 2005, Rodríguez-Herrera y Timm 2008). En general, la tasa de deforestación se ha estimado en más de 400 000 ha/año. Se considera que cerca del 70% del bosque original presente en la región se ha perdido (Harvey y Saenz 2007). Los efectos antropogénicos (presión por el crecimiento exponencial humano y la explotación de los recursos naturales) han dado lugar a un patrón global de parches de hábitat con diversos niveles y tipos de disturbios inducidos por humanos (Reid 1997, Medellín *et al.* 2000, Smith y Smith 2001).

En cuanto a la fragmentación, es un proceso cuyo impacto sobre la biodiversidad implica cuatro efectos: la reducción en la cantidad del hábitat, el incremento en el número de parches de hábitat, la disminución en el tamaño de los parches y el incremento en el aislamiento de los parches (Fahrig 2003). La fragmentación aísla los parches boscosos al

provocar una disminución en su tamaño y al mismo tiempo, desencadena una serie de procesos asociados a los efectos de borde que deterioran el hábitat: cambios microclimáticos (aumento en la temperatura superficial de los suelos, disminución de las tasas de evapotranspiración y precipitación, alteración en la capacidad del suelo para retener agua, mayor escorrentía superficial, entre otros), aumento de las tasas de depredación, tala selectiva, uso del fuego, presencia de ganado, urbanización (Lovejoy *et al.* 1986, Meyer 2007), cambios en la diversidad, la abundancia, la dinámica del bosque, la estructura trófica y otros procesos ecológicos; y debe ser analizado en la escala de paisaje (Fahrig 2003). Sus efectos dependen de ciertos factores intrínsecos al propio fenómeno de fragmentación como:

1) El tiempo desde el aislamiento del fragmento: conforme se vayan haciendo más notables los efectos de la fragmentación, se irán perdiendo aquellas especies que dependen totalmente de la vegetación nativa, que tengan poca plasticidad genética, que requieran de amplios territorios o que se presentan en bajas densidades; mientras que se irán ganando especies invasoras y de borde capaces de establecerse en el sistema de fragmentos;

2) La distancia de otros fragmentos: la habilidad de las especies de colonizar o recolonizar un remanente depende, hasta cierto grado, de la distancia entre el fragmento y otras áreas con vegetación nativa, otros fragmentos o áreas adyacentes sin perturbación;

3) El grado de conectividad entre los fragmentos: la conectividad es el grado en el que un paisaje permite o impide la movilidad de las especies entre los fragmentos (Galindo-González 2007) lo que a su vez depende de la distancia entre los fragmentos adyacentes y



los corredores que unen los fragmentos y varía de lugar a lugar y de la especie que lo utiliza;

4) El tamaño del fragmento: mientras más pequeño, mayor será la probabilidad de influencia de los factores externos (efectos de borde). Los fragmentos más grandes normalmente contienen mayor diversidad de hábitats que los pequeños, mayor posibilidad de contener una población grande y altos niveles de heterocigocis, por lo que tendrá mayores probabilidades de resistir una extinción local;

5) Los cambios en los alrededores del paisaje: la eliminación de la vegetación de los alrededores de un fragmento ocasiona que éste se convierta en la única área de hábitat apropiado para los organismos móviles, originando la concentración de individuos y una sobresaturación por la entrada de especies nativas así como por el establecimiento de nuevos ensamblajes, lo que afecta las relaciones intra- e inter- específicas; y

6) La posición de los fragmentos en el paisaje: pueden representar el punto de conexión entre áreas y así disminuir la distancia que las separa, permitiendo el flujo de organismos (Saunders *et al.* 1991, Galindo-González 2007).

Existen además factores intrínsecos asociados a las especies que aumentan la sensibilidad a la fragmentación; incluyen tamaño de población pequeño, altas fluctuaciones poblacionales, baja abundancia de algunas especies (o especies raras), un alto grado de especialización del hábitat, tamaño corporal grande, baja movilidad y alto nivel trófico (Meyer 2007).

La degradación del hábitat, por el contrario, no implica necesariamente un cambio en la utilización del terreno; puede seguir siendo de uso forestal, pero su composición y

funciones biológicas quedan comprometidas por la intervención humana (Laurance 2000, Galindo-González 2007). La remoción de la vegetación nativa y el aislamiento de los fragmentos boscosos ocasionan la concentración de la fauna dentro de éstos (Lovejoy *et al.* 1986). A su vez, representa, en algunos casos, un hábitat inhóspito para los desplazamientos de especies (Acosta-Jamett y Simonetti, 2004). Todo ello aumenta la vulnerabilidad de muchas especies de animales y plantas a condiciones ambientales adversas, las cuales imponen restricciones a la polinización, frugivoría, dispersión de semillas, reproducción y depredación, lo que aumenta la probabilidad de extinción local de muchas especies (Saunders *et al.* 1991, Wilson 2004, Galindo-González 2007). Las especies raras y distribuidas en parches, y aquellas con altos requerimientos de espacio o de hábitat especializado, son particularmente susceptibles a la fragmentación, como es el caso de las especies selváticas, con bajas densidades en la comunidad e intolerantes a los sitios abiertos (Galindo-González 2007).

Las teorías de biogeografía de islas (TBI) de Mac Arthur y Wilson (1967) y las de metapoblaciones de Hanski (1999) han sido muy utilizadas para analizar los fenómenos biológicos y ecológicos asociados a la fragmentación boscosa y sus consecuencias para las especies (Galindo-González 2007, Sánchez 2009). El principio fundamental de la TBI es que las islas pequeñas albergan pocas especies mientras que las grandes albergan muchas especies. Establece que, para acomodar más especies dentro de un hábitat, tanto el nicho de hábitat como el nicho de dieta de una especie pueden sufrir una pequeña compresión (Fox 1989). Se trata de un equilibrio dinámico entre extinción y recolonización, donde la tasa de extinción es mayor en las islas pequeñas y la tasa de recolonización por nuevas especies es

mayor en islas localizadas más cerca del continente (Mac Arthur y Wilson 1967, Galindo-González 2007). Sin embargo en la TBI, la matriz (el océano) es un hábitat inhóspito para casi todas las especies terrestres, mientras que en los paisajes terrestres, la matriz (ejem: potreros, cultivos agrícolas, urbanizaciones) no es necesariamente infranqueable a la dispersión de los organismos, además de que puede contener una alta diversidad de especies propias de la matriz que interactúan con los fragmentos (Galindo-González 2007, Meyer 2007). Además toma en cuenta únicamente el tamaño y el aislamiento de los fragmentos (Tews *et al.* 2004), y no considera otros factores como el grado de semejanza estructural entre la matriz y el hábitat original; a menor semejanza, más pronunciados son los efectos de borde sobre las especies (Galindo-González 2007).

Por metapoblación se entiende al conjunto de poblaciones locales que viven en fragmentos de hábitats discretos, las cuales se mantienen conectadas mediante el movimiento de individuos entre los fragmentos. Esto posibilita una dinámica interna propia de extinciones y colonizaciones. La idea de la metapoblación es una abstracción del concepto de población a un nivel más alto, en el cual se consideran diferentes escalas espaciales y temporales. A escala local, los individuos de la misma especie se mueven e interactúan entre sí en el curso de sus actividades reproductivas y de alimentación dentro del mismo fragmento de hábitat. A escala de metapoblación las poblaciones locales se integran como un sistema dinámico (Hanski 1999).

Mientras que en la escala de parche se incluyen parámetros como el área, la diversidad de plantas y la estructura de la vegetación; en la escala de paisaje son importantes otros factores tales como el aislamiento y la proximidad entre los tipos de

hábitat (Mena 2010). Aspectos como la tolerancia de las especies a las perturbaciones, la habilidad de ellas para cruzar a través de áreas abiertas permitiendo la colonización de nuevos fragmentos, y las interacciones dentro de la matriz formada por la modificación del hábitat, son claves en el impacto que la fragmentación tiene sobre las especies existentes en una región (Bennett 2004). Razón por la cual la teoría de las metapoblaciones proporciona un marco teórico más completo para entender los patrones y procesos asociados a la fragmentación de hábitats, ya que se otorga importancia a atributos asociados a la complejidad estructural y productividad del hábitat de cada fragmento (ejem. disponibilidad de fuentes de alimento, sitios de anidación o refugios y depredación) (Wiegand *et al.* 2005) y la relevancia de algunas estructuras clave del microhábitat para mantener poblaciones viables (Tews *et al.* 2004).

### **2.3 Murciélagos y sus amenazas**

La deforestación y la fragmentación de los bosques son las dos amenazas principales que afectan la diversidad, la riqueza y la abundancia de las diferentes comunidades de murciélagos (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2001, Sánchez 2009). Por ejemplo, del bosque seco tropical que cubría el occidente de América Central, incluyendo Guanacaste, solo queda el 2% (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002). Una tasa de tala de 450 km<sup>2</sup> por año (o 4.2% anual) ha ocasionado la desaparición casi completa de los bosques tropicales premontanos y montanos de la vertiente Pacífica y de los bosques muy húmedos que cubrían las tierras bajas del Caribe de Costa Rica (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2001, LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

Los efectos de la fragmentación sobre las comunidades de murciélagos son la pérdida de especies con requerimientos especializados de hábitat y un incremento en la abundancia de

especies generalistas (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002, Galindo-González 2007, Mena 2010, Meyer 2007). El aislamiento, causado por la fragmentación y destrucción del hábitat, tiene implicaciones ecológicas, biológicas y genéticas muy importantes en las poblaciones de algunas especies de murciélagos (Galindo-González 2007) por acción de la deriva genética y un reducido flujo de genes (Meyer 2007). Sin embargo, no se conocen bien los efectos generales de la alteración del hábitat en los murciélagos, debido a que la mayoría de los estudios no han tomado en cuenta la escala de paisaje, se han limitado a sitios en particular y/o solo se capturaron murciélagos a nivel del suelo, lo que genera un sesgo hacia cierto tipo de especies (Sampaio *et al.* 2003, Galindo-González 2007).

