



UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

MORFOLOGÍA, ECOLOCALIZACIÓN Y USO DE MICRO-HÁBITAT DE  
MURCIÉLAGOS DEL GÉNERO *PTERONOTUS* (CHIROPTERA:  
MORMOOPIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL BARRA HONDA,  
COSTA RICA.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de  
Posgrado en Biología para optar al grado y título de Maestría Académica en  
Biología

LUIS EDUARDO GIRÓN GALVÁN

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

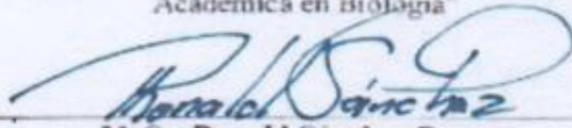
2020

Dedicado a mis padres Malena y Beto, mis hermanas Marce y Raque, también las familias Rodríguez Menjívar y Rodríguez Sanchez. No hay nada mejor para el hombre que alegrarse y hacer el bien mientras viva. Y todo lo que hagan, háganlo de corazón. Ustedes serán enriquecidos en todo sentido.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Melissa Rodríguez por animarme a volver a los estudios académicos después de varios años de ausencia, lo cual fue un reto en muchos sentidos pero valió todo el esfuerzo, gracias por ser parte importante de este recorrido. A todos los profesores que compartieron sus conocimientos durante los cursos y fuera de estos. Agradezco especialmente a Bernal Rodríguez Herrera, que aparte de ser mi tutor también me abrió las puertas de su casa y me hizo sentirme en familia, me quedo con muchas lecciones aprendidas. A mis lectores Gilbert Barrantes y Luis Sandoval por la asesoría, apoyo y aportes que mejoraron sustancialmente mi proyecto. A todos los que apoyaron durante la fase de campo de mi estudio, especialmente Melissa Rodríguez, Karla Zaldaña, Lucía Sánchez, Francesca Protti, Josefina Brais, Mauren Hernández, Elena Castillo, Kevyn Quijano y Guillermo Rugamas. También al personal del Parque Nacional Barra Honda, especialmente a Oscar Cubero y Eduardo Artavia y al personal del Área de Conservación Guanacaste. Este estudio se pudo realizar gracias al apoyo del Sistema de Estudios de Postgrado (SEP) de la Universidad de Costa Rica (UCR). Finalmente al gobierno de España, que por medio de la Agencia Española de Cooperación Internacional y Desarrollo proveyó parte del equipo utilizado.

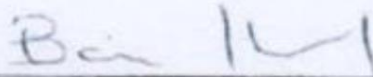
"Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de  
Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica,  
como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría  
Académica en Biología"



---

**M. Sc. Ronald Sánchez Porras**

Representante del Decano del Sistema de Estudios de Posgrado



---

**Dr. Bernal Rodríguez-Herrera**

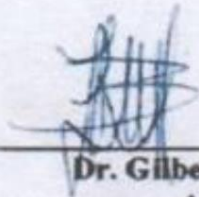
Director de Tesis



---

**Dr. Luis Sandoval**

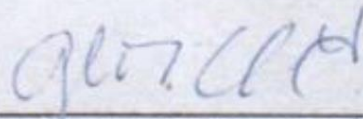
Asesor



---

**Dr. Gilbert Barrantes**

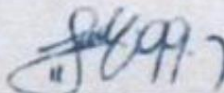
Asesor



---

**Dra. Gloriana Chaverri Echandi**

Representante del Director del Programa de Posgrado



---

**Luis Eduardo Girón Galván**

Candidato

## ÍNDICE

Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Hoja de aprobación.....	iv
Índice.....	v
Resumen.....	vi
Abstract.....	vii
Lista de Cuadros.....	viii
Lista de Figuras.....	ix
Lista de Abreviaturas.....	xi
Introducción general.....	1
Capítulo 1. A family matter: Four <i>Pteronotus</i> spp. (Chiroptera: Moormopidae) sharing a dry forest of Costa Rica .....	7
Abstract.....	7
Introduction.....	8
Materials and Methods.....	10
Results.....	11
Discussion.....	12
Acknowledgments.....	15
Literature Cited.....	15
Capítulo 2. Todo a su medida: Morfología alar del género <i>Pteronotus</i> (Chiroptera: Mormoopidae) en Costa Rica.....	28
Resumen.....	28
Introducción.....	29
Materiales y métodos.....	31
Resultados.....	33
Discusión.....	34
Agradecimientos.....	36
Literatura citada .....	36

## RESUMEN

En el trópico hay una gran riqueza de especies de murciélagos insectívoros y esta riqueza se mantiene, en parte, por el reparto eficiente de los recursos ambientales. Estudios sobre la repartición de recursos entre los murciélagos insectívoros neotropicales son pocos. Una de las familias de murciélagos insectívoros cuyas especies pueden ser sintópicas, es la familia Mormoopidae. En Costa Rica ocurren cuatro especies de esta familia: *Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus*, *P. mesoamericanus*, y *P. personatus*. Se desconoce cómo estas especies se reparten los recursos en los diferentes microhábitats dentro de un bosque, y tampoco se sabe si las especies tienen diferencias morfológicas que se correlacionen con el uso de diferentes recursos. Análisis morfológicos y uso de microhábitat, pueden ayudar a la comprensión de la comunidad de murciélagos del género *Pteronotus*.

En el primer capítulo se evalúa cómo estas especies se distribuyen espacial y temporalmente, en diferentes microhábitats en el mismo bosque. Desde octubre de 2015 hasta marzo de 2016 en el Parque Nacional Barra Honda, realizamos grabaciones ultrasónicas simultáneamente en dos microhábitats definidos para este estudio como claro (área abierta dentro del bosque) y denso (sotobosque / dosel denso). Encontramos que *P. davyi* y *P. gymnonotus* vuelan y se alimentan principalmente en claros de bosque y que *P. mesoamericanus* no presenta diferencias en el uso de microhábitats. La actividad de *P. davyi* y *P. gymnonotus* fue similar entre ellos en la estación lluviosa y seca, por lo tanto, la disponibilidad de presas puede no haber sido una limitación para estos murciélagos. La diferencia de actividad durante la noche es más evidente para *P. mesoamericanus*, y esta diferencia interespecífica puede estar relacionada con diferentes estrategias de alimentación y dieta.

En el segundo capítulo tratamos de responder si especies de murciélagos insectívoros del género *Pteronotus*, representantes de diferentes gremios de murciélagos insectívoros, poseen diferencias morfológicas en las alas que les facilite el uso de diferentes ambientes. Las especies *Pteronotus davyi*, y *P. gymnonotus* están incluidas en el gremio de los forrajeros aéreos de borde de bosque, y *P. mesoamericanus* dentro de los detectores de aleteo en espacios estrechos. Utilizando tres índices del ala y morfometría geométrica, comparamos las alas de estas especies para determinar si existen variaciones que se correlacionen con el uso de diferentes ambientes. Nuestros resultados muestran que las especies de *Pteronotus* en estudio poseen alas aptas para el vuelo lento y maniobrable, y que las alas de *P. mesoamericanus* son más anchas que las alas de *P. davyi* y *P. gymnonotus*, por lo que podría volar en ambientes más estrechos.

Nuestro estudio es el primero que describe cómo estas especies de mormoopidos usan diferentes microhábitats en un bosque seco del neotrópico. Además, presentamos las primeras comparaciones de los gremios establecidos por el hábitat y el comportamiento de forrajeo con la morfología alar de los *Pteronotus* de Centro América. Esto ayuda a entender cómo coexisten especies simpáticas del género *Pteronotus*.

## ABSTRACT

Tropical regions have a great richness of insectivorous bats and this richness is partially maintained by the differential use of environmental resources by each species. Studies on the distribution of resources among neotropical insectivorous bats are few. One of the families of insectivorous bats our species can be synoptic, is the Mormoopidae family. In Costa Rica, four mormoopid species occur *Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus*, *P. mesoamericanus*, and *P. personatus*. It is unknown how these species share resources in the different microhabitats within a forest, and it is not known whether the species have morphological differences that correlate with the use of different resources. Morphological analysis and use of microhabitat, can help the understanding of the bat community of the genus *Pteronotus*.

In the first chapter we evaluate how these species are distributed spatially and temporally, in different microhabitats in the same forest. From October 2015 to March 2016 in Barra Honda National Park, we made ultrasonic recordings simultaneously in two microhabitats defined for this study as gap (open area within the forest) and clutter (dense understory/canopy). We found that *P. davyi* and *P. gymnonotus* fly and forage mainly in forest gaps and *P. mesoamericanus* have no difference in the use of microhabitats. The activity of *P. davyi* and *P. gymnonotus* was similar between them in rainy and dry season, therefore, prey availability may not have been a limitation for these bats. The temporal partition through the night is more evident for *P. mesoamericanus*, and this interspecific difference, may be related to different foraging strategies and diet.

In the second chapter we try to answer if species of insectivorous bats of the genus *Pteronotus*, representatives of different guilds of insectivorous bats, have morphological differences in the wings that facilitate the use of different environments. The species *Pteronotus davyi*, and *P. gymnonotus* are included in the forest edge aerial forage guild, and *P. mesoamericanus* within flutter detectors in narrow spaces. Using three wing index and geometric morphometry, we compare the wings of these species to determine if there are variations that correlate with the use of different environments. Our results show that the *Pteronotus* species under study have wings suitable for slow and maneuverable flight, and that the wings of *P. mesoamericanus* are wider than the wings of *P. davyi* and *P. gymnonotus*, so it could fly in cluttered environments.

Our study is the first that describes how these species of mormoopids use different microhabitats in a dry forest of the neotropics'. In addition, we present the first comparisons of the guilds established by the habitat and foraging behavior with the wing morphology of the *Pteronotus* spp. of Central America. These helps to understand how sympatric species of the genus *Pteronotus* coexist.

## LISTA DE CUADROS

### CAPÍTULO 1.

<b>Table 1.</b> Echolocation passes and feeding buzzes (FB) recorded for the four <i>Pteronotus</i> spp. in Barra Honda National Park at two different microhabitats (Gap and Narrow) from October 2015 to March 2016.....	21
--	----

### CAPÍTULO 2.

<b>Cuadro 1.</b> Promedio $\pm$ desviación estándar y valor F de la carga alar (WL), índice de aspecto (AR), índice de la forma de la punta (TSI), y el centroide (TC) de las especies de murciélagos del género <i>Pteronotus</i> spp. Diferente letra en los resultados de cada variable significa que hay diferencia significativa entre las especies.....	40
<b>Cuadro 2.</b> Distancias Procrustes pareadas entre las tres especies de murciélagos del género <i>Pteronotus</i> spp. (por encima de la diagonal) y valores P para la hipótesis nula de medias iguales (por debajo de la diagonal).....	40

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1.

**Figure 1.** Location of Barra Honda National Park, Nicoya, Guanacaste, Costa Rica.....21

**Figure 2.** Comparison of activity (passes) recorded by species in Gap and Clutter microhabitat in each sample in Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. Each data point represents the number of passes in Gap microhabitat (X-axis) by the number of passes in Clutter microhabitat (Y-axis) in each sample site. *Pd* shows the results of *Pteronotus davyi*, *Pg* those of *P. gymnonotus*, and *Pm* those of *P. mesoamericanus*. Black circles indicate the rainy season and gray triangles indicate the dry season. Points located to the right and below the gray dotted line indicate more passes recorded in the Gap microhabitat, and points located to the left and above the gray dotted line indicate more passes recorded in the Clutter microhabitat. \*=  $P < 0.001$ .....22

**Figure 3.** Comparison of activity (passes) between species in Gap and Clutter microhabitats in Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. *Pd* = *Pteronotus davyi*, *Pg* = *P. gymnonotus*, and *Pm* = *P. mesoamericanus*. Different letters represent a significant statistical difference.....23

**Figure 4.** (A) Comparison of activity (passes) recorded by species in Rainy and Dry season in Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. \*\*=  $P < 0.01$ , \*\*\*=  $P < 0.05$ . (B) comparison of activity (passes) between species in Rainy and Dry season. *Pf* = *Pteronotus davyi*, *Pg* = *P. gymnonotus*, and *Pm* = *P. mesoamericanus*.....23

**Figure 5.** Comparison of the activity of each species through the night using the GLMM intercepts with the activity (passes) as a response variable, the hours (17 - 5 h), the species (*Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus* and *P. mesoamericanus*) and its interactions as predictor factors, and sampling sites and months as random factors. Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. The squares (*P. davyi*), triangles (*P. gymnonotus*) and rhombuses (*P. mesoamericanus*) indicate the value of the intercept at each hour of the night, and the lines indicate the standard error. The values of the intercepts and standard errors that do not overlap represents a significant statistical difference.....24

## CAPÍTULO 2.

- Figura 1.** Ubicación del Parque Nacional Barra Honda, cantón de Nicoya, provincia de Guanacaste, Costa Rica.....41
- Figura 2.** (A) Dimensiones de las alas de las especies de murciélagos del género *Pteronotus* spp., LAW= Longitud del brazo alar. LHW= Longitud de la mano alar, WS= Envergadura; (B) medidas de áreas de las alas de las especies de murciélagos del género *Pteronotus* spp., AAW= Área del brazo alar, AHW= Área de la mano alar y WA= Área del Ala; (C) hitos anatómicos discretos en el ala derecha de individuos del género *Pteronotus* spp.....42
- Figura 3.** Distribución de las tres especies de murciélagos del género *Pteronotus* spp. en el espacio definido por el primer (correlacionado con el centroide) y segundo (correlacionado con la carga alar) ejes discriminantes. *Pf* = *Pteronotus davyi* (cuadros), *Pg* = *P. gymnonotus* (triángulos) y *Pm* = *P. mesoamericanus* (rombos).....43
- Figura 4.** Comparación de los gráficos de “marco enlazado” (wireframe) de la forma media del ala de cada especie de murciélago del género *Pteronotus* spp. en relación con la gran media. (A) Comparación de la forma de las alas de *P. davyi* (línea cortada) y *P. gymnonotus* (línea punteada), (B) comparación de la forma de las alas de *P. davyi* y *P. mesoamericanus* (línea continua), y (C) comparación de la forma de las alas de *P. gymnonotus* y *P. mesoamericanus*.....44

