

Selección de hojas de *Carludovica palmata* como refugio por el murciélago toldero *Dermanura watsoni* en la Estación Biológica Piro, Península de Osa, Costa Rica

Leaf-roost selection of *Carludovica palmata* by tent-making bat *Dermanura watsoni* in Piro Biological Station, Península de Osa, Costa Rica

Diego Rolando Gutiérrez-Sanabria*

Resumen

La ecología de refugio es uno de los aspectos más importantes en la evolución de los murciélagos. En los murciélagos tolderos, la selección correcta de las hojas que usan para la construcción de sus tiendas es clave en cuanto al ahorro energético y el costo-beneficio que esto produce. **Objetivo:** Identificar qué características de las hojas de *Carludovica palmata* y del ambiente son relevantes para la construcción de tiendas por *Dermanura watsoni* en la península de Osa. **Metodología:** Se tomaron diferentes medidas de un total de 46 plantas de *C. palmata* (tiendas n=28; control n=18). Se usaron modelos de regresión logística para determinar si existe o no selección de hojas por parte de *D. watsoni* y fueron evaluados por medio del criterio de información de Akaike para saber cuál modelo explica mejor esta selección. **Resultados:** Se encontró que el tamaño de la hoja, la altura a la que se encuentra la hoja desde el suelo y el diámetro del peciolo son características importantes en la selección de refugio por *D. watsoni*. También, se encontró un alto porcentaje de cobertura de dosel en los sitios con tiendas. **Conclusiones:** Los hallazgos de este trabajo muestran que *D. watsoni* es altamente estricto a la hora de elegir la hoja y el sitio en donde se refugia, mostrando preferencia por bosques de sucesión secundaria madura, lo que muestra la importancia de mantener este tipo de ambiente para la permanencia de esta especie.

Palabras clave: Bosque lluvioso, Características de hábitat, Ecología de refugio, Regresión logística.

Abstract

Roosting ecology is one of the most important aspects in the evolution of bats. In tent-making bats, the correct selection of the leaves used for the construction of its tents is key in terms of energy cost and cost-benefit carry out. **Objective:** The aim of this study was to identify features of *Carludovica palmata* leaves and the environment that are relevant to build tents by *Dermanura watsoni* in Peninsula de Osa. **Methods:** Different measures of 46 *C. palmata* plants (tents n=28, control n=18) were taken. Logistic regression models were used to determine whether or not leaf selection by *D. watsoni* and were evaluated using the Akaike information criterion to see which model best explains this selection. **Results:** Leaf size, leaf height from the ground and petiole diameter were the more important characteristics in the roost selection by *D. watsoni*. A high percentage of canopy cover was on sites with tents. **Conclusions:** Ours findings in this study show that *D. watsoni* is highly strict when choosing the leaf and the place where it roost, also showing a preference for mature secondary forest succession, showing the importance of these environment for the survival of this species.

Keywords: Habitat characteristics, Logistic regression, Rainforest, Roost selection.

* Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
e-mail: diecolo24@gmail.com

Fecha recepción: Septiembre 29, 2014

Fecha aprobación: Diciembre 15, 2014

Editor asociado: Quinto H.

Introducción

El refugio es un recurso importante para los murciélagos, debido a que pasan la mayor parte de su vida en ellos. Por consiguiente, los eventos asociados con la ecología del refugio, están dentro de las fuerzas directrices más importantes en la evolución de estos mamíferos (Kunz 1982). Muchas especies de murciélagos usan cuevas, grietas, troncos de árboles, puentes, construcciones humanas, entre otros (Altringham 1996, Kunz y Lumsden 2003). Existen actualmente 22 especies de murciélagos, sobre todo de la subfamilia Stenodermatinae (familia Phyllostomidae), que se refugian en hojas modificadas conocidas como «tiendas» (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Varios estudios sugieren que estas tiendas le proporcionan a los murciélagos protección contra factores ambientales como radiación solar, lluvia y viento, que pueden afectar su termorregulación (Neuweiler 2000). Asimismo, estas tiendas pueden ser protección contra potenciales depredadores terrestres y arborícolas (Timm y Mortimer 1976). Además se ha descrito que el uso de tiendas está asociado con el sistema de apareamiento poligínico, basado en la defensa de la hoja modificada como recurso para atraer hembras (Kunz *et al.* 1994). Varios trabajos han demostrado que el cambio constante entre tiendas, le permite a los murciélagos evitar altas tasas de infección por ectoparásitos, característicos de otros refugios más duraderos como las cuevas (Lewis 1995).

