

B. Rodríguez-Herrera, R.A. Medellín, R.M. Timm

Murciélagos neotropicales que acampan en hojas

Guía de campo
Field guide



Neotropical tent-roosting bats

QL
737
.C57
R63
2007



INBio
Instituto Nacional
de Biodiversidad



COOPERACIÓN
ESPAÑOLA



BERNAL RODRÍGUEZ HERRERA

Biólogo costarricense. Actualmente está terminando sus estudios de doctorado en el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Es coautor del libro "Murciélagos de Costa Rica", publicado por la Editorial INBio en 2002, y de numerosos artículos sobre mamíferos. Actualmente es director científico en la Reserva Biológica La Tirimbina y profesor de Mastozoología en la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica; además es fundador de la Asociación para la Conservación de los Murciélagos de Costa Rica.

RODRIGO A. MEDELLÍN, Ph.D.

Biólogo mexicano y profesor titular del Instituto de Ecología de la UNAM en la ciudad de México. Ha trabajado 30 años en ecología y conservación de mamíferos en su país y otros de Latinoamérica. Sus intereses se centran en el aprovechamiento sostenible de los recursos, ecología de comunidades y los efectos de la perturbación humana sobre las especies en riesgo de extinción. Es autor de más de 100 publicaciones, incluyendo 15 libros.

ROBERT M. TIMM, Ph.D.

Biólogo estadounidense. Ha publicado más de 100 artículos científicos y dos libros sobre diversos aspectos de los mamíferos. Es profesor de la Universidad de Kansas y trabaja en sistemática, ecología y biogeografía de mamíferos. Su interés por los murciélagos que se refugian en tiendas surgió mientras era estudiante de los cursos de la Organización de Estudios Tropicales (OET) en Costa Rica, en 1974, y desde entonces se ha mantenido activo estudiando este grupo de animales.

Los autores donarán parte de sus ingresos por la venta de este libro a la Asociación para la Conservación de los Murciélagos de Costa Rica.

Bernal Rodríguez-Herrera
Rodrigo A. Medellín
Robert M. Timm

Murciélagos neotropicales que acampan en hojas

© R. M. Timm



Neotropical tent-roosting bats

QL
737
.C57
R63
2007
Anschutz



599.4

R6962m Rodríguez Herrera, Bernal

Murciélagos neotropicales que acampan en hojas =
Neotropical tent-roosting bats / Bernal Rodríguez Herrera,
Rodrigo A. Medellín, Robert M. Timm; traducción de
Rodrigo A. Medellín; Robert M. Timm y Karla Barquero.
-1 ed.- Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto
Nacional de Biodiversidad, INBio, 2007.

184 p.: ils.; 15 x 23 cm

ISBN 978-9968-927-28-4

1. Murciélagos 2. Costa Rica 3. Biodiversidad.
4. Mamíferos-Costa Rica I. Medellín, Rodrigo A.
II. Timm, Robert M. III. Barquero, Karla, tr. IV. Título.

Gerente editorial / *Editorial Manager*: Fabio Rojas Carballo

Editora / *Editor*: Diana Ávila Solera

Diseño / *Graphic design*: Rodrigo Granados Jiménez

Fotografías / *Photographs*: Bernal Rodríguez-Herrera, excepto en los casos indicados.

Ilustraciones / *Illustrations*: José Alberto Pérez (*Cope*)

Fotografía de portada / *Cover photo*: *Ectophylla alba* (B. Rodríguez-Herrera)

Revisores científicos / *Scientific reviewers*: Don E. Wilson, Orlando Vargas

Traducción al inglés / *English translation*: Robert Timm, Rodrigo Medellín, Karla Barquero

Primera edición, 2007

© Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio)

Hecho el depósito de ley. Reservados todos los derechos.

Prohibida la reproducción total o parcial de este libro.

Hecho en Costa Rica por la



Editorial INBio

Dedicatoria

Dedicamos este libro a nuestro buen amigo, el Dr. Richard K. LaVal. Por todos estos años entregados a investigar murciélagos en bosques, troncos huecos, cuevas, alcantarillas y hasta en iglesias de América Latina. Su compromiso con la conservación y la forma tan especial en que enseña las maravillas de estos animales han sido una inspiración para nosotros.