## LISTA DE ABREVIATURAS

Chapter/ Capítulo	Abreviation/ Abreviatura	Description / Descripción
I	e.g.	For example/ por ejemplo
I y II	sp/ spp	Species pluralis
I y II	N	North/ Norte
I y II	W/O	West/ Oeste
I	Km	Kilometers/ Kilometros
I y II	mm	Millimeters / milímetros
I	h	Hour/ hora
I	kHz	Kilo Hertz
I	MB	Mega Bite
I	FFT	Fast Fourier Transform/ Transformación rápida de Fourier
I y II	p	Probability/ probabilidad
I y II	Fig.	Figure/ Figura
I	QCF	Quai Constant Frequency/ Frecuencia Cuasi Constante
I	FM	Modulated Frecuency / Frecuencia Modulada
I	DSC	Doppler Shift Compensation/ Compensación de cambio Doppler
I	FB	Feeding buzz/ Fase terminal
I y II	Pd	<i>Pternotus davyi</i>
I y II	Pg	<i>Pteronotus gymnonotus</i>
I y II	Pm	<i>Pteronotus mesoamericanus</i>
I	GLMM	General Lineal Mix Model/ Modelo Mixto Lineal General
II	P	Weight/ Peso
II	WS	Wingspan/ Envergadura
II	LAW	Length of Arm Wing/ Largo del brazo alar
II	LHW	Length of Hand Wing/ Largo de la mano alar
II	WA	Wing Area/ Área del ala
II	AAW	Area of Arm Wing/ Área del brazo alar
II	AHW	Area of Hand Wing/ Área de la mano alar
II	WL	Wingload/ Carga alar
II	AR	Aspect Ratio/ Índice de aspecto
II	TSI	Tip shape Index/ Índice de la forma de la punta
II	TC	Centroide

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Los murciélagos pueden explotar una gran variedad de ambientes por su capacidad de vuelo y por el desarrollo de un efectivo sistema de ecolocalización para encontrar alimento y orientarse en la oscuridad (Kalko & Schnitzler 1998). Las regiones tropicales tienen una gran riqueza de murciélagos insectívoros (Kalko 1998; Sampaio *et al.* 2003; Simmons & Voss 1998), y esta riqueza es mantenida, en parte, por el uso diferencial de los recursos ambientales por cada especie (Schoener 1974).

Varios estudios de morfología y ecolocalización, han explorado las diferencias ecológicas que facilitan la coexistencia de especies simpátricas de murciélagos insectívoros (Canals *et al.* 2011; Clairmont 2013; Moreno *et al.* 2006). A pesar de la gran diversidad de murciélagos insectívoros presentes en el neotrópico (160 especies), la mayor parte de los estudios sobre el reparto de recursos en este grupo de animales se han realizado en la región templada.

Se conoce que la variación en los elementos de ecolocalización entre especies de murciélagos está relacionado con el tamaño de la especie, el tipo de presa y el ambiente en el que forrajeen (Jones & Holderied 2007). Se ha establecido que las vocalizaciones de los murciélagos varían en frecuencia, tipo (modulada, constante o cuasi-constante), pendiente y duración con respecto a tres ambientes: espacios abiertos, borde de bosques y espacios cerrados, cada uno de estos tipos con características acústicas que se correlacionan con el tipo de ambiente explotado por cada especie (Schaub & Schnitzler 2007).

Por ejemplo, según Schnitzler *et al.* (2003) las vocalizaciones ultrasónicas con elementos de frecuencia modulada de banda ancha, sugieren que las especies están adaptadas para el vuelo lento, adecuado para la caza de insectos en hábitat cerrado, y elementos de larga duración de banda estrecha, sugieren que las especies están adaptadas para hábitat abierto. Sin embargo, Mancina *et al.* (2012) mencionan que el comportamiento de forrajeo en murciélagos, debe analizarse combinando características de ecolocalización con características morfológicas, ya que estas últimas pueden limitar o permitir las maniobras en vuelo.

Una de las familias de murciélagos insectívoros cuyas especies pueden co-habitar en un mismo sitio, es la familia Mormoopidae. Ésta familia se encuentra sólo en el Neotrópico

y actualmente incluye dos géneros (*Mormoops* y *Pteronotus*), con ocho especies existentes y dos extintas (Smith 1972; Silva-Taboada 1979; Koopman 1994; Simmons & Conway 2001). La distribución de la familia va desde el suroeste de Estados Unidos hasta el sur de Brasil incluyendo las islas del Caribe (Koopman 1994; Simmons 2001). Habita en una amplia variedad de hábitats, desde bosque húmedo tropical hasta bosque árido subtropical y matorrales (Reid 2009; Smith 1972). En Costa Rica ocurren cuatro especies: *Pteronotus fulvus*, *P. gymnotus*, *P. mesoamericanus*, y *P. personatus* (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014).

Norberg & Rayner (1987) describen a las especies de esta familia como especies que tienen vuelo relativamente lento, con agilidad moderada pero baja capacidad de maniobra, por lo que su vuelo es apropiado para cazar insectos voladores en espacios abiertos. Sin embargo, estudios posteriores sobre la morfología del ala y la ecolocalización, sugieren que estos murciélagos podrían alimentarse también en espacios cerrados como sotobosques con vegetación densa (O'Farrell & Miller 1997; Schnitzler & Kalko 2001; Vaughan *et al.* 2004; Macías *et al.* 2006).

Según Mancina *et al.* (2012) la morfología del ala, la estructura de la ecolocalización, y los patrones de actividad temporal son factores morfológicos y de comportamiento que podrían facilitar el uso de diferentes recursos entre los murciélagos mormoopidos de Cuba. Tomando como base el trabajo realizado en Cuba, en la presente investigación se estudiarán especies sintópicas del género *Pteronotus* de la familia Mormoopidae que ocurren en el Parque Nacional Barra Honda en Costa Rica.

En el Parque Nacional Barra Honda se encuentran las cuatro especies de *Pteronotus* reportadas para Costa Rica, las cuales utilizan como refugio algunas de las cavernas presentes en el parque (Leiva 2012). Actualmente se realiza un monitoreo del tamaño de las poblaciones de estas especies dentro de las cavernas, donde se estima que puede habitar hasta 17,000 individuos de las cuatro especies (Cubero & Artavia 2016). Sin embargo, se desconoce cómo estas especies utilizan los recursos en los diferentes microhábitats del bosque, y si las especies tienen diferencias morfológicas y de ecolocalización que facilitarían el uso de diferentes recursos. Análisis morfológicos, de ecolocalización y uso de microhábitat, pueden ser una herramienta valiosa para la comprensión del uso de los

recursos de las especies de murciélagos del género *Pteronotus* en el Parque Nacional Barra Honda.

## **OBJETIVO GENERAL**

Determinar si la morfología y ecolocalización en los murciélagos del género *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae) se correlacionan con el uso de diferentes micro-hábitats en el Parque Nacional Barra Honda, Costa Rica.

### **Objetivos específicos**

1. Determinar si existen diferencias espaciales y temporales en el uso de microhábitats de las cuatro especies del género *Pteronotus* presentes en el Parque Nacional Barra Honda.
2. Determinar si existen diferencias morfológicas de las especies de *Pteronotus* presentes en el Parque Nacional Barra Honda que les permitirían utilizar diferentes microhábitats.

## **REFERENCIAS**

- Canals, M., J. Iriarte-Díaz & B. Grossi. (2011). *Biomechanical, Respiratory and Cardiovascular Adaptations of Bats and the Case of the Small Community of Bats in Chile*. Recuperado de <http://www.intechopen.com/books/biomechanics-in-applications/biomechanical-respiratory-and-cardiovascularadaptations-of-bats-and-the-case-of-the-small-community>
- Cardini, A. (2003). The geometry of the Marmot (Rodentia: Sciuridae) Mandible: Phylogeny and Patterns of Morphological Evolution. *Systematic Biology*, 52, 186-205.

- Clairmont, L. (2013). The Role of Morphology in Diet and Flower Visitation by Five Species of Cuban Flower-Visiting Bats. University of Western Ontario - *Electronic Thesis and Dissertation Repository*. Paper 1704.
- Cubero, O. & E. Artavia. (2016). *Bats living in caves, Barra Honda National Park*. Guanacaste, Costa Rica: Projects Aboard.
- Davalos, L. (2006). The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 101–118.
- Holdridge, L. R. (1966). The life zone system. *Adansonia*, 6, 199-203.
- Jones, G. & M W. Holderied. (2007). Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 905-12.
- Kalko, E. K. V. (1998). Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101, 281–297.
- Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U. (1998). How echolocating bats approach and acquire food. In: Bat biology and conservation. Kunz TH, Racey PA (Eds.). Washington, DC: *Smithsonian Institution Press*. pp. 197-204.
- Kalko, E. K. V. (1995). Echolocation signal design, foraging hábitats and guild structure in six neotropical sheath-tailed bats (Emballonuridae). *Symp Zool Soc Lond.*, 67, 259-73.
- Koopman, K. (1994). Chiroptera: systematics. *Handbuch der Zoologie*, 8, 1–217.
- Leiva, Y. (2012). *Evaluación de los ectoparásitos presentes en los murciélagos de la Familia Mormoopidae capturados en el Parque Nacional Barra Honda, Guanacaste* (Tesis de licenciatura). Alajuela, Costa Rica: Universidad Técnica Nacional.
- Macías, S., E. C. Mora, & A. García. (2006). Acoustic identification of mormoopid bats: a survey during the evening exodus. *Journal of Mammalogy*, 87, 324–330.
- Mancina, C., L. García-Rivera & B. W. Miller. (2012). Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 93, 1308-1317.
- Mora, S. (1978). *Estudio geológico de los cerros Barra Honda y alrededores Nicoya, Guanacaste, Costa Rica*. San José, Costa Rica: Departamento de geología del Instituto Costarricense de Electricidad, Dirección de ingeniería de energía.

- Moreno, C. E., H. Arita & L. Solis. (2006). Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia*, 149, 133–140.
- Norberg, U. M., & J. M. V. Rayner. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 316, 335–427.
- O'Farrell, M. J., & B. W. Miller. (1997). A new examination of echolocation calls of some neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of Mammalogy*, 78, 954–963.
- Ortiz-Malavassi, E. (2009). *Atlas Digital de Costa Rica 2008*. San José, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Peil, J. (1979). Bookstein, FL: The Measurement of Biological Shape and Shape Change. Lecture Notes in Biomathematics Vol. 24. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg-New York 1978, 199 pp. *Biometrical Journal*, 21, 298-298.
- Pineda W. (2007). *Morfología funcional del ala en 41 especies de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) y su relación con hábitos alimentarios, estrategias de forrajeo y tipo de bosque* (Tesis de licenciatura). San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica.
- Rasband, W. S. (2012). ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Recuperado de [imagej.nih.gov/ij/](http://imagej.nih.gov/ij/).
- Reid, F. A. (2009). *A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico* (2° ed.), New York, EEUU: Oxford University Press.
- Rivas, L. R. (1964). A reinterpretation of the Concepts “Sympatric” and “Allopatric” with Proposal of the Additional Terms “Syntopic” and “Allotopic”. *Systematic Zoology*, 13, 43-43.
- Rodríguez-Herrera, B., Ramírez-Fernández, J. D., Villalobos-Chaves, D. & R. Sánchez. 2014. Actualización de la lista de especies de mamíferos vivientes de Costa Rica. *Mastozoología Neotropical*, 21: 275-289.
- Sampaio, E. M., E. K. V. Kalko, E. Bernard, B. Rodríguez-Herrera, & C. O. Handley. (2003). A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest

- of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38, 17–31.
- Schaub, A. & H. Schnitzler. (2007). Echolocation behavior of the bat *Vespertilio murinus* reveals the border between the habitat types «edge» and «open space». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 513–23.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- Schnitzler, H. U., & E. K. V. Kalko. (2001). Echolocation by insect eating bats. *BioScience*, 51, 557–569.
- Schnitzler, H. U., C. F. Moss, & A. Denzinger. (2003). From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 386–394.
- Simmons, N. B., & Conway, T. M. (2001). Phylogenetic relationships of mormoopid bats (Chiroptera: Mormoopidae) based on morphological data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 258, 1–97.
- Simmons, N. B., & R. S. Voss. (1998). The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237, 1–129.
- Silva-Taboada, G. (1979). Los murciélagos de Cuba. Editorial Academia, La Habana.
- Smith, J. D. (1972). Systematics of the Chiropteran family Mormoopidae. University of Kansas Museum of Natural History. *Miscellaneous Publication*, 56, 1–132.
- Vaughan, N., S. Parsons, K. E. Barlow, & M. R. Gannon. (2004). Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*, 6, 75–90.

## CAPÍTULO 1 (Con formato para Journal of Mammalogy)

### **A family matter: Four *Pteronotus* spp. (Chiroptera: Mormoopidae) sharing a dry forest of Costa Rica**

LUIS E. GIRÓN\*, LUIS SANDOVAL, GILBERT BARRANTES AND BERNAL RODRÍGUEZ-HERRERA  
*Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica*

\* Correspondent: *luis.egiga@gmail.com*

Tropical regions have a great richness of insectivorous bats and this richness is partially maintained by the differential use of environmental resources by each species. In Costa Rica, four mormoopid species occur *Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus*, *P. mesoamericanus*, and *P. personatus*. The species roost in caves in large numbers, but it is unknown how these species are distributed spatially and temporally, in different microhabitats in the same forest. From October 2015 to March 2016 in Barra Honda National Park, we made ultrasonic recordings simultaneously in two microhabitats defined for this study as gap (open area within the forest) and clutter (dense understory/canopy). We found that *P. davyi* and *P. gymnonotus* fly and forage mainly in forest gaps and *P. mesoamericanus* have no difference in the use of microhabitats. The activity of *P. davyi* and *P. gymnonotus* was similar between them in rainy and dry season, therefore, prey availability may not have been a limitation for these bats. The temporal partition through the night is more evident for *P. mesoamericanus*, and this interspecific difference, may be related to different foraging strategies and diet. Our study is the first that describes how these species of mormoopids use different microhabitats in a dry forest of the neotropics' and helps to understand how sympatric species of the genus *Pteronotus* coexist.

