

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR  
FACULTAD MULTIDISCIPLINARIA DE OCCIDENTE  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



**TRABAJO DE GRADO**

EVALUACIÓN DEL ROL DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS GRANDES POR MURCIÉLAGOS TIENDEROS (PHYLLOSTOMIDAE: STENODERMATINAE) EN EL ÁREA NATURAL PROTEGIDA SANTA RITA DURANTE EL PERÍODO DE JULIO A FEBRERO DE 2020

**PARA OPTAR AL GRADO DE  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA**

**PRESENTADO POR  
DEBORA GUADALUPE ELÍAS DÍAZ**

**DOCENTES ASESORES  
MAESTRO JOSÉ SANTOS ORTEZ SEGOVIA  
LICENCIADA MELISSA ESTHER RODRÍGUEZ**

MAYO, 2021  
SANTA ANA, EL SALVADOR, CENTROAMÉRICA

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR  
AUTORIDADES



M.Sc. ROGER ARMANDO ARIAS ALVARADO  
**RECTOR**

DR. RAÚL ERNESTO AZCÚNAGA LÓPEZ  
**VICERRECTOR ACADÉMICO**

ING. JUAN ROSA QUINTANILLA QUINTANILLA  
**VICERRECTOR ADMINISTRATIVO**

ING. FRANCISCO ANTONIO ALARCÓN SANDOVAL  
**SECRETARIO GENERAL**

LICDO. LUÍS ANTONIO MEJÍA LIPE  
**DEFENSOR DE LOS DERECHOS UNIVERSITARIOS**

LICDO. RAFAEL HUMBERTO PEÑA MARÍN  
**FISCAL GENERAL**

FACULTAD MULTIDISCIPLINARIA DE OCCIDENTE  
AUTORIDADES



M.Ed. ROBERTO CARLOS SIGÜENZA CAMPOS  
**DECANO**

M.Ed. RINA CLARIBEL BOLAÑOS DE ZOMETA  
**VICEDECANA**

LICDO. JAIME ERNESTO SERMEÑO DE LA PEÑA  
**SECRETARIO**

LICDO. CARLOS MAURICIO LINARES HERNÁNDEZ  
**JEFE DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**

## **DEDICATORIA**

A Dios y a mis padres, por ser mi mayor ejemplo  
y cada día brindarme su amor, paciencia y sabiduría.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a Dios por guiarme en este camino y brindarme la fortaleza para superar cada una de las etapas, así como, permitirme estudiar su creación a través de esta carrera.

A mis padres, Aminta Díaz y Roberto Elías, por apoyarme en cada decisión en mi vida, su paciencia para instruirme y creer en mis sueños. A mis hermanos Roberto, Fabricio, Regina y Jimena, por su apoyo incondicional; a mis gatos por llenarme de alegría.

A mi familia, por compartir su alegría, ayuda y animarme en el proceso; con cariño a mi tía Mariana Elías, por ser un ejemplo de madre y mujer y siempre brindarme todo su apoyo. A mis primas y primos, por su apoyo, especialmente a Tania Paredes y Wendy Elías.

A mi asesor interno, MSc. José Santos Ortez Segovia, por todo el conocimiento compartido, consejos y motivación en el desarrollo de esta investigación, de quién aprendí mucho, no sólo en este proceso, sino también, durante toda mi formación académica universitaria en el campo de la zoología.

A todos los maestros del Departamento de Biología, quienes compartieron sus conocimientos y enseñanzas durante toda la carrera.

A mi asesora externa, MSc. Melissa Esther Rodríguez Menjívar, por su amistad e infinita labor inspirando a otras mujeres en la Ciencia, quien ha compartido sus conocimientos, consejos y paciencia durante este proceso, cuya comprensión y revisiones han sido fundamentales para esta investigación.

Agradezco al Museo de Historia Natural (MUHNES) especialmente a Licda. Jenny Menjívar por su valioso tiempo, asimismo, agradezco el apoyo brindado junto al Licdo. Gabriel Cerén en la identificación taxonómica de las semillas.

A los Guardarecursos del Área Natural Protegida Santa Rita: Don Juan Velásquez, Don Víctor Caravante, Don Wilfredo Peña, Don Israel Girón, Don Yinier Serrano, Don Israel Manzanares, Don Alex Velásquez, Don Daniel Nájera y Don Eliseo Velásquez; por brindarme sus conocimientos e inmenso apoyo en el acompañamiento durante toda la fase de campo de esta investigación. Agradezco a la Sra. Imelda de Velásquez, por recibirme y brindarme su ayuda en

la preparación de alimentos durante mi estadía en el Área. Al Ingeniero Gabriel Cortez encargado del Área por parte del MARN.

A la organización, Conserving Species by Empowering the Heroes and Sheroes of the Planet: Idea Wild, por la subvención en equipo de redes de neblina para la fase de campo.

Especialmente, un agradecimiento inmenso, a mis amigos que me acompañaron en campo, Katherine Ágreda, Karla Cardona, Omar Cuéllar, Alejandro Aquino, Alejandro Linares; así como a Abigaíl, Alex, Keyla, Zenayda, Adela, Julio, Rafa, Juan C y David. por animarme durante este proceso.

Asimismo, agradezco a Alvin Melara, Rodrigo Contreras, Jorge González, Melissa Rodríguez y Luis Girón, quiénes por primera vez me motivaron y sembraron el interés en mí, por el estudio de los murciélagos. A todos los miembros del Programa de Conservación de Murciélagos de El Salvador, por hacerme parte de este gran equipo y cuyos conocimientos me han permitido conocer y aprender cada día más sobre este grupo de mamíferos.

Agradezco a Edgardo Zúniga por prestarme su equipo para la toma de fotografías y Samuel Hernández por prestarme algunas de sus fotografías para este trabajo, a David Villalobos-Chaves, Marina Rivero, Raquel Alvarado por brindarme literatura importante para esta investigación.

A mis amigos, Griselda y Francisco Ernesto, por su apoyo a la distancia, asimismo, a todos mis compañeros, amigos y colegas de la Licenciatura, de quienes me llevo uno de los mejores regalos al haberles conocido y aprender de ellos.

# ÍNDICE

<b>RESUMEN .....</b>	<b>xii</b>
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>xiii</b>
<b>CAPÍTULO I: REVISIÓN DE LITERATURA .....</b>	<b>15</b>
<b>1.1 Clasificación de la vegetación del Área Natural Protegida Santa Rita .....</b>	<b>15</b>
<b>1.2 Dispersión de semillas .....</b>	<b>16</b>
1.2.1 Mecanismos de dispersión de semillas .....	17
<b>1.3 Animales frugívoros como agentes dispersores de semillas .....</b>	<b>18</b>
1.3.1 Murciélagos como dispersores de semillas.....	19
1.3.2 Hábitos de forrajeo de los murciélagos frugívoros.....	20
1.3.3 Hábitos de alimentación de los murciélagos frugívoros.....	21
<b>1.4 Murciélagos Neotropicales que utilizan tiendas como refugio.....</b>	<b>22</b>
1.4.1 Riqueza de plantas utilizadas como tiendas por murciélagos.....	24
1.4.2 Clasificación de las arquitecturas de las tiendas.....	24
1.4.3 Beneficios directos del uso de tiendas para los murciélagos .....	27
<b>1.5 Investigaciones sobre dispersión de semillas pequeñas en El Salvador y semillas grandes por murciélagos en Mesoamérica.....</b>	<b>28</b>
<b>CAPÍTULO II: DISEÑO METODOLÓGICO.....</b>	<b>30</b>
<b>2.1 Método de Investigación .....</b>	<b>30</b>
2.1.1 Tipo de Investigación .....	30
2.1.2 Diseño de la Investigación.....	30
<b>2.2 Descripción del área de estudio.....</b>	<b>31</b>
2.2.1 Ubicación de Área Natural Protegida Santa Rita .....	31
<b>2.3 Universo, Población y Muestra .....</b>	<b>32</b>
<b>2.4 Recolección de datos .....</b>	<b>33</b>
2.4.1 Fase de Campo.....	33
2.4.2 Fase de Identificación de semillas .....	38
<b>2.5 Procesamiento y Tabulación de datos .....</b>	<b>38</b>
<b>2.6 Análisis de datos .....</b>	<b>38</b>

2.6.1	Curvas de acumulación de especies.....	38
2.6.2	Riqueza específica de plantas de semillas grandes dispersadas .....	39
2.6.3	Dominancia de especies.....	40
2.6.4	Equidad de especies.....	40
2.6.5	Comparación de la composición de semillas grandes encontradas en sitios de muestreo y controles.....	41
2.6.6	Tasa de deposición de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos ..	41
<b>CAPÍTULO III: RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>		<b>43</b>
<b>3.1 Diversidad de especies vegetales de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos.....</b>		<b>44</b>
3.1.1	Curvas de acumulación de especies.....	44
3.1.2	Riqueza y abundancia de semillas grandes dispersadas .....	46
3.1.3	Índices de Diversidad Alfa ( $\alpha$ ).....	48
<b>3.2 Comparación de la composición de semillas grandes encontradas en sitios de muestreo y controles .....</b>		<b>51</b>
<b>3.3 Composición de semillas grandes dispersadas en función de la especie de planta utilizada como tienda .....</b>		<b>54</b>
<b>3.4 Tasa de deposición de semillas dispersadas por murciélagos tienderos .....</b>		<b>59</b>
<b>CONCLUSIONES .....</b>		<b>64</b>
<b>RECOMENDACIONES .....</b>		<b>66</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>		<b>68</b>
<b>ANEXOS .....</b>		<b>73</b>



## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Número de tiendas activas y no activas, así como la abundancia de semillas por especie de planta dispersada y el número de especies recolectadas en las trampas de muestreo y controles.....	47
<b>Tabla 2.</b> Evaluación de la diversidad $\alpha$ para el muestreo de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita. ....	49
<b>Tabla 3.</b> Especies de plantas utilizadas como refugios activos, su arquitectura, número y porcentaje encontradas en el Área Natural Protegida Santa Rita. ....	55
<b>Tabla 4.</b> Composición de especies dispersadas por murciélagos en función de la planta utilizada como tienda activa y su arquitectura. ....	56
<b>Tabla 5.</b> Tasa de deposición de semillas grandes por murciélagos tienderos en función de la temporalidad (meses y días). ....	60
<b>Tabla 6.</b> Estimación de la tasa de deposición diaria y anual de semillas dispersadas por murciélagos tienderos. ....	62

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Tipos de arquitecturas de tiendas construidas por murciélagos tienderos.....	25
<b>Cuadro 2.</b> Fenología de las especies de plantas colectadas que contienen semillas grandes en el ANP Santa Rita.....	51
<b>Cuadro 3.</b> Fenología de las especies de plantas no colectadas que contienen semillas grandes en el ANP Santa Rita.....	51
<b>Cuadro 4.</b> Especies vegetales utilizadas para la construcción de tiendas por murciélagos, clasificación del tipo de uso de la tienda y hábito de crecimiento de la planta en el ANP Santa Rita .....	54

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de ubicación geográfica del Área Natural protegida Santa Rita.....	31
<b>Figura 2.</b> Distribución de puntos de muestreo en el Área Natural Protegida Santa Rita. ....	32
<b>Figura 3.</b> Trampas para semillas: Área de recolección de semillas (a). Altura de las trampas 1.0 m (b). ....	34
<b>Figura 4.</b> Diseño de colocación de trampas de muestreo y trampas control en los sitios de muestreo seleccionados en el Área Natural Protegida Santa Rita.....	35
<b>Figura 5.</b> Trampa de muestreo con semillas (a). Colecta de semillas durante los recorridos en el sitio de muestreo (b). ....	36
<b>Figura 6.</b> Toma de datos y registro fotográfico de las tiendas (a) y documentación de especies de murciélagos tienderos presentes en las tiendas (b).....	36
<b>Figura 7.</b> Instalación de redes de neblina en sitios seleccionados en el Área Natural Protegida Santa Rita (a). procesamiento de los murciélagos capturados en el ANP (b). ....	37
<b>Figura 8.</b> Curva de acumulación de especies de semillas grandes encontradas vs. Esperadas en el Área Natural Protegida Santa Rita en las unidades de muestreo.....	45
<b>Figura 9.</b> Curva de acumulación de especies de semillas grandes encontradas vs. Esperadas en el Área Natural Protegida Santa Rita en los meses de muestreo en 2019-2020.....	45
<b>Figura 10.</b> Abundancia de semillas grandes por especie colectadas durante los meses de muestreo en 2019-2020. ....	48
<b>Figura 11.</b> Gráfico de comparación de deposición de semillas grandes entre trampas control y trampas de muestreo. ....	52
<b>Figura 12.</b> Riqueza de especies vegetales con semillas grandes dispersadas por murciélagos en función de la planta utilizada como tienda activa en el Área Natural Protegida Santa Rita .....	56
<b>Figura 13.</b> Tendencia de la tasa de deposición de semillas durante los meses de muestreo. ...	60

## RESUMEN

La investigación se realizó en el Área Natural Protegida Santa Rita, durante los meses de julio a febrero de 2020. El objetivo principal consistió en evaluar el rol de dispersión de semillas grandes por murciélagos tienderos de la familia Phyllostomidae (Stenodermatinae), para ello se utilizaron once trampas de semillas ubicadas bajo los sitios de muestreo o tiendas activas, para cada sitio también se colocaron cuatro trampas control dispuestas en los puntos cardinales. Se obtuvo un esfuerzo de muestreo de 288 horas/trampa, se colectaron 1,067 semillas grandes, perteneciente a tres especies de árboles: *Spondias radlkoferi*, *Spondias mombin* y *Calophyllum brasiliense*, distribuidas en dos familias: Anacardiaceae y Calophyllaceae; las semillas más dispersadas correspondieron a la especie *S. radlkoferi*, que se encontró en todos los sitios de muestreo, seguida de *C. brasiliense* y por último *S. mombin* cuya abundancia fue muy baja.

Se estimó la diversidad de especies dispersadas, encontrando alta dominancia  $\lambda = 0.76$  y baja equitatividad  $H = 0.42$  de especies vegetales dispersadas por este grupo de murciélagos durante el periodo de muestreo. Además, se identificaron tres especies de murciélagos que utilizan tiendas como refugios, todas de la familia Phyllostomidae y subfamilia Stenodermatinae: *Artibeus phaeotis*, *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma davisii*; asimismo, se identificaron siete especies de plantas utilizadas como “tiendas” distribuidas en seis familias: Arecaceae, Malvaceae, Marantaceae, Polygonaceae, Cecropiaceae, Heliconiaceae y seis géneros: *Brahea*, *Calathea*, *Coccoloba*, *Sterculia*, *Cecropia* y *Heliconia*; las tiendas identificadas presentaron una variedad de tipos de arquitecturas: Tienda apical, bote apical, bote invertido y sombrilla.

Conjuntamente, se calculó la tasa diaria y anual de deposición de semillas bajo las tiendas y la densidad estimada de tiendas activas o de alimentación en el área de muestreo ( $\rho = 0.30$  ta/ha), obteniendo valores conservadores que demuestran que los murciélagos tienderos pueden dispersar diariamente de  $(14.70 \pm 155.88)$  semillas y anualmente de  $(5,365.50 \pm 56,896.20)$  semillas, a nivel de todo el territorio de bosque húmedo subtropical que conforma el Área Natural Protegida Santa Rita (233 ha).

## INTRODUCCIÓN

El Área Natural Protegida Santa Rita es un relicto que contiene diversos ecosistemas y hábitats, caracterizado por ser un bosque húmedo subtropical con vegetación primaria y perennifolia, esto lo convierte en una de las sucesiones ecológicas escasas en el país (Paz-Quevedo y Ventura-Centeno, 2004), además es un área con un alto potencial biológico debido a que constituye el hábitat de especies amenazadas como el “cocodrilo común” *Crocodylus acutus*, “Caiman” *Caiman crocodilus*, “nutria” *Lontra longicaudis*, “pez machorra” *Atractosteus tropicus* y el murciélago de “labios verrugosos” *Trachops cirrhosus*; también un remanente de bosque de “palma de sombrero” *Brahea salvadorensis* cuyas poblaciones se encuentran reducidas y al punto de extinción en el país, asimismo, parches de bosque de palma “huiscoyol” *Bactris major*. Sin embargo, las amenazas que enfrenta el Área como la pérdida de hábitat, la intervención humana y la fragmentación a través del avance de la frontera agrícola, son acciones que han llevado a la reducción poblaciones de vertebrados frugívoros de gran tamaño importantes en la regeneración de la vegetación en el Área Natural Protegida.

Por ello, principalmente en estos ecosistemas donde las poblaciones de vertebrados frugívoros de gran tamaño que dispersan semillas grandes han sido reducidas o extirpadas, los frugívoros de menor tamaño especialmente los murciélagos, juegan un rol importante como dispersores de estas semillas (Melo, Rodríguez-Herrera, Chazdon, Medellín, y Ceballos, 2009). La dispersión de semillas que realizan es determinante sobre la regeneración y el flujo genético de las especies vegetales, como uno de los procesos constituyentes del ciclo reproductivo de las mismas, debido a que provee un mecanismo de movilidad de las plantas con semillas e involucra el alejamiento a otros sitios, la supervivencia, germinación y reclutamiento efectivo de las plántulas, que al alcanzar su madurez producirán nuevas semillas (Wang y Smith, 2002).

De esta manera, la regeneración natural de los bosques es un proceso trascendental que podría llevarse a cabo pero de manera desacelerada, sin la intervención de dispersores eficaces como los murciélagos frugívoros, los cuales se encargan de movilizar a largas distancias las semillas pequeñas de especies vegetales que se establecen durante etapas tempranas de la regeneración forestal y semillas grandes de especies leñosas con diferentes preferencias de hábitat y formas de vida, sugiriendo que estos murciélagos tienen un hábito alimentario amplio que incluye frutos de árboles de bosques maduros y en estados sucesionales (Melo et al., 2009).

Por consiguiente, para entender la influencia de los murciélagos frugívoros tienderos en la regeneración de los bosques, es necesario comprender como actúan en la dispersión de semillas, ya que generalmente trasladan los frutos a los refugios o tiendas utilizados como sitios de alimentación, en los cuales depositan las semillas después de consumir la pulpa, creando bancos de semillas en la superficie del suelo (Rodríguez-Herrera, Medellín, y Timm, 2007).

La investigación realizada con murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita es pionera en el país y genera una línea base de conocimientos sobre la diversidad de especies vegetales con semillas grandes que dispersan los murciélagos tienderos, la tasa de deposición de semillas bajo las tiendas y la identificación de las especies vegetales utilizadas como refugios naturales por estos mamíferos. La información generada contribuirá al conocimiento de las interacciones entre plantas y murciélagos; asimismo, apoyará a la comprensión del importante rol ecológico que desempeñan en la regeneración de los bosques, dado que la información aún es escasa sobre este proceso fundamental.

## CAPÍTULO I: REVISIÓN DE LITERATURA

### 1.1 Clasificación de la vegetación del Área Natural Protegida Santa Rita

Amaya (2014, p.24), señala que “El complejo Santa Rita-Zanjón El Chino, corresponde al gran paisaje de la planicie costera y a la unidad de paisaje Complejo de esteros El Zapote-Lisas Gordas, con elevaciones de entre 5 y 33 *msnm*”. El mismo autor señala, que la zona se clasifica como:

Sabanas tropicales calientes (Awaig) o tierras calientes, con temperaturas medias anuales mayores a 22 °C, una precipitación promedio anual menor a 1600 mm y una humedad relativa del 76%. Corresponde a un bosque húmedo subtropical (caliente) bh-stc(c), con especies vegetales representativas de esta clasificación tales como: “ceiba” *Ceiba pentandra*, “maquilishuat” *Tabebuia rosea*, “cedro” *Cedrela fissilis*, *Lonchocarpus rugosus*, “pacún” *Sapindus saponaria*, “conacaste” *Enterolobium cyclocarpum*, “guarumo” *Cecropia peltata*, “almendro de río” *Andira inermis*, “aceituno” *Simarouba glauca*, entre otras.

Jiménez et al. (2004) cit. por Amaya (2014, p.24), describen que “el Área Natural Protegida Santa Rita corresponde a los fragmentos de un bosque estacionalmente saturado y de acuerdo a los tipos de hábitats presentes, de acuerdo a la clasificación Ramsar pertenece: xf-Humedales boscosos de agua dulce.”

De igual importancia, Paz-Quevedo y Ventura-Centeno (2004, p.16), a partir del inventario de flora y fauna desarrollado en el Área Natural Protegida reportan:

Para el bosque de Santa Rita, una rica composición florística, identificando 42 familias, 75 géneros, 93 especies; las familias Rubiaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae y Bignonaceae, son las que presentan mayor diversidad biológica. Determinadas familias de plantas identificadas en el Área Natural Protegida Santa Rita, están constituidas por especies arbóreas con frutos de preferencia para los murciélagos, tales como: “jocote jobo” *Spondias mombin*, “jocote de iguana” *Spondias radkolferi*, “zungano” *Licania platypus*, “barío” *Calophyllum brasiliense*, “ojushte” *Brossimun alicastrum*. Además, reportan especies vegetales de importancia para la construcción de tiendas por murciélagos, tales como “guarumo” *Cecropia peltata*, “hoja de sal” *Calathea lutea*, “platanillo” *Heliconia collinsiana*, “papatirro” *Coccoloba caracasana*, y “castaño” *Sterculia apetala*.

En este contexto, Martínez y Chacón (2008, p.27), a través de un estudio de vegetación realizado en el Área Natural Protegida reportan una diversidad de familias encontradas:

En el Área Natural Protegida Santa Rita, 38 familias de árboles, 41 familias de hierbas, 17 familias de arbustos y 19 familias de árboles de regeneración natural. Entre las familias de árboles, las más representativas son: Mimosaceae (9 géneros), seguida por Moraceae (8 géneros), Bignoniaceae y Rubiaceae (5 géneros), Euphorbiaceae y Meliaceae (4 géneros) y las familias Anacardiaceae, Annonaceae, Bombacaceae, Caesalpinaceae, Leguminosaceae y Verbenaceae (3 géneros).

De las especies vegetales de regeneración natural registradas en el Área, *Pithecelobium dulce* sobresale como la especie más abundante, seguida por *Brossimun alicastrum* y *Coccoloba caracassana* como las segundas más abundantes, por último, *Terminalia coblonga*, *Castilla elastica*, *Acacia cornigera* y *Andira inermis*.