A pesar de los beneficios potenciales que le brinda a los murciélagos este tipo de refugio, la elaboración de tiendas produce un gasto energético considerable. Es por ello que la selección de la hoja y el sitio adecuado es esencial para mantener un equilibrio costo-beneficio (Timm y Lewis 1991). Se ha reportado que ciertas características morfológicas como el tamaño, forma y posición de las plantas y sus hojas, así como el ángulo, el ancho del raquis y la altura de las hojas, entre otras, son importantes a la hora de ser seleccionadas por los murciélagos (Choe y Timm 1985, Stoner 2000). Por ejemplo, se encontró que *Ectophylla alba* seleccionan hojas de *Heliconia* sp. a una altura menor de un m respecto al suelo y que además la cobertura de dosel, la cobertura de sustrato y la densidad de heliconias resulta-

ron ser variables influyentes (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008).

Dermanura watsoni es un pequeño filostómido (aproximadamente 11 g) que se distribuye desde el sur de México hasta el noroeste de Colombia. Usualmente se encuentra por debajo de los 800 metros de elevación en bosques húmedos de tierras bajas (Reid 1997). Esta especie se refugia bajo hojas modificadas, siendo la especie que utiliza la mayor diversidad de plantas como refugio (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Esta especie se ha encontrado con frecuencia refugiándose en hojas de plantas tales como *Asplundia alata*, *Heliconia imbricada*, *Asterogyne martiana*, *Anthurium ravenii* y *Carludovica palmata*, las cuales son modificadas por los machos (Chaverri y Kunz 2006). Estos encuentros en Costa Rica, se han hecho principalmente en la Estación Biológica La Selva, en el Parque Nacional Corcovado y en Golfito (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Para *A. martina* y *A. ravenii* se han descrito las características morfológicas de las plantas que son preferidas por *D. watsoni*. Sin embargo, para *C. palmata*, la cual es una de las plantas más usadas como refugio por esta especie debido a su longevidad como refugio (16 meses) (Chaverri y Kunz 2006), no está muy claro qué características de las hojas son relevantes a la hora de elegir las como refugio. En ese sentido, este estudio se planteó el objetivo de determinar qué características físicas y estructurales de las plantas y hojas y su entorno, influyen en la selección de hojas de *C. palmata* por el murciélago constructor de tiendas *D. watsoni*.

Metodología

Área de estudio. La investigación se realizó en la estación Piro, en el Área de Conservación Osa, ubicada en el suroeste de Costa Rica (08°24' N, 83°20' W; a 160 metros de elevación), durante el mes de julio de 2012. Esta área tiene una extensión de 500 ha de bosque, el cual es definido como un bosque muy húmedo tropical según el sistema de vida de Holdridge (1967). Presenta una vegetación con variaciones sucesionales de bosque primario y secundario. La precipitación promedio oscila entre los 2.500 a 6.000 mm anuales, con una estación seca de enero a marzo y una lluviosa de abril a diciembre. La humedad relativa supera 90% durante casi todo

el año. La temperatura promedio es de 25°C, con variaciones locales debido a la topografía y otros accidentes geográficos (Kappelle *et al.* 2002). El área presenta fragmentos de bosque maduro, transición y secundario que refleja cierto grado de conservación y regeneración natural.

Colecta de datos. Se realizó un muestreo a lo largo de los senderos de la estación Piro (5 km aproximadamente), buscando cualquier planta de *C. palmata* con hojas con presencia de cortes que hacen los murciélagos con los dientes y que tuvieran la forma tipo sombrilla que le dan a la hoja modificada (tienda). Una vez encontrada la tienda se midieron las siguientes características: altura de la hoja con respecto al suelo, radio de la hoja (circunferencia laminar), ángulo del peciolo, diámetro del peciolo, distancia al árbol más cercano, y porcentaje de cobertura de dosel.

