Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
ESCUELA DE POSGRADO

Efecto del huracán Félix en la comunidad de murciélagos dispersores de semillas en la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua

por

Delvis Daniel Guillén Espinoza

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado como requisito para optar por el grado de

Magister Scientiae **en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad**

Turrialba, Costa Rica, 2012

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD

FIRMANTES:

Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal

Yadid Ordoñez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Sergio Vilchez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Thomas Dormody, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado

Delvis Quillén Espinoza
Candidato

DEDICATORIA

A Dios todo poderoso quien hace que lo imposible se vuelva posible y que nunca a pesar de las adversidades me dejó solo, por todos aquellos momentos que me abrigó con la esperanza, fortaleza mental y espiritual.

A mi familia que siempre me estuvieron apoyando en todo momento y muy especialmente a mis padres “Boanerge Guillen y Ana Espinoza” quienes me apoyaron incondicionalmente, a mi esposa que me apoyó emocionalmente y pesar de la distancia, me animó para que siguiera adelante.

A todas aquellas personas y amigos (as) que al pasar por el camino de la vida y experiencia, me transmitieron un poco de su sabiduría.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi gran gratitud a todas las personas que han puesto un granito de arena en este estudio. Todos y cada una de las personas que me apoyaron y marcaron la pauta para que mi trabajo se culmine. Gracias.

Agradezco de especial manera a todos los profesores que me asesoraron y formaron parte de mi comité. A mi profesor consejero Bryan Finegan por toda la orientación y formación en mi trabajo. A Sergio Vilchez que siempre me apoyó en todo el proceso del trabajo y en brindarme sus valiosos comentarios. A Diego Delgado por su cuidadosa revisión y comentarios en todo el documento, que desde el inicio de la investigación me brindó. A Yadid Ordoñez por sus valiosos consejos y comentarios que me brindo en el transcurso del trabajo.

Mi gran gratitud a Jossue Brenes por el valioso apoyo logístico, consejos y comentarios que aportó en la fase de campo, que hiso posible el avance fluido la investigación y el contacto con las comunidades de la región.

A Tania Ammour, Fernando Carrera, Justine Kent y Yadid Ordoñez, por apoyarme en la gestión de mi beca para el estudio de mi maestría y esta investigación a través del proyecto FINNFOR, Gracias por su confianza depositada.

A las hermanas Carmelitas de Puerto Cabezas, que me abrieron las puertas de su casa y me cuidaron a mí y compañeros durante toda la fase de campo, dándonos un hogar y refugio seguro donde vivir.

A mis compañeros y compañeras de la promoción 2010-2011. En especial, a mis compatriotas Nicaragüenses (Leonardo Martinez, Yara Saenz, Iván Ramírez, Marlon Sotelo, María Altamirano y Julia Garcia) que me apoyaron y dieron animo en los momentos más duros de fase de estudios. A todos y cada uno de los compañeros (as) de la promoción quienes me

compartieron algunos de sus conocimientos y experiencias del ámbito profesionales.

En mi linda Nicaragua a todas las personas que me apoyaron con información, infraestructura, amistad y confianza. Agradezco de manera especial a todas las personas de las comunidades que me apoyaron en el campo para que la investigación se pueda realizar. A los miembros del grupo Masagni, que nos ayudaron con brindarnos información, orientación y apoyo con los mapas de las zonas de estudio.

A los compañeros y equipo de campo (Emily Fong y John Sanchez) que estuvieron conmigo en toda la fase de campo, apoyándome con sus conocimientos y experiencias profesionales y logísticos. A Edwin Ponse por apoyarme en la elaboración de los mapas de campo.

BIOGRAFÍA

El autor nació en Bluefields, RAAS, Nicaragua el 08 de agosto de 1982. Se graduó de la Universidad de Regiones Autónomas de la Costa Caribe Nicaragüense, en la facultad de Ingeniería Agroforestal, en el 2006. Ha realizado distintos cursos de biología y ecología tropical, regencia forestal y gestión comunitaria. Desde el 2006 al 2008 participó en la capacitación del Curso de Biodiversidad que se llevó a cabo en la Costa Atlántica de Nicaragua, con auspicio de la Universidad de Michigan. En el 2008 trabajo en el Inventario Nacional Forestal en Nicaragua realizado por la FAO, así como en consultorías en el área de investigación de manglares del Bluef. En el 2006 participó en el curso de botánica tropical realizado por la RLB, y en otros cursos locales. Es autor y coutor en diversos artículos publicados en revistas científicas relacionadas con la conservación de la biodiversidad y ecología tropical. En el 2009 laboro para el Instituto Nacional de Información y Desarrollo (INIDE), en las encuestas continuas de hogares, cubriendo todo el territorio de la RAAN. En el 2010 ingresó a la Maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad, culminando en enero del 2012.

CONTENIDO

DEDICATORIA ..... **III**

AGRADECIMIENTOS ..... **IV**

BIOGRAFÍA ..... **VI**

CONTENIDO ..... **VII**

RESUMEN GENERAL ..... **IX**

GENERAL SUMMARY ..... **XI**

ÍNDICES DE CUADROS ..... **XIII**

ÍNDICES DE FIGURAS ..... **XIV**

LISTA DE ABREVIATURAS Y SIGLAS ..... **XV**

1 INTRODUCCIÓN **1**

1.1 OBJETIVOS DEL ESTUDIO 3

1.1.1 Objetivo general *3*

1.1.2 Objetivos específicos *3*

1.2 PREGUNTAS E HIPÓTESIS DEL ESTUDIO 4

2 MARCO CONCEPTUAL **5**

2.1 PERTURBACIÓN Y SU AFECTACIÓN EN LOS RECURSOS NATURALES 5

2.2 ESTRATEGIAS DE REGENERACIÓN DE LOS BOSQUES 6

2.3 RESTAURACIÓN DE PAISAJES O BOSQUES ALTERADOS 7

2.4 ESTRATEGIAS DE DISPERSIÓN DE LOS ARBOLES 9

2.5 IMPORTANCIA DE LOS MURCIÉLAGOS EN LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS 10

2.6 LLUVIA DE SEMILLAS Y SU IMPORTANCIA EN LA REGENERACIÓN DEL BOSQUE 11

2.7 HÁBITOS DE ALIMENTACIÓN DEL MURCIÉLAGO FRUGÍVORO 12

2.8 MURCIÉLAGOS QUE DESCANSAN EN TIENDAS 14

2.9 ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE ESPECIES 15

- *Riqueza:* *15*
- *Índice de Chao 1 (1987):* *15*
- *Índice de Chao 2:* *16*
- *Índice de Shannon-Wiener (1949):* *16*
- *Índice de Simpson:* *16*

3 METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO **17**

3.1 ÁREA DE ESTUDIO 17

3.2 METODOLOGÍA DEL ESTUDIO 18

3.2.1 Establecimiento de las parcelas *21*
3.2.2 Estructura y composición de las comunidades de murciélagos de la RAAN *21*
3.2.3 Procesamiento de murciélagos *22*
3.3 Relación de las especies de palmas con las comunidades de murciélagos 23
3.4 Casetas de murciélagos en palmas y su relación con semillas del bosque 23
3.5 Grupos funcionales de murciélagos según rasgos biométricos y de preferencia alimentaria 24
3.6 Análisis de datos 24
4 RESULTADOS 26
4.1 Estructura y composición de las comunidades de murciélagos de la RAAN 26
4.1.1 Comparación de la diversidad de murciélagos entre bosque perturbado y no perturbado. *29*
4.2 Relación de las especies de palmas con las comunidades de murciélagos 29
4.3 Casetas de murciélagos en palmas y su relación con semillas del bosque 31
4.4 Grupos funcionales de murciélagos según rasgos biométricos y de preferencia alimentaria 31
5 DISCUSIÓN 34
5.1 Estructura y composición de las comunidades de murciélagos de la RAAN 34
5.2 Relación de las especies de palmas con las comunidades de murciélagos 35
5.3 Casetas de murciélagos en palmas y su relación con semillas del bosque 37
5.4 Grupos funcionales de murciélagos según rasgos biométricos y de preferencia alimentaria 38
5.5 Manejo del bosque perturbado 39
6 CONCLUSIÓN 47
7 RECOMENDACIONES 48
8 BIBLIOGRAFÍA 49
9 ANEXO 54

Guillen D. 2011. Diversidad de murciélagos dispersores de semillas en el bosque perturbado por el huracán Félix en la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, CR. 62 p.

RESUMEN GENERAL

La Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua fue afectada en el 2007 por el huracán Félix, afectando grandes áreas de bosques latifoliados y pinos, y comunidades del municipio de Puerto Cabeza y Waspán, lo que dejó en evidencia la alta vulnerabilidad socioeconómica y ambiental de las regiones. El presente estudio tiene como objetivo caracterizar y comparar las comunidades de murciélagos dispersores de semillas en los bosques latifoliado en diferentes grados de perturbación por el huracán Félix, así como la relación que tienen los murciélagos con la comunidad de palmas presentes en los dos tipos de bosques.

Para caracterizar las comunidades de murciélagos en los diferentes tipos de bosques se establecieron seis parcelas temporales de 20 m x 150 m en cada tipo de bosque, se realizaron capturas de murciélagos con redes de niebla de 12 m x 2.5 m y se identificaron todas las especies. Se caracterizaron las especies de palmas en parcelas de 20 m x 50 m y se buscaron los comederos de murciélagos presentes en hojas de palmas. Además, se realizó un muestreo de semillas recolectadas en las heces de los murciélagos capturados.

Los resultados de la caracterización de murciélagos mostraron la presencia de 19 especies de murciélagos, 9 en el bosque perturbado y 18 en el bosque sin perturbación. Se encontraron dos familias de murciélagos presentes, Verpertillionidae y Phyllostimidae, esta última fue la que mayor número de especies e individuos presentó. La mayoría de las especies de murciélagos capturados en los dos tipos de bosques fueron frugívoras, habiendo mayor riqueza en el bosque sin perturbación (7.50) que en el bosque perturbado (2.50).

Los resultados de la caracterización de palmas mostraron la presencia de 10 especies de palmas, cuatro especies se encontraron en ambos tipos de bosques y seis fueron encontradas solamente en el bosque perturbado. Las de mayor dominancia fueron *Geonoma congesta, Reinhardtia gracilis, Asterogyne martiana y Geonoma*

deversa; en el bosque no perturbado se encontraron *Asterogyne martiana, Prestoea decurrens, Geonoma congesta y Bactris hondurensis.* Se encontró mayor diversidad (Simpson D= 0.8149) y riqueza (H= 7.41, *p*= 0.0065) de palmas en el bosque perturbado que en bosque sin perturbación. Se encontró una correlación positiva entre la riqueza de murciélagos y la riqueza de palmas presentes en los dos tipos de bosques.

Los resultados del muestreo de las casetas de murciélagos, mostraron doce palmas con presencia de casetas en sus hojas y se encontraron solamente en el bosque perturbado. Las tres familias con mayor hallazgo de dispersión por murciélagos fueron Cecropiaceae, Piperaceae y Moraceae. Las especies de murciélagos con mayor hallazgo de semillas presentes en sus heces en el bosque no perturbado fueron *Carollia Perspicillata, C. brevicauda, C. castanea* y *M. microtis*; las del bosque perturbado fueron, *C. perspicillata*, *C. brevicauda* y *Ch. villosum*.

Este estudio constituye un panorama general de la situación actual del bosque perturbado y la forma en que los murciélagos están contribuyendo en los procesos de regeneración y mantenimiento del bosque, conocimientos necesarios para la toma de decisiones en el manejo de los recursos naturales de las personas de las comunidades que depende del recurso forestal y los beneficios que estos le aportan al ecosistema.

Palabras claves: murciélagos, dispersión de semillas, casetas de murciélagos, frugívoros.

Guillen D. 2011. Diversity of bat seed dispersers in forest disturbed by Hurricane Felix in the North Atlantic Autonomous Region of Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, CR. 62 p.

GENERAL SUMMARY

Hurricane Felix affected the North Atlantic Autonomous Region of Nicaragua in 2007, affecting large areas of broadleaf and pine forests, and communities in the municipality of Puerto Cabeza and Waspan, leaving evidence of the high socioeconomic and environmental vulnerability of the region. The present study has the goal to characterize and compare the communities of bat seed dispersers in broadleaf forests in different degrees of disturbance by Hurricane Felix, and the relationship of the bats with the palm community present in the two forest types.

To characterize the communities of bats in different forest types, six temporary plots were established of 20 m x 150 m in each forest type, bats were trapped with mist nets of 12 m x 2.5 m, and all species were identified. x Species of palms were characterized in plots of 20 m x 50 m and bats feeders present in palm leaves were found. In addition, a sampling of seeds were collected in the feces of the captured bats.

The results of the bat characterization showed the presence of 19 species of bats, 9 in disturbed forest and 18 in the undisturbed forest. We found two families of bats present, Phyllostimidae, with the latter having the highest number of species and individuals submitted. Most species of bats captured in the two forest types were frugivorous, with greater richness in the undisturbed forest (7.50) than in disturbed forest (2.50).

The results of the palm characterization showed the presence of 10 palm species, with four species found in both forest types and six found only in disturbed forest. The most dominant were *Geonoma congesta, Reinhardtia gracilis, Asterogyne martiana y Geonoma deversa;* in undisturbed forest, these were *Asterogyne martiana, Prestoea decurrens, Geonoma congesta y Bactris hondurensis.* We found a higher diversity (Simpson D= 0.8149) y riqueza (H= 7.41, *p*= 0.0065) of palms in

disturbed forest than in undisturbed forest. We found a positive correlation between wealth and richness of bats present in the two palm forest types.

The results of sampling of bat houses showed the presence of twelve palms with houses in their leaves, and these were found only in disturbed forest. The three families with the greatest seed dispersion by bats were Cecropiaceae, Piperaceae y Moraceae. The species of bats finding the most seeds present in feces in undisturbed forest were *Carollia Perspicillata*, *C. brevicauda*, *C. castanea* y *M. microtis;* in the disturbed forest these were *C. perspicillata*, *C. brevicauda* y *Ch. villosum.*

This study provides an overview of the current situation of disturbed forests and how bats are contributing to the process of forest regeneration and maintenance, knowledge needed for decision-making in natural resource management by the communities who are dependent on forest resources and the benefits they bring to the ecosystem.

Keywords: bats, seed dispersal, bat houses, fruit eaters.

ÍNDICES DE CUADROS

CUADRO 1. MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS CAPTURADOS QUE TRANSPORTABAN SEMILLAS EN SUS HECES, EN LOS DOS TIPOS DE BOSQUES. 28

CUADRO 2. PRUEBA T PARA MEDIAS INDEPENDIENTES DE LA RIQUEZA TOTAL DE MURCIÉLAGOS EN LOS DOS TIPOS DE BOSQUES. S' (RIQUEZA), N (ABUNDANCIA)..... 29

CUADRO 3. ESPECIES Y NÚMERO DE INDIVIDUOS DE PALMAS ENCONTRADOS EN LOS DOS TIPOS DE BOSQUES..... 30

CUADRO 4. COMPARACIÓN DE LA RIQUEZA, ABUNDANCIA Y LOS ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE PALMAS EN LOS DOS TIPOS DE BOSQUES SEGÚN PRUEBA DE WILCOXON. S' (RIQUEZA), N (ABUNDANCIA). 30

CUADRO 5. CORRELACIÓN (SPEARMAN) DE LA RIQUEZA DE MURCIÉLAGOS (TRANSFORMADA A RAÍZ CUADRADA) Y LAS CARACTERÍSTICAS DE LAS COMUNIDADES DE PALMAS. S' (RIQUEZA). 31

CUADRO 6. ASPECTOS TÉCNICOS Y ECOLÓGICOS, DE MERCADO Y COSTOS DE OPERACIÓN QUE CARACTERIZAN A LOS SISTEMAS DISCETÁNEOS Y COETÁNEOS..... 43

ÍNDICES DE FIGURAS

FIGURA 1. ZONA DONDE SE ESTABLECIERON LAS PARCELAS DE MUESTREO EN EL BOSQUE PERTURBADO Y BOSQUE NO PERTURBADO POR EL HURACÁN FÉLIX. 20

FIGURA 2. TRANSECTOS DONDE SE ESTABLECIERON LAS PARCELAS PARA EL MUESTREO DE MURCIÉLAGOS, LAS REDES DE NIEBLA SE ESTABLECIERON DENTRO DE CASA PARCELA. ESTE DISEÑO SE ESTABLECIÓ EN AMBOS TIPOS DE BOSQUES (PERTURBADO Y NO PERTURBADO). 21

FIGURA 3. PARCELAS DE REDES DE NIEBLA, MUESTRA LA DISPOSICIÓN DE LAS REDES PARA LA CAPTURA DE MURCIÉLAGOS. 22

FIGURA 4. PARCELA PARA EL MUESTREO DE PALMAS ESTABLECIDAS DENTRO DE LAS PARCELAS UTILIZADAS PARA CARACTERIZACIÓN DE MURCIÉLAGOS. 23

FIGURA 5. PORCENTAJE DE INDIVIDUOS CAPTURADOS, POR ESPECIES DE MURCIÉLAGOS ENCONTRADOS EN LOS DOS TIPOS DE BOSQUES. A) BOSQUE PERTURBADO Y B) BOSQUE NO PERTURBADO 27

FIGURA 6. CURVA DE ACUMULACIÓN DE TODAS LAS ESPECIES DE MURCIÉLAGOS ENCONTRADAS EN EL BOSQUE PERTURBADO Y BOSQUE NO PERTURBADO..... 28

FIGURA 7. DENDROGRAMA DE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS SEGÚN RASGOS BIOMÉTRICOS Y TIPO DE SEMILLAS CON QUE SE ALIMENTAN. 32

FIGURA 8. ANÁLISIS DE ORDENACIÓN NMS (NONMETRIC MULTIDIMENSIONAL SCALING) DE LOS TIPOS DE BOSQUES (PERTURBADO Y NO PERTURBADO) EN FUNCIÓN DE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE LOS MURCIÉLAGOS..... 33

LISTA DE ABREVIATURAS Y SIGLAS

RAAN : Región Autónoma del Atlántico Norte
CEPAL : Comisión Económica para América y el Caribe
PNUD : Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo
PIB : producto interno bruto
BP : Bosque perturbado
BSP : Bosque sin perturbación
SC : Santa Clara
MB : Miguel Bican
CARBRE : *Carollia brevicauda*
CARCAS : *Carollia castanea*
CARPER : *Carollia perspicillata*
MICBRA : *Micronycteris brachyotis*
UROBIL : *Uroderma bilobatum*
ARTLIT : *Artibeus lituratus*
ARTPHA : *Artibeus phaeotis*
ARTJAM : *Artibeus jamaicensis*
ARTTOL : *Artibeus toltecus*
CHIVILL : *Chiroderma villosum*
PLAHEL : *Platyrrhinus helleri*
LONAUR : *Lonchorhina aurita*
MICMIC : *Micronycteris microtis*
MICHIR : *Micronycteris hirsuta*
MICNIC : *Micronycteris nicefori*
GLOSOR : *Glossophaga soricina*
MYONIG : *Myotis nigricans*
PHYHAS : *Phyllostomus hastatus*
VAMSPE : *Vampyrum spectrum*
S' : Riqueza
N : Abundancia
ONG : Organismo no gubernamental

1 INTRODUCCIÓN

En 2007 el Huracán Félix impactó gran parte de la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua (RAAN) y afectó principalmente el costado noreste de país, la Reserva de Biosfera Bosawás y parte del departamento de Jinotega, lo que dejó en evidencia el alto nivel de vulnerabilidad socioeconómica y ambiental de las regiones afectadas. Se estima que el monto total de pérdidas asciende a los 716 millones de dólares (aproximadamente), el 14.4% del PIB de 2006 (CEPAL & PNUD, 2008), y que fueron afectados los recursos naturales y la fauna de cada ecosistema.