Key words: acoustic activity, guilds, resource partitioning, syntopic species.

The great richness of insectivorous bats that are found in tropical habitats (Kalko 1998; Sampaio et al. 2003; Simmons and Voss 1998) is partially maintained by the differential use of environmental resources by each species (Schoener 1974). Several studies in bats have investigated how ecological differences such as habitat type, foraging mode, diet, morphology and feeding behavior (Schnitzler et al. 2003; Schnitzler and Kalko 2001; Denzinger and Schnitzler 2013; Denzinger et al. 2017) facilitate the coexistence of sympatric species (e.g. Canals et al. 2011; Clairmont 2013; Moreno et al. 2006).

A first step to understand how species are assembled is classified them into functional guilds (“a group of species that exploit the same class of environmental resources in a similar way”, Root 1967; Denzinger et al. 2017) to understand how differ in the use of environmental resources (Denzinger and Schnitzler 2013). Echolocating insectivorous bats are included in the following four guilds: open space aerial foragers, edge space aerial foragers, edge space trawling foragers, and narrow space flutter detecting foragers (Denzinger and Schnitzler 2013; Denzinger et al. 2016; Denzinger et al. 2017).

Echolocation, an active sensory system that tightly coupled sound production (pulse) with returning sound (echo) reception, allows animals to orient in their environment and detect prey (Fenton et al. 2012). Differences in pulse characteristics such as frequency, duration, bandwidth and duty cycle may account for resources partitioning (Denzinger et al. 2004; Siemers and Schnitzler 2004; Denzinger and Schnitzler 2013).

Some neotropical bats studies have explore temporal partition in bats activity (e.g. pulses per night) by seasons (rainy and dry) or through the night (Mancina et al. 2012; Emrich et al. 2014). For example, in Cuba, *Pteronotus quadridens* had highest activity during the first part of the night, whereas *P. macleayii* had its highest activity during the second half of the night (Mancina et al. 2012). This interspecific difference in emergence time from the caves may be related to different foraging strategies and diet (Jones and Rydell 1994; Mancina et al. 2012).

Temporal bat activity patterns combine with diet and insect availability (Mancina et al. 2012; Emrich et al. 2014; de Oliveira et al. 2015) helps to better understand the resources partition and coexistence of insectivorous bats from this diverse region. The importance of insect availability was showed for *Pteronotus parnellii* in Brasil, where mass and species composition of insects had a strong influence on habitat use (de Oliveira et al. 2015).

In the present research, we studied four syntopic bat species of the genus *Pteronotus* (Mormoopidae) occurring in Costa Rica: *Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus*, *P. mesoamericanus*, and *P. personatus* (Rodríguez-Herrera et al. 2014, Pavan and Marroig 2016). Norberg and Rayner (1987) describe *Pteronotus* species as relatively slow flying bats with moderate agility but low maneuverability, suitable for hunting flying insects in open spaces. Further studies suggest that these bats could also forage in cluttered spaces such as understory with dense vegetation (O'Farrell and Miller 1997; Schnitzler and Kalko 2001; Vaughan et al. 2004; Macías et al. 2006).

In Barra Honda National Park, the four *Pteronotus* species reported in Costa Rica live in some caves of the park (Leiva 2012). It is estimated that within the caves can inhabit up to 17,000 individuals of the four species (Cubero and Artavia 2016). However, it is unknown these species make use of two different microhabitats in the same forest at the same time. Analyses of the use of microhabitat, could provide valuable information to understand the coexistence of these *Pteronotus* species that have never been studied in this aspect. Therefore, the objective of the research is to determine if there are spatial and temporal differences in the use of microhabitats by the four species of *Pteronotus* bats.

We expect species *P. davyi*, *P. gymnonotus* and *P. personatus* to be detected more in a microhabitat similar to a forest edge, since they are included in the guild edge space aerial foragers (Denzinger et al. 2017), and *P. mesoamericanus* in a cluttered microhabitat, since is classified as narrow space flutter detecting forager (Denzinger et al. 2017). For the species in the same guild, we expect that there will be a differentiated temporal distribution (temporal partition) for each species

at different seasons and hours of the night, if they compete for the same food resources or acoustic environment.

## **MATERIALS AND METHODS**

*Study area.*—The study was conducted in Barra Honda National Park, Nicoya, Guanacaste province, Costa Rica (10°10′-10°13′N, 85°18′-85°22′W; Fig. 1). The area is covered by transitional tropical dry forest to tropical humid forest (Holdridge, 1966). Annual rainfall ranges from 1500 to 2000 mm and the average temperature is 27 C° (Ortiz-Malavassi, 2009).

*Microhabitats.*—Sampling was conducted in two microhabitats within the same forest type: (1) Gap (a natural open space within the forest that had 6 - 20 m diameter at canopy level with 50% or lower understory density) and (2) Clutter (a site within the forest with 70% or more understory and canopy density). These categories were categorized in this way to allow comparing relatively close microhabitats within the same forest.

*Recording methods and measuring habitat use.*—The sampling was conducted in the rainy (October – December 2015) and dry season (January - March 2016) at six sites of each microhabitat for two consecutive nights per site once per month. First, six Gap sites were located within the forest at a distance between them from 0.3 to 1.5 km. For each of the Gap sites, a Clutter site was selected within the forest, located from 50 to 60 m from the edge of the Gap.

In each site, we recorded ultrasound for two consecutive nights between 17:30 and 5:30 h. Sampling in each microhabitat was simultaneous, using two Song Meter SM2 sound recorders (Wildlife Acoustics) and two SMX-II microphones for SM2 at a height of approximately two meters and with an inclination of 45 °. The recorders were programmed to be activated by sounds with frequencies higher than 12 kHz, creating WAV sound files of 10 seconds duration.

To quantify the habitat use, in the WAV files we count the number of passes (at least one echolocation pulse of *Pteronotus* spp.) and feeding buzzes (according to Schnitzler and Kalko 2001; series of short signals of high repetition, previous to capture an insect) for each species in both microhabitats.

*Data analysis.* –The echolocation passes (bat activity) and feeding buzzes (bat foraging) were counted with Kaleidoscope 3.1 software (Fast Fourier Transform (FFT) size: 512; window size: 256; Maximum cache size: 512 MB) of Wildlife Acoustics to identify bat species of the genus *Pteronotus*, based on the reference literature (O’Farrell and Miller 1999; Rydell *et al.* 2002; Jung and Kalko 2011). A correlation test was performed between the passes and feeding buzzes to analyze the correlation between both ( $r=0.77$ ;  $P < 0.001$ ), and only passes were used in most analyzes, given that both variables will show a similar pattern. The species *P. personatus* was excluded from all statistical analyses due to the low number ( $n = 7$ ) of passes recorded in the study.

To evaluate microhabitat use and temporal activity of the species, three generalized linear mix models with a negative binomial error distribution were performed using the total passes per sample as a dependent variable. The models used were: (1) microhabitats (Gap and Clutter) and species (*P. davyi*, *P. gymnonotus* and *P. mesoamericanus*) with interactions as predictor factors and sampling sites (1 – 6), hours (17 pm – 5 am) and months (October 2015 – March 2016) as random factors; (2) seasons (Rainy and Dry) and species with interactions as predictor factors and sampling sites, hours and months as random factors, and (3) hours and species with interactions as predictor factors and sampling sites and months as random factors. The analyses were performed using the nlme library for the R work environment (<http://www.r-project.org>).

## **RESULTS**

We recorded 2656 passes in both microhabitats, and the Gap was the microhabitat with more passes (Table 1). The specie with more passes was *P. gymnonotus*, followed by *P. davyi*, *P. mesoamericanus* and finally, *P. personatus* which had only seven passes in Gap (Table 1).

Regarding feeding buzzes, we recorded 69 in both microhabitats and Gap had more feeding buzzes than Clutter (Table 1). The species with more feeding buzzes was *P. gymnonotus*, then *P. davyi*, *P. mesoamericanus* and *P. personatus* the last with none feeding buzz registered (Table 1).

### ***Microhabitat use***

We found spatial differences in the acoustic activity and foraging of the *Pteronotus* species ( $n = 6$ ,  $Z = -2.24$ ,  $p = 0.025$ ;  $n = 6$ ,  $Z = -4.88$ ,  $p < 0.001$ ). *Pteronotus davyi* and *P. gymnonotus* were more active and foraged more in Gaps than in Clutter microhabitats, however, the activity and foraging of *P. mesoamericanus* were similar in both microhabitats (Fig. 2). *Pteronotus mesoamericanus* registered more activity in Clutter microhabitats than *P. davyi* and *P. gymnonotus*, but the activity of *P. davyi* and *P. gymnonotus* was larger in Gaps than *P. mesoamericanus* (Fig. 3).

### ***Temporal partition***

The activity of the bats varied between species and seasons ( $n = 3$ ,  $Z = 3.83$ ,  $p = 0.001$ ). The species *P. davyi* and *P. gymnonotus* had lower activity in the rainy season than in the dry season, while the activity of *P. mesoamericanus* was similar in both seasons (Fig. 4A). The three species had similar activity between them in both seasons (Fig. 4B).

The temporal activity through the night also varied among species ( $n = 6$ ,  $Z = -2.74$ ,  $p = 0.006$ ). The three species showed two picks of activity, one early in the night and other close to the sunrise, but the activity of *P. mesoamericanus* picked earlier, and remained relatively constant the rest of the night (Fig. 5). *Pteronotus davyi* had activity picks from 18 to 20 h and 3 to 5 h, *P. gymnonotus* from 18 to 21 h and 4 to 5 h, and *P. mesoamericanus* from 17 to 18 h and 4 to 5 h (Fig. 5). *Pteronotus davyi* had lower activity from 21 to 23 h, and *P. gymnonotus* from 23 to 1 h (Fig. 5).

## **DISCUSSION**

### ***Microhabitat use***

This study confirms the proposed guilds for mormoopids species based on the type of habitat and foraging behavior (Schnitzler et al. 2003; Schnitzler and Kalko 2001; Denzinger and Schnitzler 2013; Denzinger et al. 2016; Denzinger et al. 2017). *Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus* and *P. personatus* are included within the guild of edge space aerial foragers (Denzinger 2017), and in this study used mainly the gap microhabitat, which have characteristics similar to the forest edge or border habitat described in other studies (Barboza-Marquez, et al. 2014; Cormier 2014; Emrich et

al. 2014; Estrada-Villegas et al. 2010), since they are open spaces surrounded or close to dense vegetation.

These three species use a mixture of quasi-constant (QCF) and steep modulated (FM) echolocation pulses (O'Farrell and Miller 1999; Jung and Kalko 2011; Denzinger et al. 2016) that help them to exploited this kind of habitat. The QCF section of the pulse allows prey detection, and the FM section facilitates localization and classification of the background vegetation and insects at forest edges (Jacobs and Bastian 2017).

For *P. mesoamericanus* in this study there is no evidence of different use of microhabitats within the forest, although in other forests its activity is higher in cluttered-vegetation microhabitats (Alpizar et al. 2012). *Pteronotus mesoamericanus* is the only Central American bat specie that is included in the guild of narrow space flutter detecting foragers (Denzinger and Schnitzler 2013; Denzinger et al. 2017) and we confirmed the capacity of this specie to fly and forage in cluttered environments too. This specie has two specialized echolocation characteristics that allow it exploiting cluttered microhabitats: High duty cycle echolocation provides better detection of fluttering targets (see Lazure and Fenton 2011; Fenton et al. 2012) and doppler-shift compensation (DSC) that help to discriminate fine acoustic details of their prey and to navigate through dense foliage (Schnitzler, 1967; Simmons, 1974; Simmons *et al.* 1979).

### ***Temporal partition***

We found that the activity of *P. davyi* and *P. gymnonotus* was similar between them by seasons, with an increase in the activity of both in the dry season. This could be caused by a change in the richness and abundance of insects in the dry season. However, the richness and abundance of insects known to be prey of mormoopids bats (Goldman 1977; Emrich et al 2014; de Oliveira et al. 2015) such as coleoptera, lepidoptera and diptera species, decrease in the dry season in different neotropical seasonally dry ecosystems (Jenzen 1993; de Siquiera et al 2010; Vasconcellos et al. 2010). Nevertheless, in Jamaica, for mormoopid species during the dry season when the dietary

diversity of insects was lower, the diets of the bats showed minimal overlap, therefore, prey availability may not have been a limitation for these bats (Emrich et al 2014).

The temporal partition through the night is more evident for *P. mesoamericanus*, which starts its activity earlier in the night and maintains a relatively constant activity between the two picks of activity. This temporal partition between species of different guilds is similar to that observed in the mormoopid species of Cuba, where the activity pick of *P. parnellii* started in the first two hours of the night and the activity pick of *P. macleayii* started several hours later (Mancina et al. 2012). This interspecific difference in activity through the night, may be related to different foraging strategies and diet (Jones and Rydell 1994; Mancina et al. 2012).

Studies showed that some mormoopids fed more on coleopterans, others fed mainly on dipterans or lepidoptera (Silva Taboada 1979; Mancina et al. 2012; Emrich et al 2014; de Oliveira et al. 2015). In Cuba, was found that *P. quadridens* ate more coleopterans, *P. macleayii* more dipterans and *P. parnellii* more lepidopterans (Mancina et al. 2012), and in Jamaica, was found similar results, where *P. macleayii* ate more dipterans and *P. parnellii* more lepidopterans (Emrich et al. 2014). Goldman (1977) proved that *P. parnellii* select its prey and avoids certain moths and beetles. Dunning (1968) suggested that *P. parnellii* can sense aposematic odors emitted by some ctenuchid and arctiid moths and thus avoid preying them. Taking into account that the lowlands of Guanacaste province, Costa Rica, have a nocturnal moth fauna of about 1000 species (Janzen 1987), *Pteronotus* species have many options even without counting the other groups of insects. These suggest that for continental *Pteronotus* species, diet also could be different among them and led to different foraging strategies such as different habitat use and temporal partition.

