



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

**SISTEMA DE APAREAMIENTO DE ECTOPHYLLA
ALBA EN COSTA RICA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

BERNAL ANTONIO RODRIGUEZ HERRERA

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA

MÉXICO, D.F.

MARZO, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.


Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de octubre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **RODRÍGUEZ HERRERA BERNAL ANTONIO** con número de cuenta **504501690** con la tesis titulada "**SISTEMA DE APAREAMIENTO DE *Ectophylla alba* EN COSTA RICA**", realizada bajo la dirección del **DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA**:

Presidente: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO
Vocal: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Vocal: DRA. LIVIA LEÓN PANIAGUA
Vocal: DR. JORGE ORTEGA REYES
Secretario: DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA
Suplente: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS
Suplente: DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 4 de febrero de 2009.



Dr. Juan Muñoz Farfán
Coordinador del Programa

DEDICATORIA

A Diego y Ragde.

A los ríos, montañas y murciélagos por llenar mi corazón de vida.

AGRADECIMIENTOS

En cinco años son muchas a las personas que tengo que agradecer por su colaboración con este trabajo, por lo que seguro se me escaparán nombres y pido disculpas de antemano.

A Ragde y Diego, por la fuerza, el amor, la calma, alegría y luchas compartidas, los amo, mil gracias.

A mis padres, por darme lo mejor de ellos, por su incansable apoyo y amor. A mis hermanos, por cuidarme y estar siempre junto a mí.

A la familia Arroyo-Matus, Ceballos-Mondragón y Medellín-Equihua por recibirme en su casa y hacerme sentir parte de la familia. Muchas gracias, por presentarme el Nevado, llevarme a comer tacos, por las quesadillas, los paseos, la música, por traerme a Ragde a mi vida y cuidar a mi hijo. Pura vida!!!

A mi comité Tutoral, Rodrigo, Gerardo y Joaquín, gracias por su tiempo, dedicación y amistad en estos años. A los demás sinodales por sus valiosas correcciones y aportes a esta tesis.

A los compañeros de mis “dos laboratorios”. A los “tropicosos” y amigos de las cascaritas, gracias por hacer más alegre mi vida en México. Gracias en especial a Paulina, por su paciencia y apoyo en la recta final. A todos los que “han salvado especies”....., salud!

Gracias Osiris y Chucho, ustedes son dos amigos del alma que siempre han estado para ayudarme, todos les debemos mucho. A Felipe, Marina, Chico José Luis y Lis, por tanta risa, fuerza, que lindo fue encontrarnos.

A Carlos Chavarría y Deedra McClearn por el apoyo en Tirimbina y La Selva, y por su amistad.

A mis amigos en Tirimbina, Cheo, Manuel, Elder, Chente, José Luis, Gato, que hicieron menos complicado mi trabajo de campo. A los compañeros de campo, Mari Carmen, Osvaldo y Roy. En especial a Melqui, por dar lo mejor de sí en este proyecto, por largas horas de trabajo, por su amistad y dedicación, gracias Melqui.

A Gibi y Johel por su apoyo y aporte intelectual en la tesis, más de una salvada me han dado!. A Julio Sánchez, Marco Tschapka, Elisabeth Kalko, Richard LaVal, Bob Timm, Karla Barquero, Don Wilson por las distintas formas de ayudarme.

Al programa de Posgrado de Ciencias Biológicas, en especial a sus administrativos por tenerme tanta paciencia.

Agradezco a las distintas organizaciones que financiaron esta tesis: American Society of Mammalogists por el Latin American Student Award, Reserva Biológica Tirimbina, Organización para Estudios Tropicales, The Rufford Foundation (Small Grants for Nature Conservation), and Scott Neotropical Fund of Cleveland Metroparks Zoo and Cleveland Zoological Society.

INDICE	
AGRADECIMIENTOS	4
INDICE	5
RESUMEN	7
1. INTRODUCCIÓN	8
1.1. COMUNIDADES	8
1.2. MURCIÉLAGOS Y SUS AMENAZAS	9
2. ANTECEDENTES	13
2.1. ENSAMBLAJE DE ESPECIES	13
2.2. PATRONES DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	20
2.3. EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN EN LAS COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES	23
3. ZONA DE ESTUDIO	27
3.1. ESTACIÓN BIOLÓGICA LA SELVA, ORGANIZACIÓN PARA ESTUDIOS TROPICALES	27
3.2. HISTORIA DE LA FRAGMENTACIÓN EN EL CANTÓN DE SARAPIQUÍ	31
4. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	35
4.1. OBJETIVO GENERAL	35
4.2. OBJETIVOS PARTICULARES	35
4.3. HIPÓTESIS	35
5. METODOS	36
5.1. SITIOS DE MUESTREO	36
5.2. MUESTREO	37
5.3. ANÁLISIS	38
5.3.1. <i>Esfuerzo de captura</i>	38
5.3.2. <i>Riqueza, diversidad y similitud</i>	39
5.3.3. <i>Gremios tróficos y biomasa</i>	40

6. RESULTADOS	41
6.1. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	41
6.2. ESFUERZO DE CAPTURA	44
6.3. RIQUEZA, DIVERSIDAD Y SIMILITUD	47
6.3.1. Modelos de acumulación de especies	47
6.3.2. Número de especies esperadas	49
6.3.3. Riqueza y equitatividad	50
6.3.4. Similitud	51
6.4. GREMIOS TRÓFICOS	52
6.5. BIOMASA	55
7. DISCUSION	59
7.1. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	59
7.2. RIQUEZA, DIVERSIDAD Y SIMILITUD	60
7.3. GREMIOS FUNCIONALES	65
7.3.1. Insectívoros aéreos (gremios I, II y III)	66
7.3.2. Insectívoros recogedores y carnívoros (grupos IV y V)	68
7.3.3. Sanguívoros (grupo VII)	69
7.3.4. Frugívoros (grupo VIII)	70
7.3.5. Nectarívoros (grupo IX)	74
7.4. BIOMASA	75
8. CONCLUSIONES	77
9. LITERATURA CITADA	79
10. APÉNDICES	85
10.1. MAPA DE LOS SENDEROS EXISTENTES EN 1971 (A) Y 2000 (B) EN LA EBLs.	85
10.2. ESPECIES Y NÚMERO DE CAPTURAS, POR TIPO DE VEGETACIÓN EN AMBOS PERÍODOS DE MUESTREO.	86
10.3. VALORES DE U, CON NÚMERO DE CAPTURAS, MEDIANA Y PERCENTILES 25 Y 75% PARA CADA ESPECIE ENTRE LOS DOS PERIODOS DE MUESTREO.	88

INTRODUCCION

Sistemas de Apareamiento de Mamíferos

El entendimiento de las causas y consecuencias evolutivas de la organización social de una especie requiere forzosamente del conocimiento de su sistema de apareamiento (Burland *et al.* 2001). Darwin (1871) presentó ideas considerables de la naturaleza de la selección sexual y las consecuencias en el dimorfismo sexual y sistemas de apareamiento. Él menciona que hay dos fuerzas evolutivas operando en las diferencias sexuales. La primera que se refiere a pelear y exponerse por parte de los machos para posesionarse de las hembras, especialmente entre los mamíferos llevando a la evolución de “características sexuales secundarias” tales como cuernos y cornamentas. Y la segunda, en los machos hay características especiales, que no son para el combate, y él explica que se fijan debido al efecto acumulativo de las preferencias sexuales seleccionadas por las hembras a través del apareamiento. Por lo que en ambos tipos de selección sexual favorecen la evolución de “características sexuales secundarias”.

Emlen y Oring (1977), definieron el término “sistema de apareamiento” como el modo en el cual los individuos obtienen pareja, incluyendo una descripción de cómo son adquiridas, el número de ellas, la relación en número entre los sexos y el patrón de cuidado parental de cada sexo. Estos autores parten de la idea que “la distribución de las hembras está sujeta a la distribución de los recursos, y la distribución de los machos sujeta a la de las hembras”.

Trabajos posteriores han venido sumando características que se deben tomar en cuenta para clasificar el sistema de apareamiento, por ejemplo el tiempo de duración de las parejas, la forma de cortejo, la coerción y la competencia por pareja, los recursos defendidos y el tiempo que dura la elección de la pareja, así como las relaciones de parentesco (Davies 1991, Reynolds 1996).

La revisión más extensa sobre este tema que se ha hecho para la clase Mammalia, la publicó Clutton-Brock (1989), con base en esta revisión, se han realizado otras clasificaciones a nivel de Ordenes. La clasificación de Clutton-Brock como la mayoría de las clasificaciones "clásicas", considera como criterios principales: el número de parejas por cada individuo en una época reproductiva y la naturaleza y duración de la pareja; ordenándose en cuatro patrones generales: monogamia, poliginia, poliandria y promiscuidad. En forma general, estos términos se definen de la siguiente manera:

Monogamia. Es el sistema menos frecuente entre los mamíferos, ya que tan sólo el 3% de las especies estudiadas lo presentan (Kleiman 1977; McCracken y Wilkinson 2000). Se caracteriza por una relación prolongada entre un macho y una hembra (Clutton-Brock 1989; Grier y Burk 1992). Clutton-Brock destaca que la monogamia está fuertemente influenciada por el cuidado biparental, la crianza compartida es necesaria para el éxito reproductivo. También se reconoce la monogamia facultativa, donde dependiendo de las condiciones ecológicas (como la densidad de individuos en la población) pueden presentarse cópulas con más de una pareja.

Poliginia. Más del 90 % de las especies de mamíferos que han sido estudiadas presentan poliginia (Kleiman 1977; Clutton-Brock 1989). Representa una relación prolongada y exclusiva con fines de apareamiento entre un macho y dos o más hembras en un mismo periodo reproductivo. En algunos casos deriva en la formación de un "harén", que puede verse como agrupaciones de hembras monopolizadas generalmente por un solo macho (Clutton-Brock 1989).

De acuerdo con Clutton-Brock (1989), la poliginia puede ser subdividida en tres categorías generales: 1) sistema de defensa de las hembras, ocurre cuando las hembras viven en grupos que pueden ser defendidos por un macho; 2) sistema de defensa de los recursos, ocurre cuando los machos protegen recursos específicos para las hembras, que pueden ser desde alimento hasta sitios de refugio, y 3)

sistema “lek poliginia”, ocurre cuando los machos forman un grupo denominado “lek” y defienden territorios “simbólicos”, en estos territorios las hembras sólo se integran para aparearse y posteriormente los abandonan (Goodenough 1993).

Poliandria. Es el caso opuesto a la poliginia, se caracteriza por la relación de apareamiento entre una hembra con dos o más machos en una temporada reproductiva, situación que en algunos casos puede motivar la formación de leks (Clutton-Brock 1989).

Promiscuidad. Es una relación entre los dos sexos, en donde ocurren apareamientos múltiples, sin establecerse lazos (Clutton-Brock 1989).

Sistemas de Apareamiento presentes en Murciélagos.

Por ser este un grupo de animales nocturnos, en general de talla pequeña cuyos eventos reproductivos se llevan a cabo en lugares de difícil acceso (cuevas, troncos huecos, etc), es difícil de determinar su sistema de apareamiento (McCracken y Wilkinson 2000).

Hace 30 años no se conocían los sistemas de apareamiento en los murciélagos, por lo que Dwyer (1970), afirmaba que los murciélagos eran gregarios debido a la necesidad de termorregulación, idea que fue muy generalizada, esta limitación hacía que los murciélagos interactuaran entre ellos en forma pasiva y al azar. Bradbury (1977), con su estudio de los sistemas sociales en este grupo, refuta la idea de que los murciélagos forzosamente se agrupan para mantener la termorregulación, o por las limitaciones del refugio.

Bradbury (1977), Altringham (1998) y McCracken y Wilkinson (2000), son los estudios que han propuesto una clasificación específica de los sistemas de reproducción para el Orden Chiroptera. Hasta la fecha, de las más de 1000 especies conocidas de quirópteros, se han estudiado el sistema de apareamiento de tan sólo 66 especies, siendo esto menos del 7% (McCracken y Wilkinson 2000). A pesar de

esta limitante, es el Orden de mamíferos con mayor variedad de sistemas de apareamiento (Altringham 1998).

Relación de los Sistemas de Apareamiento con los Refugios de los Murciélagos

Para los murciélagos los refugios tienen gran importancia, ya que en ellos invierten más de la mitad de su vida. Muchos murciélagos tienen rasgos morfológicos o fisiológicos especializados que limitan el tipo de refugio que una determinada especie puede utilizar, esto en consecuencia afecta su distribución, ecología y evolución (Kunz 1982, Fenton *et al.* 2001, Avila-Flores y Medellín 2004).

Dada la gran relevancia del refugio para la historia de vida de este grupo, se ha señalado que los eventos asociados al refugio pueden ser un factor importante para explicar la socialización de los murciélagos (Kunz y Lumsden 2003, Chaverri *et al.* 2007, Vonhof *et al.* 2004, Kerth 2008). Esta estructura social puede verse influenciada por características propias del refugio. Por ejemplo, si el refugio es un recurso limitado y defendible un individuo, más comúnmente macho, acapara el recurso y gana cópulas con las hembras, estructurando así el sistema de apareamiento (Emlen y Oring 1977).

Los mamíferos utilizan una gran variedad de refugios, generalmente son lugares que ya existen, como cuevas. Sin embargo, muchos roedores, carnívoros e insectívoros tienen la capacidad de construir sus propios refugios. En el caso de los murciélagos, la mayoría usa principalmente sitios como grietas en rocas, cuevas, árboles huecos y edificaciones humanas. Estos refugios pueden ser utilizados durante el día, la noche o ambos, dependiendo de la especie. Son relativamente pocas las especies de murciélagos que modifican el ambiente para crear su propio refugio. Un ejemplo es la especie *Lophostoma silvicolum*, cuyos machos construyen agujeros en los termiteros, prefiriendo aquellos activos, donde la temperatura es

mayor y así ahorran energía que requieren para su metabolismo (Dechmann *et al.* 2004).

De todas las especies de murciélagos del mundo (más de 1.100), 22 (2% del total) utilizan como refugio hojas que han sido modificadas mediante cortes. Este tipo de refugio se conoce como “carpa,” “tienda de campaña” o simplemente “tienda”. En general, los investigadores consideran válida la suposición de que son los murciélagos y no otros animales los responsables de la modificación de estas hojas.

Todos los murciélagos que duermen en tiendas son tropicales; cinco especies están presentes en los trópicos del Viejo Mundo y cuatro de ellas son pequeños zorros voladores de la familia Pteropodidae (*Balionycteris maculata*, *Cynopterus brachyotis*, *C. sphinx* y *C. horsfieldi*) (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). La quinta especie, *Scotophilus kuhlii*, pertenece a la familia Vespertilionidae. Las restantes 17 especies son neotropicales y pertenecen a la familia Phyllostomidae; algunas de ellas, como *Ectophylla alba*, duermen exclusivamente en tiendas; otras, como *Artibeus jamaicensis*, pueden utilizar tiendas y alternarlas con otros tipos de refugios como cuevas y troncos huecos (Ortega y Castro-Arellano 2001).

En general, los murciélagos construyen las tiendas haciendo cortes en la vena central, en otras venas o en la lámina de ciertas hojas. Sin embargo, el momento preciso en que el murciélago construye la tienda solo se ha documentado en una especie del Viejo Mundo, *Cynopterus sphinx* (Balasingh *et al.* 1995) y, como resultado de ésta tesis, en *Ectophylla alba*, (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2006). Existe evidencia de que las tiendas pueden ser ocupadas por especies que no las construyeron (Brooke 1987, Rodríguez-H., *et al.*, 2001). Debido a que existen muy pocas observaciones de murciélagos construyendo tiendas, es difícil distinguir entre los constructores y los que son usuarios secundarios de ellas. Por lo tanto, la literatura normalmente se ha referido a las 22 especies mencionadas como las que “utilizan tiendas”, para diferenciarlas de aquellas que “las construyen”.

Varios autores han sugerido que el sistema de apareamiento de los murciélagos constructores de tiendas es la poliginia, basada en la defensa de un recurso (las tiendas) (Brooke 1990, Balasingh *et al.* 1995, Kunz y McCracken 1996, revisado por McCracken y Wilkinson 2000). Si se asume que las tiendas son construidas por los machos y que éstos atraen hembras para aparearse (Balasingh *et al.* 1995), el beneficio más importante de construir tiendas sería atraer hembras para reproducirse (Balasingh *et al.* 1995, Kunz y McCracken 1996, Storz *et al.* 2000). En este escenario, entonces, las hembras seleccionarían al macho por su capacidad de construir los mejores refugios, aumentando la posibilidad de que su progenie herede esa cualidad de construir tiendas adecuadas. Si esto es así, la tienda se valora como una característica que las hembras toman en cuenta para seleccionar al macho (Kunz y McCracken 1996).

Kunz y McCracken (1996) proponen tres hipótesis acerca de la construcción de las tiendas. La primera es que la tienda la construyen los machos y la defienden de incursiones de otros machos intrusos. Un ejemplo que sustenta esta hipótesis es el caso del pteropódido *Cynopterus sphinx*, cuyos machos en efecto construyen y defienden sus tiendas (Balasingh *et al.* 1995). La segunda hipótesis es que varios individuos de ambos sexos construyen juntos la tienda; en este caso, la construcción no está asociada al apareamiento. La tercera hipótesis propone una mezcla de estrategias por parte de los murciélagos: dado que dos individuos de especies distintas pueden usar la misma tienda en diferentes días, se supone que al menos uno de ellos no es el responsable de su construcción (Brooke 1990, Rodríguez-H., *et al.* 2001); sin embargo, este individuo está defendiendo el refugio y por eso las hembras lo seleccionan para aparearse.