Según la evaluación de daños al ecosistema forestal ocasionados por el Huracán Félix en octubre 2007, en la RAAN fueron afectadas aproximadamente 1,170,000 hectáreas de bosques, identificando como área de alta afectación una superficie de 512,000 hectáreas, teniendo afectación directa de aproximadamente 1000 hectáreas de bosque de pinares y 510,000 de bosque latifoliado. De estas áreas se estima que el volumen comercial para bosque latifoliado es alrededor de 10,700,000 m^3 y para pinares de 6,000 m^3 (Kreiman *et al.* 2010).

En varios estudios realizados en bosques latifoliados afectados por huracanes, han encontrado que la mayor parte de la regeneración natural se da a través de rebrotes de los árboles caídos o quebrados y del manto de semillas y banco de plántulas dejado en el sotobosque antes de su afectación (Vandermeer *et al.* 1990; Vandermeer *et al.* 2000; Ruiz *et al.* 2010). También, se encontró que en los bosques afectados por perturbaciones naturales, la mayor parte de los arboles afectados son truncados y en menores grados tumbados totalmente, propiciando la regeneración a través de rebrotes de las ramas y raíces de los árboles caídos (Blake 1983; Vandermeer *et al.* 2001). Los estudios sugieren que la regeneración de los bosques latifoliados es mayor cuando los árboles son truncados, además que las plántulas emergentes encontradas después del disturbio tienden a crecer con mayor facilidad, posiblemente debido a la presencia de mayor cantidad de luz entrante en el suelo (Bates 1929; Basnet 1993; Boucher *et al.* 2000).

Aunque algunos estudios sugieren que la capacidad del bosque para recuperarse depende mucho de la capacidad de regeneración de las especies y los propágulos encontrados en el suelo (Knight 1975; Blake 1983), los agentes dispersores que intervienen en la propagación de las semillas tanto las que se encuentran en el suelo como las

adquiridas en los árboles, juegan un papel importante en la regeneración estructural del bosque. De igual modo, la dependencia de muchas plantas en animales para la polinización y dispersión de sus semillas varia en diferentes especie y tipos de ecosistemas, siendo la flora neotropical la que muestra mayor su dependencia de agentes mutualistas para su regeneración (Fleming y Heithaus 1981; Bawa 1990).

De los organismos que más están relacionados en un mutualismo planta-animal, los murciélagos representan uno de los grupos más importante siendo los principales agentes encargados de la dispersión de semillas en los bosques neotropicales, convirtiéndose en uno de los mayores agente en la polinización y dispersión de semillas de plantas neotropicales (Howe y Smallwood 1982). Algunos autores estiman que al menos el 80% de las especies de árboles dependen de vertebrados frugívoros para la diseminación de sus semillas, siendo los murciélagos phylostómidos uno de los agentes más importantes (Fleming y Heithaus 1981). También, el mutualismo que existe entre las plantas y los murciélagos ha sido bien estudiado, los árboles les proporcionan a los murciélagos una fuente nutritiva para su nutrición y estos a su vez contribuyen en la dispersión de las semillas, llevándolas a sitios más lejanos del árbol madre y proporcionándoles mayor probabilidad de establecimiento de las plántulas (Janzen *et al.* 1978; Connell y Slatyer 1977; Fleming y Heithaus 1981).

Con el presente estudio pretendemos contribuir al conocimiento de la importancia que tienen los murciélagos dispersores de semillas en la recuperación de los bosques neotropicales impactados por huracanes, a través de la comparación de la composición y riqueza de los murciélagos frugívoros. También se pretende determinar la influencia que tienen las palmas sobre la comunidad de murciélagos en los dos tipos de bosques (perturbado y no perturbado).

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

- Contribuir al conocimiento de la importancia de los murciélagos Phyllostómidos en la recuperación de los bosques latifoliados ante impactos por huracán en la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua.

1.1.2 Objetivos específicos

- Caracterizar y comparar las comunidades de murciélagos phyllostómidos en los bosques con diferentes grados de perturbación por el huracán Félix.

- Determinar la relación de la riqueza y abundancia de murciélagos frugívoros con la abundancia y riqueza de palmas en dos tipos de bosques latifoliados con distintos grados de afectación.

- Evaluar la abundancia y riqueza de semillas encontradas bajo las casetas de murciélagos en dos tipos de bosques latifoliados con distintos grados de afectación.

- Identificar grupos funcionales de phyllostomidos como dispersores de semillas según rasgos morfométicos y de alimentación.

1.2 Preguntas e hipótesis del estudio

¿La riqueza y abundancia de murciélagos phyllostomidos disminuyó por el efecto del huracán Félix?

- La riqueza y abundancia de murciélagos phyllostomidos es menor en el bosque perturbado con respecto al bosque no perturbado.

¿La composición de murciélagos en bosques perturbados es diferente a los bosques no perturbados, debido al efecto causado por el huracán Félix?

- La composición de murciélagos en el bosque perturbado es diferente al bosque no perturbado, debido al efecto causado por el huracán Félix.

¿Qué relación existe entre la abundancia de palmas en el sotobosque con la abundancia y riqueza de murciélagos?

- La abundancia y riqueza de murciélagos estará relacionado positivamente con la abundancia de palmas.

¿Cuál es la relación sobre la abundancia de semillas encontradas bajo las casetas hecha en las palmas por murciélagos en bosques latifoliados con distintos grados de perturbación por el huracán Félix?

- Se encontrará mayor abundancia de semillas bajo palmas con casetas hechas por murciélagos en bosques con menor grado de perturbación causados por el huracán.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Perturbación y su afectación en los recursos naturales

Las perturbaciones pueden darse de muchas maneras y tener efectos significativos en el ambiente. Huston (1994) sugiere que las perturbaciones naturales son aquellas que no necesariamente provocan mortalidad, sino, que desplazan algunas propiedades naturales y del ecosistema pudiendo ser la entrada de nutrientes, biomasa, tasa de natalidad, etc. Para ejemplificarlo podríamos tomar la perturbación de El Niño 97-98 en Lomas de Lachay, Perú. El Niño vino a modificar los patrones estacionales del clima (época seca y húmeda). Durante el verano de 1998, el fenómeno El Niño modificó las estaciones de la zona, incrementando las precipitaciones durante toda la época húmeda, influenciando directamente sobre la comunidad vegetal y comunidades de aves tanto migratorias como nativas (Tori 2000).

La severidad y daño ocasionado por un disturbio natural o antrópico está en función de la composición y tallas en la estructura de la comunidad afectada. En ecosistemas más susceptibles a las perturbaciones como los manglares, cualquier disturbio ocasionado por vientos fuertes o tormentas tropicales, podría significar un grave daño en la composición florística y zonación de estos ecosistemas (Hensenl y Proffitt 2002; Carrillo-Bastos *et al.* 2008).

Las perturbaciones antrópicas en los ecosistemas naturales llegan a ser muy significativos, al modificar las condiciones de vidas de los organismos que los regulan. En consecuencia la polinización es afectada directamente por las actividades antropogénicas, pudiendo reducir fuertemente los recursos al alterar las plantas que existen en los ecosistemas naturales y las poblaciones de los polinizadores y dispersores. Las respuestas reproductivas de las plantas pueden estar intríncicamente ligadas a la especialización de los polinizadores, siendo las plantas auto-compatibles con la presencia de los polinizadores que la visitan (Aizen *et al.* 2002). Aizen (2007) encontró que las perturbaciones antrópicas sobre la polinización de plantas naturales del bosque secundario, tenía un efecto disruptivo sobre las interacciones planta-animal, disminuyendo el éxito reproductivo de las plantas en ambientes alterados.

Dentro de los principales factores que amenazan los recursos naturales destacan la tendencia al cambio de uso del suelo y la presión antrópica sobre los recursos. Estas alteraciones repercuten en la disminución de la densidad del arbolado, la pérdida de la biodiversidad genética y ecosistémica, la proliferación de plagas y enfermedades y la afectación de los suelos (Maass *et al.* 2006). El uso del cambio del suelo por acción antrópica al convertir los bosques naturales en monocultivos, ocasionando que los microorganismos y la fauna cambien en ambientes más hostiles para muchos organismos. La proliferación de plagas por el efecto de la eliminación de enemigos naturales de muchos insectos, ha llegado a pérdidas de grandes extensiones de monocultivos, beneficiando aún más la viciosa idea de seguir deforestando otras áreas con mejores condiciones para las plantaciones o agricultura (Guevara et al. 1994).

2.2 Estrategias de regeneración de los bosques

En los pueblos de las Regiones Autónomas de la Costa Atlántica de Nicaragua (RAAN), cuentan con el acceso directo de los recursos naturales y de la biodiversidad, lo que les garantiza el sustento y servicios ecosistémicos que el bosque les brinda. De igual modo, muchos de estos recursos son fuertemente afectados por perturbaciones naturales como huracanes, llenas, deslizamientos de tierra, e intervención antrópicas (producción agrícola, ganadera, aprovechamiento de los bosques, entre otras) (Weaver 2002). Sin embargo, uno de los fenómenos naturales que más afectan estas zonas son las tormentas naturales y huracanes periódicos que se forman, afectando los bosques y el modo de vida de los habitantes de las comunidades (Boucher *et al.* 2000)

En investigaciones realizadas en bosques latifoliados después del paso de un huracán en la Región Autónoma del Atlántico Sur de Nicaragua, revelaron que muchos de los daños causados por el huracán Johan a los árboles del bosque latifoliado fueron significativos, encontrando más árboles truncados que caídos (Vandermeer *et al.* 1990). Estos resultados concuerdan con estudios realizados en Puerto Rico por Bates (1929), que reportó más árboles troncados que caídos por causa de un huracán en la isla. Otros estudios realizados por Putz *et al.* (1983) en Panamá, encontraron que al menos el 75% de los árboles que estaban dañados por el paso del huracán, estaban truncados y con menor frecuencia encontraron árboles caídos y arrancados desde la raíz. Este resultado es parecido a lo que se encontró en el estudio de la Fonseca, RAAS después del paso de un huracán (66 % de los arboles estaban troncados) (Boucher *et al.* 2000).

Algunos autores manifiestan que después del paso de un huracán el suelo debería ser un manto de semillas de especies pioneras como *Cecropia*, *Ochroma*, *Heliconia*, *Calathea*, *Piper*, entre otras y que estas deberían colonizar toda el área del bosque caído, por los grandes claros (Cheke *et al.* 1979; Hopkins y Graham 1983; Putz y Appanah 1987). Sin embargo, lo que se encontró en estudios realizados en el bosque pos-huracanado en Nicaragua, demuestran que el suelo estaba cubierto principalmente con semillas y plántulas de bosques primarios (Vandermeer *et al.* 1990). Esto podría deberse a que las semillas y plántulas encontradas al momento de la investigación (cinco meses después del huracán), ya se encontraban en el suelo antes del paso del huracán y depositadas por los mismo árboles que existían en el sotobosque (Orians 1982; Boucher *et al.* 1990). También, Howe *et al.* (1982) expresa que la ausencia de semillas de especies primarias podría deberse a que después de la perturbación no se encuentran muchas aves, lo que impide que las especies pioneras colonicen el área disturbada. Este resultado es parecido a los que se encontró en las observaciones de Vandermeer *et al* (1990) al no encontrar más que unas pocas aves, en su mayoría colibríes.

El rol de la perturbación del suelo en los bosques tropicales ha jugado un papel importante en la germinación de las semillas. La alteración de las sombra con mayores claros de luz causado por la caída de los arboleas ante una perturbación, causa un efecto positivo en las semillas al promover una mayor germinación (Putz *et al*. 1983). Así mismo, las perturbaciones naturales juegan un papel crítico en la germinación de *Phytolacca icosandra* in Puerto Rico. Hopking y Graham (1984) señalan que las perturbaciones en los bosques al retirar la sombra del suelo estimula la germinación potencial de las semillas en las partes bajas de la selva tropical Australiana. En un estudio realizado por Dalling y Tanner (1995) encontró que existe una relación significativamente positiva de plántulas germinadas en la hojarasca de suelos de bosques perturbados y que podría ser determinante en los patrones de establecimiento, sobre todo para especies de bosques primarios.

2.3 Restauración de paisajes o bosques alterados

El huracán Johan que afectó gravemente los bosques tropicales de Nicaragua en octubre de 1988, brindó una oportunidad a los científicos para estudiar la sucesión del bosque. Estudios realizados por Vandermeer y Boucher (2000) sobre la sucesión del

bosque después del huracán, sugieren que después de diez años de la perturbación hubo una explosión de aproximadamente tres veces la riqueza de especies en el bosque. En las curvas de acumulación de especies, demuestran que la riqueza de especies en los bosques dañados es siempre mayor que en lugares de bosques naturales comparados, y este patrón ocurre en casi todas las medidas de sucesión del bosque realizadas en varias escalas temporales de sucesión. Esto sugiere que las especies de bosque primario encontradas en el banco de semillas predominó después de la perturbación, las especies pioneras no tuvieron la sufriente rapidez para colonizar el área perturbada y desplazar a las semillas o rebrotes en el sotobosque (Vandermeer *et al.* 2000).

Sin embargo, no hay que obviar la procedencia de los disturbios ocurridos en el bosque los deslizamientos naturales podrían causar que la sucesión sea dirigida principalmente por especies primarias, caso contrastante de lo que pasa cuando ocurre una perturbación por tormentas o huracanes. Otro factor que hay que tomar en cuenta es la localidad de la región en donde implica la perturbación y la residencia de las especies de la zona. Estudios realizados por Trenberth *et al.* (1998) en Puerto Rico y comparándolas con otras perturbaciones ocurridas en Centroamérica, muestran que la riqueza de especies en lugares perturbados en Puerto rico tiende a disminuir por las frecuencia de las perturbaciones. Esto podría deberse a que la frecuencia de tormentas a corto plazo no estaría dejando que la regeneración se desarrolle hasta alcanzar la resistencia necesaria (a través de propágalos) para resistir otro disturbio. Caso contrario podría estar ocurriendo en paisajes donde la frecuencia de las perturbaciones (tormentas, juego y antropogénica) no sea la suficiente para lograr detener el proceso de competencia por el recurso, llegando a predominar un menor número de especies en el bosque (Boucher *et al.* 1990).

La disponibilidad de semillas depende en gran medida, de la presencia de árboles semilleros, de su fenología y su estrategia de reproducción, del modo o mecanismos que utiliza para su dispersión y los depredadores que la atacan. Del mismo modo, el aprovechamiento forestal podría estar afectando la disponibilidad de semillas y la regeneración de las especies, aunque, dependiendo de la intensidad en que esta se presenta. El aprovechamiento selectivo o perturbación antrópica de subsistencia, podría tener un bajo impacto en los depósitos de semillas disponibles tanto para los predadores como dispersores efectivos (Guariguata 1998).

2.4 Estrategias de dispersión de los arboles

Los árboles del bosque tropical usan varios organismos para su dispersión, teniendo a las aves, murciélagos y roedores como sus principales aliados, unos se destacan más que otros pero todos de alguna manera contribuyen al mismo fin, llevar las semillas lejos del árbol padre para evitar la competencia entre sus hermanos y vecinos, proporcionándoles la posibilidad de tener mayor probabilidad de sobrevivencia (Janzen *et al*. 1976; Connell y Slatyer 1977). Así mismo, estos dispersores (vertebrados) necesitan de un ambiente o condiciones adecuados para poder forrajear en los distintos paisajes en los que se alimentan y viven. Las condiciones necesarias para que las especies tanto aves, murciélagos y roedores puedan tener un efecto significativo en la dispersión de las semillas en paisajes perturbados, es tener cerca un área de bosque secundario que les proporcionen refugio de los depredadores. De igual modo, la distribución espacial de los parches de bosques encontrados en estudios realizados por Orozco y Montagnini (2007), mostraron que era un factor importante para la dispersión de las semillas y la movilización de los dispersores como aves y murciélagos, a través de los ambientes o bosques de plantaciones y áreas degradadas (charrales), encontrando mayor riqueza y abundancia de semillas en los bosques (tratamientos) en que se encontraba un bosque secundario cerca.