## 1.2 Dispersión de semillas

Wang y Smith (2002, p.2), definen al proceso de dispersión de semillas como:

Una relación mutualista en la que tanto el dispersor como la planta se benefician, jugando un papel determinante sobre la regeneración y el flujo genético de las plantas, a su vez, representa uno de los procesos constituyentes del ciclo reproductivo de las mismas; este proceso provee el único mecanismo de movilidad de las plantas con semillas, puesto que, después de la fase de dispersión se vuelven sésiles. Los mismos autores manifiestan que, la dispersión ocurre cuando la semilla es transportada por un agente biótico o abiótico y es depositada en un sitio adecuado para su germinación y posterior reclutamiento a la población.

En los trópicos, las relaciones mutualistas, como la dispersión de semillas, son esenciales para el buen funcionamiento de los ecosistemas, principalmente en el Neotrópico más del 80% de las plantas vasculares son dispersadas por vertebrados que se alimentan de frutos (Lovoba et al., 2009; Rivero Hernandez, 2016, p.68), siendo así, este grupo de plantas dependen esencialmente de la interacción con animales para el transporte de sus semillas.

Por su parte, Shivanna y Tandón (2014, p.135) resaltan que:

Entre los aspectos más relevantes en la ecología reproductiva de las plantas para la conservación, destaca la biología de la semilla y del fruto, donde solo una pequeña



proporción de las semillas son aptas para germinar y establecerse como una planta adulta. Por lo tanto, producir suficientes semillas, dispersarlas hacia sitios adecuados, y retener su viabilidad en el sustrato hasta que puedan germinar para establecer nuevas plántulas, son procesos críticos para un reclutamiento exitoso. Por ello, para poder lograr el reclutamiento, los frutos poseen adaptaciones que los facultan para la protección, nutrición y dispersión de las semillas propiciando el traslado a otros sitios nuevos.

### 1.2.1 *Mecanismos de dispersión de semillas*

Crang, Lyons-Sobaski, y Wise (2018, p.649) destacan que:

Debido a que los animales son móviles, su descendencia puede y normalmente debe dispersarse a un nuevo territorio; mientras que, las plantas generalmente se consideran sésiles o fijas en un lugar, sin embargo, también deben dispersar a la próxima generación para acceder a un nuevo territorio y prevenir la superpoblación; en las angiospermas, este trabajo lo realiza el fruto.

“A través de la dispersión, las plantas pueden colonizar diferentes ambientes y llegar a establecerse en ellos; es por esto que, las semillas se consideran la unidad de dispersión y reciben el nombre de diáspora o propágulo.” (Castillo Arguero et al., 2002, p.9)

Existen cuatro formas principales de dispersión de semillas asociadas al agente dispersor, definidas por Van der Pijl (1972): 1. Anemocoria, cuando las diásporas son adaptadas a la dispersión por el viento; 2. Hidrocoria, las diásporas son dispersadas por el agua; 3. Autocoria, en que las diásporas son dispersas por gravedad o dehiscencia explosiva; 4. Zoocoria, las diásporas son adaptadas a la dispersión por animales (cit. por Rivero, 2016, p.59).

De igual manera, Van der Pijl (1972) cit. por Rivero (2016, p.60), menciona que la zoocoria puede dividirse en diferentes clases dependiendo de la forma en que la semilla es dispersada:

**Endozoocoria:** Se refiere a las diásporas que son ingeridas y transportadas dentro del animal sin afectar negativamente la viabilidad de las semillas.

**Sinzoocoria:** Hace referencia al transporte de las diásporas que son deliberadamente trasladadas por el animal, la mayoría de las veces en la boca.

**Epizocoria:** Es el proceso de dispersión por el cual, las diásporas presentan en su estructura mecanismos para ser transportadas sobre la superficie del animal como ganchos, espinas o exudados viscosos.

“En la composición florística de la mayoría de los bosques tropicales y subtropicales existe mayor proporción de especies arbóreas con diásporas propensas a dispersión zoocórica, seguidas por anemocóricas y autocóricas.” (Giehl et al., 2007; Mendes da Conceição et al., 2011, p.4)

### **1.3 Animales frugívoros como agentes dispersores de semillas**

De acuerdo con Fleming, Breitwisch, y Whitesides, 1987; Rivero, 2016, p.69):

Los animales frugívoros se definen como el conjunto de animales cuya dieta se compone al menos del 50% de frutos y la frugivoría, como parte de la dispersión por zoocoria, es la forma principal en que los animales contribuyen a la regeneración y sucesión de los bosques tropicales.

La prevalencia de las plantas dispersadas por vertebrados en los trópicos reside en los beneficios que ambos reciben de dicho mutualismo, al menos tres hipótesis explican las principales ventajas de la dispersión mediada por animales (Janzen, 1970; Howe y Smallwood, 1982; Muscarella y Fleming, 2007; Rivero, 2016, p.69):

**Hipotesis del escape:** Postula que la probabilidad de reclutamiento de las plantas incrementa conforme aumenta la distancia a la planta parental. Esto se debe principalmente a factores denso-dependientes como la depredación de semillas, ataque de patógenos o competencia intraespecífica.

**Hipotesis de la colonización:** Supone que la dispersión de semillas por animales incrementa el número de sitios diferentes en los cuales las semillas son depositadas, permitiendo que algunas de estas semillas se establezcan y colonicen nuevos sitios.

**Hipotesis de la dispersión dirigida:** Establece que los animales dispersan las semillas a sitios distribuidos no aleatoriamente, en los cuales las condiciones son apropiadas para la supervivencia de las plántulas.

Existen otras ventajas de la dispersión mediada por animales, como la escarificación de las semillas, que al pasar por el tracto digestivo favorecen la germinación de las mismas, mientras

que la remoción de la pulpa, disminuye la probabilidad de que las semillas se vean afectadas por hongos y otros patógenos.

### 1.3.1 Murciélagos como dispersores de semillas

En El Salvador se han registrado hasta la fecha siete familias de murciélagos (Owen y Girón, 2012, p.4), que corresponden a distintos gremios tróficos, tales como:

Familias Emballonuridae, Mormoopidae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Natalidae, Vespertilionidae y Molossidae, pertenecientes a 37 géneros y 69 especies (MARN, 2018). Dentro de estas, la familia Phyllostomidae posee especies que pueden alimentarse de pequeños vertebrados, polen, sangre o frutos (Rodríguez y Girón, 2013), por lo que juegan un papel fundamental en el proceso de dispersión de semillas.

Según el listado de especies de mamíferos de Centro América elaborado por Reid (2009), los murciélagos de la familia Phyllostomidae, se clasifican en diferentes subfamilias de acuerdo a su morfología externa y de su esqueleto, pero también debido a los hábitos alimenticios que estos presentan. Las especies de Phyllostomidos pueden comer vertebrados pequeños e insectos (Subfamilia Phyllostominae), néctar de las flores (Subfamilia Glossophaginae), sangre (Subfamilia Desmodontinae) y frutos pequeños y grandes (Subfamilia Stenodermatinae y Carrollinae); los murciélagos estenodermátinos constituyen el grupo más numeroso de frugívoros dentro de esta familia representada por quince especies.

Girón y Rodríguez (2007, p.14), realizaron el inventario de mamíferos del ANP <sup>1</sup> Santa Rita, bajo la serie de inventarios de Biodiversidad desarrollados por el Programa de ciencias para la conservación SALVANATURA<sup>2</sup>:

En este estudio reportaron dieciocho especies de quirópteros para el ANP Santa Rita, de las cuales cinco son dispersoras de semillas (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus toltecus*, *Uroderma davisii* y *Sturnira parvidens*); sumado a esto reportaron otras especies de mamíferos que juegan un rol como dispersores en el ambiente, tales como “ardilla” *Sciurus variegatoides*, la “rata algodónera” *Sigmodon hirsutus*, zorra gris” *Urocyon cinereoargenteus*, “cotuza” *Dasyprocta punctata*, “pezote” *Nasua narica*, “micoleón” *Potos*

---

<sup>1</sup> ANP: Área Natural Protegida

<sup>2</sup> SALVANATURA: Fundación Ecológica, Organización Ambiental sin fines de lucro, El Salvador

*flavus*, aunque, de estas últimas tres especies no se tienen nuevos avistamientos en la actualidad desde esa fecha.

De acuerdo a Galindo-González (1998, p.6), “en el Neotrópico los murciélagos habitualmente se alimentan de frutos de los géneros *Ficus*, *Piper*, *Solanum*, *Brossimun*, *Spondias*, *Cecropia*, *Psidium*, *Vismia*, *Pouteria* y *Eugenia*, entre otros.” La mayoría de especies de estos géneros presentan características especiales, tales como, frutos expuestos fuera del follaje, olores fuertes o rancios, frutos de color opaco, carnosos, con alto contenido de azúcar y agua. “Estas propiedades los agrupa entre las especies con síndrome de dispersión quiropterócora o mediada por murciélagos” (Stashko y Dinerstein 1988; Medellín y Gaona, 1999; Flores Martínez et al. 2000; Aguilar Garavito, 2005, p.20).

En el Neotrópico los murciélagos que se alimentan de frutos son los de mayor abundancia, según Fleming (1982) cit. por Galindo-González (1998, p.6):

Los murciélagos escogen frutos maduros de diferentes tamaños y de varias especies vegetales, durante la noche y las distintas épocas del año, alternando su consumo. Esto en respuesta a la calidad nutritiva de cada fruto y de su abundancia en el hábitat, haciendo a los murciélagos selectivos para la elección del lugar donde viven. Un gran número de investigaciones realizadas con el gremio de murciélagos frugívoros, establecen que, este grupo ha llegado a tomar un rol importante dentro de los ecosistemas perturbados y no perturbados, a través de su contribución en la regeneración de la vegetación, así como en la rápida colonización de muchas especies de plantas.

Debido a diferentes características ecológicas del conjunto de murciélagos frugívoros, tales como, capacidad de vuelo, comportamiento de forrajeo, hábitos de alimentación y su relación mutualista entre algunas plantas y murciélagos, son contemplados como agentes de dispersión idóneos, para la diseminación de semillas a grandes distancias.

### 1.3.2 Hábitos de forrajeo de los murciélagos frugívoros

De acuerdo con Galindo-González (1998, p.59), el comportamiento de forrajeo de los murciélagos frugívoros se puede resumir de la siguiente manera:

Durante el día los murciélagos se resguardan en muy diversos sitios, en los trópicos aprovechan huecos en los árboles o se refugian debajo de hojas o partes de estas que han sido

modificadas por ellos, creando refugios denominados tiendas o carpas, o entre el follaje. Seguidamente, al anochecer 30–45 minutos de la puesta del sol, cuando los murciélagos frugívoros comienzan sus actividades, abandonan sus refugios y se dirigen a las áreas de alimentación, en busca de frutos maduros de diversos tamaños disponibles tanto en el dosel como en el sotobosque. Los frutos que los murciélagos colectan durante la noche, generalmente no son consumidos en el mismo árbol, sino, son llevados a “refugios nocturnos” donde se perchan, una vez ahí, consumen y digieren el fruto o la pulpa, las semillas grandes que no pueden ser digeridas son depositadas en estos sitios al soltarlas directamente de la boca, mientras que las semillas pequeñas pasan por el tracto digestivo y son excretadas tanto en los refugios como en ambientes abiertos durante el vuelo.

Estos refugios también se consideran importantes en los procesos de dispersión de semillas, ya que permiten depositar las semillas que no son digeridas en el suelo y crear bancos de semillas, contribuyendo en el traslado hacia diferentes ambientes, el escape de depredadores, incremento de la tasa de germinación y la probabilidad de establecimiento de las plántulas, disminuyendo la endogamia y favoreciendo el intercambio genético entre poblaciones de especies vegetales (Fleming y Sosa, 1994; Romo, 2004; Novoa, Cadenillas, y Pacheco, 2011, p.2).

### 1.3.3 Hábitos de alimentación de los murciélagos frugívoros

Gorchov et al. (1993), afirma que los murciélagos frugívoros poseen hábitos alimenticios muy diversos, dispersan semillas de frutos de varios tamaños y lo realizan principalmente de acuerdo al tamaño de la semilla del fruto, por ejemplo:

Las semillas grandes que no pueden ser ingeridas, las dejan caer directamente en los refugios nocturnos, después de comer la pulpa del fruto; entre ellas las semillas de *Brosimum aliscastrum*, *Spondias sp.*, *Casimiroa sp.*, *Pouteria sp.*, entre otras. Las semillas pequeñas, por el contrario, son ingeridas junto con la pulpa del fruto, pasan a través del tracto digestivo y son defecadas en algún otro sitio, estas semillas son transportadas no solo a los refugios nocturnos, sino que además las llevan durante sus vuelos de forrajeo, por lo que son depositadas en sitios más lejanos, como es el caso de *Cecropia sp.*, *Ficus sp.*, *Piper sp.*, *Solanum sp.* (cit. por Galindo-González, 1998, p.62).

De acuerdo con Van der Pijl, (1969) cit. por Rivero (2016, p.72), existen características que poseen los frutos seleccionados por los murciélagos en su alimentación, sin embargo, aunque exista cierta tendencia a formar grupos de frutos con características asociadas a las preferencias de ciertos frugívoros, no podemos suponer que existe un patrón absoluto, a continuación, se detallan aquellas características que han sido estudiadas para el caso de los frutos dispersados por murciélagos:

- Los frutos son de colores claros o permanecen verdes cuando maduran.
- Los frutos sobresalen de la vegetación y de esta manera se vuelven más accesibles para el murciélago.
- Los frutos producen un olor característico cuando madura que atrae a los murciélagos.
- Los frutos una vez maduros permanecen anclados al árbol.
- Los frutos generalmente se encuentran agrupados en infrutescencias lo que permite al murciélago tomar los frutos mientras vuela.
- Los frutos son ricos en azúcares y bajos en lípidos.
- Las semillas se encuentran embebidos en una pulpa.

#### **1.4 Murciélagos Neotropicales que utilizan tiendas como refugio**

Según Rodríguez-Herrera et al. (2007, p.19):

Los mamíferos utilizan una gran variedad de refugios, generalmente son lugares que ya existen, como cuevas. Sin embargo, muchos roedores carnívoros e insectívoros tienen la capacidad de construir sus propios refugios. En el caso de los murciélagos, la mayoría usa principalmente sitios como grietas en rocas, cuevas, árboles huecos y edificaciones humanas, estos refugios pueden ser utilizados durante el día, la noche o ambos, dependiendo de la especie. Son relativamente pocas las especies de murciélagos que modifican el ambiente para crear su refugio.

“De todas las especies de murciélagos del mundo más de 1400 (Simmons y Cirranello, 2020), únicamente 22 especies 2% del total utilizan como refugio hojas que han sido modificadas mediante corte. Este tipo de refugio se conoce como “carpa”, “tienda de campaña” o simplemente “tienda” (Rodríguez-Herrera et al., 2007, p.21).

Todos los murciélagos que duermen en tiendas son tropicales; cinco especies están presentes en los trópicos del Viejo Mundo y cuatro de ellas son pequeños zorros voladores de la familia Pteropodidae. Las restantes diecisiete especies son neotropicales y pertenecen a la familia Phyllostomidae endémica del Nuevo Mundo (Ortega y Castro-Arellano, 2001; Rodríguez-Herrera, et al., 2007, p.23).

Dieciséis de las especies de murciélagos que acampan en tiendas están distribuidas en la subfamilia Stenodermatinae y solo *Rhynophylla pumilo* es de la subfamilia Carollinae. Estas especies se agrupan en siete géneros; el género *Artibeus* que incluye al género anteriormente separado *Dermanura* (Simmons, 2005), contiene ocho especies, el género *Vampyressa* contiene tres, los géneros *Uroderma* dos, *Ectophylla*, *Mesophylla* y *Rhinophylla* tienen una especie cada uno y *Platyrrhinus* tiene una que utiliza tiendas, de dos especies dentro de este género. Las especies neotropicales que utilizan tiendas son principalmente frugívoras, aunque algunas también se pueden alimentar de néctar, polen y/o larvas de insectos (Rodríguez-Herrera et al., 2007, p.27).

De acuerdo al listado de especies de murciélagos Neotropicales que acampan en tiendas propuesto por Rodríguez-Herrera et al. (2007), en El Salvador se han registrado seis especies de las diecisiete descritas que utilizan tiendas; entre las cuales cabe resaltar que, en el Área Natural Protegida Santa Rita, se encuentran las especies *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus phaeotis* y *Uroderma davisii*, de las esperadas, no obstante, las restantes corresponden a las especies *Artibeus toltecus*, *Platyrrhinus helleri* y *Uroderma convexum*, esta última posee su distribución desde la mitad del país hacia el Sur de Centroamérica.

Conforme a los hallazgos de Mantilla-Meluk (2014), a través de la revisión del género *Uroderma* (Phyllostomidae: Stenodermatinae), en la cual propone:

La división de *Uroderma bilobatum*, en dos especies que son: *Uroderma davisii*, cuyo rango de distribución se extiende a lo largo de la vertiente del pacífico (de la mitad de El Salvador hacia el Norte de Centroamérica) y *Uroderma convexum*, en la vertiente del Atlántico (de la Región central de El Salvador hacia el Sur de Centroamérica).

En relación a la distribución altitudinal, Rodríguez-Herrera et al. (2007, p.27) añade que, “estos murciélagos habitan principalmente en las tierras bajas, por debajo de 800 metros sobre

el nivel del mar (*msnm*), con excepción de *Artibeus toltecus*, que se distribuye en tierras medias y bajas”.

Emmons (1990) cit. por Rodríguez-Herrera et al. (2007, p.28), describe que, “la mayoría se encuentra tanto en bosques maduros como secundarios, sobre todo en bosques húmedos. Sin embargo, *Artibeus jamaicensis*, *A. phaeotis* y *Uroderma bilobatum* (ahora *U. convexum* y *U. davisii*), también se distribuyen en los bosques deciduos”.

#### 1.4.1 Riqueza de plantas utilizadas como tiendas por murciélagos

En el Neotrópico se han registrado 77 especies de plantas modificadas como tiendas, agrupadas en 41 géneros y 18 familias, Rodríguez-Herrera et al. (2007, p.33) mencionan que:

Casi todas son las plantas utilizadas como refugios por murciélagos son nativas del neotrópico, aunque hay unas pocas exóticas introducidas. Dos familias de plantas agrupan el 55% total de especies registradas: Araceae y Aracacea con 21 especies cada una; en su gran mayoría las plantas usadas son monocotiledóneas y alrededor del 20% son epifitas; la mayoría de ellas pertenecen al bosque húmedo de tierras bajas, con excepción de unas cuantas epifitas que llegan hasta los bosques nubosos. De las 17 especies de murciélagos Neotropicales que utilizan tiendas, por lo menos 12 ocupan palmas de la familia Arecacea. La familia Heliconiaceae es la segunda, cuyo único género *Heliconia*, es usado por nueve especies de murciélagos; el tercer lugar lo ocupa la familia Araceae, cuyas hojas sirven de refugio a ocho especies de murciélagos. Al parecer, los murciélagos tienen requerimientos específicos para construir las tiendas, por ejemplo, no sólo escogen las especies, el tamaño y la forma de las hojas, sino que también seleccionan el microhábitat que las rodea. Sin embargo, este proceso de selección aún no se conoce muy bien.

