

## Murciélagos insectívoros (Mammalia: Chiroptera) en bosque de mangle y bosque ripario en Golfito, Costa Rica<sup>1</sup>

### *Insectivorous bats (Mammalia: Chiroptera) in mangroves and riparian forest in Golfito, Costa Rica*

**Luis Girón-Galván**

Licenciado en Biología por la Universidad de El Salvador  
Sistema de Estudios de Posgrado, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica  
Programa de Conservación de Murciélagos de El Salvador  
de la Asociación Territorios Vivos El Salvador  
[luis.egiga@gmail.com](mailto:luis.egiga@gmail.com)

**Melissa E. Rodríguez**

Licenciada en Biología por la Universidad de El Salvador  
Sistema de Estudios de Posgrado, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica  
Programa de Conservación de Murciélagos de El Salvador  
de la Asociación Territorios Vivos El Salvador  
[melissa\\_rg784@gmail.com](mailto:melissa_rg784@gmail.com)

Fecha de recepción: 06 de febrero de 2020

Fecha de aceptación: 20 de julio de 2020

DOI:



<sup>1</sup> Agradecimientos: a los coordinadores del curso Biología de Campo, Federico Bolaños, Jeffrey Sibaja y Mauricio Fernández Otárola, por colaborar con la logística para la toma de datos. A Bernal Rodríguez Herrera por el préstamo del equipo y colaboración para mejorar el presente estudio.

## RESUMEN

Se comparó la riqueza y actividad acústica de los murciélagos insectívoros entre bosque de manglar y bosque ripario en Golfito, Costa Rica. Adicionalmente se evaluó si las especies de murciélagos registrados presentaban o no fobia lunar. Para ello se muestrearon cinco sitios por tipo de bosque por una noche. Se obtuvieron 1470 pases acústicos (923 en manglar y 547 en ripario), de 23 especies de murciélagos insectívoros (21 en manglar y 15 en bosque ripario). Se encontró una leve diferencia significativa en la riqueza pero no en la actividad de murciélagos insectívoros entre tipos de bosque. Para el porcentaje de luna no existe una relación clara entre la riqueza ni la actividad, lo que indica que estas especies no presentaban fobia lunar durante el período de estudio. El ecosistema de manglar y bosque ripario, son importantes para la riqueza y forrajeo de las especies de murciélagos insectívoros.

**Palabras clave:** ecolocación, pases acústicos, porcentaje de luna, riqueza de especies.

## ABSTRACT

*Bat species richness and acoustic activity were compared among mangroves and riparian forests in Golfito, Costa Rica. Additionally, moon phobia was evaluated in the insectivorous bat species recorded. Five sites were sampled for each type of forest for one night. The acoustic passes obtained were 1470 (923 in the mangroves and 547 in the riparian forest), of 23 insectivorous bat species (21 in the mangroves and 15 in the riparian forest). A slight significant difference was found in insectivorous species richness between the two forests, but none in the activity. According to the results, there is no relation between species richness and moon phobia during the study. Both, the mangroves and riparian forest are important for insectivorous bat species richness and foraging activity, these species richness and activity might be related more with other survival factors different than moon phobia.*

**Keywords:** *ecolocation, acoustic passes, moon percentage, species richness.*

## Introducción

Los murciélagos son capaces de explotar casi cualquier ambiente de la tierra, gracias a su capacidad de volar y al desarrollo de un efectivo sistema de ecolocación que les permite encontrar alimento y orientarse, principalmente a las especies insectívoras (Kalko y Schnitzler, 1998). En el mundo se registran un total de 129 especies de mamíferos de 14 órdenes diferentes que están asociados al bosque de mangle (Fernandes, 2000; Andrade *et al.*, 2008). Se conoce que el orden Chiroptera está representado por al menos 49 especies que utilizan el bosque de mangle alrededor del mundo (McKenzie y Rolfe, 1986; Fernandes, 2000; Andrade *et al.*, 2008), y que los bosques riparios en general, son sitios con alta riqueza y actividad de murciélagos por la cantidad de recursos que pueden proveer (Grindal *et al.*, 1999; Lloyd *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2008). Costa Rica provee hábitat para 114 especies de murciélagos (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2014), pero se desconoce cuántas y cuáles especies pueden estar presentes en bosque de manglar.

En un bosque ripario, la riqueza y actividad de los murciélagos puede variar de acuerdo a características como velocidad de la corriente, cobertura de dosel, entre otros (Lloyd *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2008). El bosque de mangle es un ecosistema muy dinámico que cambia constantemente durante el transcurso del día y la noche debido a las mareas, lo que podría llevar a las especies murciélagos insectívoras a variar sus patrones de actividad dependiendo del estado de ésta (alta o baja). Hay pocos datos publicados o disponibles sobre la asociación de los murciélagos y los bosques de mangle en el Neotrópico (Andrade *et al.*, 2008). Además, no encontramos literatura que comparara la riqueza y actividad de murciélagos entre ambos ecosistemas (ripario y manglar).