La desinformación constituye otra amenaza. La mayoría de los habitantes latinoamericanos cuenta con poca información sobre los murciélagos. Una creencia común es que todos son vampiros, los cuales son despreciados por su hábito de morder al ganado (y a veces a humanos), por lo que los esfuerzos por controlarlos a menudo conducen a la muerte innecesaria de otras especies que son beneficiosas (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

Otros factores humanos que reducen la población de murciélagos son el uso no controlado de pesticidas y químicos tóxicos que se liberan en la atmósfera, los efectos potenciales del cambio climático y el creciente aumento de la población humana. Las tasas de reproducción bajas y expectativas de vida altas no mejoran su situación; por eso cuando se destruye una población de murciélagos, la recuperación puede ser muy lenta (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

## 2.4 Respuestas de los murciélagos a la fragmentación y degradación del bosque

La deforestación y la fragmentación producen modificaciones en la disponibilidad y configuración del hábitat, a las cuales las especies pueden o no ajustarse. Por ejemplo, una parte importante de la diversidad de aves terrestres nativas presentes en los bosques tropicales suelen utilizar los campos agrícolas que han surgido luego de la deforestación (Perfecto *et al.* 2003). Similares resultados han sido encontrados para artrópodos (Perfecto, *et al.* 2003), algunos grupos de mamíferos terrestres (Mena y Medellín 2010) y en murciélagos (Medellín *et al.* 2000).

Los murciélagos son buenos objetos de estudio para evaluar la sensibilidad a la fragmentación del hábitat porque pueden desplazarse a través de áreas extensas en un paisaje fragmentado (Meyer *et al.* 2008). Algunos estudios revelan que en los fragmentos de bosque tropical, la diversidad y la abundancia de murciélagos son influenciadas por la distancia entre los parches, las estrategias de forrajeo y el tamaño del espacio vital (Cosson *et al.* 1999, Estrada *et al.* 1993). Sin embargo, otros estudios revelan que si bien, algunas especies suelen usar campos agrícolas y vegetación secundaria, también prefieren ubicar sus sitios de descanso en el bosque maduro (Evelyn y Stiles 2003).

La respuesta a corto plazo en hábitats más deforestados es una reducción general en la abundancia, con comunidades menos diversas y dominadas por menos especies (Cosson *et al.* 1999). Varios estudios han demostrado que por sus requerimientos de dieta, de refugios y de hábitat de forrajeo, las especies responden de diferente manera a las condiciones ambientales (Galindo-González 2007). Algunas especies de la subfamilia Stenodermatinae o Carrollinae (ambas con dietas basadas en frutas) (Reid 1997, LaVal y

Rodríguez-Herrera 2002, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007) se benefician con cierto grado de perturbación y son abundantes en la vegetación secundaria (Medellín *et al.* 2000, Castro-Luna *et al.* 2007, Galindo-González 2007). En áreas con bajos niveles de deforestación, éstos suelen cruzar las áreas abiertas o perturbadas en búsqueda de infrutescencias de las especies de vegetación secundaria y pionera, y de refugio en los fragmentos de bosque (Bernard & Fenton 2007, Galindo-González 2007). Sin embargo, con el incremento de las áreas deforestadas, la conectividad de los parches de bosque remanentes disminuye y no se conoce bien cuál sería su respuesta a este grado de fragmentación; probablemente pocas especies de frugívoros podrían ser capaces de cruzar grandes áreas sin cobertura de bosque (Klingbeil & Willig 2009). Por el otro lado, las especies de la subfamilia Phyllostominae, por sus necesidades ambientales, son más sensibles a la deforestación y a los niveles de perturbación del hábitat (Faria 2006, Galindo-González 2007) y son más abundantes en los bosques maduros (Castro-Luna *et al.* 2007).

Aproximadamente el 30% de las especies de murciélagos conocidos son parcial o totalmente dependientes de las plantas como fuente de alimento (néctar, polen, frutos). En este sentido los cambios en la diversidad, la riqueza y la abundancia poblacional están determinados por los cambios en la oferta alimenticia (Pérez-Torres y Ahumada 2004, Galindo-González 2007). Sin embargo, existen otros factores que explican la sensibilidad a la fragmentación y que no están directamente relacionadas con la disponibilidad de alimento. Estos factores son: 1) la estructura del paisaje: cambios que ocurren en el hábitat y generan sensibilidad al borde y alteraciones en las interacciones entre las especies (competencia y depredación) (Galindo-González 2007, Meyer 2007) y 2) la capacidad de

movilidad de las especies (Meyer 2007) vs las distancias entre los sitios de alimentación y los fragmentos de vegetación (Galindo-González 2007): las especies frugívoras son altamente móviles y pueden satisfacer sus requerimientos visitando varios parches de bosque (Meyer 2007) mientras que las animalívoras tienen una movilidad más limitada, por lo tanto son más sensibles a la fragmentación (Meyer *et al.* 2008).

No se tiene bien claro los efectos de la fragmentación en la variación genética y en la estructura poblacional de murciélagos neotropicales a una escala micro-geográfica, a pesar del impacto profundo que tiene este fenómeno sobre la estructura genética de las poblaciones y la importancia de los bosques para los murciélagos (Meyer 2007).

## **2.5 Importancia de los murciélagos en la regeneración de bosques**

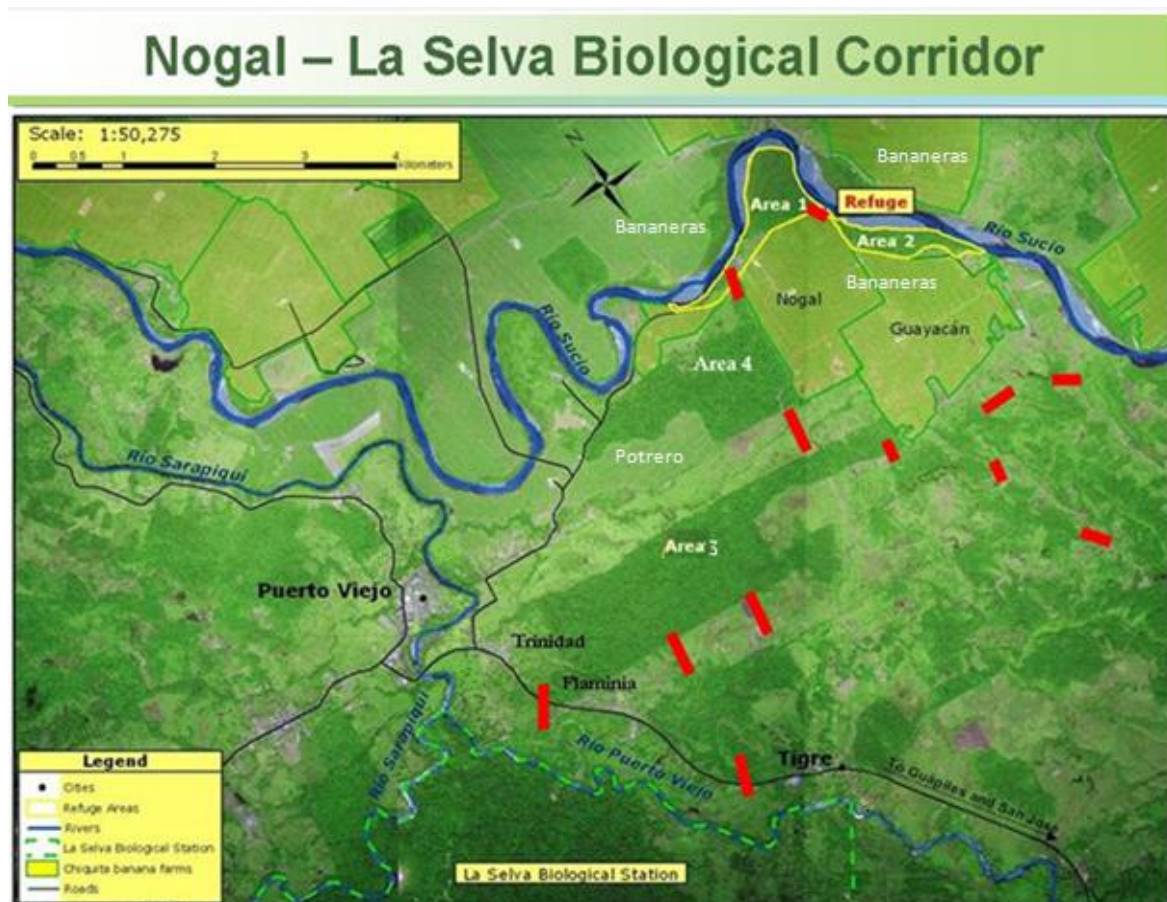
Como respuesta a esta fragmentación de bosques se ha incrementado el interés por generar conocimiento acerca de los procesos naturales de regeneración en hábitats modificados por el ser humano (ejem: sucesión secundaria) y los roles que los animales tienen en estos procesos para, así, lograr conservar y restaurar muchos ecosistemas (Muscarella y Fleming 2007). Varias iniciativas, en diferentes escalas espaciales, se están desarrollando para aliviar estas amenazas y mantener la conectividad entre fragmentos de bosque. Animales y plantas tienen más oportunidad de moverse entre parches y logran mantener la diversidad genética en las poblaciones reduciendo la posibilidad de extinciones de pequeñas poblaciones aisladas (Mech y Hallett 2001).



En una escala espacial grande el Corredor Biológico Mesoamericano encara el reto de conectar los bosques entre Norte y Suramérica. La brecha más grande del Corredor ocurre en el noreste de Costa Rica. La reserva Nogal, propiedad de la compañía Chiquita Banana en el noreste del país, cubre más de 100 hectáreas de bosque a lo largo del Río Sucio. En una escala espacial pequeña el Corredor Biológico Regional Nogal-La Selva (**Figura 1**) permitiría disminuir esta brecha al mantener la conectividad ecológica entre América del Norte y América del Sur, preservando rutas de migración y transmisión de genes a través del istmo de Centro América (Timm y Rodríguez-Herrera 2008). De igual manera, la propuesta diseñada por Timm y Rodríguez-Herrera (2008) para el Estudio en el Corredor Biológico Mesoamericano (mamíferos en el Corredor Biológico Regional Nogal-La Selva) representa un esfuerzo más para la conservación en el Corredor Biológico San Juan–La Selva.