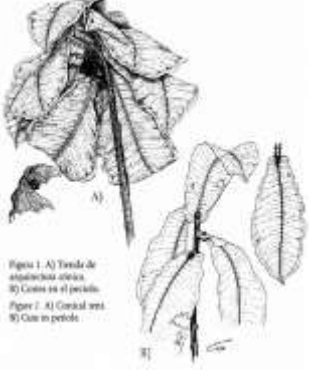
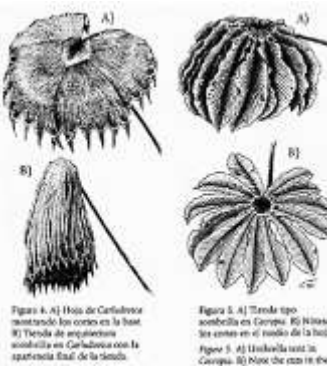
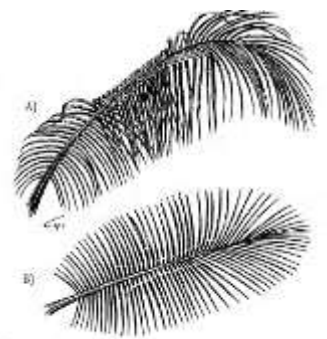
“En el Área Natural Protegida se reportan especies vegetales de importancia para los murciélagos tienderos tales como *Cecropia peltata*, *Calathea lutea*, *Heliconia collinsiana*, *Heliconia latispatha*, *Coccoloba caracasana*, y *Sterculia apetala*.” (Paz Quevedo y Ventura Centeno, 2004, p.24)

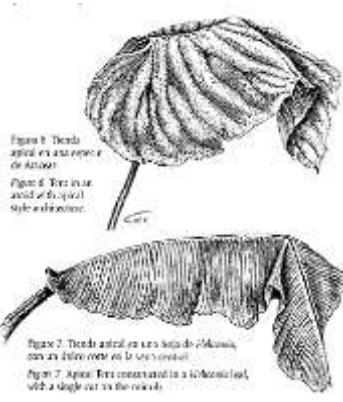
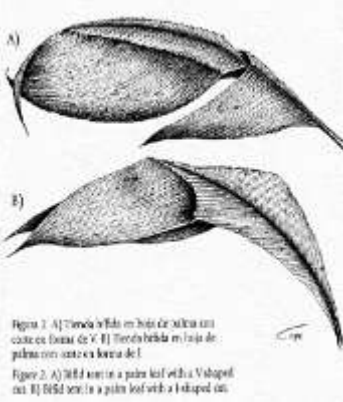

#### 1.4.2 Clasificación de las arquitecturas de las tiendas

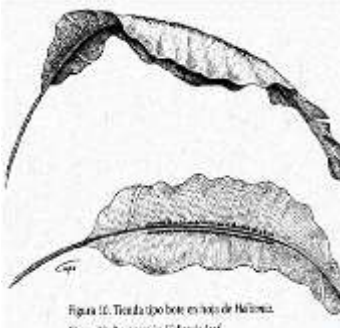

De acuerdo a la clasificación realizada por Rodríguez-Herrera et al. (2007), se presenta una descripción de cada tipo de arquitectura de las tiendas:



**Cuadro 1.** Tipos de arquitecturas de tiendas construidas por murciélagos tenderos

Arquitectura	Descripción	Tiendas
<p><b>Cónica</b></p>	<p>Para formar esta tienda, los murciélagos hacen cortes en los pecíolos, a la altura de la base de la lámina foliar, esto hace que las hojas caigan en un ángulo de 45° a 70°, formando un cono que protege al animal de la luz (Kunz et al 1994). Esta es la única arquitectura que incluye el corte de varias hojas para formar una tienda.</p>	 <p>Figura 1. A) Tienda de arquitectura cónica. B) Corte en el peciolo. Figura 2. A) Cortada en el peciolo. B) Corte en peciolo.</p>
<p><b>Sombrilla</b></p>	<p>El murciélagos hace cortes en las venas y la lámina foliar de hojas de palma, los cuales pueden tener forma circular, semicircular, ovoide, de corazón o de espátula (polígonos), dejando el peciolo intacto (Kunz et al. 1994).</p>	 <p>Figura 4. A) Hoja de Carludovicia mostrando los cortes en la base. B) Tienda de arquitectura sombrilla en Carludovicia con la apariencia final de la tienda. Figura 5. A) Tienda tipo sombrilla en Casuarina. B) Corte en el núcleo de la hoja. Figura 6. A) Hoja de palma con la apariencia final de la tienda. B) Corte en el núcleo de la hoja.</p>
<p><b>Pinnada</b></p>	<p>Estas tiendas se forman cortando varias pinnas de una hoja compuesta, como la palma de coco, lo cual origina una tienda ventilada. No todas las hojas compuestas modificadas como tienda pertenecen a este tipo de arquitectura; también algunas hojas compuestas pueden utilizarse para construir tiendas bífidas. (Kunz et al. 1994).</p>	 <p>Figura 7. A) Se abre la hoja con la forma final de una tienda de arquitectura pinnada. B) Pinnas involucradas en la construcción de la tienda, algunas veces tienen forma de V, uniéndose en la vena central.</p>

Arquitectura	Descripción	Tiendas
<b>Apical</b>	<p>En este tipo de arquitectura, generalmente la punta de la hoja está modificada de manera que cuelga perpendicularmente al suelo. Los murciélagos la forman cortando la base y/o las venas de las hojas de plantas epífitas, hierbas terrestres y arbustos (Kunz et al. 1994). La tienda más sencilla, con un solo corte, pertenece a este tipo.</p>	 <p>Figura 6. Tienda apical en una especie de arbusto. Figura 7. Tienda apical en una especie de arbusto. Figura 8. Tienda apical en una especie de arbusto.</p>
<b>Bífida</b>	<p>Estas tiendas se forman haciendo cortes en hojas simples o compuestas que tienen forma bífida (es decir, que terminan en dos puntas). Los murciélagos hacen un corte usualmente en forma de "J" o "V" a ambos lados de la vena central, de modo que las puntas de las hojas caen una sobre la otra, con lo cual se forma una cavidad que sirve como dormitorio (Kunz et al. 1994).</p>	 <p>Figura 7. A) Tienda bífida en hoja de silene con corte en forma de J. B) Tienda bífida en hoja de palmar con corte en forma de J. Figura 8. A) Bífida sencilla a palmar leaf with a V shaped cut. B) Bífida sencilla a palmar leaf with a V shaped cut.</p>
<b>Paradoja</b>	<p>En este caso los murciélagos hacen cortes en forma de "J" o "V" en hojas grandes, anchas y oblongas de plantas de los géneros Musa y Anthurium (Kunz et al. 1994), similares a los encontrados en las tiendas bífidas. A diferencia de estas últimas, la hoja en la arquitectura paradoja no tiene las puntas bifurcadas.</p>	 <p>Figura 8. Hoja de Musa que muestra el corte para formar una tienda de arquitectura paradoja.</p>

Arquitectura	Descripción	Tiendas
<b>Bote Invertido</b>	<p>Para hacer esta tienda, los murciélagos hacen cortes paralelos a la vena central, en hojas alargadas y anchas de <i>Heliconia</i> (Kunz et al. 1994), de modo que ambas partes de la lámina se doblan hacia abajo, a los lados de la vena central.</p>	 <p>Figura 16. Tienda tipo bote en hoja de <i>Heliconia</i>. Figura 17. <i>Heliconia</i> in <i>Heliconia</i> leaf.</p>
<b>Bote Apical</b>	<p>Como su nombre lo indica, esta arquitectura es una mezcla de dos tipos de tienda. Para ello, los murciélagos hacen un corte (parecido al tipo bote) casi paralelo a la vena central de la hoja -en la mayoría de los casos son hojas alargadas-, pero cerca de la punta hacen un corte profundo en la vena central, lo cual hace que ésta quede colgando (de forma similar al tipo apical) (Zortéa y Debrito 2003).</p>	 <p>Figura 5. A) Tienda de tipo bote en hoja de <i>Heliconia</i>. B) Tienda de tipo bote en hoja de <i>Heliconia</i>. C) Tienda de tipo bote en hoja de <i>Heliconia</i>. Figura 6. A) Bote apical en hoja de <i>Heliconia</i>. B) Bote apical en hoja de <i>Heliconia</i>. C) Bote apical en hoja de <i>Heliconia</i>.</p>

### 1.4.3 Beneficios directos del uso de tiendas para los murciélagos

Los beneficios directos derivados de utilizar tiendas para los murciélagos de acuerdo a Rodríguez-Herrera et al. (2007), incluyen los siguientes:

- Protección de la lluvia y el sol
- Regulación de la temperatura corporal
- Protección contra el parasitismo
- Protección contra los depredadores
- Selección sexual

## 1.5 Investigaciones sobre dispersión de semillas pequeñas en El Salvador y semillas grandes por murciélagos en Mesoamérica

Pocos estudios han demostrado la dispersión de semillas por murciélagos en El Salvador y la importancia que tienen para el mantenimiento de los bosques. Sin embargo, Morales Rivas (2016), realizó un primer estudio en el cual, describió la dieta, actividad y reproducción de dos especies de murciélagos en el Parque Nacional Montecristo, uno de ellos de hábitos frugívoros *Sturnira hondurensis*; entre sus hallazgos para esta especie, se tiene el registro de 14 especies de plantas en su dieta, siendo dominante *Hedyosmum mexicanum* especie de frutos tipo drupa de 3 a 4 mm, además encontró semillas pertenecientes a las familias Actinidiaceae, Piperaceae, Solanaceae y Urticaceae; todas consumidas y digeridas por *Sturnira hondurensis*.

De igual importancia, Quijano-Vásquez (2017), manifiesta que la diversidad de semillas pequeñas en dos bosques montanos en el Parque Nacional Montecristo estuvo compuesta por 14 morfoespecies de plantas potencialmente dispersadas por murciélagos frugívoros para el bosque de pino-encino en donde *Miconia sp.* y *Piper sp.1*, fueron las de mayor abundancia; mientras que para el bosque nublado se identificaron 10 morfoespecies siendo las de mayor abundancia *Piper sp.3* y *Solanum sp.1*.

En El Salvador, no ha sido estudiada la dispersión de semillas grandes por murciélagos y la importancia que tienen para el mantenimiento de los bosques, debido a la dificultad que representa detectar su dispersión.

Sin embargo, en la Región Melo et al. (2009), en Sarapiquí, Costa Rica, realizaron un primer estudio en un Bosque Húmedo Tropical, en el cual evaluaron este fenómeno a través de la observación directa de los comedores situados debajo de los refugios de alimentación creados por los murciélagos tienderos. Encontraron que este grupo de murciélagos en particular, es capaz de dispersar 43 especies de semillas > 8mm asociadas a diversas etapas sucesionales y formas de vida muy variadas. Estos resultados sugieren que los murciélagos tienderos son capaces de moldear la lluvia de semillas en los bosques tropicales donde habitan.

Asimismo, Rivero (2016), evaluó este fenómeno por primera vez en México, específicamente para la región de la Selva Lacandona, en el cual se documenta que este grupo de murciélagos es capaz de dispersar al menos 54 especies de semillas >5mm, pertenecientes a diversas formas de

vida y estados sucesionales. Árboles y palmas pertenecientes a bosques maduros fueron las formas de vida más dispersadas.

En el mismo año, Villalobos-Chaves (2016) evaluó el uso del hábitat y dispersión de semillas grandes por los murciélagos frugívoros *Dermanura phaeotis* y *Uroderma bilobatum* en el bosque seco y seco transicional a húmedo en Costa Rica, constatando que estos murciélagos pueden dispersar al menos catorce especies de plantas, asimismo, el reclutamiento positivo de tres especies de plántulas y 117 semillas germinadas pertenecientes a cinco especies de plantas con semillas grandes. Además, evidenció la relación entre los patrones de movimiento espacial y dispersión de semillas grandes por parte de *Dermanura phaeotis* en una localidad del bosque seco, encontrando que los movimientos de los animales son altamente dependientes de la disponibilidad de los recursos alimentarios.

## CAPÍTULO II: DISEÑO METODOLÓGICO

### 2.1 Método de Investigación

La investigación se realizó bajo el enfoque mixto (cualitativa-cuantitativa), método que representa un conjunto de procesos sistemáticos, empíricos y críticos de investigación, que implican la recolección y el análisis de datos cuantitativos y cualitativos, así como su integración y discusión conjunta, para realizar inferencias producto de toda la información recabada (metainferencias) y lograr un mayor entendimiento del fenómeno bajo estudio (Hernández Sampieri, Fernández Collado, y Baptista Lucio, 2010).

#### 2.1.1 Tipo de Investigación

Investigación descriptiva, donde se abordó la identificación de las semillas grandes de las distintas especies de plantas dispersadas por murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita. Conjuntamente, se tomaron datos cuantitativos de riqueza y abundancia para estimar los índices de diversidad alfa, la composición de semillas dispersadas respecto a las especies de plantas utilizadas como tiendas activas por los murciélagos en el Área.

Además, se realizó un análisis de comparación entre la dispersión generada por los murciélagos bajo las tiendas y la lluvia de semillas generada en sitios control bajo el dosel del bosque, asimismo, se calculó la tasa de deposición de semillas grandes dispersadas en función de la temporalidad (meses y días) y la densidad de tiendas activas encontradas en el sitio de estudio por hectárea.

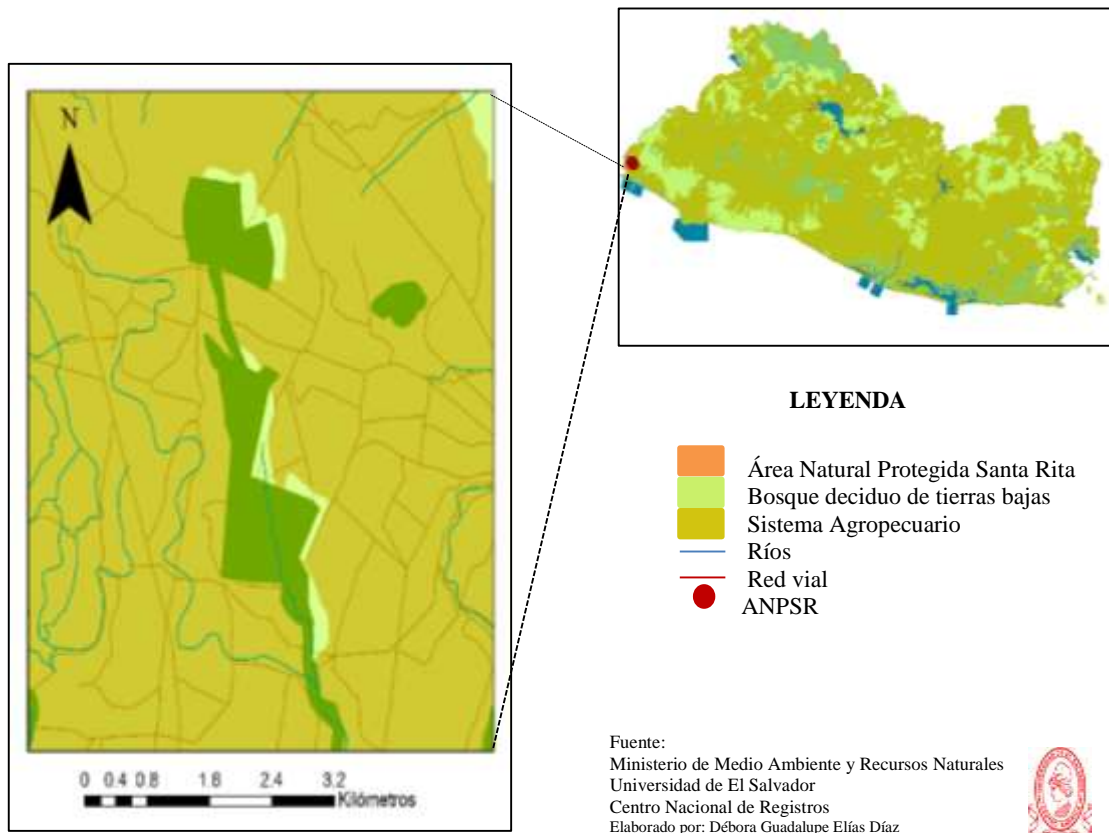
#### 2.1.2 Diseño de la Investigación

El diseño utilizado fue no experimental, se realizan observaciones de las variables y se analiza el fenómeno tal y como es en su contexto natural (Hernández Sampieri, 2004) y longitudinal, debido a que, permite recolectar datos a través del tiempo en puntos o períodos específicos, para hacer inferencias respecto al cambio, sus determinantes y consecuencias.

## 2.2 Descripción del área de estudio

### 2.2.1 Ubicación de Área Natural Protegida Santa Rita

El Área Natural Protegida Santa Rita (ANPSR) y su zona de amortiguamiento, forman parte del Área de Conservación Barra de Santiago-El Imposible (ACBSEI) y al complejo de Áreas Naturales Protegidas Santa Rita, Cara Sucia y Zanjón el Chino, el cual corresponde al Gran Paisaje de la Planicie Costera, la zona corresponde a un Bosque húmedo subtropical (caliente) bh-stc(c), con alturas que van desde 0 hasta los 33 *msnm* y se encuentra ubicado en los Cantones Barra de Santiago, Cara Sucia, La Ceiba y Garita Palmera, jurisdicciones de Jujutla y San Francisco Menéndez, Departamento de Ahuachapán; se localiza en las siguientes coordenadas geográficas: 13°52'53" LN (extremo septentrional) y 13°42'16" (extremo meridional); 89°55'04" LGW (extremo oriental) y 90°07'57" (extremo occidental) la extensión del área es de 233.0 has (MARN, 2017) (Figura 1).

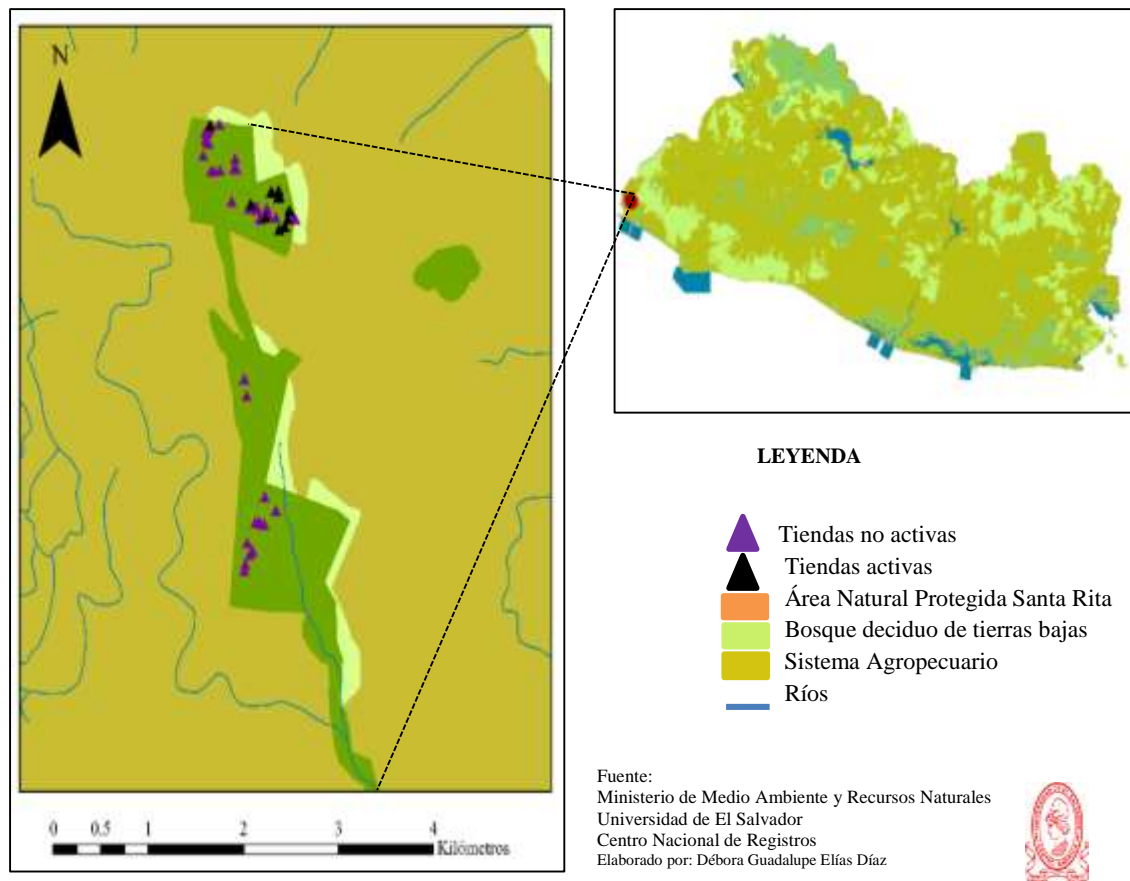


**Figura 1.** Mapa de ubicación geográfica del Área Natural protegida Santa Rita.

Distribución de tiendas activas y no activas, durante el desarrollo de la fase de campo de la investigación en el Área Natural protegida Santa Rita:

**Tienda activa:** Refugios contruidos con hojas modificadas por algunas especies de murciélagos, las cuales son utilizadas como sitios de alimentación, de percha, mostrando evidencia de uso (semillas en el suelo, restos de frutos, guano) durante el periodo de muestreo.

**Tienda no activa:** Refugios contruidos con hojas modificadas, las cuales no mostraron evidencias de uso como sitios de alimentación durante el periodo de muestreo.



**Figura 2.** Distribución de puntos de muestreo en el Área Natural Protegida Santa Rita.

### 2.3 Universo, Población y Muestra

El estudio comprendió:

**El universo:** fueron todas las semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos (*Phyllostomidae: Stenodermatinae*) en el complejo de Áreas Naturales Protegidas Cara Sucia, Santa Rita y Zanjón El Chino.



**La población:** fueron todas las semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos (Phyllostomidae: Stenodermatinae) en el Área Natural Protegida Santa Rita.

**La muestra:** fueron todas las semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos (Phyllostomidae: Stenodermatinae) en los distintos sitios de muestreo establecidos en el Área Natural Protegida Santa Rita.

## **2.4 Recolección de datos**

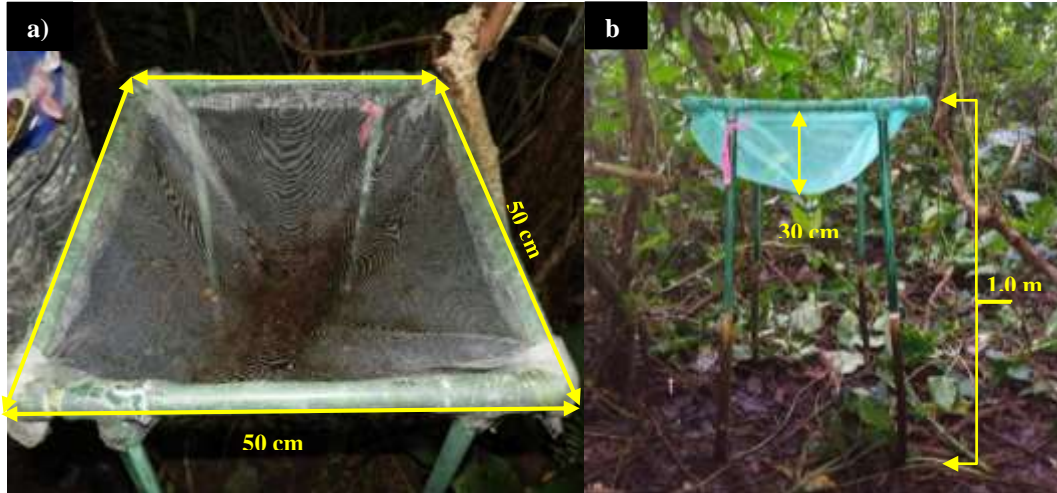
Los datos en esta investigación se recolectaron empleando el diseño de muestreo dirigido, de modo que se seleccionaron tiendas activas de forma focalizada, de acuerdo a características que se describirán a detalle posteriormente. Esta investigación se dividió en dos fases: 1. Fase de Campo, constó de tres etapas previamente establecidas: Reconocimiento y búsqueda de tiendas activas y no activas en el Área, colocación de trampas de muestreo para semillas y controles, colecta de semillas grandes encontradas en las trampas de muestreo y trampas control y capturas de murciélagos. 2. Fase de identificación, se llevó a cabo la identificación taxonómica a nivel de especie de las semillas colectadas en sitios de muestreo.

### *2.4.1 Fase de Campo*

**Etapas 1:** Reconocimiento y búsqueda de tiendas dentro del Área Natural Protegida Santa Rita (Julio – agosto de 2019).

- Se realizaron cuatro viajes de campo de tres días respectivamente, en los cuales se llevaron a cabo varios recorridos, con el objetivo de conocer el área, seguido de realizar una búsqueda directa e identificación de las tiendas activas y no activas.
- Las tiendas activas identificadas se seleccionaron como sitios de muestreo de acuerdo a las siguientes características:
  - a. La planta utilizada como tienda se encontró ocupada por murciélagos.
  - b. La planta utilizada como refugio presentaba signos recientes de uso (marcas de perchas, rastros de heces).
  - c. La planta utilizada como refugio presentaba bancos de semillas o restos frutos bajo esta.
- Cada planta utilizada como tienda activa y no activa se marcó con una cinta de marcaje, asignándoles un código alfanumérico y fueron georreferenciadas con el sistema de posicionamiento global (GPS Garmin 62s).