This is the first study that describes how these species of mormoopids use two different microhabitats in a dry forest of the neotropics' and helps to understand how sympatric species of the genus *Pteronotus* coexist in a dry forest. The results suggest that *P. davyi* and *P. gymnonotus* fly and forage in natural open spaces (gap) within a dry forest, that *P. mesoamericanus* can use food resources in forest gaps and cluttered spaces, and *P. personatus* is present but rare.

## ACKNOWLEDGMENTS

Thanks to the personnel of Barra Honda National Park, especially Oscar Cubero and Eduardo Artavia. Also to the staff of the Guanacaste Conservation Area. Special thanks to Melissa Rodríguez, Karla Zaldaña, Lucía Sánchez, Francesca Protti, Josefina Brais, Mauren Hernández, Elena Castillo, Kevyn Quijano and Guillermo Rugamas for their valuable support in the field work. The study could be done thanks to the Graduate Studies System (SEP) of the University of Costa Rica (UCR). We thank the government of Spain which, through their Spanish Agency of International Cooperation and Development (Agencia Española de Cooperación Internacional y Desarrollo) provided the recorders used.

## LITERATURE CITED

- ALPÍZAR, P., L. R. VÍQUEZ, F. HONG, B. RODRÍGUEZ-HERRERA, AND J. F. G. MAYA., 2012. Efecto de los claros de bosque en la composición de murciélagos insectívoros en la Reserva Biológica la Tirimbina, Sarapiquí, Costa Rica. *Revista Biodiversidad Neotropical* 2(2), 137-138.
- BARBOZA-MARQUEZ, K., L. F. AGUIRRE, J. C. P. ZUBIETA, AND E. K. KALKO. 2014. Habitat use by aerial insectivorous bats of external areas of Barro Colorado Nature Monument, Panama. *Chiroptera Neotropical* 19, 44–56.
- CANALS, M., J. IRIARTE-DIAZ, AND B. GROSSI. 2011. Biomechanical, Respiratory and Cardiovascular Adaptations of Bats and the Case of the Small Community of Bats in Chile. In *Biomechanics in Applications*. InTech.
- CLAIRMONT, L. 2013. The Role of Morphology in Diet and Flower Visitation by Five Species of Cuban Flower-Visiting Bats. University of Western Ontario - Electronic Thesis and Dissertation Repository. Paper 1704.
- CLARE, E. L., A. M. ADAMS, A. Z. MAYA-SIMÕES, J. L. EGER, P. D. HEBERT, AND M. B. FENTON. 2013. Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii*. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 26.

- CORMIER, A. 2014. Species diversity and activity of insectivorous bats in three habitats in La Virgen de Sarapiquí, Costa Rica. *Revista de biología tropical* 62(3), 939-946.
- CUBERO, O., AND E. ARTAVIA. 2016. Bats living in caves, Barra Honda National Park. Guanacaste, Costa Rica: Projects Aboard. Available online: <http://docs.projects-abroad.org/us/conservation-management-plan/data-and-reports/costa-rica/bats-living-in-caves.pdf>
- DE OLIVEIRA, L. Q., R. MARCIENTE, W. E. MAGNUSSON, AND P. E. D. BOBROWIEC. 2015. Activity of the insectivorous bat *Pteronotus parnellii* relative to insect resources and vegetation structure. *Journal of Mammalogy* 96(5), 1036-1044.
- DE SIQUEIRA NEVES, F., OLIVEIRA, V. H. F., DO ESPÍRITO-SANTO, M. M., VAZ-DE-MELLO, F. Z., LOUZADA, J., SANCHEZ-AZOFEIFA, A., AND FERNANDES, G. W. 2010. Successional and seasonal changes in a community of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Brazilian tropical dry forest. *Nat Conserv*, 8, 160-164.
- DENZINGER, A., E. K. V. KALKO, AND G. JONES. 2004. Ecological and evolutionary aspects of echolocation in bats, in *Echolocation in Bats and Dolphins*, eds J. A. Thomas, C. F. Moss, and M. Vater (Chicago, IL: The University of Chicago Press), 311–326.
- DENZINGER A., AND H.U. SCHNITZLER. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology* , doi: 10.3389/fphys2013.00164
- DENZINGER, A., E. K. KALKO, M. TSCHAPKA, A. D. GRINNELL, AND H. U. SCHNITZLER. 2016. Guild structure and niche differentiation in echolocating bats. In *Bat bioacoustics* (pp. 141-166). Springer, New York, NY.
- DENZINGER, A., M. TSCHAPKA, AND H. U. SCHNITZLER. 2017. The role of echolocation strategies for niche differentiation in bats. *Canadian Journal of Zoology*, 96(3), 171-181.
- DUNNING, D. C., AND ROEDER, K. D. 1965. Moth sounds and the insect-catching behavior of bats. *Science*, 147(3654), 173-174.

- EMRICH, M. A., E. L. CLARE, W. O. SYMONDSON, S. E. KOENIG, AND M. B. FENTON. 2014. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology*, 23(15), 3648-3656.
- ESTRADA, A., AND COATES-ESTRADA, R. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17(5), 627-646.
- ESTRADA-VILLEGAS, S., C. F. MEYER, AND E. K. KALKO. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation*, 143(3), 597-608.
- FENTON M. B., P. A. FAURE, AND J. M. RATCLIFFE. 2012. Evolution of high duty cycle echolocation in bats. *Journal of Experimental Biology*, 215, 2935–2944.
- FLEMING, T. H., HOOPER, E. T. AND WILSON, D. E. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 5:555–569.
- GOLDMAN, L. J., AND HENSON, O. W. 1977. Prey recognition and selection by the constant frequency bat, *Pteronotus p. parnellii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2(4), 411-419.
- HICKEY M. B. C., L. ACHARYA, S. PENNINGTON. 1996. Resource partitioning by two species of vespertilionid bats (*Lasiurus cinereus* and *Lasiurus borealis*) feeding around street lights. *Journal of Mammalogy*, 77, 325–334.
- HOLDRIDGE, L. R. 1966. The life zone system. *Adansonia*, 6, 199-203.
- JANZEN, D. H. 1987. How moths pass the dry season in a Costa Rican dry forest. *International Journal of Tropical Insect Science*, 8(4-5-6), 489-500.
- JONES, G., AND RYDELL, J. 1994. Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 346 (1318), 445-455.

- JONES, G., AND M. W. HOLDERIED. 2007. Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 905-12.
- KALKO, E. K. V. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101, 281–297.
- KALKO, E. K. V. AND , H. U. SCHNITZLER. 1998. How echolocating bats approach and acquire food. In: *Bat biology and conservation*. Kunz TH, Racey PA (Eds.). Washington, DC: Smithsonian Institution Press. pp. 197-204.
- LEIVA, Y. 2012. Evaluación de los ectoparásitos presentes en los murciélagos de la Familia Mormoopidae capturados en el Parque Nacional Barra Honda, Guanacaste (Tesis de licenciatura). Alajuela, Costa Rica: Universidad Técnica Nacional.
- MACÍAS, S., E. C. MORA, AND A. GARCÍA. 2006. Acoustic identification of mormoopid bats: a survey during the evening exodus. *Journal of Mammalogy*, 87, 324–330.
- MANCINA, C., L. GARCÍA-RIVERA AND B. W. MILLER. 2012. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 93, 1308-1317.
- MEYER, C. F., SCHWARZ, C. J., AND FAHR, J. 2004. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest–savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology*, 20(4), 397-407.
- MORENO, C. E., H. ARITA AND L. SOLIS. 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia*, 149, 133–140.
- NORBERG, U. M., AND J. M. V. RAYNER. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 316, 335–427.
- O'FARRELL, M. J., AND B. W. MILLER. 1997. A new examination of echolocation calls of some neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of Mammalogy*, 78, 954–963.

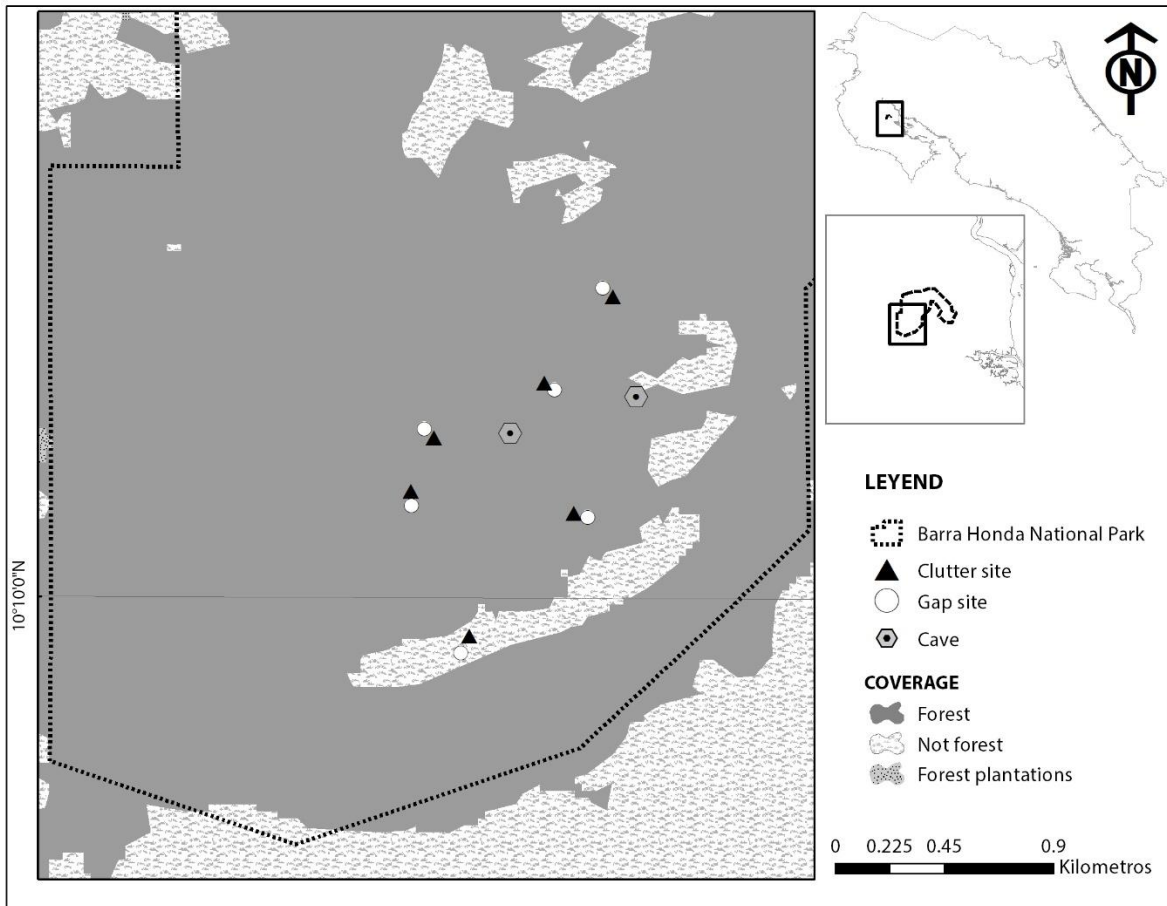
- ORTIZ-MALAVASSI, E. 2009. Atlas Digital de Costa Rica 2008. San José, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- PAVAN, A. C. AND G. MARROIG. 2016. Integrating multiple evidences in taxonomy: species diversity and phylogeny of mustached bats (Mormoopidae: Pteronotus). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 103, 184-198.
- RAZGOUR, O., C. KORINE, D. SALTZ. 2011. Does interspecific competition drive patterns of habitat use in desert bat communities? *Oecologia*, 167, 493–502.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B., J. D. RAMÍREZ-FERNÁNDEZ, , D. VILLALOBOS-CHAVES, AND R. SÁNCHEZ. 2014. Actualización de la lista de especies de mamíferos vivientes de Costa Rica. *Mastozoología Neotropical*, 21: 275-289.
- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological monographs*, 37(4), 317-350.
- SAMPAIO, E. M., E. K. V. KALKO, E. BERNARD, B. RODRÍGUEZ-HERRERA, AND C. O. HANDLEY. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38, 17–31.
- SCHAUB, A. AND H. SCHNITZLER. 2007. Echolocation behavior of the bat *Vespertilio murinus* reveals the border between the habitat types «edge» and «open space». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 513-23.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- SCHNITZLER, H. U. 1967. Compensation of Doppler effects in horseshoe bats. *Die Naturwissenschaften*, 54(19), 523.
- SCHNITZLER, H. U., AND E. K. V. KALKO. 2001. Echolocation by insect eating bats. *BioScience*, 51, 557–569.
- SCHNITZLER, H. U., C. F. MOSS, AND A. DENZINGER. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 386-394.

- SIEMERS, B. M., AND H. U. SCHNITZLER,. 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric bat species. *Nature* 429, 657–661.
- SIMMONS, J. A. 1974. Response of the Doppler echolocation system in the bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 56(2), 672-682.
- SIMMONS, J. A., M. B. FENTON, AND M. J. O'FARRELL. 1979. Echolocation and pursuit of prey by bats. *Science*, 203(4375), 16-21.
- SIMMONS, N. B., AND R. S. VOSS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237, 1–129.
- SKUTCH, A. F. 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis*, 92(2), 185-222.
- VASCONCELLOS, A., ANDREAZZE, R., ALMEIDA, A. M., ARAUJO, H. F., OLIVEIRA, E. S., & OLIVEIRA, U. 2010. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(3), 471-476.
- VAUGHAN, N., S. PARSONS, K. E. BARLOW, AND M. R. GANNON. 2004. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*, 6, 75–90.