Los murciélagos, al ser mamíferos voladores, son muy importantes en los procesos ecológicos que ocurren en los bosques tropicales, dados sus diversos hábitos de alimentación, sus esquemas coevolutivos con las plantas, sus niveles poblacionales, su alta diversidad ecológica, sus adaptaciones a la búsqueda de insectos y otros alimentos y su potencial de desplazarse en áreas extensas en un paisaje fragmentado (Medellín 1993, Medellín y Ganoa 1999, Kalka y Kalko 2006, Meyer *et al.* 2008, Lobova *et al.* 2009).

Características por las cuales llenan requerimientos importantes para facilitar la evaluación de la eficacia de los corredores biológicos según las diferentes especies de murciélagos (Medellín y Ganoa 1999, Kalka y Kalko 2006).



**Figura 1.** Mapa del noreste de Costa Rica mostrando las propiedades de Chiquita y La Estación Biológica La Selva. Se trabajará en el Área 1 y Área 2 (Nogal), Área 3 (Starke) y Área 4 (Soffa).

Un mínimo de 858 especies de plantas dependen de los murciélagos para su polinización o dispersión de semillas en el Neotrópico (Geiselman *et al.* 2002). En el geotrópico se han registrado 549 especies de plantas que son dispersadas por los murciélagos (Lobova *et al.* 2009). Los murciélagos frugívoros, en especial, tienen un rol fundamental en la dispersión de semillas y regeneración de bosques tropicales, permitiendo la dispersión y la colonización de nuevos hábitats por distintas especies de fauna y flora y reduciendo el impacto de la fragmentación (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002, Goncalves *et*

*al.* 2008, Wang 2008, Lobova *et al.* 2009); esto se debe a: 1) Su pequeño tamaño: éstos tienen mejor maniobrabilidad y pueden forrajear tanto en el sotobosque como en la bóveda emergente de los bosques tropicales; 2) Utilizan uno o más refugios de alimentación (específicamente los hechos en hojas), en donde depositan la mayoría de las semillas grandes que ingieren durante la noche; 3) Se sabe también que tienden a defecarlas en el aire sobre grandes áreas abiertas lo cual permite una mayor posibilidad de germinación de estas semillas (Muscarella y Fleming 2007, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007, Lobova *et al.* 2009); 4) Pueden consumir cientos de miles de semillas por día, por consiguiente tienen un gran potencial como dispersores de grandes cantidades de semillas, por ejemplo *Carollia perspicillata* dispersa 80 semillas/m<sup>2</sup>/año en los bosques del neotrópico, dependiendo del hábitat (Fleming y Heithaus 1981); 5) Son bastante selectivos y usualmente comen los frutos maduros, por lo tanto dispersan semillas maduras; y 6) La mayoría de las frutas/infrutescencias de los que se alimentan son llevados lejos de la planta madre para su consumo en los refugios (Lobova *et al.* 2009).

Las especies arbóreas productoras de grandes semillas representan uno de los componentes más importantes de la flora en bosques maduros (Poorter y Rose 2005, Wright *et al.* 2007). Debido a que las frutas con semillas grandes no pueden ser ingeridas por murciélagos de tamaño pequeño, éstas deben ser procesadas en los refugios, donde las semillas son depositadas luego de haber consumido la pulpa (Melo *et al.* 2009). Existen 22 especies de murciélagos que utilizan refugios (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007), lo que hace razonable esperar que sea posible encontrar semillas dispersadas, de diferentes especies de plantas, bajo los refugios (Melo *et al.* 2009).

### **3. Objetivos e hipótesis**

#### **3.1 Objetivo general**

Determinar la dieta y las abundancias relativas de las diferentes especies de murciélagos frugívoros dentro del Corredor Nogal- La Selva (el cual incluye los fragmentos de bosque Nogal, Starke y Sofía)

#### **3.2 Objetivos específicos**

1. Establecer cuál es la dieta de cada especie de murciélago frugívoro en los fragmentos del área de estudio.
2. Comparar la riqueza y la diversidad de los murciélagos frugívoros en los fragmentos del área de estudio.

#### **3.3 Hipótesis**

1. Los murciélagos frugívoros capturados están dispersando semillas de especies de plantas pioneras en los fragmentos del corredor.
2. La riqueza y diversidad de murciélagos no es igual entre los diferentes fragmentos.

## 5. Métodos

### 5.1 Área de estudio

El estudio se realizó en una serie de fragmentos de bosque (Nogal, Sofía y Starke) en el Corredor Biológico Regional Nogal-La Selva, Heredia, al noreste de Costa Rica. Estos fragmentos de bosque se clasifican dentro de la zona de vida de Holdridge como Bosque Húmedo Tropical. Se encuentran ubicados en las tierras bajas del Caribe de Costa Rica, en el Cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia. Esta zona de vida presenta un ámbito de precipitación entre 1800 y más de 4000mm de precipitación anual (Bolaños *et al.* 2005). La temperatura media mensual es de 25,9°C (McDade y Hartshorn 1994).

### 5.2 Diseño experimental

Dentro de cada fragmento de bosque se colocaron 5 redes de niebla de 5 a 6 noches seguidas por gira por un periodo de 7 meses (de Agosto a Octubre 2008, Diciembre 2008, Enero y Marzo 2009), abarcando diferentes etapas del ciclo lunar. Se usaron redes de 12m cada una, abiertas de las 18:00 hrs a las 21:00 hrs para capturar individuos, debido a que después de esta hora la actividad de los murciélagos empieza a disminuir (LaVal y Fitch 1977, Simmons y Voss 1998). Los murciélagos capturados fueron depositados en bolsas de manta. Cada individuo capturado se identificó hasta especie utilizando la clave de campo de Timm *et al.* (1999). De cada individuo se anotó el tipo de hábito alimentario, se pesó (pesolas Micro-Line Spring Scale de 100g y 500g a 1,0g ) y con una regla se le midió la longitud del antebrazo. Se registró el número de individuos por especie, sexo y estado reproductivo (hembras: preñada, lactante; machos: escrotado, no escrotado). Los

murciélagos frugívoros capturados, además de lo anterior, se mantuvieron cautivos por 10 minutos para que defecaran (tiempo comúnmente recomendado, Rodríguez-Herrera 2010, com.pers.). Luego de la liberación de cada murciélago, se analizó el contenido de las bolsas para recolectar semillas a partir de muestras de heces. Los ejemplares colectados fueron depositados en el Museo de Biología de la Universidad de Costa Rica en San Pedro.

### **5.3 Análisis de datos**

#### **5.3.1 Caracterización de la composición de la comunidad de murciélagos**

Se elaboraron curvas de acumulación de especies para evaluar la calidad del inventario. Existen tres modelos de curvas de acumulación que han sido propuestos para calcular la riqueza de especies de un sitio en particular: logarítmico, exponencial, y Clench (ecuación de Michaelis-Menten). El logarítmico establece que, conforme la lista de especies crece en un área pequeña, la probabilidad de adicionar una nueva especie a la lista en un intervalo “X” disminuye proporcionalmente al tamaño actual de la lista, y eventualmente llega a cero (Soberón y Llorente 1993). Como se muestrearon áreas relativamente pequeñas, en donde todas las especies pueden llegar a ser registradas, la curva de acumulación que se utilizó es el modelo logarítmico (Sánchez 2009).

Para el cálculo del número máximo de especies esperadas se utilizó, como estimador de riqueza de especies, calculado con el programa R. Como indicadores de la diversidad de murciélagos se utilizaron el número de especies registradas (riqueza de especies), curvas de abundancia y el número de capturas. El esfuerzo de captura se obtuvo

multiplicando el número de noches por las horas-red (Medellín 1993). Cada hora-red equivale a una red de 12 metros abierta por 1 hora (Kalko 1997). Se utilizó el índice de éxito de captura como un indicador de la abundancia relativa para cada uno de los tres fragmentos. Este índice se calcula dividiendo el número de animales capturados entre las hora-red (Medellín 1993, Pérez-Torres y Ahumada 2004). Por último, se realizó un gráfico de biomasa incluyendo a todas las especies capturadas.

### **5.3.2 Caracterización de las semillas y/o plántulas**

Las semillas recolectadas a partir de las heces se colocaron en sobres de papel, identificando la especie de murciélago, número de individuo, fecha y sitio de colecta. Se dividieron en dos grupos: el primer grupo de semillas se limpió con el fin de observarlas al microscopio y anotar sus características, y el segundo grupo se puso a germinar en cajas petri con papel filtro húmedo en la base. Ambos grupos sirvieron para determinar a qué planta pertenecían.

## 6. Resultados

### 6.1 Esfuerzo de captura, riqueza y abundancia

El muestreo comprendió un total de 60 m de red con 435 horas trabajadas durante 29 noches. Se capturaron 578 individuos que correspondieron a 26 especies, 15 géneros y 3 familias. Starke fue el fragmento de bosque con mayor abundancia relativa, mientras que la riqueza de especies fue mayor en Sofía (**Cuadro 1 y 2**).

**Cuadro 1.** Número de noches de captura, especies, capturas y esfuerzos para cada fragmento de bosque, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

<b>Fragmento</b>	<b>Noches</b>	<b>#especies</b>	<b>Capturas</b>	<b>Horas/red/noche</b>	<b>Abundancia relativa</b>
<b>Sofía</b>	10	22	215	150	1,433
<b>Nogal</b>	10	16	143	150	0,953
<b>Starke</b>	9	16	220	135	1,623
<b>Total</b>	<b>29</b>	<b>26*</b>	<b>578</b>	<b>435</b>	<b>4,009</b>

\*No es una sumatoria, se capturaron un total de 26 especies. Hay especies que se repiten entre los fragmentos.