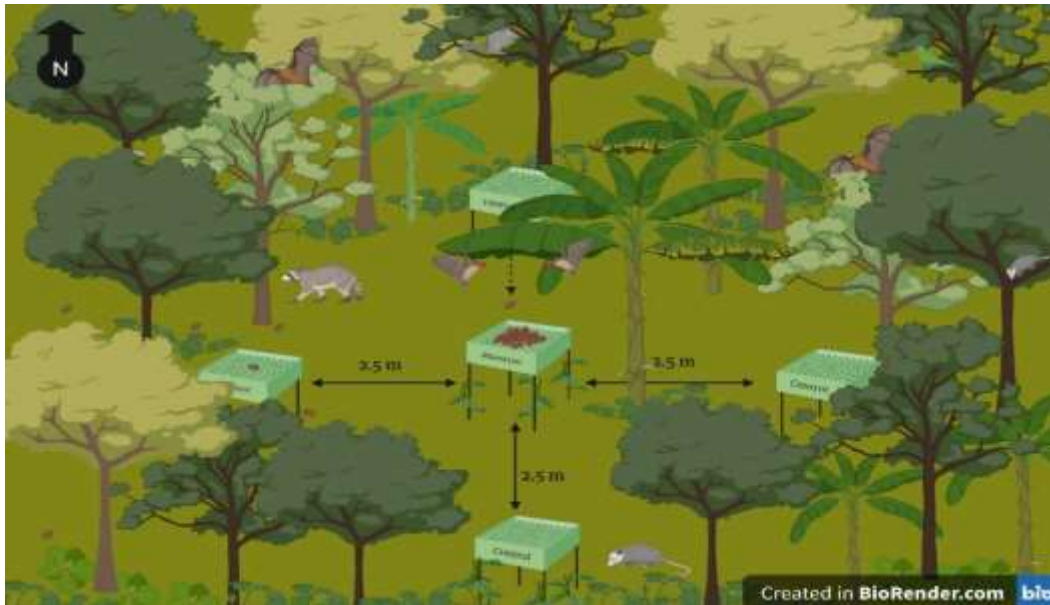
**Etapa 2:** Colocación de trampas de muestreo y trampas control (agosto 2019).



**Figura 3.** Trampas para semillas: Área de recolección de semillas (a). Altura de las trampas 1.0 m (b).

- Previamente identificados y seleccionados los sitios de muestreo se realizó la colocación de las trampas para colecta de semillas siguiendo la metodología de fabricación planteada por Estrada Villegas, Pérez-Torres, y Stevenson (2007).
- Las trampas de muestreo fueron posicionadas bajo las tiendas activas a una altura de 1.00 m debido al nivel de inundación que sobrelleva el bosque durante la época lluviosa, se definió esta altura con el propósito de recolectar de manera directa las semillas, evitar cualquier contacto con la superficie del suelo y reducir la probabilidad de dispersión secundaria.
- Asimismo, se colocaron cuatro trampas control en dirección a los puntos cardinales, utilizando la trampa de muestreo como referencia central. Las trampas control fueron instaladas a una distancia de 2.5 m, en sitios bajo el dosel del bosque, de igual manera se mantuvo la altura de 1.0 m. En esta parte, se evitó que las trampas control quedaran posicionadas bajo otro tipo de follaje o claro de bosque, para incrementar la independencia de cada trampa de semillas.
- La permanencia en el uso de las tiendas en el tiempo, depende de la duración propia de cada hoja, pero también, del uso que se le da en un momento determinado, ya que, al modificarlas, los murciélagos pueden causar daños en ellas y acortar su ciclo de vida hasta causar su muerte (Rodríguez-Herrera, Ceballos, y Medellín, 2011). Por esta razón, se colocaron seis sitios de muestreo (en tiendas activas) en el mes de agosto, seguidamente, estos sitios fueron

reemplazados por otros (cinco tiendas activas) en el mes de diciembre, dado que en dicho mes las tiendas habían dejado de ser utilizadas por los murciélagos.



**Figura 4.** Diseño de colocación de trampas de muestreo y trampas control en los sitios de muestreo seleccionados en el Área Natural Protegida Santa Rita. Fuente: Elaborado en Biorender (2020)<sup>3</sup>

**Etapa 3:** Colecta de semillas grandes encontradas en las trampas de muestreo y trampas control.  
- captura de murciélagos (septiembre – febrero 2020).

- Se realizaron nueve viajes de campo de cuatro días respectivamente, haciendo dos viajes cada mes y trabajando ocho horas por día de muestreo.
- Se colectaron las semillas >5 mm de acuerdo a lo establecido por Rivero (2016), se elige este tamaño para las semillas ya que, a partir de este no pueden ser ingeridas por los murciélagos (p. 73).
- Las colectas de semillas se realizaron por la mañana y la tarde de (8:00 am – 3:00 pm) haciendo la revisión de las trampas control para verificar la presencia de semillas, se procuró el cuidado al momento de hacer la revisión con el objetivo de poder determinar la presencia de murciélagos en las tiendas.
- Las semillas fueron contabilizadas y colocadas en bolsas tipo ziploc, etiquetadas con la fecha y código de la trampa. Además, se colocó esta información en una ficha de campo donde se detallaron características de las semillas tales como: color del fruto dispersado, tipo de fruto

<sup>3</sup> BioRender: Aplicación web para la creación de figuras científicas profesionales: <https://biorender.com>

y otras observaciones. Las semillas se contabilizaron y dividieron por morfotipo, finalmente se secaron al sol para realizar su posterior identificación.



**Figura 5.** Trampa de muestreo con semillas (a). Colecta de semillas durante los recorridos (b).

Durante las revisiones de las trampas de semillas se tomaron datos de las tiendas, tales como:

- Coordinadas geográficas.
- Especie de la planta modificada.
- Arquitectura de la tienda.
- Número y especie de murciélago presente.
- Registro fotográfico de cada tipo tienda y especie de murciélago.



**Figura 6.** Toma de datos y registro fotográfico de las tiendas (a) y documentación de especies de murciélagos tienderos presentes en las tiendas (b).



- Paralelamente a la colecta de semillas, se realizaron cinco muestreos de capturas de murciélagos durante los meses de noviembre a febrero, con el objetivo de registrar las especies de murciélagos tienderos esperadas para el ANP Santa Rita. Cada muestreo fue de dos noches de captura en sitios diferentes dentro del área, se colocaron dos redes de neblina de (9 m x 2.6 m) y una de (12 m x 2.6 m), en lugares con una cantidad razonable de vegetación o aquellos que posiblemente pudieran servir como túneles de paso para los murciélagos, claros dentro del bosque y cerca de plantas de las especies utilizadas como refugios por los murciélagos. La distancia entre cada red fue de 100 m, estas se abrieron desde las 18:00 horas y se revisaron cada media hora (dependiendo de la actividad de los murciélagos) hasta las 00:00 horas, cuando no hubo lluvias que interrumpieran el muestreo.



**Figura 7.** Instalación de redes de neblina en sitios seleccionados en el Área Natural Protegida Santa Rita (a). procesamiento de los murciélagos capturados en el ANP (b).

- Para cada murciélago capturado, se registraron los datos de las especies de interés en este estudio (murciélagos tienderos de la familia Phyllostomidae, subfamilia Stenodermatinae). Se tomaron mediciones biométricas: peso, sexo y medidas del antebrazo utilizadas para la identificación de los individuos con el uso de guantes de cuero para la manipulación de las especies (Medellín, Arita y Sánchez, 2008, p.18).
- Posteriormente, las especies se identificaron mediante las guías de campo de LaVal y Rodríguez-Herrera (2002), Medellín et al. (2008) y Reid (2009). Seguidamente se procedió a liberar a los murciélagos en sitios alejados de la red para evitar su recaptura. En cada sitio de muestreo se tomaron las referencias geográficas con el sistema de posicionamiento global (GPS Garmin 64s).

#### 2.4.2 *Fase de Identificación de semillas*

La identificación taxonómica se llevó a cabo en el Museo de Historia Natural de El Salvador (MUHNES). Se realizó una comparación de las semillas con la colección de referencia depositada en el MUHNES, y con la ayuda de los botánicos se hizo la identificación hasta nivel de especie si era posible taxonómicamente. Se calcularon las medidas de las semillas de largo y ancho en (mm) con un vernier para estimar un promedio de cada especie, para esto se tomó una muestra de treinta semillas de cada especie (Molina Escalante y Castillo Guerra, 2014), asimismo, se identificó la forma de vida y tipo de fruto dispersado (Ver anexo 1).

### **2.5 Procesamiento y Tabulación de datos**

Se cuantificaron las semillas siguiendo el orden de los códigos asignados tanto de las trampas de muestreo como de las trampas control, además se realizaron observaciones sobre las tiendas antes descritas, utilizando fichas de campo las cuales fueron llenadas diariamente. Se elaboraron tablas en Microsoft Excel, para tabular los datos obtenidos de las especies de semillas colectadas, especies de plantas utilizadas como tiendas, y especies de murciélagos capturados a manera de inventario general (Ver anexo 7).

### **2.6 Análisis de datos**

#### 2.6.1 *Curvas de acumulación de especies*

Se evaluó el esfuerzo del muestreo y estimó el número de especies de semillas que los murciélagos tienderos dispersan en el ANP Santa Rita, a través de una curva de acumulación de especies en función del tiempo (meses de muestreo) y las unidades de muestreo (trampas). Este análisis se efectuó únicamente para las especies de semillas colectadas en las trampas de muestreo que fueron dispersadas por los murciélagos. Se eligieron dichas unidades de esfuerzo, debido a que los murciélagos se alimentan de los frutos disponibles de distintas especies en el espacio, las cuales fructifican en diferentes épocas del año (Rivero, 2016. p. 80).

Para evaluar la calidad del muestreo, se ajustó la función de la ecuación de Clench a los valores obtenidos, dicha ecuación asume que la probabilidad de añadir nuevas especies a la lista disminuye conforme estas se agregan al listado, pero aumenta con el tiempo; esto se llevó a cabo en el software Statistica versión 13 (StatSoft 2015).

Su fórmula matemática de acuerdo a (Alberto & Hortal, 2003) es:

$$S(x) = \frac{ax}{(a + bx)}$$

Dónde:

**S** = Número total de individuos en el esfuerzo de muestreo  $x$ .

**a** = es la ordenada al origen que representa la tasa de incremento de la lista al inicio de la colección.

**b** = corresponde a la pendiente de la curva.

Según este modelo, la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará hasta un máximo, conforme más tiempo se pase en el campo, es decir, la probabilidad de añadir especies nuevas eventualmente disminuye, pero la experiencia en el campo permite aumentarla (Soberón y Llorente, 1993). La asíntota se calcula como la relación entre  $a/b$ , esto permite evaluar la completitud (representatividad del esfuerzo de muestreo), calculando el porcentaje de especies de semillas dispersadas registradas con respecto al número total calculado con el modelo (asíntota).

Como indicador de que el nivel de esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar el grupo de especies que dispersan los murciélagos se considera un porcentaje de 90% (Moreno y Halffter, 2001; Rivero, 2016), asimismo, de acuerdo a la establecido por Alberto y Hortal (2003) un valor de la pendiente menor de 0.1 es un indicador que se logró un inventario completo y altamente fiable.

### 2.6.2 *Riqueza específica de plantas de semillas grandes dispersadas*

Se estimó la riqueza de las especies de plantas de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos a partir de las semillas encontradas en las trampas de muestreo, utilizando el índice de diversidad Alfa ( $\alpha$ ) de Margalef, este índice transforma el número de especies por muestra a una proporción a la cual las especies son añadidas por expansión de la muestra; supone que hay una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos (Magurran, 1998; Moreno, 2001). Para el análisis se utilizó el Software estadístico PAST 1.0 (Paleontological Statistics).

Su fórmula matemática de acuerdo a Moreno (2001) es:

$$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N}$$

Dónde:

S = Número de especies encontradas

N = Número total de individuos

### 2.6.3 *Dominancia de especies*

El índice de Simpson ( $\lambda$ ) refleja el grado de dominancia en una comunidad, este índice manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie y está fuertemente influido por la importancia de las especies dominantes (Moreno, 2001). Para el análisis se utilizó el Software estadístico PAST 1.0.

Su fórmula matemática de acuerdo a Moreno (2001) es:

$$\lambda = \sum_{i=1}^S P_i$$

Dónde:  $P_i$  = Abundancia proporcional de la especie (i) en la muestra.

Los valores que toma este índice varían entre 0 y 1; una diversidad baja se interpretaría con un valor cercano a 1, mientras que una diversidad alta con un valor cercano o igual a cero.

### 2.6.4 *Equidad de especies*

Se utilizó el índice de diversidad de Shannon para conocer la equidad, el cual expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Este índice asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas equitativamente en la muestra. (Moreno, 2011). Para el análisis se utilizó el Software estadístico PAST 1.0.

Su fórmula matemática de acuerdo a Moreno (2011) es:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln (P_i)$$



Dónde:

H' = Valor de diversidad obtenido a través del índice de Shannon-Wiener

S = Número de especies

Los valores que toma el índice de Shannon varían entre 0 y 4.5, una diversidad baja se interpretaría con un valor cercano a 0, mientras que una diversidad alta con un valor cercano o igual a 4.5.

#### 2.6.5 *Comparación de la composición de semillas grandes encontradas en sitios de muestreo y controles*

Se utilizó la prueba no Paramétrica U- Mann Whitney, con el objetivo de comparar las medianas de los datos recolectados en las trampas de semillas y trampas control, de esta forma, estimar la existencia de diferencias entre ambas muestras. Dicha prueba se emplea para muestras independientes, mientras que los datos no presentan una distribución normal. El análisis se realizó con el software Statistica versión 13 (StatSoft 2015).

#### 2.6.6 *Tasa de deposición de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos*

La tasa de disposición de semillas por los murciélagos en el ANP Santa Rita, se calculó a partir del número de semillas depositadas cada mes entre cada una de las trampas (Rivero, 2016).

La relación para calcular la tasa de deposición de semillas mensual, comprende:

$$Tasa\ mensual = \frac{N}{N^{\circ}(Trampas)}$$

Dónde:

Tasa mensual: Tasa de deposición mensual de semillas

N = Número total de semillas colectadas en el mes

N<sub>o</sub> (trampas) = Número de trampas de muestreo utilizadas en el mes.

La relación para calcular la tasa de deposición de semillas diaria, comprende:

$$Tasa\ diaria = \frac{Tasa\ (mes)}{No.\ (Días)}$$

Dónde:

Tasa diaria: Tasa de deposición diaria de semillas

No (días) = número de días al mes que estuvieron colocadas las trampas de semillas bajo la tienda activa o sitio de muestreo.

Se estimó la densidad de tiendas activas encontradas entre el total del área recorrida durante el muestreo (Rivero, 2016). Finalmente, utilizando los valores de densidad de tiendas activas y de las tasas de deposición de semillas obtenidas, se calculó la tasa de deposición (semillas/m<sup>2</sup>) por día y por año para el ANP Santa Rita.

La densidad de tiendas se obtiene:

$$\text{Densidad de t. a} = \frac{\text{No. (t. a)}}{A}$$

Dónde:

ρ t.a: Densidad de tiendas activas

No. t.a.: Número total de tiendas activas encontradas

A: Área recorrida durante el muestreo.

### CAPÍTULO III: RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En esta investigación, un esfuerzo de muestreo de 288 horas-trampa durante 36 días en un periodo de seis meses (septiembre a febrero de 2020) correspondiente a los días en que se llevó a cabo la colecta de las semillas, utilizando un total de once sitios de muestreo. Se colectaron semillas grandes (>5 mm), de tres especies dispersadas por murciélagos bajo las tiendas de muestreo: *Spondias radlkoferi* “jocote de iguana”, *Calophyllum brasiliense* “barío” y *Spondias mombin* “jocote jobo”, asimismo, se colectaron frutos y semillas de cuatro especies producto de la lluvia de semillas en las trampas control, las cuales fueron: *Bactris major* “huiscoyol”, *Ficus insípida* “amate”, *Ficus obtusifolia* “amate” y *Cecropia peltata* “guarumo”.

En el ANP Santa Rita se identificaron 108 tiendas de hojas solitarias modificadas como refugio, de las cuales, 23 estaban siendo utilizadas activamente por murciélagos, estas con presencia de bancos de semillas y 85 tiendas no activas. El porcentaje de tiendas activas fue de 21.3% y de tiendas no activas fue de 78.7%.

Las especies vegetales reportadas para la construcción de tiendas o refugios naturales en el Área Natural Protegida por murciélagos se encuentran reunidas en seis familias; Arecaceae, Malvaceae, Marantaceae, Polygonaceae, Cecropiaceae, Heliconiaceae, distribuidas en siete especies: *Brahea salvadorensis*, *Sterculia apetala*, *Calathea lutea*, *Coccoloba caracassana*, *Cecropia peltata*, *Heliconia latispatha*, *Heliconia collinsiana*, de las cuales *Sterculia apetala* “castaño” se encuentra bajo la categoría de especie Amenazada, mientras que *Brahea salvadorensis* “palma de sombrero” bajo la categoría de especie en Peligro de extinción según el Listado Oficial de Especies de Vida Silvestre Amenazadas o en Peligro de Extinción.

También, se confirmó la presencia de tres especies de murciélagos de las cinco esperadas que modifican hojas para la construcción de tiendas como refugios, los cuales pertenecen a la familia Phyllostomidae, subfamilia Stenodermatinae: *Artibeus phaeotis*, *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma davisii*.

Al inventario de murciélagos se suman cuatro especies de cuatro familias, registradas por primera vez en el sitio de estudio: *Centurio senex* familia Phyllostomidae, *Myotis nigricans* familia Vespertilionidae, *Saccopteryx leptura* familia Emballonuridae y *Noctilio albiventris* familia Noctilionidae, de diversos gremios tróficos.

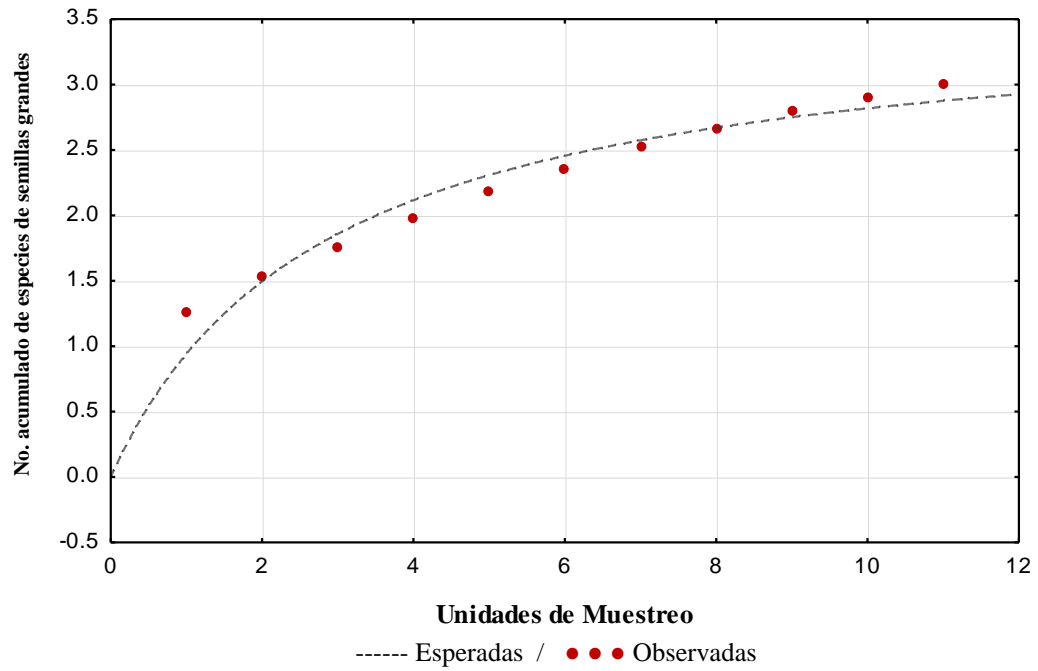
### **3.1 Diversidad de especies vegetales de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos**

#### *3.1.1 Curvas de acumulación de especies*

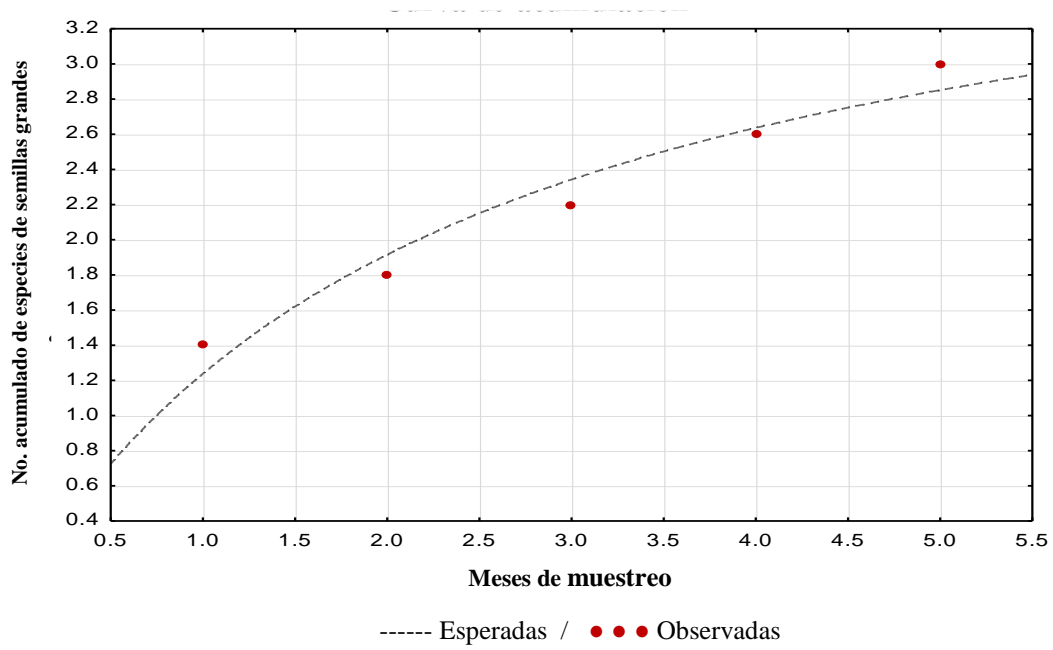
Se realizaron curvas de acumulación en función de las unidades de muestreo (trampas) y el tiempo (meses de muestreo), ajustadas al modelo de la ecuación de Clench, ambas curvas alcanzaron la asíntota, siendo el valor de la pendiente para ambos esfuerzos de: 0.05 y 0.18 respectivamente, un valor cercano o menor a 0.1, es un indicativo de un inventario completo y fiable a través del esfuerzo de muestreo realizado (Alberto y Hortal, 2003).

