UNIVERSIDAD NACIONAL
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO
INSTITUTO INTERNACIONAL EN CONSERVACIÓN
Y MANEJO DE VIDA SILVESTRE

EVALUACIÓN DE LA COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS PHYLLOSTÓMIDOS (ORDEN CHIROPTERA) EN UN AGROPAISAJE HÚMEDO TROPICAL, COSTA RICA: EL PAPEL DE LA COBERTURA ARBÓREA Y DE LA ESTRUCTURA DEL PAISAJE

Por

Lilibel Domenica Alarcón Esquetini

Heredia, Costa Rica
Mayo de 2005

Tesis sometida a consideración del Tribunal Examinador de Posgrado de la Universidad Nacional para optar al grado de Magíster Scientiae en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

EVALUACIÓN DE LA COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS PHYLLOSTÓMIDOS (ORDEN CHIROPTERA) EN UN AGROPAISAJE HÚMEDO TROPICAL, COSTA RICA: EL PAPEL DE LA COBERTURA ARBÓREA Y DE LA ESTRUCTURA DEL PAISAJE

Por

Lilibel Domenica Alarcón Esquetini

Tesis presentada para optar al grado de Magíster Scientiae en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Cumple con los requisitos establecidos por el Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

Miembros del Tribunal Examinador

Dra. Adela Rojas Marín
Representante de la Presidencia
Consejo Central de Posgrado

MSc. Jorge Fallas Gamboa
Director ICOMVIS

MSc. Joel Sáenz Méndez
Tutor

PhD. Celia Harvey
Asesora

PhD. Jaime Rau A.
Asesor

Lilibel Domenica Alarcón Esquetini
Sustentante

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a todas las personas que gentilmente me ayudaron, de alguna u otra forma, en la realización de mi tesis y en la culminación exitosa de mis estudios. Gracias al Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre y a su personal administrativo y docente por todo su apoyo y enseñanzas. A mi Comité de Tesis: Joel Saénz, Celia Harvey, Jaime Rau y Jorge Fallas por sus valiosos aportes, por su paciencia y tiempo dedicado.

Agradezco también al Proyecto FRAGMENT (Desarrollo de métodos y modelos para la valoración del impacto de los árboles en la productividad de las fincas y en la conservación de la biodiversidad regional en paisajes fragmentados) financiado por European Community Fifth Framework Programme (INCO-Dev ICA4-CT-2001-10099), a The Whitley Laing Foundation–Rufford Small Grant, Cleveland Metroparks Zoo–Scott Neotropical Fund, Idea Wild y mi familia por su importante apoyo económico sin el cual difícilmente hubiera podido alcanzar mis objetivos durante la maestría.

Un reconocimiento especial a las personas que compartieron conmigo mi trabajo de campo: a Jorge Montero por su amistad y por enseñarme el enigmático y poco valorado mundo de los murciélagos. A Gerardo, David y Coco por brindarme su amistad y por soportarme en condiciones bajo alto nivel de stress. A Diego Argüello y Marco Otárola por la identificación de las especies vegetales en el campo. A Rachel por su refrescante compañía y apoyo incondicional. Y a los finqueros de Río Frío que amablemente me abrieron las puertas de sus hermosos hogares, sin esperar nada a cambio.

A Julián, un mil gracias, por estar junto a mi todo este tiempo, por ayudarme a crecer tanto a nivel profesional como personal y por permitirme ser parte de su vida. Gracias por ser la luz de mi camino y el soporte de mi corazón. Gracias también a mis incondicionales y nuevos amigos: Alejandra, Johanna, Carlomagno y Malú por tenderme su mano en los buenos y duros momentos de mi estadía en Costa Rica. Y gracias a mi gente querida de mi lindo Ecuador, y a Albrecht desde Alemania, que estuvieron siempre pendientes de mi, que me acompañaron y me mandaron toda su energía positiva.

Agradezco enormemente a mi familia, en especial a mi papi y a mis hermanos, Andrés y Nathalie, que me alentaron y respaldaron en todo momento, a pesar de la distancia. Debo a ustedes mi maestría. A mi mami por estar siempre conmigo dentro de mi corazón y de mis pensamientos.

Gracias a todos los que creyeron y confiaron en mi!

RESUMEN

Para determinar el rol que cumplen la estructura del paisaje y la cobertura arbórea en la presencia y distribución de los murciélagos phyllostómidos, desde agosto de 2003 a junio de 2004, se muestrearon 42 parcelas escogidas al azar de seis tipos de cobertura arbórea (bosque secundario, bosque ripario, charrales, cercas vivas, potreros de alta cobertura y potreros de baja cobertura arbórea) en un agropaisaje húmedo tropical de Costa Rica. El estudio muestra que el paisaje mantiene una alta riqueza de especies a pesar de ser altamente fragmentado y con menos del 20% de su área en bosque. Entre los seis tipos de cobertura, los bosques riparios y cercas vivas albergan la mayor riqueza y diversidad de murciélagos. Se sugiere que estas dos coberturas, pero en particular los bosques riparios, son claves para disminuir el aislamiento en el agropaisaje, al servir como efectivos conectores entre las diferentes coberturas del mosaico. Se muestran también evidencias de la importancia diferencial de las coberturas para cada gremio trófico y para cada una de las especies de murciélagos más abundantes, asociadas a los distintos requerimientos de hábitat y niveles de tolerancia de los gremios y de las especies. Asimismo, se determinó que la complejidad estructural de las coberturas estudiadas es un factor determinante en la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos, con lo que se resalta el valor de los tipos de cobertura más complejos (bosques secundarios y riparios, charrales y cercas vivas) para mantener una alta diversidad de murciélagos en el paisaje. Por el contrario, se determinó el efecto negativo que tienen las coberturas menos complejos como son los potreros (en especial los que tienen baja cobertura), cuya dominancia en el agropaisaje resulta en una disminución en la riqueza y diversidad de los murciélagos phyllostómidos. Se concluye que el gradiente de complejidad estructural de los seis tipos de cobertura, el nivel de conectividad dado por las coberturas lineales (bosques riparios y cercas vivas) y la dominancia de potreros determinaron la distribución de murciélagos phyllostómidos en el agropaisaje estudiado.

Palabras claves: agropaisajes, bosques riparios, cobertura arbórea, complejidad estructural, conectividad, Costa Rica, murciélagos phyllostómidos.

TABLA DE CONTENIDO

Página

RESUMEN v
TABLA DE CONTENIDO vi
LISTA DE CUADROS viii
LISTA DE FIGURAS ix
PRESENTACIÓN xi
INTRODUCCIÓN GENERAL 1
ARTÍCULO I 4
RESUMEN 4
INTRODUCCIÓN 5
METODOLOGÍA 8
Área de estudio 8
Colecta de datos 9
Análisis de datos 10
RESULTADOS 12
Aspectos generales 12
Abundancia relativa, riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos en los seis tipos de cobertura 12
Similitud en la diversidad de murciélagos phyllostómidos entre los tipos de cobertura 13
Estructura de los gremios tróficos de murciélagos phyllostómidos en el agropaisaje 13
Frugívoros 14
Nectarívoros 15
Insectívoros 15
Omnívoros 15
Hematófagos 15
Carnívoros 15
Análisis jerárquico de las especies entre los tipos de cobertura 16
DISCUSIÓN 16
Aspectos generales: a nivel de comunidad 16
Estructura de los gremios tróficos de murciélagos phyllostómidos en el agropaisaje 18
Frugívoros 19
Nectarívoros 19
Insectívoros y carnívoros 20
Omnívoros 21

Hematófagos 21
Consideraciones sobre el ensamblaje de especies de murciélagos phyllostómidos en agropaisajes 22
LITERATURA CITADA 25
CUADROS 29
FIGURAS 33
ANEXO A 42
ARTICULO II 44
RESUMEN 44
INTRODUCCIÓN 45
METODOLOGÍA 47
Área de estudio 47
Colecta de datos y estimación de las variables y parámetros poblacionales 48
Selección de los puntos de muestreo 48
Muestreo de murciélagos 49
Datos de la vegetación 50
Variables del paisaje 51
Análisis estadísticos 52
RESULTADOS 53
Diferencias en la complejidad vegetal de las coberturas muestreadas 53
Características del paisaje alrededor de cada cobertura muestreada 54
Parámetros poblaciones de los murciélagos y la complejidad vegetal, aislamiento y heterogeneidad del paisaje 54
Relación entre los parámetros poblaciones de los murciélagos y la complejidad vegetal, aislamiento y heterogeneidad del paisaje 55
DISCUSIÓN 56
LITERATURA CITADA 59
CUADROS 64
FIGURAS 71
SINTESIS 79
LITERATURA CITADA 82

LISTA DE CUADROS

Página

ARTICULO I

1. Características de las coberturas seleccionadas en el área de estudio, Río Frío 29
2. Especies y número de individuos de los murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) capturados en seis tipos de cobertura del paisaje de Río Frío 30
3. Número de especies registradas y predichas por el modelo de Clench para cada tipo de cobertura y del paisaje de Río Frío..... 31
4. Características estructurales de los seis tipos de cobertura muestreados en el paisaje de Río Frío 32

ANEXO A. Especies y número de individuos de los murciélagos no phyllostómidos (Chiroptera) capturados en el paisaje de Río Frío 42

ARTICULO II

1. Características de las coberturas seleccionadas en el área de estudio, Río Frío 64
2. Lista final de las variables regresoras utilizadas en cada modelo de regresión múltiple..... 65
3. Especies y número de individuos de los murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) capturados en los seis tipos de cobertura del agropaisaje de Río Frío 66
4. Promedios de los parámetros poblacionales de los murciélagos phyllostómidos y de las variables de vegetación por tipo de cobertura muestreado en el paisaje de Río Frío..... 67
5. Promedios de las variables de paisaje por tipo de cobertura muestreado en el paisaje de Río Frío 68
6. Coeficientes de correlación simple de Spearman entre la abundancia relativa, riqueza y diversidad de murciélagos con el índice de complejidad vegetal y las métricas del paisaje, Río Frío..... 69
7. Estadísticos asociados a los modelos de regresión múltiple paso a paso (*backward selection*) para la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos phyllosómidos, Río Frío..... 70

LISTA DE FIGURAS

Página

ARTICULO I

1. Mapa de coberturas del área de estudio, Río Frío, Costa Rica 33
2. Comparación del promedio de la abundancia, riqueza y diversidad de los murciélagos phyllostómidos entre los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío 34
3. Dendrograma basado en el Índice de Similitud de Renkonen para los seis tipos de cobertura y del paisaje de Río Frío 35
4. Composición de especies en cada gremio trófico por tipo de cobertura, del paisaje de Río Frío y del bosque primario La Selva 36
5. Comparación de la diversidad promedio de gremios entre los tipos de cobertura del paisaje del Río Frío 37
6. Comparación del promedio de la abundancia, riqueza y diversidad de los murciélagos frugívoros phyllostómidos entre los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío 38
7. Comparación del promedio de la abundancia relativa de nectarívoros entre los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío 39
8. Abundancia relativa por especie en cada tipo de cobertura del paisaje de Río Frío 40
9. Análisis de interacción de la biomasa relativa promedio de las seis especies más comunes y los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío 41

ARTICULO II

1. Mapa de coberturas del área de estudio, Río Frío, Costa Rica 71
2. Área de influencia a 500 m y 1000 m de radio, alrededor de un punto de ubicación de una parcela de muestreo en bosque ripario, Río Frío 72
3. Composición del paisaje alrededor de las parcelas de muestreo, a escala de 500 m y 1000 m, Río Frío 73
4. Asociación entre la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos con la complejidad vegetal, Río Frío 74
5. Asociación entre la riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos con la proporción de bosque ripario en la escala a 500 m, Río Frío 75
6. Relación entre la abundancia relativa de murciélagos phyllostómidos con la complejidad vegetal, Río Frío 76

Página

7. Relaciones entre la riqueza de murciélagos phyllostómidos y las variables de cobertura y paisaje significativas de los modelos de regresión múltiple, Río Frío..... 77
8. Relaciones entre la diversidad de murciélagos phyllostómidos y las variables de cobertura y paisaje significativas de los modelos de regresión múltiple, Río Frío..... 78

PRESENTACIÓN

Este documento es el resultado de mi investigación de tesis de maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, llevado a cabo desde agosto de 2003 a junio de 2004, en la zona de Río Frío, Costa Rica. El objetivo principal de mi estudio fue el de evaluar el papel de la cobertura arbórea y de la estructura del paisaje sobre la composición de murciélagos phyllostómidos en un agropaisaje costarricense, lo cual trato en dos artículos científicos.

En el primer artículo me enfoco sobre las diferencias en la abundancia, riqueza y diversidad de los murciélagos phyllostómidos entre seis tipos de cobertura (bosques secundarios, bosques riparios, charrales, cercas vivas, potreros de alta cobertura arbórea y potreros de baja cobertura arbórea) presentes en el agropaisaje. Abordo el tema a nivel de comunidad, de gremios tróficos y de las especies más abundantes de murciélagos. En el segundo artículo examino tanto la influencia de la complejidad estructural de las seis coberturas antes dichas, así como el papel que tiene el aislamiento y la heterogeneidad del agropaisaje sobre la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos. Termino el trabajo dando algunas recomendaciones de manejo de paisajes rurales enfocadas a la conservación de los murciélagos.

El formato de redacción de los artículos es acorde con lo estipulado por el reglamento de tesis del Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre.

Cabe mencionar que esta investigación se enmarca dentro del Proyecto FRAGMENT (Desarrollo de métodos y modelos para la valoración del impacto de los árboles en la productividad de las fincas y en la conservación de la biodiversidad regional en paisajes fragmentados), ejecutado por el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE (Costa Rica), las Universidades de Göttingen y Wales, la Fundación Cocibolca (Nicaragua) y el Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional (Costa Rica)) y, financiado por la Programa del Quinto Esquema de la Comunidad Europea (INCO-Dev ICA4-CT-2001-10099). La autora es responsable del material reportado en este trabajo y no representa la opinión de la Comunidad Europea y la Comunidad Europea no es responsable del uso de datos que aquí aparecen.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los temas concernientes a la ecología del paisaje han ido tomando cada vez mayor importancia, debido en especial al acelerado proceso de fragmentación y de pérdida de hábitat por las actividades productivas humanas, dando como resultado paisajes rurales muy heterogéneos, en los cuales, los bosques han quedado aislados en una matriz agropecuaria hostil. De acuerdo a las teorías de la Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967) y de Metapoblaciones (Hanski y Gilpin 1997), esta reducción y aislamiento de los hábitats suponen una amenaza para la viabilidad de la biodiversidad a largo plazo, por lo que urge conocer como las especies están respondiendo a estos cambios a una escala de paisaje, para lograr integrar la conservación de la biodiversidad con la producción agrícola y ganadera (Daily 2001, Lumsden y Bennett 2005).

El efecto de la fragmentación de los bosques neotropicales ha sido estudiado en varios grupos taxonómicos, entre ellos los murciélagos ya que su alta diversidad, abundancia, fácil capturabilidad, tamaño y longevidad los hace candidatos idóneos para ser utilizados como indicadores de cambios en la calidad de hábitat (Noss 1990, Fenton 1997, Kalko 1997, Medellín et al. 2000). Además, los murciélagos son de gran interés por el papel relevante que cumplen en los procesos naturales de mantenimiento y regeneración de diferentes tipos de hábitats, desde cultivos hasta bosques, debido a sus diversas funciones ecológicas (Fleming 1988, Estrada et al. 1993). Los murciélagos son importantes dispersores de semillas, polinizadores, consumidores de hojas y frutos e importantes carnívoros y depredadores de insectos (Fleming 1988, Kalko 1997, Medellín y Gaona 1999, Galindo-González et al. 2000, LaVal y Rodríguez-H 2002). En este sentido, los murciélagos pueden ofrecer una visión amplia de la salud de un ecosistema al explotar diferentes recursos tróficos (Fenton et al. 1992).

Los estudios enfocados en este taxón han demostrado que la deforestación ha tenido impactos negativos sobre el ensamble y la dinámica de las comunidades de murciélagos, ocasionando una pérdida de especies, principalmente de los miembros de la subfamilia Phyllostominae (familia Phyllostomidae), que son característicos de bosques (Fenton et al. 1992, Brosset et al. 1996, Medellín et al. 2000). Según lo observado por Brosset et al. (1996), cuando se dan eventos de deforestación aparecen primero las especies vegetales pioneras (Piper sp, Solanum sp, Cecropia sp) que son características del primer estadío de regeneración natural de los bosques (e.g. charrales, bosques secundarios). Algunas especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros (como Carollia sp, Artibeus sp, Sturnira sp y Glossophaga sp) se alimentan de ellas y a su vez polinizan y dispersan sus semillas, fenómeno que incrementa la densidad tanto de las plantas como de estos murciélagos. En una regeneración natural y continua, los siguientes estadíos llevarían a la aparición de plantas de bosques primarios, dispersadas así

mismo por especies de murciélagos de bosque. Pero al parecer, los procesos de deforestación a gran escala, en tiempo y espacio, interrumpen esta dinámica, y por tanto, la reconstitución de la comunidad de murciélagos original de los bosques no perturbados (Brosset et al. 1996).

Si bien la pérdida de hábitat boscoso por las actividades agropecuarias parece ser una amenaza para las poblaciones de murciélagos, bajo la creciente demanda de convertir bosques a campos agrícolas y ganaderos, se han venido realizando varios estudios en agropaisajes para determinar el papel que cumple las distintas coberturas presentes en este tipo de paisajes rurales, con el fin de maximizar su importancia para la conservación de estos mamíferos. Los resultados han llevado a concluir que los hábitats de mayor cobertura arbórea cumplen un rol clave para mantener altos valores de diversidad de murciélagos, resaltando principalmente el valor de los remanentes boscosos, charrales, cercas vivas y cultivos, los cuales están minimizando el efecto de la fragmentación, al aumentar la conectividad en el mosaico de coberturas y al brindar distintos recursos, como alimento, refugio y sitios de descanso (Estrada et al. 1993, Estrada y Coates-Estrada 2001, Montero 2003, Medina et al. 2004).

Por otro lado, también se ha investigado, aunque en menor grado, el efecto que tiene la configuración y estructura de estos paisajes rurales sobre la diversidad de murciélagos. Estrada et al. (1993) demostró, por ejemplo, que más que el tipo de cobertura o tamaño de los fragmentos, la distancia entre los parches es la que está influyendo en la riqueza de las especies en bosques y campos agrícolas en Los Tuxtlas, México. Asimismo, Montero (2003) encontró que el área y forma de los fragmentos boscosos no influye sobre la riqueza de murciélagos en un agropaisaje de bosque seco en Costa Rica, pero sugiere que el arreglo espacial de los hábitats y la heterogeneidad del paisaje sí podrían estar cumpliendo un rol importante en la conformación de los ensamblajes taxonómicos de cada parche de hábitat.

Tomando en cuenta lo antes dicho y como aporte para el entendimiento del rol que están cumpliendo los agropaisajes en la conservación de murciélagos, se plantearon en este estudio los siguientes objetivos: 1) caracterizar la comunidad de murciélagos del agropaisaje húmedo tropical de Río Frío, Costa Rica; 2) determinar la relación entre la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos con seis tipos de coberturas presentes en el agropaisaje. 3) Medir el grado de asociación y dominancia en el ensamblaje de murciélagos entre las seis coberturas del agropaisaje; 4) comprobar la influencia de la complejidad estructural de los seis tipos de cobertura sobre los parámetros poblacionales de murciélagos; y, 5) establecer el efecto del aislamiento y heterogeneidad del agropaisaje en la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos.

UNIVERSIDAD NACIONAL
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO
INSTITUTO INTERNACIONAL EN CONSERVACIÓN
Y MANEJO DE VIDA SILVESTRE

ABUNDANCIA, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE MURCIÉLAGOS PHYLLOSTÓMIDOS (ORDEN CHIROPTERA) EN UN AGROPAISAJE HÚMEDO TROPICAL, COSTA RICA.

Por

Lilibel Domenica Alarcón Esquetini

Mayo de 2005

ABUNDANCIA, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE MURCIÉLAGOS PHYLLOSTÓMIDOS (ORDEN CHIROPTERA) EN UN AGROPAISAJE HÚMEDO TROPICAL, COSTA RICA.

LILIBEL DOMENICA ALARCON ESQUETINI, Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Apartado 1350-3000, Heredia, Costa Rica; domialarcon@yahoo.com

Resumen: Extensivas zonas boscosas están siendo fragmentadas a causa de las actividades agrícolas y ganaderas, por lo que es apremiante conocer como estos paisajes rurales están afectando a la vida silvestre. Con este fin, se evaluó la composición de murciélagos phyllostómidos en un agropaisaje húmedo tropical de Costa Rica. Se muestreó un total de 42 parcelas, de 1 hectárea, de seis tipos de cobertura: bosque secundario, bosque ripario, charrales, cercas vivas, potreros de alta cobertura y potreros de baja cobertura, utilizando 8 redes de niebla por parcela. En total se capturaron 1687 individuos de 32 especies de murciélagos phyllostómidos con un esfuerzo de muestreo de 3389 horas/red. Según la curva de Clench, se registró cerca del 97% de las 33 especies predichas por el modelo para el paisaje. La abundancia relativa, la riqueza y la diversidad de los phyllostómidos difirieron entre las seis coberturas ($p<0.05$), siendo los bosques riparios y cercas vivas las más importantes, posiblemente debido a que estas coberturas a más de ofrecer recursos alimenticios y/o refugio y sitios de percheo, podrían estar siendo utilizados como corredores, disminuyendo así el efecto negativo de la fragmentación. A nivel de gremios tróficos, las especies frugívoras dominaron en el paisaje (el 85% de los individuos y 66% de las especies), mientras que los omnívoros, hematófagos, insectívoros y carnívoros fueron las menos comunes (< 2% de los individuos y < 9% de las especies). Se resalta la importancia de los bosques secundarios y riparios para la conservación de las especies insectívoras y carnívoras, y para mantener una mayor diversidad de gremios a nivel de paisaje. Asimismo, se destaca el valor de los bosques riparios, charrales y cercas vivas para los frugívoros, nectarívoros, omnívoros y hematófagos. Seis especies (5 frugívoras y 1 nectarívora) fueron las más abundantes en el paisaje, sin embargo la importancia numérica de las mismas varió entre los seis tipos de cobertura, sugiriendo las diferencias en las preferencias de hábitat y en el nivel de tolerancia de cada una de ellas. Se concluye que el mosaico de coberturas dejadas (remanentes boscosos), manipuladas (charrales) y/o creadas (cercas vivas, potreros arbolados) por el finquero se traducen en un incremento de las oportunidades para la conservación de los phyllostómidos de distintos gremios tróficos y con diferentes requerimientos de hábitat.

Palabras claves: agropaisaje, cobertura arbórea, especies más abundantes, gremios tróficos, murciélagos phyllostómidos

INTRODUCCION

Actualmente, la vida silvestre enfrenta una gran amenaza que es la pérdida de sus hábitats naturales por las actividades humanas. En Centroamérica, más de 15.6 millones de hectáreas de bosque han sido transformados a campos agrícolas, ganaderos y forestales (Kaimowitz 1996); y en el caso de Costa Rica, esto ha ocasionado la pérdida de más del 70% del bosque primario y la tala de árboles continua a una tasa alarmante de 45000 ha por año (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2001). Toda esta deforestación ha dejado como resultado pequeños remanentes de bosques aislados, rodeados por una matriz con diferentes tipos de vegetación o cultivos que difieren en su estructura y fenología, los cuales han alterado tanto los parámetros físicos y bióticos a lo largo del paisaje (Saunders *et al.* 1991, Forman 1997, Primack 1998).

Las consecuencias de la fragmentación del hábitat y del surgimiento de estos paisajes agropecuarios sobre la viabilidad de las poblaciones silvestres se han convertido en un tema clave y de vital importancia para la biología de la conservación (Daily 2001). En base a los estudios realizados, lo que se conoce hasta el momento es que la composición y la estructura de los paisajes fragmentados afectan diferencialmente a los organismos. Especies generalistas que toleran los bordes y que son capaces de explotar los recursos que ofrece la matriz antropogénica (flores, frutos, sitios de descanso, refugio y otros) son las menos vulnerables e incluso pueden incrementarse dramáticamente bajo estos procesos de perturbación (Laurance *et al.* 2002). Ejemplos en mamíferos son el venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el coyote (*Canis latrans*), el zorro (*Vulpes vulpes*), el zorro pelón (*Didelphis virginiana*), el mapache (*Procyon lotor*) y la ardilla zorro (*Sciurus niger*) en los Estados Unidos, donde la apertura de campos agrícolas han beneficiado a estas especies (Dijak y Thompson 2000, Nupp y Swihart 2000, Litvaitis 2001).

Por el contrario, especies con requerimientos de hábitat específicos y menos tolerantes a las áreas abiertas son más sensibles a la fragmentación, conllevando a la disminución y extinción local de estas poblaciones (Laurance *et al.* 2002). Por ejemplo, en el estudio experimental sobre el efecto de la fragmentación en la biota de la Amazonía de Brasil, se encontró que dentro del grupo de las aves del interior del bosque, los insectívoros fueron especialmente vulnerables a la fragmentación, en contraste con la mayoría de omnívoros y nectarívoros que se mantuvieron estables e incluso aumentaron sus poblaciones en los fragmentos (Laurance *et al.* 2002). En Estados Unidos, se ha reportado que las poblaciones del gato montés (*Lynx rufus*), de la ardilla gris (*Sciurus carolinensis*) y la ardilla *Tamias striatus* se han visto afectadas por las alteraciones de su hábitat y por la falta de conectividad entre los remanentes boscosos (Nupp y Swihart 2000, Litvaitis 2001).

Es claro entonces que la pérdida de los hábitats boscosos por las actividades agropecuarias es una amenaza para la biodiversidad (Sala *et al.* 2000). Sin embargo, frente a la

creciente demanda de convertir los bosques a otros tipos de cobertura (*e.g.* cultivos, plantaciones forestales, pasturas), es necesario conocer cual es el valor de conservación de los distintos elementos que se presentan en estos paisajes rurales, con el fin de maximizar su importancia como reservorio de la biodiversidad a un nivel regional (Daily *et al.* 2003). Los murciélagos tropicales, como caso de estudio, son de particular interés para la biología de la conservación, ya que al ser tan numerosos en individuos y en especies, y al tener dietas tan diversas, están afectando también la diversidad de otros organismos de los ecosistemas tropicales (Kalko 1997). Por ejemplo, son importantes carnívoros y depredadores de insectos; además, tienen un papel relevante en los procesos naturales de mantenimiento de la diversidad de los bosques y facilitan la regeneración en diferentes tipos de hábitats, a través de la dispersión de semillas y polinización (Fleming 1988, Estrada *et al.* 1993, Kalko 1997, Medellín y Gaona 1999, Galindo-González *et al.* 2000, LaVal y Rodríguez-H 2002).

En los murciélagos también ha sido evidente el impacto negativo de la apertura de campos y de monocultivos sobre la estructura de la comunidad de este grupo taxonómico (Fenton *et al.* 1992, Estrada *et al.* 1993, Brosset *et al.* 1996, Medellín *et al.* 2000, Schulze *et al.* 2000). Pero asimismo, se ha demostrado que algunas especies de murciélagos se han beneficiado por las actividades humanas, al incrementarse las oportunidades de forrajeo y descanso (Fleming *et al.* 1972, Timm 1994, Brosset *et al.* 1996, Fenton 1997). Los estudios con murciélagos en hábitats naturales y perturbados han demostrado que la tendencia es una mayor riqueza de especies y menor abundancia relativa en bosque continuos; mientras que, cambios en la composición de especies, decrecimiento en la riqueza y aumento de la abundancia relativa de pocas especies, particularmente de los murciélagos frugívoros y nectarívoros que se alimentan en coberturas de sucesión secundaria, se dan en los paisajes fragmentados y alterados por el hombre (Kalko 1997).

Por ejemplo, la deforestación en Guyana Francesa tuvo como consecuencia la disminución de la riqueza de 75 a 48 especies de murciélagos, principalmente de los phyllostómidos de bosque maduro. A su vez, estas áreas alteradas beneficiaron a algunos phyllostómidos frugívoros oportunistas y a especies insectívoras de las familias Vespertilionidae y Molossidae, asociado al incremento en la disponibilidad de plantas pioneras dispersadas por estos frugívoros, y al aumento de los sitios de descanso en los hábitats humanos (*e.g.* techos de las casas) para los insectívoros (Brosset *et al.* 1996). Patrones similares fueron encontrados en el paisaje agropecuario de Los Tuxtlas en México (Estrada et *al.* 1993), donde los murciélagos frugívoros y nectarívoros, que han sido capaces de explotar los hábitats creados por el hombre (cultivos, cercas vivas), han aumentado en abundancia. Por otro lado, las especies más sensibles a la pérdida de hábitat, como son los murciélagos phyllostómidos insectívoros y carnívoros, disminuyen o desaparecen en estos agropaisajes, dando como resultado una disminución en la riqueza de especies (Fenton *et al.* 1992, Schulze *et al.* 2000).