Se tiene poca información acerca de la vida social de cualquiera de estas especies, pero en definitiva es probable que las tiendas jueguen un papel importante en la organización social y espacial de estos murciélagos. Sin embargo, no podemos generalizar la idea que la construcción de una tienda está asociada solamente a la selección sexual y la reproducción, puesto que de la utilización de

este tipo de refugios se derivan muchos beneficios para los individuos. Por lo tanto, es importante estudiar más todos los aspectos de la biología de los murciélagos que viven en tiendas, lo cual promovería la curiosidad investigativa de las nuevas generaciones de biólogos que trabajan en el neotrópico.

Antecedentes de *Ectophylla alba*

Ectophylla alba es una de las pocas especies de murciélagos de color blanco, se distribuye en las tierras bajas de la costa caribe de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y norte de Panamá (LaVal y Rodríguez-H 2002). Esta especie, junto con *Sturnira mordax*, *Artibeus inopinatus* y *A. inomitatus*, son las cuatro especies de murciélagos endémicos a Mesoamérica que presentan las áreas de distribución más pequeñas.

Fue descrita por Allen en 1892, y aparentemente no se volvió a encontrar hasta que Casebeer *et al.* (1963) lo registraron para la Finca La Selva (Costa Rica). Gardner *et al.* (1970) publicaron acerca de la condición reproductiva de ejemplares capturados en redes, un año más tarde, Gardner y Wilson (1971) encontraron individuos perchados en hojas de *Heliconia*. Fueron Timm y Mortiner (1976) los que describieron las variaciones de forma de las tiendas. Brooke (1990) estudia parcialmente su estructura social y la selección a nivel de la hoja que seleccionan para construir las tiendas.

Esta especie solamente se refugia en tiendas, y hasta ahora se conocen al menos 7 especies de plantas que utiliza (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). No utiliza otro tipo de refugio como troncos huecos o cuevas, pero la gran mayoría de los refugios son hechos en *Heliconia imbricata* y *H. pogonantha* (Timm y Mortiner 1976, Brooke 1990). Su restringida distribución, su dependencia de las heliconias y el ser un género monotípico, le brinda un interés especial de conservación en Mesoamérica (Arita y Ortega 1998).

Dada la escasa información en general de las especies que utilizan tiendas y en particular, de *E. alba*, esta tesis se estructuró de forma que conteste preguntas básicas necesarias para comprensión de este sistema.

En este estudio fue planeado para generar información acerca de los costos que pueden demandar la construcción de los refugios. Por ejemplo, identificar limitantes ecológicas como la disponibilidad del hábitat y hojas que modifican. Fue prioritario contestar por primera vez en el Neotrópico la pregunta ¿quién y cómo construyen las tiendas? Como parte final de la tesis, habiendo generado la información acerca de la ecología del refugio, determinar como está afectando la estructura social y el sistema de apareamiento en esta especie.

Como líneas de investigación futura es importante conocer la relación genética entre los miembros de los grupos, esto nos ayudará por ejemplo, a determinar si hay selección de parentela o cooperativismo entre los individuos; de igual forma es importante conocer el éxito reproductivo de los individuos, esta información es básica para esclarecer los beneficios de este sistema.

OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS

Identificar algunos de los requerimientos de hábitat para la construcción del refugio, y el papel que éste juega en el sistema de apareamiento.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Identificar requerimientos del micro hábitat donde la especie construye sus refugios.
2. Documentar si la construcción del refugio está asociada a la época reproductiva de la especie
3. Determinar la estructura social para clasificar el sistema de apareamiento

RESUMEN

Menos del 3% de las especies de murciélagos del mundo presentan la capacidad de modificar el ambiente para construir sus refugios. En el Neotrópico existen 17 especies que usan como refugio hojas con cortes y dobles que hacen que tomen forma de carpa o tienda de campaña, conocidas en la literatura como simplemente “tiendas”. *Ectophylla alba* es la primera de este grupo, en la que se ha identificado los requerimientos de hábitat, el proceso de construcción del refugio así como su estructura social. Entre el año del 2005 y el 2007, estuve trabajando en el campo, en el área de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica, en las estaciones biológicas La Selva y Tirimbina. Estuve capturando y marcando individuos, haciendo censos de producción de refugios, determinando características de los sitios de construcción, filmando el proceso de construcción y la conducta de los individuos. A nivel de micro hábitat, *E. alba* para su refugio seleccionan hojas en espacios con alto porcentaje de cobertura de dosel y un bajo porcentaje de cobertura de sotobosque. Utilizan pocas especies de plantas para construir su refugio. Las hojas que utilizan son nuevas, sin daños en la lámina foliar y con un tamaño particular. Debido a los requerimientos del hábitat, especies de plantas y características de las hojas, la distribución de *Ectophylla alba* es mucho más reducida de lo esperado. El hábitat que utiliza *E. alba* es temporal, ya que los requerimientos de la estructura vegetal que usa, están presentes en una determinada etapa de la sucesión natural del bosque. La disponibilidad de hojas que los murciélagos pueden modificar como refugio, está limitada por la estructura vegetal que las rodea y por el tiempo en que esas hojas se encuentran en buen estado. Los murciélagos construyen tiendas durante todo el año, cada tienda les dura en promedio casi 8 semanas, luego cambian a otra tienda. El proceso de construcción del refugio es costoso, al menos en términos de tiempo. Para construir la tienda, los murciélagos primero usan sus caninos y después las uñas de sus pulgares y patas. La modificación de la hoja como tienda reduce considerablemente su vida promedio, por lo que la construcción presenta un efecto negativo para la planta. A diferencia de lo propuesto anteriormente en la literatura, ambos sexos tienen la capacidad de modificar las hojas. Varios individuos pueden participar en la construcción. Por lo tanto, en el sistema de apareamiento de esta especie, las hembras no seleccionan al macho por la construcción del refugio. Los grupos de individuos que se forman en las tiendas no son al azar, son grupos estables en el tiempo, que cambian juntos de refugio y pueden estar presentes más de un macho. Los machos observados en el refugio, no presentaron conductas antagónicas con ningún otro individuo. Con base a la estructura social del grupo, la clasificación del sistema de apareamiento debe cambiarse de *un grupo estacional de un macho con varias hembras a un grupo estable de varios machos con varias hembras*.

SUMMARY

Less than 3% of bat species in the world have the ability to modify the environment to build their roost. In the Neotropics there are 17 species used as a refuge and double leaf cuttings that take the form of a tent, known in the literature as "tents". *Ectophylla alba* is the first of this group, which has identified the habitat requirements, the construction of the roost as well as its social structure. Between the years 2005-2007, was working in the field in the area of Sarapiquí, Heredia, Costa Rica, La Selva biological station and Tirimbina. I was capturing and marking individuals, doing surveys of production of tents, specific characteristics of micro-habitat, filming the construction process and the behavior of individuals. A micro-level habitat, *E. alba* select leaves in spaces with high canopy coverage and a low percentage of vegetation coverage. Few species of plants used to build their roost. The leaves used are new, without damage to the blade and with a particular size. Due to the requirements of habitat, plant species and characteristics of the leaves, the distribution of *Ectophylla alba* is much smaller than expected. The habitat used by *E. alba* is temporary, because the requirements of the plant structure you use, are present in a particular stage of natural forest succession. The availability of leaves that bats can modify is constrained by the surrounding plant structure and by the time that these leaves are in good condition. Bats built tents throughout the year, each tent takes them on average nearly 8 weeks, then switch to another tent. The construction of the roost is expensive, at least in terms of time. To build the tent, bats use their canines first and then the nails of their thumbs and toes. The modification of the leaf as a tent reduces its average life, so the construction has a negative effect on the plant. Unlike the previously proposed in the literature, both sexes have the ability to build a tent. Several individuals may participate in construction. In the mating system of this specie, females do not select the male by the construction of the shelter. Groups of individuals are not random, groups are stable over time, and may be present more than one male. Males observed in the roost, did not show antagonistic behavior with any other individual. Based on the social structure of the group, the mating system of classification should be changed to a *stable group of several females with several males*.

Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica

BERNAL RODRÍGUEZ-HERRERA^{1,2}, RODRIGO A. MEDELLÍN¹, and MELQUISEDEC GAMBA-RÍOS²

¹*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, México D.F. 04510, Mexico*

²*Programa de Conservación de Murciélagos de Costa Rica; E-mail: bernalr@raesa.co.cr*

Key words: Costa Rica, *Ectophylla alba*, leaf modification, roost site selection, Phyllostomidae, tent-roosting, tent-building

INTRODUCTION

Twenty-one species of bats around the world have been recorded using modified leaves as roosts, usually called ‘tents’ (Timm, 1987; Kunz and Lumsden, 2003; Rodríguez-Herrera and Tschapka, 2005). Most tent roosting bats are members of the family of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae) except three pteropodids (*Balionycteris maculata*, *Cynopterus brachyotis*, and *C. sphinx*) and one vesperilionid bat (*Scotophilus kuhlii*). Similarities in tent architecture among the Old World pteropodids and the New World phyllostomids support an interpretation of convergence in tent-making and tent-roosting behavior (Kunz *et al.*, 1994; Kunz and Lumsden, 2003).

It has been suggested that the mating system associated with tent use is polygamy, based on the defense of a resource — tents (Brooke, 1990; Balasingh *et al.*, 1995; Kunz and McCracken, 1996; Storz *et al.*, 2000; Kunz and Lumsden, 2003; Chaverri and Kunz, 2006). The main idea is that males modify leaves to create a refuge, so that females would select a male based upon some characteristics of a tent that potentially can be defended against other males (Balasingh *et al.*, 1995; Kunz and McCracken, 1996; Kunz and Lumsden, 2003).

To date, the construction of tents has only been observed in the flying fox, *C. sphinx* (Balasingh *et al.*, 1995) where males modified palm fronds. However, little information is available for other tent-making or

tent-roosting species. Using telemetry, Chaverri and Kunz (2006) observed that a male *Artibeus watsoni* remained motionless at a site for 30 min; the following day they found the bat in a new tent where it had stayed throughout the previous night. Hence, it remains an open question which sex constructs tents and how they are constructed. This information, however, is crucial to better understand the evolution of this complex behavior, in particular with regard to the social organization in tent-making bats.

The Honduran white bat, *Ectophylla alba*, is a small phyllostomid (forearm length 27–31 mm) with distinctively white fur, and yellow ears and noseleaf. Its distribution is restricted to the lowlands of the Caribbean slopes of Honduras, Nicaragua, Costa Rica, and northwestern Panama (Timm, 1982; LaVal and Rodríguez-H., 2002). This species apparently roosts only in tents; it has never been recorded in other types of refuges like hollow tree trunks or caves. Although there are at least 10 species of plants used for tents, most have been located in *Heliconia imbricata* and *H. pogonantha* (Timm and Mortimer, 1976; Brooke, 1990; Kunz *et al.*, 1994).

As part of a long-term study on the mating system and social organization of *E. alba* in Costa Rica, we are investigating tent construction, and herein present for the first time information on tent construction by a phyllostomid bat in the field. We observed a female *Ectophylla* modifying *Heliconia* leaves into a tent. This is the first direct

observation of a phyllostomid bat constructing a tent and the first evidence that, contrary to expectation, females contribute to tent construction.

MATERIALS AND METHODS

The study is being carried out in La Tirimbina Biological Reserve, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica (10°24'N; 84°07'W) where we conduct a weekly census of tents in a marked area of seven hectares in secondary forest and two hectares in a cacao plantation abandoned for 20 years. During the day we check for leaves with fresh marks such as cuts along the midrib. We then observe potential activity of bats at the leaves during the night by placing a Sony HandyCam DCR-HC42 camera and an infrared light (Wildlife Engineering, model IRLamp6) at distances up to 4 m from the leaf.

RESULTS

On 7 September 2005, we found a *Heliconia imbricata* leaf with an 11 cm long stretch of perforations parallel to both sides of the midrib (cuts). A subsequent inspection after the first half of the night revealed that the stretch of perforation had been lengthened to about 15 cm. Based on this initial observation we began filming on September 8th at 01:00 h. About three hours later, at 04:20 h, an adult male that we had previously marked with a band on the fore-

arm arrived at the tent (Fig. 1a). This male stayed under the leaf for about two minutes without modifying it; then flew around the tent for about two more minutes. The same day, we began filming at 17:30 h and continued filming until 06:30 h on 9 September. At 18:14 h a female that we clearly identified as such because it was visibly pregnant (Fig. 1b) landed on the half-built tent. The bat stayed for about five minutes, actively modifying the leaf.

The female repeatedly pressed its snout against the leaf from the underside, next to the central leaf vein, apparently biting and puncturing the leaf with its canines (Fig. 2a) and thereby lengthening the cut on both sides of the central vein. While slowly crawling along the entire length of the cut along both sides of the central vein, she used her claws to expand the holes, which finally led to the collapse of the leaf next to the cut. Using her teeth, the female also made various holes in the central section of the leaf away from the midrib where the bats usually land when they arrive at a tent. These modifications may facilitate landing by the bats and may be the main cause for the characteristic punctured areas near the center (Fig. 2b). The female positioned herself along the cuts next to the midrib, clinging on with both feet and one thumb and grasped a section of the leaf away from the

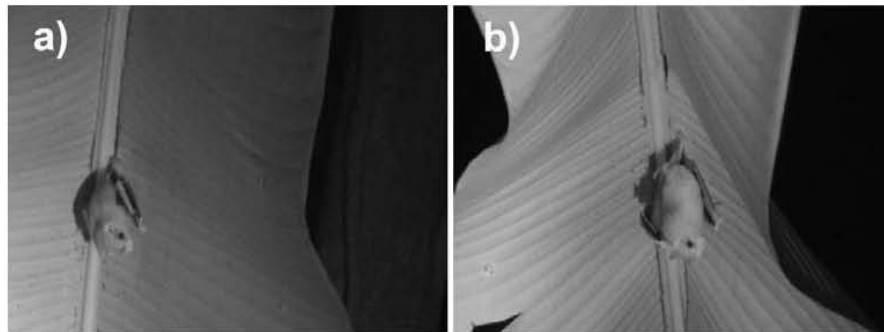


FIG. 1. a) Marked male visiting a partially constructed tent (8 September, 04:20 hr). b) Pregnant female in the same tent (8 September, 18:15 hrs)

midrib. She then pulled it repeatedly up and down and inward so that this part of the leaf finally bent slightly downward (Fig. 2c–d).

After 4 min and 24 s, the female left the roost for about 40 s and returned for about 20 s before she left again. No other bat visited the tent during the rest of the night. At this point, both sides of the leaf blade next to the midrib showed cuts along a length of about 30 cm; the middle section that remained uncut measured about 12 cm. At least 40 punctures had been made on both sides of the midrib in the main area of the leaf.

On September 12th, we found this tent occupied by a marked male and an unmarked pregnant female. A few days later, two pregnant females and two males (one marked) roosted in this tent. The pregnant females gave birth, each to a single young, between 18 and 22 September. This group (adults and juveniles) roosted in that tent until 13 October.

DISCUSSION

Our observations do not support the hypothesis that male phyllostomid bats construct tents to attract females and thus gain access for mating (Kunz and McCracken, 1996; Kunz and Lumsden, 2003; Chaverri and Kunz, 2006). Although a male arrived at the tent during the nights it was modified, we observed no contribution of the male bat towards tent construction. Although we cannot exclude male participation in tent construction, our results clearly show that female bats are not passive, but actively contribute to modification of leaves into tents. Our observations further suggest that the process of tent construction is expensive, in particular regarding the time it takes to modify the large *Heliconia* leaves. Some tents took at least one week to build, whereas in the same area some of the tents that we monitored had been constructed rapidly during two nights. This suggests that tent

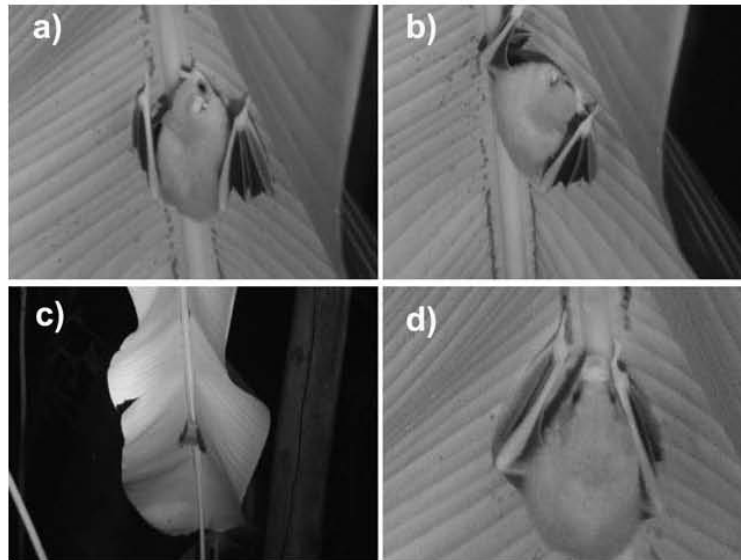


FIG. 2. a) An adult female *E. alba* using its teeth to perforate a *Heliconia* leaf along the midrib. b) Same female perforating the leaf away from the midrib. c) Female pulling down both sides of the leaf with its thumbs bending her forearms. Both sides of the leaf collapsed with the movements of the female to form the tent. d) Female using its feet and thumbs to enlarge holes created with its teeth

construction probably involves more than one individual, perhaps of both sexes.

To conclude, although details of the mating system of *Ectophylla* and of most other phyllostomid tent-roosting species are still unclear, this information on *E. alba* suggests that, at least for this species, tent construction should not be seen as the main characteristic for which the females select a mate. Possibly, there are other features (e.g., vocalization repertoire, direct defense of females, etc.), which are more instrumental for the operation of sexual selection in this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

To H. Cascante, M. García, and D. Ortiz, for help in the field, and G. Barrantes, E. K. V. Kalko, and R. M. Timm for reviewing an earlier version of the manuscript. D. Dalton of Wildlife Engineering generously provided the infrared lighting equipment. This study was funded by grants from The Rufford Foundation (Small Grants for Nature Conservation), American Society of Mammalogists (Latin American Student Award to Rodríguez-Herrera), and La Tirimbina Biological Reserve. This is a contribution of Wildlife Trust, Bioconciencia and Programa de Conservación de Murciélagos de Costa Rica.