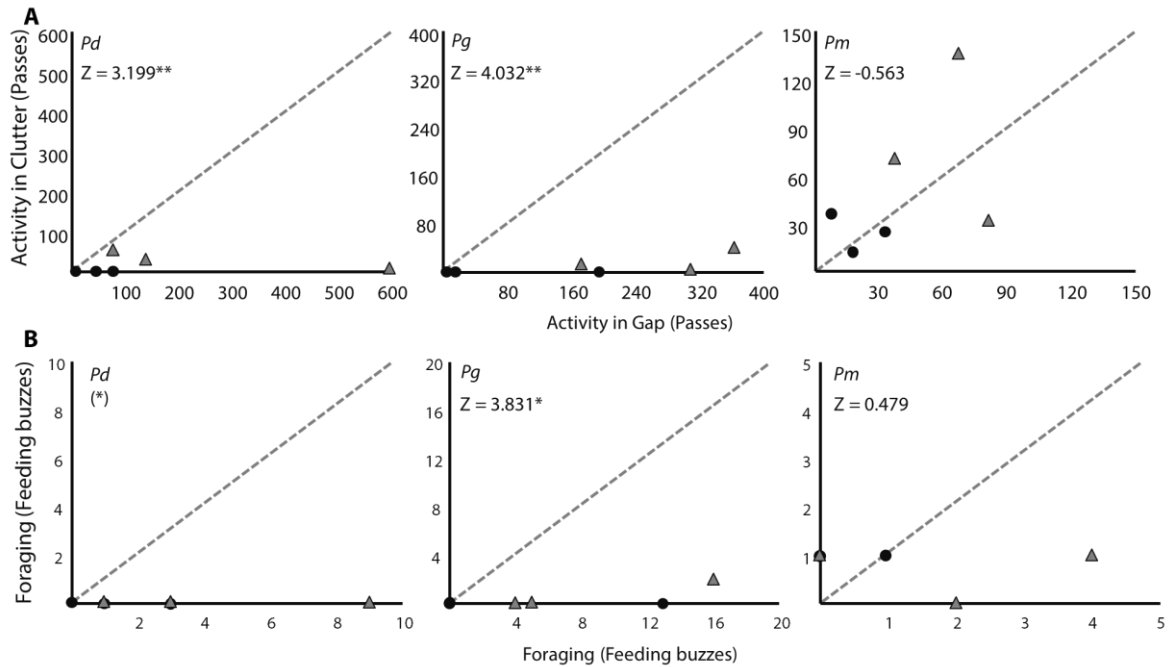
TABLES AND FIGURES

**TABLE 1.** – Echolocation passes and feeding buzzes (FB) recorded for the four *Pteronotus* spp. in Barra Honda National Park at two different microhabitats (Gap and Narrow) from October 2015 to March 2016.

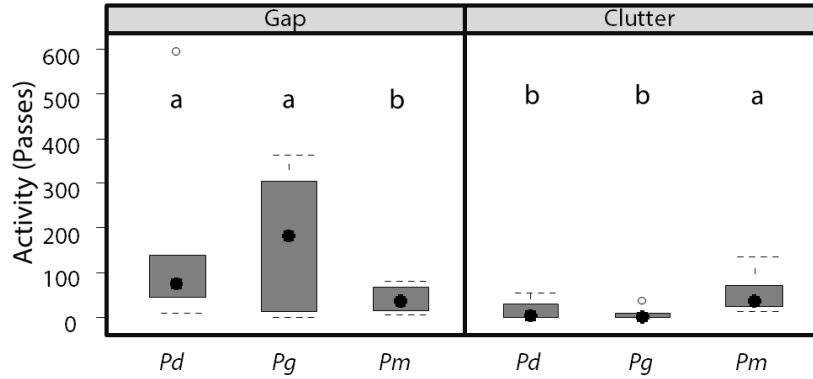
Specie	Gap		Clutter		Total	
	Passes	FB	Passes	FB	Passes	FB
<i>Pteronotus davyi</i>	931	17	89	0	1020	17
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	1038	38	46	2	1084	40
<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	238	7	307	5	545	12
<i>Pteronotus personatus</i>	7	0	0	0	7	0
<b>Total</b>	<b>2214</b>	<b>62</b>	<b>442</b>	<b>7</b>	<b>2656</b>	<b>69</b>



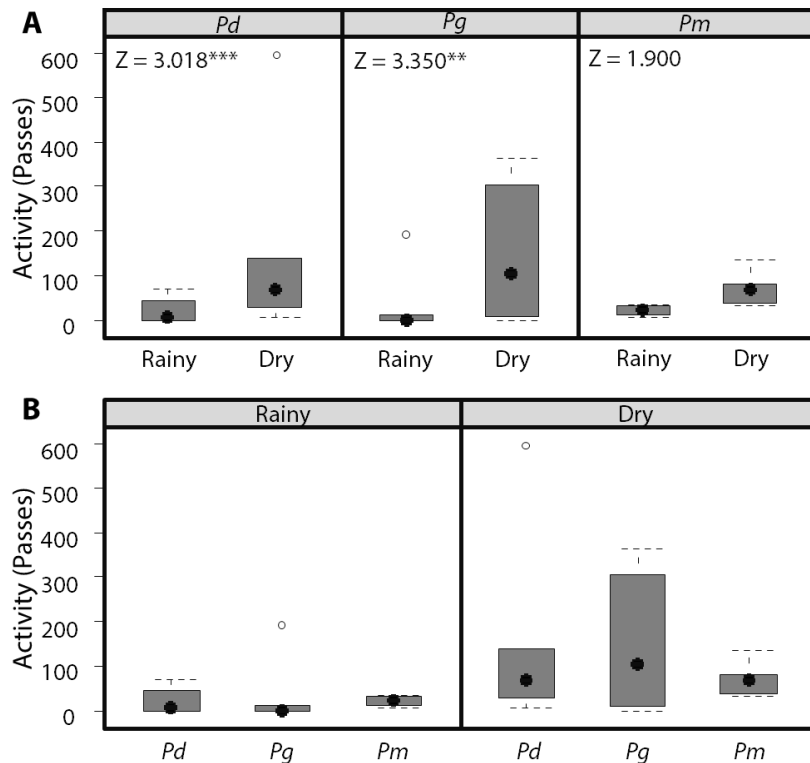
**Fig. 1.** –Location of Barra Honda National Park, Nicoya, Guanacaste, Costa Rica.



**Fig. 2.** – Comparison of activity (A) and foraging (B) recorded by species in Gap and Clutter microhabitat in each sample in Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. Each data point represents the number of passes (A) and feeding buzzes (B) in Gap microhabitat (X-axis) by the number of passes (A) and feeding buzzes (B) in Clutter microhabitat (Y-axis) in each sample site. *Pd* shows the results of *Pteronotus davyi*, *Pg* those of *P. gymnonotus*, and *Pm* those of *P. mesoamericanus*. Black circles indicate the rainy season and gray triangles indicate the dry season. Points located to the right and below the gray dotted line indicate more passes or feeding buzzes recorded in Gap microhabitat, and points located to the left and above the gray dotted line indicate more passes or feeding buzzes recorded in Clutter microhabitat. \*=  $P < 0.001$ ; \*\*=  $P < 0.01$ . (\*)= There is no statistical result because there are no feeding buzzes in Clutter microhabitat for *Pteronotus davyi*.

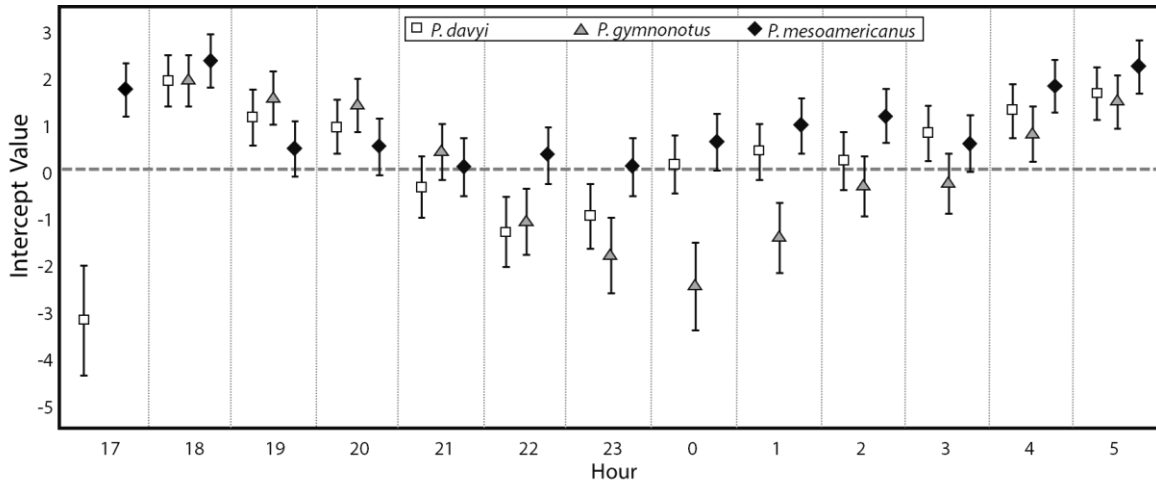


**Fig. 3.** – Comparison of activity (passes) between species in Gap and Clutter microhabitats in Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. *Pd* = *Pteronotus davyi*, *Pg* = *P. gymnonotus*, and *Pm* = *P. mesoamericanus*. Different letters represent a significant statistical difference.



**Fig. 4.** – (A) Comparison of activity (passes) recorded by species in Rainy and Dry season in Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. \*\*=  $P < 0.01$ , \*\*\*=  $P < 0.05$ . (B)

comparison of activity (passes) between species in Rainy and Dry season.  $Pf = Pteronotus$   
*davyi*,  $Pg = P. gymnonotus$ , and  $Pm = P. mesoamericanus$ .



**Fig. 5.** – Comparison of the activity of each species through the night using the GLMM intercepts with the activity (passes) as a response variable, the hours (17 - 5 h), the species (*Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus* and *P. mesoamericanus*) and its interactions as predictor factors, and sampling sites and months as random factors. Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016. The squares (*P. davyi*), triangles (*P. gymnonotus*) and rhombuses (*P. mesoamericanus*) indicate the value of the intercept at each hour of the night, and the lines indicate the standard error. The values of the intercepts and standard errors that do not overlap represents a significant statistical difference.

## ANNEXES

**ANNEX 1.** – Results of a generalized linear mix model with a negative binomial error distribution using the total passes per sample as a dependent variable, microhabitats (Gap and Clutter) and species (*Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus* and *P. mesoamericanus*) with interactions as predictor factors and sampling sites (1 – 6), hours (17 pm – 5 am) and months (October 2015 – March 2016) as random factors. Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016.

Habitat	Specie	Value	Std. Error	DF	T-value	P
Gap	(Intercept)	-1.330	0.594	452	-2.238	0.025
	<i>Pg vs Pd</i>	-0.087	0.260	452	-0.336	0.736
	<i>Pg vs Pm</i>	-1.106	0.271	452	-4.075	0.000
	<i>Pm vs Pd</i>	1.018	0.272	452	3.746	0.000
Clutter	<i>Pg vs Pd</i>	0.630	0.390	452	1.614	0.107
	<i>Pg vs Pm</i>	2.564	0.358	452	7.159	0.000
	<i>Pm vs Pd</i>	-1.934	0.322	452	-5.995	0.000
Gap vs Clutter	<i>P. davyi</i>	2.519	0.787	10	3.199	0.009
	<i>P. gymnonotus</i>	3.237	0.802	10	4.032	0.002
	<i>P. mesoamericanus</i>	-0.433	0.770	10	-0.563	0.586

**ANNEX 2.** – Results of a generalized linear mix model with a negative binomial error distribution using the total passes per sample as a dependent variable, seasons (Rainy and Dry) and species (*Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus* and *P. mesoamericanus*) with interactions as predictor factors and sampling sites (1 – 6), hours (17 pm – 5 am) and months (October 2015 – March 2016) as random factors. Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016.

Season	Specie	Value	Std. Error	DF	T-value	P
Rainy	(Intercept)	1.869	0.487	452	3.832	0.001
	<i>Pg vs Pd</i>	0.344	0.460	452	-0.748	0.454
	<i>Pg vs Pm</i>	0.454	0.459	452	-0.990	0.322
	<i>Pm vs Pd</i>	0.798	0.463	452	1.725	0.085
Dry	<i>Pg vs Pd</i>	-0.086	0.276	452	-0.312	0.754
	<i>Pg vs Pm</i>	0.059	0.275	452	0.216	0.828

Season	Specie	Value	Std. Error	DF	T-value	P
	<i>Pm vs Pd</i>	-0.146	0.276	452	-0.529	0.597
Rainy vs Dry	<i>P. davyi</i>	-2.157	0.714	10	-3.018	0.012
	<i>P. gymnonotus</i>	-2.406	0.718	10	-3.350	0.007
	<i>P. mesoamericanus</i>	-1.328	0.698	10	-1.900	0.086

**ANNEX 3.** – Results of a generalized linear mix model with a negative binomial error distribution using the total passes per sample as a dependent variable, hours (17 pm – 5 am) and species (*Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus* and *P. mesoamericanus*) with interactions as predictor factors and sampling sites (1 – 6), and months (October 2015 – March 2016) as random factors. Barra Honda National Park, Costa Rica. October 2015 - March 2016.