Según Fenton *et al.* (1992), la sensibilidad de ciertos murciélagos a las alteraciones del hábitat se refleja en la disponibilidad del alimento. Según ellos, los phyllostómidos de la subfamilia Phyllostominae son particularmente sensibles a la fragmentación ya que estos consumen principalmente presas móviles (invertebrados y vertebrados), para lo cual han desarrollado alas más cortas y amplias que les permite maniobrar y volar lentamente en hábitats más cerrados y complejos. Por otro lado, phyllostómidos de la subfamilia Stenodermatinae, que tienen una carga alar significativamente mayor (*i.e.* alas más largas y angostas), adaptadas a vuelos rápidos en áreas abiertas, son más comunes en los hábitats perturbados. Este grupo utiliza recursos alimenticios de baja a ninguna movilidad (principalmente frutos) que fácilmente pueden ser encontrados en paisajes rurales dominados por el hombre.

Hasta el momento, los pocos estudios de murciélagos realizados en agropaisajes neotropicales específicamente, han sugerido el importante valor que tienen los remanentes de bosques, los charrales, los cultivos agrícolas y las cercas vivas para la persistencia de las especies en este tipo de escenarios, al proveer de fuentes de alimento, refugios contra predadores y sitios de percheo, y al ayudar a reducir el efecto del aislamiento que resulta de la fragmentación del bosque (Estrada *et al.* 1993, Estrada y Coates-Estrada 2001, Montero 2003). Para Costa Rica, no se tiene información sobre el efecto de los agropaisajes húmedos tropicales en la comunidad de murciélagos. Los estudios biológicos-ecológicos en la zona de Sarapiquí se han limitado a la diversidad de la fauna en las áreas protegidas que están en el cantón. Por ejemplo, en el bosque primario y secundario de la Estación La Selva se conoce la presencia de 106 mamíferos, de los cuales el 50% son murciélagos (Timm 1994), pero se desconoce cuanta diversidad de este grupo está albergando el agropaisaje circundante y en qué medida los distintos tipos de cobertura arbórea los está afectando o favoreciendo.

Tomando en cuenta todo lo descrito y considerando la escasa información acerca de la dinámica poblacional de los murciélagos en el agropaisaje húmedo tropical costarricense, y sobre el valor de los diferentes arreglos de la cobertura arbórea para los murciélagos, el presente estudio plantea como objetivo principal describir la estructura de la comunidad de los murciélagos a nivel de abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de especies y de gremios tróficos, en seis tipos de cobertura arbórea con distintos niveles de complejidad estructural y vegetal: remanentes de bosques secundarios, bosques riparios, charrales, cercas vivas y pasturas con alta y baja cobertura arbórea, que conforman el paisaje ganadero de Río Frío, Costa Rica. Las hipótesis planteadas fueron: 1) los remanentes de bosques secundarios y riparios presentan una mayor diversidad de murciélagos, así como una mayor diversidad de gremios tróficos, porque son las estructuras con mayor cobertura boscosa, 2) la abundancia, riqueza y diversidad de especies en cada gremio trófico se distribuyen diferencialmente en las distintas coberturas, debido a que cada gremio explota diferentes nichos y, 3) se dan cambios en

el ensamblaje de las especies al pasar por un gradiente de sitios con mayor cobertura arbórea y con menor perturbación a sitios poco arbolados y más alteradas por el hombre.

METODOLOGÍA

Área de Estudio

El estudio se realizó en la zona de Río Frío, ubicada en el Distrito de Horquetas, Cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, en la zona Atlántica Norte de Costa Rica (10°23'13.2" y 83°59'15.6" NO, 10°22'39" y 83°51'36.6" NE, 10°15'1.8" y 83°58'52.8" SO, y 10°14'50.4" y 83°54'30.6" SE). La altitud va de 100 a 150 msnm y se caracteriza por tener una humedad relativa promedio de 88% y una temperatura promedio de 25.4°C. La precipitación promedio anual es de 4120 mm, con 8 meses lluviosos y 4 meses (enero a abril) en los que se da una marcada disminución de las lluvias (Herrera y Janzen 1994). De acuerdo a Holdridge (1978), corresponde a la zona de vida de Bosque Muy Húmedo Tropical. El Cantón de Sarapiquí está constituido geológicamente por materiales de los períodos Terciarios y Cuaternario; siendo las rocas volcánicas del Cuaternario las que predominan en la región. Los suelos de la zona presentan formaciones originadas de flujos de lava y de lodo, además de terrazas aluviales cerca de los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo (Chinchilla 1987, Sanford *et al.* 1994).

Al basarse este estudio en un paisaje antropogénico, es importante describir brevemente el origen del asentamiento humano. Según Butterfield (1994), la colonización en este sector comenzó en 1950, a partir del cual los bosques fueron talados y fragmentados en pro del desarrollo humano. Los colonos de Sarapiquí, así como de otras zonas de Costa Rica, utilizaban la tala del bosque como método tradicional para obtener así, el derecho de propiedad de la tierra al mostrar que esta estaba en uso. Siendo la pastura para ganado la forma más barata para mantener la tierra en uso, esta se generalizó en toda la zona. Además, fue incentivada por el "boom" de la carne para exportación que se dio en Centroamérica en los 70s', lo que mejoró las ganancias económicas percibidas por el mercado internacional así como el nacional. Para 1990, un 83% de la tierra del Cantón de Sarapiquí estaba en pasturas (ganado de leche y carne) y un 16% en cultivos (palmito y banano principalmente), con lo que puede verse la importancia de la ganadería en este sector (Butterfield 1994).

Actualmente, la cobertura arbórea existente en las fincas ganaderas y agrícolas se puede encontrar en forma de remanentes de bosques secundarios y riparios, charrales, plantaciones forestales (principalmente de gavilán, *Pentaclethra macroloba* y pilón, *Hyeronima alchorneoides*), cultivos (principalmente pejibaye *Bactrix gasipaes* y banano *Musa acuminata*), cercas vivas y los árboles dispersos en potreros (Villacís 2003). En los bosques secundarios y riparios, las especies arbóreas más comunes son el gavilán, manga larga (*Casearia arborea*),

chumico (*Pouroma bicolor*), el malagueto (*Guatteria recurvisepala*), copal (*Protium panamense*), guácimo blanco (*Goethalsia meiantha*), entre otras. En el caso de los charrales, los árboles y arbustos comunes son la guayaba (*Psidium guajava*), roble coral (*Terminalia amazonia*), laurel (*Cordia alliodora*), guarumo (*Cecropia obtusifolia*), cordoncillo (*Piper hispidum*), tuete (*Vernonia patens*) y tomatillo (*Solanum argenteum*). En las cercas vivas, el poró (*Erythrina costarricensis*) y el madero negro (*Gliricidia sepium*) son las especies más utilizadas por el finquero (90% de los árboles), de las 27 especies arbóreas que se pueden encontrar en este tipo de cobertura (Villacís 2003). Otras especies utilizadas con menor frecuencia en las cercas vivas son el laurel, piñuela (*Bromelia pinguim*), caña india (*Dracaena fragrans*), pochote (*Pachira quinata*), indio desnudo (*Bursera simaruba*) y guaba machete (*Inga spectabilis*). En los potreros con árboles, se han identificado hasta 106 especies arbóreas, de las cuales seis son las más comunes: laurel, guayaba, gavilán, naranja (*Citrus sinensis)*, limón ácido (*Citrus aurantifolia)* y pipa (*Cocos nucifera),* las mismas que son utilizadas por los finqueros como fuente de madera, postes, leña, forraje y proveen de frutos y sombra al ganado (Villacís 2003, Villacís *et al.* 2003).

Colecta de datos

Con la ayuda de imágenes disponibles de la zona (Mosaico Terra 1992, Terra 1998 y Quickbird 2003), se delimitó un área de 163.78 km^2, dentro de la cual y mediante la extensión Random Point Generador (www.jennessent.com/downloads/randpts.zip) parar ArcView 3.3, se escogieron al azar 7 parcelas (réplicas) de seis tipos de cobertura presentes en el agropaisaje: bosques secundarios, bosques riparios, charrales, cercas vivas, potreros de alta cobertura arbórea y potreros de baja cobertura (Figura 1; Cuadro 1). Las parcelas de los bosques secundarios, de charrales y de los potreros tuvieron un tamaño de 1 ha (100 x 100 m), y en las coberturas lineales (bosques riparios y cercas vivas) se utilizaron parcelas de 350 m de largo x 5 m de ancho.

El estudio se llevó a cabo desde agosto de 2003 hasta junio de 2004. Para el muestreo de los murciélagos se usaron ocho redes de niebla japonesas (tipo MN-40: 70D/2ply, 1-1/2" de abertura, 12 x 2 m de dimensión) por sitio, colocadas a nivel del suelo y a una distancia equidistante de 20 m, en sentido longitudinal en las parcelas lineales, y en sentido circular en las parcelas de 100 x 100 m, a una distancia del centro de la parcela de 50 m. Las redes estuvieron abiertas desde las 18h00 hasta las 24h00 aproximadamente, durante dos noches consecutivas por parcela. El esfuerzo de captura (tiempo de muestreo por número de redes) para el paisaje fue de 3389 horas/red, con un esfuerzo promedio por parcela de 81 horas/red (±13 horas/red). Por cada tipo de cobertura, se realizaron 556 horas/red en los bosques secundarios, 602 horas/red en los bosques riparios, 595 horas/red en charrales, 566 horas/red en las cercas vivas, 525 horas/red en potreros de alta cobertura, y 545 horas/red en los potreros de baja cobertura.

Los esfuerzos de muestreo entre coberturas no fueron significativamente diferentes entre sí (x^2 = 7.70; gl = 5; p = 0.188).

Los murciélagos capturados fueron identificados en el campo con la ayuda de la clave taxonómica de Timm *et al.* (1999) y la guía de campo de LaVal y Rodríguez-H (2002). La información obtenida (especie, peso, sexo, longitud del antebrazo) fue registrada en una hoja de datos diseñada para tal efecto. Además, los murciélagos fueron marcados con collares plásticos con códigos de colores para poder identificarlos individualmente en capturas sucesivas, posteriormente fueron liberados en el sitio de captura. Los datos de recapturas (1.5% de individuos) fueron excluidos de los análisis estadísticos.

Análisis de datos

Para evitar un sesgo por el muestreo con redes, fueron únicamente considerados en los análisis los registros de los murciélagos pertenecientes a la familia Phyllostomidae (*i.e.* el 96% del total de individuos capturados), ya que la metodología utilizada permite capturar fácilmente individuos de esta familia, pero resulta inadecuada para el resto de murciélagos (Kalko 1997).

La asignación de las especies de murciélagos a cada uno de los seis gremios tróficos (insectívoros, frugívoros, nectarívoros, omnívoros, carnívoros y hematófagos) se realizó en base a lo reportado por Fleming *et al.* (1972), Fleming (1988), Medellín (1993), Kalko *et al.* (1996) y LaVal y Rodríguez-H (2002). Hay que tomar en cuenta que dado el comportamiento variable que tienen los murciélagos en la alimentación (por ejemplo los frugívoros de las especies del género *Artibeus* consumen ocasionalmente insectos y hojas), estas clasificaciones se basaron en el ítem alimenticio más predominante dentro de su dieta.

Con lo datos obtenidos se realizaron curvas de acumulación de especies por tipo de cobertura y del paisaje, ajustadas al modelo de Clench, para determinar la eficiencia del muestreo. Este modelo paramétrico, recomendado para áreas relativamente grandes, tiene gran poder para muestreos aleatorios e independientes como son los de este estudio (Soberón y Llorente 1993, Moreno y Halffter 2000, Escalante 2003). Su fórmula es:

$$S(t) = at / (1 + bt)$$

Donde, *a* representa la tasa de incremento al inicio de la colecta, *b* es la pendiente de la curva y *t* es el esfuerzo de muestreo que para este caso fueron el número de noches. La riqueza total de un sitio se define como el valor en el cual la curva alcanza la asíntota, calculado como *a/b* (Soberón y Llorente 1993, Moreno y Halffter 2000). Los datos fueron ajustados al modelo de Clench utilizando la opción de regresiones no lineales del programa InfoStat versión 1.1 (InfoStat 2004).

Para determinar las diferencias de la estructura de las comunidades de murciélagos entre los distintos tipos de cobertura se utilizaron los siguientes índices poblacionales:

1.- Abundancia relativa, expresada como el número de individuos capturados dividido por el esfuerzo de captura (Medellín 1993).

2.- Riqueza: definida como el número de especies por unidad de muestreo (Magurran 2004).

3.- Índice de Diversidad de Shannon (H'), adecuado cuando se tienen muestras tomadas al azar, es relativamente simple y de uso más extenso para efectos comparativos. Este índice mide el grado promedio de incertidumbre para predecir la especie a la que pertenece un individuo dado, elegido al azar dentro de la comunidad (Magurran 2004).

Se obtuvieron los valores de estos tres índices para las 42 parcelas (7 parcelas por 6 coberturas), a nivel de todas las especies y posteriormente por cada gremio, a través del programa Species, Diversity, and Richness versión 3.02 (Henderson y Seaby 2002). Para el análisis de gremios se calculó además el índice de diversidad de gremios, modificado del índice de Shannon, igual a $-\Sigma p_i \ln p_i$, donde p_i es la proporción de especies de murciélagos en un gremio trófico dado (McNab 1971).

Estos datos fueron tratados estadísticamente empleando un Análisis de Varianza de un factor con réplicas (Sokal y Rohlf 1981) para ver las diferencias entre las coberturas, tanto a nivel general como de gremios tróficos. También se efectuaron pruebas de contraste múltiple *a posteriori*, como el Método de Duncan con un nivel de confianza del 95%. Para cumplir con los supuestos de las pruebas paramétricas, fue necesario efectuar transformaciones de raíz cuadrada a los datos de la abundancia relativa (Sokal y Rohlf 1981).

Adicionalmente, para determinar la similitud en el ensamblaje de especies entre los diferentes tipos de coberturas se calculó el Índice de Similitud de Renkonen, que se caracteriza por su sencillez y por tomar en cuenta la abundancia proporcional de las especies en un sitio dado (Nur *et al.* 1999). Para obtener una representación gráfica del grado de asociación entre las coberturas se efectuó un análisis de conglomerados en base a dicho índice, mediante el método de encadenamiento promedio ("Group Average Method") que es uno de los más utilizados en estudios ecológicos (Magurran 1988).

Por último, se efectuó un Análisis de Varianza de dos factores con réplicas (Sokal y Rohlf 1981), para comparar la biomasa relativa de las seis especies más comunes (Factor A) entre los tipos de cobertura (Factor B), así como el grado de interacción (Factor A x Factor B). La biomasa relativa fue definida como la suma de los pesos de los individuos capturados de cada una de estas seis especies, dividido por la suma de los pesos de los individuos de todas las especies (Brower *et al.* 1990). Para cumplir con los supuestos de las pruebas paramétricas, se efectuó la transformación de raíz cuadrada de la biomasa relativa (Sokal y Rohlf 1981).

Todos los análisis estadísticos fueron efectuados con la ayuda de los programas Statgraphics versión 5.1 (Statistical Graphics Corp. 1994–2001) e InfoStat versión 1.1 (InfoStat 2004).

RESULTADOS

Aspectos generales

Se capturó un total de 1687 murciélagos de 32 especies de la familia Phyllostomidae (Cuadro 2), además de 64 murciélagos de 15 especies pertenecientes a las familias Emballonuridae, Noctilionidae, Vespertilionidae y Molossidae (Orden Chiroptera; Anexo A).

El mayor número de murciélagos phyllostómidos fue registrado en los bosques riparios (26.67%), y el menor en los potreros de baja cobertura (4.98%). Tanto los bosques secundarios como bosques riparios presentaron 22 especies, es decir el 68.75% del total de las especies registradas en el área de estudio, mientras que las coberturas de charrales, cercas vivas y potreros de alta cobertura presentaron por igual 18 especies (56.25%), y los potreros de baja cobertura, 15 especies (46.88%). Al ajustar las curvas de acumulación de especies al modelo asintótico de Clench, se obtuvo que cerca del 97%, de las 33 especies predichas por el modelo, fueron registradas en el paisaje. Mientras que por tipo de cobertura, se observaron más del 99% de las especies en los bosques riparios, charrales, cercas vivas y potreros de alta cobertura, y más del 69%, en bosques secundarios y potreros de baja cobertura (Cuadro 3). Estos resultados muestran que el esfuerzo de muestreo fue adecuado para obtener una buena representatividad de los murciélagos en el paisaje y en las distintas coberturas.

Seis especies de murciélagos phyllosyómidos dominaron en este agropaisaje, cinco de ellas frugívoras (*Artibeus jamaicensis, Carollia castanea, Uroderma bilobatum, Sturnira lilium* y *C. perspicillata*) y una nectarívora (*Glossophaga soricina*), abarcando en conjunto el 75.82% del total de individuos capturados. Además de estas, se encontraron otras especies comunes, como *A. watsoni, A. phaeotis, C. brevicauda, A. lituratus, Vampyrops helleri* y *Phyllostomus discolor* (las cinco primeras frugívoras y la última omnívora), las cuales representaron el 17.84% del total (Cuadro 2).

El 53.13% de las especies de phyllostómidos registradas fueron poco comunes (*i.e.* con menos de 10 individuos), de las cuales 8 y 9 especies de cinco gremios distintos (frugívoros, nectarívoros, insectívoros, omnívoros y carnívoros) se encontraron en los bosques riparios y secundarios, respectivamente. Mientras que en el resto de coberturas se capturaron de 6 a 3 especies poco comunes de frugívoros, insectívoros y nectarívoros, siendo la mayoría de ellas frugívoras (Cuadro 2).

Abundancia relativa, riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos en los seis tipos de cobertura

La abundancia relativa promedio de murciélagos fue diferente entre los seis tipos de cobertura ($F = 3.57$; $gl = 5,36$; $p = 0.0101$). Los bosques riparios y charrales presentaron una

mayor abundancia promedio que los potreros de alta y baja cobertura. La abundancia promedio en las cercas vivas fue significativamente mayor que la de los potreros de baja cobertura, pero no fue diferente al resto de coberturas. Los bosques secundarios tuvieron una mayor abundancia relativa promedio que los potreros de alta y baja cobertura, pero no fue estadísticamente significativa (Figura 2).

El promedio del número de especies también fue diferente entre los tipos de cobertura ($F = 2.91$; $gl = 5,36$; $p = 0.0265$), con una mayor riqueza en los bosques riparios y cercas vivas con respecto al resto de coberturas, sin embargo sólo en los potreros de alta y baja cobertura estas diferencias fueron significativas. La riqueza promedio fue mayor en los bosques secundarios y charrales que en los potreros de alta y baja cobertura, pero no fue estadísticamente significativa (Figura 2).

De igual manera, se encontraron diferencias en el promedio del índice de diversidad de Shannon entre los seis tipos de cobertura ($F = 2.65$; $gl = 5,36$; $p = 0.0384$). Las coberturas que presentaron los valores más altos de diversidad promedio fueron los bosques riparios y las cercas vivas pero no fueron significativamente diferentes a lo encontrado en bosques secundarios, charrales y potreros de baja cobertura (Figura 2).

Similitud en la diversidad de murciélagos phyllostómidos entre los tipos de cobertura

De acuerdo al grado de similitud en la riqueza de especies de murciélagos phyllostómidos y su respectiva abundancia entre los seis tipos de cobertura y el agropaisaje, el análisis de conglomerados formó tres grupos (distancia de corte: 1.5; Figura 3). Uno de ellos conformado por los bosques secundarios, bosques riparios y charrales, que corresponden a las coberturas con más complejidad estructural, es decir a las que presentaron una mayor altura y cobertura del dosel, y una mayor riqueza y diversidad de especies de fustales y latizales (Cuadro 4). Además, el dendrograma mostró que dentro de este primer grupo, los bosques secundarios y riparios tuvieron una composición de especies más semejantes entre sí, que con respecto a los charrales. La composición de murciélagos del paisaje en general fue agrupado también dentro de este grupo, presentando una mayor similitud con los dos tipos de bosques. El segundo grupo correspondió a los potreros de alta y baja cobertura. Por último, el análisis separó a las cercas vivas en un grupo aparte y diferente de los otros.

Estructura de los gremios tróficos de murciélagos phyllostómidos en el agropaisaje

En el estudio se encontraron especies de los seis gremios tróficos de los murciélagos phyllostómidos: frugívoros, nectarívoros, insectívoros, omnívoros, hematófagos y carnívoros. Entre estos, los frugívoros tuvieron la mayor abundancia tanto a escala del paisaje como por tipo de cobertura, mientras que los insectívoros y carnívoros fueron los menos abundantes. Asimismo, los frugívoros presentaron el mayor número de especies, en contraste con el grupo de

los hematófagos y carnívoros que estuvieron representados, en ambos casos, por una sola especie (*Desmodus rotundus* y *Vampyrum spectrum*, respectivamente) (Cuadro 2).

Únicamente en los bosques secundarios se registraron especies de los seis gremios tróficos de los phyllostómidos. Los bosques riparios y potreros de alta cobertura presentaron cinco gremios (frugívoros, nectarívoros, insectívoros, omnívoros y hematófagos); los charrales y cercas vivas, cuatro gremios (frugívoros, nectarívoros, omnívoros y hematófagos); y los potreros de baja cobertura, tres gremios (frugívoros, nectarívoros y omnívoros). Los bosques secundarios presentaron una proporción menor de especies frugívoras y una mayor de insectívoras, en comparación al resto de coberturas. La mayor proporción de especies frugívoras fue observada en los potreros de baja cobertura y en las cercas vivas. También se pudo observar que la mayor proporción de especies nectarívoras estuvo presente en los charrales (Figura 4). Adicionalmente, en la Figura 4 se pueden observar las diferencias en la proporción de especies del agropaisaje con la reportada para el bosque primario/secundario La Selva (ubicado a 30 km de distancia), donde se destaca la mayor proporción de especies insectívoras y una menor cantidad de especies frugívoras en La Selva, con respecto a Río Frío y sus coberturas.

En cuanto a la diversidad de gremios en las seis coberturas, esta fue mayor en los bosques secundarios y riparios que en el resto de coberturas, pero no fue estadísticamente significativa ($F = 1.80$; $gl = 5,36$; $p = 0.1367$). Sin embargo, a un nivel de confianza del 90%, se encontró que la diversidad media de los potreros de baja cobertura fue significativamente menor a la de los bosques secundarios (Figura 5).

***Frugívoros.* –** Se capturaron 1431 individuos de 20 especies frugívoras (subfamilia Stenodermatinae y Carollinae), de las cuales 5 correspondieron a las especies más abundantes del paisaje, representando en conjunto el 76.66% del total de individuos frugívoros capturados. El 40% de las especies presentaron menos de 10 individuos, de las cuales 4 especies estuvieron en las cercas vivas y potreros de alta cobertura, 3 en los bosques secundarios y riparios y 1 en los charrales (Cuadro 2).

La abundancia relativa promedio de los frugívoros fue diferente entre los tipos de cobertura ($F = 3.00$; $gl = 5,36$; $p = 0.0231$), observándose una mayor abundancia en los bosques riparios, charrales y cercas vivas, que en los potreros de baja cobertura. La riqueza promedio de especies también varió entre los tipos de cobertura ($F = 2.49$; $gl = 5,36$; $p = 0.0492$). Los bosques riparios y cercas vivas presentaron la mayor riqueza promedio en comparación con el resto de coberturas, aunque esta no fue significativamente mayor a la riqueza de los bosques secundarios y charrales. La diversidad promedio de este gremio no fue significativamente diferente entre los tipos de cobertura ($F = 2.22$; $gl = 5,36$; $p = 0.0731$). No obstante, se observó que la diversidad promedio fue significativamente mayor en los bosques riparios y las cercas vivas que en los potreros de alta cobertura (Figura 6).

Nectarívoros. – Este gremio estuvo representado por 195 individuos de cinco especies (subfamilia Glossophaginae), que en orden de abundancia fueron: *Glossophaga soricina*, *G. commissarisi*, *Lonchophylla robusta*, *Choeroniscus godmani* e *Hylonycteris underwoodi*. Entre estas, sólo *G. soricina* fue capturada en todos los sitios, que para el caso de las cercas vivas y potreros de baja cobertura, correspondió a la única especie nectarívora registrada en dichas coberturas. Por otro lado, tanto los bosques secundarios y riparios como charrales presentaron 3 de las 5 especies; y una de estas, *H. underwoodi,* sólo estuvo presente en los bosques secundarios. En los potreros de alta cobertura se encontraron las dos especies nectarívoras más abundantes (*G. soricina* y *G. commissarisi*) (Cuadro 2).

Debido al bajo número de especies, no se pudieron realizar análisis estadísticos con la riqueza y la diversidad, pero sí con la abundancia relativa de los nectarívoros la cual varió entre los seis tipos de cobertura ($F = 2.93$; $gl = 5,36$; $p = 0.0255$). La mayor abundancia promedio se encontró en los charrales, pero esta diferencia fue significativa al compararla sólo con la de los potreros de alta y baja cobertura. Los bosques riparios y las cercas vivas también presentaron una mayor abundancia significativa que los potreros de baja cobertura (Figura 7).

Insectívoros. – Estuvieron representados por 7 individuos y 3 especies: *Tonatia brasiliensis* (57.14%), *Micronycteris hirsuta* (28.57%) y *M. microtis* (14.29%), presentes sobre todo en los bosques secundarios y riparios. No fueron capturados insectívoros en los charrales y cercas vivas, como tampoco en los potreros de baja cobertura. Dado el bajo número de especies insectívoras, no se pudo efectuar ningún análisis estadístico.

Omnívoros. – Se encontraron sólo dos especies: *Phyllostomus discolor* (32 individuos) y *P. hastatus* (1 individuo), la primera fue capturada en todos los tipos de cobertura, mientras que la última sólo estuvo presente en los bosques riparios (Cuadro 2). La abundancia relativa promedio de este grupo fue mayor en los bosques riparios y cercas vivas que al resto de coberturas, pero no fue significativa ($F = 1.63$; $gl = 5,36$; $p = 0.1765$).

Hematófagos. – Presentó una especie con 19 individuos, *Desmodus rotundus*, registrada en todas las coberturas, excepto en los potreros de baja cobertura. La abundancia relativa promedio de esta especie fue mayor en los bosques riparios y secundarios pero no fue estadísticamente significativa a la encontrada en los potreros de alta cobertura, cercas vivas y charrales ($F = 0.66$; $gl = 4,30$; $p = 0.6218$).

Carnívoros. – En este paisaje se encontró representado por una especie, *Vampyrum spectrum*, con dos registros, ambos del bosque secundario.

Análisis jerárquico de las especies entre los tipos de cobertura

Los resultados mostraron que el ensamblaje y la dominancia numérica de cada especie variaron según el tipo de cobertura. En la Figura 8, puede observase el cambio en la composición de las especies dominantes entre coberturas. Así, sin tomar en cuenta a *A. jamaicensis*, que siempre fue la especie más abundante en todas las coberturas, se encontró que tanto en los potreros de baja cobertura como en las cercas vivas, las especies dominantes fueron *U. bilobatum, G. soricina* y *S. lilium* (en ese orden jerárquico). La misma combinación y orden se repitió en los potreros de alta cobertura, con la diferencia que se añadieron dos especies más (*A. phaeotis* y *A. lituratus*), al mismo nivel de *S. lilium*. Con los charrales comienza a darse un cambio al ser desplazado *U. bilobatum* por *C. castanea*; pero *G. soricina* y *S. lilum* mantienen su posición. Por otro lado en los bosques riparios, *S. lilium* fue desplazado quedando como dominantes *C. perspicillata*, *C. castanea* y *G. soricina*. Y por último, en los bosques secundarios quedan *C. castanea, G. soricina, C. brevicauda* y *C. perspicillata* (las dos últimas localizadas al mismo nivel) como dominantes, combinación semejante a la presente en los bosques riparios.

El análisis de las 6 especies más comunes mostró que la dominancia, en términos de biomasa, de *Artibeus jamaicensis* fue significativamente mayor al resto de especies en todas las coberturas ($F = 40.30$; $gl = 5,210$; $p = 0.0001$). La interacción entre los tipos de cobertura y las especies fue significativa ($F = 2.77$; $gl = 25,210$; $p = 0.0001$), observándose que al disminuir la complejidad estructural de la cobertura, aumentó la dominancia en biomasa de *Uroderma bilobatum* y *Sturnira lilium* por un lado; y por otro, disminuyó la biomasa de *Carollia castanea* y *C. perspicillata* (Figura 9).

DISCUSIÓN

Aspectos generales: a nivel de comunidad

El agropaisaje de Río Frío, con menos del 20% del área en remanentes de bosque muy pequeños y fragmentados, presentó una alta riqueza de murciélagos phyllostómidos (32 especies), si lo comparamos con el número de especies reportado para la zona baja del Caribe (47 especies; Timm *et al.* 1999) y con lo registrado en el bosque primario y secundario de La Selva (42 especies; Timm 1994) de 1600 ha, localizado en la misma zona geográfica y ecológica, a una distancia aproximada de 30 km. Esto muestra el grado de tolerancia de varias especies de murciélagos a la pérdida de hábitat y a la fragmentación, gracias a la habilidad de atravesar áreas abiertas para llegar a otros fragmentos de bosque u otro tipo de vegetación, y por su capacidad de usar los distintos recursos que le puede ofrecer una matriz antropogénica (Estrada *et al.* 1993, Schulze *et al.* 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002, Bernard y Fenton

2003, Montero 2003). Y por otro lado, sugiere la importancia que puede tener este agropaisaje para mantener una alta diversidad de murciélagos phyllostómidos a nivel local y regional.