Según Guariguata (1998) la mayoría de las especies forestales neotropicales con semillas livianas son dispersadas por viento y dependen exclusivamente de los claros del dosel o de grandes perturbaciones para el crecimiento sostenido. Estas semillas tienden a caer en su mayoría en los claros formados en los bosques en comparación a las que caen debajo de los árboles progenitores o en el dosel cerrado. Boucher *et al.* (2000) encontró que las regeneraciones de plántulas provenientes de semillas aladas o especialmente diseñadas para su dispersión por medio de viento, tenían un patrón de deposición significativamente lejano del árbol madre como para poder sobrevivir y establecerse efectivamente. Sin embargo, aunque el viento pueda llevar a las semillas a una distancia considerada, estas tienen un rango de dispersión bastante limitado, condicionado principalmente por el viento y condiciones de claros que podrían estar actuando bajo las copas de los arboles grandes.

2.5 Importancia de los murciélagos en la dispersión de semillas

Las plantas de los bosques neotropicales dependen en gran medida de la capacidad de los mamíferos frugívoros para su dispersión. Algunos autores estiman que al menos el 80% de las especies de árboles leñosos dependen de vertebrados frugívoros para la diseminación de sus semillas, y los murciélagos son uno de los más importantes (Fleming 1981). El mutualismo que existe entre las plantas y los murciélagos ha sido bien estudiado, los árboles les proporcionan a los murciélagos una fuente nutritiva para su alimentación y los murciélagos a su vez contribuyen en la dispersión de las semillas, tanto de forma de eses como de trasporte de semillas grandes (Fleming y Heithaus 1981).

Los murciélagos se han especializado para dispersar al menos unas 180 especies de plantas de todo el mundo (Janzen *et al*. 1976), pero son más frecuentemente en algunas familias de plantas como Moraceae, Piperaceae, Arecaceae, Anacardiaceae, Sapotaceae, Solanaceae y Meliaceae. Galindo (1998) encontró que los murciélagos frugívoros juegan un papel preponderante en la rápida colonización de potreros abandonados, como en la regeneración de la selva neotropical. Los murciélagos agarran en vuelo las semillas tanto en el borde como dentro de los fragmento de bosques y se trasladan a otra isla de bosque, pasando entre los potreros y áreas desprovistas de vegetación (Fleming 1981; Howe y Smaliwood 1982). Los murciélagos tienden a depositar algunas semillas en espacios abiertos cuando se les cae tratando de escapar de algún depredador, también depositan semillas en varios lugares donde descansan o perchan a comer los frutos recolectados en los árboles. Guevara *et al*. (1994) observo que existían muchas especies de plantas procedentes de los bosques primarios debajo de árboles aislados en potreros y paisajes abiertos, depositados posiblemente por murciélagos y que al menos dos terceras partes de 38 especies de bosque maduros eran dispersados por murciélagos frugívoros y aves.

Estudios realizados por Medellin y Gaona (1999) manifiestan que los murciélagos dispersan mayor número de semillas que las aves. Por ejemplo, *Carollia perspicillata* dependiendo del hábitat en donde forrajee puede llegar a dispersar hasta 80 semillas/m^2/año en los bosques del neotrópico (Fleming 1981). Así mismo, los murciélagos se desplazan más libremente en los paisajes fragmentado, áreas abiertas y en los bosques tropicales que las aves, por lo que las plantas que son dispersadas por estos agentes, tienen un mayor potencial de dispersión (Schulze *et al*. 2000). Por poder

movilizarse libremente por diferentes hábitats y distancias largas, los murciélagos generan diferencias en la composición y estructura de la lluvia de semillas en diferentes bosques, áreas degradadas y espacios perturbados.

El servicio de la dispersión no es el único beneficio que los murciélagos les brindan a las plantas, al pasar las semillas por el extracto digestivo de los murciélagos, promueven un mayor porcentaje de germinación de las semillas (Howe y Smaliwood 1982). Estudios realizados por Fleming (1991) demostraron que las semillas de algunas plantas (*Piper* y *Ficus*) que pasaban por el tracto digestivo de los murciélagos, tendían a tener una mayor tasa de germinación, ya que el mesocarpo de la semilla es removido eficientemente, a la vez evitando la proliferación de hongos que puedan dañar las semillas y evitar que germinen.

Morrison (1978, 1980) encontró en la Isla de Barro colorado, que *Artibeus jamaicensis* se lleva y transporta de cinco a siete frutos de *Ficus sp.* por noche y sus observaciones sugieren que esta especies de murciélagos se alimente de *Ficus* durante todo el año, así como de otros árboles que fructifican durante la mayor parte del año como *Cecropia sp, Spondis mombis* y *Quararibea asterolepsis*, entre otras. Este comportamiento de forrajeo depende mucho de los patrones de fructificación de los árboles y de los vuelos realizados por los murciélagos. Tomando en cuenta que los murciélagos tratan de evitar a sus depredadores naturales, es menos frecuente encontrarlos en noches con luna llena y en espacios abiertos (Morrison 1978; Fleming y Heithaus 1981).

2.6 Lluvia de semillas y su importancia en la regeneración del bosque

La lluvia de semillas es una de las mayores fuentes de propagación para la regeneración de los bosques y contribuyen así un enorme potencial para la conservación y manejo de los bosques tropicales afectados por agentes externos o naturales. El comportamiento de las plantas puede afectar la estructura y la composición de la lluvia de semillas que caen en diferentes zonas del bosque. Teniendo una alta regeneración de especies de plantas en el sotobosque, siendo esta un aporte permanente al suelo y la capacidad de que una especie pueda regenerarse exitosamente (Martinez-Ramos y Soto-Castro 1993).

El aporte de semillas puede ser el factor más limitante para la restauración natural del bosque perturbado o degradado. La sobrevivencia y dinámica de los bosques dependen de gran parte del aporte de semillas que está determinado por la eficiencia de la lluvia de semillas provenientes de las copas de los árboles y de frugívoros dispersores, dando como consecuencia la composición florística, variación espacial y comportamiento de los propágulos en la dinámica de la dispersión (Zimmerman y Pascarella 2000).

Es necesario entender la forma en que las presiones y factores externos afectan los patrones de la regeneración natural de las plantas y la forma que las características de las semillas influyen en los procesos de dispersión, colonización y establecimiento de las plántulas, sobre todo cuando estos factores están fuertemente relacionados con los vertebrados y el rol que juegan en esta dinámica. Así mismo, en cuanto a la lluvia de semillas se ha tomado en los últimos años un especial interés en evaluar las estrategias de regeneración natural de las plántulas frente a disturbios naturales como huracanes y zonas degradadas por intervención antrópica (Diaz *et al*. 2001).

Muchas plantas usan un comportamiento para liberar sus semillas en diferente épocas climáticas, pudiéndose deber a que las plantas buscan evitar la competencia inter e intraespecifica y garantizar su éxito en la dispersión de sus semillas (Martinez-Ramos y Soto-Castro 1993). Este comportamiento se puede apreciar en semillas grandes que usan a los vertebrados para su diseminación en zonas más alejadas del árbol parental (Janzen *et al*. 1976; Connell y Slatyer 1977) con singularidad de que liberan grandes cantidades de semillas poco productivas (semillas que no germinan) en diferentes estadios de la producción y van liberando poco a poco sus semillas con mayor potencial productivo cuando baja el pico de producción (Díaz *et al*. 2001).

2.7 Hábitos de alimentación del murciélago frugívoro

El comportamiento de los murciélagos frugívoros es variado, en zonas templadas la mayoría viven en cuevas como refugios. En cambio, en los trópicos estos aprovechan los troncos huecos de los árboles para perchar durante el día o noche, también hay especies que se refugian debajo de hojas de palmas y plátanos cerca de los bosques, a menudo estos refugios son distintos cada día y la utilizan para distintos fines, como descanso, alimentación, apareamiento, control de la temperatura y protegerse de otros depredadores

(Morrison 1978). Los murciélagos frugívoros comúnmente comienzan su actividad durante la noche, estos buscan el fruto, los colectan y son llevados a diferentes comederos distintos a su refugio; cuelgan en su perchero o refugio temporal y devoran y digieren la pulpa o endocarpo del fruto colectado, muchos de estos dejando las semillas de frutos grandes resultantes debajo de las palmas o refugio que utilizan para perchar (Janzen *et al*. 1976; Morrison 1978; Howe y Smaliwood 1982).

Según Arita (1990) los murciélagos dispersores de semillas son normalmente de la familia Phyllostomideae, caracterizada por la presencia de un apéndice cutánea, de tamaño variable, de forma de punta de lanza y localizado en el extremo anterior de la nariz, conocido comúnmente como hoja nasal. Los murciélagos utilizan la hoja nasal para emitir y dirigir sonidos de alta frecuencia con el objeto de encontrar sus alimentos (utilizando el sonido en forma de sonar), dándoles la oportunidad de transportar el fruto entre la vegetación del sotobosque y llevarlos a sus refugios a consumirlos. Cabe destacar que esta familia de murciélago emite los sonidos por el hocico mientras vuela en el follaje, lo que le impide que lo pueda hacer mientras tiene algún fruto en el hocico y que tenga que llegar hasta el refugio o área de percheo a consumirlo, dando como consecuencia la facilidad de la dispersión de las semillas a grandes distancias (Galindo 1998).

El comportamiento de los murciélagos frugívoros es muy variado al momento de alimentarse. Durante el día los murciélagos se resguardan en diversos refugios, pueden ser huecos de troncos de árboles, debajo de hojas grandes como palmas y hojas de plátanos, en cuevas o entre el follaje espeso, usando un refugio distinto durante cada noche (Morrison 1980). Al anochecer los murciélagos comienzan su actividad, abandonan sus refugios y se disponen a forrajear en sus áreas de alimentación, en busca de frutos maduros. Los frutos de los murciélagos normalmente no son consumidos en el mismo árbol donde los recolectan, sino, que los colectan y se los llevan a otros refugios nocturnos donde se cuelgan y los consumen (Janzen *et al.* 1976; Morrison 1980).

Los comederos de los murciélagos se encuentran en áreas cercanas a sus refugios, sin embargo, algunos murciélagos suelen viajar de 50 a 600 metros desde donde colectan el fruto hasta donde los ingieren, entre los que destacan (en alcance de traslado de frutos) está el *Artibeus jamaicensis*. Después que consumen el fruto en sus refugios de alimentación, viajan otra vez a buscar otros frutos, repitiéndose el patrón varias veces en la noche. Estos patrones de alimentación y vuelo de los murciélagos han sido estudiados con

el uso de radio-telemetría, logrando comprobar que estos llegan a visitar varios sitios durante la noche, sin volver a los mismos sitios en que se alimentaron la primera vez y buscando uno diferente cada vez que descansan a digerir el fruto. Algunas especies de murciélagos grandes como *Artibeus jamaicensis* han logrado viajar de cinco a ocho km hasta el sitio donde colectan sus alimentos (Fleming 1981; Fleming y Heithaus 1981). Esta distancia de forrajeo depende mucho de la época del año y las condiciones del hábitat, de lo distanciado en que se encuentran los parches de bosques y la distribución de los árboles con frutos maduros (Morrison 1978).

2.8 Murciélagos que descansan en tiendas

En los murciélagos la mayoría utiliza refugios como grietas, cuevas, árboles huecos y edificaciones humanas. Sin embargo, se sabe que hay 22 especies de murciélagos que descansan en hojas modificadas llamadas tiendas (Rodriguez herrara *et al.* 2007). De las 1,100 especies de murciélagos (Simmsons 2005), aproximadamente la mitad utiliza plantas o partes de ellas como refugios temporales (Kunz & Lumsden 2003). De todas las especies de murciélagos del mundo, 22 (2%) utilizan como refugios hojas que han sido modificadas mediante cortes en alguna parte de su estructura, y todas estas especies son tropicales, cinco están presentes en los trópicos del viejo mundo y cuatro de ellas son pequeños zorros voladores de la familia Pteropodidae (*Balionycteris maculata, Cynopterus brachyotis, C. sphinx, C. horfieldi, Scotophilus kuhlii*), esta última perteneciente a la familia Vespertilionidae (Cambell *et al.* 2006, Ortega & Castro-Arellano 2001).

Las 17 especies de murciélagos que construyen y utilizan tiendas como refugios temporales o permanentes pertenecen a la familia Phyllostomidae, endémica del nuevo mundo, reconocidas como murciélagos de hoja nasal. Dieciséis de ellas están en la subfamilia Stenodermatinae y solo *Rhinophylla pumilio* es de la subfamilia Carollinae. De estas especies, la mayoría son frugívoras aunque hay algunas que se alimentan de néctar, polen y/o larvas de insectos (Gardner 1977). La mayoría se encuentra tanto en bosques maduros como secundarios, sobre todo en los bosques húmedos (Timm 1987).

En las zonas tropicales las plantas tienen hojas generalmente más grandes que las de zonas templadas. Esta característica constituye una oportunidad para modificar sus formas (de la hoja) para construir sus refugios. En el neotrópico se han registrado 77

especies de plantas modificas como tiendas. Dos familias de plantas agrupan el 55% del total de especies registrada: Areaceae y Arecaceae (= palmae) con 21 especies cada una. En su gran mayoría las plantas utilizadas son monocotiledóneas y alrededor del 20% son epífitas.

De las 17 especies de murciélagos que utilizan tiendas, por lo menos 12 utilizan palmas (Arecaceae). La familia Heliconiaceae es el segundo grupo, cuyo 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 (Rodriguez-Herrera *et al*. 2007).

Kunz *et al*. (1994) clasifica las tiendas de murciélagos en ocho tipos o arquitectura de casetas. La clasificación de las arquitecturas se basa en el tamaño y la forma de la hoja y en número de cortes que se hacen para modificar la hoja. Las arquitecturas se dividieron en ocho tipo las cuales son: Cónica, sombrilla, pinnada, apical, bífida, paradoja, bote invertido, bote/apical, aunque esta última fue agregada por presentar características de la combinación de dos tipos bote/apical (Zortéa & De Brito 2000).

2.9 Índices de diversidad de especies

- *Riqueza:*

Se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas. Es posible únicamente para ciertas taxas bien conocidas y de manera puntual en el tiempo y en espacio. La mayoría de las veces se recurre a los índices de riqueza específica obtenida a partir de un muestreo de la comunidad (Soberón y Llorrente 1993). El software InfoStat se puede calcular la riqueza observada en la muestra (r), según el número total de especies presentes en esa muestra. Esta estimación es siempre un valor no mayor a la verdadera riqueza de la comunidad.

- *Índice de Chao 1 (1987):*

Es un estimador del número de especies en una comunidad basada en el número de especies raras en la muestra, se define:

$$Chao\ 1 = S + \frac{a^2}{2b}$$

- *Índice de Chao 2:*

Es una variante de Chao1 y le es posible calcular el estimador de la varianza, este estimador provee el estimador menos sesgado para muestras pequeñas. Se define:

$$Chao_2 = S + \frac{L^2}{2M}$$

- *Índice de Shannon-Wiener (1949):*

Expresa la uniformidad o equidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Peet 1974; Magurran y Chao 1988; Baev y Penev 1995). Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran y Chao 1988).

$$H = -\sum_{i=1}^{r} p_i \ln p_i$$

- *Índice de Simpson:*

Propuesto por Simpson (1949) sugiere que una medida intuitiva de la diversidad de una población está dada por la probabilidad de que dos individuos tomados independientemente de una población pertenezcan a la misma especie, se define:

$$\lambda = \sum p_i^2$$

Dónde:

Pi: abundancia proporcional de la especie i, es decir, el número de individuos de la especies i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

El índice varía entre 1/r (menor concentración o máxima diversidad posible con r especies) y uno (mayor concentración o mínima dispersión cuando una especie domina la comunidad). El recíproco de Simpson (1/D) puede interpretarse como el número de especies igualmente abundantes necesarias para producir la heterogeneidad observada en la muestra. No se recomienda la construcción de intervalos de confianza cuando D es menor que 0.02 o su recíproco es mayor que 50 (Pla 2003).

3 METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO

3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en Waspán, municipio de la Región Autónoma de Atlántico Norte (RAAN) de Nicaragua. Waspán posee una superficie de 9,341.7 km^2 y una población de 47,231 habitantes. El territorio de la RAAN es bastante plana, la elevación es de 0 a 500 msnm. Es caracterizado por extensos bosques tropicales húmedos bajos o pluvioselvas (Miranda 2009). La temperatura media anual varían entre 25 a 27 ºC en las planicies y 23 a 25 ºC en terrenos montañosos; la precipitación aumenta se oeste al este y es de 2,000 a 3,200 mm/anuales, presentando el mayor porcentaje de lluvias en los meses de mayo a diciembre y con un periodo seco que comprende desde enero a abril. Según el sistema de clasificación de Holdridge, la región se clasifica como un bosque húmedo tropical (bh-T) en la zona de bosques latifoliados. El relieve es mayormente plano, (< 15% de pendiente) con un 61.9% del territorio. Presenta una topografía quebrada (30-50%) y el 10.6% de una topografía escarpada (>50% de pendiente (Marín 1997; Prada S.A. 2002).

La RAAN cuenta con tres eco/regiones principales: al noreste desde Puerto Cabezas hasta el municipio de Waspán se extiende la sabana compuesta de un denso bosque de pinos (*Pinux Caribaea*); al sureste se extiende el bosque de pinos asociados con bosque latifoliados, llegando cerca del rio Wawa; y al oeste hasta el margen izquierdo del rio Kukalaya se extiende el bosque latifoliado colindando con la zona litoral de manglares y pantanos (CRAAN 2004).