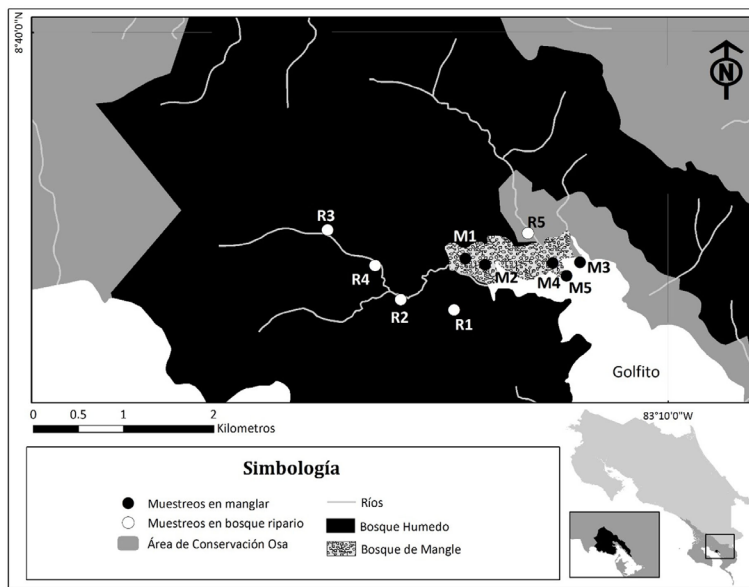
Con respecto a los efectos de la luna sobre la actividad de murciélagos, hay pocos estudios que evalúen la fobia lunar sobre la actividad de los murciélagos insectívoros (Elangovan y Marimuthu, 2000; Karlsson, *et al.*, 2002), principalmente en el Neotrópico. Sin embargo, se ha evaluado el efecto de la luna en otros mamíferos como *Caluromys derbianus* quien reduce su actividad en noches de luna llena (Elangovan y Marimuthu, 2000), y otros autores como Morrison (1978), que anteriormente han estudiado dicho fenómeno.

El objetivo de este estudio es comparar la riqueza de especies y la actividad acústica de los murciélagos insectívoros entre bosque de manglar y bosque ripario, y observar si en diferentes fases lunares hay un cambio en la actividad de este grupo de murciélagos en Golfito, Costa Rica. De esta forma se podrá contribuir a la información disponible de los murciélagos en manglares, y de cómo puede o no la luna, ser un factor que genere variación en la actividad de los murciélagos insectívoros.

## Método

**Área de estudio.** El estudio se llevó a cabo en el Refugio de Vida Silvestre Golfito ubicado en el Área de Conservación Osa, localizado en el sector noroccidental del golfo Dulce al suroeste de Costa Rica

(mapa 1). La zona presenta una temperatura promedio de 27°C, precipitaciones entre 3000-5000 mm por año, y un clima muy húmedo y muy caliente (Gómez y Herrera, 1985). El muestreo se realizó en bosque de mangle y bosque ripario al sur del Refugio de Vida Silvestre Golfito.



Mapa 1. Ubicación del sitio de estudio en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Área de Conservación Osa, Costa Rica. Fuente: elaboración propia.

**Diseño del estudio.** El estudio tiene dos factores de diseño, el primero es una comparación de la riqueza y actividad acústica de las especies de murciélagos insectívoros entre bosque de mangle (manglar) y bosque ripario (ripario). En cinco sitios en cada tipo de bosque se identificaron las especies, se determinó la riqueza y estimó la actividad, contabilizando los pases acústicos de cada especie de murciélago. El segundo factor de diseño fue determinar la riqueza y actividad acústica de especies de murciélagos en diferentes fases lunares, independientemente del tipo de bosque.

**Toma de datos.** El muestreo se realizó del 20 de enero al 3 de febrero de 2015 en cinco sitios de bosque ripario y cinco sitios de bosque de mangle. Cada sitio se ubicó a al menos 500 metros uno del otro y fue muestreado por una noche entre las 17:30 h y las 05:15 h. El muestreo en cada tipo de bosque no fue simultáneo, ya que se usó un solo grabador de sonido Song Meter SM2 Wildlife Acoustics y un micrófono SMX-II Weatherproof acoustic para SM2. El grabador se programó para ser activado por sonidos con frecuencias mayores a 12 KHz, creando archivos de sonido tipo WAV de 10 segundos de duración. El grabador se encendía automáticamente cada media hora por períodos de 15 minutos desde la hora de inicio hasta la hora final del muestreo.