Si bien los murciélagos pueden tener una alta dispersión espacial y un aparente uso generalizado de los paisajes rurales (Montero 2003); a una escala más fina, las coberturas con menor perturbación humana y que presentan una mayor complejidad estructural y vegetal (bosques secundarios y riparios) son las que están albergando la mayor riqueza de phyllostómidos (22 especies) en el agropaisaje de Río Frío, en contraste con las que tienen una baja cobertura y poca complejidad como son los potreros (15 especies). Por tanto, el aporte de los fragmentos de bosques secundarios y riparios podría ser clave para mantener la alta diversidad de murciélagos encontrada a nivel del agropaisaje, lo cual se vio reflejado también con la mayor similitud del ensamblaje de especies de estos bosques con el del agropaisaje en general. La importancia de la cobertura arbórea y de la complejidad del hábitat para mantener una mayor abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos en agropaisajes también ha sido sugerida en los estudios de Estrada *et al.* (1993), Medellín *et al.* (2000) y Montero (2003).

En términos de la abundancia, riqueza y diversidad de las especies de phyllostómidos, el estudio mostró que los bosques secundarios y riparios, así como las coberturas de estado sucesional como son los charrales y las coberturas lineales como las cercas vivas, constituyen elementos importantes para la comunidad de estos murciélagos en el agropaisaje. Entre estos, los bosques riparios y las cercas vivas fueron particularmente más importantes, posiblemente debido a que estas coberturas, además de ofrecer recursos alimenticios, de percheo y refugio, podrían servir como rutas de vuelo entre las distintas coberturas del paisaje (Verboom y Huitema 1997). De acuerdo a Estrada y Coates-Estrada (2001), los corredores de vegetación, ya sea los hechos por el hombre como las cercas vivas o los remanentes de vegetación que quedan a lo largo de los bordes de los ríos, podrían facilitar el movimiento de los murciélagos, disminuyendo así el efecto negativo de la fragmentación y favoreciendo la persistencia de los murciélagos en este tipo de paisajes, tanto de las especies generalistas como las especies de bosque. En cuanto a los potreros, si bien estos presentaron valores bajos de los parámetros poblacionales de los phyllostómidos con respecto a las otras coberturas en el agropaisaje de Río Frío, se encontró que una mayor cantidad de árboles dispersos en potreros tiende a favorecer una mayor abundancia y riqueza de murciélagos que potreros sin árboles.

En resumen, los resultados muestran que los seis tipos de cobertura tienen una importancia diferencial para los murciélagos, que en conjunto han conllevado a mantener una alta diversidad a una escala de paisaje. Estas coberturas dejadas (como los remanentes boscosos), manipuladas (charrales) y/o creadas (cercas vivas, potreros con árboles) por el finquero posiblemente están ofreciendo recursos que pueden ser explotados por los murciélagos, como alimento (frutos, néctar, insectos), sitios de percheo o descanso y refugios contra predadores, los cuales se traducen en un incremento en las oportunidades de la persistencia de

los murciélagos, al reducir el aislamiento entre los parches de bosque (fragmentados y continuos), reducir el costo energético en las actividades de forrajeo y facilitar el contacto entre coespecíficos (Estrada *et al.* 1993, Estrada y Coates-Estrada 2001, Estrada y Coates-Estrada 2002).

Estructura de los gremios tróficos de murciélagos phyllostómidos en el agropaisaje

A escala de paisaje, se encontró una clara dominancia de los frugívoros, ya que el 85% de los individuos y el 66% de las especies capturadas en el agropaisaje pertenecieron a este gremio (subfamilias Stenodermatinae y Carollinae). Los nectarívoros (Glossophaginae) también tuvieron un porcentaje importante en abundancia (12%) y riqueza (16%), que contrasta con menos del 2% de los individuos y menos del 9% de las especies de omnívoros, insectívoros, hematófagos y carnívoros (Subfamilias Phyllostominae y Desmodontinae). Si se compara con lo reportado para el bosque primario y secundario de La Selva, los frugívoros son también el gremio dominante en términos de la riqueza de especies de phyllostómidos. Sin embargo, en La Selva la dominancia de los frugívoros no es tan alta (38% de las especies) y la riqueza de los insectívoros es mucho mayor (31% con respecto al 9% en Río Frío), convirtiéndose en el segundo grupo más importante para este bosques, seguido por los nectarívoros (14%), omnívoros (7%), carnívoros (7%), y hematófagos (3%) (Timm 1994). Esto podría ser una evidencia de que las especies de insectívoros (subfamilia Phyllostominae) son particularmente sensibles a los procesos de pérdida de hábitat y por tanto, la mayoría de estas especies difícilmente logran persistir en los agropaisajes como el estudiado, en contraste con los frugívoros que se han visto favorecidos por la apertura de campos agrícolas y ganaderos (Fenton *et al.* 1992, Brosset *et al.* 1996, Kalko *et al.* 1996, Schulze *et al.* 2000, Medellín *et al.* 2000). Se ha sugerido que la sensibilidad de los insectívoros se debe a la combinación de factores como son el tipo de presas que consumen (insectos posados en hojas, tallos, etc. asociados a zonas con cobertura arbórea) y a sus adaptaciones morfológicas (alas diseñadas para vuelos en sitios cerrados y complejos) (Fenton *et al.* 1992).

Al analizar la composición de murciélagos por tipo de cobertura, los bosques secundarios y riparios tienden a presentar una mayor diversidad de gremios y una proporción más equitativa de especies entre gremios. En el resto de coberturas (charrales, cercas vivas, potreros de alta y baja cobertura), se encontró una mayor dominancia de frugívoros (> 70% de las especies vs. 58% en los dos tipos de bosques), una disminución en el número de gremios (*e.g.* de 6 en bosques secundarios a 3 gremios en potreros de baja cobertura.) y un decrecimiento en la diversidad de gremios (*e.g.* de H’ = 0.68 en bosques secundarios a H’ = 0.34 en potreros de baja cobertura). A diferencia de las coberturas más simples del agropaisaje, la variabilidad de recursos que se puede encontrar en los remanentes de bosque secundario y

ripario ofrece más oportunidades para que especies con diferentes requerimientos y niveles de tolerancia puedan encontrar sitios adecuados dentro de estos.

***Frugívoros*. –** Con respecto al gremio dominante, es interesante observar que el 100% de las especies de frugívoros reportadas tanto en el bosque de La Selva (Timm 1994), como en la zona baja del Caribe (Timm *et al.* 1999), fueron encontradas en el agropaisaje de Río Frío, por tanto este agropaisaje muestra un importante valor para la conservación de este gremio trófico a nivel regional. Los resultados mostraron que los bosques secundarios y riparios, los charrales y las cercas vivas albergan una mayor abundancia, riqueza y diversidad promedio de frugívoros phyllostómidos en el agropaisaje de Río Frío. Sin embargo, las coberturas lineales, como son los bosques riparios y las cercas vivas, presentaron los valores más altos. Estrada *et al.* (1993) también encontraron una importante riqueza de frugívoros en cercas vivas, ya que el 50% de las especies del gremio capturadas en el agropaisaje húmedo tropical de Los Tuxtlas (México) estuvieron presentes en las cercas vivas, y en Río Frío esta riqueza fue inclusive mayor (75%). Asimismo, Estrada y Coates-Estrada (2001) ha reportado una gran diversidad de especies frugívoras y un uso regular de los bosques riparios, en el agropaisaje de Los Tuxtlas.

Al parecer, las dos coberturas lineales a más de ofrecer varios recursos que pueden ser explotados por los frugívoros, como son sitios de descanso, diferentes microhábitats para el establecimiento de insectos que también son consumidos por este gremio y/o una oferta adicional de frutos, estas coberturas ofrecen rutas de vuelo, tipo corredores, que podrían estar aumentando la interconexión con el resto de coberturas del paisaje (Fleming *et al.* 1972, Estrada *et al.* 1993). Sin embargo, a diferencia de los bosques riparios, las cercas vivas al presentar condiciones microclimáticas más extremas, poca disponibilidad de dormideros (*e.g.* huecos en árboles viejos o caídos) y una menor cobertura arbórea que expone más a los murciélagos a sus predadores (*e.g.* lechuza *Tyto alba*), hace suponer que no lograrían sostener poblaciones residentes de murciélagos a largo plazo, como lo mencionan Estrada y Coates-Estrada (2001). Evidentemente, son necesarios más estudios para corroborar lo anterior, ya que los objetivos y la metodología utilizada en este estudio no permiten dilucidar cómo están siendo utilizadas estas coberturas y si están albergando o no grupos residentes de murciélagos.

***Nectarívoros*. –** El agropaisaje de Río Frío también mostró una importante riqueza de nectarívoros, si consideramos que se encontró el 83% de las especies presentes en la zona baja del Caribe y del bosque de La Selva (Timm *et al.* 1999, Timm 1994). Al igual que los frugívoros, los nectarívoros fueron más abundantes en los bosques secundario y riparios, charrales y cercas vivas del agropaisaje en estudio, pero con la diferencia que este gremio fue especialmente más abundante en los charrales. La importancia y preferencia de los hábitats arbustivos de sucesión secundaria para los nectarívoros también ha sido reportada por otros autores, como fuente de

recursos alimenticios, no sólo de néctar sino también de polen, frutos e insectos que consumen esporádicamente (Kalko *et al.* 1996). Estos murciélagos pueden ser encontrados tanto dentro de bosques como en hábitats perturbados y campos abiertos dado a sus requerimientos generalistas y su capacidad de movilidad (Fleming *et al.* 1972, Brosset *et al.* 1996, Kalko *et al.* 1996, LaVal y Rodríguez-H 2002). Esta flexibilidad en su comportamiento ha hecho que los nectarívoros, como *Glossophaga soricina*, sean miembros importantes de la comunidad de murciélagos en los agropaisajes (Estrada *et al.* 1993, Estrada y Coates-Estrada 2001, Estrada y Coates-Estrada 2002, Montero 2003, este estudio).

***Insectívoros y carnívoros*. –** Estos dos gremios de phyllostómidos son considerados por varios autores como los más sensibles a la fragmentación, e inclusive se los ha propuesto como candidatos potenciales de indicadores de calidad e integridad del bosque (Fenton *et al.* 1992, Kalko *et al.* 1996, Schulze *et al.* 2000, Medellín *et al.* 2000), por lo que merecen una atención especial. En el agropaisaje de Río Frío estuvieron pobremente representados (3 especies insectívoras y 1 carnívora), si lo comparamos con las 13 especies de insectívoros y 3 de carnívoros del bosque La Selva (Timm 1994), y las 15 especies de insectívoros y 3 de carnívoros reportados para la zona baja del Caribe (Timm et al. 1999), lo que podría estar sugiriendo el efecto negativo que ha tenido este paisaje fragmentado sobre la riqueza de estos dos gremios. En el caso particular de los insectívoros, en los cuales la disponibilidad de insectos parece cumplir un rol crucial en la presencia o ausencia de estas especies (Fleming 1986a), faltaría determinar el efecto de la dispersión aérea de plaguicidas químicos por los cultivos de banano de la zona (*obs. pers*), ya que esta podría estar mermando la población de insectos y por tanto a su vez afectar la conservación de los insectívoros phyllostómidos.

Sin embargo, cualquier resultado debería ser analizado con cautela, ya que la poca abundancia o rareza si bien podría ser explicada porque en el agropaisaje estudiado, la cantidad y calidad de los recursos como alimento, tipo de hábitat y/o sitios de descanso son pobres e inadecuados para estos dos gremios; también podría deberse a que son especies intrínsicamente raras por su biología reproductiva (una cría al año) y por requerir extensas áreas para forrajear (Kalko *et al.* 1996, LaVal y Rodríguez-H 2002), que hace que estas especies tengan una baja tasa de capturabilidad. Por tanto para comprobar la baja abundancia y riqueza encontrada de estos gremios en Río Frío, se necesitaría un muestreo más largo e intensivo tanto a escala espacial como temporal.

Al comparar los resultados entre las coberturas, se encontró que el 89% de los individuos y el 100% de las especies de insectívoros y carnívoros fueron registrados en los bosques secundarios y riparios. Esto resalta la importancia de conservar estas dos coberturas para la persistencia de estas especies en el agropaisaje de Río Frío. Según Estrada y Coates-Estrada (2002) y este estudio, el registro de especies como *V. spectrum* (el carnívoro más

grande del Neotrópico) en los remanentes boscosos de los agropaisaje neotropicales, es un indicio de que especies, como esta, pueden persistir si algún tipo de bosque está disponible en los paisajes dominados por el humano.

***Omnívoros*. –** De las dos especies omnívoras capturadas en el agropaisaje de Riofrío, sólo se tuvo un registro de *Phyllostomus hastatus* (la más grande de las dos) en un bosque ripario y se capturaron 32 individuos de la otra especie, *P. discolor*, números que van acorde con las abundancias reportadas para La Selva (Timm 1994). *P. discolor* aunque estuvo presente en todas las coberturas fue relativamente más abundante en los bosques riparios y cercas vivas. Al igual que para los frugívoros, estas coberturas podrían estar funcionando como efectivos conectores con los recursos que esta especie explota del agropaisaje, sin embargo faltaría investigar más al respecto. Los omnívoros en general muestran una gran plasticidad en su comportamiento ya que pueden consumir una gran variedad de alimentos tanto de origen animal como vegetal, parecen no estar restringidos a un hábitat en particular y además son capaces de forrajear a cualquier nivel del bosque (Kalko *et al.* 1996).

***Hematófagos*. –** En Costa Rica existen tres especies que se alimentan de sangre de vertebrados, de estas, sólo una está reportada para la zona baja del Caribe y La Selva (Timm 1994, Timm *et al.* 1999), la misma que fue encontrada en el agropaisaje de Río Frío, *Desmodus rotundus*. Esta especie suele estar asociada a la ganadería y por tanto suele ser común a abundante en los paisajes dominados por pasturas (Fenton *et al.* 1992, Kalko 1997, Estrada y Coates-Estrada 2002, Montero 2003), como el estudiado. Sin embargo, contrario a lo esperado, *D. rotundus* presentó una abundancia relativamente baja en Río Frío (19 individuos) y, según informes de los finqueros, esta especie no representa un problema a la ganadería en la zona.

La ausencia de capturas de *D. rotundus* en los potreros de baja cobertura y la tendencia de ser más abundantes en los sitios con mayor cobertura arbórea (bosques secundarios y riparios) sugieren la importancia de los remanentes boscosos, en donde pueden encontrar sitios adecuados para sus dormideros (*e.g.* troncos huecos); y de la importancia de los árboles y arbustos, ya sea en cercas vivas, charrales y potreros, como sitios de descanso y refugio, minimizando así el costo energético en la búsqueda del alimento en estos paisajes, como lo menciona Estrada y Coates-Estrada (2002).

En resumen, al ver las diferencias y nivel de importancia de los seis tipos de cobertura y del agropaisaje en general, para los gremios tróficos de phyllostómidos, se pudo observar que las respuestas que tienen las diferentes especies a la fragmentación son altamente individualistas, como lo menciona Laurance *et al.* (2002), y van a depender de factores como la capacidad de movilidad, el comportamiento de forrajeo y el grado de especificidad y de disponibilidad de un recurso dado. Cabe resaltar, que en base a este estudio, se logró

determinar la importancia de cada cobertura para mantener una alta diversidad de murciélagos phyllostómidos en el agropaisaje de Río Frío, particularmente de los bosques riparios y cercas vivas para los frugívoros y omnívoros, los charrales para los nectarívoros y, los bosques secundarios y riparios para los hematófagos, insectívoros y carnívoros, lo que sugiere que las estrategias de conservación de este grupo de mamíferos deberían estar dirigidas a mantener una combinación de distintos tipos de cobertura vegetal, que mantengan la heterogeneidad del paisaje, permitiendo así la conservación de distintas especies, de distintos gremios tróficos y con distintos niveles de tolerancia.

Consideraciones sobre el ensamblaje de especies de murciélagos phyllostómidos en agropaisajes

La estructura de las comunidades de murciélagos neotropicales, tanto en bosques continuos como en los paisajes fragmentados agropecuarios, está caracterizada por presentar un pequeño grupo de especies nucleares abundantes y generalistas (comúnmente frugívoros y nectarívoros), seguidas por varias especies poco comunes (Fleming 1986a, Fleming *et al.* 1972, Medellín 1993, Estrada *et al.* 1993, Kalko *et al.* 1996, Brosset *et al.* 1996, Schulze *et al.* 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002). En el agropaisaje de Río Frío se repite el mismo patrón, en el cual cerca del 76% del total de individuos capturados corresponden a sólo seis especies (> 120 individuos por especie), cinco de ellas frugívoras y una nectarívora; mientras que, el 3% de las capturas provienen de 17 especies poco comunes (< 10 individuos por especie).

Además, en un gradiente de mayor a menor complejidad florística y estructural (*i.e.* de cobertura arbórea, altura de dosel y de diversidad vegetal), como el encontrado en los seis tipos de cobertura del agropaisaje de Río Frío, se observó que las especies menos comunes y posiblemente ecológicamente más especialistas, se reducen o desaparecen (*e.g.* insectívoros). Evidencia de esto es la disminución de las especies poco comunes, de 12 especies en bosques secundarios y riparios (de 5 gremios), a menos de 6 especies en charrales, cercas vivas y potreros de alta y baja cobertura (de 3 gremios).

La dominancia de las seis especies del agropaisaje de Río Frío (*Artibeus jamaicensis, Carollia castanea, Glossophaga soricina, Uroderma bilobatum, Sturnira lilium y C. perspicillata*) resulta consistente con los requerimientos generalistas y la amplia tolerancia ecológica que exhiben. Según Fleming (1986a), estas especies (y/o sus parientes cercanos) son los miembros numéricamente dominantes en las comunidades de murciélagos de tierras bajas del Neotrópico, tanto en condiciones de baja (*e.g.* paisajes fragmentados), como de alta diversidad (*e.g.* bosques primarios continuos) de murciélagos. Lo encontrado por Fleming *et al.* (1972) Estrada *et al.* (1993), Medellín (1993), Brosset *et al.* (1996), Kalko *et al.* (1996), Medellín *et al.* (2000) Moreno y Halffter (2001), Estrada y Coates-Estrada (2002), Montero (2003), Medina *et al.* (2004) y este estudio confirman lo anterior, ya que tanto en los estudios en paisajes de bosque continuo como

en los agropaisajes, estas especies fueron las más importantes en número de la comunidad de murciélagos.

Si bien las seis especies fueron las más comunes en el agropaisaje, su dominancia reflejada tanto por la cantidad de individuos como por su biomasa relativa, varió entre las distintas coberturas, sugiriendo las diferencias en los niveles de tolerancia y en las preferencias de hábitat de cada una de ellas. Para el caso del frugívoro *Artibeus jamaicensis* y el nectarívoro *Glossophaga soricina*, aunque mostraron ser relativamente más abundantes en una cobertura que en otra, mostraron un uso generalizado del agropaisaje de Río Frío. Uno de los factores que puede incidir es la alta capacidad de movilidad que tienen (hasta 10km; Fleming *et al.* 1972, Morrison 1978, Fleming 1988), sin representar una barrera la presencia de áreas abiertas como las pasturas. No obstante, a diferencia de *G. soricina* en la cual es conocida su preferencia por hábitats perturbados y de borde (Brosset *et al.* 1996), *A. jamaicensis* es considerada una especie de bosque por algunos autores, dada su especialización en frutos medianos a grandes de dosel (especialmente de higos, *Ficus sp*) (Morrison 1978, Fleming 1986b) y por tanto, sensible a los procesos de fragmentación del bosque (Medellín *et al.* 2000, Schulze *et al.* 2000). Este estudio y el de Estrada y Coates-Estrada (2002) sugieren lo contrario. Variaciones geográficas en la disponibilidad del alimento y de los sitios de descanso, amplia plasticidad en el comportamiento de forrajeo, relaciones competitivas intra e inter-específicas, así como la historia del manejo que el hombre ha dado a estos agropaisajes son factores que podrían estar influyendo en las diferencias encontradas entre autores.

La abundancia y biomasa relativa de los frugívoros *Carollia castanea* y *Carollia perspicillata* decreció a medida que se reducía la complejidad de las coberturas en el agropaisaje de Riofrío, opuesto a lo sucedido con *Sturnira lilum* y *Uroderma bilobatum*. Esto refleja una aparente preferencia de *S. lilium* y *U. bilobatum* por áreas abiertas, donde existe una mayor intervención de las actividades agropecuarias (pasturas y cercas vivas). En el caso de *S. lilium*, su dominancia podría estar asociada a que es la especie con los hábitos más generalistas, que consume una gran variedad de frutos, sin tender a especializarse en uno sólo (Fleming 1986b, Medellín *et al.* 2000, LaVal y Rodríguez-H 2002). Mientras que, *U. bilobatum* pudo verse favorecida por los sitios de descanso. Esto es porque en Río Frío, si bien la ganadería es la principal actividad productiva, existe una gran área utilizada para cultivos perennes (aprox. 20% del área de estudio), principalmente de banano y palmito, lo que pudo aumentar la disponibilidad de dormideros para *U. bilobatum*, ya que esta especie hace refugios debajo de hojas grandes, especialmente de palmas y bananos, que modifican para formar tiendas (LaVal y Rodríguez-H 2002). Las entrevistas informales a finqueros, corroboran el avistamiento de tiendas de esta especie en sus cultivos de palmito.

En el caso de las dos especies de *Carollia*, según la literatura pueden encontrarse en cualquier tipo de hábitat, incluyendo áreas alteradas (LaVal y Rodríguez-H 2002) y, se caracterizan por presentar requerimientos generalistas; es decir, pueden variar la dieta para compensar los cambios estacionales en la abundancia de recursos y/o aumentar el área de forrajeo según la disponibilidad de los mismos (Fleming 1988). Esta capacidad de ajustarse a las variaciones en la oferta de los recursos podría haberles permitido persistir y dominar a nivel del agropaisaje de Río Frío. Sin embargo, a una escala más fina los resultados mostraron que tienen un alto nivel de dependencia y/o preferencia a los tipos de coberturas más complejos estructuralmente es decir, a los bosques secundarios, bosques riparios y charrales. Posiblemente una mayor disponibilidad de determinados recursos alimenticios (como frutos de *Piper* y *Cecropia,* típicos de estadíos de vegetación secundaria) y de sitios de descanso específicos (*e.g.* troncos huecos y raíces) (Fleming 1988, Marinho-Filho 1991, Fleming 1991, LaVal y Rodríguez-H 2002) están determinando su dominancia en este tipo de coberturas.

Estos resultados evidencian que el estudio de las especies más abundantes de murciélagos tiene un gran potencial porque, por un lado, son fáciles de capturar permitiendo tener un buen conjunto de datos para realizar comparaciones estadísticas, y por otro y el más importante, las variaciones encontradas en la dominancia de estas especies podrían ser utilizadas como indicadores del grado de perturbación de distintas coberturas, como lo sugieren Medellín *et al.* (2000). Ciertamente, son necesarios más estudios para determinar específicamente qué y cómo están utilizando los recursos presentes en las distintas coberturas. Por ejemplo, estudios con recapturas o radiotelmetría y monitoreos serían útiles para estudiar los patrones de uso y de movimiento, el comportamiento de forrajeo y la fidelidad a los sitios de descanso, así como el papel de estos murciélagos frugívoros y nectarívoros en el mantenimiento y regeneración de los remanentes boscosos presentes en los agropaisajes.

En general y resumiendo, este estudio ha mostrado el valor de un agropaisaje como el de Río Frío para la conservación de la diversidad de murciélagos y de manera específica, el papel que juegan las distintas coberturas en el mantenimiento de dicha diversidad. El proteger, mantener y/o recuperar los bosques secundarios, bosques riparios y los charrales, así como el favorecer las prácticas silvopastoriles como son las cercas vivas y los árboles en pasturas, ayudarían en conjunto a la persistencia de distintas especies con varios niveles de tolerancia y que cumplen distintas funciones ecológicas, aumentado así el valor del agropaisaje como reservorio de la diversidad de murciélagos. Por lo tanto, tomando en cuenta los resultados de este estudio y acorde a lo propuesto por Bernard y Fenton (2003), los esfuerzos para conservar la diversidad local de murciélagos no deberían estar enfocados exclusivamente a las especies raras o en sitios con alto grado de riqueza, sino en estrategias que permitan mantener una combinación de coberturas y de especies de diferentes gremios tróficos, considerando que en

los ecosistemas dinámicos las especies presentan diferentes requerimientos biológicos que pueden variar en el tiempo y en el espacio.

LITERATURA CITADA

Bernard, E., and M. B. Fenton. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. Biotropica 35(2): 262–277.

Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockle, J. Cosson, and D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. Can. J. Zool 74: 1974–1982.

Brower, J., J. Zar, and C. von Ende. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers. USA. 237 pp.

Butterfield, R. P. 1994. The regional context: land colonization and conservation in Sarapiquí. Pages 299–306 in L. A. McDade *et al*., eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. Chicago.

Chinchilla, E. 1987. Atlas de Costa Rica. Instituto de Fomento y Asesoría Municipal. Departamento Territorial. Costa Rica.

Daily, G. C. 2001. Ecological forecasts. Nature 411: 245.

Daily, G. C., G. Ceballos, J. Pacheco, G. Suzán, and A. Sánchez-Azofeifa. 2003. Countryside biogeography of Neotropical Mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Cost Rica. Conservation Biology 17(6): 1814–1826.

Dijak, W .D., and F. R. Thompson. 2000. Landscape and edge effects on the distribution of mammalian predators in Missouri. Journal of Wildlife Management 64(1): 209-216.

Escalante, T. 2003. ¿Cuántas especies hay?: Los estimadores no paramétricos de Chao. Elementos 52: 53–56.

Estrada, A., and R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 24(1): 94–102.

Estrada, A., and R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments, and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. Biological Conservation 103: 237–245.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. Meritt Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 16(4): 309–318.

Fenton, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. Journal of Mammalogy 78(1): 1–14.

Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, and D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. Biotropica 24(3): 440–446.

Fleming, T. H. 1986a. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. Revista Chilena de Historia Natural 59: 135–150.

Fleming, T. H. 1986b. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pages 105–118 in A. Estrada, and T. H. Fleming, eds. Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. Netherlands.

Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat, a study in plant-animal interactions. The University of Chicago Press. Chicago. 365 pp.

Fleming, T. H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllsotomidae). Journal of Mammalogy 72(3): 493–501.

Fleming, T. H., E. T. Hooper, and D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology 53(4): 555–569.

Forman, R. T. T. 1997. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press. Cambridge. 632 pp.

Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conservation Biology 14(6): 1693–1703.

Henderson, P. A., and R. M. H. Seaby. 2002. Species, diversity, and richness, version 3.02. Pisces Conservation Ltd. United Kingdom.

Herrera, R. C., and D. M. Janzen. 1994. Climate in some stations of the Atlantic Zone of Costa Rica. Phase 2, Report No. 8. CATIE. The Atlantic Zone Programme. Turrialba. 64 pp.

Holdridge, L. R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Serie Libros y Materiales Educativos IICA No. 34. San José.

InfoStat. 2004. InfoStat versión 1.1. Grupo InfoStat. FCA. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.

Kaimowitz, D. 1996. Livestock and deforestation in Central America in the 1980s and 1990s: A policy perspective. Jakarta, ID, CIFOR.

Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pages 13–43 in H. Ulrich, ed. Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig. Bonn.

Kalko, E. K. V., C. O. Handley Jr., and D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a neotropical bat community. Pages 503–553 in M. L. Cody, and J. A. Smallwood, eds. Long-term studies of vertebrate communities. Academic Press. New York.

Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Dirham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance, and E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. Conservation Biology 16(3): 605–618.

LaVal, R. K., y B. Rodríguez-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Editorial INBio. Heredia. 320 pp.

Litvaitis, J. A. 2001. Importance of early successional habitats to mammals in eastern forests. Wildlife Society Bulletin 29(2): 466–473.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. USA. 179 pp.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. USA. 260 pp.

Marinho-Filho, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. Journal of Tropical Ecology 7: 59–67.

McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. Ecology 52(2): 352–358.

Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Páginas 333–354 en R. A. Medellín y G. Ceballos, eds. Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publicaciones Especiales, Vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozología. México DF.

Medellín, R. A., M. Equihua, and M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. Conservation Biology 14(6): 1666–1675.

Medellín, R. A., and O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. Biotropica 31(3): 478–485.

Medina, A., C. Harvey, D. Sánchez, S. Vílchez, y B. Hernández. 2004. Diversidad y composición de chirópteros en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. Encuentro: Revista de la Universidad Centroamericana - Nicaragua. Año XXXVI. No. 68: 24–43.

Moreno, C. E., and G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. Journal of Applied Ecology 37: 149–158.

Moreno, C. E., and G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of α, β and γ diversities of bats in a fragmented landscape. Biodiversity and Conservation 10: 367–382.

Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. Ecology 59(4): 716–723.

Montero, J. L. 2003. Influencia de las variables espaciales y del hábitat sobre una comunidad de murciélagos (Chiroptera), en remanentes boscosos en Cañas, Costa Rica. Tesis de MSc. sin publicar. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional. Heredia. 86 pp.

Nupp, T. E., and R. K. Swihart. 2000. Landscape-level correlates of small mammals assemblages in forest fragments of farmland. Journal of Mammalogy 81(2): 512–526.

Nur, N., S. L. Jones, and G. R. Geupel. 1999. Statistical guide to data analysis of avian monitoring programs. U. S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service. Washington D. C. 54 pp.

Primack, R. B. 1998. Essentials of Conservation Biology. Sinauer Associates. USA. 659 pp.

Sánchez-Azofeifa, G. A., R. C. Harris, and D. L. Skole. 2001. Deforestation in Costa Rica: A quantitative analysis using remote sensing imagery. Biotropica 33(3): 378–384.

Sala, O., *et al.* 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287: 1770–1774.

Sanford, R. L., P. Paaby, J. C. Luvall, and E. Phillips. 1994. Climate, geomorphology, and aquatic systems. Pages 19–33 in L. A. McDade *et al*., eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. Chicago.

Saunders, D. A., R. J. Hobbs, and C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. Conservation Biology 5(1): 18–31.

Schulze, M. D., N. E. Seavy, and D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. Biotropica 32(1): 174–184.

Soberón, J., and J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. Conservation Biology 7(3): 480–488.

Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Company. New York. 859 pp.

Timm, R. M. 1994. The mammal fauna. Pages 229–237 in L.A. McDade et al, eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. Chicago.

Timm, R. M., R. K. LaVal, y B. Rodríguez-H. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. Brenesia 52: 1–32.

Verboom, B., and H. Huitema. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. Landscape Ecology 12(2): 117–125.

Villacís, J. 2003. Relaciones entre la cobertura arbórea y el nivel de intensificación de las fincas ganaderas en Río Frío, Costa Rica. Tesis de MSc sin publicar. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE. Turrialba. 134 pp.

Villacís, J., C. A. Harvey, M. Ibrahim, y C. Villanueva. 2003. Relaciones entre la cobertura arbórea y el nivel de intensificación de las fincas ganaderas en Río Frío, Costa Rica. Agroforestería en las Américas 10(39-40): 17–23.

Cuadro 1. Características de las coberturas seleccionadas en el área de estudio, Río Frío.

Tipo de cobertura	Características generales
Bosque secundario	Tamaño mínimo de 2 ha; cobertura de copa mínimo del 80%; altura arbórea promedio mínimo de 10 m; estrato de sotobosque presente; regeneración arbórea presente.
Bosque ripario	Tamaño mínimo de 350 m de largo x 5 m de ancho de cobertura arbórea en alguno de los lados de quebradas o ríos; cobertura de copa mínimo del 80%; altura arbórea promedio mínimo de 10m; estrato de sotobosque puede estar presente; regeneración arbórea presente.
Charral	Tamaño mínimo de 100 x 100 m; cobertura de copa no más del 80%; altura arbórea promedio entre 3 y 10 m; estrato de sotobosque presente; regeneración arbórea presente.
Cerca viva	Tamaño mínimo de 350 m de largo (excluye linderos); cobertura de copa entre 30 y 85%; altura arbórea promedio entre 5 y 15 m; regeneración arbórea puede estar presente.
Potrero de alta cobertura	Tamaño mínimo de 100 x 100 m; con cobertura arbórea ≥ 15% del área del potrero; sotobosque ausente; regeneración arbórea puede estar presente.
Potrero de baja cobertura	Tamaño mínimo de 100 x 100 m; con cobertura arbórea ≤ 10% del área del potrero; sotobosque ausente; regeneración arbórea puede estar presente.

Cuadro 2. Especies y número de individuos de los murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) capturados en seis tipos de cobertura del paisaje de Río Frío.

ESPECIE	SEC (n=7)	RIP (n=7)	CHA (n=7)	CV (n=7)	PAC (n=7)	PBC (n=7)	Total	Gremio
Stenodermatinae								
Artibeus jamaicensis	80	132	122	83	63	28	508	FR
Uroderma bilobatum	3	19	16	71	19	21	149	FR
Sturnira lilium	1	21	50	33	10	9	124	FR
Artibeus watsoni	10	35	15	6	0	1	67	FR
Artibeus phaeotis	15	29	5	4	10	2	65	FR
Artibeus lituratus	13	7	6	12	10	1	49	FR
Vampyrops helleri	2	7	14	10	2	3	38	FR
Sturnira ludovici	0	7	3	5	1	1	17	FR
Chiroderma villosum	0	0	1	12	0	2	15	FR
Artibeus intermedius	2	1	2	0	4	0	9	FR
Sturnira luisi	0	4	0	1	3	0	8	FR
Ectophylla alba	3	1	0	0	2	0	6	FR
Vampyressa nymphaea	1	0	0	1	0	1	3	FR
Artibeus toltecus	0	0	0	1	0	1	2	FR
Vampyressa pusilla	0	0	0	2	0	0	2	FR
Vampyrodes caraccioli	0	0	0	0	0	1	1	FR
Carollinae								
Carollia castanea	56	55	62	14	7	1	195	FR
Carollia perspicillata	18	60	30	6	7	0	121	FR
Carollia brevicauda	19	10	21	0	0	0	50	FR
Carollia subrufa	0	0	0	0	2	0	2	FR
Glossophaginae								
Glossophaga soricina	22	39	54	40	17	10	182	NE
Glossophaga commissarisi	0	2	5	0	1	0	8	NE
Choeroniscus godmani	1	1	0	0	0	0	2	NE
Lonchophylla robusta	0	0	2	0	0	0	2	NE
Hylonycteris underwoodi	1	0	0	0	0	0	1	NE
Desmodontinae								
Desmodus rotundus	5	7	3	2	2	0	19	HE
Phyllostominae								
Phyllostomus discolor	1	9	4	15	1	2	32	OM
Tonatia brasiliensis	1	2	0	0	1	0	4	IN
Micronycteris hirsuta	1	1	0	0	0	0	2	IN
Vampyrum spectrum	2	0	0	0	0	0	2	CA
Phyllostomus hastatus	0	1	0	0	0	0	1	OM
Micronycteris microtis	1	0	0	0	0	0	1	IN
Total individuos	**258**	**450**	**415**	**318**	**162**	**84**	**1687**	
Total especies	**22**	**22**	**18**	**18**	**18**	**15**	**32**	

* Tipo de cobertura: SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura.

** Gremio: FR = Frugívoro, NE = Nectarívoro, OM = Omnívoro, HE = Hematófago, IN = Insectívoro, CA = Carnívoro

Cuadro 3. Número de especies registradas y predichas por el modelo de Clench para cada tipo de cobertura y del paisaje de Río Frío.

Tipo de Cobertura	Número de especies	Modelo de Clench* S(t) = at / (1 + bt)				
		a	b	a/b	r^2	Porcentaje de la asíntota muestreada
Potreros de baja cobertura	15	3.68	0.17	21.75	0.98	68.97
Potreros de alta cobertura	18	32.04	1.77	18.07	0.99	99.61
Cercas vivas	18	20.95	1.18	17.81	0.99	101.06
Charrales	18	35.81	1.97	18.19	0.99	98.96
Bosques riparios	22	12.99	0.60	21.60	0.99	101.85
Bosques secundarios	22	5.55	0.19	29.69	0.99	74.10
Paisaje	32	6.56	0.20	33.15	0.99	96.54

* *a* y *b* son los parámetros del modelo y *a/b* es el número de especies al alcanzar la asíntota.

Cuadro 4. Características estructurales de los seis tipos de cobertura muestreados en el paisaje de Río Frío.

Tipo de cobertura (n=7)	Cobertura del dosel promedio (%)	Altura de dosel promedio (m)	No. de especies promedio de fustales[a]	Diversidad de Shannon promedio de fustales	No. de especies promedio de latizales[b]	Diversidad de Shannon promedio de latizales
Potreros de baja cobertura	4.29 (7.32)	0.87 (1.22)	0.86 (1.21)	0.26 (0.45)	0 (0)	0 (0)
Potreros de alta cobertura	21.71 (6.07)	6.24 (1.4)	2.43 (1.27)	0.72 (0.49)	0.29 (0.49)	0 (0)
Cercas vivas	66 (17.76)	6.97 (2.33)	6.29 (2.87)	0.66 (0.36)	0 (0)	0 (0)
Charrales	38.29 (35.5)	6.22 (3.32)	4.86 (4.06)	1.01 (0.8)	7.86 (4.22)	1.61 (0.74)
Bosques riparios	94.00 (5.2)	13.21 (4.38)	17.71 (5.82)	2.36 (0.4)	9.43 (2.51)	2.08 (0.31)
Bosques secundarios	97.14 (3.63)	16.41 (4.72)	13.71 (4.19)	2.11 (0.4)	15.14 (5.01)	2.35 (0.35)

[a] Fustales: árboles y palmas con DAP > 10 cm
[b] Latizales: árboles, arbustos y palmas con DAP < 10 cm y >150 cm de alto
* Números entre paréntesis indican la desviación estándar

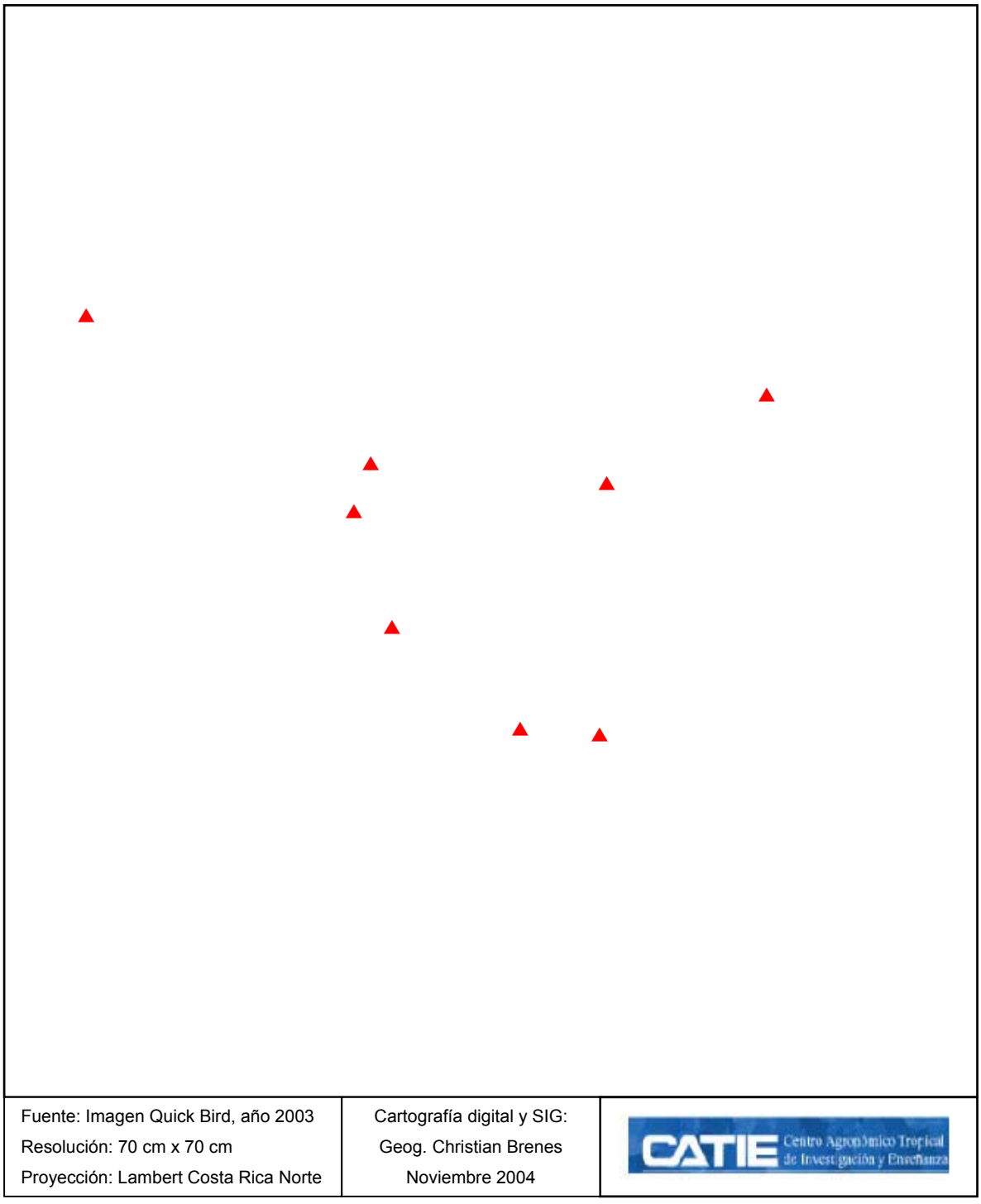

Figura 1. Mapa de coberturas del área de estudio, Río Frío, Costa Rica.

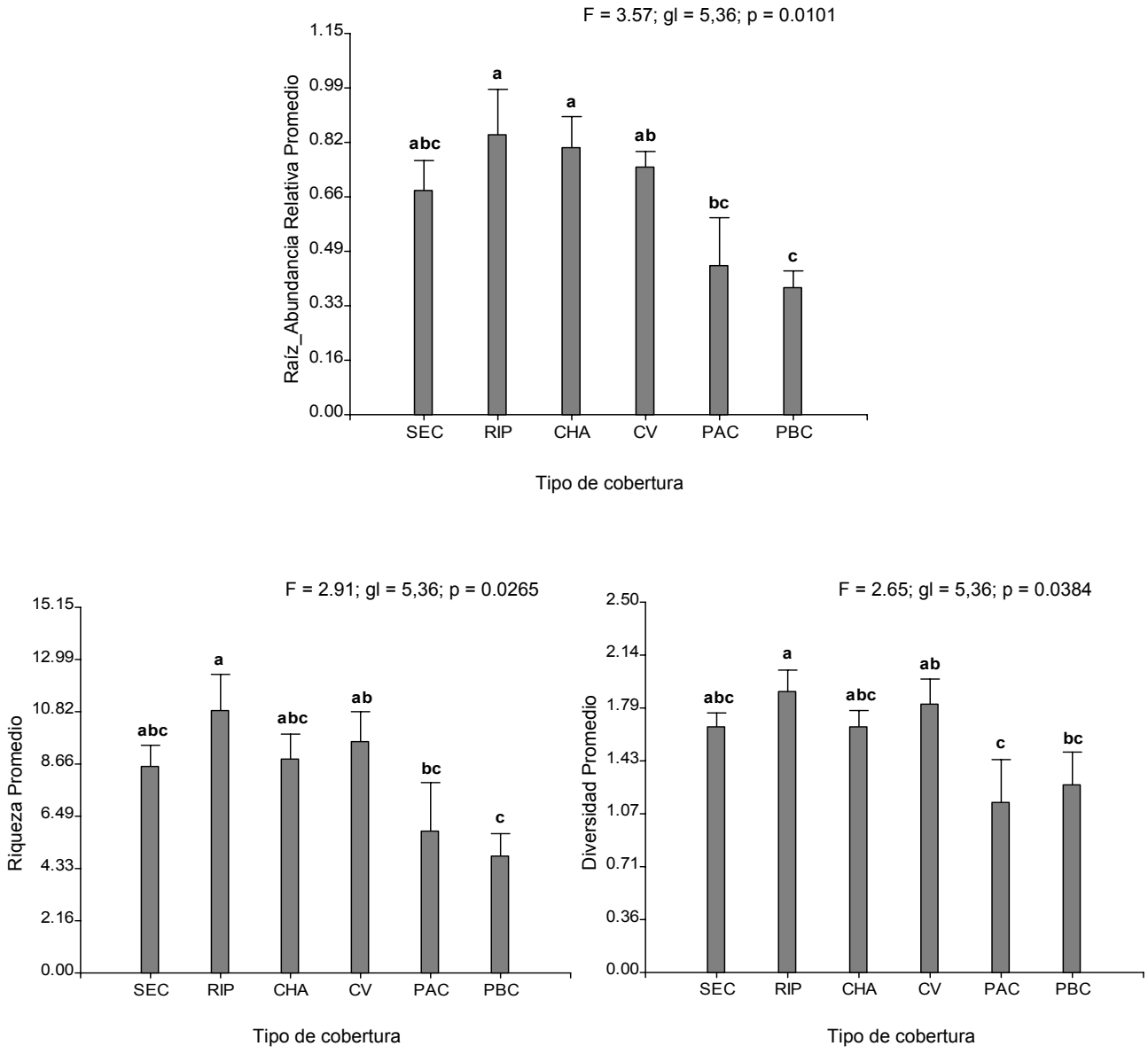

Figura 2. Comparación del promedio (± ES) de la abundancia, riqueza y diversidad de los murciélagos phyllostómidos entre los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío. Letras distintas indican diferencias significativas al 95% de confianza (Método de Duncan). SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura

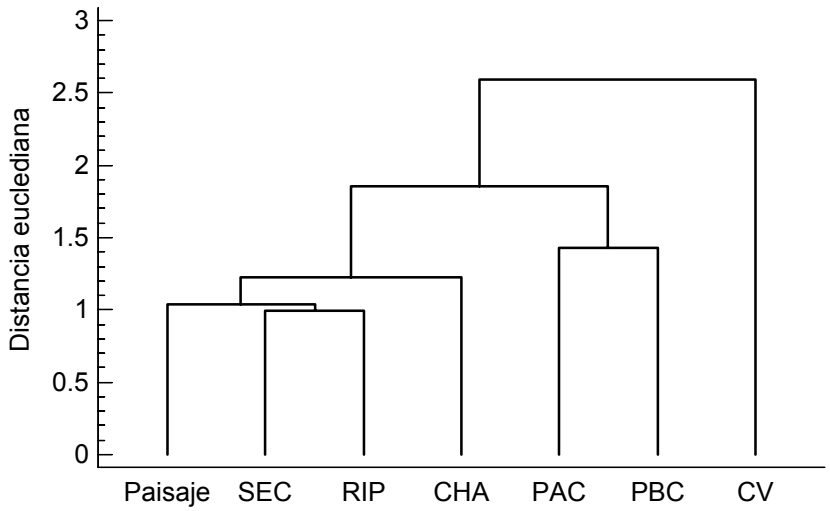

Figura 3. Dendrograma basado en el Índice de Similitud de Renkonen para los seis tipos de cobertura y del paisaje de Río Frío. SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura

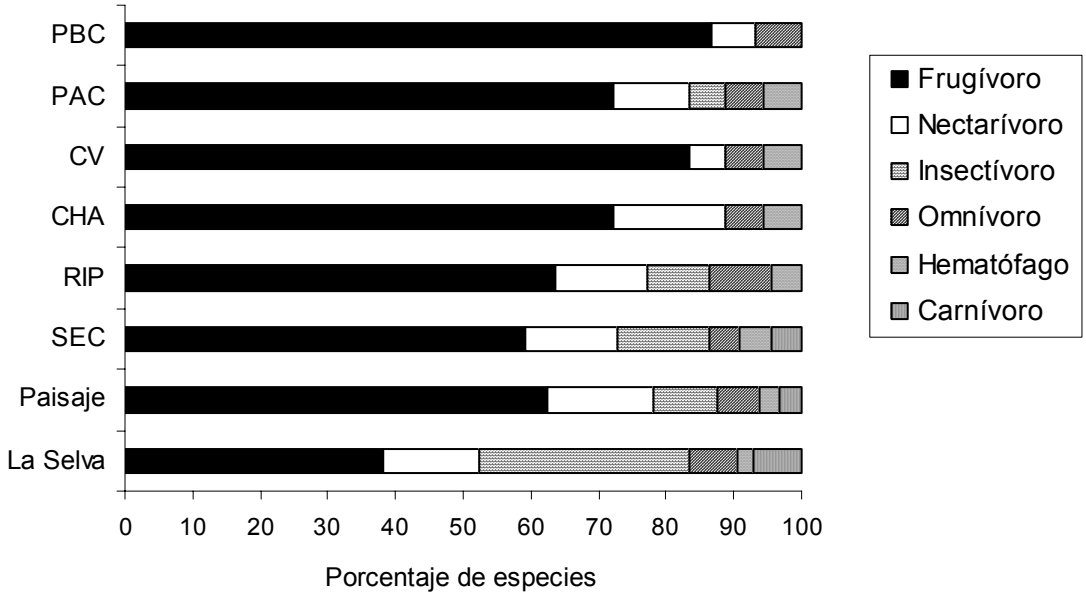

Figura 4. Composición de especies en cada gremio trófico por tipo de cobertura, del paisaje de Río Frío y del bosque primario La Selva. SEC = Bosque secundario (n=22), RIP = Bosque ripario (n=22), CHA = Charral (n=18), CV = Cerca viva (n=18), PAC = Potrero de alta cobertura (n=18), PBC = Potrero de baja cobertura (n=15). Paisaje: n=32. La Selva: n=42. Los datos de La Selva están basados en Timm (1994)

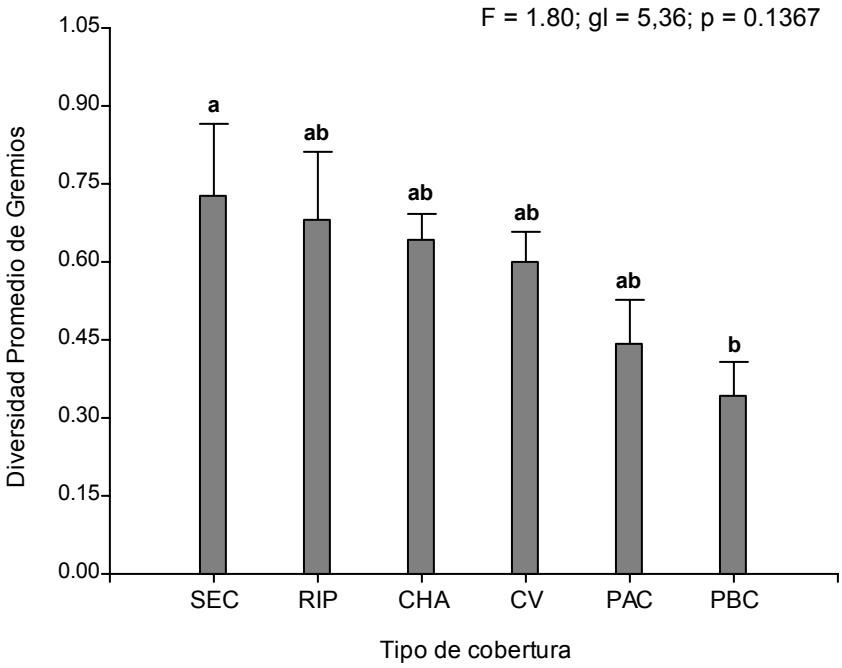

Figura 5. Comparación de la diversidad promedio (± ES) de gremios entre los tipos de cobertura del paisaje del Río Frío. Letras distintas indican diferencias significativas al 90% de confianza (Método de Duncan). SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura

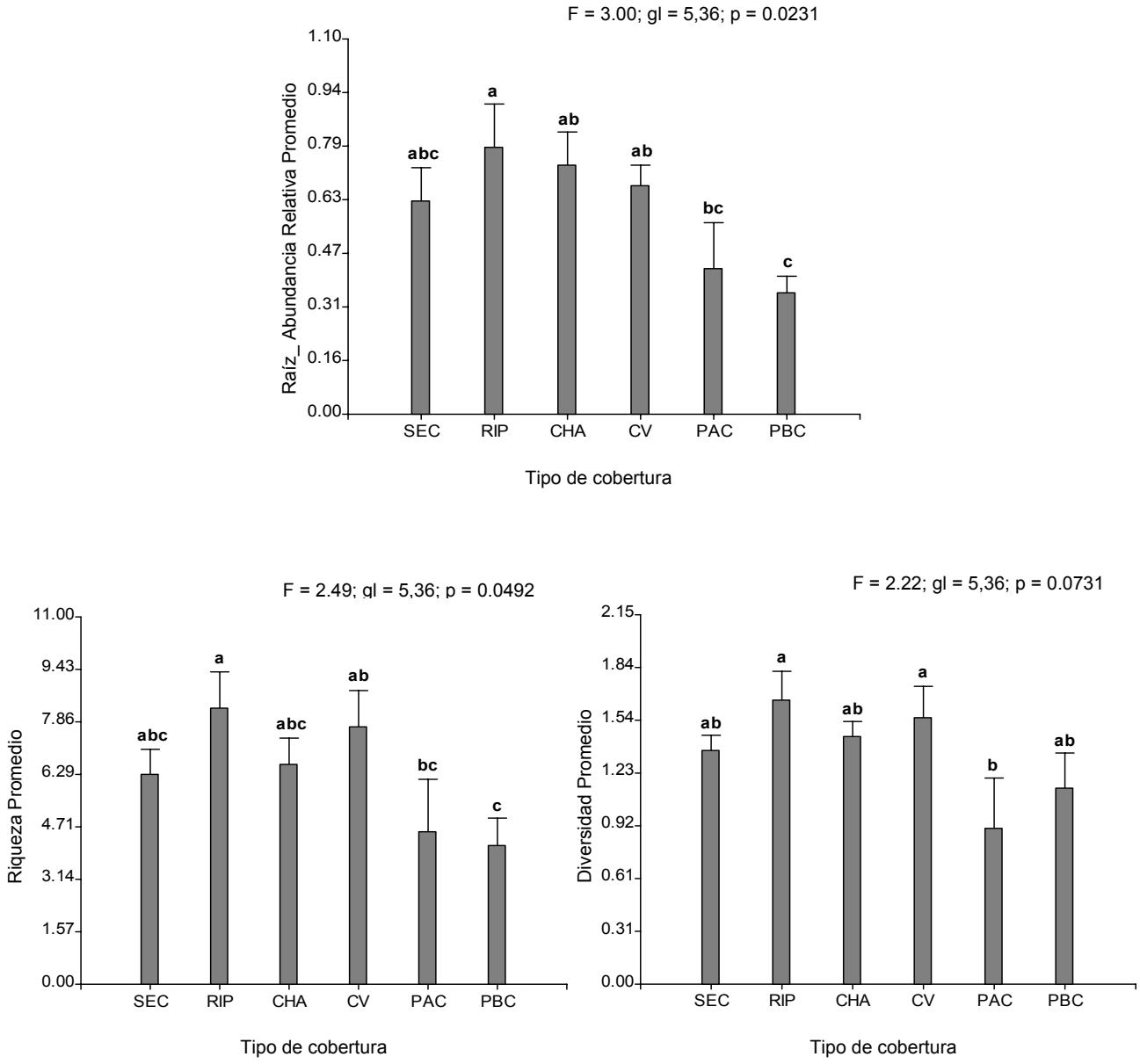

Figura 6. Comparación del promedio (± ES) de la abundancia, riqueza y diversidad de los murciélagos frugívoros phyllostómidos entre los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío. Letras distintas indican diferencias significativas al 95% de confianza (Método de Duncan). SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura

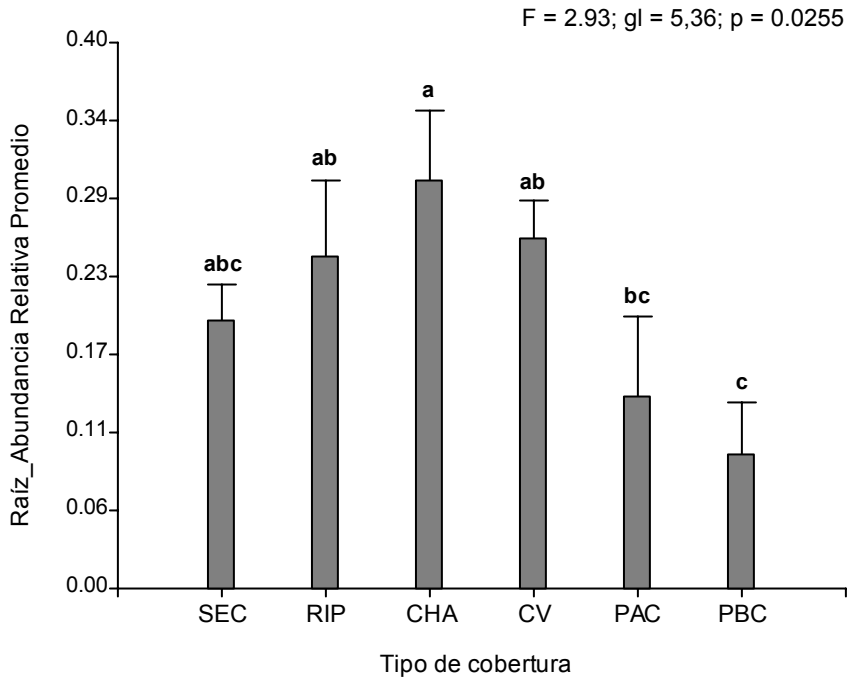

Figura 7. Comparación del promedio (± ES) de la abundancia relativa de nectarívoros entre los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío. Letras distintas indican diferencias significativas al 95% de confianza (Método de Duncan). SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura

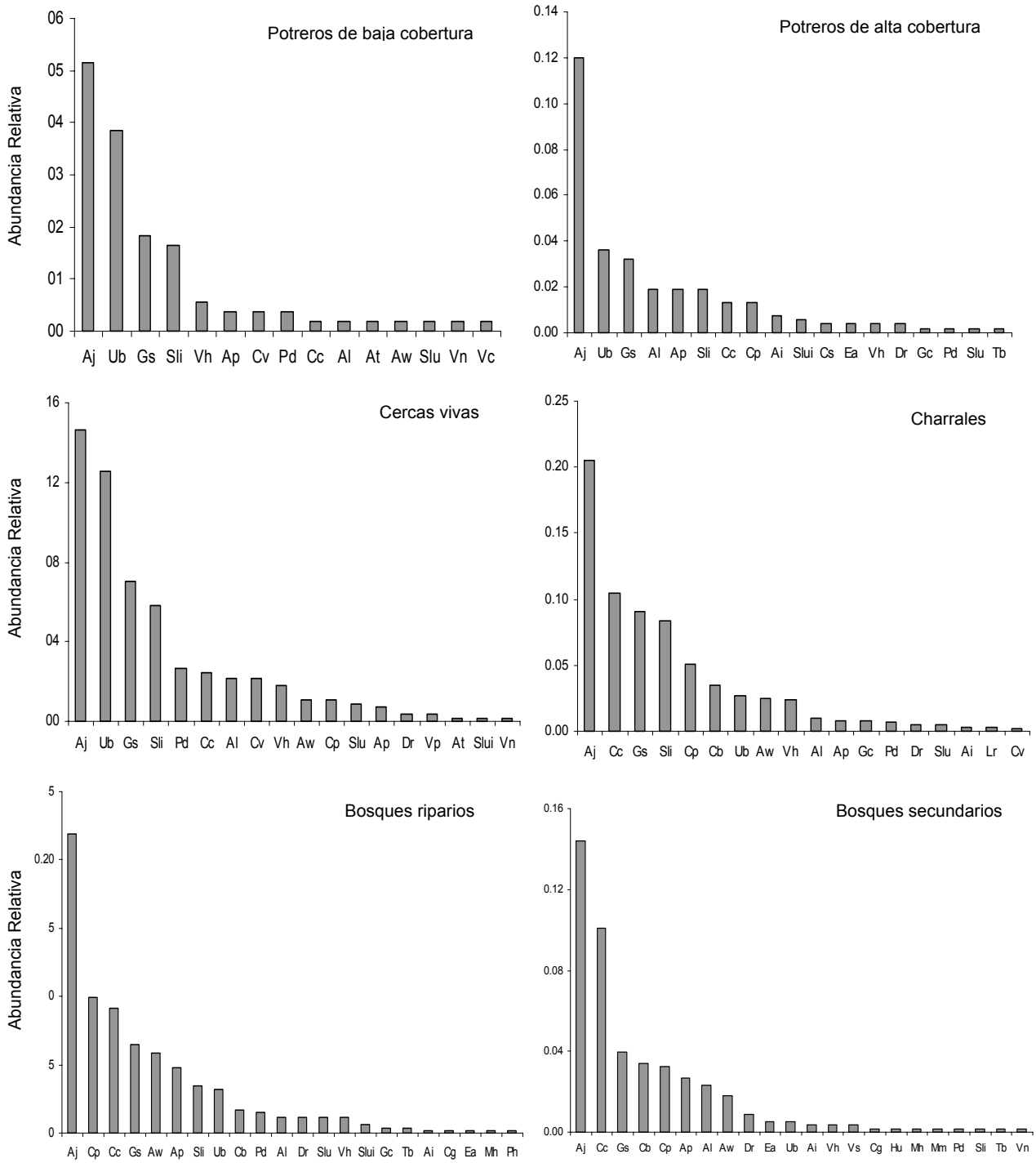

Figura 8. Abundancia relativa por especie en cada tipo de cobertura del paisaje de Río Frío. Aj = *Artibeus intermedius*, Aj = *A. jamaicensis*, Al = *A. lituratus*, Ap = *A. phaeotis*, At = *A. toltecus*, Aw = *A. watsoni*, Cb = *Carollia brevicauda*, Cc = *C. castanea*, Cp = *C. perspicillata*, Cs = *C. subrufa*, Cv = *Chiroderma villosum*, Cg = *Choeroniscus godmani*, Dr = *Desmodus rotundus*, Ea = *Ectophylla alba*, Gc = *Glossophaga commissarisi*, Gs = *G. soricina*, Hu = *Hylonycteris underwoodi*, Lr = *Lonchophylla robusta*, Mh = *Micronycteris hirsuta*, Mm = *M. microtis*, Pd = *Phyllostomus discolor*, Ph = *P. hastatus*, Sli = *Sturnira lilium*, Slu = *S. ludovici*, Slui = *S. luisi*, Tb = *Tonatia brasiliensis*, Ub = *Uroderma bilobatum*, Vn = *Vampyressa nymphaea*, Vp = *V. pusilla*, Vc = *Vampyrodes caraccioli*, Vh = *Vamyrops helleri*, Vs = *Vampyrum spectrum*.

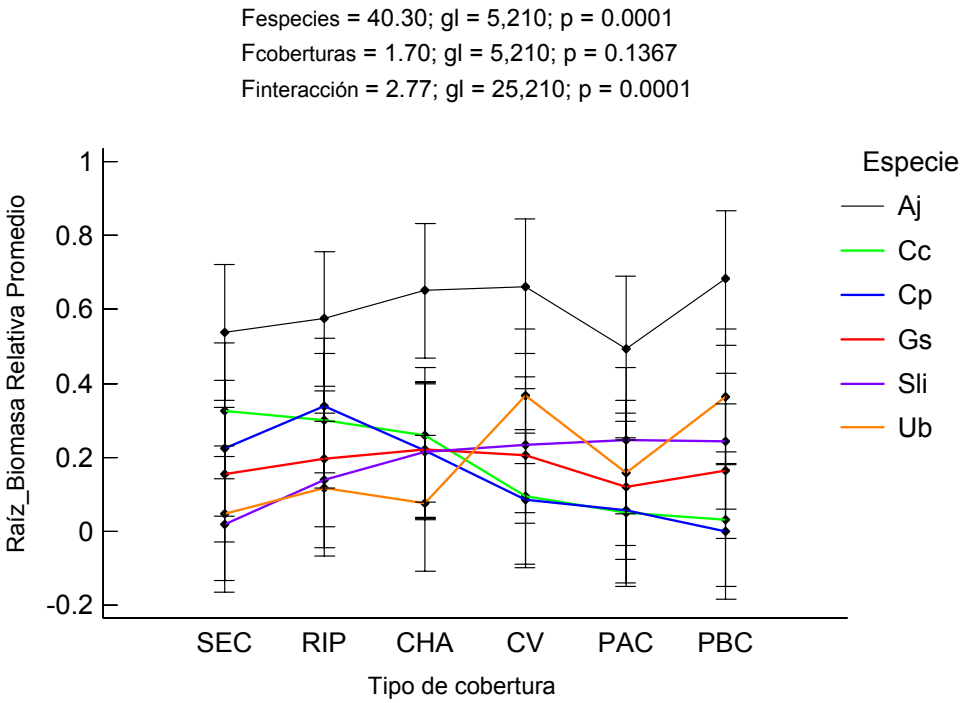

Figura 9. Análisis de interacción de la biomasa relativa promedio de las seis especies más comunes y los tipos de cobertura del paisaje de Río Frío. SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura. Aj = *Artibeus jamaicensis*, Cc = *Carollia catanea*, Cp = *C. perspicillata*, Gs = *Glossophaga soricina*, Sli = *Sturnira lilium*, Ub = *Uroderma bilobatum*

Anexo A. Especies y número de individuos de los murciélagos no phyllostómidos (Chiroptera) capturados en el paisaje de Río Frío.

ESPECIE	SEC (n=7)	RIP (n=7)	CHA (n=7)	CV (n=7)	PAC (n=7)	PBC (n=7)	Total	Gremio
Emballonuridae								
Saccopteryx bilineata	0	0	2	0	3	1	6	IN
Peropteryx kappleri	0	4	0	0	0	0	4	IN
Cormura brevirostris	0	1	0	0	0	0	1	IN
Rhynchonycteris naso	0	1	0	0	0	0	1	IN
Noctilionidae								
Noctilio albiventris	17	0	0	5	4	1	27	IN
Vespertilionidae								
Rhogeessa io	0	1	1	1	3	0	6	IN
Eptesicus brasiliensis	0	0	0	4	0	0	4	IN
Eptesicus furinalis	0	1	0	3	0	0	4	IN
Myotis riparius	0	1	1	0	0	1	3	IN
Myotis nigricans	0	0	0	0	2	0	2	IN
Myotis albescens	0	2	0	0	0	0	2	IN
Myotis elegans	0	0	0	0	0	1	1	IN
Eptesicus fuscus	0	0	0	0	0	1	1	IN
Molossidae								
Molossus molossus	0	0	0	0	1	0	1	IN
Molossus sinaloae	0	0	0	1	0	0	1	IN
Total individuos	**17**	**11**	**4**	**14**	**13**	**5**	**64**	
Total especies	**1**	**7**	**3**	**5**	**5**	**5**	**15**	

* Tipo de cobertura: SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura.

** Gremio: FR = Frugívoro, NE = Nectarívoro, OM = Omnívoro, HE = Hematófago, IN = Insectívoro, CA = Carnívoro (Fuente: LaVal y Rodríguez 2002).

UNIVERSIDAD NACIONAL
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO
INSTITUTO INTERNACIONAL EN CONSERVACIÓN
Y MANEJO DE VIDA SILVESTRE

EL PAPEL DE LA COMPLEJIDAD VEGETAL, AISLAMIENTO Y HETEROGENEIDAD DEL AGROPAISAJE EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MURCIÉLAGOS (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE).

Por

Lilibel Domenica Alarcón Esquetini

Mayo de 2005

EL PAPEL DE LA COMPLEJIDAD VEGETAL, AISLAMIENTO Y HETEROGENEIDAD DEL AGROPAISAJE, EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MURCIÉLAGOS (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE).

LILIBEL DOMENICA ALARCON ESQUETINI, Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Apartado 1350-3000, Heredia, Costa Rica; domialarcon@yahoo.com

Resumen: Para evaluar el papel que tiene la estructura del paisaje y del hábitat sobre la composición de murciélagos phyllostómidos en un agropaisaje húmedo tropical de Costa Rica, se muestrearon, con redes de niebla, 41 parcelas escogidas al azar, de seis tipos de cobertura arbórea: bosques secundarios, bosques riparios, charrales, cercas vivas, potreros de alta cobertura y potreros de baja cobertura arbórea. Se midieron 7 variables de la vegetación, a partir de las cuales se calculó un índice de la complejidad estructural de la vegetación de cada parcela. La estructura del paisaje fue caracterizado mediante el calculo de cuatro variables, dos de ellas relacionadas con el aislamiento de los parches, y dos con el nivel de heterogeneidad del agropaisaje. Los resultados indicaron que la presencia y distribución de los murciélagos phyllostómidos en el paisaje está determinada principalmente por las variaciones en la complejidad vegetal de las coberturas. En este sentido, se resalta el valor de los bosques secundarios, bosques riparios, charrales y cercas vivas para la conservación de murciélagos, al ofrecer un mayor nivel de complejidad estructural en el paisaje, que se traduce en una mayor disponibilidad y diversidad de recursos claves (alimento, refugios, dormideros), en el espacio y en el tiempo. Además, se destaca la importancia particular de los bosques riparios en la disminución del nivel de aislamiento en el agropaisaje, al servir como rutas de vuelo entre el mosaico de coberturas. Por el contrario, se demostró que la dominancia de potreros de baja cobertura arbórea en la configuración del paisaje de Río Frío está afectando negativamente a la riqueza y diversidad de los murciélagos phyllostómidos, asociado posiblemente a la poca complejidad estructural de esta cobertura. Se sugiere que para una conservación efectiva de la comunidad de murciélagos en paisajes rurales se debe tomar en cuenta tanto el enfoque de hábitat, como el de paisaje.

Palabras claves: agropaisajes, aislamiento, bosques riparios, complejidad vegetal, heterogeneidad, murciélagos phyllostómidos

INTRODUCCION

Alrededor de todo el mundo, los hábitats que normalmente ocupaban extensas áreas intactas están siendo divididos en segmentos cada vez más pequeños, debido a la producción agrícola y ganadera, los asentamientos humanos, caminos y una amplia gama de actividades humanas, dejando como resultado paisajes rurales altamente fragmentados y heterogéneos (Morrison *et al.* 1992, Primack 1998). Frente a este escenario, el reto actual es el conocer cómo estos paisajes están afectando a la vida silvestre, cuáles son las especies de flora y fauna que han logrado persistir bajo estos ambientes, qué factores están influyendo en su supervivencia y, cómo todo este mosaico de coberturas presentes en los agropaisajes puede ser manejado de manera eficiente y sustentable para lograr integrar la conservación de la biodiversidad con la producción ganadera, forestal y/o agrícola (Forman 1997, Daily 2001, Lumsden y Bennett 2005).

El estudio de la estructura del paisaje es de gran importancia para entender los efectos de la fragmentación en la biodiversidad (Fahrig y Merriam 1994), ya que el arreglo espacial y composición del paisaje inciden sobre los patrones y procesos ecológicos, tanto a una escala local como regional (Forman y Godron 1981, Lidicker y Koenig 1996, Forman 1997, Primack 1998). Por ejemplo, el área de un hábitat, y en segundo lugar el aislamiento de este, han sido considerados tradicionalmente como los principales factores que determinan la diversidad de especies (Forman y Godron 1981). Sin embargo, el efecto del área *per se* ha sido difícil de demostrar y parece afectar a la minoría de las especies (Forman 1997). Características como las perturbaciones dentro del parche, la diversidad y calidad del hábitat, la presencia de recursos claves (agua, sitios de anidación y alimentación, etc.) y las relaciones con la matriz circundante y con los otros parches que conforman el mosaico (*i.e.* el arreglo espacial) podrían estar desempeñando roles más importantes en el incremento o decrecimiento del número de especies (Forman y Godron 1981, Morrison *et al.* 1992, Forman 1997).

Entre estos, la calidad y complejidad de los parches (ya sea de bosque remanente o de otro tipo de cobertura del paisaje) pueden ser determinantes, incluso más que otros factores, en la supervivencia y abundancia de las poblaciones silvestres en los paisajes fragmentados (Fahrig y Merriam 1994, Walker *et al.* 2003). McAlpine y Eyre (2002), Montero (2003) y, Pineda y Halffter (2004) encontraron que la diversidad de aves diurnas, murciélagos y ranas, respectivamente, estuvieron relacionadas con variables de la estructura vegetal (diversidad y composición florística, densidad de follaje y cobertura de dosel) de los parches presentes en los paisajes rurales estudiados; pero estuvieron de menos a nada relacionadas con las métricas del paisaje, como el área y forma del parche. En todos los casos, los parches de hábitat de mayor complejidad estructural (*e.g.* remanentes de bosque) presentaron los valores más altos de diversidad de aves, murciélagos y ranas que los menos complejos y más perturbados del paisaje

(*e.g.* cultivos, pasturas). Evidentemente, los hábitats más complejos al ofrecer una mayor cantidad de nichos potenciales y de recursos claves permiten a su vez sostener una mayor diversidad de especies (*e.g.* MacArthur y MacArthur 1961, MacArthur *et al.* 1962, August 1983, Bohning-Gaese 1997, Medellín *et al.* 2000).

Asimismo, el nivel de aislamiento o conectividad es otra característica del paisaje que también ha sido asociada con la persistencia de la vida silvestre, ya que esta puede afectar la distribución y la abundancia de las especies (Fahrig y Merriam 1994). De acuerdo a las teorías de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967) y de Metapoblaciones (Hanski y Gilpin 1997), se predice que los parches más pequeños y más aislados del paisaje tendrán relativamente una baja riqueza de especies, baja abundancia y un incremento del riesgo de extinción de la población. Esta suposición se basa en parte en que los parches aislados espacialmente reciben pocos o ningún inmigrante para colonizar dicho parche o para contrarrestar el declive potencial de la población.

Dadas las implicaciones que tiene este supuesto, en especial para los paisajes rurales, numerosos estudios han sido llevados a cabo para examinar la influencia del aislamiento en las poblaciones silvestres (Bender *et al.* 2003, Goodwin 2003), basados ya sea en modelos empíricos o en simulaciones (*e.g.* Fahrig y Merriam 1985, Whit y Crist 1995, Vos y Chardon 1998, Nupp y Swihart 2000, Söndgerath y Schröder 2002, Bender *et al.* 2003, Tischendorf *et al.* 2003, Walker *et al.* 2003). En general, los resultados han sugerido que la importancia del aislamiento depende de la escala en la cual los organismos están percibiendo el paisaje, el hábitat y la segregación de los recursos que utiliza, lo cual a su vez está asociado a la capacidad de dispersión y del grado de especificidad que tengan en un recurso dado (Forman 1997). En grupos con una alta movilidad, como son las aves, se ha encontrado en ciertos estudios que el aislamiento puede afectar negativamente la riqueza de aves (Estrada *et al.* 1997), en particular de las especies de interior de bosque (van Dorp y Opdam 1987); por el contrario, otros han mostrado que el aislamiento influye poco a nada en el número de especies de las aves reproductoras de bosque (Opdam *et al.* 1985) y de aves de borde de bosque (van Dorp y Opdam 1987).

Por otro lado, la incorporación de otros factores en los análisis espaciales, como la heterogeneidad del paisaje, podrían explicar mejor la estructura de las comunidades presentes en los agropaisajes. La heterogeneidad a una escala de paisaje hace referencia a la cantidad de los distintos tipos de coberturas o hábitats que se pueden encontrar y da una idea de la complejidad del arreglo espacial (Gustafson 1998). Es claro que paisajes rurales son usualmente más complejos que un mosaico binario de parches de hábitats óptimos y una matriz hostil, más bien son muy heterogéneos ya que se componen de un arreglo de una variedad de hábitats, definidos por el tipo de uso del suelo y niveles de perturbación, en las cuales las distintas especies han logrado persistir en un gradiente de calidad de parches. Es de esperarse que dicha

heterogeneidad de los paisajes rurales permita la supervivencia a largo plazo de distintas especies, que pueden cubrir sus necesidades sobre la oferta de un amplio rango de tipos de coberturas (Holt 1997, Atauri y de Lucio 2001). Sin embargo, el efecto de la heterogeneidad igualmente va a depender de la escala en la cual las especies perciben el paisaje. Por ejemplo, el estudio de Atauri y de Lucio (2001) mostró que a una escala de 100 km^2, la heterogeneidad es una variable importante para los organismos con mayor capacidad de dispersión (aves y mariposas), pero para los grupos taxonómicos con menor movilidad (anfibios y reptiles) la composición de la vegetación así como la presencia de tipos de hábitat específicos son más importantes.

Con base en esta información, el presente estudio trató determinar el papel de la complejidad estructural de la vegetación, del aislamiento y de la heterogeneidad de un paisaje rural ganadero sobre la estructura de la comunidad de murciélagos (Familia Phyllostomidae, Orden Chiroptera), en Río Frío, Costa Rica. Este grupo taxonómico fue considerado para el estudio por la poca información empírica que se tiene acerca del efecto de la estructura del paisaje en los murciélagos y además por su potencial como grupo indicador de distintos niveles de perturbación humana, dada su particular riqueza y abundancia en los neotrópicos, y por su diversidad trófica, capacidad de vuelo, longevidad y fácil capturabilidad (Noss 1990, Fenton 1997, Kalko 1997, Medellín *et al.* 2000). Las hipótesis planteadas fueron: 1) coberturas (*i.e.* parches de hábitat) con mayor complejidad estructural de vegetación sostienen una mayor abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos, 2) el aislamiento del parche afecta negativamente a la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos en el parche y, 3) una mayor heterogeneidad del paisaje favorece el aumento de la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos.

METODOLOGÍA

Área de Estudio

El estudio se realizó en un área de 163.78 km^2 de la zona de Río Frío, ubicada en el Cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, en la región Atlántica Norte de Costa Rica (10°23'13.2" y 83°59'15.6" NO, 10°22'39" y 83°51'36.6" NE, 10°15'1.8" y 83°58'52.8" SO, y 10°14'50.4" y 83°54'30.6" SE). La altitud del sector va de 100 a 150 msnm y presenta una humedad relativa promedio anual de 88% y una temperatura promedio anual de 25.4°C. La precipitación promedio anual es de 4120 mm, con 8 meses lluviosos y 4 meses (enero a abril) en los que se da una marcada disminución de las lluvias (Herrera y Janzen 1994). De acuerdo a Holdridge (1978), corresponde a la zona de vida de Bosque Muy Húmedo Tropical.

El área de estudio se caracteriza por ser un paisaje antropogénico con un alto nivel de fragmentación, dominado por las pasturas producto de la actividad ganadera. El proceso de transformación de la tierra se inició con la colonización del sector en 1950, durante el cual los bosques originales fueron reducidos y fragmentados en pro del desarrollo humano (Butterfield 1994). Actualmente, el área consiste de fincas ganaderas y agrícolas donde la cobertura arbórea puede ser encontrada en forma de bosques secundarios (15.39% del área), bosques riparios (5.38%), charrales/tacotales (2.99%), plantaciones forestales (1.63%, principalmente de gavilán, *Pentaclethra macroloba* y pilón, *Hyeronima alchorneoides*), cultivos (19.79%, principalmente de pejibaye *Bactrix gasipaes* y banano *Musa acuminata*), cercas vivas o árboles en línea (0.74%) y árboles dispersos en potreros (45.35%) (Figura 1).

En los remanentes de bosque secundario y ripario, las especies arbóreas más comunes son el gavilán, manga larga (*Casearia arborea*), chumico (*Pouroma bicolor*), el malagueto (*Guatteria recurvisepala*), copal (*Protium panamense*), guácimo blanco (*Goethalsia meiantha*), entre otras. En el caso de los charrales, los árboles y arbustos comunes son la guayaba (*Psidium guajava*), roble coral (*Terminalia amazonia*), laurel (*Cordia alliodora*), guarumo (*Cecropia obtusifolia*), cordoncillo (*Piper hispidum*), tuete (*Vernonia patens*) y tomatillo (*Solanum argenteum*). En las cercas vivas, el poró (*Erythrina costarricensis*) y el madero negro (*Gliricidia sepium*) son las más utilizadas por el finquero (representando el 90% de los árboles), de las 27 especies que se pueden encontrar en esta cobertura (Villacís 2003). Otras especies utilizadas con menor frecuencia en las cercas vivas son el laurel, piñuela (*Bromelia pinguim*), caña india (*Dracaena fragrans*), pochote (*Pachira quinata*), indio desnudo (*Bursera simaruba*) y guaba machete (*Inga spectabilis*). En los potreros se han identificado hasta 106 especies arbóreas, de las cuales seis son las más comunes: laurel, guayaba, gavilán, naranja (*Citrus sinensis)*, limón ácido (*Citrus aurantifolia)* y pipa (*Cocos nucifera),* las mismas que son utilizadas por los finqueros como fuente de madera, postes, leña, forraje y proveen de frutos y sombra al ganado (Villacís 2003, Villacís *et al.* 2003).

Colecta de datos y estimación de las variables y parámetros poblacionales

Selección de los puntos de muestreo.– Con la ayuda de imágenes de la zona (Mosaico Terra 1992, Terra 1998 y Quickbird 2003) y mediante la extensión Random Point Generador v1.28 (www.jennessent.com/downloads/randpts.zip) parar ArcView 3.3, se escogieron al azar 41 puntos de muestreo de seis tipos de coberturas presentes en el área de estudio: bosques secundarios, bosques riparios, charrales, cercas vivas, potreros de alta cobertura arbórea y potreros de baja cobertura, para la instalación de las parcelas (Figura 1; Cuadro 1). El tamaño de las parcelas de muestreo en los bosques secundarios, charrales y potreros fue de 1 ha (100 x

100 m), y en las coberturas lineales (bosques riparios y cercas vivas) se utilizaron parcelas de 350 m de largo x 5 m de ancho.

Muestreo de murciélagos. – La colecta de datos se llevó a cabo desde agosto de 2003 a junio de 2004. Para el muestreo de los murciélagos se usaron ocho redes de niebla japonesas (tipo MN-40: 70D/2ply, 1-1/2" de abertura, 12 x 2 m de dimensión) por sitio, colocadas a nivel del suelo y a una distancia equidistante de 20 m, en sentido longitudinal en las parcelas lineales, y en sentido circular en las parcelas de 100 x 100 m, a una distancia del centro de la parcela de 50 m. Las redes estuvieron abiertas desde las 18h00 hasta las 24h00 aproximadamente, durante dos noches consecutivas en cada parcela. El esfuerzo de captura (tiempo de muestreo por número de redes) para el paisaje fue de 3304 horas/red, con un esfuerzo promedio por parcela de 81 horas/red (±12 horas/red). Por cada tipo de cobertura, se realizaron 556 horas/red en los bosques secundarios (7 parcelas), 602 horas/red en los bosques riparios (7 parcelas), 510 horas/red en charrales (6 parcelas), 566 horas/red en las cercas vivas (7 parcelas), 525 horas/red en potreros de alta cobertura (7 parcelas), y 545 horas/red en los potreros de baja cobertura (7 parcelas). Los esfuerzos de muestreo entre coberturas no fueron significativamente diferentes entre sí ($x^2 = 9.52$; gl = 5; p = 0.092).

Los murciélagos capturados fueron identificados en el campo con la ayuda de la clave taxonómica de Timm *et al.* (1999) y la guía de campo de LaVal y Rodríguez-H (2002). La información obtenida (especie, peso, sexo, longitud del antebrazo) fue registrada en una hoja de datos diseñada para tal efecto. Además, los murciélagos fueron marcados con collares plásticos con códigos de colores para poder identificarlos individualmente en capturas sucesivas, posteriormente fueron liberados en el sitio de captura. Los datos de recapturas (1.5% de individuos) fueron excluidos de los análisis estadísticos.

Para evitar un sesgo por el tipo de muestreo, fueron únicamente considerados en los análisis los registros de los murciélagos pertenecientes a la familia Phyllostomidae (*i.e.* el 96% del total de individuos capturados), ya que la metodología utilizada permite capturar fácilmente individuos de esta familia, pero resulta inadecuada para el resto de murciélagos (Kalko 1997).

Para determinar la relación de la estructura de las comunidades de murciélagos con la complejidad vegetal y medidas de paisaje se calcularon los siguientes índices poblacionales para cada parcela: 1) abundancia relativa, expresada como el número de individuos capturados dividido por el esfuerzo de captura (Medellín 1993); 2) riqueza: definida como el número de especies por unidad de muestreo (Magurran 2004); e, 3) índice de diversidad de Shannon, adecuado cuando se tienen muestras tomadas al azar, es relativamente simple y de uso más extenso para efectos comparativos. El índice mide el grado promedio de incertidumbre para predecir la especie a la que pertenece un individuo dado, elegido al azar dentro de la comunidad

(Magurran 2004). Este último índice fue obtenido a través del programa Species, Diversity, and Richness versión 3.02 (Henderson y Seaby 2002).

Datos de la vegetación. – Asimismo, se colectaron los datos de la vegetación en las 41 parcelas de muestreo para describir de manera general la estructura de los seis tipos de cobertura. Las variables que se midieron fueron el porcentaje de cobertura arbórea y altura de dosel, ambas tomadas en cinco puntos equidistantes de la parcela de muestreo. La altura fue medida mediante un clinómetro modelo Suunto; y la cobertura arbórea, con un densiómetro; y para ambos casos, el valor de cada parcela resulta del promedio de los cinco puntos de medición. También se registró el número de especies e individuos y el diámetro a la altura del pecho-DAP para las especies de fustales (árboles y palmas con DAP ≥ 10 cm), así como el número de especies e individuos de los latizales (árboles, arbustos y palmas con DAP < 10 cm y > 150 cm de alto) (Camacho 2000). Para fustales se utilizó una subparcela de 50 x 20 m (0.1 ha) en las parcelas de los bosques secundarios, charrales y potreros, y de 200 x 5 m (0.1 ha) en las parcelas de los bosques riparios y cercas vivas. Para los latizales se utilizaron tres subparcelas (ubicadas dentro de la de fustales) de 10 x 5 m, por igual, en todas las coberturas.

Con las siete variables de vegetación medidas en el campo (cobertura, altura, DAP, número de individuos y de especies de fustales y latizales), se calculó para cada parcela un único índice, denominado “índice de complejidad vegetal”, asumiendo que mientras más alto sea este valor, mayor será la complejidad estructural del tipo de cobertura muestreado y por tanto, mayor será la magnitud relativa de cada variable de vegetación. Es decir, una cobertura compleja será aquella que presente altos valores de cobertura arbórea, altura de dosel y de DAP, y un mayor número de especies e individuos tanto en el estrato de fustales como de latizales.