LITERATURE CITED

- BALASINGH, J., J. KOILRAJ, and T. H. KUNZ. 1995. Tent construction by the frugivorous bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology*, 100: 210–229.
- BROOKE, A. P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal of Zoology* (London), 221: 11–19.
- CHAVERRI, G., and T. H. KUNZ. 2006. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38: 1–8.
- KUNZ, T. H., and L. F. LUMSDEN. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3–89, in *Bat ecology* (T. H. KUNZ and M. B. FENTON, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, 779 pp.
- KUNZ, T. H., and G. F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defense of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 121–137.
- KUNZ, T. H., M. S. FUJITA, A. P. BROOKE, and G. F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and Paleotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 2: 57–78.
- LAVAl, R. K., and B. RODRÍGUEZ-H. 2002. *Murciélagos de Costa Rica*. Editorial INBio, Costa Rica, 320 pp.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B., and M. TSCHAPKA. 2005. Tent use by *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in *Cecropia insignis* (Moraceae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, 7: 171–174.
- STORZ, J. F., J. BALASINGH, P. T. NATHAN, K. EMMA-NUEL, and T. H. KUNZ. 2000. Dispersion and site fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) in southern India. *Journal Tropical Ecology*, 16: 117–131.
- TIMM, R. M. 1982. *Ectophylla alba*. *Mammalian Species*, 166: 1–4.
- TIMM, R. M., and J. MORTINER. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ecology*, 57: 385–389.

Received 08 March 2006, accepted 06 June 2006

Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae)

BERNAL RODRÍGUEZ-HERRERA^{1,2,3}, RODRIGO A. MEDELLÍN¹, and MELQUISEDEC GAMBA-RIOS²

¹Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, México D. F. 04510, México

²Asociación para la Conservación de los Murciélagos de Costa Rica, A.P. 856-3000, Costa Rica

³Corresponding author: E-mail: bernalr@racsa.co.cr

Roosting ecology and its correlates are among the major forces driving the evolution of bats. However, roost ecology remains one of the most poorly understood topics on the basic biology of bats. *Ectophylla alba* is endemic to Central America with a very small distribution. This species generally modifies leaves of a certain size within the genus *Heliconia*. Here we explore this species' habitat preferences for the construction of its roosts. We identified three variables as the requirements of a suitable tent-building habitat: canopy coverage, understory coverage between 0–1 m of height, and density of *Heliconia*. Our results show that the process of habitat selection for roost construction is highly specialized to an intermediate stage of secondary succession, which in turn, makes *Ectophylla* even more vulnerable to extinction than previously believed.

Key words: Costa Rica, *Ectophylla alba*, habitat selection, Phyllostomidae, bat roost ecology, tent-roosting bats, conservation

INTRODUCTION

Bats spend about half their lives in their roosts. Therefore, the events associated with roost ecology are among the major forces driving their evolution (Kunz, 1982). Roosting ecology of bats remains, however, poorly understood, and much of what is known is from studies of temperate zone taxa (Sedgeley and O'Donnell, 1999). A better knowledge of roosting ecology is crucial to the understanding of basic ecological patterns and processes in bat's life history, and even to assess the effects of tropical ecosystem fragmentation on bat ecology, especially since bats are sensitive to changes in forest age, structure and distribution (Thomas and West, 1989; Fenton, 1997).

Microclimate at this scale is known to be an important factor that influences roost site selection (Lewis, 1995; Kalcounis and Brigham, 1998; Kerth *et al.*, 2001; Sedgeley, 2001; Dechmann *et al.*, 2004). Bats face physiological constraints to balance energy budgets in temperate areas where low temperatures and food availability are limiting factor (Kunz and Lumsden, 2003; Willis and Brigham, 2005). For example, in temperate region *Tadarida brasiliensis* required high temperatures can be maintained by congregating in large numbers, in caves

with structure that allows for accumulation of body heat while temperature fluctuations outside the cave drop well below the thermoneutral zone of the bats (Racey, 1982). Lowland tropical bats, in contrast, are relatively less restricted by fluctuations in ambient temperature outside the roost. Therefore these bats can roost in sites subjected to temperature variations closer to those in the environment (McNab, 1969; McManus, 1977), with frugivores being more flexible due to milder seasonal fluctuations of their energy source (Avila-Flores and Medellín, 2004).

Most bat species roost in structures such as hollow trees, caves, bridges, buildings, or simply within the foliage. But 22 species of bats are known to roost in modified leaves called 'tents' (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). Knowledge about the roosting ecology of tent-roosting bats is limited but it represents an important facet of the study of roosting ecology given that this behavior is only present in the tropics where bats are less limited by low temperature, and it has evolved at least three times in the order Chiroptera (Kunz *et al.*, 1994). In over 80 years since the first record of tent roosts, only some 35 articles have been published on the subject, most of which are short notes of single observations of bats using tents (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007).

Ectophylla alba is a small (forearm length 25–31 mm, body mass 6–10 g), white bat, which roosts in small groups (1–15 individuals) exclusively in tents and is the only Neotropical species for which tent construction has been observed (see Rodríguez-Herrera *et al.*, 2006 and references therein). The white tent making-bat has a small geographic range for a bat and is considered as lower risk/near threatened (IUCN, 2006). The species is generally found in secondary forests (Brooke, 1990). The only aspect of its habitat preferences known at the microhabitat scale is that it prefers a specific leaf size (0.8–1.2 m) to build its roosts (e.g., Timm and Mortimer, 1976; Brooke, 1990).

This study is part of an ongoing investigation on the roosting ecology and social structure of *E. alba*. Our objective was to determine whether white bats select specific traits of vegetation structure for construction of leaf tents.

MATERIALS AND METHODS

Study Area

Fieldwork was completed between January and August 2006 at La Selva Biological Station (LS; 10°26'N, 83°59'W) and La Tirimbina Biological Reserve (TBR; 10°26'N, 83°59'W), Heredia Province, in the northeastern Caribbean lowlands of Costa Rica. The average annual precipitation in the area is 3,900 mm (McDade and Hartshorn, 1994). The study sites are located between 40 and 150 m a.s.l., and are covered with tropical wet forest (Holdridge, 1967). Most abundant tree species within the study sites include *Cecropia insignis* and *C. obtusifolia* (Cecropiaceae), *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae), *Laetia procera* (Flacourtiaceae), and *Rollinia microsepala* (Annonaceae) (Hartshorn and Hammel, 1994).

We selected two study sites at LS on the Tres Ríos and Sabalo Esquina trails, and four sites at TBR defined as La Isla, Ceibo, Cacaotal, and Caño. The site selection criteria were: 1) the areas had to be within secondary forests, 2) the areas had to be larger than 2 ha, and 3) the presence of tents of *Ectophylla* in these areas must have been personally observed previously or reported in the literature. Each study site was searched thoroughly for tents of *E. alba* made from *Heliconia* sp. leaves. Tents found occupied by bats were measured when vacant. We divided each site in numbered sectors of 1 ha. In order to establish a control, we randomly searched within our sites for unmodified leaves with similar size to the tents (0.8–1.2 m of length and 0.5–2 m above ground). We selected and measured a similar number of controls to the tents present in each quadrant.

Microhabitat Vegetation Structure

A circle of 10 m in diameter (79 m²) was marked around each tent and each control. The following variables were measured inside this area: 1. Density of *Heliconia*: every *Heliconia* stem was counted; 2. Density of trees: all the trees with a diameter at breast height (DBH) greater or equal to 10 cm were counted; 3. Diameter at breast height (DBH): the DBH of all trees within the area; 4. Distance to the closest tree: the area around the tent was divided into four equally-sized quadrants and the distance between the tent and the closest tree was measured in each. The four values obtained were then averaged for each tent and control; 5. Understory coverage at a height of 0–1 m: this variable was measured with a 2 m long aluminum pole, marked every 2 cm, which was set right on top of the soil and parallel to the plant's stem. We used a compass to establish four observation points (north, south, east, and west) located at a distance of 5 m from the aluminum pole. From these four points, we counted the number of visible marks on the pole, from 0–1 m. The values from all four locations were then averaged per plant; 6. Understory coverage at a height of > 1 m to 2 m: this variable was measured as described above; 7. Canopy coverage: four coverage measurements were taken next to the tent with a spherical convex densiometer (Model-A, Forestry Suppliers, Inc., Jackson, USA) in all four cardinal points. The four measurements obtained were averaged.

Statistical Analysis

The data on canopy coverage were normalized by an arcsine transformation (Zar, 1996). We used a Discriminant Function Analysis (DFA) to compare the data between tents and controls. The DFA stepwise also extracted the variables that best predicted the selection of a construction habitat by the bats.

RESULTS

We found 50 tents in the total area of 25 ha of secondary forest (LS = 7.1 ha; TBR = 17.9 ha), which corresponds to total density of 2 tents/ha. Tent density was higher in TBR (2.56 t/ha) than in LS (0.56 t/ha). The DFA, including all the variables, allowed the separation of both groups of plants with tents and controls ($F_{9, 92} = 6.38, P < 0.001$). These two groups were further separated; a stepwise DFA indicated significant differences between tents and controls ($F_{3, 100} = 20.19, P < 0.001$). Three main variables explained the variation between tents and controls: canopy coverage ($F_{1, 100} = 11.91, P < 0.001$), understory coverage from ground to 1 m of height ($F_{1, 100} = 21.52, P < 0.001$), and density of

TABLE 1. Result values ($\bar{x} \pm SD$) for each variable by group (tents and controls). Discriminant function analysis; probability level: * $P < 0.066$; ** $P < 0.001$

Category	n	Density of		Distance trees (m)	DAP (cm)	Coverage		% canopy coverage
		<i>Heliconia</i>	trees			0–1 m	1–2 m	
Tents	50	7.96 ± 7.88*	8.92 ± 4.82	3.30 ± 1.86	31.85 ± 29.97	39.24 ± 18.67**	28.10 ± 17.69	83.07 ± 3.33**
Control	55	17.38 ± 18.01	7.40 ± 4.37	5.37 ± 4.16	40.30 ± 30.70	59.88 ± 23.35	47.56 ± 23.93	74.93 ± 10.19

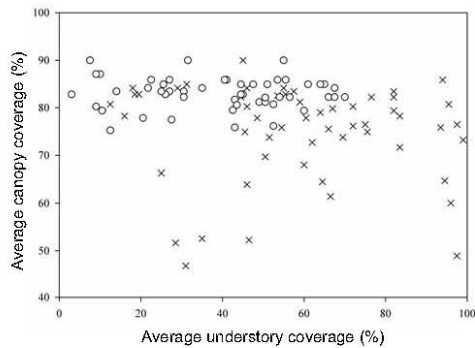


FIG. 1. Values of average canopy and understory coverage (0–1 m) of tents (o) and controls (x). Note that tents are grouped in canopy cover above 75% and understory coverage below 70%, whereas the controls are scattered across the plot

Heliconia ($F_{1,100} = 3.65$, $P < 0.06$ — Table 1). The first variable contributes the most to explaining the difference between tents and controls; more than 80% of the tents were built on leaves under 81–90% of canopy coverage, while more than half of the controls were found under a canopy coverage equal or lower than 80% (Fig. 1).

Ectophylla alba modifies leaves that tend to be less than 2 m high with low understory coverage (Fig. 1). More than half of the roosts were found in areas with less than 45% of coverage, while almost half of the controls were surrounded by denser understory vegetation with more than 55% coverage (Fig. 1).

DISCUSSION

Few studies have demonstrated that tent-roosting bats prefer certain characteristics of the leaf that will be modified. For example, *Artibeus watsoni* selected *Asterogyne martiana* palm fronds that were taller and had thicker petioles than random fronds (Stoner, 2000); *Mesophylla macconnelli* used new, thus relatively small leaves that were 2.2–4.7 m above the ground in the palm *Astrocaryum* (Foster, 1992). The authors of both cited studies speculated that these requirements might provide predator-avoidance. Our data show for the first time that tent-roosting bats exhibit specific habitat-level preferences. *Ectophylla alba* builds its roosts in areas that have significantly fewer *Heliconia* stems than average and a lower percentage of coverage at 0–1 m above the ground, but greater canopy coverage than control areas (Fig. 1). In the following, we propose

several hypotheses that might explain these preferences.

Canopy Coverage

We believe that canopy coverage is associated with the microclimatic conditions of the site where roosts are built. Wide temperature variation in temperate environments has been shown to be an important determining factor in roosting ecology in temperate bats. In tropical environments, roost temperature variation also has been shown to be a determining factor; specifically, low temperatures in the roost define the presence/absence of particular species (McNab, 1969; McManus, 1977; Avila-Flores and Medellín, 2004).

There are several potential ways in how canopy coverage may influence the microclimate in a bat tent: first, roost temperature is a product of solar radiation. Roost temperature is an important factor for daily energy balance, which might be crucial for the survival of individuals (Kunz, 1982). *Ectophylla* selects micro-habitats with a high canopy coverage, which results in reduced input of sunlight thus providing rather stable temperature conditions. Temperatures under *Ectophylla* tents fluctuate very little, with a 24 h average value of 23.33°C (SD = 0.70, $n = 22$ — B. Rodríguez-Herrera, unpublished data). Another reason that leads us to believe that canopy coverage is important is that it provides protection from mechanical damages to the tent caused by direct rainfall and wind. Even though there might be much variation, a denser canopy per unit volume is associated with less rainfall reaching the ground (Nadkarni and Sumera, 2004). For Neotropical lowlands, it has been calculated that the canopy ‘captures’ between 5–17% of the rain (Jordan and Heuveldop, 1981; Tobon-Marin, 1999).

Tent construction process is expensive, in particular regarding the time it takes, and involves more than one individual (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2006). For this reason, bats should maximize the benefits obtained from each tent. Tropical weather conditions often involve heavy rainstorms that may produce mechanical damages on the leaf blade modified into a tent by the bats, therefore reducing the average life of the roost, in turn forcing them to construct a new one.

Understory Coverage Between 0–1 m

Most tents built by white bats are found 1–2 m above the ground (Timm and Mortimer, 1976;

Brooke, 1990). In general, reduced understory coverage below this height might play a role in reducing the mechanical constraints of flight while leaving and entering the tent. While nursing the offspring, females of *Ectophylla* return to the tents up to six times each night to feed their pups (B. Rodríguez-Herrera, unpublished data). Should these bats rely mainly on using echolocation to find their tents, it may significantly decrease search cost, when the roost is not surrounded by clutter vegetation.

Another potential benefit of low understory coverage for the bats might be related to predator avoidance, since structures around the tent could facilitate the access for predators. It has been suggested that the white coloration of *Ectophylla* is in fact a cryptic character, since the bats appear darker when perching under the modified leaves, and could be confused with wasp nests (Brooke, 1990). So far, predation on tent-roosting bats has been documented only in *A. watsoni* by squirrel monkeys, *Saimiri oerstedii* (Boinski and Timm, 1985). We found evidence of predation on an *E. alba* group in a tent in TBR. On 23rd September 2005, at 06:00 h we found a dead pup on the ground under the tent and traces of blood leading up a neighboring bush. This was probably the result of an attack by capuchin monkeys, *Cebus capucinus*, a group of which was present in the area at the time of the observation. Structures around bat tents may facilitate the access to predators. On one occasion in TBR, a group of *Uroderma bilobatum* occupying a conical tent was preyed upon by a snake. Predation by the snake was possible due to a nearby branch that allowed it to get close to the bats without causing them to flee (M. Araya Fallas, personal communication).

Density of *Heliconia*

The genus *Heliconia* is present in well-lit areas such as forest edges, gaps and young secondary forests (Stiles, 1983). The bats' preference for a low density of *Heliconia* plants around the tent might be a secondary result of reduced light input in the area due to the high canopy coverage. Of the predictor variables, density of *Heliconia* had the lowest predicting power (Table 1). However, in practical terms, of the three variables that we recognize as requirements, *Heliconia* density is the easiest one to quantify visually, as 70% of the tents had fewer than 10 *Heliconia* plants around them, and in turn, just 41% of controls had the same number.

Selection Process

Ectophylla has a small distribution range, and it is restricted to the Caribbean lowlands (0–800 m a.s.l.) of Honduras, Nicaragua, Costa Rica, and eastern Panama (Timm, 1982; LaVal and Rodríguez-H., 2002; Simmons, 2005). It uses for roosting primarily secondary forests, and according to our data suitable roosting areas must show a combination of high canopy coverage and open understory. This means that roosts will not be constructed within forests of early succession stages, but in areas of more advanced succession stages.

Furthermore, *Ectophylla* is associated with five species of *Heliconia* to build its roosts, primarily using *Heliconia pogonantha* and *H. imbricata* (Brooke, 1990), and rarely uses other plant species like *Calathea* and *Ischnosiphon inflatus* (both Marantaceae — Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). We believe that the preference of *E. alba* for *Heliconia* is based on characteristics of the leaves. *Ectophylla* builds tents of a single type, the boat architecture (Timm and Mortimer, 1796); in marked contrast, *A. watsoni*, a bat with a large distributional range and a high plasticity in their repertoire of tent architectures, that includes five different types, is commonly found in the study sites (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). The flexibility of this species allows it to use more than 40 species of plants for roost construction (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007). The boat architecture preferred by *E. alba* limits suitable leaves to a few families with specific size and elongated leaf shape (Heliconiaceae and Marantaceae). The use of *H. pogonantha* and *H. imbricata* by *E. alba* may be additionally explained by mechanical characteristics like hardness of the leaf, which determines what leaf species can be bitten by the bat to build the tent. For example, the leaves of the coconut palm *Cocos nucifera* are hard and tough, and accordingly are modified only by larger tent-making bat species, like *U. bilobatum* (Timm and Lewis, 1991). Finally, *Ectophylla* selects new over old leaves (younger than 30 days — Brooke, 1990), probably because the new ones are undamaged and easier to modify.