¡Gracias, Richard!

El mundo

Un hombre del pueblo de Neguá, en la costa de Colombia, pudo subir al alto cielo.

A la vuelta, contó. Dijo que había contemplado, desde allá arriba, la vida humana. Y dijo que somos un mar de fueguitos.

—El mundo es eso —reveló—. Un montón de gente, un mar de fueguitos.

Cada persona brilla con luz propia entre todas las demás.

No hay dos fuegos iguales. Hay fuegos grandes y fuegos chicos y fuegos de todos los colores. Hay gente de fuego sereno, que ni se entera del viento, y gente de fuego loco, que llena el aire de chispas. Algunos fuegos, fuegos bobos, no alumbran ni queman; pero otros arden la vida con tantas ganas que no se puede mirarlos sin parpadear, y quien se acerca, se enciende.

Tomado de "El libro de los abrazos", de Eduardo Galeano

Dedication

We dedicate this book to our good friend Dr. Richard K. LaVal for all his years studying bats in forests, caves, sewers, hollow logs, leaves, and Latin American churches! His commitment to conservation and the very unique way in which he teaches about the wonders of these animals are an inspiration to us.

Thanks, Richard!

The World

A man from the village of Neguá, in the Colombian coast, could once go up to the high sky.

Upon return, he told. He said he had contemplated, from up there, human life. And he said we are a sea of little fires.

—The world is that —he revealed—. A bunch of people, a sea of little fires.

Each person shines with an own light among everyone else.

No two fires are equal. There are big fires and small fires and fires of every color. There are people of serene fire, that do not even bother with the wind, and people of crazy fire, that fill the air with sparks. Some fires, dull fires, do not glow or burn; but others burn their life with so much drive that one can not look upon them without blinking, and whoever comes near, bursts in flames.

From "El libro de los abrazos" by Eduardo Galeano



Dr. Richard K. LaVal

Contents

<i>Dedication</i>	
<i>Acknowledgments</i>	10
<i>Foreword</i>	14
INTRODUCTION	18
Organization of this field guide	24
Species of Neotropical tent-roosting bats	26
Plants used by bats for tents	30
Type of tents or architectures.	34
<i>Conical</i>	34
<i>Umbrella</i>	36
<i>Pinnate</i>	40
<i>Apical</i>	42
<i>Bifid</i>	44
<i>Paradox</i>	46
<i>Inverted Boat</i>	48
<i>Boat/Apical</i>	50
Architectures and abundances of tents	52
Why use tents?	56
Conservation	68
List of species included in this field guide	74
DESCRIPTION OF SPECIES	75
<i>Distribution maps of the species</i>	148
<i>Field key for the identification of tent architecture</i>	152
APPENDIX	
<i>List of plants used as tents, architectures</i> <i>and species of bats who use them.</i>	164
<i>References</i>	170

Contenido

<i>Dedicatoria</i>	
<i>Agradecimientos</i>	11
<i>Prólogo</i>	15
INTRODUCCIÓN	19
Organización de esta guía de campo	25
Especies de murciélagos neotropicales que utilizan tiendas	27
Plantas utilizadas por los murciélagos como tiendas	31
Tipos de tienda o arquitecturas	33
<i>Cónica</i>	35
<i>Sombrilla</i>	37
<i>Pinnada</i>	41
<i>Apical</i>	43
<i>Bífida</i>	45
<i>Paradoja</i>	47
<i>Bote invertido</i>	49
<i>Bote/Apical</i>	51
Arquitecturas y abundancia de tiendas	53
¿Por qué usar tiendas?	57
Conservación	67
Lista de especies incluidas en esta guía de campo	74
DESCRIPCIÓN DE ESPECIES	75
<i>Mapas de distribución de las especies</i>	148
<i>Clave de campo para la identificación de la arquitectura de la tienda</i>	153
APÉNDICE	
<i>Lista de plantas usadas como tiendas, arquitecturas y especies de murciélagos que las utilizan</i>	164
<i>Referencias</i>	170