**Análisis de datos.** Las grabaciones se analizaron con el software Kaleidoscope 2.2 de Wildlife Acoustic. Todas las grabaciones se identificaron manualmente hasta especie por comparación de estructura y parámetros de frecuencia con llamadas de búsqueda presentes en la literatura (O'Farrell y Miller, 1999; Rydell *et al.*, 2002; Jung *et al.*, 2007), y lo que se analizaba en el Kaleidoscope se refleja en un ejemplo de sonograma en la gráfica 1. Siguiendo a Jung *et al.* (2007), las llamadas del género *Eumops* (14-21 kHz) se agruparon como *Eumops sp.*, debido a la dificultad de distinguir entre especies. Igualmente, se trataron las especies *Nyctinomops laticaudatus* y *Tadarida brasiliensis* como un complejo (*Nyctinomops / Tadarida*), debido a la posible presencia de ambas y a la dificultad de distinguirlas entre sí.

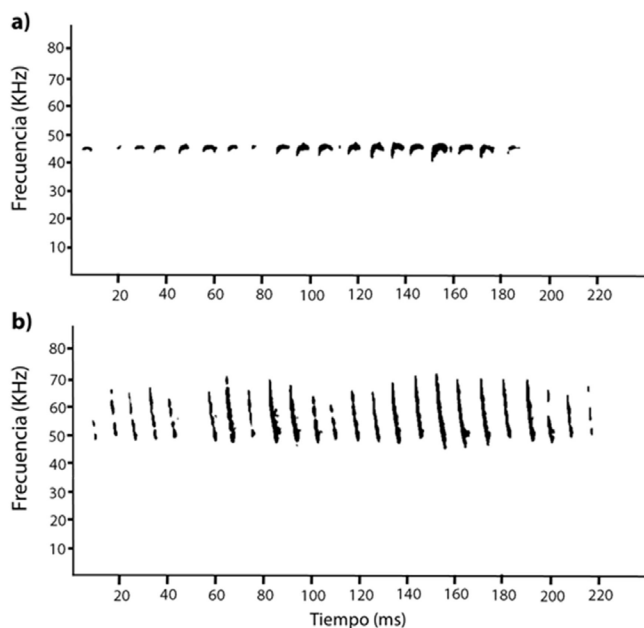


Gráfico 1. Espectrogramas de dos especies de murciélagos insectívoros: a) *Centronycteris centralis* y b) *Rhogeessa bickhami*, grabados en manglar y bosque ripario en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero 2015.  
Fuente: elaboración propia.

Para cuantificar la actividad, se contabilizó el número de pases (mínimo cuatro elementos consecutivos de ecolocación), por especie para cada tipo de bosque. Para evaluar la actividad de los murciélagos en los dos tipos de bosque, se utilizó la prueba U de Mann-Whitney. Adicionalmente se hicieron curvas de acumulación de especies para cada bosque y en total, y curvas de rango de actividad para comparar las especies en cada sitio de muestreo. En las curvas de rango de actividad la interpretación se basa en que entre más elevada la riqueza y/o la equidad en la actividad de las especies, más se aproxima la curva de rango actividad a una pendiente plana ( $m = 0$ ); y entre menos riqueza y/o equidad en la actividad de especies más empinada se vuelve la pendiente de la curva de rango actividad ( $m < 0$ ). Para comparar la riqueza de especies y la actividad acústica de los murciélagos en las diferentes fases lunares se hicieron regresiones lineales.

## Resultados

Se obtuvieron 1118 grabaciones con 1470 pases acústicos (923 en manglar y 547 en ripario), de 23 especies de murciélagos insectívoros (21 en manglar y 15 en ripario), de las cuales no se lograron confirmar tres, *Myotis* sp., *Eumops* sp., y el complejo *Nyctinomops/Tadarida* (tabla 1). Se registraron especies de cinco familias de murciélagos, las cuales son: Emaballonuridae (cinco especies), Mormoopidae (dos), Noctilionidae (una), Molossidae (cinco) y Vespertilionidae (10) (tabla 1). Las especies que presentaron mayor actividad fueron *Rhogeessa bickhami* (494 pases), *Rhynchonycteris naso* (225), *Centronycteris centralis* (208) y *Myotis nigricans* (127) (tabla 1). Las especies con mayor número de pases en manglar fueron *R. bickhami* (402), *R. naso* (115), *C. centralis* (76), *Molossus molossus* (64) y *Molossus rufus* (59), y en ripario *C. centralis* (132), *R. naso* (110), *R. bickhami* (92), *M. nigricans* (81) y *Saccopteryx bilineata* (61) (tabla 1).