Forest areas useful for *Ectophylla* as a habitat are found only in a relatively narrow time window of succession. A very young forest is not suitable because it lacks high canopy coverage and has too dense an understory, while a very mature one will lack a sufficient abundance of *Heliconia* plants. Therefore, for purposes of roost construction, *E. alba* selects the habitat to a specific level, type,

and stage of succession in the Central American tropical rainforests for purposes of roost construction. Probably, before anthropogenic disturbance entered its range, *E. alba* could only use forest edge (Fig. 2).

Implications for Conservation

Habitat loss and consequent populations extinctions have been identified as main threats leading to extinction in many animal groups (Ceballos and

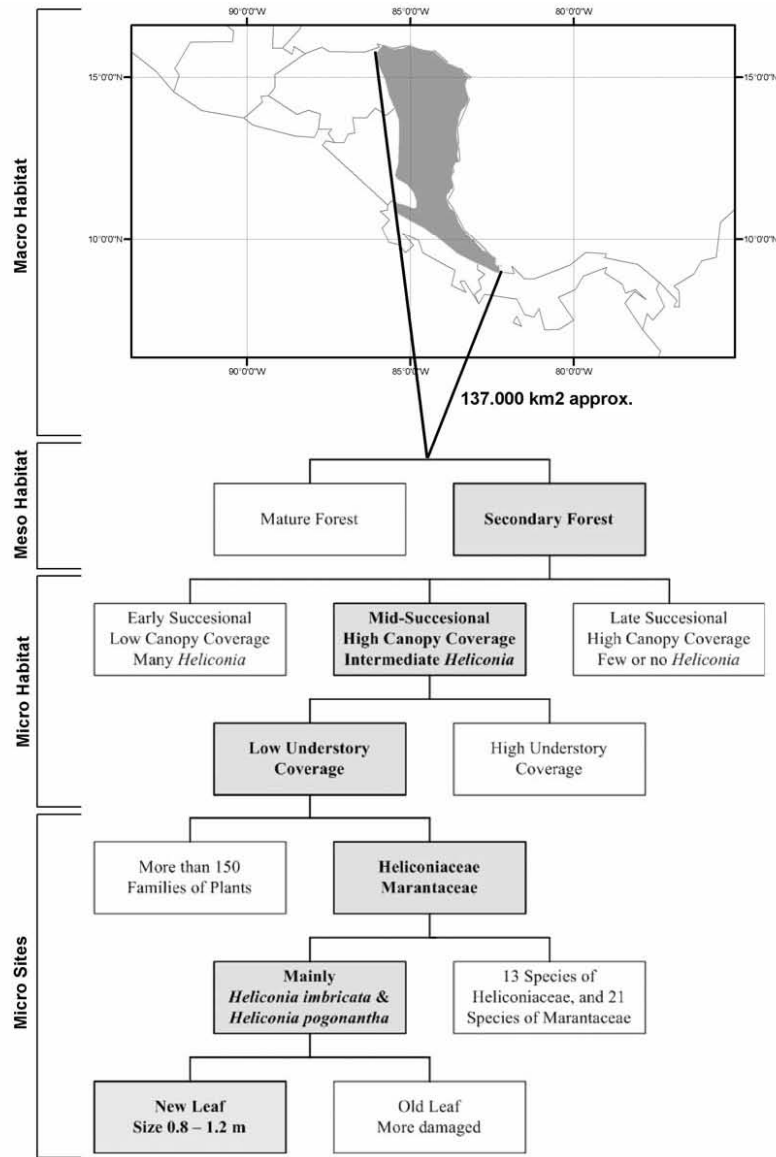


FIG. 2. Process of selection of habitat by *E. alba*, from high to low spatial scale. The chosen option is marked in grey

Ehrlich, 2002), including bats. The protection of adequate habitat is therefore a conservation priority, both in temperate and tropical areas (Kunz and Lumsden, 2003; Racey and Entwistle, 2003). In recent years, researchers have sought to identify the characteristics of bat roosts and the desired habitat conditions with a conservation perspective (Fenton, 1997; Aguirre *et al.*, 2003; Evelyn and Stiles, 2003; Avila-Flores and Medellín, 2004).

Any reduction in a species distribution range increases the extinction risk (Ceballos and Ehrlich, 2002). The abundance of *Ectophylla* tents in secondary growth is greater than in primary forest (Brooke 1990), and in terms of conservation, secondary forest species are rarely considered to be threatened. Nevertheless, our results provide information at a finer grained resolution, and therefore allow us to better reflect on the local distribution of the species and its high vulnerability to extinction.

In an evaluation of the conservation status of Mesoamerican bat species, Arita and Ortega (1998) considered *Ectophylla* to represent a special conservation category due to its restricted distribution, its dependence on *Heliconia* plants and for belonging to a monotypic genus. Furthermore, so far it seems to be specialized to feeding solely on a single species of fig, *Ficus colubrinae* (Brooke, 1990). We add to these vulnerabilities that within its small geographic distribution area, the preferred habitat is strongly restricted by the age of the forest. Most disturbance in rainforests is in the form of extensive, complete deforestation for agricultural uses (Uhl *et al.*, 1988; Thomlinson *et al.*, 1996), and clearly in each type of disturbance the biotic processes and forest function vary widely (Myer, 2004). For these reasons, disturbed forests cannot be integrated within a single category; and abandoned plantations, landslides, post-timber extraction forest tracts, abandoned pastures, old fields, etc., have very different implications for ecosystem function and for particular species. *Ectophylla alba* seems to be highly restricted in its habitat use to a specific age range of the forests that present particular characteristics with respect to forest structure. How ephemeral these conditions are at the landscape scale is a matter of ongoing research, but clearly this species will face increasingly more severe extinction threats if the matrix of forest continues to decrease. An evaluation of population status as well as a detailed modeling effort on the availability of their habitat niche across its distribution range are urgently needed.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to express our gratitude to J. Arroyo-Cabrales, K. Barquero Villalobos, C. Equihua, E. Kalko, R. Sánchez Talavera and three anonymous reviewers for their comments. D. McClearn, Organization for Tropical Studies (OTS), and C. Chavarría Vargas, Tirimbina Biological Reserve, provided assistance and access. We thank the Ministry of Environment and Energy (MINAE) and the National System of Conservation Areas (SINAC) for providing research permits. Rodríguez-Herrera was financed in part by the American Society of Mammalogists' Latin American Student Award, Organization for Tropical Studies, La Tirimbina Biological Reserve, The Rufford Foundation (Small Grants for Nature Conservation), and Scott Neotropical Fund of the Cleveland Metroparks Zoo and Cleveland Zoological Society. This paper is a contribution of the Association for the Conservation of Bats of Costa Rica and Bioconciencia, and is contribution number 17 of the Wildlife Trust Alliance.

LITERATURE CITED

- AGUIRRE, L. F., L. LENS, and E. MATTHYSEN. 2003. Patterns of roost use by bats in a neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation*, 111: 435–443.
- ARITA, H. T., and J. ORTEGA. 1998. The middle American bat fauna: conservation in the Neotropical-Nearctic border. Pp. 295–308, *in* Bat biology and conservation (T. H. KUNZ and P. A. RACEY, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 365 pp.
- AVILA-FLORES, R., and R. A. MEDELLIN. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. *Journal of Mammalogy*, 85: 675–687.
- BOINSKI, S., and R. M. TIMM. 1985. Predation by squirrel monkeys and double-toothed kites on tent-making bats. *American Journal of Primatology*, 9: 121–127.
- BROOKE, A. P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal of Zoology* (London), 221: 11–19.
- CEBALLOS, G., and P. R. EHRlich. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*, 296: 904–907.
- DECHMANN, D. K. N., E. K. V. KALKO, and G. KERTH. 2004. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolium* roosts in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 1037–1050.
- EVELYN, M. J., and D. A. STILES. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Artibeus intermedius*) in fragmented Neotropical forest. *Biotropica*, 35: 405–418.
- FENTON, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy*, 78: 1–14.
- FOSTER, M. S. 1992. Tent roosts of Macconnell's bat (*Vampyressa macconnelli*). *Biotropica*, 24: 447–454.
- HARTSHORN, G. S., and B. E. HAMMEL. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pp. 73–89, *in* La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest (L. A. MCDADE, K. S. BAWA, H. A. HESPENHEIDE, and G. S. HARTSHORN, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, 486 pp.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life zone ecology. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica, 206 pp.
- IUCN 2006. 2006 IUCN red list of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>.

- JORDAN, C. F., and J. HEUVELDOP. 1981. The water budget of an Amazonian rain forest. *Acta Amazonica*, 11: 87–92.
- KALCOUNIS, M. C., and R. M. BRIGHAM. 1998. Secondary use of aspen cavities by tree-roosting big brown bats. *Journal of Wildlife Management*, 62: 603–611.
- KERTH, G., K. WEISSMANN, and B. KONIG. 2001. Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteini*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia*, 126: 1–9.
- KUNZ, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1–55, in *Ecology of bats* (T. H. KUNZ, ed.). Plenum Press, New York, 425 pp.
- KUNZ, T. H., and L. F. LUMSDEN. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3–89, in *Bat ecology* (T. H. KUNZ and M. B. FENTON, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, 779 pp.
- KUNZ, T. H., M. S. FUJITA, A. P. BROOKE, and G. F. MCCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among neotropical and paleotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 2: 57–78.
- LAVAL, R. K., and B. RODRÍGUEZ-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, 320 pp.
- LEWIS, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy*, 76: 481–496.
- MCDADE, L. A., and G. S. HARTSHORN. 1994. La Selva Biological Station. Pp. 6–14, in *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest* (L. A. MCDADE, K. S. BAWA, H. A. HESPENHEIDE, and G. S. HARTSHORN, eds.). University of Chicago Press, Chicago, 486 pp.
- MCMANUS, J. J. 1977. Thermoregulation. Pp. 281–292, in *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II* (R. J. BAKER, J. K. JONES, JR., and D. C. CARTER, eds.). Special Publications, Museum Texas Tech University, 13: 1–364.
- MENNER, B. K. 1969. The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 31: 227–268.
- MYSTER, R. W. 2004. Post-agricultural invasion, establishment, and growth of neotropical trees. *Botanical Review*, 70: 381–402.
- NADKARNI, N. M., and M. M. SUMERA. 2004. Old-growth forest canopy structure and its relationship to throughfall interception. *Forest Science*, 50: 290–298.
- RACEY, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57–104, in *Ecology of bats* (T. H. KUNZ, ed.). Plenum Publishing Co., New York, 425 pp.
- RACEY, P. A., and A. C. ENTWISTLE. 2003. Conservation ecology of bats. Pp. 680–744, in *Bat ecology* (T. H. KUNZ and M. B. FENTON, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, 779 pp.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B., R. A. MEDELLÍN, and M. GAMBARÍOS. 2006. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, 8: 557–560.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B., R. A. MEDELLÍN, and R. M. TIMM. 2007. Murciélagos Neotropicales que acampan en hojas: Neotropical tent-roosting bats. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, 178 pp.
- SEDGELEY, J. A. 2001. Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand. *Journal of Applied Ecology*, 38: 425–438.
- SEDGELEY, J. A., and C. F. J. O'DONNELL. 1999. Roost selection by the long-tailed bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in temperate New Zealand rainforest and its implications for the conservation of bats in managed forests. *Biological Conservation*, 88: 261–276.
- SIMMONS, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529, in *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*, 3rd edition (D. E. WILSON and D. M. REEDER, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, 743 pp.
- STILES, F. G. 1983. *Heliconia latispatha* (Platanillo, wild plantain). Pp. 249–251, in *Costa Rican natural history* (D. H. JANZEN, ed.). The University of Chicago Press, Chicago, 816 pp.
- STONER, K. E. 2000. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 151–157.
- THOMAS, D. W., and S. D. WEST. 1989. Sampling methods for bats. USDA Forest Service. Technical Report, PNW GTR 234.
- THOMLINSON, J. R., M. I. SERRANO, T. D. LOPEZ, T. M. AIDE, and J. K. ZIMMERMAN. 1996. Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936–1988). *Biotropica*, 28: 525–536.
- TIMM, R. M. 1982. *Ectophylla alba*. *Mammalian Species*, 166: 1–4.
- TIMM, R. M., and S. E. LEWIS. 1991. Tent construction and use by *Uroderma bilobatum* in coconut palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206: 251–260.
- TIMM, R. M., and J. MORTIMER. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecology*, 57: 385–389.
- TOBON-MARIN, C. 1999. Monitoring and modelling hydrological fluxes in support of nutrient cycling studies in Amazonian rain forest ecosystems. *Tropenbos*, Wageningen, Series 17, 162 pp.
- UHL, C., R. BUSCHBACHER, and E. A. S. SERRAO. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76: 663–681.
- WILLIS, C. K. R., and R. M. BRIGHAM. 2005. Physiological and ecological aspects of roost selection by reproductive female hoary bats (*Lasiurus cinereus*). *Journal of Mammalogy*, 86: 85–94.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*, 3rd edition. Prentice Hall, New York, 662 pp.

Received 17 September 2007, accepted 11 January 2008

CAPITULO 3

La construcción del refugio e implicaciones en el sistema de apareamiento de *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae).

BERNAL RODRÍGUEZ-HERRERA¹

¹*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P 70-275, México D. F. 04510, México. E-mail: bernalr@racsaco.cr*

Resumen

En el mundo se han registrado 22 especies de murciélagos que usan como refugio hojas que ellos modifican, conocidas como “tiendas”. Se ha sugerido que el sistema de apareamiento de estas especies es una poliginia basada en la defensa de un recurso, la tienda, suponiendo que los machos las construyen. El objetivo de este trabajo fue determinar si en *Ectophylla alba* los machos construyen los refugios para tener acceso a las hembras. Además medí la disponibilidad temporal de las hojas (*Heliconia*) que usa esta especie para construir sus refugios, así como el efecto de los murciélagos sobre la planta. El sitio de estudio fue la Reserva Biológica La Tirimbina, Sarapiquí, Costa Rica. Durante 53 semanas conté las tiendas de *E. alba* presentes en 9 ha. Con una cámara de video y luces infrarrojas filmé parte de la construcción de tiendas. Para medir el promedio de vida de las tiendas y las hojas sin modificar marqué y revisé semanalmente el deterioro de la lámina foliar. Tanto las hembras como los machos presentan la capacidad de modificar las hojas, por lo que la construcción no debe verse como un mecanismo de selección de pareja. Los refugios presentan un alto costo en tiempo y esfuerzo, por lo que los murciélagos maximizan su uso. Las modificaciones que producen los murciélagos en las hojas reducen considerablemente la vida de las mismas.

Introducción

El grupo de los murciélagos es uno de los más diversos entre los mamíferos, no solamente en riqueza de especies sino también ecológicamente. Explotan gran variedad de tipo de alimentos, su distribución es prácticamente cosmopolita, y con gran variedad de estructuras sociales. Su diversidad se extiende a los refugios utilizados, ya que pueden encontrarse por ejemplo en cuevas, troncos huecos, hendiduras, espacios bajo piedras, edificaciones y hojas enrolladas, entre otros. Sin embargo, a diferencia de otros grupos de mamíferos como roedores y carnívoros, donde muchas especies construyen sus madrigueras, la gran mayoría de los murciélagos utilizan como refugios sitios pre-existentes, y pocos presentan la conducta de construir su refugio (Kunz y Lumsden 2003).

En el mundo se han registrado sólo 24 especies de murciélagos (2% del total de especies) que pueden modificar el ambiente y construir su propio refugio. De éstas, 22 usan hojas de plantas tropicales que han sido modificadas para utilizarse como refugios, a los que se les conoce como “tiendas” o “carpas”. Diecisiete de estas especies están presentes en el neotrópico y pertenecen a la Familia Phyllostomidae, el resto son Paleotropicales (Kunz *et al.* 1994, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

En muchos vertebrados se observa que los animales invierten tiempo y esfuerzo en construir y mantener su refugio. Estos brindan protección a los individuos de las inclemencias del clima y depredación, son lugares para la crianza y brindan oportunidades para el apareamiento, por lo que existe una estrecha relación entre la calidad de los refugios y el éxito reproductivo del individuo (Alcock 2001, Morrison y Morrison 1981, Dechmann *et al.* 2005).

En algunos casos las hembras son las encargadas de construir el refugio, pero en otras los machos también participan e invierten en distintos servicios en el cuidado parental para mantener a las hembras a su lado (Dawkins 1976). Más aún,

la construcción del refugio por parte del macho se puede ver como una extensión fenotípica del mismo, que está bajo selección de las hembras (Dawkins 1999).

En las especies que utilizan tiendas, se ha sugerido que el sistema de apareamiento es una poliginia basada en la defensa de un recurso, la tienda (Brooke 1990, Kunz *et al.* 1994, Balasingh *et al.* 1995 Kunz y McCracken, 1996, Storz *et al.* 2000, Kunz y Lumsden, 2003, Chaverri y Kunz, 2006). La idea generalmente aceptada es que los machos construyen las tiendas, y las hembras seleccionan al macho debido a algunas características de las mismas y por su capacidad de defenderlas de otros machos (Balasingh *et al.* 1995, Kunz y McCracken 1996, Kunz y Lumsden 2003).

Esto únicamente se ha comprobado en el zorro volador *Cynopterus sphinx*, donde los machos son los responsables de la construcción de la tienda, ellos la defienden de otros machos y así son seleccionados por las hembras (Balasingh *et al.* 1995). Sin embargo, hasta muy recientemente en los murciélagos neotropicales nunca se había observado la construcción de la tienda; lo único que se tenía era evidencia indirecta. Chaverri y Kunz (2006) usando telemetría determinaron que un macho de *Artibeus watsoni* se mantuvo en el mismo sitio por 30 minutos, al día siguiente encontraron en ese lugar una tienda nueva. El conocer la identidad de los individuos que construyen los refugios va a ayudar a entender las conductas en los sistemas de apareamiento de las especies y el papel que juega el proceso de construcción de la tienda en la selección de la pareja (Dechmann *et al* 2005).