Hour	Specie	Intercept Value	Std. Error	DF	T-value	P
17	<i>P. davyi</i>	-3.221	1.17	418	-2.745	0.006
	<i>P. mesoamericanus</i>	1.701	0.57	418	3.001	0.002
18	<i>P. davyi</i>	1.898	0.56	418	3.370	0.001
	<i>P. gymnonotus</i>	1.896	0.56	418	3.366	0.001
	<i>P. mesoamericanus</i>	2.322	0.56	418	4.166	0.000
19	<i>P. davyi</i>	1.116	0.58	418	1.923	0.055
	<i>P. gymnonotus</i>	1.534	0.57	418	2.691	0.007
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.451	0.60	418	0.748	0.454
20	<i>P. davyi</i>	0.922	0.59	418	1.574	0.116
	<i>P. gymnonotus</i>	1.370	0.57	418	2.389	0.017
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.490	0.6	418	0.813	0.416
21	<i>P. davyi</i>	-0.371	0.65	418	-0.572	0.567
	<i>P. gymnonotus</i>	0.375	0.61	418	0.618	0.536
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.062	0.62	418	0.099	0.920
22	<i>P. davyi</i>	-1.330	0.74	418	-1.807	0.071
	<i>P. gymnonotus</i>	-1.119	0.71	418	-1.571	0.116
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.306	0.61	418	0.502	0.615
23	<i>P. davyi</i>	-0.991	0.70	418	-1.417	0.157

<b>Hour</b>	<b>Specie</b>	<b>Intercept Value</b>	<b>Std. Error</b>	<b>DF</b>	<b>T-value</b>	<b>P</b>
	<i>P. gymnonotus</i>	-1.840	0.81	418	-2.275	0.023
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.062	0.62	418	0.099	0.920
0	<i>P. davyi</i>	0.107	0.62	418	0.173	0.862
	<i>P. gymnonotus</i>	-2.494	0.94	418	-2.645	0.008
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.588	0.60	418	0.983	0.326
1	<i>P. davyi</i>	0.389	0.61	418	0.642	0.520
	<i>P. gymnonotus</i>	-1.464	0.75	418	-1.943	0.052
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.935	0.59	418	1.596	0.111
2	<i>P. davyi</i>	0.181	0.62	418	0.294	0.768
	<i>P. gymnonotus</i>	-0.356	0.65	418	-0.550	0.582
	<i>P. mesoamericanus</i>	1.150	0.58	418	1.985	0.048
3	<i>P. davyi</i>	0.784	0.59	418	1.328	0.184
	<i>P. gymnonotus</i>	-0.296	0.64	418	-0.460	0.645
	<i>P. mesoamericanus</i>	0.555	0.60	418	0.927	0.354
4	<i>P. davyi</i>	1.264	0.58	418	2.193	0.028
	<i>P. gymnonotus</i>	0.763	0.59	418	1.290	0.197
	<i>P. mesoamericanus</i>	1.777	0.57	418	3.144	0.002
5	<i>P. davyi</i>	1.637	0.57	418	2.883	0.004
	<i>P. gymnonotus</i>	1.446	0.57	418	2.527	0.011
	<i>P. mesoamericanus</i>	2.194	0.56	418	3.925	0.000

## **CAPÍTULO 2 (Con formato para Revista Biología Tropical)**

### **Todo a su medida: Morfología alar del género *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae) en Costa Rica.**

Luis E. Girón\*, Luis Sandoval, Gilbert Barrantes y Bernal Rodríguez-Herrera

*Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica*

**Resumen:** El comportamiento de forrajeo en murciélagos es afectado tanto por factores intrínsecos como extrínsecos. Dentro de los factores intrínsecos las características morfológicas del ala son un muy buen indicador del uso del hábitat y los recursos que estos animales pueden usar. Los murciélagos forrajeros aéreos de espacios abiertos, tienen, en general, alas largas, finas, estrechas y con un alto índice de aspecto para un vuelo rápido y de larga duración. En cambio, los detectores de aleteo de espacios estrechos, tienden a tener alas anchas y redondeadas, con una carga alar muy baja y los altos valores del índice de forma de la punta para el vuelo lento y maniobrable. En el presente estudio tratamos de responder si especies de murciélagos insectívoros del género *Pteronotus* (Mormoopidae), representantes de diferentes gremios de murciélagos insectívoros, poseen diferencias morfológicas en las alas que les facilite el uso de diferentes ambientes. Las especies *Pteronotus davyi*, y *P. gymnonotus* están incluidas en el gremio de los forrajeros aéreos de borde de bosque, y *P. mesoamericanus* dentro de los detectores de aleteo en espacios estrechos. Utilizando tres índices del ala y morfometría geométrica, comparamos las alas de estas especies para determinar si existen variaciones que se correlacionen con el uso de diferentes ambientes. Nuestros resultados muestran que las especies de *Pteronotus* en estudio poseen alas aptas para el vuelo lento y maniobrable, y que las alas de *P. mesoamericanus* son más anchas que las alas de *P. davyi* y *P. gymnonotus*, por lo que podría volar en ambientes más estrechos. Presentamos los primeros datos de la morfología alar de *P. mesoamericanus*, y las primeras comparaciones de los gremios establecidos

por el hábitat y el comportamiento de forrajeo con la morfología alar de los *Pteronotus* de Centro América.

**Palabras clave:** carga alar, gremios, índice de aspecto, morfometría geométrica.

El comportamiento de forrajeo de los murciélagos, debe analizarse tomando en cuenta las características morfológicas, ya que estas pueden limitar la maniobrabilidad en el vuelo, y así afectar el acceso a diferentes recursos (Mancina *et al.* 2012). Durante el vuelo, el área desde el cuerpo a la muñeca (brazo alar) genera la fuerza para sostenerse en el aire, mientras que el área distal de la muñeca (mano alar) genera tanto fuerza para sostenerse como para empujarse (Norberg y Rayner 1987). Variaciones en la forma y tamaño del brazo y la mano de los murciélagos podrían influir en las diferentes estrategias de forrajeo (Pineda 2007).

Combinando las características del hábitat donde vuelan con los comportamientos de forrajeo, los murciélagos insectívoros se clasifican en cuatro gremios (Denzinger *et al.* 2017): forrajeros aéreos de espacios abiertos, forrajeros aéreos de bordes de bosque, forrajeros de arrastre de borde de bosque y detectores de aleteo de espacios estrechos. Las especies que integran estos gremios se pueden identificar con base a tres índices que describen el diseño adaptativo del ala en animales voladores: la carga alar, el índice de aspecto y el índice de la forma de la punta (Sevcik 2003). Las alas largas, finas, estrechas y con un alto índice de aspecto se relacionan con el vuelo rápido y de larga duración (Vaughan 1959), y como los forrajeros aéreos de espacios abiertos. El vuelo lento y maniobrable se relaciona con una carga alar muy baja y los altos valores del índice de forma de la punta (alas anchas y redondeadas) se relacionan con especies que pueden suspenderse en vuelo y atrapar insectos del sustrato (Norberg y Rayner 1987; Mancina *et al.* 2012), como los detectores de aleteo de espacios estrechos.

Algunas especies de murciélagos cercanamente emparentados se clasifican en diferentes gremios y entre estos gremios se han observado diferencias en las formas de las alas (Sevcik 2003; Marinello y Bernard 2014). Por ejemplo, en el neotrópico en la subfamilia Phyllostominae,

*Chrotopterus auritus* que forrajea en espacios estrechos y es carnívoro, tiene alas más anchas y redondeadas que *Phyllostomus discolor* que forrajea en espacios estrechos pero se alimenta de néctar (Marinello y Bernard 2014). Otro ejemplo se observa en dos especies del género *Plecotus* (Vespertilionidae) en Europa, donde *P. austriacus* obtuvo un índice de punta de ala más alto que *P. auritus*, lo cual se supone que podría permitir que *P. austriacus* forrajee más en espacios abiertos que *P. auritus* (Sevcik 2003). Así mismo, la especie *Pteronotus parnellii* (Mormoopidae) en Cuba, tiene carga alar e índice de punta mayores que *P. quadridens*, lo que le permitiría volar más lento y mayor maniobrabilidad (Mancina *et al.* 2012).

En contraste, hay especies murciélagos no emparentados que tienen similitudes en el diseño adaptativo del ala y que se clasifican dentro de un mismo gremio (Norberg y Rayner 1987; Marinello y Bernard 2014; Denzinger *et al.* 2017). Las especies *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae) y *Rhoggessa tumida* (Vespertilionidae), se clasifican dentro de gremio de forrajeadores aéreos de bordes de bosque (Denzinger *et al.* 2017), tienen alas anchas y redondeadas con valores bajos de carga alar e índice de aspecto (Norberg y Rayner 1987). Así mismo, las especies *Thyroptera discifera* (Thyropteridae) y *Eptesicus brasiliensis* (Vespertilionidae), poseen alas con valores bajos de carga alar, aptas para vuelo lento y maniobrable (Norberg y Rayner 1987; Marinello y Bernard 2014) y se clasifican en el mismo gremio que las dos especies anteriores.

En este estudio tratamos de responder si especies de murciélagos insectívoros del género *Pteronotus* (Mormoopidae), que cohabitan en un mismo sitio, poseen diferencias en el diseño adaptativo del ala que les facilite el uso de diferentes ambientes. En Costa Rica ocurren cuatro especies de este género: *Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus*, *P. mesoamericanus*, y *P. personatus* (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014). Las especies *P. davyi*, *P. gymnonotus*, y *P. personatus* están incluidas en el gremio de los forrajeadores aéreos de borde de bosque, y *P. mesoamericanus* dentro de los detectores de aleteo en espacios estrechos (Denzinger *et al.* 2017).

A pesar de que se debe tener precaución en enfoques simplistas como puede ser el caso de atribuir el uso diferencial de microhábitats en murciélagos exclusivamente a diferencias en su

morfología (Saunders y Barclay, 1992) se ha demostrado que en murciélagos hay una fuerte correlación entre la morfología alar y el hábitat que las especies utilizan (Sevcik 2003; Mancina *et al.* 2012; Marinello y Bernard 2014). Dada esta condición, en este estudio predecimos que los murciélagos del género *Pteronotus*, pertenecientes a diferentes gremios ecológicos, presentarán diferentes morfologías del ala. Esperamos que *P. mesoamericanus* que se alimenta de insectos en un entorno complejo con una gran cantidad de obstáculos dentro de un bosque, presente morfología de ala para un vuelo lento y altamente maniobrable como *P. parnellii*. Mientras que *P. davyi* y *P. gymnonotus*, que se alimentan de insectos en áreas de borde o claros dentro de los bosques deberían tener una morfología alar que permita un vuelo más rápido y con menor maniobrabilidad como *S. bilineata*.

## **MATERIALES Y METODOS**

### ***Área de estudio***

El estudio se realizó en el Parque Nacional Barra Honda, ubicado en el cantón de Nicoya, provincia de Guanacaste, Costa Rica (10°10′-10°13′N y 85°18′-85°22′O; Fig. 1). El tipo de bosque en esta área corresponde a una transición de bosque seco tropical a bosque tropical húmedo (Holdridge, 1966), la precipitación anual de 1500mm a 2000mm y la temperatura promedio es de 27 C° (Ortiz-Malavassi 2009).

### ***Método de captura y mediciones anatómicas***

Para la captura de los murciélagos se utilizó una trampa de arpa de doble marco (Equipo de Investigación Austbat, Baja Plenty, Victoria, Australia). La trampa se colocó cerca de la entrada de la cueva Ramón Canelo para capturar las especies *P. davyi* y *P. gymnonotus*, y de la cueva Pozo Hediondo para capturar *P. mesoamericanus* (Fig. 1). El estudio se llevó a cabo bajo el permiso del Sistema Nacional de Áreas Protegidas bajo la resolución ACT-OR-DR-090-15.

Se tomó el peso (P) de cada murciélago con una balanza digital (1-200 g; ACP-200, Georgia, Estados Unidos). Luego, con una cámara digital (Canon EosRebel T3i) se tomaron fotografías del ala derecha extendida. La cámara se posicionó directamente arriba del ala a una

distancia de 0.5 m y colocando una escala de 15 cm frente a la cabeza de cada murciélago. Se utilizó el programa ImageJ 1.4 (Rasban 2012) para medir la longitud de la envergadura (WS; Fig. 2A), longitud del brazo alar (LAW; Fig. 2A), longitud de la mano alar (LHW; Fig. 2A), área del ala (WA; Fig. 2B), área del brazo alar (AAW; Fig. 2B) y área de la mano alar (AHW; Fig. 2B) en cada fotografía. Luego se calcularon tres índices aerodinámicos del ala: carga de alar ( $WL = [P \times 9.81 \text{ m/s}^2] / WA$ ), índice de aspecto ( $AR = WS^2 / WA$ ) e índice de la forma de la punta ( $TSI = [AHW / AAW] / LHW - [AHW / AAW]$ ) según Norberg y Rayner (1987).

### ***Morfometría geométrica***

Se hizo un análisis de hitos discretos, donde un hito corresponde a un punto del espacio que tiene coordenadas cartesianas (x, y; Bookstein, 1991). Cada configuración de hitos tiene un centro geométrico o centroide (TC), que es el punto que describe su posición en este espacio matemático (Toro et al. 2010). La magnitud del centroide, equivale a la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de cada hito desde el centroide (Zelditch et al. 2004). El centroide es utilizado para obtener la distancia Procrustes y minimizar el efecto de la escala, posición y rotación de las configuraciones de los hitos.

Se seleccionaron y marcaron 19 hitos morfológicos discretos, es decir, claramente diferenciables (Fig. 2C) en las fotografías de las alas derechas de cada especie. Los hitos fueron marcados en cada fotografía usando el programa TpsDig (Rohlf 2010). Para crear la matriz con las coordenadas de los hitos se utilizó el programa TpsUtil (Rohlf 2010). El tamaño del centroide y la distancia Procrustes se obtuvo utilizando el programa MorphoJ 1.06 (Klingenberg 2011).

### ***Análisis de datos***

Para analizar los tres índices del ala y el centroide (variables respuesta) en relación a las tres especies de *Pteronotus* (variable independiente), se realizaron análisis de varianzas de una vía para cada variable respuesta. Con pruebas *a posteriori* de Tukey comparamos los promedios de los tres índices y el centroide entre las especies.