No obstante, los porcentajes obtenidos de las especies de plantas encontradas con respecto a las calculadas por el modelo de Clench para el ANP Santa Rita, en función de las unidades de muestreo (87%) y la temporalidad (72%) no alcanzaron el 90% siendo este porcentaje indicativo de un inventario completo y fiable. Esto indica que, en el muestreo se debió de haber incrementado el número de meses en campo principalmente, de esta manera se podría incrementar significativamente el número de especies de plantas con semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos, ya que, los frutos de las plantas de las que se alimentan fructifican en diferentes periodos del año.

De manera similar Rivero (2016), menciona que en el estudio realizado sobre la dispersión de semillas grandes por murciélagos tienderos en la Selva Lacandona, México, los porcentajes de representatividad del muestreo resultaron más bajos para las curvas de acumulación de especies en función del tiempo, por lo cual añade que esto probablemente está asociado a los picos de fructificación de las especies de las que se alimentan los murciélagos, dado que el muestreo no se realizó durante todo el año no se añadieron todas las especies esperadas.



**Figura 8.** Curva de acumulación de especies de semillas grandes encontradas vs. Esperadas en el Área Natural Protegida Santa Rita en las unidades de muestreo.



**Figura 9.** Curva de acumulación de especies de semillas grandes encontradas vs. Esperadas en el Área Natural Protegida Santa Rita en los meses de muestreo en 2019-2020.

### 3.1.2 Riqueza y abundancia de semillas grandes dispersadas

En el Neotrópico, estudios anteriores han evidenciado la dieta de los murciélagos frugívoros, considerando en su mayoría la capacidad de dispersar semillas pequeñas pertenecientes a especies vegetales de etapas tempranas de la regeneración vegetal. Sin embargo, Melo et al. (2009), documentaron por primera vez en Costa Rica, que en la dieta de los murciélagos frugívoros tienderos se incluyen frutos con semillas mayores a (8 mm) pertenecientes de al menos 43 especies vegetales. Asimismo, Rivero (2016), evidenció este proceso por primera vez en la Selva Lacandona, destacando que este grupo de murciélagos son capaces de dispersar al menos 54 especies de semillas grandes mayores a (5 mm) pertenecientes a diversas formas de vida y estados sucesionales.

De acuerdo a Galindo (1998), la dispersión de semillas por murciélagos, se ha desarrollado independientemente en varias familias con al menos 180 especies de plantas de todo el mundo, pero es más frecuente en ciertas familias de plantas como Moraceae, Piperaceae, Arecacea, Anacardiaceae, Sapotaceae, Solanaceae y Meliaceae. Esto respondería a factores de calidad de nutrientes de cada fruto y requerimientos fisiológicos, debido a que los murciélagos frugívoros generalmente tienen dietas diversas durante la noche y las distintas épocas del año.

En el Área Natural Protegida Santa Rita, se colectaron en trampas un total de 1,067 semillas grandes dispersadas por murciélagos bajos tiendas, pertenecientes a tres especies de árboles de bosques maduros y secundarios, cuyos frutos son del tipo drupáceo que contienen una semilla; entre las cuales *Spondias radlkoferi* fue la especie más abundante y dispersada, encontrándose en todos los sitios de muestreo y durante todos los meses en que se desarrolló el estudio de septiembre a febrero.

Rivero (2016), destaca que esto puede deberse a diversos factores como: La disponibilidad de frutos de esta especie es mayor que la de otras especies que son consumidas por los murciélagos tienderos; la fructificación de esta especie tiene un patrón explosivo, es decir que ocurre en un lapso de tiempo relativamente corto y con gran cantidad de frutos madurando al mismo tiempo, y por ende este patrón generó un sesgo en el muestreo al momento de fructificación de esta especie.

Asimismo; se destaca la resistencia y durabilidad de las semillas es mayor que en otras especies y por lo tanto son las que conservan mejor las condiciones que rigen debajo de las tiendas. Sin embargo, ninguno de estos factores ha sido descrito hasta el momento.

En esta investigación, las especies dispersadas corresponden a dos familias Anacardiaceae y Calophyllaceae, las cuales comprenden la siguientes especies con su respectiva abundancia de encuentro bajo las tiendas: *Spondias radlkoferi* (N=922 semillas, 86.40%) de las semillas colectadas, *Calophyllum brasiliense* (N=140 semillas, 13.13%) de semillas colectadas para el estudio, y *Spondias mombin*, con una abundancia baja (N=5 semillas, 0.47%) de la cantidad total de semillas colectadas en las trampas de muestreo (Tabla 1).

**Tabla 1.** Número de tiendas activas y no activas, así como la abundancia de semillas por especie de planta dispersada y el número de especies recolectadas en las trampas de muestreo y controles.

Sitio	N° tiendas		Especies dispersadas	N° de semillas grandes		N° especies de semillas grandes	
	Activas	No activas		Tiendas	Controles	Trampas muestreo	Trampas control
ANPSR	23 (11)	85	<i>Spondias radlkoferi</i>	922 (11) *	0 (0)		
			<i>Calophyllum brasiliense</i>	140 (2)	0 (0)	3	1
			<i>Spondias mombin</i>	5 (1)	0 (0)		
			<i>Bactris major</i>	0 (0)	17 (2)		

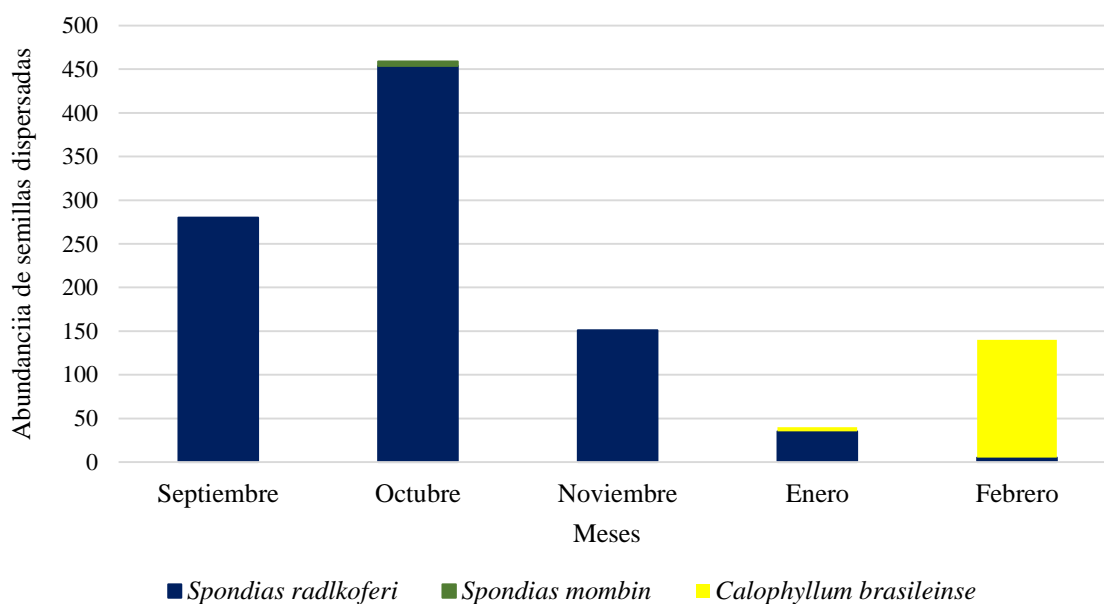
(\*): Los valores ubicados dentro de los paréntesis representan el número de tiendas activas utilizadas en el muestreo en las cuales se encontró cada especie de planta dispersada.

La especie *S. radlkoferi*, representa una de las más abundantes y recurrentes en la dieta de los murciélagos tienderos, debido a que los estudios realizados por Rivero (2016) y Villalobos-Chaves (2016) han registrado que ha sido la especie más abundante y dispersada bajo las tiendas con un total de semillas de (N=977 y N=990) respectivamente, estos resultados son similares a los obtenidos en esta investigación con un total de semillas colectadas de (N=922).

En relación a la abundancia de semillas colectadas de *Spondias mombin*, se contempla que este patrón podría haber estado influenciado tanto por la disponibilidad del recurso en la comunidad, como también por otros dispersores que lo aprovechan como alimento. Este fruto particularmente al madurar es de color amarillo, lo cual lo vuelve atrayente a dispersores diurnos

como aves u otros vertebrados frugívoros, contrario a *S. radlkoferi*, el cual, al permanecer verde al madurar, este pasa desapercibido por estos frugívoros y se concentra para las especies nocturnas como los murciélagos; no obstante esta hipótesis no ha sido probada en ningún estudio, de esta manera se podría afirmar que la fructificación de ambas especies están asociadas a síndromes de dispersión diferentes (Rivero, 2016).

En este contexto, las colectas de semillas de la especie *Calophyllum brasiliense* se realizó durante enero a febrero, lo que respondería a la disponibilidad del recurso durante esos meses, dado que el periodo de fructificación de *C. brasiliense* está comprendido durante diciembre a febrero (CATIE, 2000). Debido a esto, se evidenció un aumento en la abundancia de semillas colectadas durante el mes de febrero y disminuyó la abundancia de semillas colectadas de *S. radlkoferi*, cuya abundancia predominó durante los meses anteriores.



**Figura 10.** Abundancia de semillas grandes por especie colectadas durante los meses de muestreo en 2019-2020.

### 3.1.3 Índices de Diversidad Alfa ( $\alpha$ )

Para medir la diversidad alfa ( $\alpha$ ) dentro de la comunidad de especies vegetales que contienen semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos, se utilizó el índice de riqueza específica de Margalef, de igual manera se utilizaron los índices para el estudio de la diversidad que se basan en la abundancia proporcional de especies, tales como: el índice de dominancia de



Simpson y el índice de equidad de Shannon-Wiener, estos han sido utilizados en numerosos estudios de la diversidad (Tabla 2).

**Tabla 2.** Evaluación de la diversidad  $\alpha$  para el muestreo de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita.

	Índices de Diversidad $\alpha$		
	Margalef ( $D_{Mg}$ )	Simpson ( $\lambda$ )	Shannon-Wiener (H)
<b>Límites</b>	0.30	0.76	0.42
<b>Superior</b>	0.30	0.76	0.46
<b>Inferior</b>	0.30	0.76	0.38

El índice de Margalef estimó un valor de  $D_{Mg} = 0.30$  se interpreta como la relación entre el número de especies encontradas y el total de individuos (semillas). Mora-Donjuán, *et al.* (2017) mencionan que un índice con valores menores a 2,00, denotan una baja riqueza de especies y por el contrario valores cercanos a 5,00 o superiores reflejan una riqueza de especies alta; al obtener un valor de 0,30 en este índice se refleja una baja riqueza de especies, sin embargo, está influenciado por la expansión de la muestra, lo que indicaría que, al aumentar el muestreo, se incrementará la riqueza específica, no obstante, por sí solo no es una medida certera de la diversidad de una comunidad, si se quiere conocer aspectos como la dominancia y equidad.

Se estimó la diversidad proporcional de las especies que conforman la comunidad de plantas dispersadas. La dominancia de especies se calculó con el índice de Simpson, cuyo rango toma valores desde 0 a 1; en esta investigación se obtuvo un valor de  $\lambda = 0.76$ , esto implica que, al escoger dos individuos (semillas) al azar, existe una probabilidad alta de que ambas pertenezcan a la misma especie; esto debido a que este índice se encuentra influenciado por las especies dominantes (Moreno, 2001).

Por último, para el índice de Shannon-Wiener, se obtuvo un valor de  $H = 0.42$ , este índice mide la uniformidad o equidad y dado que puede tomar valores entre 0 y 4.5; para este estudio se traduce como una diversidad baja, las especies en esta comunidad no se encuentran repartidas equitativamente y existe una dominancia media por una o varias especies.

Por su parte, Rivero (2016), en la Selva Lacandona, estimó la diversidad de especies de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos en dos sitios de la Selva Lacandona, el

índice de Shannon-Wiener estimó valores de  $H=2.19$  y  $2.46$  respectivamente, lo que significaría que a través de dicho estudio la diversidad de especies dispersadas por murciélagos tienderos es media, y esto en contraste con los resultados de esta investigación, indicaría que estudios anuales serían de gran importancia para tener una estimación completa de la diversidad de especies que dispersan estos mamíferos, ya que se agregarían aquellas especies que no se encontraban en fructificación durante el muestreo.

En relación a la disponibilidad del recurso alimenticio, en el área natural protegida Santa Rita, se encuentran distribuidas al menos diez especies vegetales con frutos de semillas grandes, que presentan características asociadas al síndrome de dispersión quiropterocoria (Van der Pijl, 1969; Rivero, 2016). No obstante, se sabe que los murciélagos frugívoros tienen dietas diversas, durante las noches y las distintas épocas del año, por lo que la capacidad del vuelo, los patrones de forrajeo y la intensidad de competencia por los recursos alimenticios, depende de la estacionalidad de los eventos reproductivos de las plantas (fenología de floración y fructificación) por consiguiente, los procesos de dispersión de semillas llevado a cabo por estas especies, dependen en gran medida de estos aspectos (Galindo, 1998).

En esta investigación, la etapa de fructificación de las especies *Spondias radlkoferi* y *Spondias mombin* coincidió con el periodo de muestreo, evidenciando la disponibilidad del recurso en la gran abundancia de frutos colectados en las trampas de semillas. Además, la especie *Calophyllum brasiliense*, inició su periodo de fructificación en el mes de diciembre, lo cual se comprobó en la colecta de semillas en trampas a partir del mes de enero.

Los periodos de fructificación de las diferentes especies vegetales dispersadas por murciélagos en el bosque de Santa Rita, tienen lugar mayoritariamente en la época seca (Cuadro 2 y 3), con ello, se especula que este patrón de fructificación podría incrementar la disponibilidad de recursos y reducirlo durante la época lluviosa, por lo que, el consumo y dispersión de frutos con semillas grandes durante esa época, promovería el transporte de un mayor número de especies, hacia otros sitios alejados de los progenitores.

Por consiguiente, sabemos que una gran variedad de factores intrínsecos y extrínsecos pueden afectar la dieta y comportamiento de forrajeo de murciélagos frugívoros. Los factores extrínsecos incluyen a la abundancia espacio-temporal de frutos, su accesibilidad, tamaño y características nutricionales (Dinerstein, 1986) competencia, depredación, estructura y

variación estocástica del hábitat (Fleming, 1986; Loayza, Ríos, y Larrea-Alcázar, 2006). Los factores intrínsecos incluyen el tamaño de la especie, su estado reproductivo y estatus social (Charles-Dominique, 1991). Por lo tanto, aun siendo generalistas, muchas especies de murciélagos pueden seleccionar y variar su alimento, especializándose en diferentes especies de plantas conformen se tornan disponibles a lo largo del año y al mismo tiempo mantener una dieta central, no estacional, de especies nutritivas que están disponibles a lo largo del año (Fleming, 1986; Loayza et al., 2006).

**Cuadro 2.** Fenología de las especies de plantas colectadas que contienen semillas grandes en el ANP Santa Rita.

<b>Especies colectadas</b>	<b>Periodo de Floración</b>		<b>Periodo de fructificación</b>		<b>Fuente</b>
<i>Spondias radlkoferi</i>	Dic	Jul	May	Ene	(Mitchell y Daly, 2015)
<i>Spondias mombin</i>	Mar	May	May	Oct	(Mitchell y Daly, 2015)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Nov	Dic	Dic	Feb	(CATIE, 2000)

**Cuadro 3.** Fenología de las especies de plantas no colectadas que contienen semillas grandes en el ANP Santa Rita.

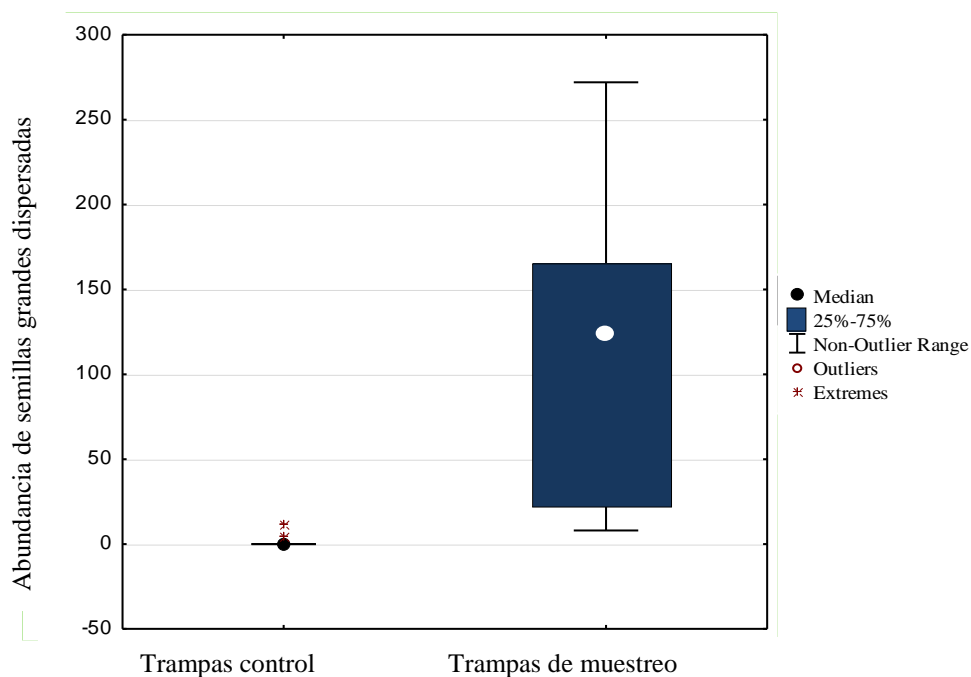
<b>Especies no colectadas</b>	<b>Periodo de Floración</b>	<b>Periodo de fructificación</b>			<b>Fuente</b>
<i>Sapindus saponaria</i>	Dic	Ene	Ene	May	(CATIE, 2000)
<i>Simarouba glauca</i>	Ene	Mar	Ene	Jun	(CATIE, 2000)
<i>Bactris major</i>	Ene	Dic	Ene	Dic	(Baruelo, et al. 2009)
<i>Inga vera</i>	Feb	May	Abr	Ago.	(CATIE, 2000)
<i>Inga edulis</i>	Feb	May	Abr	Ago.	(CATIE, 2000)
<i>Andira Inermis</i>	Feb	Mar	Abr		(CATIE, 2000)
<i>Brosimum alicastrum</i>	Abr	May	May	Jun	(CATIE, 2000)

### 3.2 Comparación de la composición de semillas grandes encontradas en sitios de muestreo y controles

La composición de especies no dispersadas por murciélagos tienderos mostraron diferencias con la composición de especies encontradas bajo las tiendas. A través de las trampas control se colectó una única especie de semillas mayores a (>5mm), correspondiente a la especie *Bactris*

*major* de la familia Arecaceae (N=17), semillas en todo el muestreo, asimismo, se colectaron frutos de tres especies de plantas con semillas pequeñas, tales como: *Cecropia peltata*, de la familia Cecropiaceae y frutos de *Ficus insipida* y *Ficus obtusifolia* de la familia Moraceae, que no se clasifican en la categoría de semillas grandes. No se encontraron especies de semillas grandes compartidas en las trampas de muestreo y trampas control, estas solamente compartieron presencia de frutos con semillas pequeñas tales como *F. insipida* y *F. obtusifolia* e infrutescencias de *C. peltata*, las cuales no se tomaron en cuenta en los análisis estadísticos por no poseer frutos con semillas grandes.

Realizada una comparación de las abundancias y especies de plantas de semillas grandes colectadas en tiendas activas y sitios de control con una prueba de Mann-Whitney, considerando un nivel de significancia de 0.05; se obtuvo que el valor calculado corresponde a ( $p=0.000005$ ;  $p<0.05$ ), esto indica que existen diferencias estadísticamente significativas entre ambos sitios, sustentando que los eventos de deposición de semillas se incrementan bajo el refugio que en sitios al azar en el bosque (Figura 12). Asimismo, se considera que la abundancia de semillas fue bastante baja para estos sitios control, aun cuando el número de trampas control fueron cuatro veces mayor que el número de sitios de muestreo.



**Figura 11.** Gráfico de comparación de deposición de semillas grandes entre trampas control y trampas de muestreo.

Al respecto, se considera que las diferencias en cuanto a la riqueza y abundancia de especies colectadas en tiendas activas y los sitios de control, las cuales solo compartieron especies de semillas pequeñas, podrían haber estado influenciadas por los procesos de dispersión bióticos generados por aves, otros murciélagos y mamíferos que utilizan el recurso ya sea como complemento de su dieta y, por otra parte, la dispersión abiótica (ej. La lluvia).

Muchos estudios han destacado frecuentemente a las aves como importantes dispersoras de semillas e iniciadoras de procesos sucesionales en la selva tropical de todo el mundo, y también se sabe que en estos ecosistemas se puede encontrar la mayor proporción de aves frugívoras (Karr, 1971; Snow, 1981; Janzen, 1983; Howe, 1986; Van Dorp, 1985; Medellín y Ganoa, 1999).

En la dieta de muchas especies de aves frugívoras se han identificado especies de árboles y arbusto importantes en el inicio de los procesos de sucesión tales como *Cecropia spp*, *F. insipida*, *Piper spp*; además, estas especies también son claves en el régimen alimenticio de los murciélagos frugívoros, es por esta razón que, debido a que no se evidenciaron especies de semillas grandes compartidas en trampas de muestreo y de control, sino únicamente frutos de semillas pequeñas, se considera que ésta contribución de especies en sitios alejados a las tiendas, pudo haber estado influenciada por aves, murciélagos frugívoros que no utilizan tiendas como sitios de alimentación y otros vertebrados frugívoros que añaden este recurso a sus dietas. Se ha documentado que dos especies de murciélagos *Artibeus jamaicensis* y *A. phaeotis*, consumen por noche entre 10 y 14 frutos con semillas pequeñas de *Ficus obtusifolia* y *F. citrifolia*, respectivamente. (Korine, Kalko, y Herre, 2000)

En relación a lo anterior, Martínez y Chacón (2008), documentaron las especies de árboles de regeneración natural en el ANP Santa Rita, entre las cuales “guarumo” *Cecropia peltata* se encuentra entre las especies más abundantes, asimismo, *Ficus obtusifolia*, esto podría constituir un factor clave en la disponibilidad de alimento específicamente frutos de semillas pequeñas para muchas especies de vertebrados frugívoros y ser evidencia de la contribución en la regeneración natural del bosque.