Debido a que las variables de vegetación presentan distintas unidades de medición (*e.g.* porcentajes, metros, frecuencias), se procedió primero a re-escalar los datos de las siete variables de vegetación a valores entre 1 y 10, para poder calcular el índice de complejidad. La re-escalación de cada variable de vegetación, en cada parcela de muestreo, se realizó mediante la siguiente fórmula:

$$IR_i = a(X_{max} - X_i) + b(X_i - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$$

Donde, *a* representa el valor mínimo de la nueva escala (*i.e.* 1), *b* es el valor máximo de la nueva escala (*i.e.* 10), X_i es el valor de la variable *X* en la iésima parcela de muestreo, y X_{max} y X_{min} corresponden al valor máximo y mínimo respectivamente, del conjunto de datos de la variable *X* en la iésima parcela de muestreo (Brower *et al.* 1990). Una vez re-escaladas las siete variables de vegetación, estas se sumaron para obtener así el índice de complejidad vegetal para cada parcela de muestreo.

Variables del paisaje. – Las variables del paisaje fueron obtenidas a partir del mapa de coberturas del área de estudio (escala 1:5000). Este mapa fue realizado con el software ArcView 3.3 y extensiones, en base a la imagen pancromática Quickbird 2003, con resolución espacial de 70 cm x 70 cm, y a una unidad mínima de mapeo de 0.05 ha (Figura 1). Para calcular las variables de paisaje (aislamiento y heterogeneidad), primero se definieron dos áreas de influencia circulares ("*buffer*"), de 0.5 km y 1 km de radio, alrededor de los puntos de ubicación de las 41 parcelas de muestreo, definidas como la unidad o escala del paisaje a partir de las cuales se cuantificaron las variables (Figura 2). Los "buffers" y su intersección con el mapa de coberturas fueron realizados a través de la extensión XTools para ArcView 3.3. La selección de las dos distancias de los buffer se basó en lo reportado por la literatura sobre los ámbitos de hogar y de la capacidad promedio de dispersión para las actividades diarias de forrajeo en especies de murciélagos phyllostómidos (Fleming *et al.* 1972, Morrison 1978, Morrison 1980, Fleming 1982, Bernard y Fenton 2003).

La estructura del paisaje fue caracterizada mediante cuatro variables, dos de ellas relacionadas con el nivel de aislamiento o conectividad, y las otras dos con la heterogeneidad. Para medir el aislamiento, se utilizaron métricas basadas en el área de los parches de hábitat óptimo (*e.g.* cantidad de bosque) dentro de un radio dado, que según Bender *et al.* (2003), son más robustas y confiables en los análisis espaciales para predecir el movimiento de la fauna que las métricas basadas en distancias inter-parche. Se parte del supuesto de que estos parches de hábitat son accesibles a los murciélagos tomando en cuenta su capacidad de dispersión. Las dos métricas de aislamiento fueron: 1) la proporción del área del buffer en bosques secundarios; y, 2) la proporción del área del buffer en bosques riparios. Se asume que mientras mayor sea la cantidad de estas dos coberturas en las dos áreas de influencia seleccionadas (*i.e.* mayor recurso potencial para facilitar la dispersión), menor será el aislamiento de la cobertura muestreada (Bender *et al.* 2003, Tischendorf *et al.* 2003).

La tercera y cuarta métrica del paisaje fueron: 3) índice de heterogeneidad, modificado del índice de Shannon, calculado por $IH = -\Sigma p_i \ln p_i$, donde p_i es la proporción de parches de una cobertura dada. Altos valores de este índice indican una mayor diversidad de coberturas en el paisaje y por tanto una alta heterogeneidad; e, 4) índice de equitatividad, el cual refleja la proporción relativa de los tipos de coberturas del paisaje en términos de su área. Su fórmula es: $IE = -\Sigma(p_i \ln p_i)/\ln n$, donde p_i es igual a la proporción del área de la cobertura *i* en el buffer y *n* es el número de los tipos de cobertura presentes. Altos valores del índice de equitatividad indican coberturas equi-probables, por tanto bajos valores revelan que uno o un pequeño grupo de coberturas dominan en las áreas de influencia seleccionadas (O'Neill *et al.* 1988, Atauri y de Lucio 2001).

Para el cálculo de de los índices de heterogeneidad y equitatividad se consideraron únicamente las categorías asociadas a algún tipo de cobertura vegetal, es decir no se tomaron

en cuenta las calles, asentamiento humanos, ni cuerpos de agua. Para reducir el número de coberturas, se agruparon los cultivos perennes con cultivos anuales, los charrales con tacotales, y los potreros de media cobertura (entre 10 y 40% de cobertura arbórea) con potreros de alta cobertura (> 40% de cobertura arbórea), quedando en total 7 tipos de cobertura: cultivos, plantaciones, potreros de baja cobertura (≤ 10% de cobertura arbórea), potreros de alta cobertura (> 10% de cobertura arbórea), charrales, bosques riparios y bosques secundarios. Cabe notar que si bien las cercas vivas constituyeron una cobertura importante para los murciélagos y siempre estuvieron presentes en las dos áreas de influencia, estas no fueron consideradas en los cálculos de los índices ya que por su estructura son difíciles de identificar en las imágenes satelitales y por tanto en el mapa de coberturas de Río Frío tendieron a ser subestimadas tanto en su área como en su número.

Análisis estadísticos

Se determinaron las diferencias estadísticas entre los seis tipos de coberturas muestreados en función de la abundancia relativa, riqueza y diversidad de murciélagos encontrada, así como por las variables de vegetación, la complejidad vegetal y las cuatro métricas de paisaje calculadas, a través de un análisis de varianza no paramétrico (Prueba de Kuskal-Wallis) y de comparaciones múltiples de a pares entre las medias de los rangos de los tratamientos (*i.e.* tipos de cobertura), con un nivel de confianza del 95% (Sokal y Rohlf 1981, InfoStat 2004).

Para evaluar la relación de la complejidad vegetal, del aislamiento y heterogeneidad del paisaje con la estructura de las comunidades de murciélagos phyllostómidos, se efectuaron primero análisis de correlaciones simples de Spearman, seguidos de regresiones múltiples paso a paso (*stepwise regression*; Zar 1999), utilizando todas las parcelas de muestreo. La abundancia relativa, riqueza y diversidad de murciélagos fueron utilizadas como las variables de respuesta o dependientes, mientras que el índice de complejidad vegetal y las métricas de paisaje conformaron las variables regresoras o independientes. Las regresiones múltiples paso a paso permitieron ajustar al mejor modelo, a través de la eliminación consecutiva de las variables regresoras (*backward selection*) que no tenían un efecto significativo sobre la magnitud de la variable respuesta, en función de su valor absoluto de *t* más bajo (Zar 1999).

Para obtener un buen ajuste en las regresiones, se confirmó el cumplimiento de los supuestos a través de pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas de las variables dependientes y de gráficos de los residuos estudentizados versus cada regresora, para detectar la presencia de puntos inusuales o extremos (*outliers*) (Morrison *et al.* 1992, Zar 1999, InfoStat 2004). Como resultado, los datos de la abundancia relativa fueron transformados con raíz cuadrada y tres datos, correspondientes a una parcela en bosque secundario, una en cerca viva y una en potrero de alta cobertura, fueron removidos en las regresiones con la riqueza y

diversidad de murciélagos; y un dato (el de un bosque secundario), en la regresión con la abundancia relativa, por su influencia como *outliers* (*i.e.* residuos con valores absolutos ≥ 3).

Además, se examinó la presencia de multicolinearidad en base a la matriz de los coeficientes de correlación simple para los estimadores de cada regresión (Zar 1999). En los casos que se encontró una alta correlación entre un par de variables independientes ($r \geq 0.6$; *ver* Morrison *et al.* 1992), una de estas fue eliminada de acuerdo a su importancia relativa en el ajuste de cada regresión (*i.e.* por el valor de r^2 ajustado). En el Cuadro 2 puede observarse la lista final de las variables regresoras que se utilizaron en cada regresión múltiple. Todos estos análisis estadísticos fueron efectuados con la ayuda de los programas Statgraphics versión 5.1 (Statistical Graphics Corp. 1994 - 2001) e InfoStat versión 1.1 (InfoStat 2004).

RESULTADOS

Se registraron 1657 individuos de 32 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae (Cuadro 3). El mayor porcentaje de capturas fue en los bosques riparios (27.16%), seguido por charrales (23.23%), cercas vivas (19.19%), bosques secundarios (15.57%), potreros de alta cobertura (9.78%) y potreros de baja cobertura (5.07%). Como se observa en el Cuadro 4, los valores más altos en promedio de la abundancia relativa fueron encontrados en los bosques riparios y charrales ($H = 14.91$; $gl = 5$; $p = 0.0107$); y el mayor número de especies, en los bosques riparios y cercas vivas ($H = 11.83$; $gl = 5$; $p = 0.036$). Sin embargo, la diversidad promedio fue similar entre los seis tipos de cobertura ($H = 8.46$; $gl = 5$; $p = 0.1327$), pero mayor en los bosques riparios y cercas vivas.

Diferencias en la complejidad vegetal de las coberturas muestreadas

En el Cuadro 4 se muestra en resumen las características de la vegetación de los seis tipos de cobertura muestreados. Se pudo observar que los bosques secundarios y riparios presentaron en promedio la mayor complejidad estructural ($H = 34.29$; $gl = 5$; $p = 0.0001$), asociada a su vez por los altos valores en la cobertura arbórea, altura de dosel y diámetro de los fustales, y por una mayor abundancia y riqueza de especies tanto en los estratos de fustales como de latizales.

Los charrales y cercas vivas presentaron una complejidad intermedia. Cabe notar que a diferencia de los charrales, las cercas vivas no presentaron latizales y su complejidad intermedia estuvo dada especialmente por una alta cobertura arbórea y abundancia de individuos de fustales. Por otro lado, los potreros de alta y baja cobertura presentaron los valores más bajos de complejidad vegetal, debido principalmente al efecto aditivo de una baja cobertura arbórea y de la presencia de pocos a ningún individuo y/o especies de fustales y latizales (Cuadro 4).

Características del paisaje alrededor de cada cobertura muestreada

En general se observó que tanto en un radio de 500 m (área = 78 ha) como de 1000 m (área = 312 ha), la cantidad de área en promedio de bosque secundario y ripario fue relativamente baja alrededor de la mayoría de los sitios muestreados (del 4 al 32%; Figura 3). Al comparar las parcelas de muestreo, se encontraron diferencias estadísticas en la proporción promedio de bosque secundario a los 500 m ($H = 12.82$; $gl = 5$; $p = 0.0251$), pero no a los 1000 m ($H = 9.68$; $gl = 5$; $p = 0.0849$). A 500 m de radio se encontró que las parcelas de muestreo en bosque secundario, bosque ripario y potreros de alta cobertura se encontraron rodeadas de mayor cantidad de bosque secundario que las parcelas en charrales, cercas vivas y potreros de baja cobertura (Cuadro 5). Por otro lado, se observó que la proporción promedio de bosque ripario en una escala de 500 m, fue mayor alrededor de los sitios de muestreo realizados en bosque riparios, potreros de alta cobertura y charrales ($H = 10.52$; $gl = 5$; $p = 0.0619$). Sin embargo en una escala de 1000 m, la cantidad promedio de bosque ripario no difirió entre las seis coberturas muestreadas ($H = 2.05$; $gl = 5$; $p = 0.8416$).

La heterogeneidad y la equitatividad alrededor de las parcelas de las seis coberturas muestreadas fueron en promedio muy similares entre sí, tanto a 500 m ($H = 4.61$; $gl = 5$; $p = 0.4652$), como a 1000 m de radio ($H = 3.75$; $gl = 5$; $p = 0.5855$) (Cuadro 5). En la Figura 3, puede observarse que dicho resultado estuvo a su vez asociado a una similitud en el patrón de la composición del mosaico de coberturas a ambas escalas; por ejemplo, en la mayoría de las parcelas de muestreo, los cultivos y los potreros de alta y baja cobertura arbórea fueron las coberturas dominantes en las dos áreas de influencia; mientras que fue común una menor área de bosques riparios, charrales y plantaciones.

Parámetros poblaciones de los murciélagos y la complejidad vegetal, aislamiento y heterogeneidad del paisaje

Los tres parámetros poblaciones de los murciélagos estuvieron asociados positivamente con el índice de complejidad vegetal - IC ($r \geq 0.489$; $p < 0.001$; Cuadro 6), es decir que a una mayor complejidad de la cobertura se esperaría encontrar a su vez una mayor abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos en el paisaje. En la Figura 4 puede observarse esta tendencia, donde los valores más altos de los tres parámetros poblacionales y de IC correspondieron principalmente a las parcelas de muestreo de los bosques riparios y bosques secundarios (ambos con $IC \geq 36.32$). Cabe notar que las coberturas con complejidad intermedia, como los charrales ($IC = 16.25 \leq \theta \leq 38.51$) y cercas vivas ($IC = 16.22 \leq \theta \leq 31.06$), también presentaron valores altos de abundancia ($0.33 \leq \theta \leq 1.50$), riqueza ($6 \leq \theta \leq 13$), y diversidad de murciélagos ($1.22 \leq \theta \leq 2.33$), comparables con las encontradas en las coberturas de mayor complejidad. Sin embargo, las coberturas de menor complejidad, asociadas a potreros de alta y baja cobertura ($IC = 7.00 \leq \theta \leq 21.48$), tendieron a presentar los valores más bajos de

abundancia (0.00 ≤ 0 ≤ 1.09), riqueza (2 ≤ 0 ≤ 15), y diversidad de murciélagos (0.63 ≤ 0 ≤ 2.11) (Figura 4).

La riqueza de especies presentó además una correlación significativa y positiva, aunque no muy fuerte, con la proporción de bosque ripario, tanto a una escala del paisaje de 500 m, como de 1000 m ($r \geq 0.350$; $p < 0.05$) (Cuadro 6). En la Figura 5 se muestra esta asociación en el radio de 500 m, donde se puede observar que el aumento de la riqueza de murciélagos en charrales, cercas vivas y potreros de alta cobertura estuvo asociado a una mayor cantidad de bosques riparios alrededor de dichas parcelas de muestreo. Esta tendencia fue más evidente en las parcelas de bosque ripario, en donde el incremento en el número de especies (de 3 a 15 especies) estuvo relacionado con el incremento del área de bosque ripario circundante (del 5.3 al 16.7%). Sin embargo, esta correlación no fue clara para los potreros de baja cobertura, los cuales presentaron valores bajos de riqueza (2 ≤ 0 ≤ 9), tanto en condiciones de menor como de mayor proporción de bosque ripario circundante (0.3% ≤ 0 ≤ 9.7%). Lo mismo ocurrió con las parcelas de bosque secundario, con la diferencia que estas presentaron valores más altos de riqueza (7 ≤ 0 ≤ 11) que los potreros de baja cobertura.

La diversidad de murciélagos también estuvo asociada positivamente con la proporción del área de los bosques riparios, pero sólo en la escala de 500 m ($r = 0.407$; $p < 0.01$) (Cuadro 6; Figura 5). El patrón de las correlaciones se repite de manera similar al de la riqueza de murciélagos, es decir se observó un incremento de la diversidad en las parcelas de bosque ripario, charral, cercas vivas y potreros de alta cobertura, a medida que aumentó la cantidad de bosque ripario dentro del área de influencia de 500 m. Al igual que con la riqueza, en las parcelas de bosque secundario dicha relación no se hizo evidente; pero sí con las parcelas de potreros de baja cobertura, donde se observaron valores más altos de diversidad en las parcelas que tenían una mayor proporción de bosque ripario en la escala de 500 m.

La cantidad de bosques secundarios, así como la heterogeneidad y la equitatividad del paisaje no mostraron una correlación significativa con ninguno de los índices poblacionales de los murciélagos (Cuadro 6).

Relación entre los parámetros poblaciones de los murciélagos y la complejidad vegetal, aislamiento y heterogeneidad del paisaje

La abundancia relativa de los murciélagos phyllostómidos estuvo relacionada con sólo una de las ocho variables regresoras utilizadas en el análisis, la cual fue la complejidad vegetal ($r^2 = 0.26$; $p = 0.0008$) (Cuadro 7; Figura 6). Similar al resultado con las correlaciones simples, se encontró que a mayor complejidad vegetal de la cobertura, mayor fue la abundancia de los murciélagos.

Por otro lado, tanto la riqueza como la diversidad de murciélagos estuvieron explicadas por tres variables: la complejidad vegetal, la proporción de bosque ripario a 500 m y la equitatividad a 1000 m ($r^2 \geq 0.47$; $p \geq 0.0001$; Cuadro 7). Las regresiones mostraron que a una mayor complejidad de la cobertura y de la cantidad de bosque ripario en el área de influencia de 500 m de radio, mayor fue el número de especies y la diversidad. Sin embargo, el aumento en el índice de equitatividad a 1000 m de radio estuvo relacionado con una disminución de estos dos parámetros poblacionales; es decir a una mayor dominancia de uno o algunos tipos de coberturas a esa escala, mayor fue la riqueza y diversidad de murciélagos (Figuras 7 y 8).

DISCUSIÓN

Este estudio demostró que en un agropaisaje altamente fragmentado y dominado por pasturas como el de Río Frío, la presencia y distribución de los murciélagos phyllostómidos está determinada principalmente por las variaciones en la complejidad vegetal de los distintos tipos de coberturas encontrados en el mosaico. Es decir, coberturas más complejas muestran una mayor abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos que las coberturas menos complejas del agropaisaje. Por su parte, Estrada *et al.* (1993), Law *et al.* (1999), Fenton *et al.* (1998), Medellín *et al.* (2000), Montero (2003), Medina *et al.* (2004) y Lumsden y Bennett (2005) han demostrado a su vez la importancia de la cobertura y densidad arbórea, y de la complejidad estructural de la vegetación para las comunidades de murciélagos en agropaisajes.

En este sentido, los bosques secundarios y bosques riparios al ser las coberturas de mayor complejidad estructural en el agropaisaje de Río Frío, están favoreciendo a mantener una alta diversidad de murciélagos, evidenciándose la importancia de su conservación. Además, hay que tomar en cuenta que en estas dos coberturas se encontraron las especies con requerimientos y hábitos alimenticios más especializados (Fenton *et al.* 1992) que no fueron capturados en los otros tipos de cobertura (*e.g. Vampyrum spectrum, Micronycteris microtis* y *Micronycteris hirsuta*). Por otro lado, cabe resaltar también el valor de coberturas como charrales y cercas vivas, que si bien tienen una complejidad intermedia, mostraron una alta diversidad de murciélagos. Estas cuatro coberturas en conjunto estarían aportando el nivel de complejidad estructural necesario, para ofrecer una mayor disponibilidad y diversidad de recursos como alimento (frutos, néctar, insectos, pequeños vertebrados), dormideros (huecos de troncos, raíces, hojas), refugios, sitios de percheo y zonas de paso, los cuales pueden cubrir los requerimientos de varias especies de murciélagos en el tiempo y en el espacio, permitiendo así mantener una alta diversidad de murciélagos a una escala de paisaje.

Asimismo, los resultados sugieren el valor particular de los bosques riparios para la conservación de los murciélagos en estos paisajes rurales. Los fragmentos de este tipo de cobertura, a pesar de su forma lineal y de su alto efecto de borde, están albergando los valores más altos de diversidad en el agropaisaje de Río Frío. Según Montero (2003), estos bosques están contribuyendo con la riqueza de especies en agropaisajes, no por su tamaño y forma, sino por las condiciones de refugio y forrajeo que ofrece a los murciélagos. Además, la evidencia de que una mayor área de bosque ripario influye positivamente sobre la riqueza y diversidad de murciélagos en las coberturas adyacentes, sugiere que estos bosques podrían estar ayudando a disminuir el efecto del aislamiento, al ser usados como corredores para moverse a través del mosaico de coberturas. Según Forman (1997), el cauce del río puede ser utilizado como rutas de viaje, especialmente por las especies voladoras como los murciélagos, aves y mariposas, que además se alimentan de los recursos que puede encontrar a lo largo de los bordes de los ríos (insectos, ranas, flores, néctar, frutos, etc). Verboom y Huitema (1997) y Estrada y Coates-Estrada (2001) también encontraron que los bosques riparios, como elementos lineales del paisaje, son importantes para los murciélagos ya que son utilizados como rutas de paso donde encuentran además protección y alimento. Evidentemente, la disponibilidad de rutas de dispersión con “hábitat de calidad”, que permitan tanto la reproducción, alimentación, como el movimiento entre los parches es de gran importancia para la supervivencia de las poblaciones silvestres (Fahrig y Merriam 1994).

Por otro lado y contrario a lo esperado, este estudio muestra que los bosques secundarios, si bien tienen una alta abundancia y riqueza de murciélagos asociada a su alta complejidad vegetal, no están cumpliendo ningún papel aparente en la disminución del aislamiento en el agropaisaje de Río Frío. Posiblemente, los murciélagos tienen una preferencia por los elementos lineales para moverse de un parche a otro durante sus actividades de forrajeo? El estudio de Medina *et al.* (datos sin publicar) realizado en un agropaisaje húmedo tropical en Nicaragua, sugeriría que sí, ya que el 41% de las recapturas de murciélagos se dio entre fragmentos de bosques riparios y otros cinco tipos de coberturas del paisaje (bosques secundarios, charrales, cercas vivas, potreros de alta y baja cobertura), en contraste con un 9% de recapturas entre los bosques secundarios y otros cuatro tipos de coberturas (bosques secundarios, charrales, potreros de alta y baja cobertura). Cabe señalar que en este estudio, también se tuvieron recapturas de murciélagos pero en un muy bajo número (1.5% de recapturas de 1657 individuos) lo que no permitió observar un patrón claro en el uso de los tipos de coberturas muestreados.

La heterogeneidad de coberturas en el paisaje es otro factor que también está incidiendo, aunque en menor grado, sobre la riqueza y diversidad de murciélagos en Río Frío. Según Diffendorfer *et al.* (1999), para entender el efecto de la heterogeneidad sobre la persistencia y distribución de las poblaciones silvestres es clave conocer acerca del movimiento

o capacidad de dispersión de los organismos. Especies que tienen una mayor capacidad de dispersión (*e.g.* aves) son más sensibles a la heterogeneidad a una escala de paisaje que especies de baja dispersión (*e.g.* anfibios) (Atauri y de Lucio 2001). Asimismo, en este estudio, los murciélagos que tienen una movilidad comparable con la de las aves, respondieron también a los niveles de heterogeneidad del agropaisaje de Río Frío, donde una mayor dominancia en área de uno o más tipos de coberturas favoreció una mayor riqueza y diversidad de murciélagos.

Al analizar en detalle los datos, se puede observar que la composición de coberturas se repite para todos los sitios de muestreo, es decir en todos los casos existe una dominancia de área en potreros de alta y baja cobertura y cultivos (principalmente de banano y palmito) y, una baja proporción de bosques secundarios, bosques riparios, charrales y plantaciones forestales, a una escala de 1000 m. Sin embargo, las variaciones en la cantidad de área de las tres coberturas dominantes (dos tipos de potreros y cultivos) fueron las que determinaron las diferencias en el índice de equitatividad en las áreas de influencia. De tal manera que una mayor riqueza y diversidad de murciélagos estuvo relacionada a una dominancia de potreros de alta cobertura y de cultivos específicamente. Mientras que, bajos valores de riqueza y diversidad de murciélagos se asociaron a una dominancia compartida entre los potreros de baja cobertura, potreros de alta cobertura y cultivos. Esto sugiere que una mayor área en potreros de baja cobertura arbórea está afectando negativamente la presencia y distribución de los murciélagos, asociado a la poca complejidad estructural de esta cobertura.

Por otra parte, cabe notar que si bien los murciélagos parecen sensibles a la distribución de las coberturas en términos de área (índice de equitatividad), no se encontró una relación con la heterogeneidad medida como la proporción de parches por tipo de cobertura. Esto posiblemente sea un resultado de la poca variación entre los valores del índice de heterogeneidad de cada sitio de muestreo a la escala estudiada, por lo que no resultó útil para encontrar patrones en los parámetros poblacionales de los murciélagos. Además, debe ser analizado con cautela, ya que este índice de heterogeneidad medido en base al índice de Shannon, es un número que refleja solamente ciertos elementos espaciales de la heterogeneidad (*i.e.* número de tipo de parches y sus proporciones), pero no refleja otros componentes espaciales (*e.g.* el arreglo espacial de los parches, relaciones con los parches vecinos, distancias entre parches) (Li y Reynolds 1994).

Por tanto más estudios son requeridos para determinar el efecto del arreglo espacial y de la composición del paisaje en las comunidades de murciélagos para tener una visión más clara de los procesos ecológicos que se están dando en el agropaisaje de Río Frío. Por ejemplo, se desconoce como influye el área en cultivos, la cual apareció como una cobertura predominante dentro de las dos escalas estudiadas. Asimismo, sería relevante estudiar el efecto de la configuración y cantidad de las cercas vivas, con ayuda de imágenes de mayor resolución y verificación en el campo, ya que estas coberturas con su estructura lineal y alto efecto de borde,

presentaron valores altos de diversidad, por lo que parecen estar cumpliendo un papel clave en la persistencia de los murciélagos en el agropaisaje.

En resumen, este estudio demuestra que la abundancia, riqueza y diversidad de los murciélagos phyllostómidos está determinada tanto por las características de las coberturas (variables dentro del hábitat), como por la estructura del paisaje (variables entre hábitats), de tal manera que el manejo de los agropaisaje enfocados a la conservación de este grupo taxonómico no debe estar limitada al enfoque de hábitat, sino que además debe involucrar el enfoque de paisaje. Por lo tanto, el manejo de los sistemas ganaderos para la conservación de murciélagos debe estar a orientado en tres aspectos principales: 1) la conservación de los bosques secundarios y riparios, 2) el aumento de la complejidad vegetal en los potreros de baja cobertura y, 3) el aumento de la conectividad en el paisaje mediante el establecimiento de coberturas arbóreas lineales (*e.g.* cercas vivas). Todas estas estrategias pueden ser apoyadas mediante herramientas agroforestales que minimizan el efecto negativo de la producción ganadera sobre la biodiversidad, sin comprometer los beneficios económicos obtenidos por este sistema de producción.

LITERATURA CITADA

Atauri, J. A., and J. V. de Lucio. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. Landscape Ecology 16: 147–159.

August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. Ecology 64(6): 1495–1507.

Bender, D. J., L. Tischendorf, and L. Fahrig. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. Landscape Ecology 18: 17–39.

Bernard, E., and M. B. Fenton. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. Biotropica 35(2): 262–277.

Bohning-Gaese, K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. Journal of Biogeography 24(1): 49–60.

Brower, J., J. Zar, and C. von Ende. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers. USA. 237 pp.

Butterfield, R. P. 1994. The regional context: land colonization and conservation in Sarapiquí. Pages 299–306 in L. A. McDade *et al*., eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. Chicago.

Camacho, M (comp.). 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical: guía para el establecimiento y medición. Serie Técnica. Manual Técnico/CATIE, No 42. 52 pp.

Daily, G.C. 2001. Ecological forecasts. Nature 411: 245.

Diffendorfer, J. E., M. S. Gaines, and R. D. Holt. 1999. Patterns and impacts of movement at different scales in small mammals. Pages 63–88 in G. W. Barrett and J. D. Peles, eds. Landscape ecology of small mammals. Springer. New York. 347 pp.

Estrada, A., and R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 24(1): 94–102.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. Meritt Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 16(4): 309–318.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. A. Meritt Jr. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. Biodiversity and Conservation 6: 19–43.

Fahrig, L., and G. Merriam. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. Ecology 66(6): 1762–1768.

Fahrig, L., and G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. Conservation Biology 8(1): 50–59.

Fenton, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. Journal of Mammalogy 78(1): 1–14.

Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, and D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. Biotropica 24(3): 440–446.

Fenton, M. B., D. H. M. Cumming, I. L. Rautenbach, G. S. Cumming, M. S. Cumming, G. Ford, R. D. Taylor, J. Dunlop, M. D. Hovorka, D. S. Johnston, C. V. Portfors, M. C. Kalcounis, Z. Mahlanga. 1998. Bats and the loss of tree canopy in African woodlands. Conservation Biology 12(2): 399–407.

Fleming, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pages 287–325 in T. H. Kunz, ed. Ecology of Bats. Plenum Press. New York. 425 pp.

Fleming, T. H., E. T. Hooper, and D. E. Wilson. 1972. Three central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology 53(4): 555–569.

Forman, R. T. T. 1997. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press. United Kingdom. 632 pp.

Forman, R. T. T., and M. Godron. 1981. Patches and structural components for a Landscape Ecology. BioScience 31(10): 733–740.

Goodwin, B. J. 2003. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? Lanscape Ecology 18: 687–699.

Gustafson, E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art? Ecosystems 1: 143–156.

Hanski, I., and M. E. Gilpin 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press. USA. 512 pp.

Henderson, P. A., and R. M. H. Seaby. 2002. Species, diversity, and richness, version 3.02. Pisces Conservation Ltd. United Kingdom.

Herrera, R. C., and D. M. Janzen. 1994. Climate in some stations of the Atlantic Zone of Costa Rica. Phase 2, Report No. 8. CATIE. The Atlantic Zone Programme. Turrialba. 64 pp.

Holdridge, L. R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Serie Libros y Materiales Educativos IICA No. 34. San José.