Familia	Especie	Abreviación	Actividad acústica (Pases)		Total
			Manglar	Ripario	
Emballonuridae	<i>Centronycteris centralis</i> *	Cecen	76	132	208
	<i>Cormura brevirostris</i> *	Corbre	3	1	4
	<i>Rhynchonycteris naso</i> *	Rhynas	115	110	225
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	Sacbil	18	61	79
	<i>Saccopteryx leptura</i> *	Saclep	1	1	2
Mormoopidae	<i>Pteronotus gymnotus</i>	Ptegy		2	2
	<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	Ptemes		8	8
Noctilionidae	<i>Noctilio leporinus</i>	Noclep	54		54
Molossidae	<i>Molossus molossus</i>	Molmol	64	3	67
	<i>Molossus rufus</i> *	Molruf	59	3	62
	<i>Molossus sinaloae</i> *	Molsin	39		39
	<i>Nyctinomops / Tadarida</i> *	Nyclat	2		2
	<i>Eumops</i> sp.*	Eumops	10		10
Vespertilionidae	<i>Eptesicus brasiliensis</i> *	Eptbra	1		1
	<i>Eptesicus furinalis</i> *	Eptfur	3		3
	<i>Eptesicus fuscus</i> *	Eptfus	1	1	2
	<i>Lasiurus blossevillii</i> *	Lasblo	6	3	9
	<i>Lasiurus ega</i> *	Lasega	3		3
	<i>Lasiurus intermedius</i> *	Lasint	8		8
	<i>Myotis keaysi</i> *	Myokea	2	37	39
	<i>Myotis nigricans</i>	Myonig	46	81	127
	<i>Myotis</i> sp.	Myotis	10	12	22
	<i>Rhogeessa bickhami</i> *	Rhobic	402	92	494
<b>Total</b>	<b>23</b>		<b>923</b>	<b>547</b>	<b>1470</b>

Tabla 1. Actividad acústica de las especies de murciélagos insectívoros registrados en bosque de mangle y bosque ripario en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero de 2015.

Nota = \* es igual a nuevos registros para bosques de mangle en el Neotrópico.

Fuente: elaboración propia

Las curvas de acumulación de especies de cada tipo de bosque aún no llegan a una asíntota (gráfico 2). En cuanto a las curvas de rango actividad, muestran que por lo general en los sitios de manglar se detectó más actividad y una mayor riqueza de especies en cada punto, en comparación con los sitios en bosque ripario. Sin embargo, en ningún sitio en ambos tipos de bosque la pendiente de la curva llega o se acerca a la asíntota, pero por lo general en ripario las curvas son más empinadas (gráfico 3). Así mismo se observa que *R. bickhami* presentó mucha actividad en cuatro sitios en manglar y solo en uno de ripario, *C. centralis* se registró en tres sitios en manglar y cuatro en ripario, y *R. naso* en cuatro sitios en cada tipo de bosque (gráfico 3). Las especies *Noctilio leporinus*, *Molossus sinaloae*, *Nyctinomops/Tadarida*, *Eumops* sp., *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus furinalis*, *Lasiurus ega* y *Lasiurus intermedius*, solo se registraron en manglar; en cambio *Pteronotus gymnonotus* y *Pteronotus mesoamericanus* solo en ripario (gráfico 3).

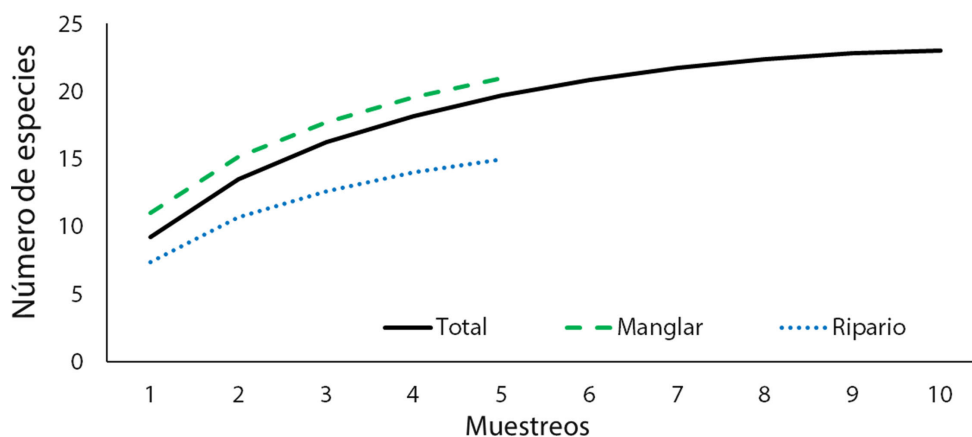


Gráfico 2. Curvas de acumulación de especies de murciélagos insectívoros en manglar, ripario y en total en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero 2015.  
Fuente: elaboración propia.