Recientemente, Rodríguez-Herrera *et al.* (2006), como parte de esta investigación, publicaron la primera observación directa de la construcción de una tienda de un murciélago neotropical, *Ectophylla alba*. *E. alba* es de color blanco, pesa entre 6 y 9 gramos, se distribuye en las tierras bajas del Sur de la costa caribeña de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y el noreste de Panamá (LaVal y Rodríguez-H 2002, Simmons 2005). Esta especie solamente se refugia en tiendas y se han registrado 7 especies de plantas que modifica siempre en forma de bote

invertido (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007), pero la gran mayoría de los refugios son hechos en *Heliconia imbricata* y *H. pogonantha* (Timm y Mortimer 1976, Brooke 1990, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Presenta requerimientos muy específicos en el micro hábitat donde construye sus refugios, con un proceso de selección a distintas escalas espaciales, lo que hace que su ya pequeña distribución teórica se reduzca aún más a niveles locales (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008).

En Costa Rica, se presentan partos en abril y septiembre (Brooke 1990) y su sistema de apareamiento se ha clasificado como “macho solitario con un grupo múltiple de hembras” (McCracken y Wilkinson 2000). Dado que estos grupos se forman después de que han ocurrido los nacimientos, se ha sugerido que presenta *estro post parto* (Brooke 1990).

El objetivo general de este trabajo fue documentar aspectos ecológicos de la construcción de los refugios. Me interesó conocer si eran los machos, las hembras o ambos, los que contruyen los refugios; si existe una relación entre la producción de tiendas y la época de apareamientos, cuál es el tiempo promedio que una hoja puede utilizarse como refugio y si la modificación de la hoja como tienda afecta su longevidad. Puse a prueba la hipótesis general de que la construcción de la tienda está asociada con el sistema de apareamiento, donde los machos construyen las tiendas y las hembras las utilizan como una señal directa para seleccionarlos. Mi predicción fue que el número de tiendas durante el año, iba a ser mayor durante las dos épocas de apareamiento, en caso de que los machos construyan tiendas para atraer las hembras y copular con ellas.

Métodos

Área de estudio

El estudio lo realicé de julio del 2005 a diciembre del 2007 en la Reserva Biológica La Tirimbina, Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica (10° 24' N, 84° 07' W). La precipitación promedio anual del área es de 3900 mm (McDade y Hartshorn 1994), la altitud es de 150 msnm y la zona de vida es bosque lluvioso (Holdridge 1967).

Producción anual de tiendas

Para probar si existe una relación entre la densidad de tiendas y las épocas de apareamiento al año, realicé un experimento natural. De julio del 2005 a agosto del 2006 (53 semanas), marqué y conté semanalmente las tiendas de *E. alba* presentes en 7 hectáreas de bosque secundario y 2 hectáreas de plantación de cacao (*Theobroma cacao*) abandonada por más de 30 años. Clasifiqué las tiendas en presentes (total de tiendas), tiendas nuevas y “muertas” (determiné una tienda muerta cuando más de la mitad de la lámina foliar se secaba o caía). Estos datos también me sirvieron para medir la vida útil de una tienda y la frecuencia con que los murciélagos las construyen.

Observación directa de la construcción

Para observar el proceso de la construcción de la tienda y determinar cómo y quién la construye, previamente marqué individuos con bandas metálicas enumeradas de 2.9 mm (Porzana Ltd), las hembras en el antebrazo derecho y los machos en el izquierdo. Los animales los capturé con una trampa horizontal de tela de mosquitero, que no dañaba la tienda ni los murciélagos, logrando además capturar a los grupos completos presentes en cada tienda. A cada individuo le tomé los siguientes datos: peso, sexo, estado reproductivo, longitud del antebrazo, tejido del ala para estudios posteriores que determinen el parentesco de los individuos.

Dado que ésta especie demora más de una noche construyendo el refugio (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006), durante el día revisé las hojas para encontrar alguna tienda en proceso de construcción. Cuando encontraba alguna, medía el largo de los cortes y el ángulo de la hoja con respecto al suelo. Esa misma noche filmaba de 17:00 a 05:30 del día siguiente con una cámara Sony HandyCam DCR-HC42 y luces infrarrojas modelo IRLamp6 (Wildlife Engineering) a una distancia de 4 a 6 m de la hoja, enfocando la imagen en la parte inferior de la hoja, justamente donde se ubican los murciélagos cuando están usando las tiendas.

Disponibilidad temporal de las hojas para ser utilizadas por los murciélagos y el efecto de la construcción sobre la planta.

Para medir el tiempo promedio que dura una hoja en las condiciones requeridas por los murciélagos para modificarlas (sin ningún tipo de daño en la lámina foliar) y a su vez medir el tiempo promedio de vida de una hoja si no es modificada como tienda, marqué entre febrero y abril del 2006, 30 hojas nuevas (abiertas esa misma semana) presentes en las 9 hectáreas del estudio. Revisé cada semana las hojas para documentar daños mecánicos como cortes en la lámina foliar o daños ocasionados por herbivoría. Por observaciones preliminares, determiné que los murciélagos no escojen hojas para construir las tiendas con estos tipos de daños. Determiné una hoja como muerta con el mismo criterio que con las tiendas, explicado anteriormente.

Comparé los resultados del tiempo de vida de la hoja con los del tiempo de vida de las tiendas. Para el análisis utilicé una prueba de t. Primero comparando los datos crudos de la duración de las tiendas contra los datos de la duración de las hojas sin modificar y luego las hojas sin modificar contra las tiendas pero sumándole a cada dato de las tiendas 14 semanas. Esto lo hice suponiendo que los murciélagos modificaron la hoja cuando ya tuviera 14 semanas de abierta, el cual es el tiempo promedio que la hoja se mantiene en buen estado.

Resultados

Producción anual de tiendas y observación directa de la construcción

Durante el tiempo del estudio marqué en total 98 individuos, 44 machos adultos, 6 subadultos y 48 hembras adultas. Todos los individuos fueron capturados dentro del área del censo y sus alrededores. El número de individuos presentes en el área del censo varió durante las 53 semanas, pero en promedio siempre hubo dos grupos presentes.

Se ha sugerido que *E. alba* presenta un estro post parto, ya que los machos están con los testículos escrotados entre las semanas 18 y 44 del censo, es decir, en abril y septiembre (Brooke 1990). Durante estas semanas del estro no se observó ningún incremento en la producción de tiendas, por lo que no se cumplió la predicción. Mis datos muestran que la tasa de producción de tiendas se mantiene constante a lo largo de todo el año, en alrededor de una tienda nueva cada 5-7 semanas (Fig. 1). El mayor número de tiendas encontradas se presentó en el mes de julio, posiblemente porque en este mes hubo seis grupos ocupando el área.

Realicé un esfuerzo de 160 horas de video para filmar el proceso de construcción. En cinco tiendas logré filmar por algunos minutos individuos modificando la hoja (Tabla 1). Sin embargo en la mayoría de las noches de filmación los murciélagos no llegaron a la tienda, o si lo hicieron no modificaron la hoja.

Todas las hojas que los murciélagos comenzaron a modificar eran hojas con pocos días de abiertas, sin daños en la lámina y con un ángulo mayor a 45° con respecto al suelo. Además, en éstas se podían observar grupos de pequeños agujeros que iban del borde de la lámina foliar hacia la vena central. Yo supongo que esos pequeños agujeros son las señales que dejan los murciélagos al aterrizar en el borde de la hoja y luego caminar por el envés de la hoja hasta la nervadura central, que es el sitio en el que inician la construcción de la tienda. En todas las construcciones observadas y grabadas, se presentó el mismo patrón de

modificación descrito por Rodríguez-Herrera *et al.* (2006). Los murciélagos empiezan a modificar la hoja por debajo, haciendo agujeros primero con los dientes, y después los van agrandando con las patas y los pulgares, además van quebrando la hoja jalándola hacia abajo con los pulgares.

Tabla 1. Observaciones directas del proceso de construcción

Tienda	Fecha (2006)	Longitud/ángulo de hoja	Longitud cortes	Período video	Sexo	Período Ocupación
		(cm)	(cm)	horas		
A	08/09/2005		11	01:00 05:30	-	13/09 11/10/05
	08/09/2005			17:30 5:30	H	
B	10/02/2006			17:30 06:00	-	23/04 25/04/06
	11/02/2006			17:30 06:00	-	
C	28/02/2006	97 75°	4.7 7.0	17:30 00:30	-	22/03 06/04/06
	01/03/2006		16.7 19.0	17:30 20:00	-	
	12/03/2006			17:30 06:00	-	
	15/03/2006			17:30 06:00	-	
	21/03/2006			17:30 06:00	H1 H2	
D	01/03/2006	84 70°	34	17:30 06:00	?	
E	09/03/2006	103 65°	18 18	17:30 06:00	-	
	16/03/2006			17:30 06:00	-	
F	05/04/2006		43 44	17:30 05:30		16/04 15/05/06
	12/04/2006			17:30 05:30	H	
G	20/09/2006			17:30 05:30	M	22-09 23-09/06

A continuación se describen con mayor detalle las observaciones y grabaciones que se hicieron en cada una de las tiendas:

Tienda A: Fue la primera observación directa en el mundo de la construcción de tienda por un murciélago neotropical. En la primera noche un macho se perchó en la tienda pero no la modificó. En las primeras horas de la segunda noche una hembra preñada modificó la hoja, para más detalles referirse a Rodríguez-Herrera *et al.* (2006).

Tienda B: Durante ambas fechas de observación llegaron dos individuos: una hembra y un individuo sin marcar, pero ninguno modificó la hoja. Esta hoja fue convertida en tienda en algún momento entre el 11 y el 28 de febrero de 2006. Lamentablemente durante este periodo no hice observaciones.

Tienda C: El 1 de marzo después de las 20:00 hrs, justo cuando ya no estaba filmando, los murciélagos aumentaron el corte de la hoja en 12 cm. El 12 de marzo no llegó ningún murciélago. El 14 de marzo los murciélagos llegaron y se fueron sin modificar la hoja. Entre el 15 y 18 de marzo, el corte aumentó 11 cm hacia la punta de la hoja y, el 20 de marzo 7 cm hacia la base. El 21 de marzo dos hembras modificaron la hoja de la misma forma descrita por Rodríguez *et al.* (2006), incluso una hembra estuvo modificandola aún en presencia de un macho perchado en hoja. El 22 de marzo la tienda estaba ocupada por 5 individuos. La tienda fue usada hasta el 6 de abril, fecha en que capturé los individuos, y que la tienda ya estaba en mal estado.

Tienda D: A las 3:56 hrs del 1 de marzo llegó un murciélago que se mantuvo por 9 minutos dentro de la tienda realizando algunas perforaciones. Además, dedicó 4 minutos a realizar agujeros que les sirven para aterrizar descritos en Rodríguez-Herrera *et al.* (2006). El murciélago no estaba marcado, por lo que no pude determinar el sexo. Esta tienda no fue ocupada, abandonaron la construcción.

Tienda E: La noche del 11 de marzo aumentaron el corte en 14 cm hacia la base de la hoja y el 16 de marzo no llegó ningún individuo. No volvieron a ocupar esta tienda.

Tienda F: La hoja se abrió el 6 de marzo. Los cortes que tenía la hoja fueron hechos en algún momento durante 5 días antes del 5 de abril, esa fecha filmé pero no llegó ningún individuo. El 12 de abril observé una hembra modificando por pocos segundos la hoja. La tienda fue ocupada desde el 16 de abril hasta el 15 de junio.

Tienda G: Estaba casi terminada cuando la encontré el 20 de septiembre. Esa noche a las 18:00 hrs bajo una fuerte lluvia, llegó un macho que se mantuvo 10 minutos acicalándose, pero no modificó la hoja. Esa misma noche a las 04:23 hrs otro macho (no puedo saber si es el mismo o no), se acicaló por dos minutos, después modificó la hoja por 5 minutos haciendo puntos de aterrizaje, en este momento otro individuo sobrevoló la hoja. El macho se acicala 2 minutos más y trabaja otros dos minutos, luego abandona la tienda. La tienda fue ocupada por un día.

Disponibilidad temporal de las hojas para ser utilizadas por los murciélagos, y el efecto de la construcción sobre la planta.

Las hojas que no son modificadas presentan cortes transversales en la lámina foliar en promedio a las 14 semanas de abiertas (± 9.8) (N=28). Estos cortes son daños mecánicos posiblemente debidos a la acción del viento y/o la caída de ramas sobre las hojas. A partir de este momento (cuando la hoja tiene algún corte), deja de ser un recurso disponible para que los murciélagos la modifiquen como refugio.

El promedio de vida de una tienda es de 7.5 semanas (± 5.8) (N=32). Este tiempo es significativamente diferente al tiempo de vida de una hoja sin modificar, el cual se extiende en promedio a 61.5 semanas (± 32.3) (N=28) ($t = 9.28$, $df = 58$, $p < 0.00001$).

Inclusive, si sumamos a cada tienda la edad a la que la hoja se daña y no esta disponible para ser modificada (14 semanas), la duración entre tiendas y hojas sin modificar sigue siendo significativamente diferente ($t = 6.88$, $df = 58$, $p < 0.0001$). La modificación de la hoja como tienda tiene un efecto negativo muy fuerte sobre la vida media de la hoja.

Discusión

Construcción del refugio e implicaciones en el sistema de apareamiento

Previo a esta investigación, solo había en el mundo dos especies reportadas de murciélagos con observaciones de construcción de refugios. En ambas especies, los machos son los responsables de las construcciones. En *Lophostoma silvicolum* (Phyllostomidae), el macho excava el refugio en termiteros de la especie *Nasutitermes corniger*. Dentro de cada agujero de termitero, el macho forma grupos con varias hembras subadultas o adultas y juveniles (Dechmann *et al.* 2005). El macho construye y defiende el refugio. Los machos de mayor tamaño son los que logran formar y defender un grupo de hembras y son padres genéticos del 46% de las crías presentes (Dechmann *et al.* 2005). La otra especie reportada es el zorro volador *Cynopterus sphinx* (Pteropodidae). En este murciélago los machos construyen tiendas en *Vernonia scandens* y *Polyalthia longifolia*. Estos machos marcan las tiendas con saliva y las defienden de otros machos, y al igual que en *L. silvicolum* forman harenes (Balasingh *et al.* 1995).

El sistema de apareamiento de *L. silvicolum* y de *C. sphinx* ha sido clasificado como una poliginia por defensa de un recurso, siendo el recurso el refugio que los machos construyen. De igual forma, el sistema de apareamiento de *E. alba* ha sido reportado en la literatura como “macho solitario con un grupo múltiple de hembras”, sugiriéndose también una poliginia por defensa de un recurso (Brooke 1990, McCracken y Wilkinson 2000). Sin embargo, mis resultados demuestran que el sistema de apareamiento de *E. alba* no es igual al de las especies anteriores. Las observaciones de hembras construyendo refugios, reportadas en el presente

estudio, confirman que las hembras tienen la capacidad de modificar las hojas, y que la construcción no es una actividad exclusiva de los machos.

En *E. alba* la construcción involucra más de un individuo. Inclusive, luego de ocupada la tienda, distintos individuos hacen modificaciones en diferentes noches mejorando la calidad de la tienda (Rodríguez-Herrera, datos sin publicar). La observación de un macho modificando la hoja, fortalece la idea de que en la construcción participan ambos sexos de cada grupo por lo que la construcción de la tienda no puede verse como una proyección fenotípica de un solo individuo.

El tiempo que los murciélagos tardan en construir la tienda varía de varias noches hasta semanas. Esto depende de la intensidad con que trabajen los individuos; en ocasiones pasan varias noches sin modificar la hoja y también posiblemente influye el número de individuos que participen en la construcción. Supongo que la intensidad del esfuerzo de trabajo, dependerá de la urgencia que tenga el grupo de cambiarse a una nueva tienda.

Los videos muestran que el proceso de la construcción es costoso en términos de tiempo ya que la modificación de la hoja es lenta. Esto le da un alto valor al refugio y posiblemente esta es una razón por la que los murciélagos tratan de extender al máximo los beneficios que el refugio les brinda. Entre los beneficios que se han mencionado de usar tiendas están la protección contra inclemencias del clima (lluvia, radiación solar), evitar parasitismo y depredación (Timm 1987, Kunz *et al.* 1994).

Es posible que la conducta de construir el refugio entre varios individuos haya sido seleccionada evolutivamente por selección de parentela, en un sistema donde los individuos del grupo presentan un parentesco, comparten los costos de la construcción y obtienen su beneficio (la tienda). Sí los machos son padres de las crías, al participar de la construcción de la tienda brindan un beneficio directo a la cría, aumentando las posibilidades de su sobrevivencia y de ésta forma se

incrementan su adecuación. En *Ectophylla*, las madres dejan a las crías en las tiendas mientras forrajea, las crías pasan ininterrumpidamente en la tienda entre 3 y 4 semanas antes de volar, por lo que tener un sitio seguro es vital para ellas.

Otra opción, si no hay parentesco entre los individuos del grupo, es que la conducta de construir el refugio entre varios individuos sea una conducta cooperativa (ver Clutton-Brock 2002), donde los individuos construyen las tiendas, aumentando directamente el éxito reproductivo de otros miembros del grupo (al menos de las hembras), pero a su vez las tiendas les traen beneficios directos propios y a mayor plazo aumentan su éxito reproductivo.

Si un murciélago construye la tienda solo, el costo sería muy alto. Evidentemente todo el tiempo que el individuo invierte en la búsqueda de la hoja adecuada en las condiciones micro hábitat adecuado y el tiempo que dura modificando la hoja, es tiempo que no está forrajeando y que está expuesto a ser depredado. Estos costos se diluyen si participa más de un individuo. Especulo que la reducción de éstos costos puede ser entre otras, una razón para que esta especie tenga un número mínimo de individuos que se agrupan en las tiendas.