Holt, R. D. 1997. From metapopulation dynamics to community structure: some consequences of spatial heterogeneity. Pages 149–164 in I. A. Hanski and M. E. Gilpin, eds. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press. USA. 512 pp.

InfoStat. 2004. InfoStat versión 1.1. Grupo InfoStat. FCA. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.

Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pages 13–43 in H. Ulrich, ed. Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig. Bonn.

Kalko, E. K. V., C. O. Handley Jr., and D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a neotropical bat community. Pages 503–553 in M. L. Cody, and J. A. Smallwood, eds. Long-term studies of vertebrate communities. Academic Press. New York.

LaVal, R. K., y B. Rodríguez-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Editorial INBio. Heredia. 320 pp.

Law, B. S., J. Anderson, and M. Chidel. 1999. Bat communities in a fragmented forest landscape on the south-west slopes of New South Wales, Australia. Biological Conservation 88: 333–345.

Li, H., and J. F. Reynolds. 1994. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. Ecology 75(8): 2446–2455.

Lidicker, W. Z., and W. D. Koenig. 1996. Responses of terrestrial vertebrates to habitat edges and corridors. Pages 85–109 in D. R. McCullough, ed. Metapopulations and wildlife conservation. Island Press. USA. 429 pp.

Lumsden, L. F., and A. F. Bennett. 2005. Scattered trees in rural landscapes: foraging habitat for insectivorous bats in south-eastern Australia. Biological Conservation 122: 205–222.

MacArthur, R. H., and J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. Ecology 42(3): 594–598.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press. USA. 203 pp.

MacArthur, R. H., J. W. MacArthur, and J. Preer. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of birds census from habitat measurements. The American Naturalist 96(888): 167–174.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. USA. 260 pp.

McAlpine, C. A., and T. J. Eyre. 2002. Testing landscape metrics as indicators of habitat loss and fragmentation in continuous eucalypt forests (Queensland, Australia). Landscape Ecology 17: 711–728.

Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Páginas 333–354 en R. A. Medellín y G. Ceballos, eds. Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publicaciones Especiales, Vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozología. México DF.

Medellín, R. A., M. Equihua, and M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. Conservation Biology 14(6): 1666–1675.

Medina, A., C. Harvey, D. Sánchez, S. Vílchez, y B. Hernández. 2004. Diversidad y composición de chirópteros en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. Encuentro: Revista de la Universidad Centroamericana - Nicaragua. Año XXXVI. No. 68: 24–43.

Medina, A., C. Harvey, D. Sánchez, S. Vílchez, y B. Hernández. *datos sin publicar*. Diversidad y patrones de movimiento de una comunidad de murciélagos en un paisaje ganadero al norte de Nicaragua.

Montero, J. L. 2003. Influencia de las variables espaciales y del hábitat sobre una comunidad de murciélagos (Chiroptera), en remanentes boscosos en Cañas, Costa Rica. Tesis de MSc. sin publicar. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional. Heredia. 86 pp.

Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. Ecology 59(4): 716–723.

Morrison, D. W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. Journal of Mammalogy 61(1): 20–29.

Morrison, M. L., G. Marcot, and W. Manann. 1992. Wildlife-habitat relationships. The University of Wisconsin Press. USA.

Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology 4(4): 355–364.

Nupp, T. E., and R. K. Swihart. 2000. Landscape-level correlates of small mammals assemblages in forest fragments of farmland. Journal of Mammalogy 81(2): 512–526.

O'Neill, R. V., J. R. Krummel, R. H. Gardner, G. Sugihara, B. Jackson, D. L. DeAngelist, B. T. Milne, M. G. Turner, B. Zygmunt, S. W. Christensen, V. H. Dale, and R. L. Graham. 1988. Indices of landscape pattern. Landscape Ecology 1(3): 153–162.

Opdam, P., G. Rijsdijk, and F. Hustings. 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscapes: effects of area and isolation. Biological Conservation 34: 333–352.

Pineda, E., and G. Halffter. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. Biological Conservation 117: 499–508.

Primack, R. B. 1998. Essentials of Conservation Biology. Sinauer Associates. USA. 659 pp.

Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Company. New York. 859 pp.

Söndgerath, D., and B. Schröder. 2002. Population dynamics and habitat connectivity affecting the spatial spread of populations – a simulation study. Landscape Ecology 00: 1–14.

Timm, R. M., R. K. LaVal, y B. Rodríguez-H. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. Brenesia 52: 1–32.

Tischendorf, L., D. J. Bender, and L. Fahrig. 2003. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. Landscape Ecology 18: 41–50.

van Dorp, D., and P. Opdam. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. Landscape Ecology 1: 59–73.

Verboom, B., and H. Huitema. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. Landscape Ecology 12(2): 117–125.

Villacís, J. 2003. Relaciones entre la cobertura arbórea y el nivel de intensificación de las fincas ganaderas en Río Frío, Costa Rica. Tesis de MSc sin publicar. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE. Turrialba. 134 pp.

Villacís, J., C. A. Harvey, M. Ibrahim, y C. Villanueva. 2003. Relaciones entre la cobertura arbórea y el nivel de intensificación de las fincas ganaderas en Río Frío, Costa Rica. Agroforestería en las Américas 10(39-40): 17–23.

Vos, C. C., and J. P. Chardon. 1998. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. Journal of Applied Ecology 35: 44–56.

Walker R. S., A. J. Novaro, and L. C. Branco. 2003. Effects of patch attributes, barriers, and distance between patches on the distribution of a rock-dwelling rodent (*Lagidium viscacia*). Landscape Ecology 18: 187–194.

With, K. A., and T. O. Crist. 1995. Critical thresholds in species´ responses to landscape structure. Ecology 76(8): 2446–2459.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. USA. 663 pp.

Cuadro 1. Características de las coberturas seleccionadas en el área de estudio, Río Frío.

Tipo de cobertura	Características generales
Bosque secundario	Tamaño mínimo de 2 ha; cobertura de copa mínimo del 80%; altura arbórea promedio mínimo de 10 m; estrato de sotobosque presente; regeneración arbórea presente.
Bosque ripario	Tamaño mínimo de 350 m de largo x 5 m de ancho de cobertura arbórea en alguno de los lados de quebradas o ríos; cobertura de copa mínimo del 80%; altura arbórea promedio mínimo de 10 m; estrato de sotobosque puede estar presente; regeneración arbórea presente.
Charral	Tamaño mínimo de 100 x 100 m; cobertura de copa no más del 80%; altura arbórea promedio entre 3 y 10 m; estrato de sotobosque presente; regeneración arbórea presente.
Cerca viva	Tamaño mínimo de 350 m de largo (excluye linderos); cobertura de copa entre 30 y 85%; altura arbórea promedio entre 5 y 15 m; regeneración arbórea puede estar presente.
Potrero de alta cobertura	Tamaño mínimo de 100 x 100 m; con cobertura arbórea ≥ 15% del área del potrero; sotobosque ausente; regeneración arbórea puede estar presente.
Potrero de baja cobertura	Tamaño mínimo de 100 x 100 m; con cobertura arbórea ≤ 10% del área del potrero; sotobosque ausente; regeneración arbórea puede estar presente.

Cuadro 2. Lista final de las variables regresoras utilizadas en cada modelo de regresión múltiple.

Variable respuesta	Variables regresoras	Definición
Abundancia relativa	1.- IC	1.- Índice de complejidad vegetal
	2.- RIP500	2.- Proporción de bosque ripario en el buffer de 500 m de radio
	3.- IH500	3.- Índice de heterogeneidad en el buffer de 500 m de radio
	4.- IE500	4.- Índice de equitatividad en el buffer de 500 m de radio
	5.- RIP1000	5.- Proporción de bosque ripario en el buffer de 1000 m de radio
	6.- SEC1000 (SEC500) *	6.- Proporción de bosque secundario en el buffer de 1000 m de radio (y a 500 m)
	7.- IH1000	7.- Índice de heterogeneidad en el buffer de 1000 m de radio
	8.- IE1000	8.- Índice de equitatividad en el buffer de 1000 m de radio
Riqueza	1.- IC	1.- Índice de complejidad vegetal
	2.- RIP500	2.- Proporción de bosque ripario en el buffer de 500 m de radio
	3.- IH500	3.- Índice de heterogeneidad en el buffer de 500 m de radio
	4.- IE500	4.- Índice de equitatividad en el buffer de 500 m de radio
	5.- RIP1000	5.- Proporción de bosque ripario en el buffer de 1000 m de radio
	6.- SEC500 (SEC1000) *	6.- Proporción de bosque secundario en el buffer de 500 m de radio (y a 1000 m)
	7.- IH1000	7.- Índice de heterogeneidad en el buffer de 1000 m de radio
	8.- IE1000	8.- Índice de equitatividad en el buffer de 1000 m de radio
Diversidad	1.- IC	1.- Índice de complejidad vegetal
	2.- RIP500	2.- Proporción de bosque ripario en el buffer de 500 m de radio
	3.- IH500	3.- Índice de heterogeneidad en el buffer de 500 m de radio
	4.- IE500	4.- Índice de equitatividad en el buffer de 500 m de radio
	5.- RIP1000	5.- Proporción de bosque ripario en el buffer de 1000 m de radio
	6.- SEC500 (SEC1000) *	6.- Proporción de bosque secundario en el buffer de 500 m de radio (y a 1000 m)
	7.- IH1000	7.- Índice de heterogeneidad en el buffer de 1000 m de radio
	8.- IE1000	8.- Índice de equitatividad en el buffer de 1000 m de radio

* Entre paréntesis se indica la variable con la que estuvo altamente correlacionada ($r \geq 0.6$) y que por tanto fue removida del análisis.

Cuadro 3. Especies y número de individuos de los murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) capturados en seis tipos de cobertura del paisaje de Río Frío.

ESPECIE	SEC (n=7)	RIP (n=7)	CHA (n=6)	CV (n=7)	PAC (n=7)	PBC (n=7)	Total	Gremio
Stenodermatinae								
Artibeus jamaicensis	80	132	117	83	63	28	503	FR
Uroderma bilobatum	3	19	16	71	19	21	149	FR
Sturnira lilium	1	21	50	33	10	9	124	FR
Artibeus watsoni	10	35	14	6	0	1	66	FR
Artibeus phaeotis	15	29	5	4	10	2	65	FR
Artibeus lituratus	13	7	2	12	10	1	45	FR
Vampyrops helleri	2	7	9	10	2	3	33	FR
Sturnira ludovici	0	7	3	5	1	1	17	FR
Chiroderma villosum	0	0	1	12	0	2	15	FR
Artibeus intermedius	2	1	2	0	4	0	9	FR
Sturnira luisi	0	4	0	1	3	0	8	FR
Ectophylla alba	3	1	0	0	2	0	6	FR
Vampyressa nymphaea	1	0	0	1	0	1	3	FR
Artibeus toltecus	0	0	0	1	0	1	2	FR
Vampyressa pusilla	0	0	0	2	0	0	2	FR
Vampyrodes caraccioli	0	0	0	0	0	1	1	FR
Carollinae								
Carollia castanea	56	55	61	14	7	1	194	FR
Carollia perspicillata	18	60	28	6	7	0	119	FR
Carollia brevicauda	19	10	21	0	0	0	50	FR
Carollia subrufa	0	0	0	0	2	0	2	FR
Glossophaginae								
Glossophaga soricina	22	39	43	40	17	10	171	NE
Glossophaga commissarisi	0	2	4	0	1	0	7	NE
Choeroniscus godmani	1	1	0	0	0	0	2	NE
Lonchophylla robusta	0	0	2	0	0	0	2	NE
Hylonycteris underwoodi	1	0	0	0	0	0	1	NE
Desmodontinae								
Desmodus rotundus	5	7	3	2	2	0	19	HE
Phyllostominae								
Phyllostomus discolor	1	9	4	15	1	2	32	OM
Tonatia brasiliensis	1	2	0	0	1	0	4	IN
Micronycteris hirsuta	1	1	0	0	0	0	2	IN
Vampyrum spectrum	2	0	0	0	0	0	2	CA
Phyllostomus hastatus	0	1	0	0	0	0	1	OM
Micronycteris microtis	1	0	0	0	0	0	1	IN
Total individuos	**258**	**450**	**385**	**318**	**162**	**84**	**1657**	
Total especies	**22**	**22**	**18**	**18**	**18**	**15**	**32**	

* Tipo de cobertura: SEC = Bosque secundario, RIP = Bosque ripario, CHA = Charral, CV = Cerca viva, PAC = Potrero de alta cobertura, PBC = Potrero de baja cobertura.

** Gremio: FR = Frugívoro, NE = Nectarívoro, OM = Omnívoro, HE = Hematófago, IN = Insectívoro, CA = Carnívoro

Cuadro 4. Promedios de los parámetros poblacionales de los murciélagos phyllostómidos y de las variables de vegetación por tipo de cobertura muestreado en el paisaje de Río Frío. Números entre paréntesis indican la desviación estándar. Letras distintas en filas indican diferencias significativas $p < 0.05$

	Bosques secundarios (n=7)	**Bosques riparios (n=7)**	**Charrales (n=6)**	**Cercas vivas (n=7)**	**Potreros de alta cobertura (n=7)**	**Potreros de baja cobertura (n=7)**
Abundancia relativa ($H_5 = 14.91$; $p = 0.012$)	0.51 (0.36) **ab**	0.82 (0.64) **a**	0.76 (0.45) **a**	0.57 (0.20) **ab**	0.32 (0.40) **bc**	0.16 (0.10) **c**
Número de especies ($H_5 = 11.83$; $p = 0.036$)	8.57 (2.30) **abc**	10.86 (4.06) **a**	9.00 (2.97) **abc**	9.57 (3.31) **ab**	5.86 (5.40) **bc**	4.86 (2.48) **c**
Diversidad de Shannon ($H_5 = 8.46$; $p = 0.133$)	1.66 (0.24) **a**	1.89 (0.38) **a**	1.65 (0.30) **a**	1.81 (0.45) **a**	1.15 (0.77) **a**	1.27 (0.59) **a**
Índice de complejidad vegetal ($H_5 = 34.29$; $p = 0.0001$)	45.23 (5.72) **a**	40.83 (3.26) **ab**	26.10 (8.50) **bc**	25.73 (4.75) **bc**	17.70 (2.46) **cd**	10.76 (4.60) **d**
Cobertura del dosel (%) ($H_5 = 21.31$; $p = 0.007$)	97.14 (3.63) **a**	94 (5.20) **ab**	44.67 (34.21) **bcd**	66 (17.76) **bc**	21.71 (6.07) **cd**	4.29 (7.32) **d**
Altura de dosel (m) ($H_5 = 18.26$; $p = 0.003$)	16.41 (4.72) **a**	13.21 (4.38) **ab**	6.59 (3.47) **b**	6.97 (2.32) **b**	6.24 (1.40) **b**	0.87 (1.22) **c**
DAP* en fustales (cm) ($H_5 = 15.55$; $p = 0.008$)	30.89 (6.67) **ab**	33.51 (7.23) **a**	18.89 (3.83) **c**	17.37 (4.29) **c**	34.04 (13.96) **ab**	18.43 (24.89) **bc**
No. de especies de fustales[a] ($H_5 = 22.94$; $p = 0.0003$)	13.71 (4.19) **a**	17.71 (5.82) **ab**	5.33 (4.23) **bc**	6.29 (2.87) **abc**	2.43 (1.27) **cd**	0.86 (1.21) **d**
No. de individuos de fustales ($H_5 = 33.14$; $p = 0.0001$)	33.71 (8.58) **ab**	47.71 (14.89) **ab**	17.83 (13.38) **bc**	97.14 (50.38) **a**	4.86 (2.27) **cd**	0.86 (1.21) **d**
No. de especies de latizales[b] ($H_5 = 24.95$; $p = 0.0001$)	15.14 (5.01) **a**	9.43 (2.51) **a**	7.33 (4.37) **ab**	0.00 **c**	0.29 (0.49) **bc**	0.00 **c**
No. de individuos de latizales ($H_5 = 22.88$; $p = 0.0001$)	43.57 (17.8) **a**	20.43 (5.22) **a**	29.67 (20.40) **a**	0.00 **b**	0.43 (0.79) **b**	0.00 **b**

* DAP: diámetro a la altura del pecho

[a] Fustales: especies vegetales con DAP ≥ 10 cm

[b] Latizales: especies vegetales con DAP < 10 cm y > 150 cm de alto

Cuadro 5. Promedios de las variables de paisaje por tipo de cobertura muestreado en el paisaje de Río Frío. Números entre paréntesis indican la desviación estándar. Letras distintas en filas indican diferencias significativas $p < 0.05$

	Bosques secundarios (n=7)	**Bosques riparios (n=7)**	**Charrales (n=6)**	**Cercas vivas (n=7)**	**Potreros de alta cobertura (n=7)**	**Potreros de baja cobertura (n=7)**
Proporción del área en bosque secundario a 500 m ($H_5 = 12.82$; $p = 0.025$)	0.32 (0.28) **a**	0.13 (0.13) **ab**	0.06 (0.09) **b**	0.04 (0.03) **b**	0.06 (0.04) **ab**	0.05 (0.06) **b**
Proporción del área en bosque secundario a 1000 m ($H_5 = 9.68$; $p = 0.085$)	0.21 (0.19) **a**	0.11 (0.08) **a**	0.06 (0.03) **a**	0.05 (0.04) **a**	0.09 (0.07) **a**	0.09 (0.07) **a**
Proporción del área en bosque ripario a 500 m ($H_5 = 10.52$; $p = 0.062$)	0.04 (0.03) **a**	0.10 (0.04) **b**	0.05 (0.04) **ab**	0.04 (0.02) **a**	0.07 (0.05) **ab**	0.05 (0.04) **a**
Proporción del área en bosque ripario a 1000 m ($H_5 = 2.05$; $p = 0.842$)	0.06 (0.02) **a**	0.06 (0.03) **a**	0.06 (0.04) **a**	0.06 (0.04) **a**	0.06 (0.02) **a**	0.04 (0.02) **a**
Índice de heterogeneidad a 500 m ($H_5 = 4.61$; $p = 0.465$)	1.60 (0.14) **a**	1.67 (0.07) **a**	1.70 (0.08) **a**	1.68 (0.15) **a**	1.57 (0.14) **a**	1.53 (0.30) **a**
Índice de heterogeneidad a 1000 m ($H_5 = 3.75$; $p = 0.585$)	1.71 (0.15) **a**	1.73 (0.05) **a**	1.77 (0.07) **a**	1.76 (0.08) **a**	1.71 (0.07) **a**	1.73 (0.08) **a**
Índice de equitatividad a 500 m ($H_5 = 7.62$; $p = 0.178$)	0.64 (0.15) **a**	0.79 (0.05) **a**	0.75 (0.09) **a**	0.68 (0.06) **a**	0.72 (0.13) **a**	0.73 (0.08) **a**
Índice de equitatividad a 1000 m ($H_5 = 2.28$; $p = 0.809$)	0.75 (0.09) **a**	0.77 (0.06) **a**	0.75 (0.08) **a**	0.71 (0.08) **a**	0.74 (0.06) **a**	0.74 (0.08) **a**

Cuadro 6. Coeficientes de correlación simple de Spearman entre la abundancia relativa, riqueza y diversidad de murciélagos con el índice de complejidad vegetal y las métricas del paisaje, Río Frío.

	Abundancia Relativa (n=40)	Riqueza (n=38)	Diversidad (n=38)
IC	0.538**	0.600**	0.489**
RIP500	0.172	0.436**	0.407**
SEC500	0.025	0.108	0.047
IH500	0.127	0.107	0.010
IE500	0.060	0.190	0.218
RIP1000	0.184	0.350*	0.277
SEC1000	-0.108	0.108	0.139
IH1000	0.197	0.116	0.045
IE1000	-0.122	-0.060	-0.055

† Ver Cuadro 1 para la leyenda de las variables de paisaje y cobertura.

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

Cuadro 7. Estadísticos asociados a los modelos de regresión múltiple paso a paso (*backward selection*) para la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos phyllosómidos, Río Frío.

Variable respuesta	n	r^2	$r^2_{aj.}$	*p*	Constante (*a*)	Variables regresoras*	Correlación parcial	Coef. de reg. (*b*)	Valor de *t*	*p*
Abundancia Relativa	40	0.26	0.24	0.0008	0.321	IC	0.51	0.012	3.63	0.0008
Riqueza	38	0.56	0.52	0.00001	15.501	IC	0.62	0.155	4.57	0.0001
						RIP500	0.59	49.399	4.23	0.0002
						IE1000	-0.45	-19.373	-2.91	0.0064
Diversidad	38	0.47	0.42	0.0001	2.445	IC	0.55	0.018	3.80	0.0006
						RIP500	0.53	5.897	3.62	0.0009
						IE1000	-0.39	-2.265	-2.44	0.0201

* Ver Cuadro 1 para la leyenda de las variables regresoras.

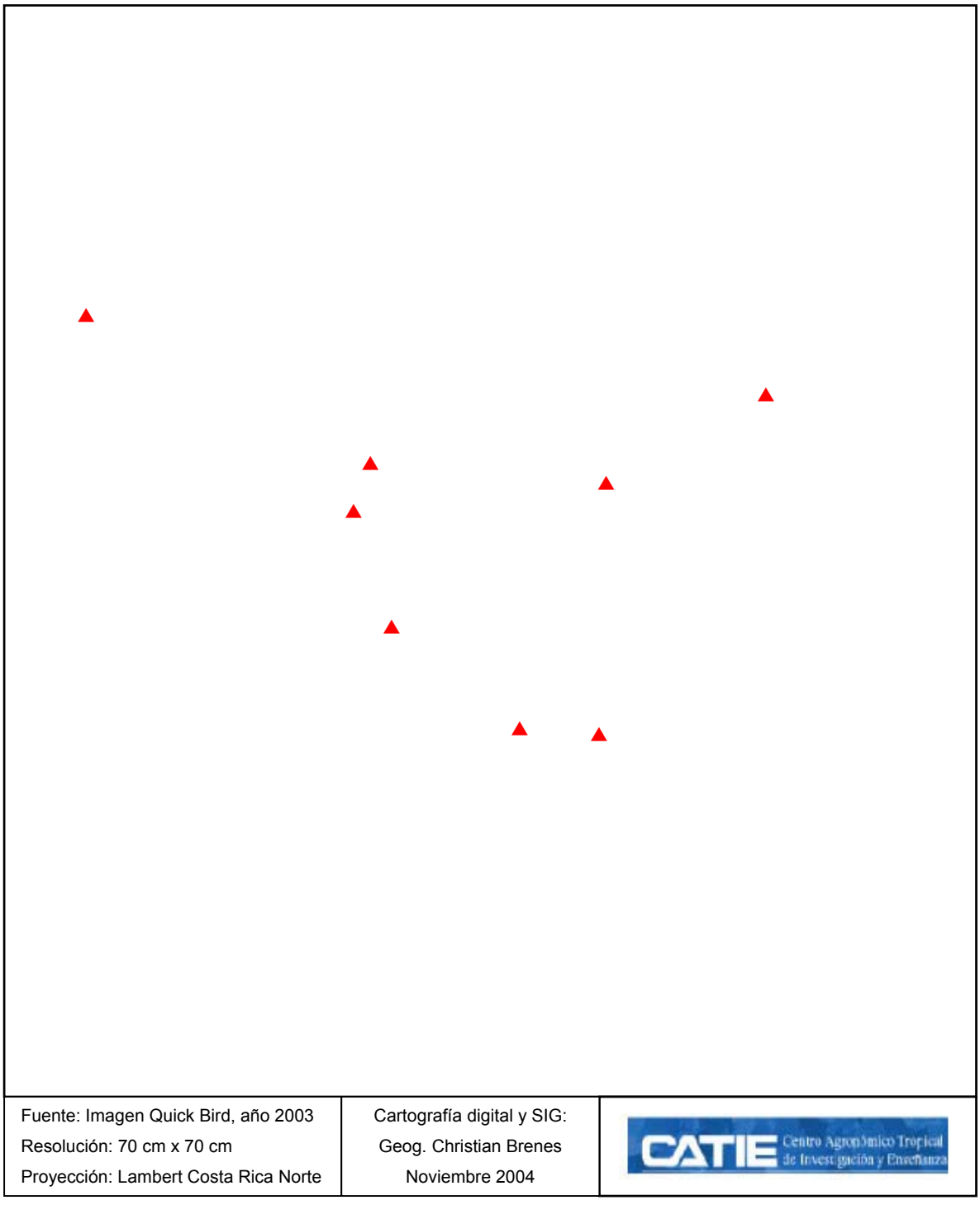

Figura 1. Mapa de coberturas del área de estudio, Río Frío, Costa Rica.

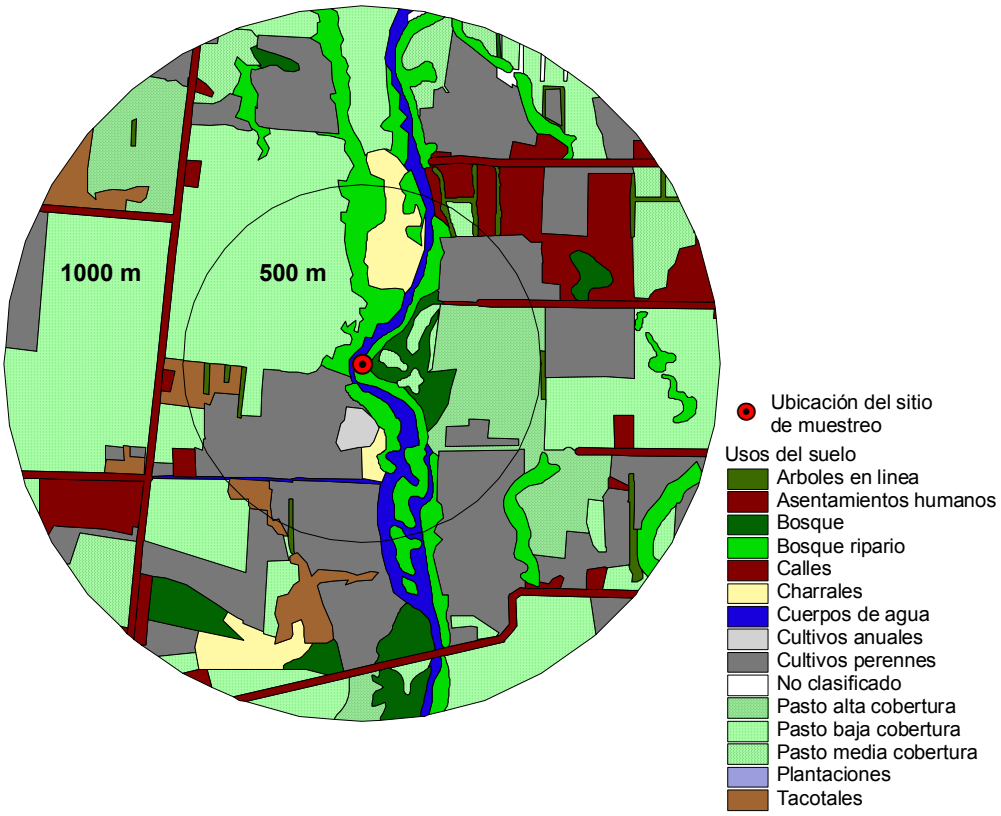

Figura 2. Área de influencia a 500 m y 1000 m de radio, alrededor de un punto de ubicación de una parcela de muestreo en bosque ripario, Río Frío.