El presente estudio se realizó en dos áreas afectadas por el huracán Félix en el bosque latifoliado. La primera fue una área fuertemente afectada (de aquí en adelante, bosque perturbado) en la comunidad de Santa Clara, localizada a los 14º25`10.5” latitud norte y 84º08`39.4" longitud este. La segunda fue un área de afectación mínima comprendida (en adelante, el bosque no perturbado) en la comunidad de Miguel Bican, localizada a los 14º33`97.7" latitud norte y 84º09`41.0 longitud este. Ambas áreas pertenecen al municipio de Waspán. Los sitios de estudio fueron seleccionados por las condiciones de daño presentadas en los bosques y criterios de daños establecidos por la perturbación natural según informes realizados por instituciones del gobierno, ONGs y empresas privadas, respaldadas por visitas hechas en campo al momento de la fase exploratoria realizadas en el primer mes que se visitaron las comunidades.

La zona del bosque perturbado por el huracán Félix presenta planicies aluviales, con pendientes aproximadas del 2% o menores, suelos con un nivel freático de aproximadamente 30 cm y fácilmente saturables (Sanchez 2011). El análisis químico para esta zona muestra suelos muy ácidos, con bastante aluminio, pobre en bases y fósforo (Sanchez 2011). Pudimos encontrar especies arbóreas dominantes como: *Sacoglottis sp, Miconia squamulosa, ochroma pyramidale, Croton guatemalensis, Dipteryx oelifera, Xylopia frutescens, inga laurina* y *Herrania purpurea*, siendo estas las más frecuentes.

La zona del bosque no perturbado presenta terrenos ondulados (laderas) y buen drenaje, con pendientes promedio del 8%. Son suelos residuales, predominando un fuerte proceso de erosión, con presencia de piedras, estructura moderada granular y textura franco arcillosa. El análisis químico realizado por Sanchez (2011) muestra suelos ligeramente ácidos, con alto contenido de bases, pobres en contenidos de fósforo y aluminio. Los árboles dominantes y que encontramos con mayor frecuencia son*: Vochysia guatemalensis, Tachigali versicolor, Calophyllum brasiliense, Cecropia insignis, Inga laurina, Carapa guianensis, Cordia collococca, Byrsonima crassifolia* y *Miconia squamulosa.*

3.2 Metodología del estudio

En el presente estudio se evaluó el efecto causado por el huracán Félix en los bosques latifoliados de la RAAN, sobre las comunidades de murciélagos y su relación en la dispersión de semillas de especies arbóreas del bosque, en dos condiciones de afectación de daño, bosque perturbado y bosque no perturbado (Figura 1).

La selección de los sitios fue hecha por criterios condicionales a través de distintos grados de afectación los cuales se mencionan a continuación:

- **Bosque perturbado (Bp):**

- Los árboles derribados alcanzaron más del 75 %.
- La vegetación de especies pioneras y rebrotes de árboles caídos es fácilmente apreciable.
- Se tomaron en cuenta los informes de instituciones del gobierno, CEPAL, ONGs, planes de manejo en las comunidades y entes privados, para ayudarnos a encontrar los sitios de bosques más afectados por el huracán Félix.

- **Bosque no perturbado (Bsp):**

  - Áreas de bosques donde no fueron afectadas por el huracán Félix.
  - Áreas donde se encontraron al menos 40 árboles mayores de 60 cm de DAP por hectárea, se consideró bosque latifoliado sin afectación.
  - Áreas con poca afectación causada por el huracán Félix, que tengan menos de 25 árboles caídos por hectárea.

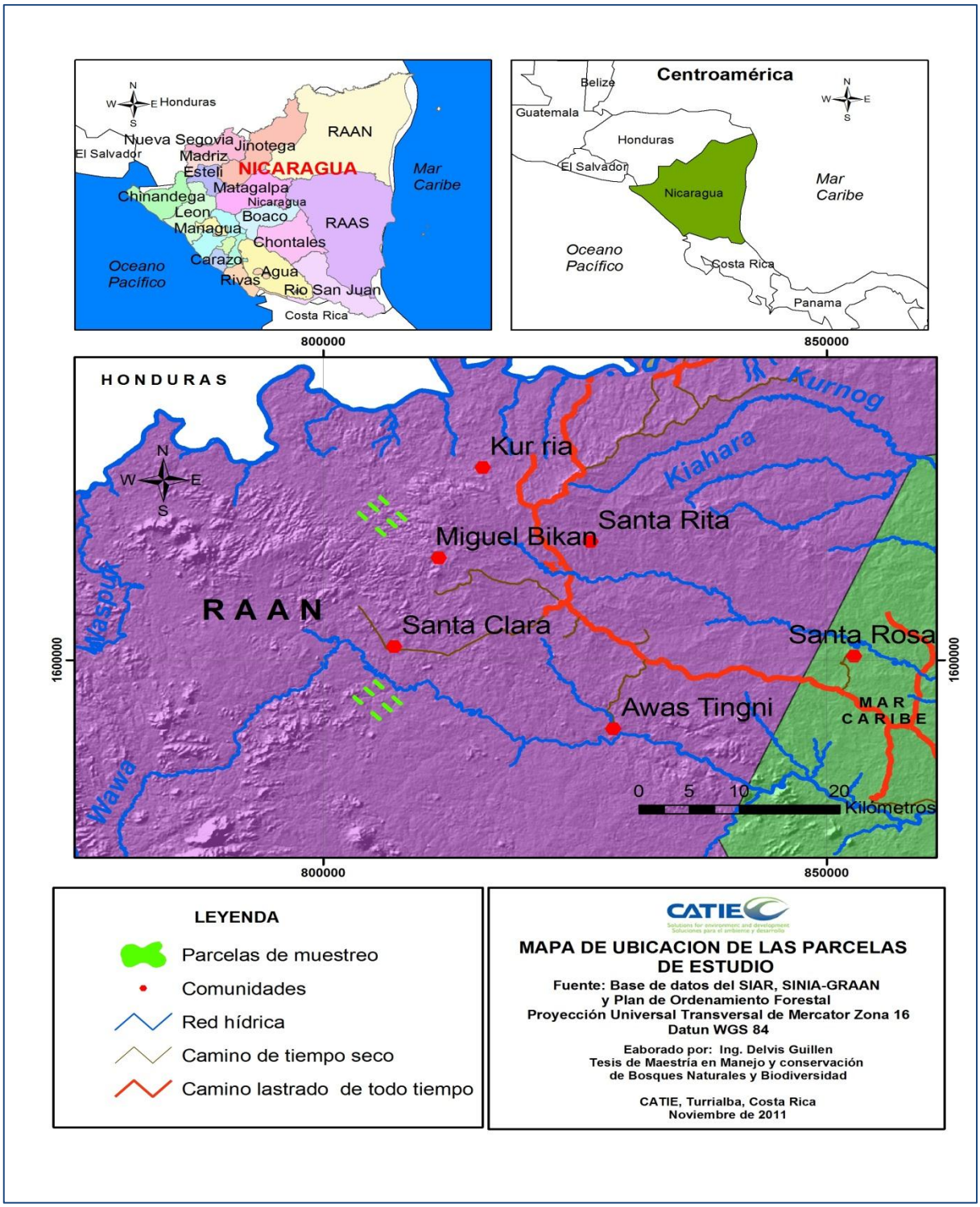

Figura 1. Zona donde se establecieron las parcelas de muestreo en el bosque perturbado y bosque no perturbado por el huracán Félix.

3.2.1 Establecimiento de las parcelas

En cada tipo de bosque se trazaron dos transectos de 1 km, a lo largo de los cuales se establecieron seis parcelas de muestreo de 150 m x 20 m y distanciadas a 500 m entre ellas (Figura 2).

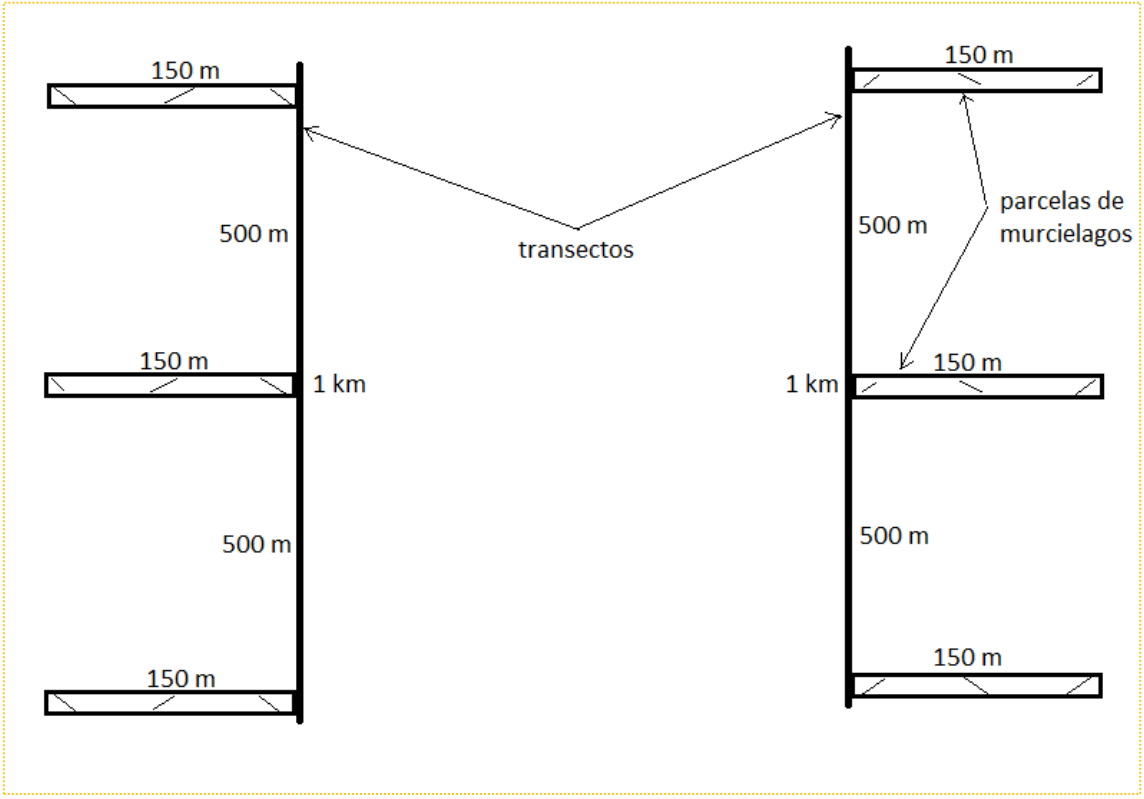

Figura 2. Transectos donde se establecieron las parcelas para el muestreo de murciélagos, las redes de niebla se establecieron dentro de casa parcela. Este diseño se estableció en ambos tipos de bosques (perturbado y no perturbado).

3.2.2 Estructura y composición de las comunidades de murciélagos de la RAAN

Se estableció un transecto de 150 m a lo largo de la parcela, en donde se colocaron 3 redes de niebla a una distancia de 50 m entre red. Se evitó colocar las redes en sitios con pendientes inclinadas (Figura 3).

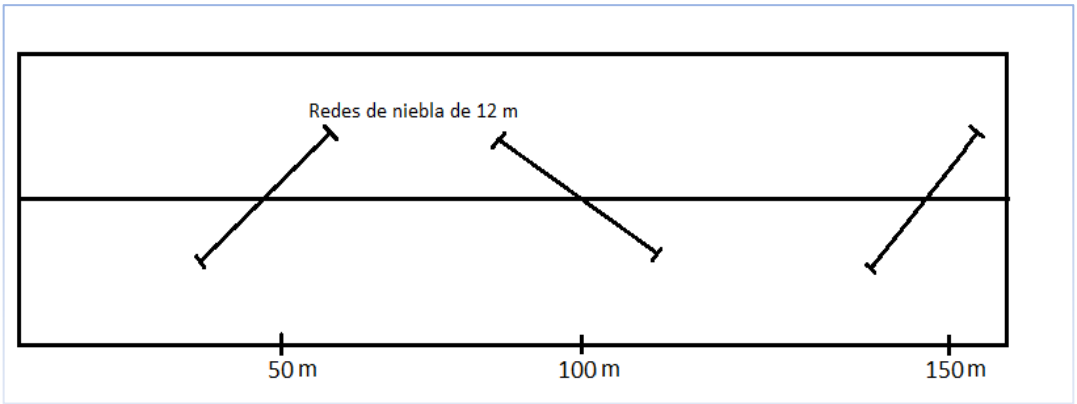

Figura 3. Parcelas de redes de niebla, muestra la disposición de las redes para la captura de murciélagos.

Las capturas de murciélagos se realizaron entre los meses de abril a junio, se alternaron los días de muestreos, primero se comenzó el muestreo durante una semana completa en el bosque perturbado, luego se procedió a realizar capturas en el bosque no perturbado, repitiendo una vez más el mismo patrón en los siguientes meses. Las capturas de murciélagos no se realizaron en los das con luna llena, porque la presencia de mayor cantidad de luz disminuye las capturas de murciélagos.

La riqueza de murciélagos se determinó con un esfuerzo total de muestreo de 144 horas/red por tipo de bosque. Las redes de niebla utilizadas fueron de 12 m x 2.5 m y 1.5 cm de luz de malla, colocadas a una altura de un metro sobre el nivel del suelo. Debajo de cada red se colocó un sarán fino para recolectar las posibles semillas que transportaran los murciélagos en vuelo y caracterizar las especies de semillas que estaban dispersando. Cada parcela se muestreó durante dos días, entre las 18:00 y 22:00 horas, haciendo rondas cada 30 minutos aproximadamente.

3.2.3 Procesamiento de murciélagos

Los murciélagos atrapados en las redes se depositaron en bolsas de manta para su fácil manipulación, también fueron dejadas en las bolsas durante unos 15 minutos para esperar que defequen y recolectar las semillas de las heces que dejan los murciélagos frugívoros, las semillas recolectadas fueron guardadas en bolsas de papel secante para su posterior identificación. Cada murciélago capturado se procesó en campo apoyado de las guías de campo de “Mamíferos de Centro América y Sureste de México” (Reid 1997) y la clave de murciélagos de Costa Rica & Nicaragua (Timni *et al*. 1999). Se recolectaron datos de las

características biométricas: largo del antebrazo, largo de la tibia, peso, largo del dorso y largo del hocico. Los murciélagos procesados se liberaron en un área cercana donde se capturaron (25 m de distancia aproximadamente).

3.3 Relación de las especies de palmas con las comunidades de murciélagos

Dentro de la parcela donde se colocaron las redes se estableció una parcela de muestreo de 20 x 50 m donde se identificó a todos los individuos de palmas mayores de un metro de altura; considerando como muestra individual a las palmas que tienen un tallo separado a una distancia de 30 cm de otra de la misma especie y las palmas que crecen en macollas (Figura 4).

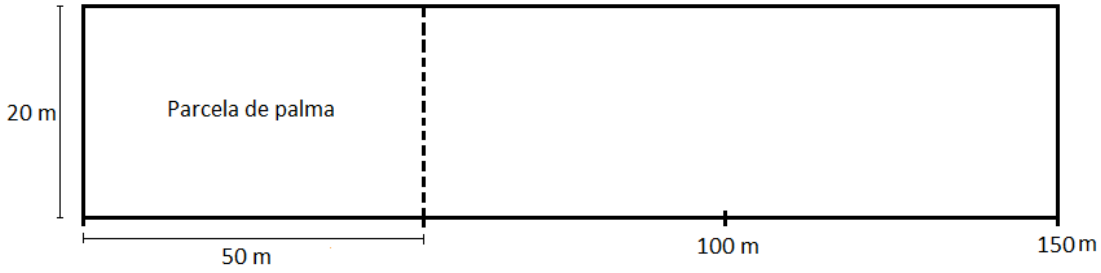

Figura 4. Parcela para el muestreo de palmas establecidas dentro de las parcelas utilizadas para caracterización de murciélagos.

Los individuos se identificaron en campo utilizando la "Guía de campo de las palmas de América" (Henderson *et al.* 2007). Para la identificación de los individuos se tomó en cuenta sus características morfológicas como estructura de la hoja, estructura del tallo, inflorescencia, presencia y tipos de frutos. Además, se tomó datos sobre el número total de hojas de las palmas, la altura y número de tallos.

3.4 Casetas de murciélagos en palmas y su relación con semillas del bosque

En cada una de las parcelas se identificó si existían casetas hechas por los murciélagos. La identificación de las casetas hechas por murciélagos en las hojas de las palmas, fue basada en las descripciones de la "guía de campo de murciélagos noetropicales que acampan en hojas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007)". Una vez identificada la caceta se constató si existía presencia de semillas debajo de esta. En casetas donde se evidenció presencia de semillas se contó el total de semilla presentes por especie.

3.5 Grupos funcionales de murciélagos según rasgos biométricos y de preferencia alimentaria

Para identificar grupos funcionales de murciélagos dispersores se realizó un análisis de conglomerados según rasgos biométricos (largo del dorso, largo del hocico, largo de tibia, largo del antebrazo y peso) asociados al tipo de alimentación y tipo de frutos según sus preferencias de alimentación; los frutos los cuales se alimentan los murciélagos se clasificaron según características botánicas en baya, carnoso, espiga, drupa y capsulas, estos rasgos fueron obtenidos a través de literatura. El algoritmo de agrupamiento utilizado en el análisis fue *Ward* y la medida de distancia *Gower*, dado que la matriz de rasgos es compuesta por variables cuantitativas y cualitativas (binarias). El análisis fue realizado con el programa InfoStat (versión 2011).

3.6 Análisis de datos

- **Estructura y composición de las comunidades de murciélagos de la RAAN**

Se estimó la riqueza y abundancia general, y la riqueza y abundancia de frugívoros para cada una de las parcelas de estudio.