Como parte de esta investigación, también estudié la estructura social y las conductas nocturnas en el refugio. Además, recolecté tejidos de los grupos que nos permitirán en un futuro realizar análisis genéticos para establecer si se presenta parentesco entre los miembros de los grupos. De esta forma se aclararán cuál es y cómo funciona el sistema de apareamiento de esta especie.

Disponibilidad temporal de la hoja para ser utilizada por los murciélagos

El tiempo que usa un murciélago el refugio, también llamado “fidelidad” al refugio, es inversamente proporcional a su disponibilidad (Lewis 1994). Por lo tanto, los murciélagos que usan cuevas no las abandonan fácilmente, ya que encontrar otra cueva puede ser difícil, pero los murciélagos que usan tiendas se supone que tienen mayor disponibilidad de recursos, por lo que se predice que serán menos

fieles al refugio, además que el refugio es menos duradero. Sin embargo los datos del censo muestran que *E. alba* tiene una alta fidelidad a la tienda que usa. Especulo que esto se debe a que el costo de construir el refugio es alto, pero también a que el recurso es limitado. Las hojas son abundantes, pero las que presentan los requerimientos que la especie demanda no lo son tanto (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008).

En una escala espacial mayor, *E. alba* utiliza bosques secundarios posiblemente porque la densidad de *Heliconia* es mayor en estos (Brooke 1990). Las hojas que modifican deben estar en un micro-hábitat muy específico, deben presentar alto porcentaje de cobertura de dosel y un sotobosque abierto entre 0 y 1 m (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008). Este murciélago utiliza principalmente dos especies de *Heliconia*, con hojas que tengan menos de 30 días y miden entre 0.8 y 1.2 m de longitud (Brooke 1990).

Durante el año del censo, observé que todas las hojas usadas por los murciélagos para convertirlas en tiendas nuevas presentaron una lámina foliar en perfectas condiciones, sin cortes transversales y sin ningún tipo de herbivoría u otro daño. En estas condiciones, sin daños, las hojas nuevas de *Heliconia* duran en promedio 14 semanas después de abiertas. Después de este tiempo, las hojas presentan cortes transversales ocasionados posiblemente por factores mecánicos como el viento, lluvia u objetos que caen sobre ellas.

Por lo tanto la disponibilidad de hojas para que ser modificadas por los murciélagos está limitada no sólo espacialmente, donde hay una preferencia de habitat a distintas escalas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008), sino también está limitada por características propias de las hojas como tamaño y especie de la misma, y por último también temporalmente, ya que las hojas idóneas cambian de condiciones con el transcurso del tiempo.

Estas condiciones específicas hacen que se incremente el valor del refugio y a su vez la fidelidad al mismo. Durante un año de censo, observé que los murciélagos por lo general construyen una nueva tienda cada vez que se deteriora la que están usando, y raramente abandonan una tienda en buen estado. Cuando esto sucede posiblemente sea por algún intento de depredación que los hace huir y cambiar de refugio. La depredación en las tiendas ha sido documentada en varias especies de murciélagos incluyendo a *E. alba* (Boinski y Timm 1985, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007; Rodríguez-Herrera *et al.* 2008).

Efecto de la tienda sobre la planta

Cholewa *et al.* (2001) examinaron la anatomía vascular de las hojas de *Heliconia pogonantha* para explorar si se mantiene el flujo de agua dentro de la lámina foliar a pesar de los cortes de los murciélagos. Ellos concluyen que estas hojas presentan un sistema de pequeñas venas transversas que mantienen el flujo de agua aún con cortes, disminuyendo el efecto del daño sobre la hoja. A pesar de esta adaptación fisiológica de la planta, el promedio de tiempo que dura una tienda es ocho veces menor que la longevidad de una hoja sin modificar. Inclusive suponiendo que estas hojas fueron modificadas cuando presentaban 14 semanas de abiertas.

Desde el punto de vista de los murciélagos, Cholewa *et al.* (2001) especulan que el usar plantas que no se deterioren con los cortes de las tiendas puede ser un aspecto clave en la evolución de esta conducta. Pero al menos en las plantas que usa *Ectophylla*, efectivamente los murciélagos al construir la tienda, reducen en un 88% la vida promedio normal de la hoja, causando un efecto negativo al menos a nivel de hoja para la planta.

Desde el punto de vista de la planta, el efecto de la construcción podría ser altamente negativo y costoso, si se considera que en algunas de las plantas, los murciélagos modifican hojas de la misma planta consecutivamente (Rodríguez-Herrera obs. pers.).

Dada la adaptación fisiología que presenta esta planta, posiblemente la causa principal del deterioro de la hoja no es el corte como tal, sino que el tejido muere debido a la contaminación por patógenos que atacan posteriormente al corte. En un futuro es conveniente explorar si la reducción del tiempo de vida de las hojas debido a la construcción de tiendas, también afecta el éxito reproductivo de la planta. Asimismo, es importante realizar observaciones más detalladas para determinar la composición de los grupos que se refugian en las hojas, su nivel de parentesco, su sistema de apareamiento, y la relación que mantienen con otras colonias cercanas.

Referencias

Alcock, J. 2001. Animal behavior. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachussets.

Balasingh, J., J. Koilraj, y T. H. Kunz. 1995. Tent construction by the frugivorous bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology*, 100:210-229.

Boinski, S., y R. M. Timm. 1985. Predation by squirrel monkeys and double-toothed kites on tent-making bats. *American Journal of Primatology*, 9:121-127.

Brooke, A. P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal Zoology (London)*, 221:11-19.

Chaverri, G., y T. H. Kunz. 2006a. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38:77-84.

Clutton-Brock, T. 2002. Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296:69-72.

Dawkins R. 1976. The selfish gene. Oxford University Press, Oxford.

Dawkins R. 1999. The extended phenotype: the long reach of the gene. Oxford University Press, Oxford.

Cholewa, E., M. J. Vonhof, S. Bouchard, C. A. Peterson, y B. Fenton. 2001. The pathways of water movement in leaves modified into tents by bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72:179-191.

Dechmann D. N., E. K. V. Kalko, y G. Kerth. 2004. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roost in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research*, 6:1037-1050.

Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica, 206 pp.

Kalka, M. B., A. R. Smith, y K. V. Kalko. 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320: 71.

Kunz, T. H., M. S. Fujita, A. P. Brooke, y G. F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and Paletropical bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 2:57-78.

Kunz, T. H., y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89 *in*: Bat ecology (T. H. Kunz y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.

Kunz, T. H., y G. F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*, 12:121-137.

LaVal, R. K., y B. Rodríguez-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica: Bats. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 320 pp.

McCracken, G. F., and G. S. Wilkinson. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362 *in*: The reproductive biology of bats (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, New York.

McDade, L. A., y G. S. Hartshorn. 1994. La Selva Biological Station. Pp. 6-14 *in* La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest (McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespeneide, y G. S. Hartshorn, eds.). University of Chicago Press, Chicago, 486 pp.

Morrison D. W. y S. H. Morrison. 1981. Economics of harem maintenance by a Neotropical bat. *Ecology* 62:864-866.

Muscarella R., y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews* 82: 573-590.

Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín, y R. M. Timm. 2007. Neotropical Tent-Roosting Bats. Instituto de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo, Costa Rica, 178 p.

Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín, y M. Gamba-Ríos. 2006. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, 8:557-560.

Rodríguez-Herrera B., R. A. Medellín, y M. Gamba. 2008. Roosting requirements of White tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 10(1): 89-95.

Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529 *in*: Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference, 3rd ed. (D. E. Wilson y D. M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

Timm, R. M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. Pp. 187–212 *in*: Studies in Neotropical mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz (B. D. Patterson y R. M. Timm, eds.). *Fieldiana: Zoology (New Series)*, 39:frontispiece, viii + 1-506.

Timm, R. M., y J. Mortimer. 1976. Selection of roots sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ecology*, 57:385-389.

Tschapka, M., y S. Dressler. 2002. Chiropterophily: on bat-flowers and flower bats. *Royal Botanic Gardens, Rew.* 114-125.

Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology of London*. 263, 7-21.

Williams-Guillén K., I. Perfecto, y J. Vandermeer. 2008. Bats limit insects in a Neotropical agroforestry system. *Science* 320: 70.

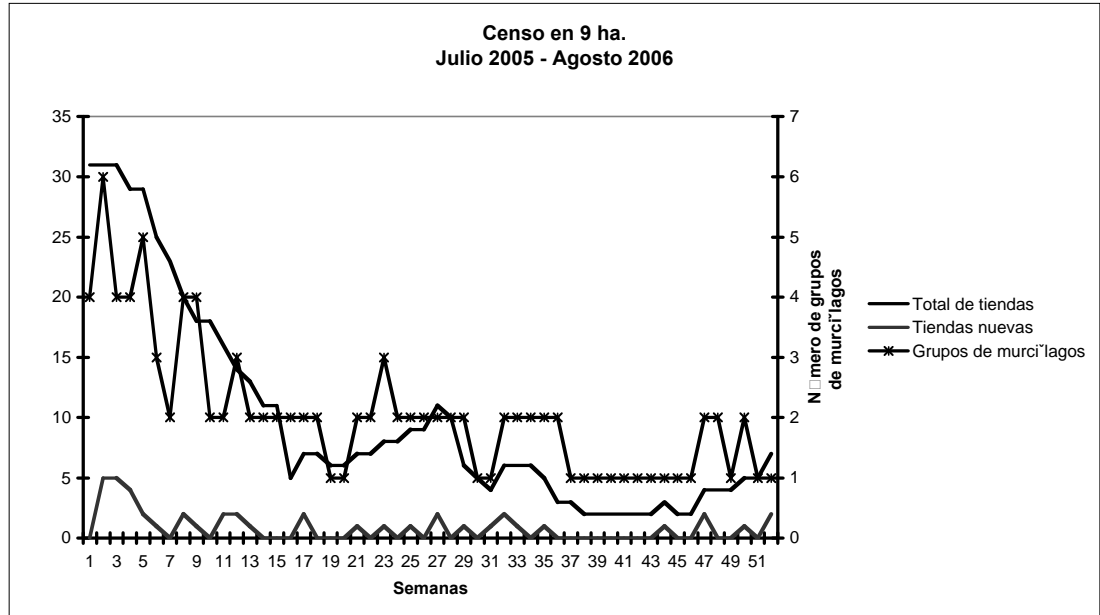


Figura 1. Total de tiendas encontradas, el número de tiendas nuevas por semana y grupos presentes en el área del censo durante un año.

CAPITULO 4

Estructura social y sistema de apareamiento de *Ectophylla alba* (Chiroptera:Phyllostomidae).

BERNAL RODRÍGUEZ-HERRERA¹

¹*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P 70-275, México D. F. 04510, México. E-mail: bernalr@racsaco.cr*

Resumen

Entre los mamíferos, el grupo de los murciélagos presenta la mayor variedad de estrategias de apareamiento. La estructura social puede verse influenciada por características propias del refugio. Por ejemplo si el refugio defendible y su disponibilidad limitada, se convierte en un recurso importante que puede determinar parcialmente el tipo de sistema de apareamiento. En las especies que utilizan tiendas como refugio, se ha sugerido que los machos pueden defender la tienda para ganar acceso a las hembras. *Ectophylla alba* utiliza como refugio únicamente tiendas que debe construir periódicamente. Su sistema de apareamiento se ha clasificado como una poliginia por defensa de recurso, con una estructura de grupo temporal de un macho con varias hembras. Este trabajo busca determinar la composición y estabilidad de los grupos en esta especie y conocer si los machos defienden la tienda y/o las hembras para ganar cópulas. Durante el 2006 trabajé en la Reserva Biológica Tirimbina, Sarapiquí, Costa Rica, donde capturé grupos completos de murciélagos (N=38), marqué a los individuos (N=98) y determiné su estado reproductivo. Con videocámaras y luces infrarrojas filmé la conducta de los individuos de un grupo, de las 17:30 a 5:30 horas durante 25 noches (300 hrs. en total). Durante el año hubo individuos que se asocian más unos con otros, determinándose que los grupos son estables independientemente de la época reproductiva. La proporción de los machos en los grupos no varía según la época reproductiva, y en la mayoría hay más de un macho adulto presente. Los machos pasan distintas cantidades de tiempo en las tiendas y no presentan conductas antagónicas con otros miembros del grupo. Con base a la estructura social, la clasificación del sistema de apareamiento se debe cambiar a

“un grupo estable de varios machos y hembras”, en un futuro con los resultados de paternidad se podrá confirmar esto.

Introducción

Entre los mamíferos, el grupo de los murciélagos presenta la más amplia variedad de estrategias de apareamiento (Altringham 1998). Existen especies promiscuas como *Myotis lucifugus*, (Thomas *et al.* 1979) y monógamas como *Vampyrum spectrum*, (Vehrencamp *et al.* 1977); se encuentran ejemplos de poliginia por defensa de hembras en *Phyllostomus hastatus* (McCracken y Bradbury 1981) y *Pipistrellus kuhli* (Barak y Yom-Tov 1991), poliginia por defensa de recursos en *Artibeus jamaicensis* (Kunz *et al.* 1983, Ortega y Arita 1999) y en *Desmodus rotundus* (Wilkinson 1985), y leks en *Hypsignathus monstrosus*, (Bradbury 1977).

La comprensión de estos sistemas dista de ser completa para la mayoría de las especies del grupo, pues los hábitos nocturnos y crípticos de los murciélagos dificultan el desarrollo de investigaciones en el campo (Kerth 2008). Según McCracken y Wilkinson (2000), hasta la fecha se tiene información al menos parcial sobre el sistema de apareamiento de solamente el 7% de las especies del Orden. A pesar de lo poco que se sabe de este aspecto, no hay otro grupo de mamíferos para el cual se haya reportado una variedad mayor de sistemas de apareamiento (Altringham 1998).

Dada la gran relevancia del refugio para la historia de vida de este grupo, se ha señalado que los eventos asociados al refugio pueden ser un factor importante para explicar la socialización de los murciélagos (Kunz y Lumsden 2003, Chaverri *et al.* 2007, Vonhof *et al.* 2004, Kerth 2008). Esta estructura social puede verse influenciada por características propias del refugio, por ejemplo si el refugio es limitado y defendible se convierte en un recurso importante que puede determinar el tipo de sistema de apareamiento, donde un individuo, más comúnmente macho, acapara el recurso y gana cópulas con las hembras (Emlen y Oring 1977).

McCracken y Wilkinson (2000) propusieron una clasificación de los sistemas de apareamiento, basándose en el trabajo realizado por Bradbury (1977b), organizando a las especies según su estructura social dentro del refugio, y tomando en cuenta la asociación de apareamiento entre machos y hembras, y la estabilidad temporal de estas asociaciones, esta clasificación se resume en la figura 1. Por esto, conocer la ecología de refugio es fundamental para comprender los sistemas de apareamiento en murciélagos.

En el mundo se han registrado sólo 24 especies de murciélagos (2% del total de especies) que pueden modificar el ambiente y construir su propio refugio. De éstas, 22 usan hojas de plantas tropicales que han sido modificadas para utilizarse como refugios, a los que se les conoce como “tiendas” o “carpas” (Kunz *et al.* 1994, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

En las especies que utilizan tiendas, se ha sugerido que el sistema de apareamiento es una poliginia basada en la defensa de un recurso (la tienda) (Brooke 1990, Kunz *et al.* 1994, Balasingh *et al.* 1995 Kunz y McCracken 1996, Storz *et al.* 2000, Kunz y Lumsden 2003, Chaverri y Kunz 2006). La idea generalmente aceptada es que los machos construyen las tiendas, y las hembras seleccionan al macho sobre la base de algunas características de las tiendas y por su capacidad de defenderlas de otros machos (Balasingh *et al.* 1995, Kunz y McCracken 1996, Kunz y Lumsden 2003).

Rodríguez-Herrera *et al.* (2006), publicaron la primera observación directa de la construcción de una tienda de un murciélago neotropical, *Ectophylla alba*. Sus resultados no apoyan la creencia de que los machos construyen y defienden las tiendas, ya que ellos demostraron que ambos sexos participan en la construcción de las mismas. Es claro entonces que, al menos en esta especie, la construcción no puede interpretarse como la señal directa que usan las hembras para seleccionar al macho para aparearse, en caso de que efectivamente las hembras seleccionen a un macho.

Ectophylla alba es de color blanco, pesa entre 6-9 gramos, es endémica a una región pequeña de centroamérica (LaVal y Rodríguez-H 2002, Simmons 2005). Esta especie solamente se refugia en tiendas, el proceso de construcción le demanda varias noches de trabajo (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006) y presenta requerimientos muy específicos en el micro hábitat donde construye sus refugios, con un proceso de selección a distintas escalas espaciales que limita la abundancia del recurso e incrementa el valor relativo del refugio (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008).

El presente trabajo tiene como primer objetivo determinar la composición y estabilidad de los grupos en esta especie. *E. alba* debe cambiar periódicamente de tienda cuando ésta llega a su fin útil, lo que podría implicar la desbandada del grupo. Sin embargo, dados los costos de encontrar una hoja idónea y modificarla como una tienda nueva, y dado el hecho de que varios individuos de ambos sexos participan en la construcción (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006, Rodríguez-Herrera datos no publicados), mi hipótesis es que la composición de los grupos (individuos que comparten el refugio) es estable a través del tiempo y las asociaciones entre los individuos no deben de ser al azar cada vez que cambian de refugio. Como segundo objetivo, este trabajo pone a prueba la hipótesis propuesta de que el sistema de apareamiento de esta especie es de uno macho con varias hembras (Brooke 1990), en el que este macho defendería la tienda y/o las hembras directamente ganando acceso para copular con ellas (Kunz y McCracken 1996).