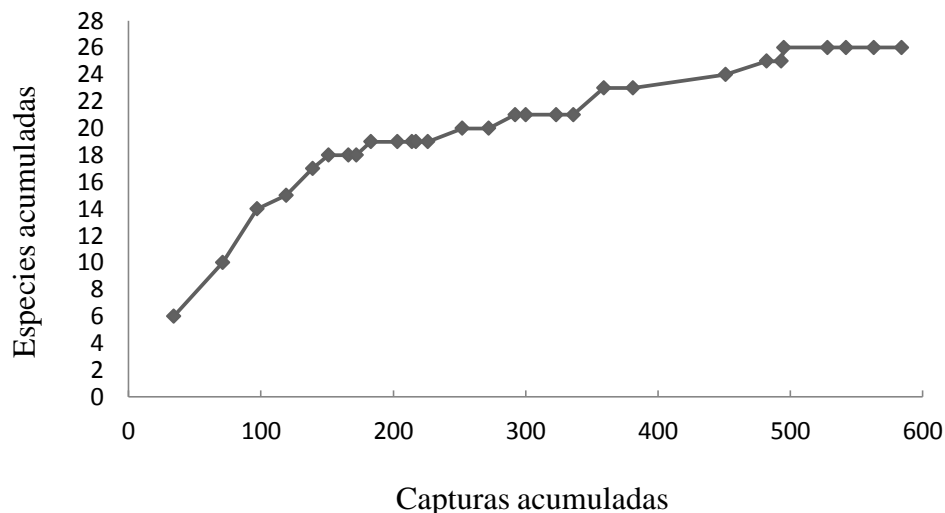
**Cuadro 2.** Riqueza de especies de murciélagos para cada fragmento de bosque, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

<b>Fragmento</b>	<b>Riqueza</b>	<b>Límite inferior</b>	<b>Límite superior</b>
<b>Sofía</b>	26,80	21,0	34,0
<b>Nogal</b>	24,92	19,0	33,0
<b>Starke</b>	24,90	19,0	33,0
<b>Total</b>	<b>35,90</b>	<b>25,0</b>	<b>54,50</b>

La curva de acumulación de especies en los tres fragmentos sugiere que la cantidad de especies llega a una asíntota de aproximadamente 26 capturas, lo cual concuerda con el modelo logarítmico en donde la probabilidad de la captura en áreas relativamente pequeñas no crece proporcionalmente al esfuerzo, sino que después de pocas



noches la probabilidad de adicionar una nueva especie disminuye considerablemente (Sánchez 2009) (**Figura 2**).



**Figura 2.** Curva de acumulación de especies en los tres fragmentos de bosque, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

## 6.2 Composición, biomasa y estructura de los murciélagos

Las comunidades de murciélagos neotropicales están compuestas por diez gremios tróficos (Kalko *et al.* 1996, Kalko *et al.* 1998). En este estudio se capturaron representantes de 6 gremios (II: insectívoros aéreos de espacios con fondo cerrado; IV: insectívoros recogedores de espacios muy cerrados; VII: sanguívoros recogedores de espacios muy cerrados; VIII: frugívoros recogedores de espacios muy cerrados; IX: nectarívoros

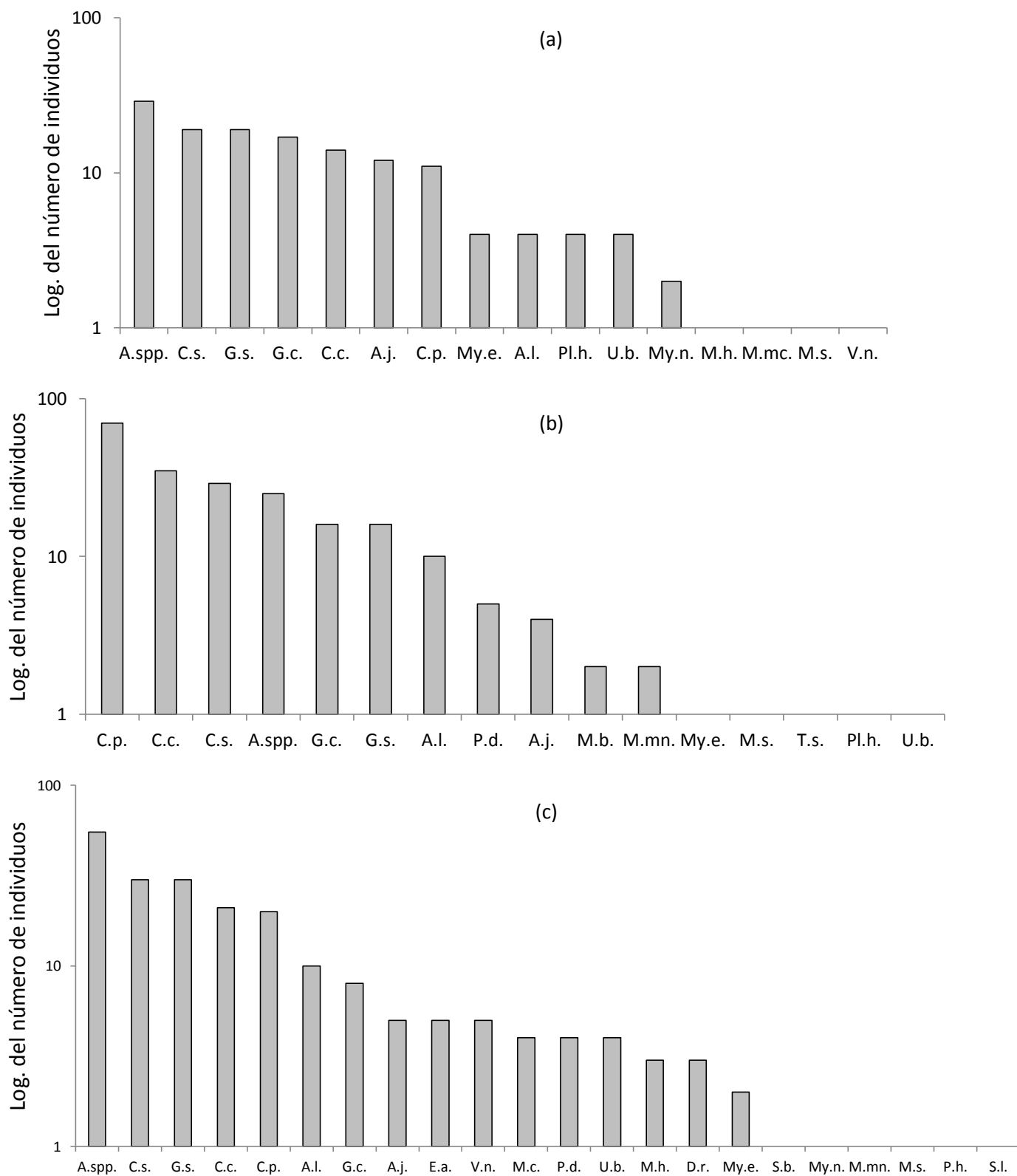
recogedores de espacios muy cerrados; y X: omnívoros recogedores de espacios muy cerrados).

El grupo de los frugívoros (VIII) fue el mejor representado tanto en número de especies como en capturas. Los géneros *Carollia* y *Artibeus* representaron el 43% y el 27% respectivamente de todas las capturas, mientras que las demás 20 especies capturadas cubrieron el 30% restante. Los géneros dominantes pertenecen a las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae. En el primer caso las especies más dominantes fueron *Carollia perspicillata* (17,47% de las capturas totales), *Carollia sowelli* (13,49% de las capturas totales) y *Carollia castanea* (12,12% de las capturas totales). En el segundo caso, la especie dominante fue *Artibeus*\* (18,85% de las capturas totales). Al comparar la abundancia entre los fragmentos, mediante las curvas de abundancia, se encontró que *Artibeus*\* fue la especie más abundante en Nogal y Sofía con 1,5 veces y 1,8 veces respectivamente más capturas que la segunda especie (*Carollia sowelli*). Mientras que *Carollia perspicillata* fue la especie más abundante en Starke con 2 veces más capturas que la segunda especie (*Carollia castanea*) (**Cuadro 3 y Figura 3**).

**Cuadro 3.** Número de individuos capturados de las diferentes especies para cada sitio de muestreo, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

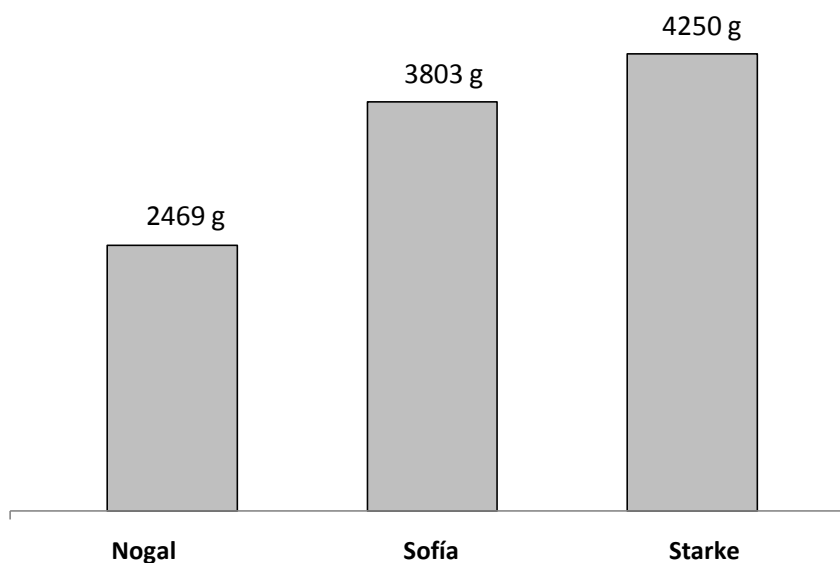
Familia	Especie	Abreviación	Gremio	Nogal	Starke	Sofía	Total
Emballonuridae	<i>Saccopteryx bilineata</i>	S.b.	II	-	-	1	1
Vespertilionidae	<i>Myotis elegans</i>	My.e.	II	4	1	2	7
	<i>Myotis nigricans</i>	My.n.	II	2	-	1	3
Phyllostomidae	Phyllostominae						
	<i>Mimon crenulatum</i>	M.c.	IV	-	-	4	4
	<i>Mimon bennetti</i>	M.b.	IV	-	2	-	2
	<i>Micronycteris hirsuta</i>	M.h.	IV	1	-	3	4
	<i>Micronycteris microtis</i>	M.mc.	IV	1	-	-	1
	<i>Micronycteris minuta</i>	M.mn.	IV	-	2	1	3
	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	M.s.	IV	1	1	1	3
	<i>Phyllostomus discolor</i>	P.d.	IX	-	5	4	9
	<i>Phyllostomus hastatus</i>	P.h.	X	-	-	1	1
	<i>Tonatia saurophila</i>	T.s.	IV	-	1	-	1
	Stenodermatinae						
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	A.j.	VIII	12	4	5	21
<i>Artibeus lituratus</i>	A.l.	VIII	4	10	10	24	
<i>Artibeus*</i>	A.spp.	VIII	29	25	55	109	
<i>Ectophylla alba</i>	E.a.	VIII	-	-	5	5	
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Pl.h.	VIII	4	1	-	5	
<i>Sturnira lilium</i>	S.l.	VIII	-	-	1	1	
<i>Uroderma bilobatum</i>	U.b.	VIII	4	1	4	9	
<i>Vampyressa nymphaea</i>	V.n.	VIII	1	1	5	7	
Carollinae							
<i>Carollia castanea</i>	C.c.	VIII	14	35	21	70	
<i>Carollia perspicillata</i>	C.p.	VIII	11	70	20	101	
<i>Carollia sowelli</i>	C.s.	VIII	19	29	30	78	
Glossophaginae							
<i>Glossophaga commissarisi</i>	G.c.	IX	17	16	8	41	
<i>Glossophaga soricina</i>	G.s.	IX	19	16	30	65	
Desmodontinae							
<i>Desmodus rotundus</i>	D.r.	VII	-	-	3	3	
<b>TOTAL</b>				<b>143</b>	<b>220</b>	<b>215</b>	<b>578</b>

*Artibeus\** hace referencia a *Artibeus phaeotis* o *Artibeus watsoni*, debido a que no se pudo diferenciar entre ambos.