Para cada tipo de bosque se generó curvas de rarefacción de las especies para evaluar la estructura de la comunidad y determinar si los tipos de bosques se esperan registrar nuevas especies. También, para evaluar el efecto del huracán sobre las comunidades de murciélagos (riqueza y abundancia, riqueza y abundancia de frugívoros) se realizó pruebas *t* para muestras independientes.

Se estimó la abundancia relativa de los murciélagos que contenían semillas en sus heces y se identificó que especies de semillas se encontraban en las heces.

- **Relación de las especies de palmas con las comunidades de murciélagos**

Para cada una de las parcelas muestreada se estimó la riqueza y abundancia relativa de palmas e índice de diversidad de Shannon y Simpson. Se realizó un análisis de Wilcoxon para muestras independientes, para identificar diferencias entre los tipos de bosques en la riqueza de especies y los índices de diversidad (Shannon y Simpson). Además, se realizó un análisis de correlación (Spearman) para ver si las características estructurales de las palmas (# de hojas, altura, riqueza de los índices) están correlacionadas con variables de la comunidad de murciélagos.

- **Casetas de murciélagos en palmas y su relación con semillas del bosque**

No se realizaron análisis estadísticos para estos resultados, debido a que se encontraron muy pocos datos de casetas de murciélagos y semillas debajo de estas en ambos sitios de estudios.

- **Grupos funcionales de murciélagos según rasgos biométricos y de preferencia alimentaria**

Se realizó un análisis de conglomerados para agrupar a los murciélagos según sus rasgos característicos con los rasgos funcionales de semillas de especies forestales que se encuentran el bosque perturbado y no perturbado. También, para visualizar la interrelación de los grupos funcionales de murciélagos y los tipos de bosques, se realizó un análisis de ordenación con el método NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling), el cual nos permite observar la distribución de los grupos funcionales de murciélagos en los dos tipos de bosques. Los análisis se realizaron con el programa QEco.

4 RESULTADOS

4.1 Estructura y composición de las comunidades de murciélagos de la RAAN

Se encontró un total de 19 especies de murciélagos en los dos tipos de bosques, nueve en el bosque perturbado y 18 en el bosque no perturbado. Las familias a las que pertenecen son: Phyllostimidae y Verpertillionidae, dentro de los Phyllostimidae se encontraron dos sub familias presentes (Stenoderminae y Phyllostominae) fueron las que más especies presentaron (7 cada una), seguida de Carollinae (3) y Glossophaginae (1). Las especies con mayor abundancia relativa en el bosque perturbado fueron *Carollia perspicillata*, *Carollia brevicauda*, *Artibeus lituratus*, *Chiroderma villosum y Artibeus phaeotis,* todas ellas frugívoras. Mientras que, las especies con mayor dominancia relativa en el bosque no perturbado son *Carollia perspicillata*, *Carollia castanea*, *Carollia brevicauda*, estas tres frugívoras, y *Micronycteris brachyotis* (insectívoro) y *Uroderma bilobatum* (también frugívoro) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Abundancia relativa de las cinco especies de murciélagos de mayor número de capturas encontradas en los dos tipos de bosques.

Nombre científico	Perturbado		Nombre científico	No perturbado	
	Individuos	%		Individuos	%
Carollia perspicillata	8	42.1	*Carollia perspicillata*	28	26.7
Carollia brevicauda	2	10.5	*Carollia castanea*	15	14.3
Artibeus lituratus	2	10.5	*Carollia brevicauda*	13	12.4
Chiroderma villosum	2	10.5	*Micronycteris brachyotis*	9	8.6
Artibeus phaeotis	1	5.3	*Uroderma bilobatum*	8	7.6

Hay cambios la mayor frecuencia de capturas de especies según el tipo de bosque; el bosque perturbado muestra mayor frecuencia de captura de una sola especie (*C. perspicillata*) con más del 40 % de los individuos capturados, seguido de las demás especies que están por menos del 10%. En cambio, el bosque no perturbado presenta una distribución de abundancias relativas de especies con menor grado de frecuencia de captura, mostrando una distribución más homogénea, siendo *C. perspicillata* la especie con más frecuencia de captura con más del 25% de los individuos, seguida de las otras con menos del 15%. Las especies de murciélagos que con mayor frecuencia de captura en los dos tipos de bosques son especies frugívoras, en cambio encontramos a *Micronycteris*

brachyotis (insectívora) con gran frecuencia de captura (con más del 10%) en el bosque no perturbado (Figura 5).

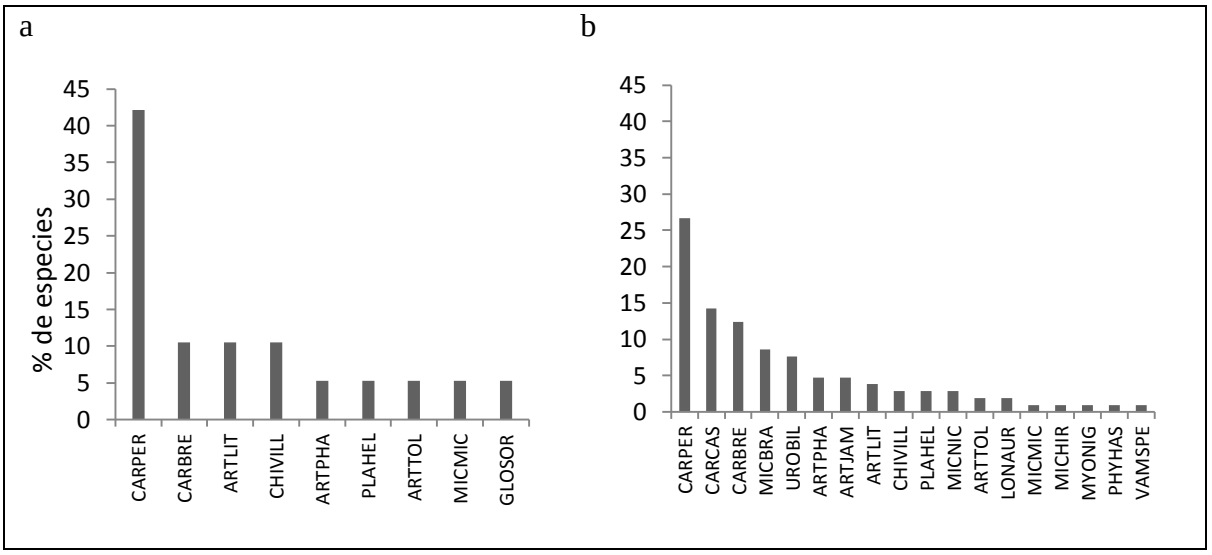

Figura 5. Porcentaje de individuos capturados, por especies de murciélagos encontrados en los dos tipos de bosques. a) Bosque perturbado y b) bosque no perturbado. ARTLIT (Artibeus lituratus), ARTJAM (Artibeus jamaicensis), ARTPHA (Artibeus phaeotis), ARTTOL (Artibeus toltecus), CARBRE (Carollia brevicauda), CARCAS (Carollia castanea), CARPER (Carollia perspicillata), CHIVIL (Chiroderma villosum), PLAHEL (Platyrrhinus helleri), UROBIL (Uroderma bilobatum), LONAUR (Lonchorhina aurita), GLOSOR (Glossophaga soricina), MICMIC (Micronycteris microtis), MICBRA (Micronycteris brachyotis), MICHIR (Micronycteris hirsuta), MICNIC (Micronycteris nicefori), MYONIG (Myotis nigricans), PHYHAS (Phyllostomus hastatus), VAMSPE (Vampyrum spectrum).

Las curvas de rarefacción indican una mayor riqueza de especies a medida que se van capturando murciélagos tanto en el bosque no perturbado como en el bosque perturbado. Hay igualdad de posibilidades de encontrar nuevas especies cuando ambos sitios tienen 19 individuos. Sin embargo, como el esfuerzo es igual en ambos sitios (144 horas/red/sitio) hay mayor probabilidad de encontrar más especies en el bosque no perturbado en comparación al bosque perturbado (Figura 6).

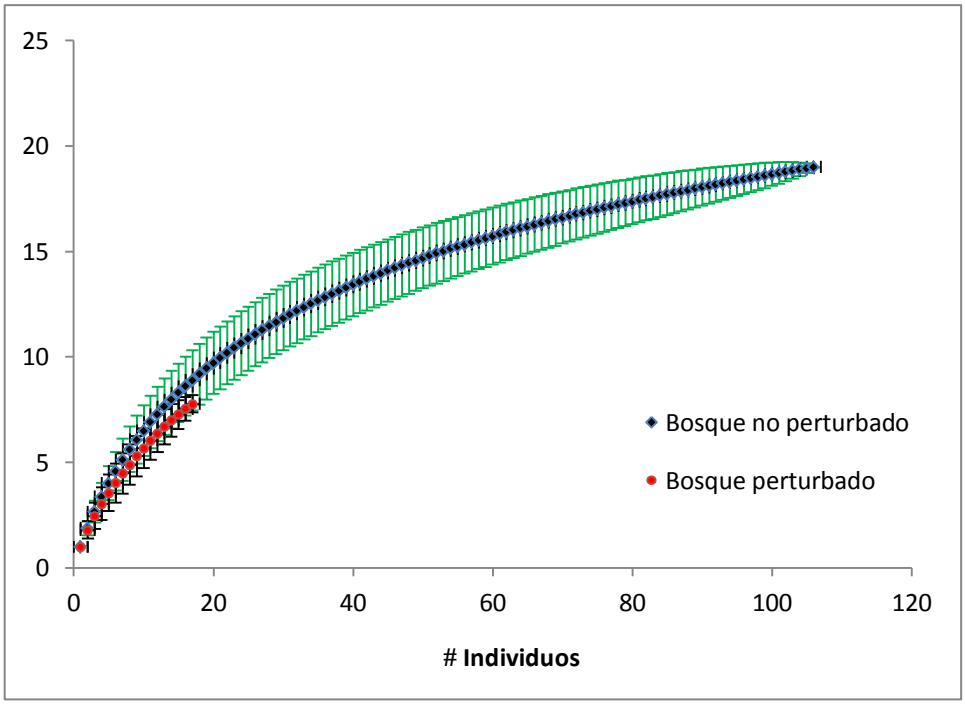

Figura 6. Curva de acumulación de todas las especies de murciélagos encontradas en el bosque perturbado y bosque no perturbado.

Se registraron tres familias de plantas entre las semillas en las muestras de heces de murciélagos; Cecropiaceae, Piperaceae y Moraceae. La especie de semillas de *Cecropia* (87 % del total) fue la que con mayor frecuencia se transportó en ambos tipos de bosques. Las semillas de *Piper* (10 %) y *Ficus* (3 %) solamente fueron encontradas en las heces de murciélagos del bosque no perturbado. Los murciélagos que trasladaron mayor cantidad de semillas en sus heces en los dos tipos de bosques fueron *Carollia perspicillata*, *Carollia brevicauda*, *Carollia castanea*, *Chiroderma villosum* y *Uroderma bilobatum* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Murciélagos frugívoros capturados que transportaban semillas en sus heces, en los dos tipos de bosques.

Especies de murciélagos	**murciélagos con semillas**		**# especies de semillas**
	#	**%**	
Carollia perspicillata	12	44.44	1
Carollia castanea	4	14.82	2
Carollia brevicauda	7	25.92	2
Uroderma bilobatum	1	3.70	1
Chiroderma villosum	2	7.41	2
Artibeus phaeotis	1	3.70	1
Total	**27**	**100**	**3**

4.1.1 Comparación de la diversidad de murciélagos entre bosque perturbado y no perturbado.

Hubo diferencias entre los dos tipos de bosques según riqueza y abundancia de murciélagos en la comunidad general y a nivel de frugívoros. El bosque no perturbado registró mayor riqueza y abundancia, tanto general como de especies frugívoras, que el bosque perturbado (Cuadro 2).

Cuadro 2. Prueba t para medias independientes de la riqueza total de murciélagos en los dos tipos de bosques. S' (riqueza), N (abundancia).

variable	Bosque no perturbado	Bosque perturbado	*t*	*p*
S' total	7.50 ± 5.50 a	2.50 ± 1.10 b	4.77	0.0008
N total	17.50 ± 4.02 a	3.17 ± 0.70 b	3.51	0.0171
S' frugívoros	5.50 ± 1.10 a	2.17 ± 1.37 b	5.20	0.0004
N frugívoros	14.33 ± 3.42 a	2.83 ± 0.70 b	3.29	0.0217

4.2 Relación de las especies de palmas con las comunidades de murciélagos

Se encontró un total de 10 especies de palmas en los dos tipos de bosques. Las especies más dominantes en el bosque perturbado son *Geonoma congesta*, *Reinhardtia gracilis*, *Asterogyne martiana* y *Geonoma deversa*. Las especies más dominantes del bosque no perturbado son *A. martiana*, *Prestoea decurrens*, *G. congesta* y *Bactris hondurensis.* En el bosque perturbado se encontró nueve especies de palmas y mayor abundancia en total, mientras que, en el bosque no perturbado se encontró cuatro especies y menor abundancia (Cuadro 3).

Cuadro 3. Especies y número de individuos de palmas encontrados en los dos tipos de bosques.

Especie	Bosque perturbado		Bosque no perturbado	
	#	%	#	%
Geonoma congesta	333	28.61	33	10.18
Reinhardtia gracilis	292	25.09		
Asterogyne martiana	166	14.26	180	55.5
Geonoma deversa	106	9.11		
Bactris militaris	91	7.82		
Astrocaryum alatum	48	4.12		
Prestoea decurrens	43	3.69	104	32.10
Bactris caudata	42	3.61		
Bactris hondurensis	41	3.52	7	2.16
Calyptrogyne ghiesbreghtiana	2	0.17		
Total de individuos (n)	**1164**		**324**	
Numero Tota de especies (s)	**10**		**4**	

Hubo diferencias significativas entre los tipos de bosques según la riqueza, abundancia e índices de diversidad de Shannon y Simpson para las palmas (Cuadro 4). El bosque no perturbado registró menor número de riqueza, abundancia e índices de Shannon y mayor valor de Simpson con respecto al bosque perturbado (Cuadro 4).

Cuadro 4. Comparación de la riqueza, abundancia y los índices de diversidad de palmas en los dos tipos de bosques según prueba de Wilcoxon. S' (riqueza), N (abundancia).

Variables	No perturbado	Perturbado	W	*p*
S' total	3.17± 0.31b	6.33± 0.80 a	56	0.0057
N total	54.00 ± 21.92 b	194.00 ± 38.55 a	23.5	0.0108
Shannon	0.85± 0.05b	1.42 ± 0.11a	57	0.0039
Simpson	0.48 ± 0.02a	0.30 ± 0.02b	21	0.0039

Se encontró relación entre la riqueza de murciélagos y las características estructurales de las palmas. En sitios donde hay mayor riqueza y diversidad de palmas se espera menor riqueza de murciélagos. En cambio, cuando hay dominancia de ciertas especies de palma la relación con la riqueza de murciélagos es positiva (Cuadro 6). Las características de número de hojas, frutos y altura no tuvieron relación con la riqueza de murciélagos frugívoros.

Cuadro 5. Correlación (Spearman) de la riqueza de murciélagos (transformada a raíz cuadrada) y las características de las comunidades de palmas. S' (riqueza).

Variables	S' de murciélagos	
	r	*p*
S' *palma*	**-0.71**	**0.01**
Shannon palma	**-0.73**	**0.01**
Simpson palma	**0.68**	**0.01**
Nº Hojas Media	-0.26	0.41
Frutos_Suma	-0.44	0.15
Altura	0.14	0.66

4.3 Casetas de murciélagos en palmas y su relación con semillas del bosque

Se encontró 12 palmas con presencia de casetas de murciélagos; las especies de palmas encontradas fue: *Reinhardtia gracilis* (50%) y *Geonoma congesta* (42%) y *Asterogyne martiana* (8%). El 100% de las palmas con casetas de murciélagos se encontraron en el bosque perturbado. Solamente una caseta presentó semillas, encontrándose 13 semillas pertenecientes a la especie *Inga*.

4.4 Grupos funcionales de murciélagos según rasgos biométricos y de preferencia alimentaria

La comunidad de murciélagos se aglomeró en cuatro grupos funcionales según las características biométricas y de tipo de fruto; el grupo uno (murciélagos dispersores de plantas pioneras) se caracterizó por tener especies de murciélagos pequeños que se alimentan de semillas pequeñas del tipo espiga (*Uroderma bilobatum, Carollia castanea y Carollia brevicauda*). En cambio el grupo dos (*Carollia perspicillata y Artibeus toltecus*) se caracterizó por presentar especies medianas que se alimentan de semillas pequeñas del tipo carnoso, bayas y espigas. El grupo tres se caracterizó por tener especies de mayor tamaño que se alimentan de frutos medianos del tipo carnoso y bayas (*Chiroderma villosum, Platyrrhinus helleri* y *Artibeus phaeotis*). Mientras que, el Grupo cuatro se caracterizó por tener especies de murciélagos de tamaño grandes y que se alimentan de semillas de mayor tamaño del tipo baya y carnoso (*Artibeus lituratus y Artibeus jamaicensis*) (Figura 7).