Métodos

Área de estudio

Realicé este estudio de julio del 2005 a diciembre del 2007 en la Reserva Biológica La Tirimbina, Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica (10° 24' N, 84° 07' W). La precipitación promedio anual del área es de 3900 mm (McDade y Hartshorn 1994), la altitud es de 150 msnm y la zona de vida es bosque lluvioso (Holdridge 1967).

Estructura social

Durante agosto del 2005 y agosto 2006 durante el día se capturaron grupos en las tiendas. La captura se realizó con una trampa horizontal de tela de mosquitero, esta trampa no daña la tienda ni los murciélagos, logrando además capturar a los grupos completos presentes en cada tienda.

A cada individuo le tomé los siguientes datos: peso, sexo, estado reproductivo, longitud del antebrazo y tejido del ala para estudios posteriores que determinen el parentesco de los individuos. Los individuos se marcaron con bandas metálicas enumeradas de 2.9 mm (Porzana Ltd) colocadas en el antebrazo izquierdo a machos y derecho a hembras.

Defensa de hembras y/o tiendas

Escogí un grupo que filmé de 17:30 a 05:30 del día siguiente con una cámara Sony HandyCam DCR-HC42 y luces infrarrojas modelo IRLamp6 (Wildlife Engineering) a una distancia que varió entre 0.75 y 1.25 m de la tienda. El grupo videograbado consistía de dos machos (σ 1 y σ 2) y tres hembras (φ 1, φ 2 y φ 3). Cada hembra tuvo una cría, pero una de las hembras (φ 3) desapareció del grupo. Dado que los individuos estaban marcados con bandas metálicas, por la ubicación de cada banda a lo largo del antebrazo y por características particulares que fueron evidentes a lo largo del esfuerzo de videograbación, se pudo reconocer en los videos a cada individuo.

Las fechas de filmación se clasificaron en tres periodos: I, 29 días previos al nacimiento de las crías, II, los 25 días transcurridos desde que nacen las crías hasta que ya vuelan y III hasta un mes después de que las crías ya vuelan. El esfuerzo de horas para cada período se resume en la Tabla 1.

Tabla 1. Fechas y esfuerzo de filmación para cada periodo.

Perido	Fechas (2006)									Horas
I	23-III	24-III	25-III	29-III	30-III	31-III	5-IV	6-IV		96
II	24-IV	26-IV	27-IV	28-IV	29-IV	6-V	7-V	10-V	11-V	108
III	25-V	26-V	27-V	28-V	3-VI	5-VI	6-VI	12-VI		96
Total										300

Para cada noche de filmación se cuantificó: 1) el tiempo que permanecía cada macho y cada hembra durante la noche y 2) el número de veces que regresó cada individuo al refugio. Además, se registraron las interacciones de cada macho hacia cualquier otro individuo del grupo.

Análisis estadísticos

Para describir el grado de asociación entre los individuos usé el índice de proporción simple (ver Cairns y Schwager 1987). Para determinar si hubo preferencia de asociación entre individuos utilicé el método de permutaciones de Bejder *et al.* (1998), con las modificación de Whitehead *et al.* (2005). Este método compara la matriz de índices de asociación contra la hipótesis nula de que los individuos se asocian al azar. Cuando la desviación o el coeficiente de variación son significativamente mayores que lo que se espera al azar, entonces hay evidencia de que algunos individuos se asocian más entre ellos que otros. Si el promedio de las asociaciones que excluye a los ceros es alto, significa que las asociaciones son a largo plazo en el tiempo. La matriz se hizo con 10,000 permutaciones al azar. Estos análisis se hicieron en el programa SocProg

Para analizar si la proporción de machos en los grupos cambia entre la época en que están reproductivos (testículos escrotados) y en la época en que no lo están se realizó una prueba de t.

Para determinar si existen diferencias estadísticamente significativas en el tiempo que invierten los individuos en el refugio y en el número de veces que regresan al mismo, utilicé la prueba de Anova de Friedman.

Resultados

Capturé un total de 38 grupos, compuestos por un total de 98 individuos marcados, de los que 44 fueron machos adultos, 6 subadultos y 48 hembras adultas. No capturé ningún juvenil ni hembra subadulto. Algunos de estos individuos fueron capturados varias veces durante el año de estudio.

Estructura de los grupos

La desviación estándar y el coeficiente de variación fueron significativamente mayores en los datos reales cuando se comparan a los datos al azar (nulos) ($p < 0.00001$). Es decir, los grupos tienden a ser estables, ya que tienden a mantenerse asociaciones entre ciertos animales más que con otros individuos al azar. Los grupos son estables en el tiempo. El grado de asociación se puede observar en el sociodrama, donde se observa que hay individuos que se asocian más fuertemente unos con otros, éstos están representados por las líneas más gruesas (Figura 2).

El 75% de los 34 grupos capturados presentaron más de un macho (Figura 3). No hay diferencias estadísticas en la proporción de machos en los grupos a lo largo de todo el año, independientemente de la época reproductiva ($t = 1.20$, $p = 0.24$ $df = 36$).

Defensa de hembras y/o tiendas

Dependiendo de la época de reproducción, los dos machos del grupo videograbado pasaron distinta cantidad de tiempo en el refugio al igual que el número de veces que retornan a el refugio durante la noche. Las hembras a diferencia de los machos, pasaron entre ellas similar cantidad de tiempo y número de veces que regresaron al refugio (Tabla 2).

En el periodo I (29 días antes del parto) el ♂2 se mantuvo más tiempo en el refugio que los otros miembros del grupo, incluyendo al ♂1 (Friedman ANOVA Chi Sqr. (N = 8, df = 4) = 10,23899; $p < ,03659$). En este periodo ambos machos visitaron más veces la tienda que las hembras, Friedman ANOVA Chi Sqr. (N = 8, df = 4) = 14,34711; ($p < ,00627$), lo que implica que las visitas del ♂1 son más cortas que las del ♂2.

En el periodo II, las tres hembras se mantuvieron más tiempo durante la noche en el refugio que en el período I, Friedman ANOVA Chi Sqr. (N = 9, df = 4) = 28,60674; ($p < ,00001$). En este periodo, el ♂2 regresó más veces cada noche a la tienda que ♂1 y las tres hembras, Friedman ANOVA Chi Sqr. (N = 9, df = 4) = 18,14286; ($p < ,00116$).

En el periodo III, no hay diferencias significativas en el tiempo que pasaron en el refugio entre los miembros del grupo, Friedman ANOVA Chi Sqr. (N = 8, df = 3) = 3,750000 ($p < ,28976$). Sin embargo ahora el ♂2 regresó menos veces durante la noche que el ♂1 y que las tres hembras, lo que implica que sus visitas al refugio son de mayor duración que las del ♂1.

Los machos no presentaron conductas antagónicas durante ningún periodo. Ningún individuo de otro grupo visitó la tienda, es decir, solamente los cuatro individuos marcados originalmente como miembros de este grupo usaron este refugio durante el período de video grabación. La única interacción de los machos con otros individuos fue “morder” (sujetar con la boca la piel de la parte central del dorso sin causar ningún daño aparente) a otros individuos, la gran mayoría de las veces a hembras, aunque en un par de ocasiones los machos se mordieron entre sí. Esta conducta también la presentaron los machos sub adultos hacia las hembras, pero nunca hacia su propia madre.

El macho que “mordía” al mismo tiempo hacía un tipo de vibración rápida con sus antebrazos; la duración de esta interacción varió de segundos hasta más

de 5 minutos. En muchas ocasiones el dorso quedaba visiblemente húmedo con saliva del macho que “mordía”. Aparentemente esta conducta no produce dolor a las hembras, ya que éstas no modificaron su conducta mientras recibían el “mordisco”. Por ejemplo, si estaban acicalándose seguían haciéndolo de igual forma cuando estaban siendo “mordidas”.

Tabla 2. Tiempo promedio que se mantiene en el refugio y número de veces promedio que regresa durante la noche al refugio cada individuo.

Periodo	Tiempo en el refugio X (\pm SD) por noche (minutos)			Número de veces que regresa por noche X (\pm SD)		
	I	II	III	I	II	III
♂1	112 (18)	90 (18)	197 (46)	1.75 (1.5)	1.2 (0.8)	3.2 (1.4)
♂2	222 (57)	97 (18)	159 (31)	1.75 (0.9)	4.7 (1.2)	1.2 (0.5)
♀1	122 (18)	294 (58)	242 (56)	0.5 (0.5)	4.6 (1.9)	4.2 (1.7)
♀2	115 (21)	278 (92)	223 (70)	0.25 (0.4)	5.6 (1.8)	3.1 (1.3)
♀3	102 (28)	244 (64)	-	0.12 (0.3)	4.7 (1.9)	-

Discusión

Ectophylla alba acostumbra a construir un nuevo refugio cerca del anterior (<500 m; Brooke 1990, Rodríguez-Herrera datos sin publicar), lo cual hace que los individuos se mantengan al menos por un tiempo en una zona relativamente pequeña. De hecho, durante este estudio, todos los individuos se capturaron y recapturaron siempre en una zona aproximada a 12 hectáreas. Ésta conducta aumenta el posible número de encuentros entre los 98 individuos y podría estimular la formación de nuevas y diferentes combinaciones de individuos para crear grupos con una estructura distinta a la original. A pesar de esto, mis resultados apoyan la hipótesis que los grupos no se desintegran, sino que hay una mayor asociación entre unos individuos que con otros. La mayoría de los individuos se mantuvieron como parte de un grupo estable a lo largo de todo el estudio, con la excepción de pocos individuos de ambos sexos que cambiaron de grupo.

Tanto la filopatría como la estabilidad de los grupos se han señalado como características demográficas que promueven la socialización de los murciélagos (Emlen 1994, Kerth 2008). En *Artibeus watsoni*, que también utiliza tiendas, los individuos tampoco se asocian al azar. Sin embargo, la estabilidad temporal de los grupos de esta especie es menor y depende de la cantidad de tiendas disponibles. Por ejemplo, cuando la disponibilidad de tiendas es menor los grupos son más estables pero cuando aumenta el número de tiendas se reduce la estabilidad (Chaverri *et al.* 2007b).

A. watsoni puede usar más de 40 especies de plantas, a diferencia de *E. alba*, que usa principalmente dos especies. Algunas de las tiendas que utiliza *A. watsoni*, por ejemplo las palmas de soto bosque del género *Asterogyne* y *Geonoma*, pueden mantenerse en buenas condiciones por más de un año y el número de tiendas no ocupadas en buenas condiciones es muy superior que las ocupadas (Rodríguez-Herrera datos sin publicar). *Ectophylla alba*, en contraste, construye tiendas que duran menos de dos meses, sólo construye cuando las necesita, y es muy raro encontrar tiendas en buen estado que no estén ocupadas (Rodríguez-Herrera, datos sin publicar).

Los grupos que forma *E. alba* son muy estables en el tiempo, los individuos perchan juntos hasta que la tienda se deteriora, y luego se cambian juntos a una tienda nueva. Esto se cumple independiente de la época reproductiva. Dos factores ecológicos del refugio pueden estar promoviendo esas asociaciones estables entre los individuos.

El primero es la *duración de la tienda y la disponibilidad de hojas*. La tienda es un recurso efímero, dura en promedio 7.5 semanas antes de dañarse y en algún momento antes de que esto suceda, deben comenzar a buscar una nueva hoja y comenzar a modificarla (Rodríguez-Herrera, datos sin publicar). La búsqueda de la hoja que reúna las características que los murciélagos usan demanda costos en tiempo de vuelo, se sacrifica tiempo de forrajeo y aumenta la

exposición a depredadores. Estos costos pueden ser altos, ya que la disponibilidad de las hojas para modificarse como refugio es limitada temporal y espacialmente. Por ejemplo, una hoja nueva con la calidad necesaria para que los murciélagos la utilicen, está disponible en promedio menos de 14 semanas después de abierta, (Rodríguez-Herrera datos sin publicar). Además, el micro hábitat donde construyen la tienda es muy específico (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008). Estos costos se pueden reducir si se comparten entre los miembros del grupo, compartiéndose el beneficio que brinda la tienda.

El segundo factor que probablemente promueve asociaciones estables entre individuos son los *costos directos de la construcción*. El proceso de la construcción es lento, donde participan varios individuos (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006), algunas veces demoran más de tres semanas para construir la tienda. Inclusive varios individuos del grupo siguen modificando la tienda luego de haber comenzado a habitarla (Rodríguez-Herrera, datos sin publicar). De igual manera, se pueden disminuir los costos si se comparten. El beneficio de construir tiendas será mayor que el costo si éste se comparte con los miembros del grupo, posiblemente este sistema no funcionaría si las asociaciones se hicieran al azar entre los individuos. Con asociaciones inestables al azar, sería difícil de controlar la participación en la construcción, es decir, que todos los individuos se repartan los costos. Otra razón es si los individuos cambian al azar, será muy baja la probabilidad de encontrar a otros individuos que necesiten al mismo tiempo construir una tienda. Se conoce que los grupos estables facilitan la evolución del cooperativismo (Emlen 1994)

Si los grupos son estables, ¿cómo es la dispersión de los individuos? De los 98 individuos capturados y marcados, seis sub-adultos (todos machos) nunca fueron recapturados. En una ocasión, un macho adulto, que estaba solo en una tienda deteriorada, fue marcado, pero luego desapareció de la zona y se recapturó unos días después a 6 km de distancia. Por estas observaciones, aparentemente al menos los machos son los que se dispersan. Se ha sugerido que la dispersión

de los machos es para evitar competencia entre machos emparentados (Hamilton y May 1977).

La dinámica de la estructura social reportada para *E. alba* es que antes de los partos (abril y septiembre en Costa Rica) hay grupos grandes que incluyen a varias hembras y varios machos, y luego, cuando las crías nacen, se formarían grupos más pequeños, conformados por un macho y varias hembras con sus crías (N=4) (Brooke 1990), sugiriéndose un estro post-parto, donde el macho defiende a las hembras de otros machos para copular con ellas. Mis datos no apoyan estas observaciones, ya que el 75% de los grupos presentó más de un macho y la proporción de sexos no varió a lo largo de la temporada reproductiva o incluso después de ella (Figura 3). La estabilidad de los grupos y el número de machos en cada uno a través del año, muestran que no se forman los ‘harenes’ (un macho con un grupo de hembras). Por ejemplo, el grupo que se filmó se mantuvo con dos machos más de un mes antes de nacer las crías y varios meses después, y no presentó cambios en su estructura antes y después de nacer las crías.

Los machos del grupo no presentan conductas antagónicas entre ellos. Sin embargo, hay diferencias de inversión de tiempo en el refugio. El ♂2 invierte más tiempo en el refugio antes que nazcan las crías, pero ambos machos visitan la tienda un número similar de ocasiones por noche, lo que significa que el macho ♂1 hace visitas más cortas. En este periodo las hembras están invirtiendo más tiempo en forrajeo, posiblemente por las demandas fisiológicas de la gestación. Cuando las crías nacen, el ♂2 continúa invirtiendo más tiempo en el refugio y regresa más veces que el ♂1. Invierte un tiempo y número de visitas similar que las hembras en el refugio. En este periodo las hembras regresan más veces y pasan más tiempo en el refugio para alimentar y acicalar a las crías. Aproximadamente 4 semanas después de nacer, cuando las crías ya están volando y son menos dependientes de las hembras, las hembras regresan menos veces y pasan menos tiempo al refugio y el ♂2 ahora regresa menos tiempo y mucho menos veces que el resto del grupo. A pesar del largo período de

filmación, durante este periodo no observé cópulas, es posible que copulen en un sitio diferente del refugio.

El sistema de apareamiento que se le ha adjudicado a esta especie es *una poliginia por defensa de un recurso*, y su estructura social durante la época reproductiva se ha reportado como un grupo de un macho con varias hembras (Brooke 1990). Los resultados de este estudio no apoyan esto; la estructura social de *E. alba* es un *grupo estable de varios machos con varias hembras*. Entre los machos del grupo no hay interacciones antagónicas.

Es posible que el sistema de apareamiento de *E. alba* sea similar al de *A. jamaicensis*, donde en los grupos hay un macho dominante, que sería el σ^2 en el caso del grupo videograbado, y uno o dos machos subordinados (Ortega *et al.* 2003). Para asegurar esto, es importante en un futuro estudiar el éxito reproductivo de los machos en cada grupo. También debe registrarse el comportamiento de cópula de ambos machos. Estos datos más las observaciones de conducta que aquí se presentan, van a explicar en forma completa el sistema de apareamiento de esta especie y aclarar el papel que juega el refugio en el sistema de apareamiento. Aunque ésta es apenas una de las primeras especies estudiadas en este sentido, el estudio del sistema de apareamiento de otras especies de murciélagos que se refugian en tiendas arrojará un conocimiento fundamental para entender las relaciones entre la ecología del refugio y la estructura social de los murciélagos.

Referencias

Altringham. J. D. 1998. Bats: Biology and Behavior. Oxford University. Nueva York. p. 146-185.

Barak, Y. y Y. Yom-Tov. 1991. The mating system of *Pipistrellus kuhli* (Microchiroptera) in Israel. Mammalia 55: 285-292.

- Balasingh, J., J. Koilraj y T. H. Kunz. 1995. Tent construction by the frugivorous bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology*, 100:210-229.
- Bradbury, J. W. 1977a. Lek mating behavior in the Hammer-headed Bat. *Journal of Tierpsychol.* 45: 225-255.
- Bradbury, J. W. 1977b. Social organization and communication. In *Biology of Bats*, Vol. III (W. A. Wimsatt, ed.), pp. 1-73. Academic Press. New York.
- Bejder, L. D., Fletcher y S. Brager. 1998. A method of testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour* 56:719-725.
- Brooke, A. P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal Zoology (London)*, 221:11-19.
- Cairns, S. J., y S. J. Schwager. 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 13:1-17.
- Chaverri, G., y T. H. Kunz. 2006. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38:77-84.
- Chaverri, G., O. E. Quiros, M., Gamba-Ríos y T. H. Kunz. 2007a. Ecological correlates of roost fidelity in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Ethology* 113:598-605.
- Chaverri, G., M. Gamba-Ríos y T. H. Kunz. 2007b. Range overlap and association patterns in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Animal Behaviour* 73: 157-164.
- Emlen, S. T. 1994. Benefits, constraints and evolution of the family. *Trends in Ecology and Evolution* 9:282-285.
- Emlen, S. T., y L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Hamilton, W. D., y R. M. May. 1977. Dispersal in stabile habitats. *Nature* 269:528-581.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica, 206 pp.
- Kunz, T. H., M. S. Fujita, A. P. Brooke, y G. F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and Paleotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 2:57-78.
- Kerth, G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *BioScience* 58 (8):737-746.
- Kunz, T. H., y G. F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*, 12:121-137.