**Figura 3.** Comparación de la distribución de abundancias de las especies presentes en los tres fragmentos de bosque: (a) Nogal, (b) Starke y (c) Sofía, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

De manera general, Starke representó el 40,39% de la biomasa total de los murciélagos capturados, Sofía el 36,14% y Nogal el 23,47%. El gremio con mayor biomasa fue el de los frugívoros (VIII) cubriendo el 82,42% del muestreo, mientras que los demás gremios apenas alcanzaron el 17,58% (**Figura 4**).



**Figura 4.** Biomasa de especies en los tres fragmentos de bosque, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

La biomasa de los dos géneros dominantes (*Carollia* y *Artibeus*) cubrió el 78,80% del total. Para determinar el tamaño de las especies que están produciendo la diferencia de biomasa se analizaron las 26 especies. En el Cuadro 4 se puede apreciar cómo, a pesar de presentar un bajo número de capturas, especies de murciélagos frugívoros de talla corporal grande (40-70 gr) como *A. lituratus* y *A. jamaicensis*, contribuyeron significativamente a la biomasa de este grupo en cada fragmento y en la total. Por el contrario, *Artibeus*\* y el

género *Carollia* son frugívoros ligeros con pesos menores a los 20 gramos que compensan al presentar un número elevado de capturas (**Cuadro 4**).

**Cuadro 4.** Biomasa en gramos que aportan las veintiséis especies identificadas según el número de capturas en cada fragmento de bosque, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

Especie	Peso promedio	No. De capturas			Total biomasa		
		Nogal	Sofía	Starke	Nogal	Sofía	Starke
<i>Artibeus jamaicensis</i>	49,14	12	5	4	589,68	245,70	196,56
<i>Artibeus lituratus</i>	69,70	4	10	10	278,00	697,00	697,00
<b><i>Artibeus*</i></b>	11,83	29	55	25	343,07	650,65	295,75
<i>Ectophylla alba</i>	5,60	0	5	0	0	28,00	0
<i>Platyrrhinus helleri</i>	17,00	4	0	1	68,00	0	17,00
<i>Sturnira lilium</i>	20,00	0	1	0	0	20,00	0
<i>Uroderma bilobatum</i>	18,78	4	4	1	75,12	75,12	18,78
<i>Vampyressa nymphaea</i>	11,29	1	5	1	11,29	56,45	11,29
<b><i>Carollia castanea</i></b>	12,61	14	21	35	176,54	264,81	441,35
<b><i>Carollia perspicillata</i></b>	19,86	11	20	70	218,46	397,20	1390,20
<b><i>Carollia sowelli</i></b>	18,04	19	30	29	342,76	541,20	523,16
<i>Saccopteryx bilineata</i>	8,00	0	1	0	0	8,00	0
<i>Myotis elegans</i>	5,14	4	2	1	20,56	10,28	5,14
<i>Myotis nigricans</i>	4,33	2	1	0	8,66	4,33	0
<i>Mimon crenulatum</i>	16,50	0	4	0	0	66,00	0
<i>Mimon bennetti</i>	27,00	0	0	2	0	0	54,00
<i>Micronycteris hirsuta</i>	12,25	1	3	0	12,25	36,75	0
<i>Micronycteris microtis</i>	11,00	1	0	0	11,00	0	0
<i>Micronycteris minuta</i>	7,67	0	1	2	0	7,67	15,34
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	11,67	1	1	1	11,67	11,67	11,67
<i>Tonatia saurophila</i>	33,00	0	0	1	0	0	33,00
<i>Phyllostomus hastatus</i>	160,00	0	1	0	0	160,00	0
<i>Phyllostomus discolor</i>	35,44	0	4	5	0	141,76	177,20
<i>Glossophaga commissarisi</i>	8,51	17	8	16	144,67	68,08	136,16
<i>Glossophaga soricina</i>	9,03	19	30	16	171,57	270,90	144,48
<i>Desmodus rotundus</i>	35,67	0	3	0	0	107,01	0

*Artibeus\** hace referencia a *Artibeus phaeotis* o *Artibeus watsoni*, debido a que no se pudo diferenciar entre ambos.

### 6.3 Hábitos alimenticios de los murciélagos frugívoros

Las muestras de heces obtenidas de los murciélagos se categorizaron en dos grupos: presencia de semilla y ausencia de semillas. La categoría de muestras con presencia de semilla tuvo mayor ocurrencia (69,35%), seguido de la categoría de ausencia (30,65%). Las especies *Carollia castanea* y *Carollia perspicillata* contribuyeron a la categoría de presencia de semillas en heces con un total de 25 cada una (**Cuadro 5**).

**Cuadro 5.** Hallazgos por presencia/ausencia de semillas en las muestras de heces de murciélagos frugívoros, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

Espece de murciélago	Semilla	Ausencia	Total
<i>Carollia castanea</i>	25	4	29
<i>Carollia perspicillata</i>	25	15	40
<i>Carollia sowelli</i>	23	5	28
<i>Artibeus*</i>	4	4	8
<i>Artibeus jamaicensis</i>	2	0	2
<i>Artibeus lituratus</i>	2	1	3
<i>Ectophylla alba</i>	0	0	0
<i>Platyrrhinus helleri</i>	2	0	2
<i>Sturnira lilium</i>	0	0	0
<i>Uroderma bilobatum</i>	1	1	2
<i>Vampyressa nymphaea</i>	0	2	2
<i>Glossophaga soricina</i>	2	6	8
<i>Glossophaga commissarisi</i>	0	0	0
<b>Total</b>	<b>86</b>	<b>38</b>	<b>124</b>

*Artibeus\** hace referencia a *Artibeus phaeotis* o *Artibeus watsoni*, debido a que no se pudo diferenciar entre ambos.

A través del análisis de heces se logró determinar un total de 1 género, 4 especies y 13 morfoespecies pertenecientes a 6 familias de plantas (Solanaceae, Piperaceae, Marcgraviaceae, Cecropiaceae, Moraceae y Fabaceae) que los murciélagos frugívoros de estos tres fragmentos utilizan como alimento (**Cuadro 6**). Un total de 4 especies (no incluidas dentro de las familias determinadas) no se pudieron identificar.

**Cuadro 6.** Géneros, especies y morfoespecies identificadas para cada familia de plantas consumidas por los murciélagos frugívoros, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

<b>Familias</b>	<b>Género</b>	<b>Especies</b>	<b>Morfoespecies</b>
<b>Piperaceae</b>	-	<i>Piper reticulatum</i>	7
<b>Marcgraviaceae</b>	-	-	2
<b>Solanaceae</b>	-	<i>Solanum rugosum</i>	3
<b>Moraceae</b>	<i>Ficus</i> spp.	-	-
<b>Cecropiaceae</b>	-	<i>Cecropia obtusifoliae</i>	1
<b>Fabaceae</b>	-	<i>Desmodium heterocarpon</i>	-

La frecuencia de aparición de una familia de semillas en las heces de los diferentes murciélagos no fue equitativa. Las especies de murciélagos pertenecientes a la subfamilia Carrollinae presentaron un mayor consumo de frutos de la familia Piperaceae. (**Cuadro 7**).



**Cuadro 7.** Frecuencia de cada familia de planta en las heces de los murciélagos, 2008-2009 en Sarapiquí de Heredia, Costa Rica.

<b>Especie de murciélago</b>	<b>Piperaceae</b>	<b>Marcgraviaceae</b>	<b>Solanaceae</b>	<b>Moraceae</b>	<b>Cecropiaceae</b>	<b>Fabaceae</b>	<b>Total</b>
C.c.	22	4	3	0	0	0	29
C.p.	10	6	6	4	0	2	28
C.s.	16	4	2	2	1	0	25
A.spp.	0	0	1	1	1	0	3
A.j.	0	0	0	1	0	0	1
A.l.	1	0	0	1	0	0	2
Pl.h.	1	0	0	0	0	0	1
U.b.	0	0	0	1	0	0	1
G.s.	1	0	1	0	0	0	2
<b>Total</b>	<b>51</b>	<b>14</b>	<b>13</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>92</b>

## 7. Discusión

A continuación se analizan los resultados obtenidos en este estudio en forma de apartados, siguiendo el mismo orden que el presentado en la sección 6 de este documento.

### 7.1 Esfuerzo de captura, riqueza y abundancia

La curva del número acumulado de las especies capturadas alcanzó la asíntota a partir del vigésimo sexto muestreo. Debido a lo anterior, se asume que las muestras obtenidas proporcionan una representación plausible de la comunidad activa en los fragmentos de bosque. Además, se detectaron cambios en la abundancia relativa de las especies. Por ejemplo, en Nogal y Sofía las especies dominantes fueron *Artibeus\** y *Carollia sowelli*, mientras que en Starke las especies dominantes fueron *Carollia perspicillata* y *Carollia castanea*. De esta manera la estructura y composición de los murciélagos en los fragmentos tiende a la disminución de la riqueza total de especies y a cambios en la dominancia al interior del grupo (Pérez-Torres y Ahumada 2004).