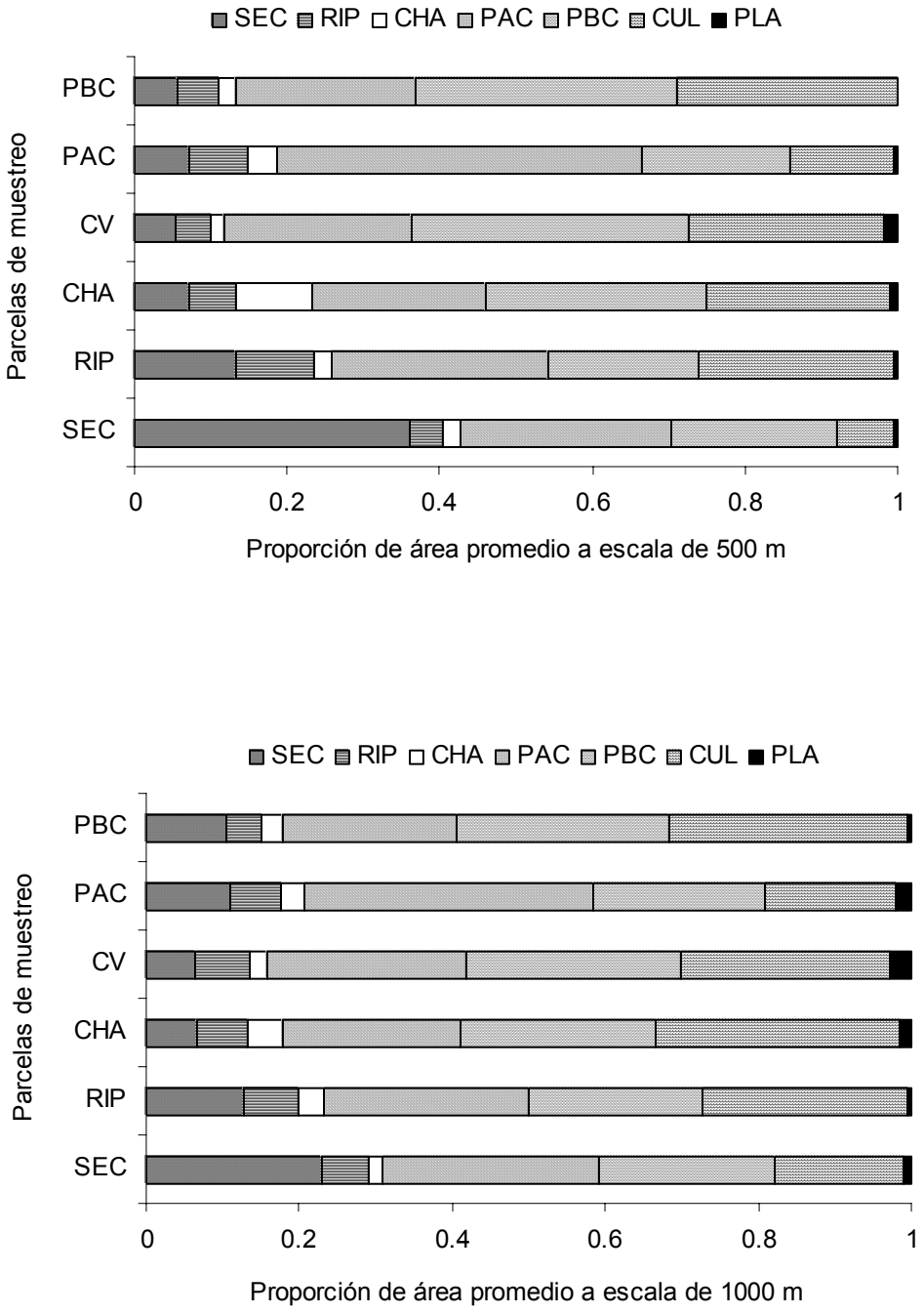

Figura 3. Composición del paisaje alrededor de las parcelas de muestreo, a escala de 500 m y 1000 m, Río Frío. SEC = Bosque secundario (n=7), RIP = Bosque ripario (n=7), CHA = Charral (n=6), PAC = Potrero de alta cobertura (n=7), PBC = Potrero de baja cobertura (n=7); CUL = Cultivos, PLA = Plantaciones.

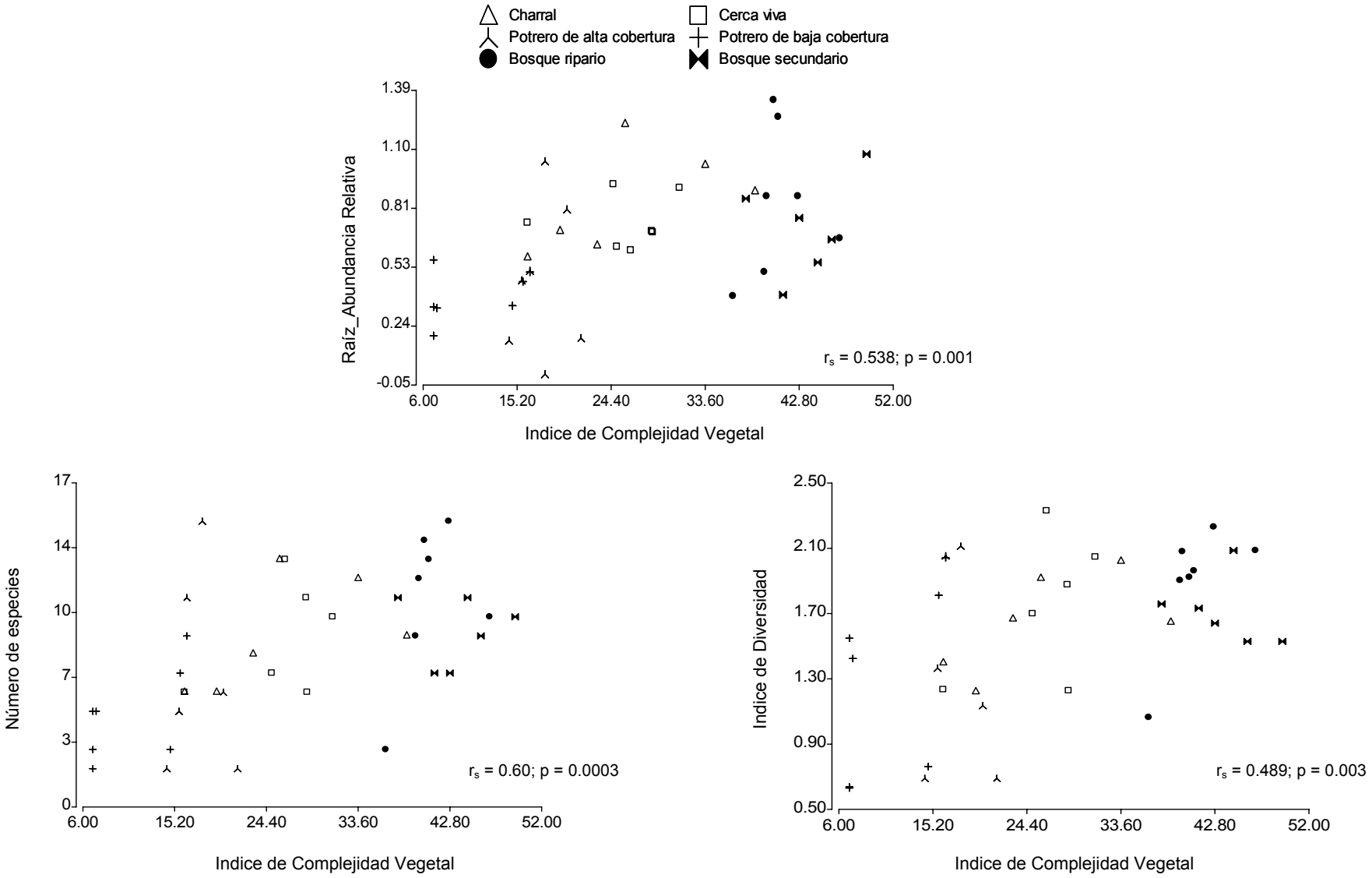

Figura 4. Asociación entre la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos con la complejidad vegetal, Río Frío. Diferentes símbolos representan los seis tipos de cobertura estudiados.

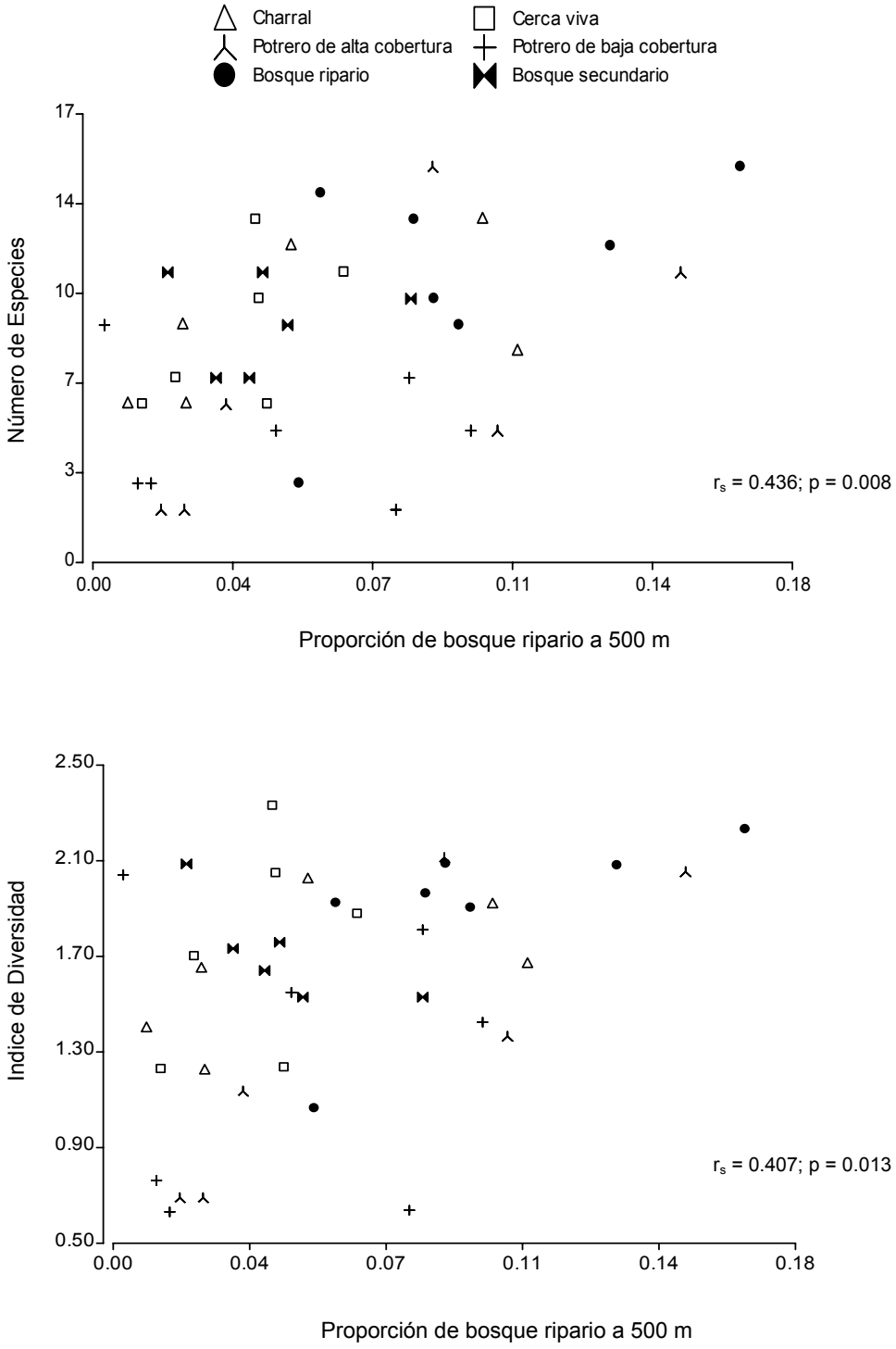

Figura 5. Asociación entre la riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos con la proporción de bosque ripario en un radio de 500 m, Río Frío.

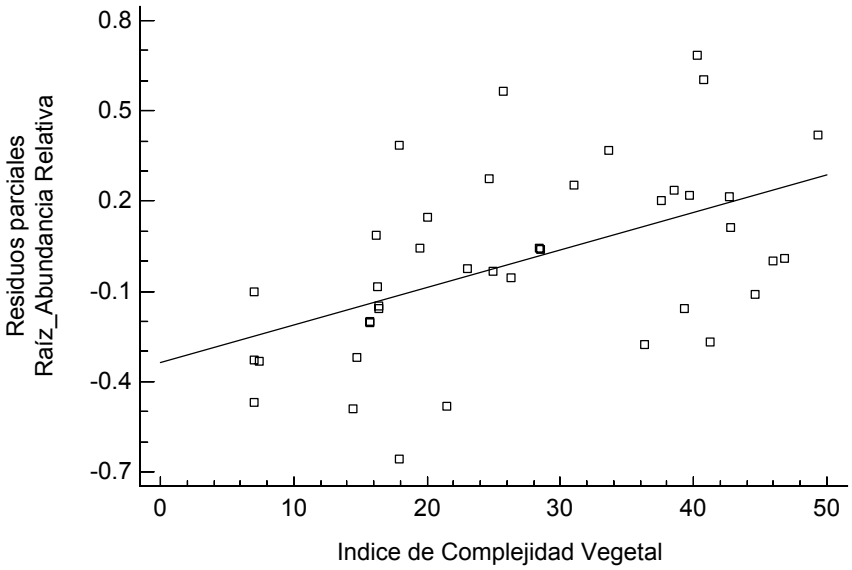

Figura 6. Relación entre la abundancia relativa de murciélagos phyllostómidos con la complejidad vegetal, Río Frío (r^2 = 0.26; p = 0.0008). Ver detalles en Cuadro 7.

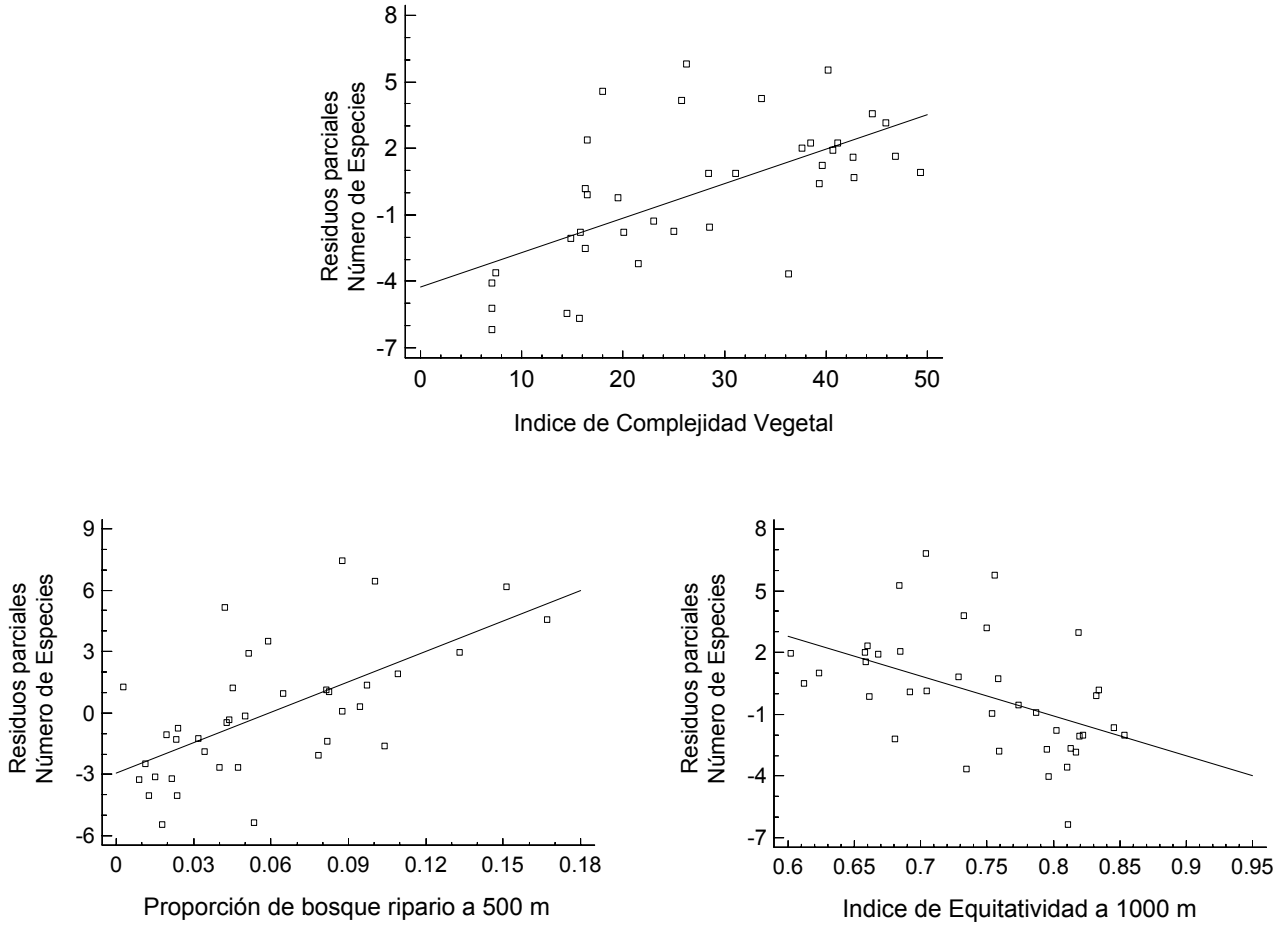

Figura 7. Relaciones entre la riqueza de murciélagos phyllostómidos y las variables de cobertura y paisaje significativas de los modelos de regresión múltiple, Río Frío (r^2 = 0.56; p = 0.00001). Ver detalles en Cuadro 7.

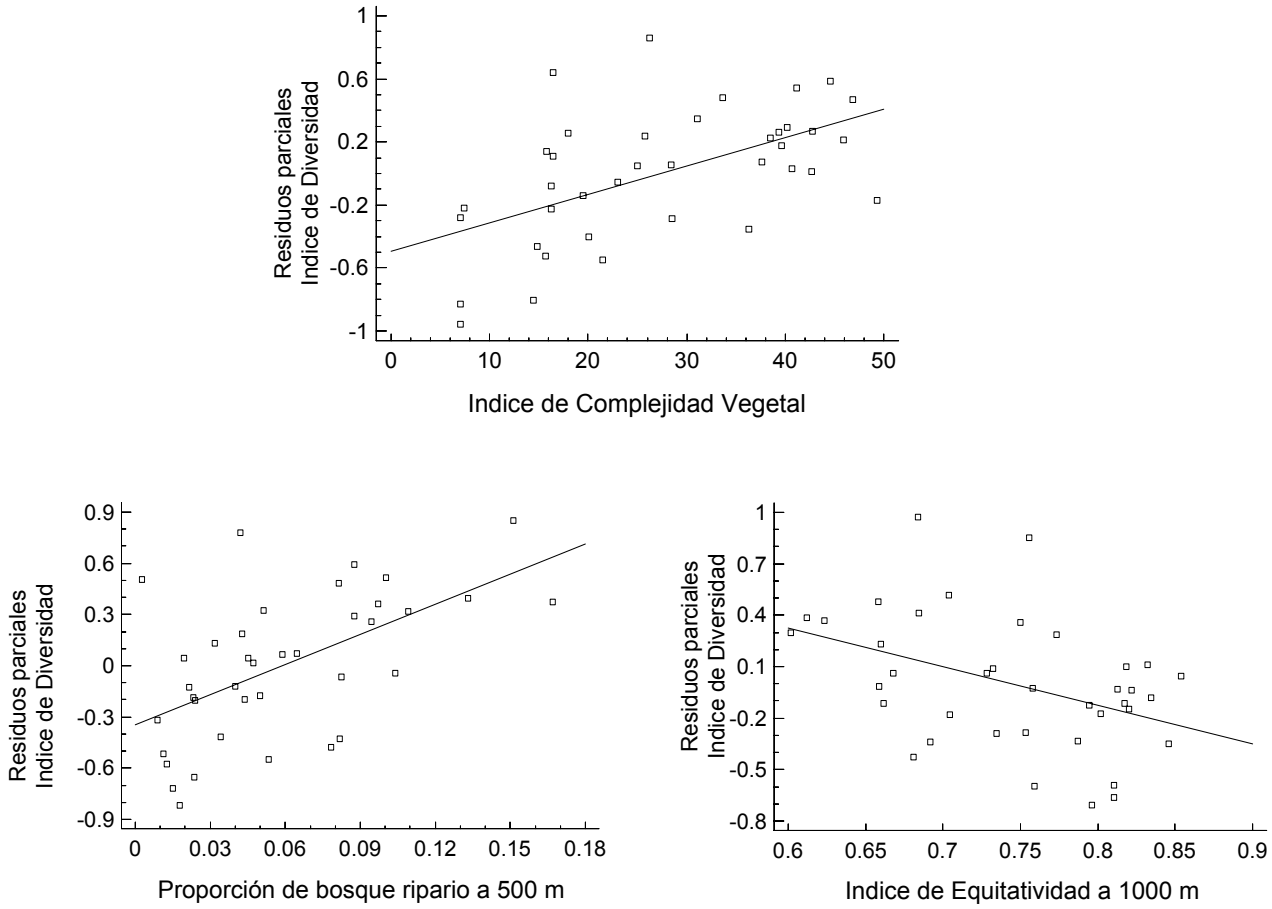

Figura 8. Relaciones entre la diversidad de murciélagos phyllostómidos y las variables de cobertura y paisaje significativas de los modelos de regresión múltiple, Río Frío (r^2 = 0.47; p = 0.0001). Ver detalles en Cuadro 7.

SÍNTESIS

Se evaluó la composición de murciélagos phyllostómidos del agropaisaje húmedo tropical de Río Frío (Costa Rica), mediante el muestreo, con redes de niebla, de 42 parcelas de seis tipos de cobertura arbórea: bosques secundarios, bosques riparios, charrales, cercas vivas, potreros de alta cobertura y potreros de baja cobertura. Los resultados obtenidos demostraron el valor de los seis tipos de cobertura para la conservación de los murciélagos. Asimismo, se determinó el papel que cumple la complejidad estructural de las coberturas muestreadas, del nivel de aislamiento y de la heterogeneidad del paisaje sobre la presencia y distribución de los murciélagos phyllostómidos en el agropaisaje.

El agropaisaje de Río Frío, con menos del 20% del área en remanentes de bosque muy pequeños y fragmentados, presentó una alta riqueza de murciélagos phyllostómidos (32 spp). Esto muestra el grado de tolerancia que tiene este grupo taxonómico a la pérdida de hábitat y a la fragmentación, gracias a su capacidad de atravesar áreas abiertas para llegar a otros fragmentos de bosque u otro tipo de vegetación, y así poder explotar los distintos recursos que le puede ofrecer una matriz antropogénica. Y por otro lado, sugiere la importancia que puede tener este tipo de agropaisaje para la conservación de los murciélagos phyllostómidos a nivel local y regional.

La evidencia presentada en este estudio, demostró además que los seis tipos de cobertura tienen una importancia diferencial para los murciélagos phyllostómidos, que en conjunto han conllevado a mantener una alta diversidad a una escala de paisaje. Estas coberturas dejadas (como los remanentes boscosos), manipuladas (charrales) y/o creadas (cercas vivas, potreros con árboles) por el finquero están ofreciendo diversos recursos que pueden ser explotados por los murciélagos, como alimento (frutos, néctar, insectos), sitios de percheo o descanso y refugios contra predadores, los cuales se traducen en un incremento en las oportunidades de la persistencia de los murciélagos, al reducir el aislamiento entre los parches de bosque (fragmentados y continuos), reducir el costo energético en las actividades de forrajeo y facilitar el contacto entre coespecíficos.

A nivel de gremios tróficos de los murciélagos phyllostómidos, se pudo demostrar que las especies reaccionan de manera distinta a la fragmentación del hábitat en los paisajes rurales, dependiendo de su capacidad de movilidad, del comportamiento de forrajeo y el grado de especificidad y de disponibilidad de un recurso dado. Para el agropaisaje de Río Frío, se determinó la importancia particular de los bosques riparios y cercas vivas para los frugívoros y omnívoros, los charrales para los nectarívoros y, los bosques secundarios y riparios para los hematófagos, insectívoros y carnívoros, lo que sugiere que las estrategias de conservación de este grupo de mamíferos deberían estar dirigidas a mantener una combinación de distintos tipos

de cobertura vegetal, que mantengan la heterogeneidad del paisaje, permitiendo así la conservación de distintas especies, de distintos gremios tróficos y con distintos niveles de tolerancia.

La estructura de la comunidad de murciélagos phyllostómidos en el paisaje de Río Frío estuvo caracterizada por presentar un pequeño grupo de especies nucleares abundantes y generalistas (comúnmente frugívoros y nectarívoros), seguidas por varias especies poco comunes. Este patrón es similar a lo encontrado tanto en bosques continuos como en otros paisajes fragmentados agropecuarios del neotrópico. Sin embargo, en el gradiente de mayor a menor complejidad estructural de las seis coberturas muestreadas, se encontró que las especies menos comunes del paisaje (e*.g. Vampyrum spectrum, Micronycteris hirsuta, Phyllostomus hastatus*), y posiblemente las ecológicamente más especialistas, tienden a reducirse o desaparecer, lo mismo ocurrió con la diversidad de gremios. Esto resalta la importancia de incorporar estrategias para conservar las coberturas más complejas, como bosques secundarios y riparios, para la persistencia de estas especies en el agropaisaje.

Seis especies de murciélagos phyllostómidos dominaron en el agropaisaje de Río Frío, cinco de ellas frugívoras (*Artibeus jamaicensis, Carollia castanea, Uroderma bilobatum, Sturnira lilium y C. perspicillata*) y una nectarívora (*Glossophaga soricina*), pero su importancia numérica en el ensamblaje de murciélagos varió entre las distintas coberturas, sugiriendo las diferencias en los niveles de tolerancia y en las preferencias de hábitat de cada una de ellas. Estos cambios en la dominancia en el ensamblaje de los murciélagos tienen un gran potencial para ser utilizado como indicador del grado de perturbación de distintas coberturas, tomando en cuenta que estas especies tienen las ventajas de ser abundantes y fáciles de capturar.

Por otro lado, este estudio demostró que en un agropaisaje altamente fragmentado y dominado por pasturas como el de Río Frío, la presencia y distribución de los murciélagos phyllostómidos está determinada principalmente por las variaciones en la complejidad vegetal de los distintos tipos de cobertura encontrados en el mosaico. Es decir, coberturas más complejas muestran una mayor abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos que las coberturas menos complejas del agropaisaje. En este sentido, se resalta el valor de los bosques secundarios y bosques riparios (complejidad alta) y de los charrales y las cercas vivas (complejidad intermedia), que en conjunto estarían aportando con un nivel de complejidad estructural necesario para ofrecer una mayor disponibilidad y diversidad de recursos como alimento (frutos, néctar, insectos, pequeños vertebrados), dormideros (huecos de troncos, raíces, hojas), refugios, sitios de percheo y zonas de paso, los cuales pueden cubrir los requerimientos de varias especies de murciélagos en el tiempo y en el espacio, permitiendo así mantener una alta diversidad de murciélagos a una escala de paisaje.

Además, se concluye que los bosques riparios, a pesar de su forma lineal y alto efecto de borde, constituyen la cobertura más importante para la conservación de los murciélagos en

este agropaisaje, ya que no sólo aporta con una alta complejidad estructural, sino que también está facilitando la dispersión de los murciélagos a través del mosaico de las coberturas, minimizando así el efecto negativo del aislamiento producto de la fragmentación, y permitiendo la persistencia de los murciélagos, tanto de las especies generalistas como las de bosque, en este tipo de paisajes. En este sentido, también se destaca los altos valores encontrados de riqueza y diversidad de murciélagos en las cercas vivas. Estas coberturas, típicas de los sistemas silvopastoriles, aumentan la oferta de rutas de vuelo con sitios de percheo y de protección, facilitando así el movimiento de los murciélagos dentro de la matriz antropogénica.

Por el contrario, se presentó evidencia del poco valor que tienen los potreros de baja cobertura para la conservación de los murciélagos, cuya dominancia en el paisaje resulta en una disminución en la riqueza y diversidad de murciélagos phyllostómidos. La baja complejidad estructural de este tipo de cobertura (poca o ausencia de árboles dispersos) los convierte en zonas hostiles para los murciélagos, por las condiciones climáticas más extremas, la baja disponibilidad de sitios de percheo y una mayor exposición a los predadores. Por lo tanto, se sugiere que el manejo de los paisajes rurales debería estar orientado al fomento de las prácticas silvopastoriles en las fincas ganaderas, que permitan aumentar la cantidad de cobertura arbórea en el paisaje (*e.g.* uso de cercas vivas y de árboles dispersos en potreros), maximizando así la contribución de los agropaisajes a la conservación de los murciélagos y que a su vez redunde en beneficios económicos para el finquero (sombra para el ganado, fuente de leña y frutos, etc.).

LITRATURA CITADA

Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockle, J. Cosson, and D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. Can. J. Zool 74: 1974–1982.

Daily, G.C. 2001. Ecological forecasts. Nature 411: 245.

Estrada, A., and R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 24(1): 94–102.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, and D. Meritt Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 16(4): 309–318.

Fenton, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. Journal of Mammalogy 78(1): 1–14.

Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, and D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. Biotropica 24(3): 440–446.

Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat, a study in plant-animal interactions. The University of Chicago Press. Chicago. 365 pp.

Galindo-González, J., S. Guevara, and V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conservation Biology 14(6): 1693–1703.

Hanski, I., and M. E. Gilpin 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press. USA. 512 pp.

Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pages 13–43 in H. Ulrich, ed. Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig. Bonn.

LaVal, R. K., y B. Rodríguez-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Editorial INBio. Heredia. 320 pp.

Lumsden, L. F., and A. F. Bennett. 2005. Scattered trees in rural landscapes: foraging habitat for insectivorous bats in south-eastern Australia. Biological Conservation 122: 205–222.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press. USA. 203 pp.

Medellín, R. A., and O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. Biotropica 31(3): 478–485.

Medellín, R. A., M. Equihua, and M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. Conservation Biology 14(6): 1666–1675.

Medina, A., C. Harvey, D. Sánchez, S. Vílchez, y B. Hernández. 2004. Diversidad y composición de chirópteros en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. Encuentro: Revista de la Universidad Centroamericana - Nicaragua. Año XXXVI. No. 68: 24–43.

Montero, J. L. 2003. Influencia de las variables espaciales y del hábitat sobre una comunidad de murciélagos (Chiroptera), en remanentes boscosos en Cañas, Costa Rica. Tesis de MSc. sin publicar. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional. Heredia. 86 pp.

Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology 4(4): 355–364.