- Kunz, T. H., y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89 *in*: Bat ecology (T. H. Kunz and M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- LaVal, R. K., y B. Rodríguez-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica: Bats. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 320 pp.
- McCracken, G. F., y J. W. Bradbury. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behaviour of Ecology and Sociobiology* 8: 11-34.
- McCracken, G. F., y G. S. Wilkinson. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362 *in*: The reproductive biology of bats (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, New York.
- McDade, L. A., y G. S. Hartshorn. 1994. La Selva Biological Station. Pp. 6-14 in La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest (McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespénheide, and G. S. Hartshorn, eds.). University of Chicago Press, Chicago, 486 pp.
- Ortega, J. & H.T. Arita. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 80: 1173-1185.
- Ortega, J., J. E., Maldonado, G. S. Wilkinson, H. T. Arita, y R. C. Fleischer. 2003. Male dominance, paternity, and relatedness in the Jamaican fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis*). *Molecular Ecology* 12:2409-2415.
- Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín, y R. M. Timm. 2007. Neotropical Tent-Roosting Bats. Instituto de Biodivesidad (INBio), Santo Domingo, Costa Rica, 178 p.
- Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín, y M. Gamba-Ríos. 2006. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, 8:557-560.
- Rodríguez-Herrera B., R. A. Medellín, y M. Gamba. 2008. Roosting requirements of White tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 10(1): 89-95.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529 *in*: Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference, 3rd ed. (D. E. Wilson y D. M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Storz, J. F., J. Balasingh, P. T. Nathan, K. Emmanuel, y T. H. Kunz. 2000. Dispersion and site fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) in southern India. *Journal Tropical Ecology*, 16: 117-131.
- Thomas, D. W.; M. B. Fenton y R. M. R. Barclay. 1979. Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Behaviour Ecology and Sociobiology*. 6: 129-136.

Vehrencamp, S. L., F. G. Stiles y J. W. Bradbury. 1977. Observations on the foraging behavior and avian prey of the Neotropical carnivorous bat, *Vampyrum spectrum*. Journal of Mammalogy. 58: 469-478.

Vonhof, M. J., H. Whitehead y M. B. Fenton. 2004. Analysis of Spinx's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. Animal Behaviour 68:507-521.

Whitehead, H. 2005. Socprog for MatLab. Version 2.2. Available from <http://myweb.dal.ca/~hwhitehe/social.htm>.

Wilkinson, G. S. 1985. The social organization of the common vampire bat. II: Mating system, genetic structure, and relatedness. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 123-134.

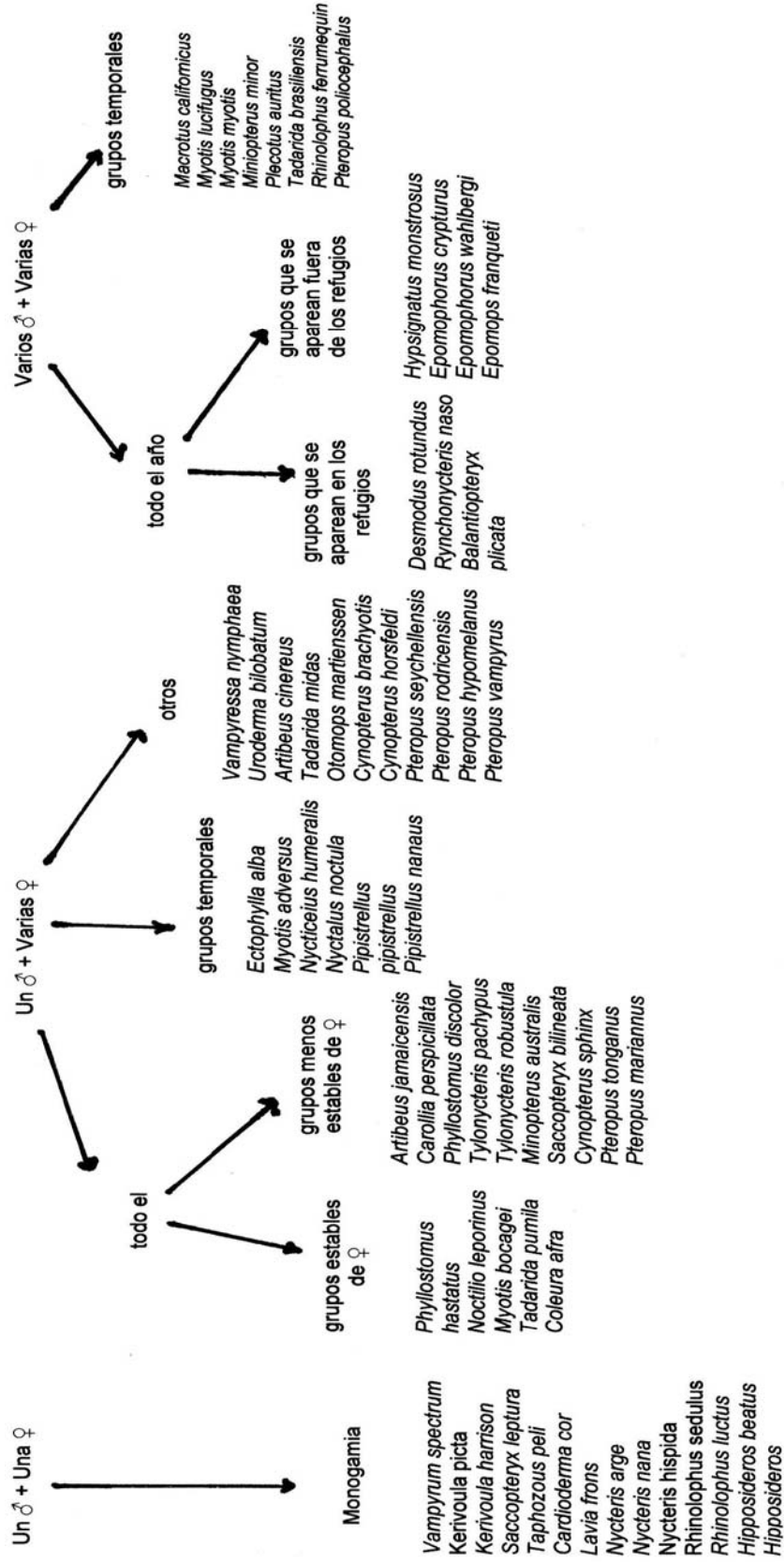


Figura 1. Clasificación de los sistemas de apareamiento en murciélagos (Basada McCracken y Wilkinson 2000).

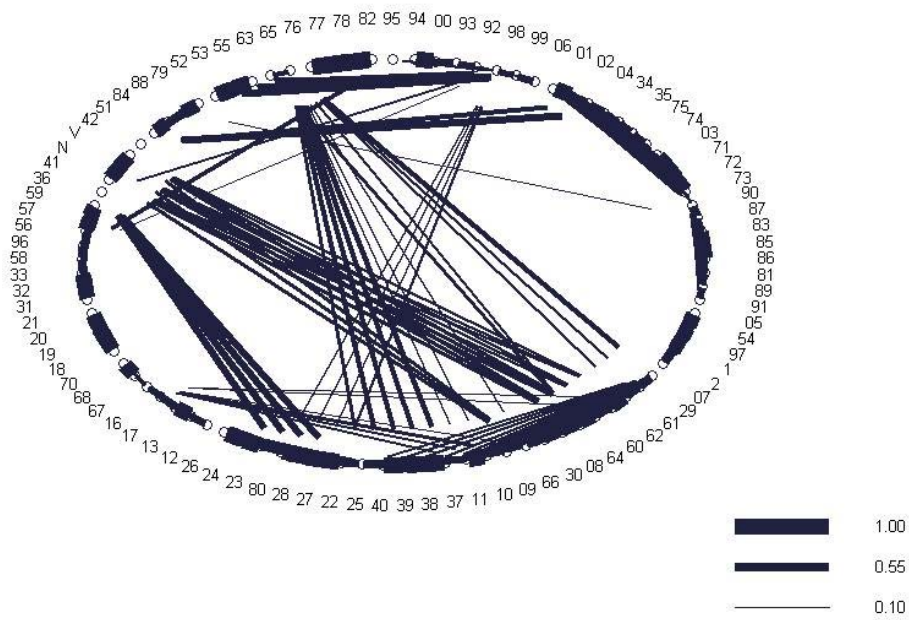


Figura 2. Sociograma que muestra las asociaciones entre los 98 individuos marcados durante el año de estudio. Mientras más gruesa la línea mayor el grado de asociación.

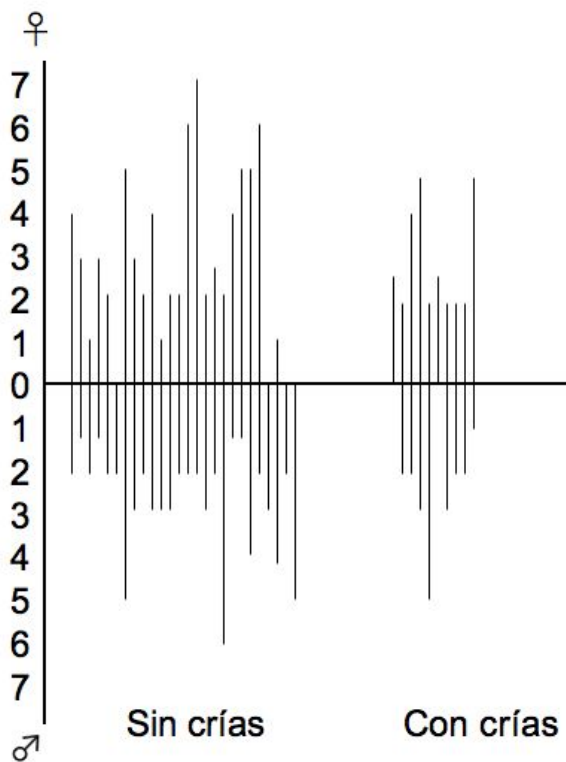


Figura 3. Número de hembras y machos adultos (no incluye crías) de cada grupo capturados en épocas con crías y sin crías.

CONCLUSIONES GENERALES

De las especies de murciélagos Neotropicales que se refugian en tiendas, *Ectophylla alba* es la primera en la que se han identificado los requerimientos de hábitat, el proceso de construcción del refugio, así como su estructura social.

Esta especie presenta requerimientos del hábitat para construir su refugio en a distintas escalas espaciales, a nivel de micro hábitat, para su refugio seleccionan hojas en espacios con alto porcentaje de cobertura de dosel y un bajo porcentaje de cobertura de sotobosque. Utilizan pocas especies de plantas para construir su refugio. Las hojas que utilizan son nuevas, sin daños en la lámina foliar y con un tamaño particular.

Anteriormente se había generalizado que esta especie no presentaba limitaciones por falta de hábitat, ya que es una especie de bosque secundario. Sin embargo, debido a los requerimientos del hábitat, especies de plantas y características de las hojas, la distribución de *Ectophylla alba* es mucho más reducida de lo esperado. El hábitat que utiliza *E. alba* es temporal, ya que los requerimientos de la estructura vegetal que usa están presentes sólo en una etapa intermedia de la sucesión natural del bosque. Como producto de esta tesis esta especie ahora es clasificada en la lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como Vulnerable.

La disponibilidad de hojas que los murciélagos pueden modificar como refugio, está limitada tanto espacialmente (por la estructura vegetal que las rodea) como temporalmente (el promedio de la disponibilidad de una hoja adecuada para ser modificada es de 14 semanas). Los murciélagos construyen tiendas durante todo el año, cada vez que la vida útil de la tienda se termina. El número de tiendas construidas no se incrementa durante la época reproductiva.

El proceso de construcción del refugio es costoso, al menos en términos de tiempo. Para construir la tienda, los murciélagos primero usan sus caninos y después las uñas de sus pulgares y patas. La modificación de la hoja como tienda reduce considerablemente su vida promedio, por lo que la construcción presenta un efecto negativo para la planta.

A diferencia de lo propuesto anteriormente en la literatura, ambos sexos tiene la capacidad de modificar las hojas. Varios individuos pueden participar en la construcción. Por lo tanto, en el sistema de apareamiento de esta especie, las hembras no seleccionan al macho por la construcción del refugio.

Los grupos de individuos que habitan y construyen las tiendas no son al azar. Por el contrario, son grupos estables en el tiempo, que cambian juntos de refugio y que pueden incluir a más de un macho. Los machos observados en el refugio, no presentaron conductas antagónicas con ningún otro individuo. Con base a la estructura social del grupo, la clasificación del sistema de apareamiento debe cambiarse de un grupo estacional de un macho con varias hembras a *un grupo estable de varios machos con varias hembras*.

Este estudio es el primero en determinar la selección a nivel de micro hábitat de una especie de murciélago que se refugia en tiendas, así como el proceso de construcción del refugio, su estructura social y su sistema de apareamiento.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

Altringham, J. D. 1998. Bats: Biology and Behavior. Oxford University. Nueva York. p. 146-185.

Arita, H. T. y Ortega, J. 1998. The Middle American Bat Fauna: Conservation in the Neotropical-Nearctic Border. In Bat Biology and Conservation . Kunz, T. H. & Racey, P. A. (eds.). Smithsonian Institution Press.

Avila-Flores, R. y R. A. Medellín. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. Journal of Mammalogy, 85:675-687.

Balasingh, J., J. Koilraj y T. H. Kunz. 1995. Tent construction by the frugivorous bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. Ethology, 100:210-229.

Bradbury, J. W. 1977b. Social organization and communication. In Biology of Bats, Vol. III (W. A. Wimsatt, ed.), pp. 1-73. Academic Press. New York.

Brooke, A. P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. Journal Zoology (London), 221:11-19.

Burland, T. M., E. M., Barratt, R. A. Nicholson and P. A. Racey. 2001. Mating patterns, relatedness and the basis of natal philopatry in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. Molecular Ecology 10:1309-1321.

Casebeer, R. S., Linsky, R. B. y C. E. Nelson. 1963. The phyllostomid bats, *Ectophylla alba* and *Vampyrum spectrum*, in Costa Rica. J. Mammal. 44:186-189.

Chaverri, G., M. Gamba-Ríos y T. H. Kunz. 2007. Range overlap and association patterns in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. Animal Behaviour 73: 157-164.

Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. Preceedings of Royal Society of London. B236:339-372.

Darwin, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Appleton, New York. 2 Vol.

Davies, N. B. 1991. Mating Systems. In Behavioural Ecology (Krebs, J. R. y N. B. Davies, eds). 3 ed. Blackwell.

Dwyer, P. D. 1970. Social organization in the bat *Myotis adversus*. Science 168:1006

Emlen, S. T., y L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.

Gardner, A. L., LaVal, R. K. y D. E Wilson. 1970. The distribution status of some Costa Rican bats. J. Mammal. 51:712-729.

- Gardner, A. L. y D. E. Wilson. 1971. A melanized subcutaneous covering of the cranial musculature in the phyllostomid bat, *Ectophylla alba*. *J. Mammal.* 52:854-855.
- Grier, J.W. y T. Burk. 1992. *Biology of animal behaviour*. 2a. ed. Mosby Year Book, 360-378.
- Goodenough, J. et al. 1993. *Perspectives on animal behaviour*. John Wiley & Sons press. USA. 508-522.
- Kerth, G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *BioScience* 58 (8):737-746.
- Kleiman, D. 1977. Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology* 52:39-69.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-55 in: *Ecology of Bats* (T. H. Kunz, ed.) Plenum Press, New York.
- Kunz, T. H., y G. F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*, 12:121-137.
- Kunz, T. H., y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89 *in: Bat ecology* (T. H. Kunz and M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- LaVal, R. K., y B. Rodríguez-H. 2002. *Murciélagos de Costa Rica: Bats*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 320 pp.
- McCracken, G. F., y G. S. Wilkinson. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362 *in: The reproductive biology of bats* (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, New York.
- Ortega, J. y I. Castro-Arellano. 2001. *Artibeus jamaicensis*. *Mammalian Species*, 662:1-9.
- Ortega, J. & H.T. Arita. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 80: 1173-1185.
- Reynolds, J. D. 1996. Animal breeding systems. *Trends Ecology and Evolution* 11:68-72.
- Rodríguez-H., B., Rodríguez-Brenes S. y M. Sagot. 2001. Tent use in *Pentagonia donnell-smithii* (Rubiaceae) by *Vampyressa pusilla* (Chiroptera:Phyllostomidae) in Costa Rica. *Bat Research News* 42 (2).
- Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín, y R. M. Timm. 2007. *Neotropical Tent-Roosting Bats*. Instituto de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo, Costa Rica, 178 p.

Rodríguez-Herrera, B., R. A. Medellín, y M. Gamba-Ríos. 2006. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, 8:557-560.

Storz, J. F., J. Balasingh, P. T. Nathan, K. Emmanuel, y T. H. Kunz. 2000. Dispersion and site fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) in southern India. *Journal Tropical Ecology*, 16: 117-131.

Timm, R. M. y J. Mortiner. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats *Ectophylla alba* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Ecology* 57:385-389.

Vonhof, M. J., H. Whitehead y M. B. Fenton. 2004. Analysis of Spinx's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. *Animal Behaviour* 68:507-521.