Con respecto a los tipos de bosque, no hubo diferencia significativa en la actividad de murciélagos insectívoros (Mann-Whitney  $U=6$ ,  $p=0.210$ ) (gráfico 4a). Por otro lado, para la riqueza de especies en cada tipo de bosque se observa una diferencia que casi llega a ser significativa (Mann-Whitney  $U=3$ ,  $p=0.056$ ) (gráfico 4b). En cuanto a porcentaje de luna en las noches muestreadas, no se encontró diferencia significativa en la actividad ( $n=10$ ,  $R^2=0.372$ ,  $p=0.060$ ), pero si hubo una diferencia en la riqueza de especies dependiendo el porcentaje de luna ( $n=10$ ,  $R^2=0.469$ ,  $p=0.028$ ) (gráfico 5a y 5b). Haciendo un análisis más fino de si el porcentaje de luna incide en la actividad de los murciélagos, cuando se analiza especie por especie, cada una puede presentar una tendencia diferente: tal es el caso de las dos especies con mayores pases de actividad y para las cuales se muestran las regresiones lineales (gráfico 5c y 5d). Se observa que en *R. bickhami* la regresión no es muy fuerte ( $n=10$ ,  $R^2=0.287$ ,  $p=0.109$ ), al igual que *C. centralis* ( $n=10$ ,  $R^2=0.270$ ,  $p=0.123$ ).

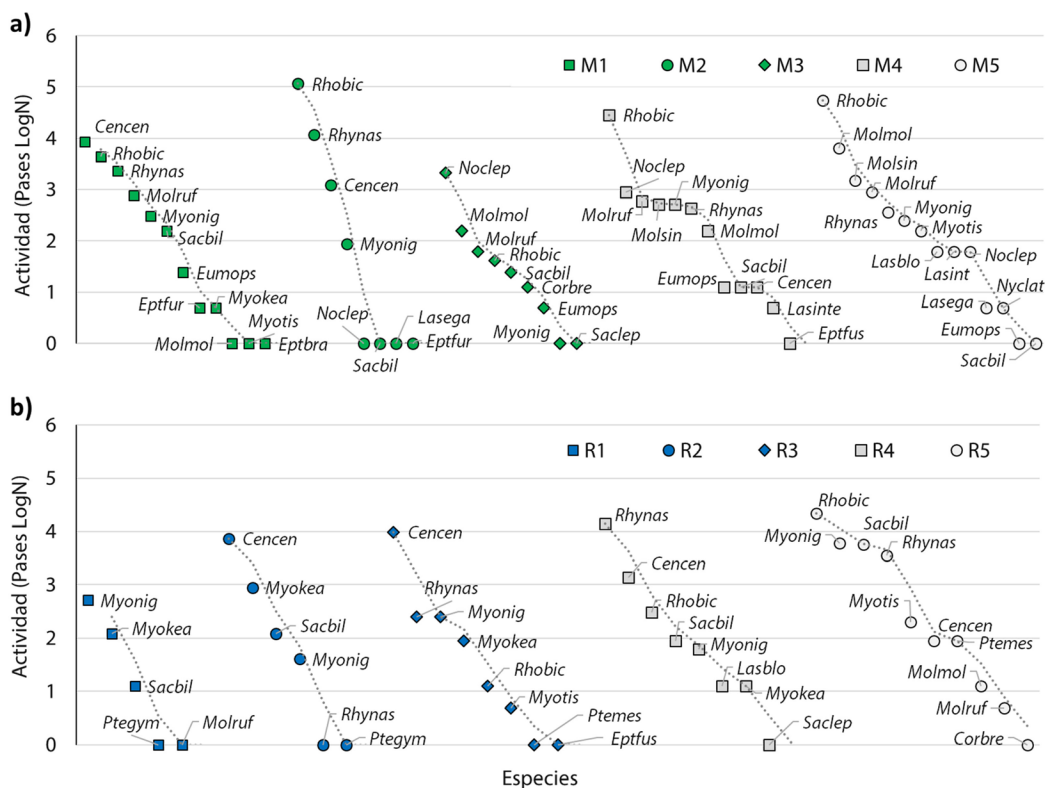


Gráfico 3. Curva de rango actividad de las especies de murciélagos insectívoros detectados en manglar (a) y ripario (b), en cada sitio de muestreo en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero 2015.

Fuente: elaboración propia.