Luego, realizamos un análisis discriminante escalonado hacia atrás e interactivo para seleccionar el menor número de variables que explicaran la mayor variación de la morfología de las alas de las tres especies de *Pteronotus*. Comenzamos con un modelo con cuatro variables (carga alar, índice de aspecto, índice de la forma de la punta y el centroide); luego excluimos las variables con el valor más bajo de F hasta que obtuvimos un modelo con la menor cantidad de variables que aún proporcionaban el mismo o mayor porcentaje de asignaciones correctas en relación con el modelo original que incluyó todas las variables. Realizamos una prueba binomial para probar si la clasificación obtenida por el análisis discriminante para cada especie (cuantos individuos de cada especie fueron clasificados en su propia especie) fue mayor a lo esperado por el azar. Las pruebas estadísticas se realizaron con el programa JMP, Version 7 (SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2019).

Adicionalmente, probamos las diferencias de cada medida del ala entre pares de especies usando el procedimiento permutacional (10,000 permutaciones) basado en distancias Procrustes utilizando el programa MorphoJ 1.06 (Klingenberg 2011). Las diferencias entre las especies se visualizan a través de gráficos de “marco enlazado” (wireframe) de la forma media de cada especie en relación con la gran media.

## **RESULTADOS**

En total se analizaron 15 individuos adultos (hembras y machos) de cada una de las tres especies. De acuerdo a los índices del ala, la especie *P. mesoamericanus* tuvo alas menos anchas y redondeadas que resulta en una carga alar e índice de aspecto mayores (Cuadro 1), sugiriendo que son alas para un vuelo más rápido y menos maniobrable. Mientras que *P. davyi* y *P. gymnonotus* tuvieron las alas más anchas y redondeadas con una carga alar e índice de aspecto menor respectivamente (Cuadro 1), sugiriendo que son alas para un vuelo más lento y maniobrable. Solamente para el índice de forma de la punta no hubo diferencia significativa entre las especies (Cuadro 1). Según el análisis discriminante, la combinación de variables que explica mejor la separación de las especies de *Pteronotus* (Wilk's  $\lambda = 0.11$ ,  $F_{4,56} = 27.83$ ,  $P < 0.001$ ) incluyó dos de

las cuatro variables (carga alar y el centroide). Este modelo clasificó correctamente al 97 % de los individuos dentro de su propia especie (Fig. 3).

La mayor distancia Procrustes se encontró entre *P. davyi* y *P. mesoamericanus* y la menor entre *P. davyi* y *P. gymnonotus* (Cuadro 2) y las pruebas de permutación de la diferencia en la forma media de las alas fueron significativas en las comparaciones por pares entre *P. davyi* y *P. mesoamericanus*, y entre *P. gymnonotus* y *P. mesoamericanus* (Cuadro 2). Es decir que la forma de las alas de *P. mesoamericanus* es diferente a las de *P. davyi* y *P. gymnonotus*. En términos biológicos, en proporción, las alas de *P. mesoamericanus* son más anchas que permite un vuelo más lento y altamente maniobrable, contrario al resultado de los índices, y las de *P. davyi* y *P. gymnonotus* tienen mayor área del brazo alar (AAW) en la porción más cercana al cuerpo (Fig. 4).

## DISCUSIÓN

Las tres especies de *Pteronotus* en este estudio poseen alas aptas para el vuelo lento y maniobrable, similar a otras especies de mormoopidos antillanos y continentales (Norberg y Rayner 1987; Hopkins et al. 2003; Vaughan et al. 2004; Macina et al. 2012). Sin embargo, dentro de las especies de *Pteronotus* de Costa Rica hay diferencias en la forma de las alas entre las especies de los dos gremios (forrajeadores aéreos de borde de bosque y detectores de aleteo en espacios estrechos). Pero no hay diferencias entre las dos especies dentro del gremio de forrajeadores aéreos de borde de bosque. Mancina et al. (2012) reportan resultados similares en Cuba, pero Vaughan et al. (2004) sí encontraron diferencias entre dos especies de *Pteronotus* de un mismo gremio en Puerto Rico.

En este estudio encontramos que las alas de *P. davyi* y *P. gymnonotus* son similares, con un índice de aspecto bajo y un índice de la forma de la punta alto, lo cual indica alas redondeadas asociadas a especies con vuelo muy maniobrable, lento y que pueden suspenderse en el aire principalmente en ambientes con fondo con obstáculos (ej., bordes de los bosques) (Vaughan et al. 2004; Denzinger et al. 2017). *Pteronotus davyi* en este estudio tiene alas más redondeadas, con un índice de la forma de la punta mayor que lo encontrado para la misma especie en los estudios de

Norberg y Rayner (1987) y Vaughan et al. (2004). De igual manera, *P. gymnonotus* en este estudio posee alas más redondeadas que en el estudio de Norberg y Rayner (1987), ya que tiene una carga alar e índice de aspecto más bajos.

Según la carga alar, *P. mesoamericanus* tiene alas menos anchas lo que le permitiría volar más rápido y tener menor maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987) que *P. davyi* y *P. gymnonotus*, especies con alas más anchas aptas para volar en ambientes más estrechos (Norberg y Rayner 1987; Marinello y Bernard 2014). Por el contrario, la morfología geométrica nos muestra que las alas de *P. mesoamericanus* son, en realidad, más anchas que las de las otras dos especies. La diferencia entre lo que indica la carga alar y la morfología geométrica, es que con la carga alar se asume que las alas son más anchas cuando se tiene un valor menor (Norberg y Rayner 1987; Mancina et al. 2012). Sin embargo, la carga alar no mide el ancho del ala de manera directa (Vaughan et al. 2004; Mancina et al 2012; Marinello y Bernard 2014), en cambio con los gráficos de “marco enlazado” se puede comparar visualmente si las alas son más anchas o largas y en que hitos discretos hay diferencias. Por lo tanto, consideramos que las alas de *P. mesoamericanus* son más anchas que las alas de *P. davyi* y *P. gymnonotus*, por lo que podría volar en ambientes más estrechos (Vaughan et al. 2004; Mancina et al 2012; Marinello y Bernard 2014).

Comparando las especies de *Pteronotus* en este estudio con otras especies dentro de los forrajeros aéreos de borde de bosque como *Saccopteryx bilineata* y *Rhynchonycteris naso* (Denzinger et al. 2017) de la familia Emballonuridae, estos tienen valores similares de índice de aspecto, lo que indica un vuelo lento y alas redondeadas (Marinello y Bernard 2014). En cambio, tienen valores más bajos en comparación con *Molossus molossus* de la familia Molossidae (Marinello y Bernard 2014), y que se incluye dentro de los forrajeros aéreos de áreas abiertas (Denzinger et al. 2017).

En los primeros estudios de la morfología de las alas de los mormoopidos, se proponía que, la forma del ala está diseñada para el vuelo en áreas relativamente abiertas a velocidades lentas o medias con baja maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987), posiblemente compensada por la

musculatura y la anatomía del ala, que se adapta al vuelo rápido, de larga duración y maniobrable (Vaughan y Bateman, 1970). Sin embargo, por medio de estudios de uso de hábitat y morfología alar, se ha propuesto que las especies de esta familia pueden volar tanto en bordes y claros de bosque, así como en ambientes estrechos dentro del bosque (Vaughan et al. 2004; Mancina et al 2012; Marinello y Bernard 2014).

Que sea de nuestro conocimiento, presentamos los primeros datos de la morfología alar de la especie *P. mesoamericanus*, así como las primeras comparaciones de los gremios establecidos por el hábitat y el comportamiento de forrajeo con la morfología de las alas de las especies *Pteronotus* de Centro América. Además, notamos que la morfometría geométrica es una herramienta muy útil para detectar diferencias en las formas de las alas entre especies cercanamente emparentadas, posiblemente más apropiada que los índices de la forma. La morfometría geométrica permite, en estudios comparativos, identificar con mayor precisión los cambios en la forma del ala entre especies relacionadas que utilizan diferentes ambientes.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos al personal del Parque Nacional Barra Honda, especialmente a Oscar Cubero y Eduardo Artavia. También al personal del Área de Conservación Guanacaste. Un especial agradecimiento a Melissa Rodríguez, Karla Zaldaña, Lucía Sánchez, Francesca Protti, Josefina Brais, Mauren Hernández, Elena Castillo, Kevyn Quijano y Guillermo Rugamas por su valioso aporte en la toma de fotos. Este estudio se pudo realizar gracias al apoyo del Sistema de Estudios de Postgrado (SEP) de la Universidad de Costa Rica (UCR).

## **REFERENCIAS**

- Aldridge, H. D. J. N., & Rautenbach, I. L. (1987). Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *The Journal of Animal Ecology*, 763-778.
- Bateman, G.C., and Vaughan, T.A. 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *J. Mammal.* 55: 45–65. doi:10.2307/1379256.

- Bernard, E., and Fenton, M.B. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 35(2): 262–277. doi:10. 1646/02156.
- Bookstein, F. L. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. Cambridge, Cambridge University Press, 1991.
- Herd, R.M. 1983. *Pteronotus parnellii*. *Mamm. Species*, 209: 1–5. doi:10.2307/3503910.
- Holdridge, L. R. (1966). The life zone system. *Adansonia*, 6, 199-203.
- Hopkins, H. L., Sánchez-Hernández, C., de Lourdes Romero-Almaraz, M., Gilley, L. M., Schnell, G. D., & Kennedy, M. L. (2003). Flight speeds of four species of Neotropical bats. *The Southwestern Naturalist*, 711-714.
- Kalko, E. K. V. (1998). Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101, 281–297.
- Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U. (1998). How echolocating bats approach and acquire food. In: *Bat biology and conservation*. Kunz TH, Racey PA (Eds.). Washington, DC: *Smithsonian Institution Press*. pp. 197-204.
- Koopman, K. (1994). Chiroptera: systematics. *Handbuch der Zoologie*, 8, 1–217.
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353-357. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x.
- Leiva, Y. (2012). *Evaluación de los ectoparásitos presentes en los murciélagos de la Familia Mormoopidae capturados en el Parque Nacional Barra Honda, Guanacaste* (Tesis de licenciatura). Alajuela, Costa Rica: Universidad Técnica Nacional.
- Mancina, C., L. García-Rivera & B. W. Miller. (2012). Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 93, 1308-1317.
- Marinello, M. M., & Bernard, E. (2014). Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology*, 92(2), 141-147.
- Norberg, U. M., & J. M. V. Rayner. (1987). Ecological morphology and flight in

- bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 316, 335–427.
- Ortiz-Malavassi, E. (2009). *Atlas Digital de Costa Rica 2008*. San José, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Pavan, A. C., & Marroig, G. (2016). Integrating multiple evidences in taxonomy: species diversity and phylogeny of mustached bats (Mormoopidae: Pteronotus). *Molecular phylogenetics and evolution*, 103, 184-198.
- Pineda W. (2007). *Morfología funcional del ala en 41 especies de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) y su relación con hábitos alimentarios, estrategias de forrajeo y tipo de bosque* (Tesis de licenciatura). San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica.
- Rasband, W. S. (2012). ImageJ, U.S. *National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA*. Recuperado de [imagej.nih.gov/ij/](http://imagej.nih.gov/ij/).
- Rodríguez-Herrera, B., Ramírez-Fernández, J. D., Villalobos-Chaves, D. & R. Sánchez. 2014. Actualización de la lista de especies de mamíferos vivientes de Costa Rica. *Mastozoología Neotropical*, 21: 275-289.
- Rohlf F.J. 2010. tpsDig, version 2.16. Stony Brook University.
- Sampaio, E. M., E. K. V. Kalko, E. Bernard, B. Rodríguez-Herrera, & C. O. Handley. (2003). A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38, 17–31.
- Saunders, M. B., & Barclay, R. M. (1992). Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. *Ecology*, 73(4), 1335-1345.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- Silva-Taboada, G. (1979). Los murciélagos de Cuba. Editorial Academia, La Habana.

- Smith, J. D. (1972). Systematics of the Chiropteran family Mormoopidae. University of Kansas Museum of Natural History. *Miscellaneous Publication*, 56, 1–132.
- Toro Ibacache, M. V., Manriquez Soto, G., & Suazo Galdames, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977-990.
- Vaughan, T. A. 1959. Functionai morphology ofthree bats: Eumops. Myotis. and Maerorus. Univ. Kaos. Publ. Mus. Nat. Hist .• 12:1-153.
- Vaughan, N., S. Parsons, K. E. Barlow, & M. R. Gannon. (2004). Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*, 6, 75–90.
- Zelditch, M. L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D. & Fink, W. L. Geometric morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academic Press, 2004.

## CUADROS Y FIGURAS

### CUADRO 1

Promedio  $\pm$  desviación estándar y valor F de la carga alar (WL), índice de aspecto (AR), índice de la forma de la punta (TSI), y el centroide (TC) de las especies de murciélagos del género *Pteronotus* spp. Diferente letra en los resultados de cada variable significa que hay diferencia significativa entre las especies.

Variable	<i>P. davyi</i> (n= 15)	<i>P. gymnonotus</i> (n= 15)	<i>P. mesoamericanus</i> (n= 15)	F <sub>(2,44)</sub>
WL (N/m <sup>2</sup> )	6.56 $\pm$ 0.69 b	7.55 $\pm$ 1.08 a	7.92 $\pm$ 0.92 a	7.138**
AR	6.50 $\pm$ 0.50 ab	6.45 $\pm$ 0.37 b	6.82 $\pm$ 0.22 a	3.985***
TSI	2.09 $\pm$ 0.50	2.23 $\pm$ 0.39	2.55 $\pm$ 0.64	2.575
TC	22.43 $\pm$ 1.08 b	24.58 $\pm$ 1.43 b	27.28 $\pm$ 0.65 a	11.850*

\*= < 0.001, \*\*=0.002, \*\*\*=0.02

### CUADRO 2

Distancias Procrustes pareadas entre las tres especies de murciélagos del género *Pteronotus* spp. (por encima de la diagonal) y valores P para la hipótesis nula de medias iguales (por debajo de la diagonal).