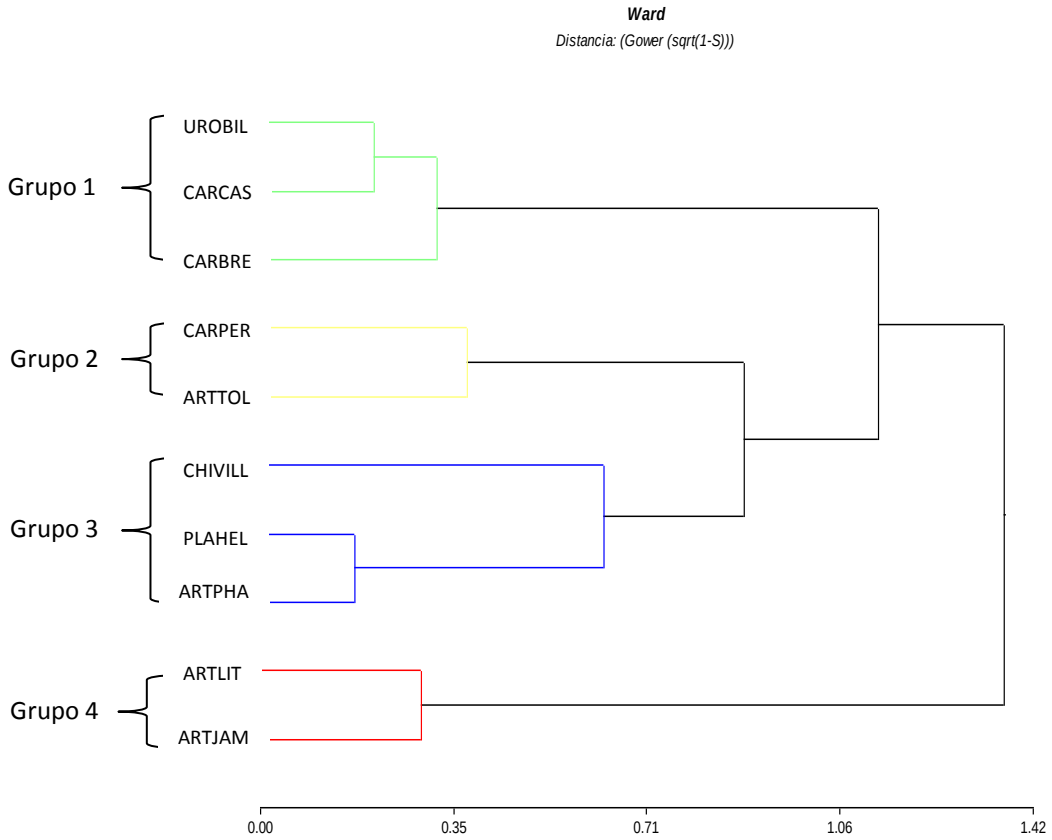

Figura 7. Dendrograma de los grupos funcionales de murciélagos frugívoros según rasgos biométricos y tipo de semillas con que se alimentan. ARTLIT (Artibeus lituratus), ARTJAM (Artibeus jamaicensis), ARTPHA (Artibeus phaeotis), ARTTOL (Artibeus toltecus), CARBRE (Carollia brevicauda), CARCAS (Carollia castanea), CARPER (Carollia perspicillata), PLAHEL (Platyrrhinus helleri), UROBIL (Uroderma bilobatum), CHIVILL *(Chiroderma villosum).*

El eje uno separa al bosque perturbado y el bosque no perturbado según los grupos funcionales de murciélagos en los dos tipos de bosques. Indicando que hay mayor dominancia de grupos funcionales en el bosque no perturbado (R^2 = 0.35, p= 0.001). También, en el bosque perturbado se evidenció una gran variabilidad de grupos funcionales de murciélagos, que estaban presentes en el bosque no perturbado (Figura 8).

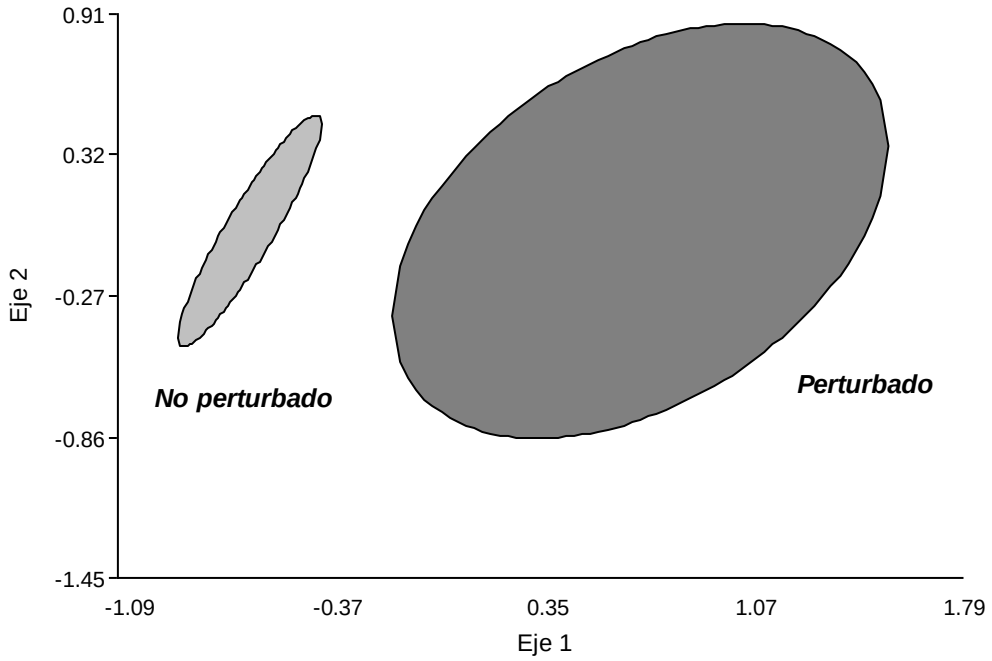

Figura 8. Análisis de ordenación NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling) de los tipos de bosques (perturbado y no perturbado) en función de los grupos funcionales de los murciélagos.

Según la caracterización florística de las parcelas de muestreo se espera que el grupo funcional uno está dispersando especies pioneras como *Cecropia* y *piper*. En cambio, el grupo funcional dos se espera que esté asociada a especies pioneras (*Cecropia sp.*) y de regeneración avanzada (*Miconia sp.*). El grupo funcional tres se espera que esté dispersando especies de árboles de bosques en estado más avanzado (*Hyeronima alchorneoides, Cordia bicolor*). Mientras que, el grupo funcional cuatro se espera que esté dispersando especies de bosques maduros y de semillas de mayor tamaño como (*Dípteryx oleífera, Symphonia globulifera e Inga sp*).

5 Discusión

5.1 Estructura y composición de las comunidades de murciélagos de la RAAN

Las especies de murciélagos dominantes encontrados en los dos tipos de bosques fueron frugívoras, observando a *Carollia perspicillata*, *C. castanea*, *C. brevicauda* y *Artibeus lituratus* con gran abundancia. Estas especies de frugívoras son consideradas por algunos autores como especies generalistas y que se alimenta tanto de frutos de especies pioneras como de bosque maduro, teniendo la cualidad de forrajear en áreas abiertas y áreas de bosques maduros (Lou 2005). Es muy probable que estas especies estén teniendo un impacto muy importante en la dispersión de semillas en el bosque perturbado, por las características alimentarias que estas tienen. Stashko y Kunz (1987) sugieren que los frugívoros como *C. perspicillata y C brevicauda* tienen la tendencia de dispersar semillas en áreas abiertas donde normalmente otros dispersores visitan con menos frecuencia, brindando la posibilidad de dispersar las semillas a grandes distancias fuera del bosque.

Algunos autores han sugerido que las características del hábitat y la disponibilidad de alimentos son importantes para determinar las comunidades de murciélagos. Por ejemplo, estudios realizados por Walsh y Harris (1996), Montero y Sáenz (2008) y Harvey *et al*. (2008) argumentan que los efectos del hábitat son relativamente importantes para explicar los patrones de la diversidad de murciélagos. Esta idea estaría reforzada por los resultados de Alarcón (2006) que encontró que existe una correlación positiva entre la complejidad de la vegetación y la comunidad de murciélagos en un agropaisaje en Costa Rica.

La complejidad vegetal del bosque perturbado puede perjudicar en las capturas de los murciélagos, esto puede ser evidenciado por la tendencia de la curva de rarefacción indicando que el bosque perturbado tiene menor probabilidad de captura. Este resultado podría deberse a que en el bosque perturbado los murciélagos podrían estar volando a mayores alturas y no hayan podido caer en las redes, debido a la alta densidad de marañas. Al no tener una vegetación tan densa de árboles y encontrar espacios abiertos, los murciélagos podrían estarse desplazando con mayor facilidad en una altura mayor a la copa de los árboles presentes en el bosque. Sin embargo, es muy probable que el efecto del huracán Félix este causando un efecto significativo en las poblaciones de murciélagos, afectando sus fuentes de alimentación. Según Levey (1988) las características intrínsecas

de cada hábitat en particular pueden influir en la actividad frugívora de otros animales (Levey 1988). La composición y estructura de la vegetación de cada tipo de bosque podría estar teniendo un efecto diferencial en los frugívoros que atraen (Jordano *et al*. 2004), debido a la diferencia en la riqueza y abundancia de especies de plantas con frutos carnosos que se presentan en el bosque perturbado. Esto a su vez tendría consecuencias en el flujo de semillas dispersadas por los frugívoros hacia dentro y fuera del bosque perturbado y no perturbado.

En muchos de los murciélagos capturados se pudo encontrar traslado de semillas de especies pioneras y de bosques maduros de las familias Cecropiaceae, Piperaceae y Moraceae. Esto podría significar que las especies de murciélagos estarían contribuyendo grandemente a dispersar semillas de estas pocas familias tanto dentro como fuera del bosque. Al encontrar un bosque perturbado y con muchos espacios y claros abiertos, y teniendo en cuenta que los murciélagos se desplazan a distancias más largas y entre espacios abiertos, los resultados de su hábito alimenticio podría sugerir que están teniendo un impacto significativo en la dispersión de las semilla de estas especies y otras posibles especies que no encontramos en nuestros hallazgos.

5.2 Relación de las especies de palmas con las comunidades de murciélagos

El presente estudio demostró que el bosque perturbado presenta mayor diversidad de especies y número de individuos de palmas que en el bosque no perturbado. Esto podría sugerir que las condiciones de alta diversidad de palmas podría brindar mayor cantidad de refugios para los murciélagos, y como consecuencia mayor probabilidad de dejar consigo montículos de semillas bajo las casetas hechas por murciélagos (Melo *et al*. 2009). Sin embargo, se encontraron muy pocas casetas en los dos tipos de bosques, aunque encontramos una alta abundancia de palmas en el bosque perturbado. La falta de caseta bien podría deberse a las bajas poblaciones de murciélagos presentes en el bosque perturbado, los murciélagos no están haciendo casetas porque no están encontrando alimento para consumir en sus comederos temporales. También hay que tomar en cuenta que la estacionalidad de producción de frutos juega un papel importante en la construcción de casetas por los murciélagos, estos construyen más casetas cuando las usan para alimentarse y escapar de sus depredadores, por lo que es probable que al momento de

realizar las capturas no hallan habido suficientes árboles fructificando que provean de alimento a los murciélagos y que en otras estaciones del año si fuera más probable la mayor producción de frutos.

Es posible que la presencia de algunas especies de palmas esté brindando protección a los murciélagos frugívoros presentes en el bosque perturbado. Sin embargo, no se pudo corroborar que la altura y las características de las hojas de las palmas estén teniendo un efecto significativo en la presencia de murciélagos frugívoros. Estos resultados son diferentes a los encontrados por Ruiz (2010) en un bosque huracanado en la RAAS de Nicaragua, donde la presencia de las palmas tenían un efecto positivo en las comunidades de murciélagos y la construcción de casetas, donde dejaban grandes cantidades de semillas al alimentarse debajo de estas casetas. Aunque los resultados de esta investigación no corroboren que la presencia de palmas tenga un efecto positivo en la presencia de murciélagos, es debido que el hallazgo sea pura casualidad y que la relación causa efecto no esté definiendo la presencia de los murciélagos frugívoros.

Es muy probable que las características edáficas y topográficas del bosque perturbado brinden las condiciones favorables para que exista una mayor abundancia de palma. El menor número de especies arbóreas y la presencia de mayor cantidad de claros, podrían estar ayudando para que exista una mayor abundancia y diversidad de palmas, por presentar el sotobosque menor densidad de sombra proveniente de los árboles. Según Levey (1988) las diferencias de los patrones fenológicos y estructurales del bosque en diferentes hábitats generan un mosaico de abundancia de frutos en el paisaje, influyendo directamente sobre los patrones de movimiento y forrajeo de los frugívoros, ya sean aves, murciélagos y mamíferos terrestres, afectando de este modo la diversidad de otras especies tanto animal como vegetal.

Es importante señalar que aunque la riqueza y la diversidad de palmas sean mayores en el bosque perturbado, esto no ha podido mantener mayor cantidad de murciélagos en este hábitat en comparación con el bosque no perturbado. Aunque algunos autores han demostrado que las palmas podrían representar una fuente de refugio para los murciélagos, tanto para alimentarse, descansar, aparearse, control de la temperatura, entre otros, y que presentan una relación muy fuerte con los murciélagos (Filardi y Tewksbury 2004). Es

muy probable que la presencia de palmas y las bajas concentraciones de murciélagos hayan sido afectadas fuertemente por el huracán, este afectó a los árboles existentes donde los murciélagos conseguían su alimento. Es muy probable que las poblaciones de murciélagos encontradas en el bosque perturbado provengan de lugares más alejados que la zona afecta, y que recientemente estén llegando especies al bosque huracanado, siendo atraídos por las árboles remanentes y las especies pioneras de regeneración rápidas como *Cecropias y Piper*.

5.3 Casetas de murciélagos en palmas y su relación con semillas del bosque

Es probable que los murciélagos tengan requerimientos específicos para construir sus tiendas, por ejemplo, no solo escogen las especies, forma de la hoja y el tamaño de las palmas, sino que también seleccionan el micro hábitat que la rodea (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Las incidencias de casetas de murciélagos encontradas en el bosque perturbado podría evidenciar que los murciélagos están usando estas casetas para la dispersión de semillas, propiciando no solo la dispersión primaria sino que también la dispersión secundaria por roedores pequeños, estos llegan donde están las semillas agrupadas dejadas por los murciélagos y las entierran en otros sitios más alejados, muchos de las cuales son olvidadas. Algunos estudios han demostrado que el hecho de que las semillas sean llevadas lejos del árbol madre por agentes dispersores, aumenta su probabilidad de establecimiento y de regeneración de la especie.

El registro de semillas de *Inga* en el estudio evidencia que los murciélagos si están moviendo semillas de especies arbóreas de interés comercial, al igual que el registro de especies de árboles que dependen de los murciélagos para dispersar las semillas. De igual modo, es evidente que las casetas presentes en el bosque perturbado sí están sirviendo como refugios o comederos para los murciélagos y que están dispersando semilla de especies arbóreas. Sin embargo, es probable que por las bajas poblaciones de murciélagos presentes en el bosque perturbado, las casetas de murciélagos estén distribuidas a mayores distancias unas entre otras y que en el área de muestreo no haya sido suficiente para encontrar mayor cantidad de casetas.

Las semillas que están siendo dispersadas por los murciélagos podrían provenir de

los árboles semilleros remanentes después del paso del huracán, siendo los murciélagos que están desplazando las semillas a lugares más lejanos de los arboles progenitores. Aunque, en los resultados solo se encontraron que los murciélagos están dispersando semillas de especies de sucesión primaria y secundaria, no se debe descartar que pudieran estar dispersando semillas de otras especies no encontradas en nuestros los hallazgos. También, es probable que los murciélagos que están dispersando semillas, están llevando las semillas desde lugares más lejanos al bosque perturbado, siendo los arboles remanentes que están a varios kilómetros estar proveyendo de alimento a los murciélagos, ya que los arboles presentes en el bosque perturbado aún no estaban en estado de fructificación.

5.4 Grupos funcionales de murciélagos según rasgos biométricos y de preferencia alimentaria

Las especies de murciélagos de tamaño grande como *Artibeus lituratus y Artibeus jamaicensis*, fueron encontrados con mayor frecuencia en el bosque no perturbado. Así mismo, las especies de tamaño pequeño como *Carollia castanea* y *Uroderma bilobatum* (por mencionar algunos) se encontraron con mucha frecuencia en el bosque perturbado y fueron las de características predominante en este tipo de bosque. Esto podría sugerirnos que las especies de murciélagos pequeños estarían dispersando semillas de tamaños pequeños, que son las que están más relacionadas con sus características. Algunas especies de murciélagos pequeños se encontraron con semillas de *Piper* y *Cecropia* en sus heces, reforzando la idea de que estos son los que están transportando muchas de las semillas pequeñas de especies arbóreas pioneras en el bosque perturbado.

Es importante señalar que las especies de murciélagos de tamaño pequeño son los que mayormente pudimos capturar en el bosque perturbado. Schulze *et al.* (2000) señala que la proporción entre murciélagos frugívoros pequeños y grandes muestra el grado de perturbación de un área, siendo en áreas perturbadas las que presentan mayor número de especies de tamaño pequeño. Sin embargo, aunque hayamos encontrado que la abundancia de murciélagos de tamaño pequeño es mayor en ambos tipos de bosques, se encontró mayor abundancia de grupos funcionales de murciélagos en el bosque perturbado en comparación al bosque no perturbado.

Así mismo, Schulze *et al.* (2000) señala que las diferencias en el número de capturas

de murciélagos capturados entre hábitats perturbados y no perturbados puede deberse a los hábitos alimenticios de los murciélagos. Las especies como *Artibeus* (tamaño corporal grande) frecuentemente utilizan un mayor número de especies arbóreas como alimento, pudiendo explicar la alta frecuencia de capturas en las comunidades vegetales con dosel desarrollado como en bosque maduros o no perturbado (Lou 2007).