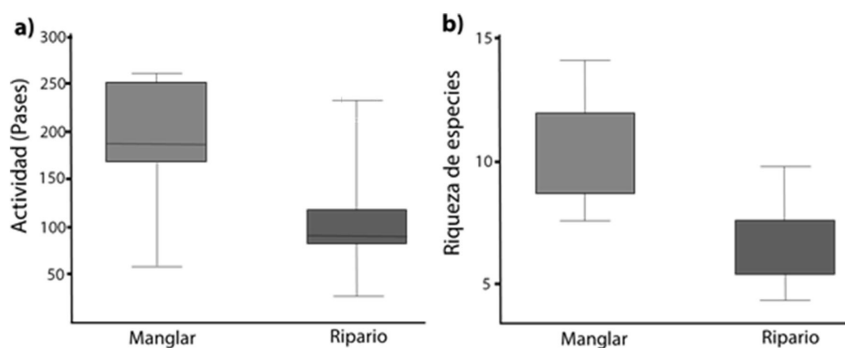


Gráfico 4. Gráficos de cajas de la actividad acústica y riqueza de murciélagos insectívoros en bosque de mangle y ripario en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero 2015.

Fuente: elaboración propia.



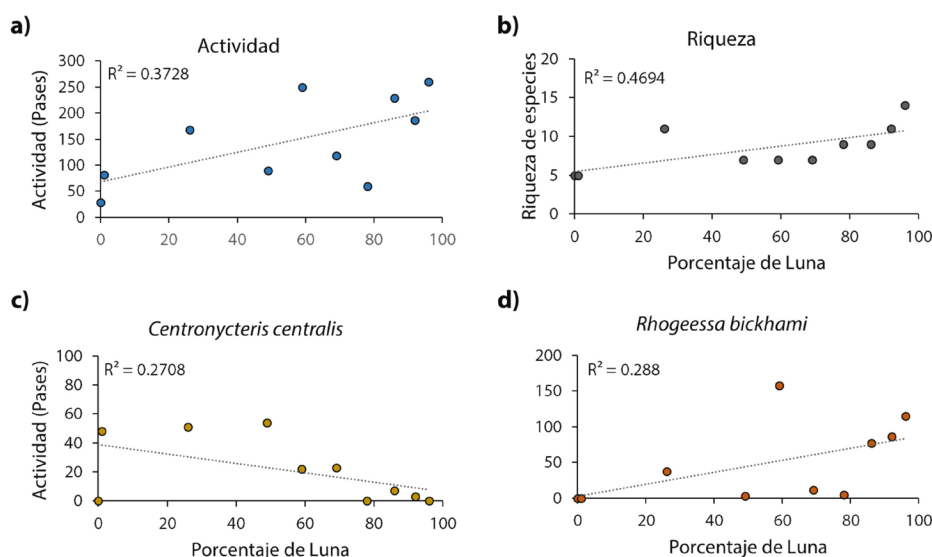


Gráfico 5. Gráficos de regresión lineal para la actividad acústica (a), riqueza de especies (b) y de las dos especies con mayor actividad *Centronycteris centralis* (c) y *Rhogeessa bickhami* (d), en relación al diferente porcentaje de luna en el Refugio de Vida Silvestre Golfito, Costa Rica. Enero – febrero 2015.

Fuente: elaboración propia.

## Discusión

En el estudio, a pesar de ser corto el tiempo de muestreo, se registró una considerable riqueza de especies de murciélagos insectívoros, y la mayoría de especies se podrían considerar como nuevos registros para los bosques de mangle en el Neotrópico (17 especies), si se compara con otros estudios de murciélagos en este tipo de bosque (Bordignon, 2006; Andrade *et al.*, 2008; Salas, 2010). El principal motivo de registrar especies nuevas para manglar, podría ser que en estudios anteriores solo se utilizaron redes de neblina para identificar las especies de murciélagos en este tipo de bosque, por lo cual pocas especies en esos estudios son murciélagos insectívoros, que por lo general perciben las redes y no es posible capturarlos (O'Farrel y Miller, 1999).

La riqueza de especies en este estudio fue similar en los dos tipos de bosque, lo cual difiere con el estudio de Gonsalves *et al.* (2013), donde si encontraron diferencia entre la actividad y riqueza en bosque salado y el bosque aledaño. Sin embargo, los resultados fueron similares a los de Andrade *et al.* (2008), donde no hubo diferencia significativa en la riqueza entre manglar y tierra firme. Resulta complicado comparar los resultados de la actividad con otros estudios, ya que en los estudios realizados en manglar no se estima la actividad de las especies, ya que es un análisis que se utiliza únicamente en estudios acústicos, donde no se puede saber el número de individuos de cada especie. Sin embargo, la similitud de la actividad en los bosques estudiados puede deberse a que la abundancia y disponibilidad

de presas para los murciélagos insectívoros no es tan diferente entre cada bosque, pero las especies de artrópodos pueden variar de un ecosistema a otro y por eso la riqueza varía también.