La altura de la hoja fue medida como la distancia perpendicular al suelo, desde el punto más alto de la tienda. El radio de la hoja se midió desde la base hasta el ápice de la lámina foliar. El ángulo del peciolo se midió con un transportador a nivel, paralelo al suelo a 60 cm de la hoja. El diámetro del peciolo se tomó con un calibrador en milímetros a 60 cm de la hoja, con el fin de evitar sesgos al tomarlo en diferentes sitios del peciolo. El porcentaje de cobertura de dosel se midió por medio de un densitómetro, tomando el porcentaje en los cuatro puntos cardinales y sacando el promedio posteriormente. Por último, se midió la distancia al árbol más cercano con un flexómetro desde la base del árbol hasta el centro de la hoja, teniendo en cuenta solo árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor de 10 cm.

Se usó el método del vecino más cercano para tomar las medidas a las hojas sin modificar y seleccionadas al azar como hojas control. Para evitar sesgos en las comparaciones se midieron hojas que estuvieran a una altura igual o mayor a 1.2 m, teniendo en cuenta que fueran hojas maduras que podrían ser usadas como tienda. No se midieron hojas de la misma planta para dar independencia a los datos.

Análisis de datos. Todos los atributos estructurales de las hojas y las medidas del medio circundante se analizaron tanto para hojas modificadas como no modificadas, a través de un análisis de re-

gresión logística (Manly *et al.* 2002), utilizando modelos lineales generalizados bajo la distribución binomial y función de enlace log con el paquete estadístico R-Project versión 2.8.1 (R Development Core Team 2008). Para escoger los modelos que mejor explican la selección de hojas para la construcción de tiendas, se usó el Criterio de Información de Akaike (AIC) con una corrección para muestras pequeñas (AICc) (Burnham y Anderson 2002). Además, se generó un modelo nulo para determinar si existe relación con las características evaluadas en los otros modelos o fue solo azar. Una vez seleccionado el mejor modelo se dividió en cuatro, para poder interpretar los coeficientes en términos de probabilidad.

Resultados

Se midieron un total de 46 hojas de *C. palmata*, 28 hojas de las cuales estaban modificadas como tiendas. Cada planta tuvo un promedio de 1.46 ± 0.79 (DE) de tiendas por planta, con un rango de 1-3. En promedio las plantas tuvieron 5.2 ± 1.98 (DE) hojas/planta. El resumen de los promedios de las seis variables medidas en este estudio se encuentran en la Tabla 1, tanto para las tiendas como para las hojas no modificadas (control).

De las 28 tiendas encontradas, cinco estuvieron ocupadas. En la primera tienda encontrada con murciélagos, se hallaban tres murciélagos: un adulto sin sexo determinado y una hembra lactante con su respectiva cría. La siguiente tienda ocupada se encontró con el mismo número de murciélagos al anterior: un adulto sin sexo determinado y una hembra con su cría, esto en hojas modificadas en diferentes plantas, para un total de seis murciélagos, todos en un área de percha probablemente de la misma colonia pues se encontraron en una distancia relativamente corta. En otra de las tiendas, se encontraron dos murciélagos, los cuales tenían en otra tienda a la par un panal de avispas como compañía. En una de las tiendas, se encontró un murciélago (macho) perchando a 10 cm aproximadamente de un panal de hormigas, formado dentro de la tienda. Y por último se encontró una tienda con dos adultos: un macho y una hembra los cuales fueron capturados, junto con el encontrado en la tienda con el panal de avispas, para realizar la revisión taxonómica de la especie.

Tabla 1. Promedio y desviación estándar (DE) para las variables evaluadas por grupos (tiendas y hojas sin modificar).