De igual manera, es importante mencionar que las especies vegetales identificadas en las trampas de control, pueden propagar sus frutos y semillas a través de mecanismos abióticos de

dispersión, contribuyendo al esparcimiento de estos frutos en la superficie del suelo y al proceso de regeneración natural.

### 3.3 Composición de semillas grandes dispersadas en función de la especie de planta utilizada como tienda

Se registraron cuatro especies de plantas utilizadas por murciélagos como sitios de alimentación denominados “Tiendas activas” pertenecientes a los generos: *Brahea*, *Calathea*, *Coccoloba* y *Sterculia*; además, se recolectó evidencia de refugios no activos o “Tiendas no activas” las cuales no estaban siendo utilizadas por murciélagos al momento de la identificación. Asimismo, se suman tres especies dentro de los generos *Heliconia* y *Cecropia*, registradas como tiendas no activas únicamente; cabe señalar que todas son plantas nativas pertenecientes a diversos hábitos de crecimiento.

**Cuadro 4.** Especies vegetales utilizadas para la construcción de tiendas por murciélagos, clasificación del tipo de uso de la tienda y hábito de crecimiento de la planta en el ANP Santa Rita

Familia	Especie	Clasificación del tipo de tienda	Hábito
Arecaceae	<i>Brahea salvadorensis</i>	Tienda activa	Palmera
		Tienda no activa	
Malvaceae	<i>Sterculia apetala</i>	Tienda activa	Árbol
		Tienda no activa	
Marantaceae	<i>Calathea lutea</i>	Tienda activa	Herbácea
		Tienda no activa	
Polygonaceae	<i>Coccoloba caracassana</i>	Tienda activa	Árbol
		Tienda no activa	
Cecropiaceae	<i>Cecropia peltata.</i>	Tienda no activa	Árbol
Heliconiaceae	<i>Heliconia latispatha</i>	Tienda no activa	Herbácea
	<i>Heliconia collinsiana</i>	Tienda no activa	Herbácea

Las tiendas fueron clasificados de acuerdo a la arquitectura que estas presentaban como resultado de la modificación total o parcial que los murciélagos realizan de las hojas o partes de estas, en el ANP Santa Rita se identificaron específicamente para las tiendas activas cuatro tipos de arquitecturas en cuatro especies de plantas de distintos hábitos de crecimiento (Tabla 3).

**Tabla 3.** Especies de plantas utilizadas como refugios activos, su arquitectura, número y porcentaje encontradas en el Área Natural Protegida Santa Rita.

Especie vegetal	Arquitectura	Cód.*	Tiendas activas	
			No.	%
<i>Brahea salvadorensis</i> *	Sombrilla	SB	-	-
<i>Calathea lutea</i>	Bote invertido	B. I	5	46.0
	Bote Apical	B. A	2	18.0
	Modificada Parcial	M.P	2	18.0
<i>Coccoloba caracassana</i>	Bote invertido	B. I	1	9.0
<i>Sterculia apetala</i>	Sombrilla	SB	1	9.0

(\*). Códigos asignados a las tiendas: **B.I:** Bote Invertido; **B.A:** Bote Apical; **M.P:** Modificada Parcial; **SB:** Sombrilla.

*Brahea salvadorensis*\*: Las tiendas activas encontradas de esta especie no se seleccionaron para establecer sitios de muestreo debido a las condiciones del terreno donde se encontraban, las cuales no fueron favorables durante el periodo de muestreo para colocar trampas de semillas debajo de ellas.

De acuerdo a la especie vegetal modificada como refugio y la arquitectura de las tiendas, se determinó que la planta más utilizada para la creación de las tiendas activas fue: *Calathea lutea* (82% del total de tiendas activas) registrándose cinco tiendas con una arquitectura de Bote Invertido (N=5), dos tiendas en Bote Apical (N=2) y dos tiendas no modificadas totalmente (N=2).

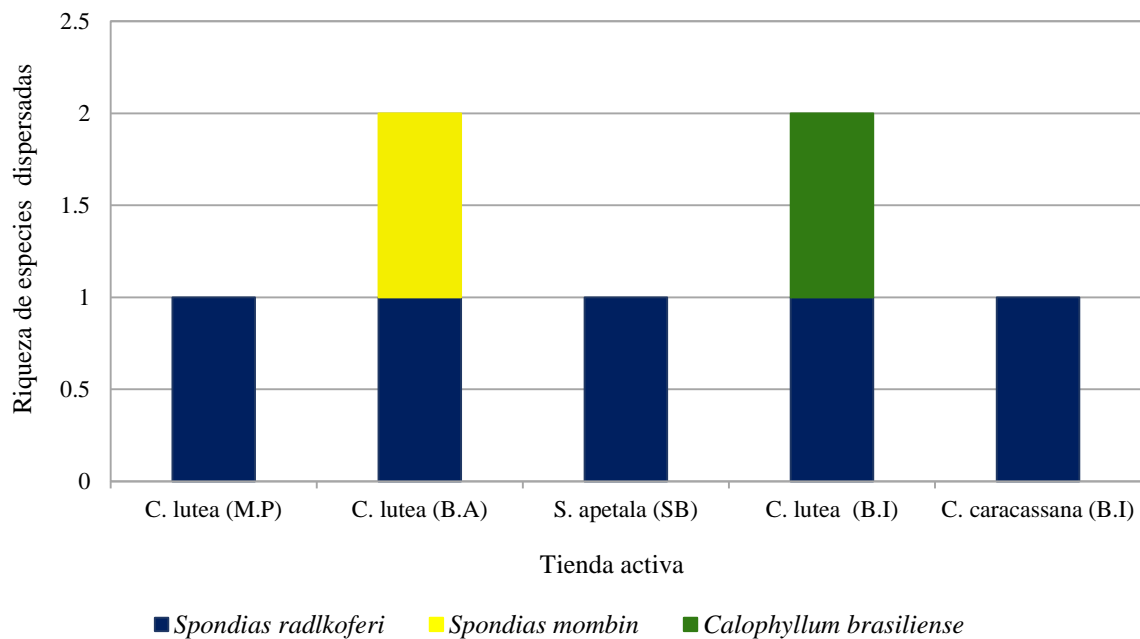
La composición de especies de semillas recolectadas bajo estos refugios fueron variables en cada tipo de tienda, se obtuvieron abundancias de (N=2 a N=135) semillas por tienda. La especie más recurrente y abundante en las tiendas de *C. lutea* fue *Spondias radlkoferi* con un porcentaje de (78.0% y N=514 semillas), se recolectó en los tres tipos de tienda de esta especie. Seguidamente *Calophyllum brasiliense* representa el (21.2% y N=140 semillas) únicamente encontrada en dos tiendas Bote Invertido de *C. lutea*. Finalmente, *Spondias mombin* fue la especie menos abundante con (0.80% y N=5) del total de semillas, se recolectó en una tienda del tipo Bote Apical en *C. lutea*

Se registró una tienda activa en *Coccoloba caracassana* con una arquitectura en Bote Invertido (9.0% del total de tiendas activas), la composición de especies de semillas estuvo representada únicamente por la especie *S. radlkoferi* (100% y N=244 semillas).

Asimismo, se registró una tienda activa en *Sterculia apetala* con una arquitectura en Sombrilla (9.0% del total de tiendas activas) la composición de especies de igual manera estuvo representada únicamente por *S. radlkoferi* (100% y N=164 semillas) (Tabla 4).

**Tabla 4.** Composición de especies dispersadas por murciélagos en función de la planta utilizada como tienda activa y su arquitectura.

Especie vegetal	Arquitectura de la tienda	Abundancia de semillas por especie					
		<i>S. radlkoferi</i>		<i>S. mombin</i>		<i>C. brasiliense</i>	
		No.	%	No.	%	No.	%
<i>Calathea lutea</i>	Bote invertido	74		0		140	
	Bote Apical	389	78.0	5	0.80	0	21.20
	Modificada parcial	51		0		0	
<i>Coccoloba caracassana</i>	Bote invertido	244	100	0	-	0	-
<i>Sterculia apetala</i>	Sombrilla	164	100	0	-	0	-



**Figura 12.** Riqueza de especies vegetales con semillas grandes dispersadas por murciélagos en función de la planta utilizada como tienda activa en el Área Natural Protegida Santa Rita



Las tiendas representan una de las estructuras más abundantes en los bosques tropicales usadas como refugio por algunas especies de murciélagos (Lewis, 1995; Rodríguez-Herrera, Medellín, y Gamba-Rios, 2008).

Algunos estudios han demostrado que los murciélagos que construyen tiendas prefieren ciertas características de las hojas que serán modificadas. *Artibeus watsoni*, selecciona hojas de palma de la especie *Asterogyne martiene* que estuvieran más altas y con peciolos más gruesos (Stoner, 2000; Rodríguez-Herrera et al., 2008) la especie *Mesophylla macconnelli*, selecciona hojas relativamente pequeñas que se encuentran a una altura de 2.2-4.7 m sobre el suelo en la palma de *Astrocaryum* (Foster, 1992; Rodríguez-Herrera et al., 2008).

De igual manera, Chaverri y Kunz (2006) estimaron que en el Suroeste de Costa Rica el murciélago tiendero *Artibeus watsoni* utiliza 25 especies de plantas para la construcción de refugios, algunas de las especies de plantas tales como *Carludovica palmata*, *Asplundia alata*, *Heliconia imbricata* y *Calathea lutea*, fueron modificadas en tiendas con más frecuencia en relación a otras especies de plantas disponibles en el sitio.

Asimismo, entender la selección de hábitat por especies es esencial para identificar cómo los sistemas naturales se mantienen y ensamblan y cómo los disturbios naturales y antropogénicos emergentes afectarían la función de los ecosistemas. Sagot, Rodríguez-Herrera, y Stevens (2013) en un estudio sobre las asociaciones de micro y macro hábitat del murciélago *Uroderma bilobatum*, señala que esta especie fue más común en áreas modificadas por el humano con “palmas de coco” *Cocos nucifera*. Aunque no se encuentran lejos de los parches de bosque.

Actualmente, la única especie que ha sido extensamente descrita en relación a los requerimientos específicos para la selección y construcción de refugios o tiendas es el murciélago blanco *Ectophylla alba*, quien construye sus refugios en áreas que tienen un menor porcentaje de cobertura de sotobosque a 0-1 m sobre el suelo, pero una mayor cobertura del dosel (Rodríguez-Herrera et al., 2008).

En general, nuestros resultados demuestran que al menos tres especies de murciélagos *Uroderma davisii*, *Artibeus phaeotis* y *Artibeus jamaicensis* están utilizando plantas con diferentes hábitos de crecimiento en la construcción de tiendas o refugios en el ANP Santa Rita, propiciando a su vez la acumulación de grupos de semillas de diferentes especies bajo las tiendas.

Específicamente, se encontró a *Uroderma davisii* perchando en tiendas construidas a partir de la modificación de hojas de “hoja de sal” *Calathea lutea* la arquitectura de las tiendas en las que fue encontrada esta especie de murciélago fueron del tipo bote apical, bote invertido y apical, mientras que el hábito de crecimiento de esta planta es herbáceo, seguidamente se encontró utilizando tiendas construidas en “palma de sombrero” *Brahea salvadorensis* en esta especie únicamente se observó un tipo de arquitectura en forma de sombrilla; por último, se identificó a *Uroderma davisii* utilizando tiendas construidas el árbol de “castaño” de igual manera, únicamente se observó un tipo de arquitectura en forma de sombrilla. Esta especie de murciélago se encontró utilizando el mayor número de tiendas de diferentes especies de plantas y tipos de arquitecturas en el Área de estudio.

Por otra parte, *Artibeus phaeotis*, se encontró perchando en tiendas construidas en *Calathea lutea* de arquitectura en forma de bote apical y apical, también, se identificó ocupando tiendas construidas en *Heliconia latispatha* del tipo bote apical.

Asimismo, *Artibeus jamaicensis*, el murciélago con mayor tamaño de las tres especies identificadas, se encontró ocupando tiendas en la palma *Brahea salvadorensis*, sin embargo, también se identificó perchando en hojas no modificadas de la misma especie; algunos autores sugieren que esta especie puede utilizar tiendas construidas por otras especies de murciélagos. (Rodríguez-Herrera, Medellín, y Timm, 2007, p.86)

Es importante mencionar que, de las especies de murciélagos esperadas en esta investigación, únicamente no se encontraron *Platyrrhinus helleri* y *Artibeus toltecus*, quienes también han sido reportadas como constructoras de tiendas, cuya distribución se extiende desde México hasta Brasil para *P. helleri* y desde México hasta Colombia para *A. toltecus*.

De igual manera el murciélago *P. helleri*, es una especie común y ampliamente distribuida a través de las tierras bajas y medias del sur y este de México, Centroamérica, sin embargo, en el Área no se han encontrado evidencias de esta especie en el sitio, únicamente se tiene evidencia de su presencia en el Parque Nacional El Imposible y otros sitios al Norte y Oriente del país (Owen y Girón, 2012).

El murciélago *A. phaeotis* hace uso de diferentes especies de plantas para la construcción de refugios con diferentes arquitecturas, entre ellas se han registrado *Heliconia imbricata* del tipo

bote invertido (Rodríguez-Herrera et al., 2007) “castaño” *Sterculia apetala* tipo sombrilla (Artavia Durán, 2014).

En este sentido, consideramos que los grupos de semillas encontrados bajo las tiendas han sido generados por estas especies de murciélagos que hacen uso de plantas como refugios, las cuales hacen uso similar del recurso, por ejemplo en Costa Rica, Villalobos-Chaves (2016), han documentado durante años el comportamiento de *Artibeus phaeotis* y *Uroderma convexum* (especie también presente en la zona del oriente del país) a nivel individual, las cuales dispersan alrededor de catorce especies de plantas con semillas grandes incluidas *Spondias radlkoferi* y *Calophyllum brasiliense*, generando un patrón de acumulación de semillas en grupo bajo las tiendas.

No obstante, los mismos autores sugieren que este patrón de dispersión podría generar niveles altos de supervivencia de las semillas y plántulas, en comparación con las semillas que caen por debajo de los árboles paternos.

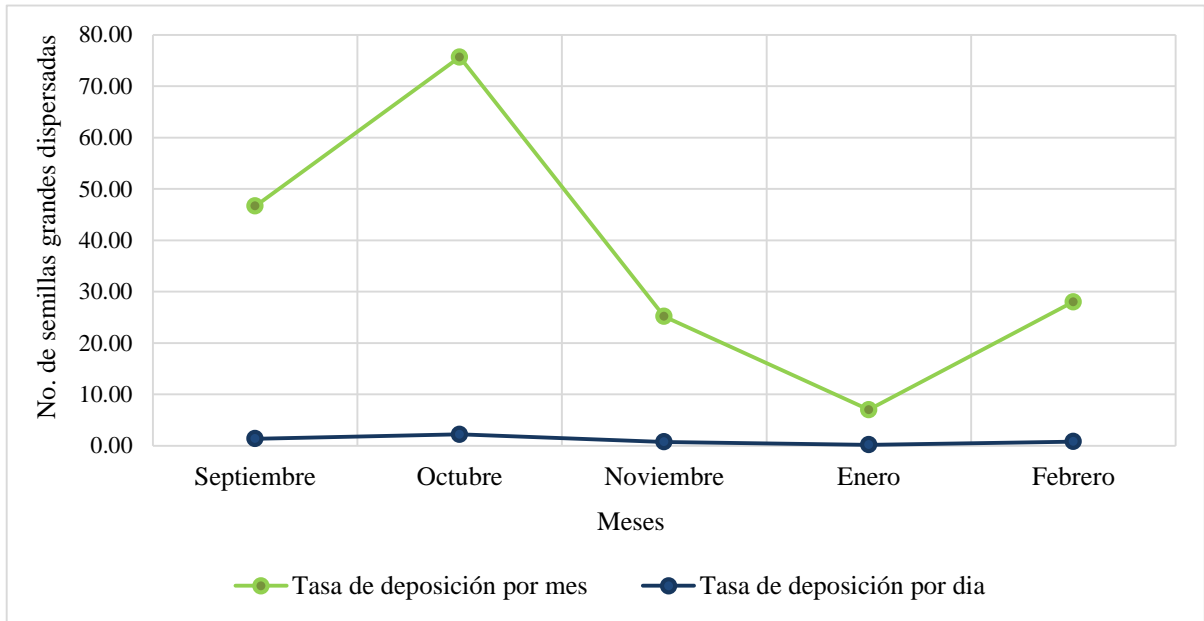
En otro estudio realizado en el Parque Nacional Palo Verde y Refugio de Vida Silvestre Ostional, Costa Rica, Villalobos-Chaves (2016), documentó el reclutamiento de las especies de semillas grandes bajo las tiendas de estudio, el cual consiste en medir dos procesos básicos: la germinación de las semillas y la supervivencia a corto plazo de las plántulas bajo las tiendas. Evidenciaron un reclutamiento positivo de las semillas de *Brossimum alicastrum*, *Spondias radlkoferi*, *Anacardium excelsum*, *Bunchosia nítida*.

### **3.4 Tasa de deposición de semillas dispersadas por murciélagos tienderos**

Se estimó la tasa de deposición de semillas grandes bajo las tiendas activas, a través de trampas con un área de 0.25 m<sup>2</sup> respectivamente en el ANP Santa Rita (Tabla 5). Se registró la tasa de deposición más alta en el mes de octubre con un valor de 75.67 semillas/m<sup>2</sup>, las especies de semillas que se encontraron en este mes correspondieron a *S. radlkoferi* y *S. mombin*, la tasa de deposición de semillas diaria fue de 2.28 semillas/m<sup>2</sup>. De igual manera se registró la tasa de deposición más baja en el mes de enero con un valor de 7.0 semillas/m<sup>2</sup>, en la cual *S. radlkoferi* y *Calophyllum brasiliense* fueron las especies registradas, la tasa de deposición diaria fue de 0.21 semillas/m<sup>2</sup>. Los valores mensuales y diarios obtenidos, se presentan a continuación.

**Tabla 5.** Tasa de deposición de semillas grandes por murciélagos tienderos en función de la temporalidad (meses y días).

	Septiembre	Octubre	Noviembre	Enero	Febrero
<b>Tasa de deposición mensual</b> (semillas/m <sup>2</sup> )	46.67	75.67	25.17	7.00	28.00
<b>Tasa de deposición diaria</b> (semillas/m <sup>2</sup> )	1.37	2.23	0.74	0.21	0.82



**Figura 13.** Tendencia de la tasa de deposición de semillas durante los meses de muestreo.

En septiembre se colectaron bajo las tiendas de muestreo únicamente semillas de *Spondias radlkoferi* con una tasa de deposición mensual de (Tasa.mes=46.67 semillas/m<sup>2</sup>), seguidamente en el mes de octubre hubo un incremento en la tasa de deposición (Tasa.mes=75.67 semillas/m<sup>2</sup>) y el número de especies, el banco de semillas estaba compuesto por *S. radlkoferi* y *S. mombin*, siendo *S. radlkoferi* más abundante respectivamente. Como ha sido discutido anteriormente particularmente *S. radlkoferi* presenta su periodo de fructificación en la época lluviosa, se ha constatado en muchos estudios realizados en la región como una de las especies más abundantes y dispersada por algunas especies de murciélagos bajo las tiendas. Por otra parte, la baja abundancia de semillas de *S. mombin* puede estar influenciada por la cantidad de dispersores que tiene esta especie, al ser consumida de día por muchas aves y otros vertebrados frugívoros, debido a lo llamativo de sus frutos cuando están maduros, algo que no sucede con *Spondias radlkoferi*.

Adicionalmente, se observa un descenso en la tendencia a partir del mes de noviembre, donde se colectaron semillas de *Spondias radlkoferi* (Tasa.mes=25.17 semillas/m<sup>2</sup>); durante el mes de diciembre se realizó la reposición de los sitios de muestreo, para iniciar la colecta el siguiente mes. Enero correspondió al mes con la tasa más baja de deposición de semillas (Tasa.mes=7.0 semillas/m<sup>2</sup>), aunque se encontraron semillas de *Calophyllum brasiliense* y *S. radlkoferi*, consideramos que esto se debe a que, durante el establecimiento de la época seca, la mayoría de plantas que son consumidas y en su efecto dispersadas por murciélagos, inician su periodo de floración, tales como “ingas”, “aceituno”, “almendro de río”, por lo que la disponibilidad de recurso durante este mes era escaso en relación a las especies de semillas grandes. Por último, en febrero la tasa de deposición se incrementó en relación al mes de enero (Tasa.mes= 28.0 semillas/m<sup>2</sup>) se colectaron semillas de *S. radlkoferi* y *C. brasiliense* en mayor abundancia en relación a *S. radlkoferi*, la presencia de semillas bajo las trampas de muestreo de esta última especie concuerda con el periodo de fructificación en la Región.

Siguiendo el procedimiento planteado por Rivero (2016) se estimó la densidad de tiendas con evidencias de bancos de semillas generadas por murciélagos, lo cual hemos denominado como tiendas activas en un área de 86.70 ha del bosque húmedo subtropical ANP Santa Rita, se obtuvo un valor de ( $p=0.30$  ta/ha). Se realizó la extrapolación del número de semillas que son dispersadas por los murciélagos tienderos a lo largo de un año en todo el territorio del ANP Santa Rita y el ANP Normandía, la cual también corresponde a una extensión de 440.6 ha de bosque húmedo subtropical con hallazgos de murciélagos utilizando tienda. Se utilizaron los valores máximos y mínimos de la tasa de deposición de semillas por día y la densidad de tiendas activas.

Los resultados obtenidos para la tasa de deposición de semillas muestran estimaciones conservadoras de la cantidad de frutos que puede consumir un murciélago y por ende dispersar sus semillas. Asimismo, la tasa de deposición de semillas en los controles fue diferente en composición y abundancia. Otro estudio documentó que la tasa de deposición en tiendas versus controles era 12.5 veces mayor (Rivero, 2016).

En un estudio realizado en Ecuador, se documentó que un individuo de mono araña *Ateles belzebuth*, es capaz de dispersar 159 semillas (> 3mm) por ha por año (Link y Di Fiore, 2006,

Rivero, 2016). Por otra parte, en la Selva Lacandona, México se documentó que bajo una sola tienda se pueden encontrar 138.4 semillas (> 5mm) por ha por año (Rivero, 2016).