En general, los murciélagos usan los ríos para forrajear, beber, migrar y para encontrar sitios para refugio (Lloyd *et al.*, 2006), y en general es muy conocido el papel importante que juegan las áreas ribereñas para murciélagos (Threlfall *et al.*, 2012; Hagen y Sabo, 2011; Johnson *et al.*, 2008; Lloyd *et al.*, 2006, Grindal *et al.*, 1999). Aun así, el conocimiento sobre el papel de los bosques riparios en la actividad y riqueza de murciélagos aún es poco estudiado, y menos estudiado es el manglar, que pudiera ser un hábitat importante para proveer de presas para los murciélagos insectívoros. Como menciona Hogarth (1999), el manglar tiene una riqueza considerable de insectos lo que puede proporcionar alimento para murciélagos tanto insectívoros como frugívoros, que como parte de su dieta consumen insectos como fuente de proteínas.

La actividad de los murciélagos insectívoros en los trópicos está relacionada a la abundancia y disponibilidad de presas (Gonsalves, 2013), lo que podría hacer que las especies cambien los patrones de actividad y de dieta en diferentes períodos del año. Un ejemplo se observa en la especie *Noctilio leporinus* (murciélago pescador), que durante un año de estudio en un manglar, las proporciones del consumo de peces, crustáceos e insectos cambiaron mensualmente (Bordignon, 2006).

De acuerdo a Elangovan y Marimuthu (2000), la actividad en un murciélago frugívoro (*Cynopterus sphinx*) si varía de acuerdo a las fases de la luna, siendo más activos los días de poca luna o luna nueva; esto se aplica para algunas de las especies de murciélagos insectívoros registrados para el presente estudio como *C. centralis* (gráfico 5c), sin embargo, no sucede con todas las especies como es el caso de *R. bickhami* (gráfico 5d). Esto puede estar más relacionado con la dependencia de la actividad de las presas que consumen, que directamente con la fase de luna que se encuentre en determinada noche; por ejemplo, Holland *et al.* (2011), determinó que la especie *Molossus molossus* tiene una actividad bimodal (después del atardecer y antes del amanecer), en cortos períodos y que este no presenta fobia lunar, pues sus períodos de forrajeo son tan cortos que debe acoplarse con la actividad de los insectos de los cuales se alimenta.

Para la familia Vespertilionidae, Karlsson *et al.* (2002), determinaron que seis especies de esta familia que habitaban en una mina, tampoco presentaban fobia lunar, e indican que puede deberse a que existen pocos depredadores en el sitio y que solo la especie de búho *Strix aluco* podría depredarlos ocasionalmente. Sin embargo, no comprueban la hipótesis del depredador. Otros autores, como Lang *et al.* (2005), hacen un estudio para relacionar la actividad de *Lophostoma silvicolum* y sus presas con las fases lunares y determinan que ambos son más activos en días de luna nueva, por lo que existe una alta probabilidad que el murciélago se ajuste a la actividad de su presa y que más bien sea la presa quien se pueda ver afectada por la luna. Aunque no se hizo un análisis a detalle de posibles depredadores o presas, sería importante determinar si la luna tiene un efecto sobre las presas de estos murciélagos y así relacionar sus períodos de actividad. Sin embargo, se puede decir que la fobia lunar no es general para los murciélagos y que su actividad puede depender de otros factores más que de las fases lunares y que esto es variable para cada especie.

Finalmente, este estudio aporta datos valiosos para el conocimiento de la comunidad de murciélagos que aprovechan los bosques de mangle y ripario. Aunque no se encontraron diferencias significativas en la actividad de las especies, la composición de las especies varía entre tipo de bosque, por lo cual sería importante evaluar presas disponibles en cada bosque. Así mismo, se puede decir que los manglares proporcionan recurso alimenticio y son sitios de mucha actividad para murciélagos, y sería interesante seguir estudiando este ecosistema para futuras investigaciones dado que la información al respecto aún es escasa; al igual que los estudios de fobia lunar en el Neotrópico, que debería investigarse a nivel de especies dado que esto parece afectar de manera diferente a cada una. Con este estudio surgen nuevas preguntas, por ejemplo: ¿cómo variarían los resultados a lo largo del año?, ¿cómo podrían variar los resultados en otros bosques de mangle? y ¿cómo varía la riqueza y actividad de murciélagos insectívoros en bosques de mangle entre el Pacífico y el Caribe? Contestar estas preguntas aumentaría el conocimiento de la relación de los murciélagos insectívoros y los bosques de mangle.