Variable	Tiendas (n=28)	Hoja sin modificar (n=18)
Altura hoja (m)	2.44±0.47	1.84±0.26
Radio hoja (cm)	64.2±7.3	53.34±5.89
Diámetro peciolo (mm)	11.53±2.41	8.94±1.2
Ángulo peciolo (°)	66 ±9.67	66±11.77
Distancia árbol más cercano (m)	1.86±0.8	1.94±1.05
Cobertura dosel (%)	88.25±5.44	89.76±5.31

Tabla 2. Selección del mejor modelo según el criterio de información de Akaike con corrección para muestras pequeñas.

Modelo	AICc	gl	Delta AICc	w
Tienda ~ radio hoja+diámetro peciolo+altura hoja	38.7	4	0.0	0.7437
Tienda ~ radio hoja	43.1	2	3.1	0.1601
Tienda ~ diámetro peciolo	46.4	2	4.9	0.0650
Tienda ~ altura hoja	48.1	2	6.5	0.0290
Tienda ~ todas las variables	61.8	7	11.6	0.0022
Tienda ~ modelo nulo	62.5	1	25.3	<0.001
Tienda ~ distancia árbol más cercano	63.1	2	26.1	<0.001
Tienda ~ % cobertura dosel	64.0	2	26.7	<0.001
Tienda ~ ángulo de la hoja	64.0	2	27.5	<0.001

Tabla 3. Coeficientes estimados para las diferentes variables seleccionadas en el mejor modelo.

	Estimado	Error estándar	Valor Z
Intercepto	-18.299494	6.016780	-3.041
Altura hoja	0.0426	0.0236	0.0179
Diámetro de peciolo	1.060590	0.646755	1.640
Radio hoja	0.006527	0.155410	-0.042

De todas las tiendas avistadas ninguna se encontró encima de alguna corriente de agua ni a la orilla del río Piro, pero si al borde de senderos ecológicos. Las áreas de percha se encontraron por lo general en bosque secundario, con una cobertura densa de sotobosque en la mayoría de los sitios. En la zona se encontró lo que podría ser el área de percha de una colonia, pues la mayoría de las tiendas se encontraban en un radio no mayor a los 600 m².

Las variables que mejor explican la selección de hojas por parte de los murciélagos toderos según el AICc fue el modelo aditivo (radio hoja+diámetro peciolo+altura hoja, AICc=8.7) (Tabla 2), en donde

el radio de la hoja tuvo un coeficiente de 0.006/4 (Tabla 3). El diámetro del peciolo tuvo un coeficiente de 1.060/4=0.265, lo cual quiere decir que por cada unidad que aumenta el diámetro, aumenta 26.5% la probabilidad de ser seleccionada la hoja, siendo más factible la selección de hojas cuando tienen un diámetro de 11 mm. Asimismo y de acuerdo con el coeficiente arrojado para la altura (0.0426/4=0.01) se interpreta que por cada incremento de la altura en una unidad (cm) se incrementa en 1% la probabilidad de ser seleccionadas como tiendas, donde hojas de dos metros de altura son las óptimas para ser seleccionadas (Figura 1).

Discusión

Los resultados demuestran que *D. watsoni* usa plantas de *C. palmata* con hojas grandes, con buena altura por encima del suelo y peciolo grueso para la construcción de tiendas, lo cual proporciona seguridad y estabilidad al sitio de refugio. Esto concuerda con trabajos existentes para esta especie de murciélagos en plantas *A. ravenii* y *A. martiana* (Choe y Timm 1985, Stoner 2000). Una tienda alta le proporciona a los murciélagos cierta ventaja sobre los depredadores terrestres, porque les permitiría una mejor vista del depredador acercándose por el suelo (Stoner 2000), el acceso de este último al refugio es más difícil, y asimismo él murciélago tendría más espacio para maniobrar y salir rápidamente de la tienda en caso de que sea necesario escapar del depredador. Sin embargo, se ha detectado a *D. watsoni* usando de manera oportunista tiendas construidas por *E. alba*, las cuales son de menor altura (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