Muchas de las especies de murciélagos están relacionadas con las fuentes de alimentos que se encuentran en su entorno, lo que llevarían a constituir una comunidad dependiendo de la cantidad y el tipo de alimento que se encuentra en el bosque. Es de gran importancia considerar que si hay un gran rango de tipos de frutos de los cuales los murciélagos se alimentan y dispersan sus semillas, las especies arbóreas (en distintas etapas de sucesión del bosque) estarían siendo fuertemente beneficiadas. Las especies de importancia forestal en los bosques estudiados, están dentro de algunas de las que se alimentan los murciélagos como *Hyerinima alchorneoides*, *Symphonia globulifera*, entre otras.

Siendo que las especies de murciélagos están dispersando especies arbóreas de interés forestal y que se pudieron encontrar en el bosque perturbado, es de considerar con más énfasis la participación directa de los murciélagos y sus comportamientos alimenticios a la hora de proponer un manejo adecuado del bosque, así como de todos los factores que involucran a sus actividades.

5.5 Manejo del bosque perturbado

El plan de manejo forestal es considerado una herramienta de planificación a largo y mediano plazo, en donde se establecen las directrices para el uso, manejo y protección del bosque de forma sostenible, con el fin de generar ingresos económicos a las comunidades o propietarios (Valerio 1995, Hutchinson 1993). La silvicultura, es la manipulación del bosque a partir del conocimiento que se tiene de las características e historia de la vegetación, considerando que se cultiva o se maneja para llevarlo a un estado deseado que le permita a su propietario obtener una producción mejorada y continua de bienes y servicios deseados (Louman 2002). Esto se logra, realizando en el bosque de interés una serie de actividades que buscan favorecer ciertos árboles y eliminar otros, de tal

forma que se obtiene un bosque con ciertas características definidas, como por ejemplo un bosque con mayor proporción de árboles comerciales. Sin embargo, hay que considerar que estas aplicaciones no garantizan el rendimiento sostenido del bosque (Wadsworth 2000). La mayoría de las técnicas silviculturales consisten en la corta de los árboles sin interés comercial, garantizando un mejor desarrollo de los árboles de utilidad para futuras cosechas (Hutchinson 1993). Así mismo, estos tratamientos silviculturales deben ser aplicados cuidadosamente para no correr el riesgo de disminuir la diversidad y estabilidad del bosque (Valerio y Salas 1998).

Una de las actividades productivas de varias comunidades de la RAAN, es el aprovechamiento forestal del bosque latifoliado. Desde los años 70´s ya se viene aprovechando el recurso forestal en varias regiones, teniendo un incremento de esta actividad en los últimos años. Antes del paso del huracán Félix los planes de manejo establecidos en varias comunidades de la RAAN (2005-2006) tenían provisto el aprovechamiento de varias especies maderables, de las cuales las mayoría quedaron en el suelo luego del paso del huracán, siendo algunas de estas especies la Caoba (*Swietenia macrophylla*), Cedro Macho (*Carapa guianensis*), Guapinol (*Hymenaea courbaril*), Santa María (*Calophyllum brasiliense*), Guayabo Negro (*Terminalia sp*.) Nancitón (*Hyeronima alchorneoides*), Leche maría (*Symphonia globulifera*), Sebo (*Virola sebifera*), Mora (*Vatairea lundellii*), Coyote (*Tabebuia guayacan*), Cortez (*Platymiscium sp*), Coralillo (*Ormosia sp.),* Ojoche (*Brosimum terrabanum*), entre otros. Los planes de manejo propuestos en años anteriores nos brindan un panorama general sobre el potencial productivo con que cuenta la región y las comunidades.

La comunidad de Santa Clara es dueña de un área de bosque latifoliado de aproximadamente 7.500 ha (MASANGNI 2010), la cual presenta un historial de varias intervenciones en el pasado. En la década de los 70´s se estuvo extrayendo látex de tuno y chicle, procesando la materia prima en una planta procesadora ubicada en el municipio de Waspán. En los años de 2000-2005 el bosque de la comunidad estuvo bajo aprovechamiento selectivo de especies comerciales por parte de la Empresa AMERINICA, que operaba en la comunidad Awastigni y tenía un convenio con la comunidad de Santa Clara, donde se beneficiaba de forma indirecta. Así mismo, en los años previos al paso del huracán Félix, los habitantes de la comunidad Santa Clara realizaban prácticas de

aprovechamientos selectivos de madera de Caoba (*Swietenia macrophylla*) y Cedro Real (*Cedrela fissilis*), también obtenían del bosque otros productos maderables y no maderables para su consumo (frutos, semillas, leña, carbón, plantas medicinales).

Después del paso del huracán Félix, la comunidad Santa Clara se organizó para implementar un plan de aprovechamiento forestal (PAF) y aprovechar la madera caída que había sido afectada por el huracán. Sin embargo, el volumen extraído por la comunidad a través de PAF en el bosque afectado fue muy bajo respecto al volumen disponible, debido a la complejidad en el sistema de extracción y la falta de maquinaria y equipo adecuado para su aprovechamiento. Según resultados obtenidos por Sánchez (2011) después del paso del huracán Félix, son tres los comportamientos que presentan las especies: resistencia en pie (*Carapa guianensis, Hirtella triandra y Zuelania guidonia*), reclutamiento de regeneración (*Calophyllum brasiliense, Symphonia globulifera, Vochysia ferruginea y Vochysia guatemalensis*) y rebrote (*Zuelania guidonia y Terminalia amazonia*). Así mismo, se encontraron especies como *Virola koschnyi, Brosimun alicastrum, Hymenaea courbaril* y *Hyeronima alchornoeoides,* que presentaron muy baja abundancia tanto de regeneración como de árboles remanentes.

Resultados obtenidos en esta investigación podrían sugerir que los murciélagos podrían estar teniendo influencia en la regeneración de algunas especies forestales que son de interés para la comunidad y que presentan una baja abundancia en el bosque afectado, como *Hyeronima alchornoeoides* y *Virola koschnyi*, estos árboles se pudieron observar en el bosque perturbado en lugares más alejados en donde se realizaron los muestreos de las poblaciones de murciélagos. Por consiguiente, los murciélagos estarían dispersando las semillas provenientes de árboles semilleros que quedaron después del paso del huracán y que se encuentran en áreas cercanas al bosque afectado. Sin embargo, aunque no se encontró semillas trasladadas por murciélagos de las especies *H. alchornoeoides y V. koschnyi*, si se encontró la presencia de especies de murciélagos que dispersan estas semillas, aunque en cantidades muy reducidas).

Otro hallazgo importante que hay que considerar son las altas poblaciones de palmas encontradas en el bosque perturbado. Esto nos podría sugerir que las palmas están brindando refugios a los murciélagos dispersores de semillas, que podrían estar llegando

desde los bosques que no fueron tan afectados por el huracán, ayudando a aumentar la presencia en la población de estas especies en el bosque afectado, ya que son usadas muy comúnmente para el apareamiento y como refugios.

El bosque huracanado nos brinda la oportunidad de realizar actividades de manejo con miras de aprovechar áreas de recurso forestal y disponer de áreas para su recuperación y conservación, considerando objetivos claros y una planificación eficaz acorde con las costumbres, necesidades y capacidades de la comunidad. Por esto, y con base en los resultados obtenidos en la presente investigación, se propone implementar un modelo de manejo forestal que tome en cuenta las especies de interés comercial y/o de uso local, en busca de generar mayores beneficios económicos a la comunidad, que mantenga las poblaciones de palmas encontradas en el sotobosque (como *Reinhardtia gracilis*, *Prestoea decurrens*, entre otras), y proteja las poblaciones de murciélagos presentes en el bosque perturbado.

El bosque de la comunidad antes del paso del huracán presentaba una distribución diamétrica que seguía la tendencia de L o J invertida característica de bosques discetáneos, con muchos individuos en las clases diamétricas inferiores, y pocos individuos en las clases diamétricas mayores; sobre el que se proponía implementar un sistema de manejo policíclico que mantuviera la estructura disetánea del bosque. Sin embargo, debido a la afectación causada por el paso del huracán Félix, generando grandes espacios abiertos, se pensaría que el sistema más adecuado de manejo para el bosque en estas condiciones sería con base en un sistema monocíclico, a través del cual se busca mantener la estructura coetánea generada por la perturbación, dando prioridad a los individuos de las especies de interés para la comunidad, en la misma edad o tamaño.

Cualquiera de los dos sistemas puede ser implementado en el bosque de la comunidad de Santa Clara, sin embargo la decisión de cual sistema implementar debe responder a lo que se quiere o espera tener a largo plazo: ¿un bosque igual al que se tenía antes del paso del huracán, con alta riqueza y diversidad de especies? O ¿un bosque de composición y estructura diferente y más simple, aprovechando el efecto causado por el huracán? La elección del sistema propuesto considera no solo aspectos ecológicos para el

manejo, sino también aspectos de mercado y costos de implementación que se detallan en el siguiente cuadro (Cuadro 6).

Cuadro 6. Aspectos técnicos y ecológicos, de mercado y costos de operación que caracterizan a los sistemas discetáneos y coetáneos.

Sistema discetáneo	Sistema coetáneo
Aspectos técnicos y ecológicos	
Escasa existencia de regeneración pequeña y/o condiciones para favorecer establecimiento de especies deseadas no son bien conocidas.	Hay regeneración en abundancia, o se sabe cómo establecerla.
Regeneración establecida (>10cm dap) abundante, asegura próxima cosecha.	No hay clases de tamaños intermedios de árboles de especies deseables.
Distribución diamétrica continua del número de árboles de especies a manejar (J invertida), que indica proceso de regeneración continua en escala pequeña.	Distribución diamétrica bimodal o discontinua de especies a manejar, que indica regeneración periódica a menudo relacionada con disturbios fuertes, infrecuentes.
Muchas especies heliófitas durables y esciófitas.	Relativamente pocas especies, y/o dominancia de pocas especies, las cuales son comerciales y heliófitas (efímeras o durables).
Manejo complicado por interacciones entre especies y entre individuos de diferentes tamaños de la misma especie. Requiere personal capacitado.	Manejo menos complejo: menos especies y solo una o dos clases de tamaño en el mismo rodal. No requiere personal de campo tan capacitado.
Manejo imita disturbios frecuentes en escala pequeña. Mayores oportunidades para conservar biodiversidad.	Manejo imita disturbios infrecuentes a escala mayor. Diversidad menor.
Aspectos de mercado	
Se necesita solamente fustes de tamaño largos.	Se puede comercializar madera de todos los tamaños.
Beneficios indirectos importante dentro de los objetivos (p. ej. almacenamiento de	En bosques primarios el riesgo de perder potencial de rendir servicios ambientales

CO_2, protección de agua y suelo). Aprovechamiento potencial de recursos no maderables.	es mayor que en sistemas policíclico. En bosques secundarios (< 10 ha y alejados de cursos de agua) este riesgo es menor.
Costos de operación y riesgos	
Costos de extracción muy alto por m^3.	Costo menor por m^3, aunque más alto por ha.
Producción baja por ha: en Malesia lograron hasta 4 m^3/año/ha, pero normalmente se esperan incrementos de 0,5 hasta 1-2 m^3/año/ha con la aplicación de tratamientos silviculturales.	La relativamente alta producción (crecimiento volumétrico) por ha por año favorece este sistema en áreas donde el valor de la tierra es alto.
Costo de domesticación del bosque relativamente bajo.	Costo alto de conversión del bosque
Ingresos a intervalos de 20 a 40 años. Inversión inicial variable.	Periodo muy largo entre ingresos sucesivos (mayor a 40 años); inversión inicial alta. Mayor riesgo de perder bosque (e inversión) antes de llegar a la madurez, ya sea por razones naturales (incendios, vientos, plagas) o antropogénicos (cambio de uso). La posibilidad de comercializar especies de crecimiento rápido puede reducir esta desventaja, y hasta favorecer sistemas monocíclicos sobre sistemas policíclico.
Recomendable cuando no hay seguridad en realización de actividades silviculturales después del aprovechamiento, porque depende en gran parte de los procesos naturales, los cuales se mantienen en el bosque remanente.	Riesgo de baja producción porque depende directamente del establecimiento de nueva regeneración, y requiere una inversión relativamente alta al comienzo del ciclo.

Teniendo en cuenta las características del área afectada, junto con algunas implicaciones ecológicas y económicas que podrían afectar el bosque, es aconsejable implementar un sistema policíclico, que nos acerque a un modelo discetáneo parecido al que se encontraba en el bosque antes de la perturbación. Este sistema estaría acompañado de prácticas silviculturales como el enriquecimiento de especies deseables, cuidando que la intensidad del enriquecimiento y las medidas silviculturales no propicie la conversión del bosque en un sistema monocíclico. La práctica del enriquecimiento vendría a darse a través del método individual o en grupo, plantando semillas y plántulas en los claros causados por la perturbación. Este método no requiere tanta inversión adicional ya que no se incurre a abrir trochas para el enriquecimiento, sino que se aprovecharían los claros ya presentes, además que se involucraría fuertemente a la comunidad. Así mismo, el seguimiento de las plántulas a través de la liberación, nos permitiría el crecimiento y desarrollo adecuado de las especies deseadas, tomando en cuenta no dañar a los arboles semilleros ni afectar a las poblaciones de palmas presentes en el sotobosque.

Entre las especies que se proponen para realizar un mayor esfuerzo de enriquecimiento son la *Hyeronima alchorneoides*, *Cordia bicolor*, *Simarouba amara*, *Carapa guianensis* y *Swietenia macrophylla.* Estas especies son de alto valor comercial y son nativas en varias zonas de la RAAN, además según Sánchez (2011) la *C. guianensis y S. macrophylla* son especies muy resistentes a cambios bruscos en el ecosistema como los huracanes. El enriquecimiento vendría a darse combinando varias de estas especies dispuestas en líneas de manejo ubicadas en el bosque y tacotales, también utilizando los claros más evidentes, además considerando el no perjudicar a las poblaciones de palmas del sotobosque y árboles semilleros remanentes.

La combinación de diferentes especies para el enriquecimiento, podrían generar condiciones distintas de sombra y acumulación de hojarasca, determinantes para el reclutamiento de individuos en el ecosistema. El reclutamiento de las especies que lleguen a un estado avanzado de edad y que puedan servir como semilleros, serían los promotoras de la restauración del bosque perturbado influyendo en las diferentes etapas de sucesión (colonización, establecimiento, crecimiento y sobrevivencia) (Montagnini *et al.* 2002). Las especies como *Hyeronima alchorneoides* es una especie de madera densa y de lento crecimiento, pudiendo requerir un poco más de tiempo para su desarrollo, en comparación

a *Simarouba amara*, que es de más rápido crecimiento, pudiendo proporcionar la oportunidad de aprovechar este recurso en un tiempo menos prolongado. Ambas especies dependen mucho de los murciélagos para su diseminación, representando una buena fuente de alimento para estos vertebrados. Así mismo, las otras especies propuestas, aunque sean dispersadas por viento y otros mamíferos (en el caso de *Carapa guianensis*), podrían mejorar los procesos de recuperación de la biodiversidad y potenciar un alto valor comercial al bosque en un tiempo menos considerable que las especies de crecimiento lento.

El sistema policíclico propuesto podría brindar la oportunidad de requerir menos inversión inicial, significando menos riesgos financiero y ecológico, además nos permitiría obtener ingresos en un periodo menos prolongado (entre 20-40 años aproximadamente), aunque menor por unidad de áreas que los sistemas monocíclicos. Entre los beneficios indirectos que se pueden conseguir a través de este sistema, seria aprovechar especies no maderables, resultando ser potenciales fuentes de ingresos para la comunidad. La recuperación del bosque se da durante el periodo entre dos aprovechamientos, teniendo en cuenta realizar actividades de impacto reducidos para no afectar mucho las poblaciones vegetativas y a los vertebrados que habitan en él.

También, un manejo adecuado del bosque implica implementar actividades de monitoreo y control sobre el estado de las especies deseadas, a través del plan de manejo comunitario instaurado en la comunidad Santa Clara. Las parcelas de monitoreo brindan un buen panorama sobre la taza de regeneración del bosque, brindando información sobre la efectividad de las acciones realizadas durante las actividades silviculturales y los posibles cambios que se podrían proponer para mejorar el crecimiento poblacional de estas especies.

El desarrollo de un proceso de aprovechamiento forestal comunitario de bajo impacto y con alto valor agregado, se debe llevar en conjunto con actividades realizadas a través de alianzas con empresas PYMEs (madera para muebles) de la región y de otras partes del país, así como la contratación de servicios de empresas privadas para las operaciones de extracción y transformación de productos forestales. Además, se debe fortalecer las debilidades de las empresas forestales comunitarias instauradas, que se han

venido implementando desde varios años en estas comunidades y que han logrado apoyar a algunas comunidades de la región.

6 CONCLUSIÓN

- En general el bosque perturbado cuenta con comunidades de murciélagos diferentes a las presentadas en los bosques no perturbados, encontrando mayor cantidad de individuos en el bosque no perturbado. Es evidente la dominancia del gremio frugívoro, indicando que son las especies que mayormente están interactuando en la dinámica de regeneración de ambos bosques a través de la dispersión de semillas.

- El impacto del huracán ha perjudicado fuertemente a las poblaciones de murciélagos en el bosque perturbado, ocasionando una menor abundancia de individuos. Las poblaciones de murciélagos que estaban en el bosque fueron diezmadas por el huracán, ocasionando que las poblaciones de murciélagos hallados en este ecosistema, sean las que sobrevivieron. Además, hay que considerar que otros individuos de murciélagos podrían estar llegando de bosques más alejados y que no fueron afectados fuertemente por el huracán.

- Las altas abundancias de palmas encontradas en el bosque perturbado no demostró ninguna relación causa efecto con las comunidades de murciélagos encontrados. Esto debido probablemente a que muchas de las especies de árboles de los cuales se alimentan los murciélagos, no estaban fructificando en la época de visita al bosque. Según la literatura se ha encontrado que la fructificación de diferentes frutos en el bosque brinda mayores cantidad de alimento a los murciélagos y por consiguiente, mayor probabilidad de construir casetas usadas como comedero. Propiciando así un mayor reclutamiento de plántulas de diferentes especies fustales.