### Referencias bibliográficas

Andrade, F.A., Fernandes, M.E., Marques-Aguiar, S.A. y Lima, G.B. (2008) Comparison between the chiropteran fauna from terra firme and mangrove forests on the Bragança peninsula in Pará, Brazil. *Studies on Neotropical fauna and environment*, 43(3), 169-176. Disponible en: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01650520802273456>

Bordignon, M.O. (2006) Diet of the fishing bat *Noctilio leporinus* (Linnaeus) (Mammalia, Chiroptera) in a mangrove area of southern Brazil. *Revista brasileira de zoologia*, 23(1), 256-260. Disponible en: <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000100019>

Elangovan, V. y Marimuthu, G. (2000) Effect on moonlight on the foraging behavior of a megachiropteran bat *Cynopterus sphinx*. *Journal of zoology*, 253, 347-350. Disponible en: <https://zslpublications.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1017/S0952836901000310>

Fernandes, M.E.B. (2000) Association of mammals with mangrove forests: a worldwide review. *Boletim do laboratório de hidrobiologia*, 13, 83-108. Disponible en: <http://www.periodicoseletronicos.ufma.br/index.php/blabohidro/article/view/2044/250>

Gonsalves, L., Law, B., Webb, C. y Monamy, V. (2013) Foraging ranges of insectivorous bats shift relative to changes in mosquito abundance. *PLoS ONE*, 8(5), e64081. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064081>

Gómez, L.D. y Herrera, W. (1985) *Vegetación y clima de Costa Rica*. Costa Rica: EUNED.

Grindal, S.D., Morissette, J.L. y Brigham, R.M. (1999) Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian journal of zoology*, 77, 972-977. Disponible en: <https://doi.org/10.1139/z99-062>

Hagen, E.M. y Sabo, J.L. (2011) A landscape perspective on bat foraging ecology along rivers: does channel confinement and insect availability influence the response of bats to aquatic resources in riverine landscapes. *Oecologia*, 166, 751-760. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1913-4>

Hogarth, P.J. (1999) *The biology of mangroves*. New York: Oxford University Press.

Holland, R.A., Meyer, C.F.J., Kalko, E.K.V., Kays, R. y Wikelski, M. (2011) Emergence time and foraging activity in Pallas' mastiff bat, *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae) in relation to sunset/sunrise and phase of the moon. *Acta Chiropterologica*, 13(2), 399-404. Disponible en: <https://doi.org/10.3161/150811011X624875>

Johnson, J.B., Gates, E. y Ford, W.M. (2008) Distribution and activity of bats at local and landscape scales within a rural-urban gradient. *Urban ecosystems*, 11, 227-242. Disponible en: <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/17244>

Jung, K., Kalko, E. y Von Helversen, O. (2007) Echolocation calls in Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of zoology*, 272, 125-137. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00250.x>

Kalko, E.K.V. y Schnitzler, H.U. (1998) How echolocating bats approach and acquire food. En Kunz, T.H. & Racey, P.A. (Eds.) *Bat biology and conservation* (pp. 197-204). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Karlsson, B.L., Eklöf, J. y Rydell, J. (2002) No lunar phobia in swarming insectivorous bats (Family Vespertilionidae). *Journal of zoology*, 256, 473-477. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0952836902000511>

Lang, A.B., Kalko, E.K.V., Romer, H., Bockholdt, C. y Dechmann, D.K.N. (2005) Activity levels of bats and katydid in relation to the lunar cycle. *Oecologia*, 146(4), 659-666. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0131-3>

Lloyd, A., Law, B. y Goldingay, R. (2006) Bat activity on riparian zones and upper slopes in Australian timber production forests and the effectiveness of riparian buffers. *Biological conservation*, 129, 207-220. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.035>

McKenzie, N.L. y Rolfe, J.K. (1986) Structure of bat guilds in the Kimberley mangroves, Australia. *Journal of animal ecology*, 55, 401–420. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/4727>

Morrison, D.W. (1978) Lunar phobia in a Neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera Phyllostomidae). *Animal behaviour*, 26, 852–855. Disponible en: [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90151-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90151-3)

O'Farrell, M. y Miller, B. (1999) Use of vocal signatures for the inventory of free flying Neotropical bats. *Biotropica*, 31, 507–516. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00394.x>

Rodríguez-Herrera B., Ramírez-Fernández, J. D., Villalobos-Chaves, D. y Sánchez, R. (2014) Actualización de la lista de especies de mamíferos vivos de Costa Rica. *Mastozoología Neotropical*. 21(2):275-289. Disponible en: [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0327-93832014000200008](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0327-93832014000200008)

Rydell, H., Arita, M., Santos, M. y Granados, J. (2002) Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of zoology*, 257, 27–36. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0952836902000626>

Salas, J. (2010) *Diversidad y ecología de los quirópteros (Chiroptera), como indicadores del estado de conservación de la reserva de producción de fauna “Manglares El Salado”* (Tesis de Maestría). Ecuador: Universidad de Guayaquil.

Threlfall, C.G., Law, B. y Banks, P.B. (2012) Influence of landscape structure and human modifications on insect biomass and bat foraging activity in an urban landscape. *PLoS ONE*, 7(6), 1–10. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038800>