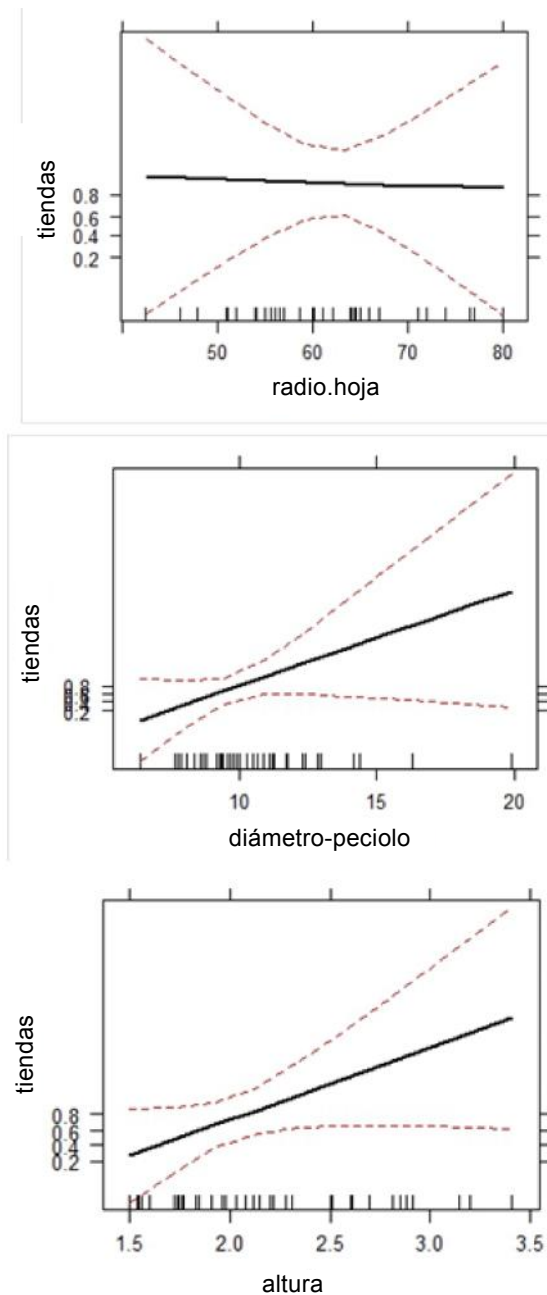


Figura 1. Efectos de las variables seleccionadas como importantes para la construcción de tiendas.

En este estudio se encontró que *D. watsoni* selecciona en promedio hojas de 60 cm de diámetro. Una hoja más grande le permite a los murciélagos tener mayor área superficial para percharse (Stoner 2000). El tamaño de la hoja posiblemente ofrece una mayor estabilidad climática comparada con hojas más pequeñas; ulteriores estudios podrían poner a prueba esta hipótesis. Por otra parte, la selección de hojas con peciolo grueso

respecto a peciolo más delgados puede deberse a que *D. watsoni* percha en grupo, generalmente entre cinco y seis individuos (Timm 1987). Además, siguiendo la teoría de defensa de la tienda como recurso para atraer hembras (Kunz *et al.* 1994), un peciolo más fuerte lograría que los machos tuvieran mayor éxito, ya que soportaría un grupo de hembras más numeroso (Stoner 2000). También, el peciolo de la planta es muy largo y solo un peciolo relativamente grueso le daría más tiempo de vida útil a la tienda y mejor estabilidad. Por otro lado, los murciélagos seleccionan plantas maduras pero no muy viejas, lo cual le daría más longevidad a la tienda, y disminuiría el gasto energético que acarrearía hacer una tienda nueva (Choe y Timm 1985).

Si bien no se determinó que la cobertura de dosel fuese un factor importante a la hora de elegir una hoja para la construcción de una tienda a nivel de micrositio, en una escala mayor (nivel de microhábitat) pueda que sea una característica relevante. En la Estación Biológica La Selva por ejemplo, se encontró que *E. alba* seleccionaba sitios con buena cobertura de dosel para construir sus tiendas ($83.1 \pm 3.3\%$) sobre sitios con menor cobertura ($74.9 \pm 10.2\%$) (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008). En este estudio se encontró un porcentaje de cobertura inclusive mayor que el reportado para *E. alba* ($88.2 \pm 5.4\%$). La cobertura de dosel puede influir indirectamente el microclima de una tienda, porque la temperatura es producto de la radiación solar. *D. watsoni* podría estar seleccionando sitios con alto porcentaje de cobertura de dosel, que al reducir la entrada de rayos solares proporcionaría condiciones estables de temperatura. Otra posible razón por la cual la cobertura de dosel es importante para la ubicación de la tienda, es porque provee de protección contra daños mecánicos causados por acción directa de la lluvia y el viento (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008).