Con respecto al tipo de vegetación, los tres fragmentos presentan una población vegetal en diferentes estadios de sucesión; y según un estudio realizado en la Estación Biológica La Selva (EBLS) estos fragmentos son similares en cuanto al comportamiento de los cacaotales muestreados en la misma área geográfica, ya que, al igual que en el cacaotal, presentaron un menor número de especies pero una mayor cantidad de capturas comparado con lo que se puede obtener en un bosque primario (Sánchez 2009). El grado de aislamiento de las islas o fragmentos de bosque es el factor principal subyacente de las respuestas de los murciélagos (Meyer 2007). Muestreos realizados en sitios de bosque

continuo se caracterizan por una mayor riqueza de especies mientras que las islas albergan una menor diversidad y son estructuralmente más simples (Cosson *et al.* 1999, Sampaio 2000, Medellín *et al.* 2000, Meyer 2007).

Esta diferencia se debe a que: 1) en bosques primarios se encuentran con mayor frecuencia especies raras que presentan requerimientos de alimento y/o refugio muy específicas (son indicadoras de hábitat no perturbado) (Medellín *et al.* 2000, Meyer *et al.* 2008); 2) en cacaotales y bosques secundarios se encuentra una gran cantidad de especies de plantas pioneras, lo que atrae a una gran cantidad de especies generalistas y que además son abundantes (como el género *Carollia*) (Medellín *et al.* 2000); y, 3) en cacaotales y bosques secundarios la estructura y diversidad del hábitat permite la existencia de una variada gama de recursos alimenticios y refugios (Amín 1996).

## **7.2 Composición, biomasa y estructura de los murciélagos**

La estructura de la comunidad reportada refleja un patrón similar a los ensambles de murciélagos del Neotrópico, donde se encuentra una dominancia clara de la familia Phyllostomidae, de la cual son especialmente abundantes las especies frugívoras; y muchas especies raras de baja frecuencia, como lo son los carnívoros e insectívoros de follaje (Lou y Yurrita 2005, Kalko *et al.* 1998, Sánchez 2009). Para interpretar la relevancia de la rareza de una especie en su comunidad, es necesario examinar de cerca las causas probables de su rareza, algunas especies son raras debido a recursos inadecuados como comida, hábitat y sitios de refugio, mientras que otras parecen raras debido al uso de una técnica de muestreo inapropiada (Kalko *et al.* 1998). Los insectívoros pertenecientes a los gremios I, II y III

(pertenecientes a las familias Verperilionidae, Emballonuridae y Molossidae) son de espacios abiertos, por lo que el uso de redes de niebla produce un sesgo en el muestreo, razón por la cual el número de especies y capturas es bajo o nulo (Sánchez 2009).

Los insectívoros recogedores y carnívoros (grupos IV y V) son especies pertenecientes a la subfamilia Phyllostominae. Estas especies son sensibles al efecto de borde y responden negativamente a la fragmentación del hábitat, por lo que tienden a estar poco representados en hábitats perturbados (Medellín *et al.* 2000, Meyer 2007). Causas para esta disminución sensitiva pueden incluir una variedad de factores probablemente actuando en conjunto, incluyendo recursos insuficientes en los fragmentos, estrategias de forrajeo especializadas (forrajeo a menudo localizados en el interior del bosque) y, para algunas especies, requerimientos de refugio específicos (Kalko 1997, Medellín *et al.* 2000, Meyer 2007), además están morfológicamente limitados a vuelos de corta distancia así como movilidad limitada debido a limitaciones morfológicas (Estrada and Coates-Estrada 1993, Clarke *et al.* 2005, Bernard y Fenton 2007). No obstante, en algunos casos parecen ser favorecidos por la perturbación del hábitat (Klingbeil & Willig 2009). Al parecer, son capaces de sobrevivir en paisajes altamente fragmentados sólo si el grado de aislamiento de los remanentes de bosque es bajo y si hay proximidad espacial a los bosques continuos más grandes (Meyer *et al.* 2008). La presencia de estos filostóminos sugiere que los tres fragmentos de bosque se encuentran relativamente cerca de bosque primario, y esta proximidad les permite albergar a estas especies (Sánchez 2009).

Con respecto al grupo de los sanguívoros (VII), solo se capturaron tres individuos de *Desmodus rotundus* en Sofía, el cual se encontraba rodeado por potreros y plantaciones de banano. La actividad ganadera alrededor, así como posibles refugios dentro de este fragmento puede explicar su presencia (Sánchez 2009).

De los nectarívoros (IX), las especies *Glossophaga comissarissi* y *Glossophaga soricina* son oportunistas que cambian su dieta de néctar a frutas durante la temporada baja de flores (Tschapka 2004, Meyer 2007). Este grupo es relativamente común en bosques secundarios donde abundan flores de estadios de sucesión temprana (Kalko *et al.* 1998). *Phyllostomus discolor* fue otra especie nectarívora capturada que se alimenta de polen y frutos de plantas características de bosques secundarios como *Ochroma*, *Pseudobombax* y *Cecropia* (Bonaccorso 1979).

Desde el punto de vista del número de especies, los frugívoros (VIII) son los más importantes, y cualquier cambio en el número de especies o en la abundancia de cada una de ellas incidirá de manera directa en la biomasa, estructura y composición de la comunidad completa (Pérez-Torres y Ahumada 2004), por lo cual un número ligeramente menor de este gremio representa una alteración de la composición vegetal de los bosques, de la cual el 30% de las especies de murciélagos dependen parcial o totalmente como fuente de alimento (Pérez-Torres y Ahumada 2004, Galindo-González 2007).

Este grupo es el mejor representado en todos los estudios sobre comunidades de murciélagos, debido a que vuelan dentro del bosque a una baja altura en busca de su

alimento, lo que facilita capturarlos en redes a nivel del suelo (Sánchez 2009). Además, en contraste con los murciélagos insectívoros y carnívoros, éstos son más generalistas (Meyer 2007). Los murciélagos frugívoros de talla corporal pequeña son los principales en conformar el grupo de las especies abundantes y comunes en fragmentos de bosque (Lou y Yurrita 2005); las especies de los géneros *Artibeus* y *Carollia* fueron las más representativas en este estudio. La proporción entre murciélagos frugívoros pequeños y grandes muestra el grado de perturbación de un área, siendo las áreas más perturbadas (como bosques secundarios) las que presentan un mayor número de capturas de especies de talla pequeña (Schulze *et al.* 2000, Meyer 2007).

Varios estudios han demostrado que la mortalidad de árboles y la formación de claros en el dosel se incrementan cerca de los bordes, lo cual modifica la estructura de los gremios y la composición de plantas leñosas (Mena 2010). Estos cambios implican la pérdida de hábitat de forrajeo y refugio para algunas especies de murciélagos (Mena 2010), especialmente para aquellos cuyos requerimientos de hábitat, refugio y alimentación son muy especializados (Kalko *et al.* 1998).

Los murciélagos frugívoros presentan una mayor capacidad de adaptación. En áreas con bajos niveles de deforestación, éstos suelen cruzar las áreas abiertas perturbadas en búsqueda de alimento y refugio en los fragmentos de bosque (Bernard y Fenton 2007). Se ha comprobado, por ejemplo, que existen especies de murciélagos que utilizan especies arbóreas que presentan fructificaciones masivas y estacionales, por lo que su presencia se correlaciona con el número de capturas (Meyer 2007). A grandes rasgos, Sofía es el

fragmento con un estadio sucesional más avanzado, según lo demuestra la riqueza de especies para este parche, sin embargo Starke se encuentra más próximo a la Estación Biológica La Selva (Figura 1) y presenta áreas de bosque secundario tardío y bosque primario (Sánchez 2009); esta cercanía puede actuar como un puente entre bosque primario y secundario, y favorecer una mayor abundancia de murciélagos generalistas de peso ligero, que suelen alimentarse de plantas arbustivas pioneras presentes en parches boscosos de sucesión temprana (Medellín *et al.* 2000, Lou y Yurrita 2005, Meyer 2007), lo cual puede explicar por qué en Starke la biomasa fue ligeramente mayor que Sofía. Nogal, por el otro lado, está rodeado por completo por actividad bananera (Figura 1); esta matriz genera, que la riqueza, la abundancia y la biomasa se vean disminuidas (Meyer 2007, Sánchez 2009).

Sin embargo, con el incremento de las áreas deforestadas, la conectividad de los parches de bosque remanentes disminuye y probablemente pocas especies de frugívoros podrían ser capaces de cruzar grandes áreas sin cobertura de bosque (Klingbeil y Willig 2009). Por ejemplo, *Artibeus* spp., *Carollia* spp. y *Sturnira lilium*, funcionan como especies clave para el bosque tropical por su rol en la dispersión de semillas y cualquier impacto negativo en sus poblaciones provocaría serios problemas a la conservación y regeneración del bosque en paisajes fragmentados (Aguiar & Marinho-Filho 2007, de Lima & dos Reis 2004). En este caso, la conservación de poblaciones saludables de murciélagos en los bosques continuos y en los fragmentos de bosque son fundamentales para asegurar que los servicios que prestan estas especies puedan mantenerse (p.ej. dispersión de semillas o polinización). En Sarapiquí, luego de 50 años de deforestación y fragmentación, se ha

promovido la regeneración de potreros y el establecimiento de nuevas reservas (Sánchez 2009) con el fin de conservar no solo este tipo de paisajes sino también su fauna (Mena 2010).

### **7.3 Hábitos alimenticios de los murciélagos frugívoros**

Las diferencias en el número de capturas de murciélagos entre hábitats perturbados y no perturbados puede ser debido a los hábitos alimenticios de los murciélagos (Schulze *et al.* 2000). En este sentido los cambios en la diversidad, la riqueza y la abundancia poblacional están determinados por los cambios en la oferta alimenticia (Pérez-Torres y Ahumada 2004, Galindo-González 2007). Según lo encontrado en este estudio, la dieta de estos murciélagos estuvo representada en su mayoría por las familias Piperaceae, Marcgraviaceae, Solanaceae y Moraceae. Este grupo de plantas también caracteriza la dieta de murciélagos frugívoros de otras localidades del neotrópico (Giannini y Kalko 2004).