	<i>P. davyi</i>	<i>P. gymnonotus</i>	<i>P. mesoamericanus</i>
<i>P. davyi</i>	-	0.0102	0.0709
<i>P. gymnonotus</i>	0.226	-	0.0700
<i>P. mesoamericanus</i>	0.000	0.001	-

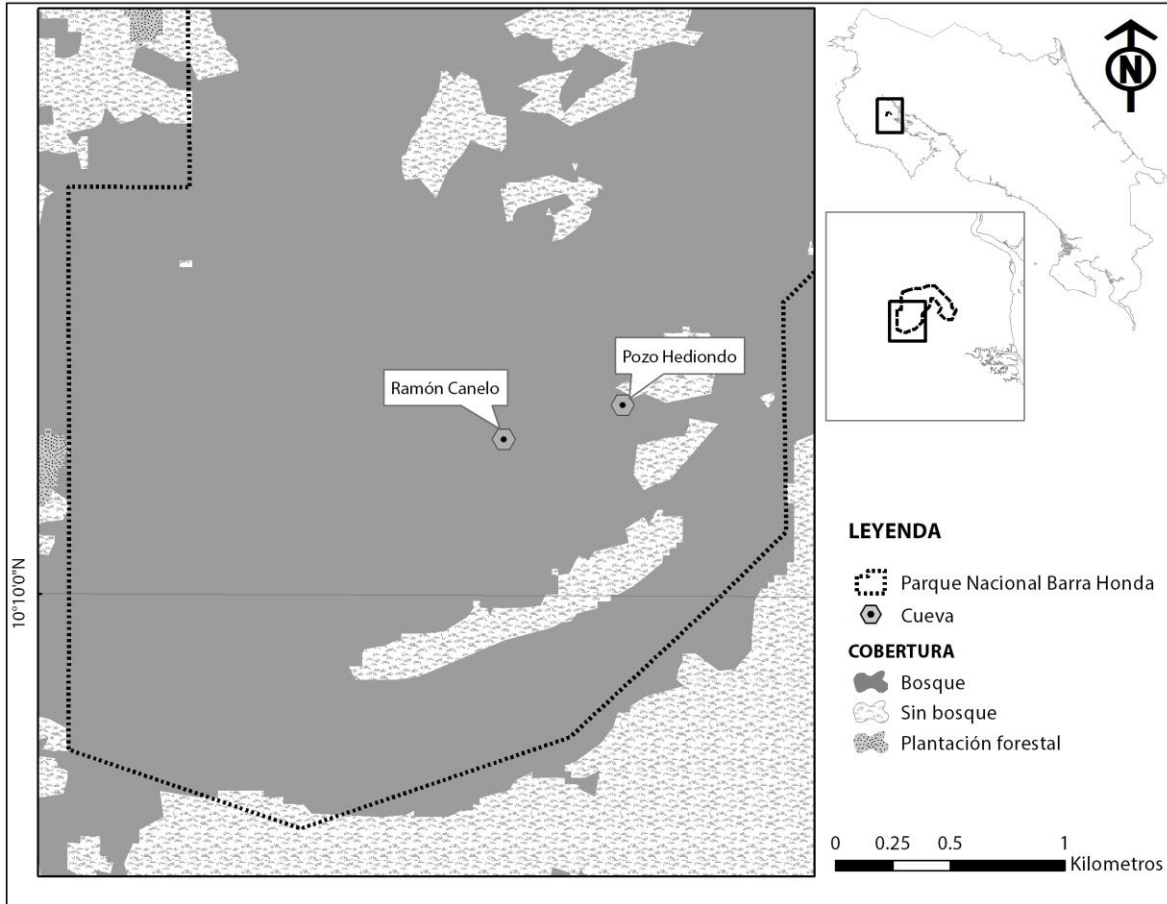


Fig. 1: Ubicación del Parque Nacional Barra Honda, cantón de Nicoya, provincia de Guanacaste, Costa Rica.

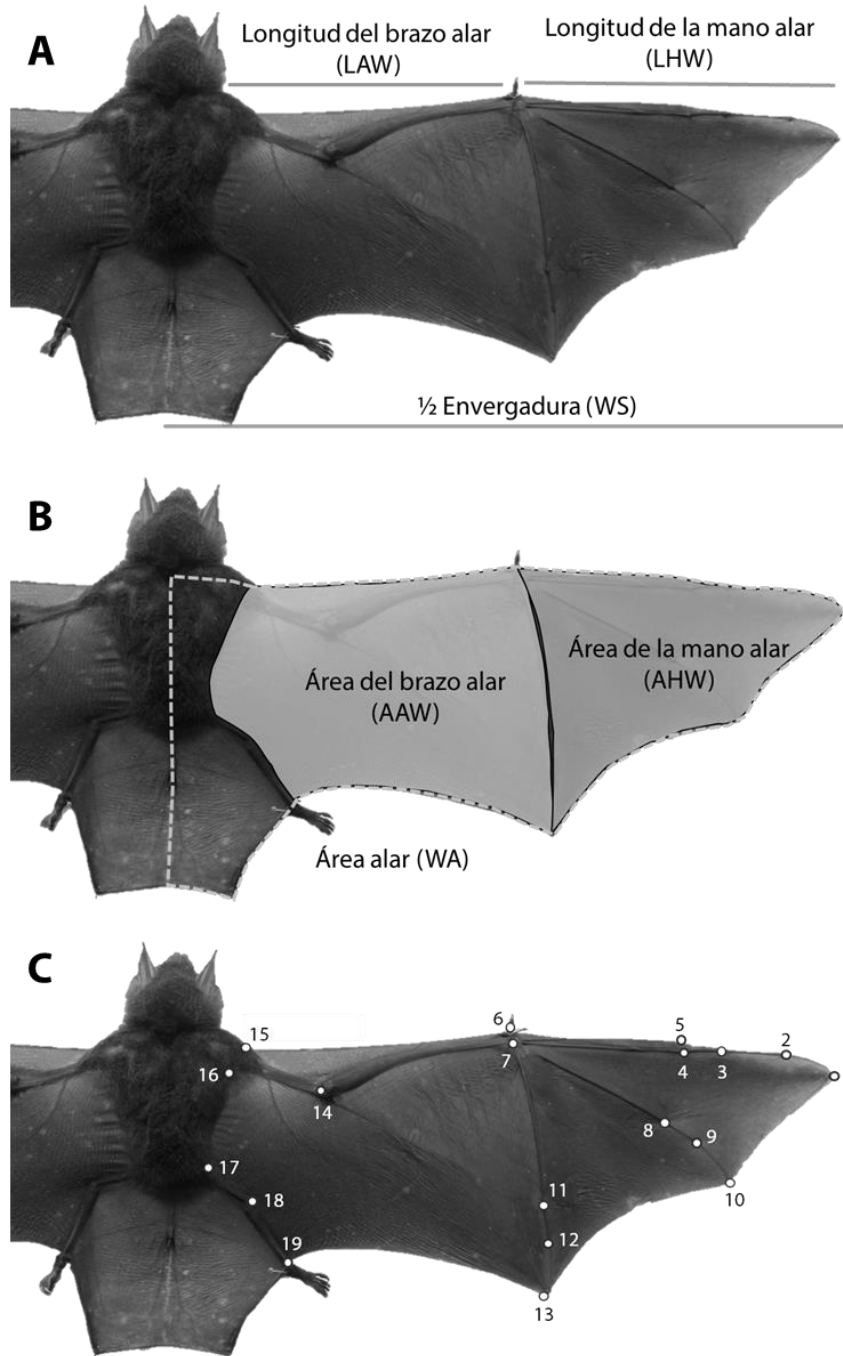
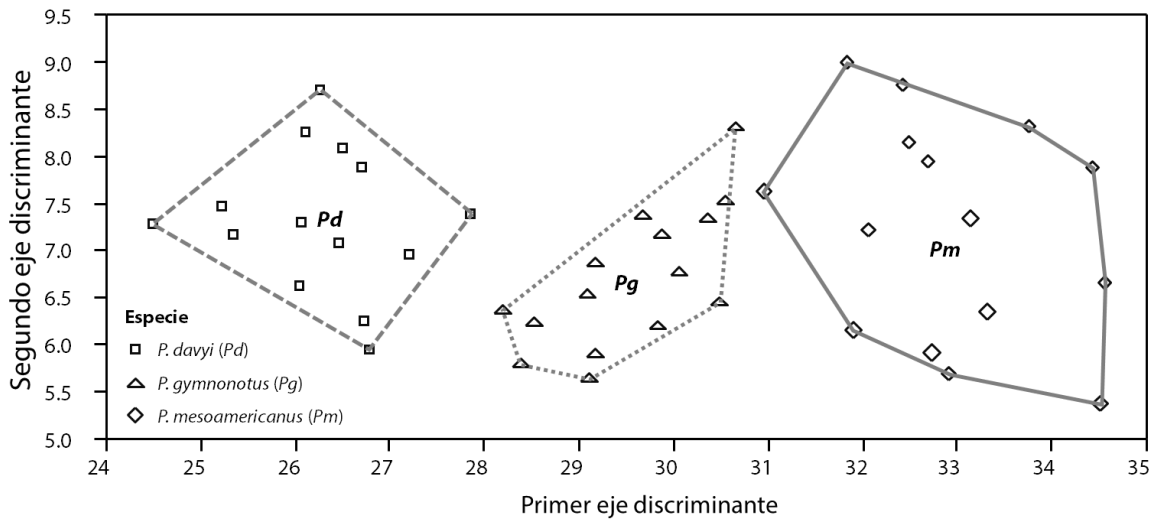


Fig. 2: (A) Dimensiones de las alas de las especies de murciélagos del género *Pteronotus* spp., LAW= Longitud del brazo alar. LHW= Longitud de la mano alar, WS= Envergadura; (B) medidas de áreas de las alas de las especies de murciélagos del género *Pteronotus* spp., AAW= Área del brazo alar, AHW= Área de la mano alar y WA= Área del Ala; (C) hitos anatómicos discretos en el ala derecha de individuos del género *Pteronotus* spp.



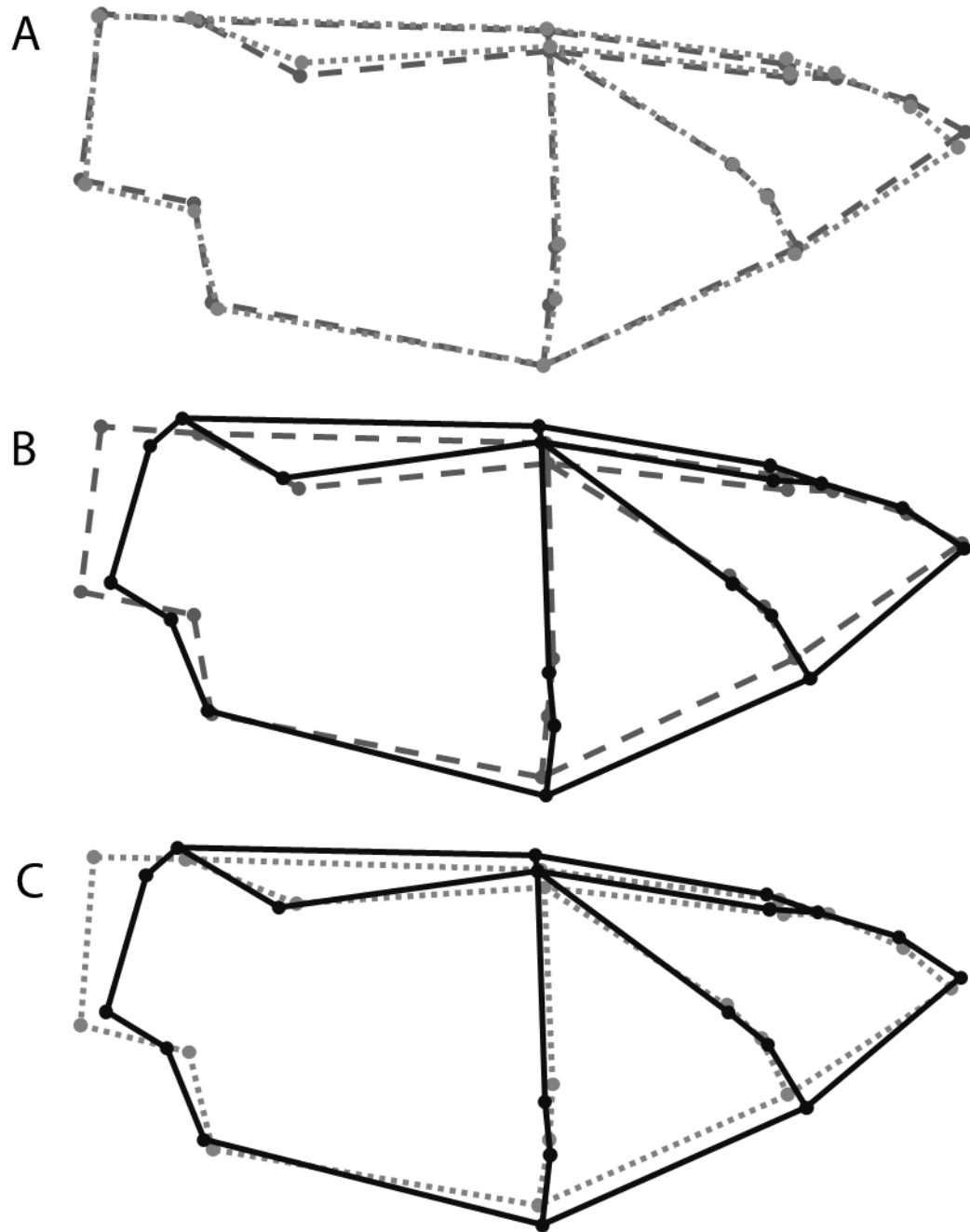


Fig. 4: Comparación de los gráficos de “marco enlazado” (wireframe) de la forma media del ala de cada especie de murciélago del género *Pteronotus* spp. en relación con la gran media. (A) Comparación de la forma de las alas de *P. davyi* (línea cortada) y *P. gymnonotus* (línea punteada), (B) comparación de la forma de las alas de *P. davyi* y *P. mesoamericanus* (línea continua), y (C) comparación de la forma de las alas de *P. gymnonotus* y *P. mesoamericanus*.