En este contexto, la tasa de deposición de semillas estimada bajo una sola tienda en nuestro estudio es comparable a las anteriores, con un valor de 109.5 semillas por ha por año, lo cual representa un 68.90% en relación a la tasa obtenida para *A. belzebuth* y un 79.12% en relación a la tasa obtenida bajo las tiendas en la Selva Lacandona, cabe resaltar que los valores obtenidos tanto para la tasa de deposición de *A. belzebuth* y murciélagos tienderos de Selva Lacandona fueron recolectados en un área geográfica mucho menor que la utilizada en esta investigación y constituyen sitios mucho más diversos de especies vegetales.

Con base en la estimación más conservadora de la tasa de deposición de semillas, se realizó una extrapolación para saber cuántas semillas podrían dispersar los murciélagos tienderos en un año a escala de todo el territorio del ANP Santa Rita y el ANP Normandía (15,512.50±164,501.85) esta estimación demuestra que los murciélagos tienderos son capaces de dispersar por lo menos en el ANP Santa Rita (5,365.50±56,896.20) semillas en un año (Tabla 6).

**Tabla 6.** Estimación de la tasa de deposición diaria y anual de semillas dispersadas por murciélagos tienderos.

ANP	Área potencial (ha)	Tasa de deposición por día (semillas/m <sup>2</sup> )		Tasa de deposición por año (semillas/m <sup>2</sup> )	
		Mínimo (±)	Máximo (±)	Mínimo (±)	Máximo (±)
<b>Santa Rita</b>	233.0	14.70	155.88	5,365.50	56,896.20
<b>Normandía</b>	440.6	27.80	294.81	10,147.00	107,605.65
<b>Total</b>	<b>673.60</b>	<b>42.50</b>	<b>450.70</b>	<b>15,512.50</b>	<b>164,501.85</b>

Esto evidencia el rol fundamental que juegan los murciélagos tienderos en la dispersión de semillas grandes en la regeneración natural de los bosques húmedos subtropicales. Estas especies dispersadas por los murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita poseen un valor económico para los humanos y a su vez, ecológico constituyendo el recurso alimenticio de estos mamíferos y otros animales frugívoros; por ejemplo: el árbol de “barío” *Calophyllum brasiliense*, tiene un valor maderable, asimismo, de acuerdo a las observaciones

realizadas por parte de los guardarecurso del ANP en el transcurso de los años, han evidenciado la muerte de muchos árboles, por lo cual se está reduciendo su abundancia, aunque aún no se conocen las causas de este evento es de suma importancia realizar esfuerzos para conocerlas y poder llevar a cabo medidas que permitan la conservación de esta especie (com. pers. Velásquez et al., 2019)<sup>4</sup>.

En este sentido, las especies de plantas que utilizan los murciélagos para la construcción de las tiendas en el ANP Santa Rita, constituyen un recurso de valor en la ecología de los murciélagos tienderos, siendo el tipo de refugio más abundante en el bosque húmedo subtropical, por consiguiente, se debe de garantizar la conservación de estas plantas; entre ellas se encuentra la “palma de sombrero” *Brahea salvadorensis*, las poblaciones de esta palma en el país se encuentran en peligro de extinción<sup>5</sup> y el bosque de Santa Rita constituye un remanente importante de conservación.

De igual manera, el árbol de “castaño” *Sterculia apetala*, se encuentra bajo la categoría de amenazado<sup>6</sup> actualmente. Es por ello, que es importante poder evaluar en futuros estudios el impacto que están generando la intensificación de disturbios antrópicos sobre las poblaciones vegetales y la fauna, especialmente los cambios en el uso del suelo, expansión agrícola y pecuaria, ya que es ampliamente reconocido que estas actividades humanas afectan la diversidad y abundancia de las especies (Sala et al., 2000; Tabeni y Ojeda 2005; Dirzo et al., 2014; Oliveira et al., 2017; Miguel, 2018) así como, la fragmentación del hábitat, la defaunación es decir, la pérdida de poblaciones de mamíferos de gran tamaño y la tala selectiva (Miguel, 2018)

No obstante, estas actividades, conducen a la pérdida de interacciones ecológicas, es por ello que, es importante conocer los efectos de estos disturbios antrópicos, sobre el proceso de dispersión de semillas por animales, radicando principalmente en que es el mecanismo inicial que permite la regeneración natural de las poblaciones de plantas, influyendo en la demografía, estructura genética y distribución espacial de las futuras generaciones de plantas (Janzen 1970; Nathan y Muller-Landau 2000; Jordano, García, Godoy y García-Castaño, 2007).

---

<sup>4</sup> Velásquez et al. (2019) Guardarecursos del Área Natural Protegida Santa Rita, 2019.

<sup>5</sup> Peligro de Extinción: Todas aquellas cuyas poblaciones han sido reducidas a un nivel crítico o cuyo hábitat ha sido reducido drásticamente (MARN, M. d., 2015, Acuerdo No. 74).

<sup>6</sup> Amenazadas de Extinción: Toda aquella que, si bien no está en peligro de extinción a corto plazo, observa una notable baja en el tamaño y rango de sus poblaciones (MARN, M. d., 2015, Acuerdo No. 74).

## CONCLUSIONES

Basándose en los resultados se concluye que:

- En el Área Natural Protegida Santa Rita existen tres especies de murciélagos que utilizan hojas para la construcción de refugios denominados “tiendas”: *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus phaeotis* y *Uroderma davisii*, todas pertenecientes a la familia Phyllostomidae subfamilia Stenodermatinae.
- Los murciélagos tienderos son capaces de dispersar en el área tres especies de plantas con semillas grandes mayores a (>5mm) de la familia Anacardiaceae: *Spondias radlkoferi* y *Spondias mombin* y familia Calophyllaceae: *Calophyllum brasiliense*, todas pertenecientes a bosques maduros o de regeneración secundaria avanzada.
- La especie vegetal *Spondias radlkoferi* es la más abundante y dispersada por los murciélagos bajo las tiendas activas, presente en todos los sitios de muestreo desde el mes de septiembre a febrero.
- De acuerdo a los índices de dominancia de Simpson y equitatividad de Shannon-Wiener, se estimó una dominancia alta y una equitatividad baja de las especies vegetales de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita, por lo tanto, se considera poco diverso.
- Existen diferencias estadísticamente significativas entre la lluvia de semillas generada por los murciélagos bajo las tiendas y la lluvia de semillas bajo la cobertura de dosel, siendo mayor el aporte de semillas bajo las tiendas de los murciélagos.
- Se registraron siete especies de plantas distribuidas en seis familias, utilizadas para la construcción de refugios por murciélagos en el Área Natural Protegida Santa Rita.
- Se identificó una especie de planta utilizada por los murciélagos para la construcción de refugios bajo la categoría amenazada *Sterculia apetala* y una especie de palmera *Brahea salvadorensis*, bajo la categoría en Peligro de Extinción, según el listado oficial de especies de vida silvestre amenazada o en peligro de extinción en El Salvador.
- Se determinó que los murciélagos tienderos pueden dispersar un mínimo de 109.5 semillas por ha por año.
- En un área de 86.70 ha del territorio del Área Natural Protegida Santa Rita se estima una densidad de tiendas activas de 0.30 ta/ha.



- Extrapolando los resultados obtenidos en este estudio se calculó que en el Bosque Húmedo Subtropical estacionalmente inundable del ANP Santa Rita, los murciélagos tienderos pueden dispersar diariamente un mínimo de 14.70 ( $\pm 155.88$ ) semillas/m<sup>2</sup> y anualmente un mínimo de 5,365.50 ( $\pm 56,896.20$ ) semillas/m<sup>2</sup>.
- Al inventario de especies de murciélagos del ANP Santa Rita se añaden cuatro especies pertenecientes a cuatro familias Phyllostomidae, Vespertilionidae, Emballonuridae y Noctilionidae, registradas por primera vez en esta Área.
- Se documentó por primera vez en la Región el uso de la “palma de sombrero” *Brahea salvadorensis* como sitio de refugio modificado como tienda con una arquitectura de Sombrilla, utilizado por las especies de murciélagos *Uroderma davisii* y *Artibeus jamaicensis*.

## RECOMENDACIONES

- Se recomienda llevar a cabo esta investigación en la época seca, con el objetivo de determinar y comparar la diversidad de especies de semillas grandes que dispersan los murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida en ambas épocas.
- A los investigadores y entidades encargadas de la ejecución de investigación científica tanto de flora como de fauna, realizar estudios enfocados en documentar el reclutamiento (germinación y establecimiento de plántulas) de las semillas que son trasladadas por murciélagos tienderos bajo las tiendas de alimentación.
- Realizar estudios a nivel individual de las especies de murciélagos tienderos a largo plazo, con el objetivo evaluar la efectividad (desde el traslado de la semilla hasta el establecimiento de plántulas adultas) del rol como dispersores de semillas grandes, así como el estudio fenológico detallado de las especies vegetales de interés.
- Estudiar las características asociadas al síndrome de quiropterochoria y a futuro el valor nutricional para las especies de semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos en el ANP Santa Rita.
- Investigar los patrones de movimiento espacial de las especies de murciélagos tienderos en el ANP Santa Rita, que permitan evidenciar las relaciones con las plantas de semillas que dispersan y las tiendas utilizadas como refugios de alimentación.
- Se recomienda la Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales establecer un programa de monitoreo de las especies de murciélagos tienderos que permitan describir el uso de las tiendas, identificación de nuevas especies de plantas como refugios y de especies que se sumen al listado de murciélagos tienderos en El Salvador
- Implementar un componente con recurso humano para el seguimiento a largo plazo de las plántulas establecidas bajo las tiendas, así como la colecta de muestras de semillas para la germinación en vivero de estas especies, las cuales pueden ser utilizadas en el programa de reforestación en el ANP Santa Rita.
- Mejorar las medidas de protección del ANP Santa Rita ante el ingreso al bosque del ganado de pastoreo en zonas aledañas, evitando así, el ramoneo de esta especie y con ello la destrucción de las plántulas producto de la regeneración natural.

- Realizar un estudio sobre el estado ecológico del recurso forestal del ANP Santa Rita, prioritariamente de las especies que están sufriendo un impacto negativo en su población como la especie de árbol de “barío” *Calophyllum brasiliense*.
- Realizar jornadas de educación ambiental con estudiantes de Centros Educativos aledaños al Área Natural Protegida, así como en la comunidad a cerca de la importancia del rol que juegan los murciélagos tienderos como dispersores de semillas y su conservación.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar Garavito, D. (2005). Dispersión de semillas por murciélagos tienderos en cuatro estados sucesionales de una localidad subandina. Tesis, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C.
- Alberto, J., & Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8(31), 151-161.
- Amaya, O. A. (2014). Medios de vida sostenible y potencial agroecoturístico del complejo Santa Rita-Zanjón el Chino, San Francisco Menéndez, Ahuachapán. Tesis, Universidad de El Salvador, San Salvador.
- Artavia Durán, E. (2014). Primer registro de *Dermanura phaeotis* (Chiroptera: Phyllostomidae) acampando en hojas de *Sterculia apetala* (Sterculiaceae). *BRENESIA*, 81-82;121-122.
- Baruelo Ramos, C. M., Ortiz Gil, G., & Almeida Cerino, C. M. (2009). Notas sobre el género *Bactris* (Arecaceae) en el estado de Tabasco, México. *Divulgación (División académica de ciencias biológicas) Kuxulkab'*, 10.
- Biorender. (20 de marzo de 2020). Aplicación web para la creación de figuras científicas profesionales. Obtenido de BioRender: [www.biorender.com](http://www.biorender.com)
- Castillo Arguero, S., Guardarrama Chávez, P., Martínez-Orea, Y., Mendoza-Hernández, P., Nuñez-Castillo, O., Romero-Romero, M., & Sánchez-Gallén, I. (2002). *Diásporas del Pedregal de San Ángel (Primera ed.)*. México: Facultad de Ciencias, UNAM.
- CATIE. (2000). *Manejo de semillas de cien especies forestales de América Latina (Vol. 1)*.
- Charles-Dominique, P. (1991). Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 243-256.
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2006). Roosting Ecology of the Tent-Roosting Bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *BIOTROPICA*, 38(1), 77-84.
- Crang, R., Lyons-Sobaski, S., & Wise, R. (2018). *Plant Anatomy: A concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants*. Suiza: Springer.
- Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18, 307-318.
- Estrada Villegas, S., Pérez-Torres, J., & Stevenson, P. (2007). Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. *Ecotrópicos*, 1-14.
- Fleming, T. H., Breitwisch, R., & Whitesides, G. H. (1987). Patterns of Tropical Vertebrate Frugivore Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*(18), 91-109.

- Galiindo-González, J. (1998). Dispersión de Semillas por Murciélagos: Su Importancia en la Conservación y Regeneración del Bosque Tropical. *Acta Zoológica Mexicana* (73), 57-74.
- Girón, L. E., & Rodríguez, M. E. (2007). Serie Inventarios de Biodiversidad, MAMÍFEROS DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA SANTA RITA, SAN FRANCISCO MENÉNDEZ. Inventario, San Salvador.
- Hernández Sampieri, R. (2004). Metodología de la Investigación. La Habana: Felix Varela.
- Hernández Sampieri, R., Fernández Collado, C., & Baptista Lucio, M. (2010). Metodología de la Investigación. México D.F: McGraw-Hill.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J. A., & García-Castaño, J. L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 3278-3282.
- Korine, C., Kalko, E. V., & Herre, E. A. (2000). Fruit Characteristics and Factors Affecting Fruit Removal in a Panamanian Community of Strangler Figs. *Oecologia*, 560-568.
- LaVal, R., & Rodríguez-Herrera, B. (2002). Murciélagos de Costa Rica. Costa Rica : INBio.
- Loayza, A. P., Rios, R. S., & Larrea-Alcázar, D. M. (2006). Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 41(1), 7-23.
- Mantilla-Meluk, H. (2014). Defining species and species boundaries in *Uroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae) with a description of a new species. . *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University.*, 1-25.
- (MARN), M. (2017). Plan de manejo del Área Natural Protegida: Santa Rita, Cara Sucia, El Chino. Ahuachapán.
- (MARN), M. d. (2015). Listado Oficial de Especies de Vida Silvestre Amenazadas o en Peligro de Extinción de El Salvador. San Salvador: \_\_\_\_\_.
- MARN. (2018). Listado de Fauna Silvestre Registrada para El Salvador. San Salvador: Unidad de Comunicaciones del Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Martínez, R. C., & Chacón, W. W. (2008). Estudio de vegetación en el marco de la evaluación ecológica rápida. Ahuachapán.
- Medellín, R. A., Arita, H. T., & Sánchez H., O. (2008). Identificación de murciélagos de México (Segunda edición ed.). México D.F. : Instituto de Ecología UNAM .
- Medellín, R. A., & Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas. *Biotropica*, 31(3), 478-485.

- Melo, F., Rodríguez-Herrera, B., Chazdon, R., Medellín, R., & Ceballos, G. (2009). Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. *Biotropica; the journal of tropical biology and conservation*. *Biotropica*, 6(8), 41.
- Mendes da Conceição, G., Ruggieri, A. C., Silva, E. O., Gomes, E. C., & Valdesprietto, H. M. (2011). Especies vegetales y síndromes de dispersión del área de protección. *Ambi-Agua*, 129-142.
- Miguel, M. F. (2018). Las Actividades Antrópicas y sus efectos sobre funciones ecológicas: dispersión de semillas de *Prosopis flexuosa* DC. en tierras protegidas y con ganadería del Monte Central, Argentina. Mendoza: Universidad Nacional de Cuyo.
- Mitchell, J. D., & Daly, D. C. (2015). A revision of *Spondias* L. (Anacardiaceae) in the Neotropics. *Phytokeys*, 92.
- Molina Escalante, M. O., & Castillo Guerra, L. O. (2014). Caracterización Morfológica en situ de ojushte (*Brosimum alicastrum*) y su incidencia en la selección de germoplasma de alto potencial nutricional en El Salvador. Tesis, Ciudad Universitaria.
- Mora-Donjuán, C., Burbano-Vargas, O., Méndez-Osorio, C., & Castro-Rojas, D. (2017). Evaluación de la biodiversidad y Caracterización Estructural de un Bosque Encino (*Quercus* L.) en la Sierra Madre del Sur, México. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 68-75.
- Morales Rivas, A. E. (2016). Dieta, actividad y reproducción de los murciélagos *Anoura geoffroyi* y *Sturnira hondurensis* en el bosque nublado del parque nacional montecristo, El Salvador. Ciudad Universitaria: Universidad de El Salvador.
- Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad (Vol. 1). Hidalgo: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo; Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, UNESCO; Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Muscarella, R., & Fleming, T. (2007). The Role of Frugivorous Bats in Tropical Forest Succession. *Biological Reviews of the Cambridge*, 4(82), 573-590.
- Novoa, S., Cadenillas, R., & Pacheco, V. (2011). Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en Bosques del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú. *Mastozoología Neotropical*, 18(1), 81-93.
- Owen, J., & Girón, L. (2012). Revised checklist and distributions of land mammals of El Salvador. *Museum of Texas Tech University*(310), 32.
- Paz Quevedo, O. W., & Ventura Centeno, N. E. (2004). Inventario de Flora y Fauna del Área Natural Protegida Santa Rita . Asociación de Desarrollo Comunal Nueva Esperanza (ADESCONE-A), Fondo Iniciativa para las Américas El Salvador (FIAES). Inventario, Ahuachapán, El Salvador.

- Quijano-Vásquez, K. J. (2017). Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en el Parque Nacional Montecristo, El Salvador. Ciudad Universitaria: Universidad de El Salvador.
- Reid, F. A. (2009). Mammals of Central America & Southeast Mexico (Segunda ed.). Oxford University Press.
- Rivero Hernandez, C. M. (2016). Los murciélagos tienderos como dispersores de semillas grandes en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Rodríguez, M., & Girón, L. (2013). Murciélagos frugívoros: pioneros en la dispersion de semillas para regenerar bosques. BIOMA, 7, 1-92.
- Rodríguez-Herrera, B., Ceballos, G., & Medellín, R. A. (2011). Ecological aspects of the tent building process by *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). Acta Chiropterologica, 13, 365-372.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Gamba-Rios, M. (2008). Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera:Phyllostomidae). Acta Chiropterológica, 10(1), 89-95.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Timm, R. M. (2007). Murciélagos Neotropicales que acampan en hojas (Primera ed.). (D. Á. Solera, Ed.) Santo Domingo, Heredia, Costa Rica: Ed., R. A. Medellín, R. M. Timm, & K. Barquero, Trads.
- Sagot, M., Rodríguez-Herrera, B., & Stevens, R. D. (2013). Macro and Microhabitat Associations of the Peter's Tent-Roosting Bat (*Uroderma bilobatum*): Human-Induced Selection and Colonization? Biotropica, 0(0), 1-9.
- Shivanna, K., & Tandón, R. (2014). Reproductive Ecology of Flowering Plants: A Manual. . New Dehli: Springer India.
- Simmons, N. B., & Cirranello, A. L. (Marzo de 2020). Bat Species of the World: Una base de datos taxonómica y geográfica. Obtenido de Bat Species of the World: Una base de datos taxonómica y geográfica: <https://www.batnames.org/>
- Simmons, N. B.-5. (2005). Mammal Species of the Wordl: A taxonomic and geographic reference. (J. Hopkins, Ed.) Baltimore, Maryland: University Press.
- Soberón, J., & Llorente, J. (1993). The use of species for the prediction functions of species richness. Conservation Biology, 480-488.
- Velásquez, J., Cervantes, V., Girón, I., Serrano, G., & Velásquez, E. (2019). Comunicación Personal A cerca del estado ecológico de los Árboles de Barío Calophyllum brasiliense. Ahuachapan: Guardarecursos del Área Natural Protegida Santa Rita.
- Villalobos-Chaves, D. (2016). Uso del hábitat y dispersión de semillas grandes por los murciélagos frugívoros *Dermanura phaeotis* y *Uroderma bilobatum* (Chiroptera:

Phyllostomidae) en el bosque seco y seco-transicional a húmedo de Costa Rica. Ciudad Universitaria Rodrigo Facio: Universidad de Costa Rica.

Wang, B., & Smith, T. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.*(99), 379-386.



# **ANEXOS**

**Anexo 1.** Especies de semillas grandes mayores a 5mm, dispersadas por murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita. Para cada especie se incluye: 1) Familia a la que pertenece la especie; 2) Número de semillas dispersadas (entre paréntesis el número de tiendas dónde se encontró la especie); 3) Forma de vida de la especie; 4) Etapa de sucesión a la que pertenece la especie: B. Mad: Bosque maduro, Sec/Ma: Secundario maduro; 5) Tipo de fruto; 6) Color de fruto; 7) Parte del fruto consumida por el murciélago: Ex/Me: Exocarpo y Mesocarpo, Me: Mesocarpo, En: endocarpo,; 10) Ancho del fruto en mm, Largo del fruto en mm.