El número de especies de planta con quienes interactúan los murciélagos frugívoros varía entre localidades. Por ejemplo: 1) en el bosque de la Estación Biológica La Selva, los murciélagos frugívoros utilizaron 39 especies vegetales (López 1996), 21 especies más que las registradas en el presente estudio (incluyendo a las morfoespecies); 2) en el bosque tropical Yaxha de Petén, Guatemala, se registraron 29 especies de plantas utilizadas por los murciélagos (Lou y Yurrita 2005), es decir, solo 8 especies más. Estas diferencias pueden ser debidas a los patrones de distribución de las plantas con las que interactúan los murciélagos frugívoros, así como a las intensidades en tiempo y esfuerzo de muestreos de los diferentes estudios (Lou y Yurrita 2005).



Los murciélagos de talla corporal grande como algunas especies del género *Artibeus* (como *A. jamaicensis* y *A. lituratus*) y otros de peso más ligero como *A. watsoni* y *A. phaeotis* utilizan un mayor número de especies arbóreas como alimento (ejem: *Ficus* spp.), las cuales presentan fructificaciones masivas y estacionales. Por lo que la presencia o ausencia de árboles fructificando está correlacionada significativamente con la tasa de captura (Meyer 2007). En estos murciélagos la detección a larga distancia de árboles de higo fructificando está mediada por el olfato por lo cual éstos son atraídos por el olor distintivo de los frutos asociado a una producción sincrónica de muchos árboles. Es posible que árboles en fructificación en fragmentos de bosque sean más fácilmente detectables, lo que puede explicar el por qué los murciélagos hacen uso extensivo de parches boscosos (Meyer 2007). Es común encontrar una alta frecuencia de captura de estos murciélagos en comunidades vegetales con un dosel desarrollado (Giannini y Kalko 2004, Lou y Yurrita 2005, Meyer 2007). Se ha documentado por ejemplo, que *Artibeus jamaicensis* se mueve frecuentemente a través de múltiples fragmentos en su rango de forrajeo (Meyer 2007). Según lo anterior, el estudio podría estar reflejando fragmentos de bosque con un dosel desarrollado o que éstos tengan cercanía con bosques secundarios tardíos o primarios que permiten que estas especies de murciélagos puedan estar presentes. A grandes rasgos, Sofía es el que presenta un dosel más desarrollado, lo cual coincide con la frecuencia de captura de estos murciélagos.

Según Lou y Yurrita (2007) siempre existen individuos de *Piper*, *Solanum* y *Cecropia* con frutos a lo largo del año y el número de individuos fructificando de estos

géneros no es alto, lo cual puede sugerir que estas especies mantienen un recurso constante de alimento para las especies de murciélagos frugívoros. Este suministro constante puede determinar que las abundancias de murciélagos en un lugar y tiempo dado no sean extremas. Las especies de talla pequeña suelen alimentarse de estos géneros de plantas arbustivas, los cuales se desarrollan más en comunidades vegetales de sucesión temprana (Lou y Yurrita 2005), lo cual puede explicar la mayor abundancia de *C. perspicillata*, *C. sowellii*, *C. castanea* en estos tres fragmentos de bosque secundario.

## 8. Conclusiones

En los últimos años, la conservación fuera de las áreas protegidas ha tomado gran importancia, en la medida que se ha reconocido que las áreas naturales protegidas son por lo general insuficientes para conservar la mayor parte de la biodiversidad. Fuera de las áreas protegidas, las especies nativas pueden continuar viviendo en hábitats que, aunque sujetos a actividades productivas, mantienen la estructura y las funciones básicas de sus ecosistemas originales. Por esta razón, es importante conocer la ecología de las especies de murciélagos en los bosques fragmentados, lo cual permitirá contar con información valiosa para el diseño de estrategias de conservación en este tipo de paisajes (Mena 2010).

Lo anterior es el fundamento general para la realización de este estudio y sus contribuciones generales son:

- La abundancia relativa de cada fragmento está influenciada por el tiempo de aislamiento, el tamaño, la distancia y el grado de conectividad con otros fragmentos, y también por la proximidad de bosques primarios, así como por las actividades agropecuarias que provocan cambios en los alrededores del paisaje.
- Según los resultados obtenidos, Sofía parece ser un bosque secundario bastante desarrollado, por lo cual presenta una riqueza y diversidad ligeramente mayor a la de los otros dos fragmentos; Nogal y Starke presentan ciertas limitaciones para albergar más especies raras debido a que ambos se encuentran más inmersos en una matriz hostil, compuesta por urbanizaciones, potreros y bananeras.

- Los murciélagos frugívoros de los tres fragmentos de bosque (Nogal, Sofía y Starke) utilizaron al menos 6 familias de plantas (Solanaceae, Piperaceae, Marcgraviaceae, Cecropiaceae, Moraceae y Fabaceae) como alimento. Muchas de las especies existentes dentro de estas familias son consideradas arbustivas y comunes en comunidades vegetales en estadios sucesionales tempranos.
- El género *Carollia* se alimenta en mayor medida de especies pertenecientes a la familia Piperaceae, las cuales son consideradas especies pioneras necesarias para que se dé el proceso de sucesión. El género *Artibeus*, en cambio, se alimenta más de especies de la familia Moraceae, las cuales tienden a crecer y establecerse en hábitats con una población vegetal más madura.
- Los murciélagos frugívoros de los fragmentos están presentes en todo el paisaje lo que sugiere que las plantas que ellos consumen tienen el potencial de ser dispersadas por todas las comunidades vegetales presentes en todos los fragmentos.

## 9. Recomendaciones

- Se debe considerar a los murciélagos frugívoros en los programas de restauración y o regeneración de bosques pues, debido a su gran movilidad y presencia en los diferentes hábitats de un sistema fragmentado, las semillas de las plantas que ellos consumen tienen el potencial de llegar a la mayoría de los hábitats.
- Se deberían realizar más muestreos sistemáticos de murciélagos y sus heces, así como muestreos de lluvia de semillas y de la abundancia estacional y espacial de frutos consumidos por éstos, para obtener un listado más completo de la mayoría de las especies vegetales que los murciélagos frugívoros puedan explotar como alimento.
- Se debe considerar al grupo de los murciélagos como indicadores de la calidad ambiental de una zona.

## 10. Literatura citada

- ACOSTA-JAMETT, G. & J.A. SIMONETTI. 2004. Habitat use by *Oncifelis guigna* and *Pseudalopex culpaeus* in a fragmented forest landscape in central Chile. *Biodiversity Conserv.* 13: 1135-1151.
- AGUIAR, L.M. & J. MARINHO-FILHO. 2007. Bat frugivory in a remnant of Southeastern Brazilian Atlantic forest. *Acta Chiropterologica.* 9: 251-260.
- AIDE, T.M. & GRAU, H.R. 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science.* 305: 1915-1916.
- AUDESIRK, T., G. AUDESIRK & B. BYERS. 2004. *Biology: Life on Earth.* 6ta ed. Prentice Hall, México.
- AVENDAÑO, I. 2005. *La relación ambiente y sociedad en Costa Rica: entre gritos y silencios, entre amores y odios.* Editorial Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- BENNETT, A.F. 2004. *Enlazando el Paisaje: El papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre.* UICN, San José, Costa Rica.
- BERNARD, E. & M.B. FENTON. 2007. Bats in a fragmented landscape: Species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarem, Central Amazonia, Brazil. *Biol. Conserv.* 134: 332-343.

- BOLAÑOS, R., V. WATSON, & J. TOSI. 2005. Mapa ecológico de Costa Rica (Zonas de Vida), según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge), Escala 1:750 000. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- BONACCORSO, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Science*. 24: 359-408.
- BROWN, J.H. 1981. Two decades of Homage to Santa Rosalia: Toward a general theory of diversity. *Am. Zool.* 21: 877-888.
- CALIXTO, R., L. HERRERA & V. HERNÁNDEZ. 2008. *Ecología y medio ambiente*. 2da ed. Cengage Learning Editores, México.
- CASTRO-LUNA, A.A., V.J. SOSA & G. CASTILLO-CAMPOS. 2007. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*. 9: 219-228.
- CHAPIN F., E. ZAVALA, V. EVINER, R. NAYLOR, P. VITOUSEK, H. REYNOLDS, D. HOOPER, S. LAVOREL, O. SALA, S. HOBBIIE, M. MACK & S. DÍAZ. 2000. Consequences Of Changing Biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- CLARKE, F. M., L. V. ROSTANT, & P. A. RACEY. 2005. Life after logging: post-logging recovery of a neotropical bat community. *J. Appl. Ecol.* 42: 409-420.
- COSSON, J.F., J.M. PONS & D. MASSON. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 15: 515-534.

- DE LIMA, I.P. & N.R. DOS REIS. 2004. The availability of Piperaceae and the search for this resource by *Carollia perspicillata* (Linnaeus) (Chiroptera, Phyllostomidae, Carollinae) in Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Paraná, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 21: 371-377.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. *In* Cody ,M.L. & J.M. Diamond (Eds.). *Ecology and evolution of communities*, pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- DRAKE, J.A., C.R. ZIMMERMANN, T. PURUCKER & C. ROJO. 1999. On the nature of the assembly trajectory. *In* E. Weiher & P. Keddy (Eds.). *Ecological Assembly Rules*, pp. 233-250. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA & J.D. MERRITT. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography.* 16: 309-318.
- EVELYN, M.J. & D.A. STILES. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Artibeus intermedius*) in fragmented Neotropical forest. *Biotropica.* 35: 405-418.
- FARIA, D. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 22: 531-542.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 487-515.