- Las actividades alimenticias de los murciélagos frugívoros encontradas en ambos tipos de bosques, están influyendo fuertemente en la dispersión de muchas especies arbóreas. Se pudo encontrar una mayor cantidad de semillas removidas transportadas por murciélagos pequeños, y en un menor grado por murciélagos grandes. También, se encontró evidencia de que algunas especies de murciélagos están dispersando semillas de interés forestal y ecológico. Las heces de muchos de

los murciélagos contenían varias especies de semillas, poniendo en manifiesto la gran importancia que estos agentes dispersores tienen en el ecosistema del bosque, y sobre todo en el bosque perturbado.

7 RECOMENDACIONES

- Se recomienda como iniciativa para el manejo y la conservación de los bosques perturbados, apropiarse del conocimiento necesario sobre los procesos de dispersión de semillas y el funcionamiento de los murciélagos, para orientar programas de manejo y recuperación del bosque, teniendo como base los conocimientos científicos y forestales.

- Es recomendable proteger las especies de árboles semilleros en el bosque perturbado, para garantizar que los murciélagos cuenten con suficiente alimento para mantener la población, además de proteger las palmas que son utilizados como refugios temporales por murciélagos.

- Se recomienda realizar un plan estratégico de acción participativa, con miras a establecer objetivos claros, claves para proteger y manejar a largo plazo el bosque perturbado de la comunidad Santa Clara, que está en etapa de recuperación y que al mismo tiempo, está amenazada por el avance de la frontera agrícola y ganadera procedentes de los asentamientos mestizos.

- Se recomienda ampliar el estudio de los murciélagos, teniendo en cuenta un mayor rango de estacionalidad y mayor esfuerzo de muestreo en diferentes épocas del año y lugares. Esto con el fin de poder tener un mejor panorama sobre el grado de actuación que los murciélagos están teniendo en la dinámica de dispersión de las semillas del bosque perturbado y las especies que están dispersando.

8 BIBLIOGRAFÍA

Aizen, MA; Vázquez, DP; Smith-Ramírez, C. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. Revista Chilena de Historia Natural 75:79-97.

Alarcón, LD. 2005. Evaluación de la composición de murciélagos phyllostómidos (orden chiroptera) en un agropaisaje húmedo tropical, Costa Rica: el papel de la cobertura arbórea y de la estructura del paisaje. Tesis de Mag. SC Universidad Nacional Autónoma de Costa Rica, Heredia, CR:94.

Aizen, MA. 2007. Enfoques en el estudio de la reproducion sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. Ecologia Austral 17:7-19.

Arita, HT. 1990. Noseleaf morphology and ecological correlates in Phyllostomid bats. Mammalsociety 1:36-47.

Bates, C. 1929. Efectos del huracan del 13 de septiembre en distintos arboles. Revista Agricola Puerto Rico 23:113-117.

Baev, PV; Penev, LD. 1995. BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Pensot, Sofia-Moscow Version 5.1:57.

Basnet, K. 1993. Recovery of a tropical rain forest after hurricane damage. Vegetatio 109:1-4.

Bates, C. 1929. Efectos del huracan del 13 de septiembre en distintos arboles. Revista Agricola Puerto Rico 23:113-117.

Bascopé, SS. 2010. Aspectos socioeconómicos del modelo de foresteria comunitaria post-Huracán Félix en la Región Autónoma del Atlántico Norte - RAAN, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, CR.:148.

Blake, TJ. 1983. Coppice systems for short-rotation intensive forestry: the influence of cultural, seasonal, and plant factors. Australian Forest Research 13:279-291.

Bawa, KS. 1990. Do mutualism matter? assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. . Philosophical Transaction of the Royal Society of London B Biological Sciences 344:83-90.

Boucher, D; Vandermeer, J; Granzow de la Cerda, I; Mallona, MA; Perfecto, I; Zamora, N. 2000. Post-agriculture versus post-hurricane succession in southeastern Nicaragua rain forest. Plant Ecology 00:1-7.

Boucher, DH; Vandermeer, JH; Zamora, N. 1990. Constrasting hurricne damage in tropical rain forest and pine forest. Ecology 7(5):5.

Bonaccorso, FJ. 1979. Foraging and reproductive ecolgy in a Panamanian bat community. Biological Science 4(359-408).

Bonaccorso, FJ; Gush, TH. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomids fruit bats: an experimental study. Journal of Animal Ecology 56(907-920).

Blake, TJ. 1983. Coppice systems for short-rotation intensive forestry: the influence of cultural, seasonal, and plant factors. Australian Forest Research 13:279-291.

Carrillo-Bastos, A; Elizalde-Rendón, E; Terrescano Valle, N; Florez Ortiz, G. 2008. Adaptación ante disturbios naturales, manglar de Puertos Morelos, Quintana Roo, México. Foresta Veracruzana 1(1):31-38.

CEPAL; PNUD. 2008. Impacto del huracan Félix en la Región Autónoma del Atlántico Norte y de las lluvias torrenciales en el noroeste de Nicaragua. Informe LC/Mex/L.860:3-50.

Connell, H; Slatyer, R. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stabilitiy and organization. American Naturalist 111:1119-1144.

CRAAN (Consejo Regional Autónomo Atlántico Norte) 2004. Estrategia de desarrollo forestal. Región Autónoma del Atlántico Norte, Managua, NI:56.

Cheke, AS; Navakorn, W; Yankoses, C. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secundary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northem Thailand. Biotropica 11:88-95.

Delling, JW; Tanner, VJ. 1995. An experimental study of regeneration on landslides in montane rain forest in Jamaica. Journal Ecology 83:55-65.

Diaz, S; Cabido, M; Casanoves, F. 2001. Plant funsional traits and enviromental filters at a regional scale. Journal of vegetation science 9:113-115.

Estrada-Villegas, S; Pérez-Torres, J; Stevenson, P. 2007. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. Ecotropicos 20(1):1-14.

Filardi, CE; Tewksbury, J. 2004. Ground-foraging palm cockatoos (*Probosciger aterrimus*) in lowland New Guinea: fruit flesh as a directed deterrent to seed predation? Journal of Tropical Ecology 21:355-361.

Fleming, TH. 1981. Fecundity, fruiting patterns and seed dispersal in Piper amalogo (Piperaceae), bat-dispresed tropical shrub. Oecologia 51:42-46.

Fleming, TH; Heithaus, ER. 1981. Frugivoruos bats, seed shadows, and the structure of the tropical forest. Biotropica 13:45-50.

Fleming, TH. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, Genus Carollia (Phyllostomidae). Journal of Mammalogy 72(3):493-501.

Gaona, PO. 1997. Dispersion de semillas y habitos alimenticios de murcielagos fruívoros en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis, Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autonmoa de Mexico, Mexico, D.F:51.

Gadow, Kv; Orois, SS; Calderón, OA. 2994. Manejo forestal con bases científicas. Madera y Bosques 10(2):3-16.

Galindo, G, J. 1998. Dispersion de semillas por murcielagos: su importancia en la conservacion y regeneracion del bosque tropical. Acta Zoológica Mexico 73:57-74.

Guariguata, M. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Turrialba, Costa Rica. Serie Técnica. Informe técnico (304):25-26.

Guevara, S; Meave, J; Moreno, PC; Laborde, J; Castillo, S. 1994. Vegetacion y flora de potreros en la sierra de los Tuxtlas, Mexico. Acta Botánica Mexicana 28(1-27).

Harvey, CA; Montero, J; Sáenz, JC. 2008. Conservación de la biodiversidad en agropaisajes de Mesoamérica: ¿Qué hemos aprendido y que nos falta conocer? In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INbio Heredia, CR:579-600.

Hensenl, P; Proffitt, CE. 2002. Hurricane Mitch: acute impacts on mangrove forest structure and an evaluation of recovery frajectories: executive summary. USGS Open File Report 03-182:25.

Hopkins, MS; Graham, AW. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. Biotropica 15:90-99.

Howe, H; Smaliwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann Rev. Ecol. Syst 13:201-205.

Hoganson, H.M. y Rose, D.W. 1984. A simlation approach for optimal timber management scheduling. For. Sci. 30 (1):200-238.

Huston, M. 1994. Biological diversity the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press N.Y.:215-216.

Hutchinson, J. 1993. Silvicultura y manejo en un bosque secundario tropical: Caso Pérez Seldón, CR. Revista Forestal Centroamericana. 2:13-18.

Janzen, D; Miller, J; Hackforth-Jones, C; Pond, K; Hooper, D. 1976. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine (Leguminosae). Ecology 57(1068-1075).

Jordano, P; Pulido, F; Arroyo, J; García-Castaño, JL; García-Fayos, P. 2004. Procesos de limitación demográfica. Ecologia del bosque mediterráneo en un mundo cambiante:229–248.

Kalko, EKV; Herre, EA; Handley Jr, CO. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. Journal of Biogeography 23(4):565-576.

Kreimann, R; Mairean, E; Ocampo, JC; Ulloa, T; Rodriguez, F. 2010. Extracción de madera caida posterior al huracán Félix: una sistematización de dos experiencias en la RAAN. Nitlapan. Managua 86 p. (32).

Knight, DH. 1975. A phytosocialogical analysis of especies-rich tropical forest on Barrow Colorado Island, Panama. Ecological Monographs 45:259-284.

Kunz, T. 1982. Roosting ecology of bats. Ecology of bats:1-55.

Levey, DJ. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. Ecology 69:113-122.

Lou, S. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murcielagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. Acta Zoológica Mexico 21(001):83-94.

Lou, S. 2007. Dinamica de dispersión de murciélagos frugívoros en el paisaje fragmentado del Biotopo Chocón Machacas, Livingston, Izabal. Informe del Proyecto FODECYT Nº 21-03:01-62.

Louman, B; Stoian, D. Manejo forestal sostenible en Ámerica Latina: ¿Economicamente viable o una utopia?. Revista Forestal Centroamericana 39/40: 25-32.

Maass, SF; Regil Garcia, HH; Benjamín Ordoñez, J-A. 2006. Dinámica de perturbación-Recuperación de las zonas forestales en el parque nacional Nevado de Toluca. Madera y Bosques 12(001):17-28.

Magurran, JA; Chao, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press New Jersey(179).

Martinez-Ramos, M; Soto-Castro, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain-forest. Vegetatio 108:299-318.

Marí E. 1997. Nicaragua, potencialidades y limitaciones de sus territorios. Ministerio de Agricultura y Ganaderia. Nicaragua. 180.

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

Melo, FP; Rodriguez-Herrera, B; Chazdon, RL; Medellin, RA; Ceballos, GG. 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a neotropical fores. Biotropica 41(6):737-743.

Miranda, M. 2009. Memoria del impacto social y ambiental del huracán Félix. WANI 58:16-21.

Montagnini, F; Ugalde, L; Kanninen, M. 2002. Plantaciones forestales en Costa Rica y Nicaragua: comporamiento de las especies y preferncias de los productores. Revista Forestal Centroamericana (CR) 38: 59-66.

Morrison, D, W. 1978. Influence of habitat on the foraging distance of the fruit bat, Artibeus jamaicensis. Mammalsociety 59:622-624.

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

Orians, GH. 1982. The influence of tree-falls in tropical forest on tree species richness. Tropical Ecology 23:255-279.

Orozco Zamora, C; Montagnini, F. 2007. Lluvia de semillas y sus agentes dispersores en plantaciones forestales de nueve especies nativas en parcelas puras y mixtas en la Estacion Biologia la Selva, Costa Rica. Recursos Naturales y Ambiente 49-50:131-140.

Olea-Wagner, A; Lorenzo, C; Naranjo, E; Ortiz, D; León-Paniagua, L. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera Phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 78:191-200.

Prada S.A. 2002. Plan operativo anual El Cascal. Rosita. Nicaragua.

Putz, F; Coley, K; Montalvo, A; Aiello, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. Revue canadienne de recherche forestière 13:1011-1020.

Putz, F; Appanah, S. 1987. Buried seeds, newly dispersal sed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. Biotropica 19(326-333).

Peet, RK. 1974. The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology Systematics 5:285-307.

Pla, L. 2003. Confidence intervals for alfa-biodiversity indices. II Reunion de biometría de la Región Centroamérica y Caribe de la Sociedad Internacional de Biometría Universidad de Puerto Rico, Mayaguez.

Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press:334.

Rodríguez-Herrera, B; Medellín, R; Timm, R. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. INBio, Costa Rica:27-31.

Ruiz, J; Boucher, DH. 2008. Recluitment of *Dipteryx oleifera* Benth (Fabaceae) correlates with bat seed dispersal, rodent seed dispersal and roosting palm species away from conspecific trees. Brenesia 70:1-9.

Ruiz, J; Boucher, D; Chaves, L; Imgram-Flores, C; Guillen, D; Tórrez, R; Martinez, O. 2010. Ecological consequences of primary and secondary seed dispersal on seed and seedling fate of *Dipteryx oleifera* (Fabaceae). Revista Biologia Tropical 58(3):991-1007.

Sanchez, J. 2011. Caracterización funcional de especies arbóreas en el bosque impactado por el huracán Félix y sus implicaciones en el manejo sostenible del recurso forestal, RAAN Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, CR.:75.

Schulze, MD; Seavy, NE; Whitacre, DF. 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala1. Biotropica 32(1):174-184.

Soberón, J; Llorrente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. Conservation Biology 7:480-488.

Tori, W. 2000. Análisis de los patrones de variación espacio-temporal de las poblaciones de aves de la reserva nacional de Lachay, durante 1998-1999. Tesis de Lic.

Torres, R. y Brodie, J.D. 1990. Adjacency constraints in harvest scheduling. Res. 20:978-986.

Trenberth, KE; Guillemont, CJ. 1998. Evaluation of the atmospheric moisture and hydrological cycle in the NCEP/NCAR ralnalyses. Climate Dynamics 14:213-231.

Vandermeer, J; Zamora, N; Yih, K; Boucher, D. 1990. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribe de Nicaragua depues del huracan Juana. Revista Biologia Tropical 38:347-359.

Vandermeer, J; Zamora, N; Yih, K; Boucher, D. 1990. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribe de Nicaragua depues del huracan Juana. Revista Biologia Tropical 38:347-359.

Vandermeer, J; Granzow de la Cerda, I; Boucher, D; Perfecto, I; Ruiz, J. 2000. Hurricane disturbance and tropical tree species diversity. Science 290:788-891.

Vandermeer, J; Boucher, D; Granzow de la Cerda, I; Perfecto, I. 2001. Growth and development of the thinning canopy in a post-hurricane tropical rain forest in Nicaragua. Forest Ecology and Management 148:221-242.

Vazquez-Yanes, C; Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Ann Rev. Ecol. Syst 23:69.

Valerio, J. 1995. Diagnóstico silvicultural. Proyecto Reforma. Cartago, Costa Rica. 12-24.

Valerio, J. y Salas, C. 1998. Selección de prácticas silviculturales para bosques tropicales. Manual técnico. Proyecto de manejo forestal sostenible (BOLFOR). Santa Cruz, Bolibia. 2:77.

Ware, G.O. y Clutter, J.L. 1971. A mathematical programming system for the management of industrial forest. For. Sci. 17:428-445.

Weaver, P. 2002. A chronology of hurricane induced changes in Puerto Rico`s lower montane rain forest. Interciencia 27(005):252-258.

Walsh, AL; Harris, S. 1996. Factors determining the abundance of vespertilionid bats in Britain: geographical, land class and local habitat relationships. Applied Ecology 33:519-529.

Wadsworth, F.H. 2002. Los bosques secundarios y su manejo in producción forestal para América Tropical. Capítulo 4:113-172.

Zimmerman, JK; Pascarella, JB. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. Restoration Ecology 8:350-360.

9 ANEXO

Anexo 1. Riqueza y abundancia de murciélagos encontrados en el bosque perturbado y bosque no perturbado.

Especie	Gremio	Perturbado		No perturbado	
		ni	pi	ni	pi
Artibeus lituratus (Olfers, 1818)	Frugívoro	2	002	4	0,03
Artibeus jamaicensis (Leach, 1821)	Frugívoro			5	0,04
Artibeus phaeotis (Miller, 1902)	Frugívoro	1	0,01	5	0,04
Artibeus toltecus (Saussure, 1860)	Frugívoro	1	0,01	2	0,02
Carollia brevicauda (Shinz,1821)	Frugívoro	2	0,02	13	0,10
Carollia castanea (H. Allen, 1890)	Frugívoro			15	0,12
Carollia perspicillata (Linnaeus, 1758)	Frugívoro	8	0,06	28	0,23
Chiroderma villosum (Peter, 1860)	Frugívoro	2	0,02	3	0,02
Platyrrhinus helleri (Peters, 1949)	Frugívoro	1	0,01	3	0,02
Uroderma bilobatum (Peters, 1869)	Frugívoro			8	0,06
Lonchorhina aurita (Tomes, 1863)	Omnívoro			2	0,02
Glossophaga soricina (Pallas, 1766)	Nectarívoro	1	0,01		
Micronycteris microtis (Miller, 1898)	Insectívoro	1	0,01	1	0,01
Micronycteris brachyotis (Dobson, 1879)	Insectívoro			9	0,07
Micronycteris hirsuta (Peters, 1869)	Insectívoro			1	0,01
Micronycteris nicefori (Sanborn, 1949)	Insectívoro			3	0,02
Myotis nigricans (Schinz, 1821)	Insectívoro			1	0,01
Phyllostomus hastatus (Pallas, 1767)	Omnívoro			1	0,01
Vampyrum spectrum (Linnaeus, 1758)	Carnívoro			1	0,01
Total de individuos (N)		**19**		**105**	
Número total de especies (s)		**9**		**18**	