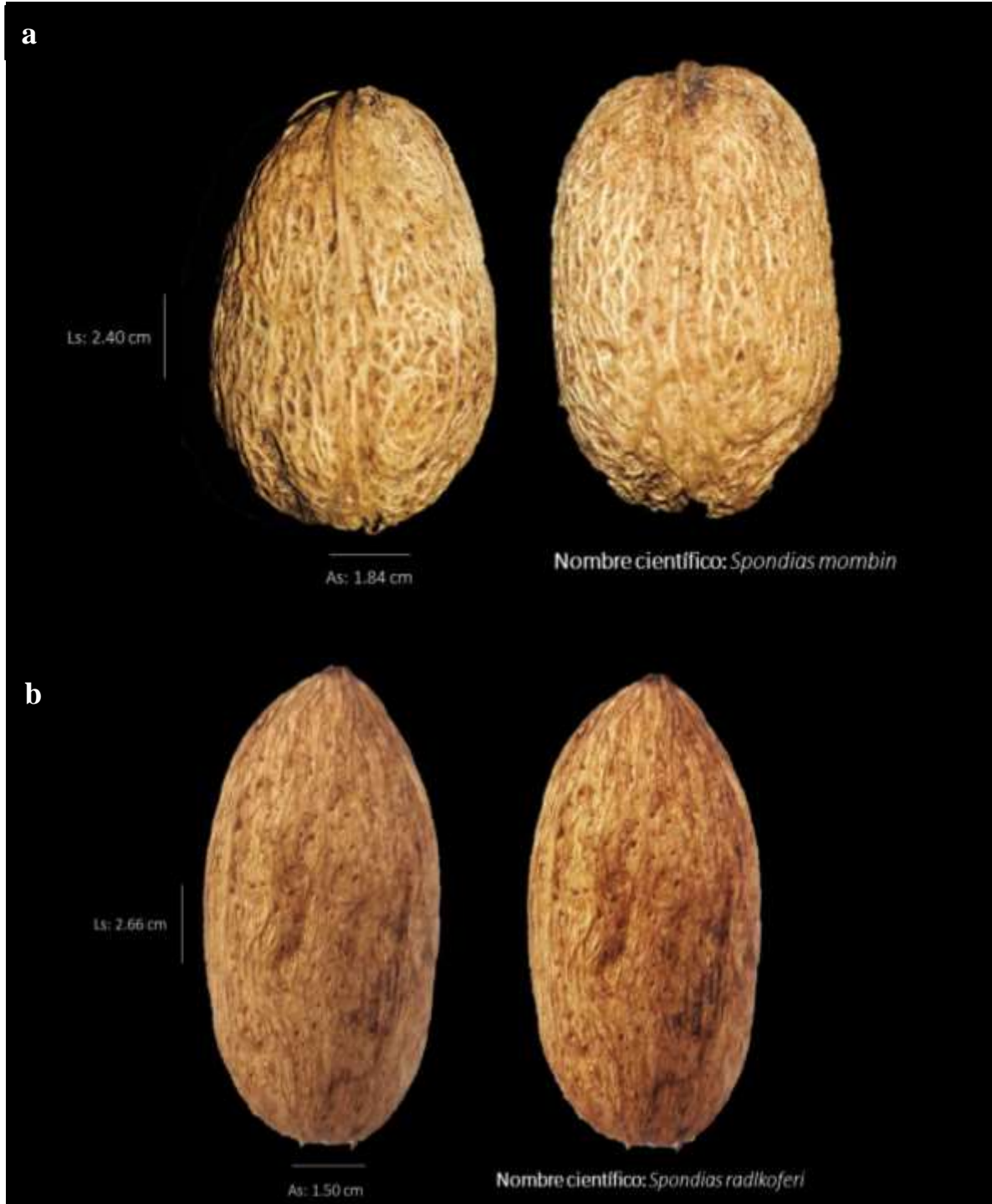
<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>No. semillas</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Etapas de sucesión</b>	<b>Tipo de fruto</b>	<b>Color</b>	<b>Parte consumida</b>	<b>Ancho (mm)</b>	<b>Largo (mm)</b>
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	5 (1)	Árbol	Sec/Ma	Drupa	Amarillo	Ex/Me	18.4	24.0
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	917 (11)	Árbol	Sec/Ma	Drupa	Verde	Ex/Me	15.0	26.6
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	140 (2)	Árbol	Ma	Drupa	Verde	Ex/Me	16.7	18.5

**Anexo 2.** Especies de semillas grandes mayores a 5 mm colectadas en trampas control en el Área Natural Protegida Santa Rita. Para cada especie se incluye: 1) Familia a la que pertenece la especie; 2) Forma de vida; 3) Etapa de sucesión a la que pertenece: Ma: Bosque maduro, Sec/Ma: Secundario maduro; 4) Tipo de fruto.

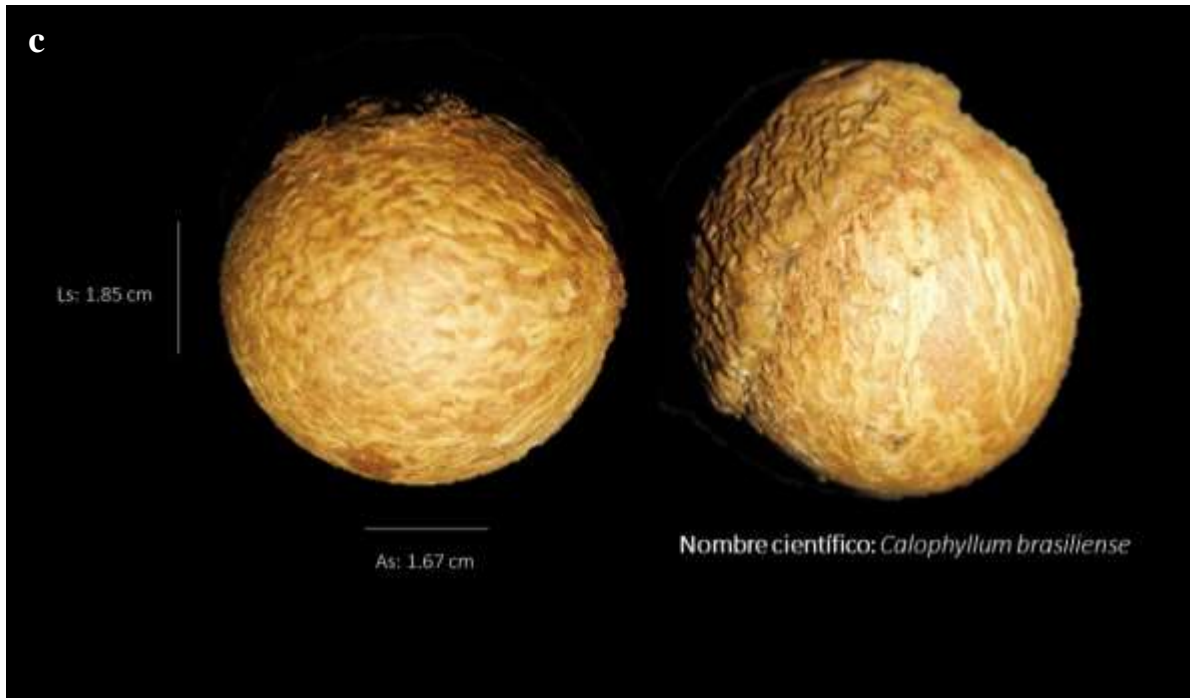
<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>No. semillas</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Etapas de sucesión</b>	<b>Tipo de fruto</b>	<b>Color</b>	<b>Ancho (mm)*</b>	<b>Largo (mm)*</b>
<i>Bactris major</i>	Arecaceae	17 (2)	Palma	Maduro	Drupa	Morado	15-35	20-40

\*. Descripción de frutos: Largo y ancho en cm. (Baruelo Ramos, Ortíz Gil, & Almeida Cerino, 2009)

**Anexo 3.** Semillas grandes dispersadas por murciélagos tienderos en el Área Natural Protegida Santa Rita.



**Fotografías:** (a). *Spondias mombin* “jocote jobo”; (b). *Spondias radlkoferi* “jocote de iguana”. Fotografías tomadas por: Débora G. Elías Díaz.



**Fotografías:** (c). *Calophyllum brasiliense* “barío”. Fotografía tomada por: Débora G. Elías Díaz.

**Anexo 4.** Especies de murciélagos tienderos del Área Natural Protegida Santa Rita.



**Fotografías:** (a) Murciélago *Uroderma davisii*, utilizando la “palma de sombrero” *Brahea salvadorensis* como tienda. (b). *Uroderma davisii*, se aprecia la línea de color claro en el dorso, característico del género. Fotografías tomadas por: Débora G. Elías Díaz.



**Fotografías:** (a). Murciélago Frutero jamaicano (Jamaican Fruit-eating Bat) *Artibeus jamaicensis*, utilizando la planta *Calathea lutea* como tienda. (b). Murciélago frutero *Artibeus jamaicensis*, utilizando palma de sombrero *Brahea salvadorensis* como refugio. Fotografías tomadas por: Débora Elías.



**Fotografías:** (a). Grupo de murciélagos *Artibeus phaeotis* utilizando la planta *Calathea lutea* como tienda. (b). Hembra y cría, además se observa un individuo adulto de la misma especie. Fotografías tomadas por: Débora G. Elías Díaz.



**Anexo 5.** Especies de plantas utilizadas como tiendas y su arquitectura, en el Área Natural Protegida Santa Rita.



**Fotografías:** (a). Vista lateral de tienda con arquitectura Bote Invertido en *Calathea lutea* (Marantaceae) en el ANP Santa Rita. Fotografía tomada por: Débora Elías (b). Vista desde abajo de tienda bote invertido en *C. Lutea*, se aprecian los cortes paralelos a la nervadura central de la hoja, realizados por los murciélagos; (c). Se aprecian los cortes realizados en paralelo a la nervadura central de la hoja. Fotografía tomada por: Melissa E. Rodríguez.



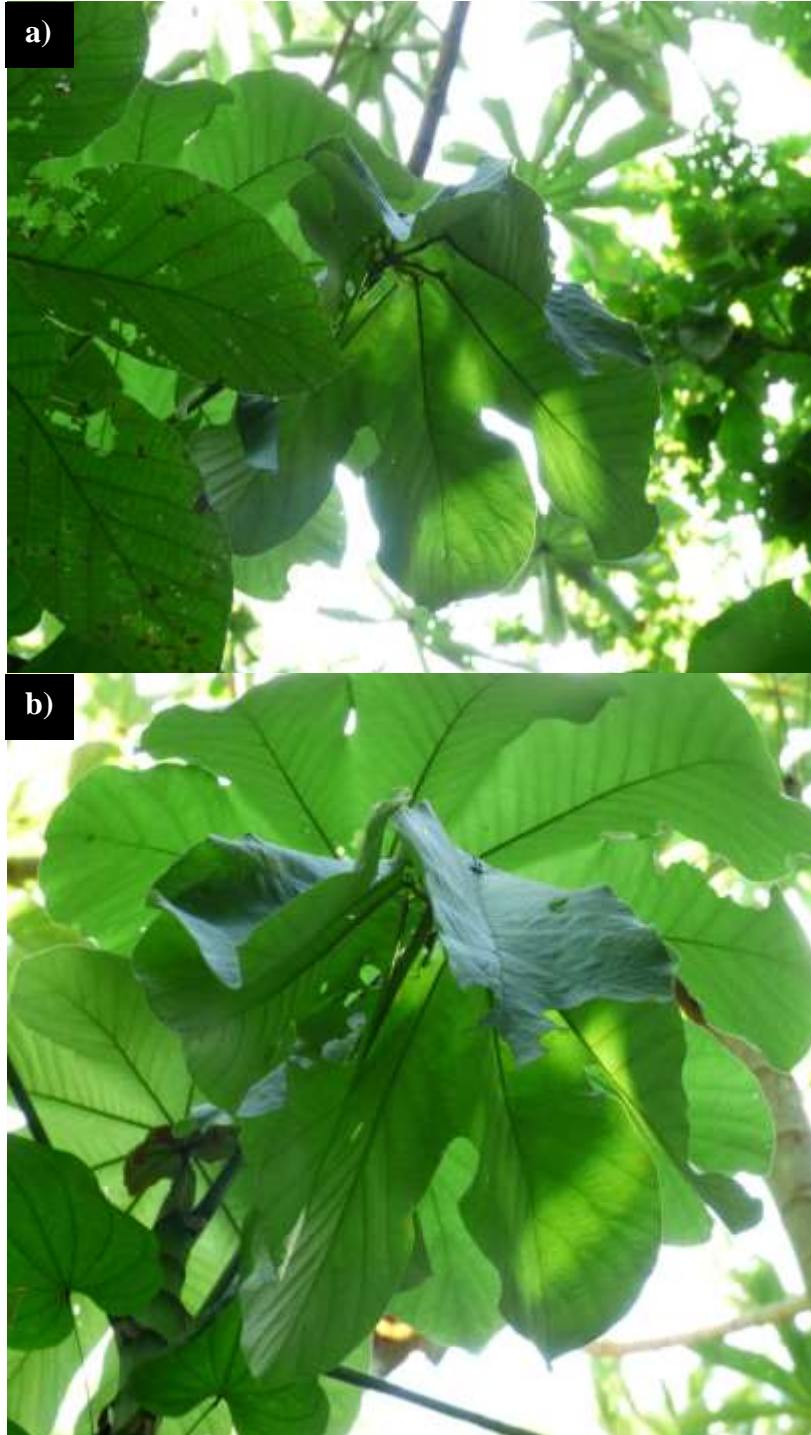
**Fotografías:** (a). Vista lateral de tienda con arquitectura Bote Apical en *Calathea lutea* (Marantaceae) en ANP Santa Rita. (b). Vista desde abajo de tienda Bote Apical en *Calathea lutea*, murciélagos *Artibeus phaeotis* utilizando la tienda. Fotografías tomadas por: Débora G. Elías Díaz.





**Fotografías:** (a). Vista frontal de tienda con arquitectura Sombrilla en *Sterculia apetala* (Malvaceae) ANP Santa Rita. (b). Vista desde debajo de tienda Sombrilla en *S. apetala*, murciélagos *Artibeus phaeotis* utilizando la tienda. Fotografías tomadas por: Melissa E. Rodríguez.





**Fotografías:** (a). Vista desde abajo de tienda con arquitectura de Sombrilla en *Cecropia peltata* (Cecropiaceae) en el ANP Santa Rita. (b). Vista semilateral de tienda sombrilla en *C. peltata*. Fotografías por: Débora G. Elías Díaz.



**Fotografías:** (a). Vista frontal de tienda con arquitectura Bote apical en *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae) en el ANP Santa Rita. (b). Vista lateral de tienda en Bote apical en *H. latispatha*. Fotografías por: Débora G. Elías Díaz.





**Fotografías:** (a). Vista desde abajo de una tienda con arquitectura Apical en *Calathea lutea* (Marantaceae) en el ANP Santa Rita. (b). Tienda Apical ocupada por el murciélago *Uroderma davisii*. Fotografías tomadas por: Débora G. Elías Díaz.



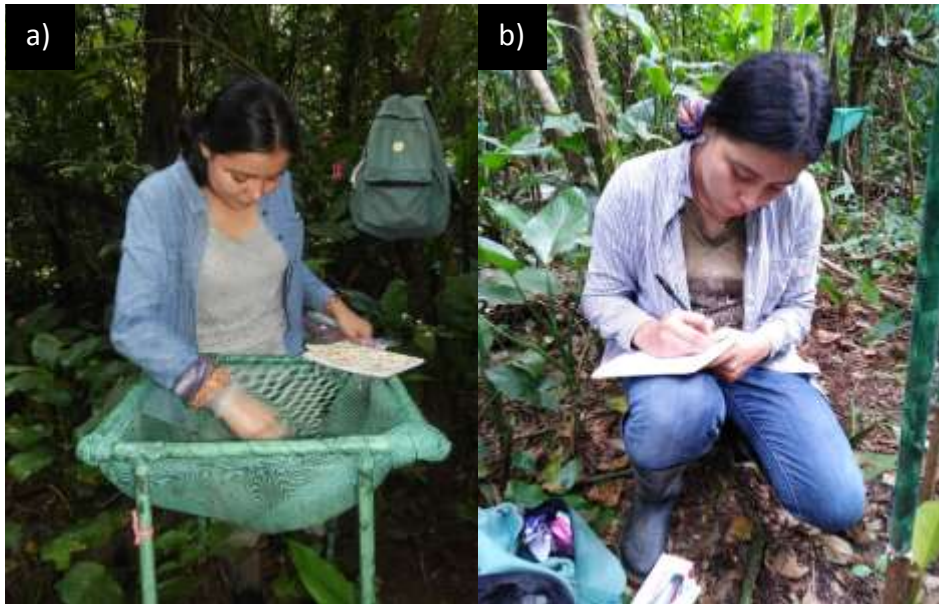
**Fotografías:** (a). Vista desde debajo de una tienda con arquitectura Sombrilla en *Brahea salvadorensis* (Arecaceae) en el ANP Santa Rita. (b). Vista lateral de tienda Sombrilla en *B. salvadorensis*. Fotografías tomadas por: Débora G. Elías Díaz.





**Fotografías:** (a). Vista lateral de tienda Bote Invertido en la planta *Heliconia collinsiana* (Heliconiaceae). (b). Vista desde debajo de tienda Bote invertido en *H. collinsiana*. Fotografías tomadas por: Melissa E. Rodríguez.

**Anexo 6.** Toma de datos y recolecta de semillas en campo.



**Fotografías:** (a). Recolecta de semillas en trampas de muestreo y control. (b). Toma de datos en campo.



**Fotografías:** (a). Disposición espacial de trampas de semillas bajo el sitio de muestreo y controles. (b). Tienda en *Calathea lutea* utilizada activamente, se observan restos de heces por el uso que los murciélagos que la utilizan. Fotografías tomadas por: Débora G. Elías Díaz.

**Anexo 7.** Listado de especies de murciélagos presentes en el Área Natural Protegida Santa Rita

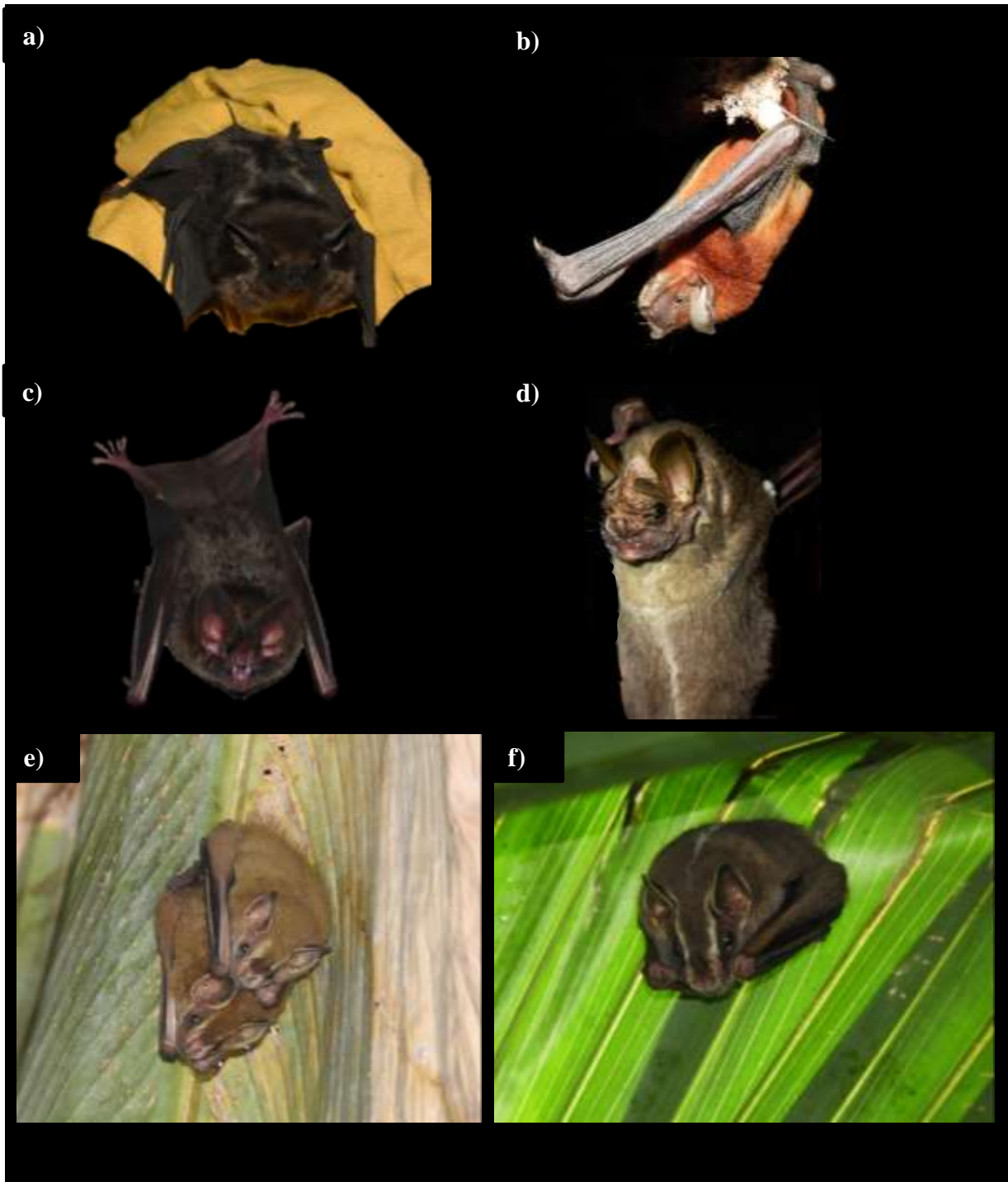
No.	Familia	Subfamilia	Especies de Murciélagos	Gremio Trófico	E.C. en El Salvador
1	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Glossophaga commissarisi</i>	Nectarívoro	No Amenazada
2			<i>Glossophaga soricina</i>		No Amenazada
3		Carollinae	<i>Carollia sowelli</i>	Frugívoro	No Amenazada
4			<i>Carollia subrufa</i>		No Amenazada
5		Stenodermatinae	<i>Artibeus jamaicensis</i>		No Amenazada
6			<i>Artibeus lituratus</i>		No Amenazada
7			<i>Artibeus phaeotis</i>		No Amenazada
8			<i>Sturnira parvidens</i>		No Amenazada
9			<i>Centurio senex**</i>		No Amenazada
10			<i>Uroderma davisii</i>		No Amenazada
11	Phyllostominae	<i>Trachops cirrhosus</i>	Carnívoro	Amenazada*	
12		<i>Phyllostomus discolor</i>	Omnívoro	No Amenazada	
13	Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófago	No Amenazada	
14	Vespertilionidae	Vespertilionidae	<i>Rhogeessa bickhami</i>	Insectívoro	No Amenazada
15			<i>Myotis elegans</i>		No Amenazada
16			<i>Myotis nigricans**</i>		No Amenazada
17	Emballonuridae	Emballonuridae	<i>Saccopteryx leptura**</i>		No Amenazada
18	Noctilionidae	Noctilionidae	<i>Noctilio albiventris**</i>	Insectívoro/Piscívoro	No Amenazada

(\*): E.C: Estado de Conservación de Especie Amenazada según el Listado Oficial de Especies de Vida Silvestre Amenazadas o en Peligro de Extinción de El Salvador.

(\*\*): Nuevo registro para el Área Natural Protegida Santa Rita.



**Anexo 8.** Fotografías de nuevos registros y especies de interés para la conservación en el Área Natural Protegida Santa Rita.



**Fotografías.** Murciélago de sacos pequeños *Saccopteryx leptura* (a); Murciélago pescador menor *Noctilio albiventris* (b); Murciélago de labios verrugosos *Trachops cirrhosus* (c); Murciélago de cara arrugada *Centurio senex* (d) Fotografía tomada por: Samuel Hernández; Murciélago frutero pigmeo *Artibeus phaeotis* (e); *Uroderma davisii* (f).