- FISCHER, J. & D.B LINDENMAYER. 2005. Perfectly nested or significantly nested: an important difference for conservation management. *Oikos*. 109: 485-495.
- FOX, B.J. 1989. Small-mammal community pattern in Australian heathland: A taxonomically-based rule for species assembly. *In* D.W. Morris, Z. Abramsky, B.J. Fox & M.R. Willig (Eds.). *Patterns in the structure of mammalian communities*, pp. 91-103. Texas Tech University Press, U.S.A.
- FOX, B.J. 1999. The genesis and development of guild assembly rules. *In* E. Weiher & P. Keddy (Eds.). *Ecological Assembly Rules*, pp. 23-57. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- GALINDO-GONZÁLEZ, J. 2007. Efectos de la fragmentación del paisaje sobre las poblaciones de mamíferos, el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas Veracruz. *En* G. Sánchez-Rojas & A.E. Rojas-Martínez (Eds.). *Tópicos en Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de Mamíferos*, pp. 97-114. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- GEISELMAN, C., S. MORI, T. LOBOVA & F. BLANCHARD. 2002. Onward. Database of Neotropical Bat/Plant Interactions. [http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase\\_frameset.htm](http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase_frameset.htm).
- GIANNINI, N., P., & E. K. KALKO. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* .105: 209-220

- GONCALVES, A., O. GAONA & R. MEDELLÍN. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, Mexico. *J. Mammal.* 89: 43-49.
- GRANADO, L. 2000. *Ecología de comunidades: El paradigma de los peces de agua dulce.* Universidad de Sevilla, Sevilla, España.
- GRUBB, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 53:107–145.
- HANSKI, I. 1999. *Metapopulation ecology.* Oxford University Press, New York, U.S.A.
- HARVEY, C. & J. SÁENZ. 2007. *Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica.* INBIO, San José, Costa Rica.
- HENLE, K., K.F. DAVIES, M. KLEYER, C. MARGULES, & J. SETTELE. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity Conserv.* 13: 207-251.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animales? *The American Naturalist.* 93:145-159.
- KALKA, M. & E. KALKO. 2006. Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *J. Trop. Ecol.* 22: 1-10.

- KALKO E.K., C.O. HANDLEY & D. HANDLEY. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. *In* M.S. Cody & J. Smallwood (Eds.). Long-term studies of vertebrate communities, pp. 503-553. Academic Press, London, London.
- KALKO, E.K. 1997. Diversity in tropical bats. *In* H. Ulrich (Ed.). Tropical biodiversity and systematic: Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems, pp. 13-43. Institute of Zoological Investigation, Germany.
- KALKO, E.K., C.O. HANDLEY & D. HANDLEY. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*. 101: 281-297.
- KLINGBEIL, B.T. & M.R. WILLIG. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *J. Appl. Ecol.* 46: 203-213.
- KREBS, C. 1999. Ecological methodology. University of British Columbia, British Columbia, Canada.
- LAURANCE, W.F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends Ecol. Evol.* 15: 134-135.
- LAVAL, R.K. & H.S. FITCH. 1977. Structure, movement and reproduction in three Costa Rican bat communities. Occasional Papers Museum of Natural History of The University of Kansas. No. 69, 128 pp.

- LAVAL, R. & B. RODRÍGUEZ-HERRERA. 2002. Murciélagos de Costa Rica. INBio, San José, Costa Rica.
- LOBOVA, T., C. GEISELMAN & S. MORI. 2009. Seed dispersal by bats in the Neotropics. New York Botanical Garden Press.
- LÓPEZ, J. 1996. Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional, Costa Rica.
- LOU, S. & C.L. YURRITA. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*. 21: 83-94.
- LOVEJOY, T.E., R.O. BIERREGAARD, A.B. RYLANDS, J.R. MALCOM, C.F. QUINTELA, L.H. HARPER, K.S. BROWN, A.H. POWELL, G.V. POWELL, H.O. SCHUBART & M.B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *In* M.E. Soule (Ed.). *Conservation biology a science of scarcity and diversity*, pp. 257-285. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MCDADE L.A. & HARTSHORN G.S. 1994. La Selva Biological Station. *In* L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn (Eds.). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*, pp. 6-14. The University of Chicago Press, Chicago.

- MARTÍNEZ-MORALES, M. A. 2005. Nested species assemblages as a tool to detect sensitivity to forest fragmentation: the case of cloud forest birds. *Oikos*. 108: 634-642.
- MECH, S.G. & J.G. HALLETT. 2001. Evaluating the effectiveness of corridors: a genetic approach. *Conserv. Biol.* 15: 467-474.
- MEDELLÍN, R.A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. *En* R.A. Medellín & G. Ceballos (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, pp. 333-354. Asociación Mexicana de Mastozoología, Publicaciones Especiales, México.
- MEDELLÍN, R. & O. GAONA. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*. 31: 478-485.
- MEDELLÍN, R., M. EQUIHUA & M. AMIN. 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conserv. Biol.* 14: 1666-1675.
- MELO, F., B. RODRIGUEZ-HERRERA, R. CHAZDON, R. MEDELLIN & G. CEBALLOS. 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. *Biotropica*. 41: 737-743.
- MENA, J.L. & R.A. MEDELLÍN. 2010. Small mammal assemblages in a disturbed tropical landscape at Pozuzo, Peru. *Mammalian Biology*. 75: 83-91.
- MENA, J.L. 2010. Respuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pzuzo, Perú. *Rev. Peru. Biol.* 17: 277-284.

- MEYER, C. 2007. Effects of rainforest fragmentation on neotropical bats: land-bridge islands as a model system. PhD Dissertation. Universidad de Ulm, Frankfurt de Meno, Alemania.
- MEYER, C.F., J. FRÜND, W. PINEDA & E.K. KALKO. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *J. Appl. Ecol.* 45: 381-391.
- MUSCARELLA, R. & T. FLEMING. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol. Rev.* 82: 573-590.
- PÉREZ-TORRES, J. & J.A. AHUMADA. 2004. Murciélagos en bosques alto-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). *Universitas Scientiarum.* 9: 33-46.
- PERFECTO, I., A. MAS, T. DIETSCH & J. VANDERMEER. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity Conserv.* 12: 1239-1252.
- POORTER, L., & S. ROSE. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: A meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia.* 142: 378–387.
- REID, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B., R. A. MEDELLÍN, & R. M. TIMM. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. INBio, San José, Costa Rica.

- RODRÍGUEZ-HERRERA, B. & R. TIMM. 2008. Propuesta: Estudio en el Corredor Biológico Mesoamericano: Mamíferos en las propiedades de Chiquita del noreste de Costa Rica. Comunicación personal.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B. 2010. Comunicación personal.
- ROUGHGARDEN, J. & J. DIAMOND. 1986. Overview: The role of species interactions in community ecology. *In* J. Diamond & T.J. Case (Eds.). *Community Ecology*, pp. 333-343. Harper & Row Publishers, New York, U.S.A.
- SAMPAIO E.M., K. MÜLLER & E.K. KALKO. (In press). Evaluation of species richness estimators in the study of neotropical bat assemblages in forest fragments and continuous forest. *J. Appl. Ecol.*
- SAMPAIO, E. M. 2000. Effects of forest fragmentation on the diversity and abundance patterns of central Amazonian bats. PhD Dissertation, University of Tübingen.
- SAMPAIO E., E.K.V. KALKO, E. BERNARD, B. RODRIGUEZ-HERRERA & C.O.J.HANDLEY. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland forest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 38:17-31.
- SÁNCHEZ, R. 2009. Cambios en la estructura de la comunidad de murciélagos de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica: 1973 y 2005. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Biológicas, UNAM. México.

- SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A., R.C. HARRISS, & D.L. SKOLE. 2001. Deforestation in Costa Rica: A Quantitative Analysis Using Remote Sensing Imagery. *Biotropica*. 33: 378–384.
- SAUNDERS, D.A., R.J. HOBBS & C.R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation a review. *Conserv. Biol.* 5:18-32.
- SCHULZE, M., N., SEAVY & D. WHITACRE. 2000. A comparison of Phyllostomid bats assemblages in undisturbed neotropical forests and in forest fragments of slash and burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*. 32:174-184.
- SIMMONS N.B. & R.S. VOSS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A neotropical lowland rainforest fauna. Part I. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. No. 237, 219 pp.
- SMITH, R.L. & T. SMITH. 2001. *Ecología*. Pearson Educación, S.A., Madrid, España.
- SOBERÓN, J. & J. LLORENTE. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv. Biol.* 7: 480-488.
- TEWS, J., U. BROSE, V. GRIMM, K. TIELBORGER, M.C. WICHMANN, M. SCHWAGER & F. JELTSCH. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 31: 79-92.
- TIMM, R.M., R.K. LAVAL & B. RODRÍGUEZ-HERRERA. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia*. 52: 1-32.



- TIMM, R.M & B. RODRÍGUEZ-HERRERA. 2008. Propuesta: Estudio en el Corredor Biológico Mesoamericano: Mamíferos en las propiedades de Chiquita del noreste de Costa Rica.
- TOW, P.G. & A. LAZENBY. 2001. Competition and succession in pastures - some concepts and questions. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK.
- TSCHAPKA, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology of London*. 263: 7–21.
- WANG, Y. 2008. Palm community structure and land cover changes in the San Juan Biological Corridor, Costa Rica. *Biotropica*. 40: 44-54.
- WEIHER, E. & P. KEDDY. 2001. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WHITTAKER, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Segunda Edición. MacMillan, New York, U.S.A.
- WILSON, M.F. 2004. Loss of habitat connectivity hinders pair formation and juvenile dispersal of *Chucao tapaculos* in Chilean rainforest. *Condor* .106: 166-171.
- WIEGAND, T., E. REVILLA & K.A. MOLONEY. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conserv. Biol.* 19: 108-121.

- WIENS, J.A. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. Capítulo 9. *In* J. Diamond y T.J. Case (Eds.). *Community Ecology*, pp. 154-172. Harper & Row Publisher. Nueva York, EUA.
- WRIGHT, D.H., B.D. PATTERSON, G.M. MIKKELSON, A. CUTLER, & W. ATMAR. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*. 113: 1- 20.
- WRIGHT, I., D. ACKERLY, F. BONGERS, K. HARMS, G. IBBARRA-MANRIQUEZ, M. MARTINEZ-RAMOS, S. MAZER, H. MULLER-LANDAU, H. PAZ, N. PITMAN, L. POORTER, M. SILMAN, C. VRIESENDORP, C. WEBB, M. WESTOBY, & S. WRIGHT. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Ann. Bot. Fenn.* 99: 1003–1015.