Respecto al ángulo del peciolo, aunque no es un factor preponderante, no se encontraron tiendas con un ángulo de peciolo inferior a 50 grados. Hojas demasiado inclinadas serían de difícil acceso para los murciélagos y no les permitiría una buena visibilidad de posibles depredadores.

Los datos de este estudio muestran que *D.*

watsoni selecciona tamaños particulares de ciertos rasgos de las hojas. En ese sentido convertiría a las hojas potenciales en un factor limitante para esta especie. Además, esta especie de murciélago es selectivo con el microhábitat, ya que el mayor número de tiendas fue encontrado en bosques secundarios, con árboles de gran talla que proporcionan buena cobertura de dosel. Por lo tanto, y debido a que esta es una especie murciélago toldero obligado (Timm 1987), la conservación de bosques secundarios avanzados es vital para el mantenimiento de las poblaciones de esta especie.

Agradecimientos

A Diana María Burbano Narváez por su ayuda en el trabajo de campo, a Manuel Spínola por sus valiosos comentarios en la parte estadística, a Joel Sáenz por su aporte en la redacción y mejoramiento del mismo y a los administradores de la Estación Biológica Piro por permitir realizar este estudio en sus instalaciones.

Literatura citada

- Altringham JD. 1996. *Bats: Biology and behavior*. New York: Oxford University Press; 262 p.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information. Theoretic approach*. Springer-Verlag; 488 p.
- Chaverri G, Kunz TH. 2006. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica*. 38: 77-84.
- Choe JC, Timm RM. 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Antherium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *J Trop Ecol*. 1: 241-7.
- Holdridge L. 1967. *Life zone ecology*. San José: Tropical Science Center; 206 p.
- Kappelle M, Castro M, Acevedo H, González L, Monge H. 2002. Ecosistemas del área de Conservación Osa, Costa Rica. Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE) & Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Santo Domingo: INBio; 500 p.
- Kunz TH. 1982. Roosting ecology of bats. *En: Kunz TH (Ed.). Ecology of bats*. New York: Plenum; p. 1-55.
- Kunz TH, Lumsden LF. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. *En: Kunz TH, Fenton MB (Eds.). Bat ecology*. Chicago: University of Chicago Press; p. 3-87.
- Kunz TH, Fujita MS, Brooke AP, Mc Cracken GF. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among neotropical and paleotropical bats. *J Mamm Evol*. 2: 57-78.
- Lewis S. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *J Mamm*. 76: 481-96.
- Manly BF, McDonald J, Thomas LL, McDonald DL, Erickson, WP. 2002. *Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies*. Boston: Kluwer Academic Publishers; 240 p.
- Neuweiler G. 2000. *The Biology of bats*. New York: Oxford University Press; 310 p.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org>
- Reid FA. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and southeast México*. New York: Oxford University Press; 384 p.
- Rodríguez-Herrera B, Medellín RA, Gamba-Ríos M. 2008. Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Act Chiropt*. 10: 89-95.
- Rodríguez-Herrera B, Medellín R, Timm R. 2007. *Murciélagos neotropicales que acampan en hojas*. Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad; 178 p.
- Stoner KE. 2000. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *J Trop Ecol*. 16: 151-7.
- Timm RM. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. *Fiel Zool*. 39: 187-212.
- Timm RM, Lewis S. 1991. Tent construction and use by *Uroderma bilobatum* in coconut palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. *Bull Am Mus Nat Hist*. 206: 251-60.
- Timm RM, Mortimer J. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecology*. 57: 385-9.