Acknowledgments

WE wish to express our gratitude to Gerardo Ceballos, Elisabeth Kalko, Erin S. Lindquist, Deedra McClearn, Orlando Vargas, and Don E. Wilson for their comments and observations about this book. We especially thank Ragdé Sánchez and Karla Barquero for without their valuable contributions we could not have finished this work. We thank Eduardo Chacón, Willy Pineda, and Julio Sánchez for providing us with their field data. Larissa Albrecht, Antonio Almeida, Hernán Alvarado, Gerardo Ceballos, Gloriana Chaverri, Barbara L. Clauson, Richard K. LaVal, José Luis Mena, Willy Pineda, Julio Sánchez, Ragdé Sánchez, Nancy Simmons, Diego Tirira, Marco Tschapka, and Marlon Zortéa, who kindly allowed us to use their photographs. We are grateful to José González and Orlando Vargas, from the Organization for Tropical Studies (OTS); Alfredo Cascante, Armando Estrada and Joaquín Sánchez from Museo Nacional de Costa Rica; Nelson Zamora from Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), and Gerardo Vega for the time and dedication they invested throughout the years in the identification of our plant samples. We thank Heliot Zarza for developing the map (Fig. 5) and José Pérez (“Cope”) for his superb illustrations.

To all the workers at La Tirimbina Biological Reserve and La Selva Biological Station (OTS), we are grateful for their contributions during fieldwork. We also thank the personnel at Editorial INBio, especially Fabio Rojas, Rodrigo Granados and Diana Ávila.

A number of friends have assisted us in the fieldwork: Mariamalia Araya, Joaquín Arroyo Cabrales, Humberto Cascante (“Cheo”), Karla Barquero, Gilbert Barrantes, Gerardo Ceballos, Isidro Chacón, Carlos Chavarría, Marcela Fernández, Melquisedec Gamba Ríos, Alejandro Gómez, Elisabeth Kalko, Jesús Pacheco, Willy Pineda, Ariel Rodríguez, Emmanuel Rojas, Julio Sánchez, María Sagot, Ragdé Sánchez, Marco Tschapka and Jorge Vargas.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a Gerardo Ceballos, Elisabeth Kalko, Erin S. Lindquist, Deedra McClearn, Orlando Vargas y Don E. Wilson, por sus comentarios y observaciones a este libro. A Ragdé Sánchez y Karla Barquero, ya que sin su valiosa ayuda no lo hubiéramos terminado. A Eduardo Chacón, Willy Pineda y Julio Sánchez, por facilitarnos sus datos de campo. A Larissa Albrecht, Antonio Almeida, Hernán Alvarado, Gerardo Ceballos, Gloriana Chaverri, Barbara L. Clauson, Richard K. LaVal, José Luis Mena, Willy Pineda, Julio Sánchez, Ragdé Sánchez, Nancy Simmons, Diego Tirira, Marco Tschapka y Marlon Zortéa, por brindarnos la oportunidad de usar sus fotografías. A José González y Orlando Vargas, de la Organización de Estudios Tropicales (OET). A Alfredo Cascante, Armando Estrada y Joaquín Sánchez, del Museo Nacional de Costa Rica. A Nelson Zamora, del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), y Gerardo Vega, por su tiempo y dedicación a la identificación de las muestras de plantas durante todos estos años. A Heliot Zarza, por elaborar el mapa (Fig. 5), y a José Pérez (“Cope”), por sus hermosas ilustraciones.

A los trabajadores de la Reserva Biológica La Tirimbina y la Estación Biológica La Selva (OET), por las facilidades brindadas durante el trabajo de campo. Al personal de la Editorial INBio, en especial a Fabio Rojas, Rodrigo Granados y Diana Ávila.

A todos nuestros compañeros en el campo: Mariamalia Araya, Joaquín Arroyo Cabrales, Humberto Cascante (“Cheo”), Karla Barquero, Gilbert Barrantes, Gerardo Ceballos, Isidro Chacón, Carlos Chavarría, Marcela Fernández, Melquisedec Gamba Ríos, Alejandro Gómez, Elisabeth Kalko, Jesús Pacheco, Willy Pineda, Ariel Rodríguez, Emmanuel Rojas, Julio Sánchez, María Sagot, Marco Tschapka y Jorge Vargas.

We thank the Ministry of Environment and Energy (MINAE) and the National System of Conservation Areas (SINAC), especially Javier Guevara, for providing us with research permits. Part of the information compiled in this book was gathered during investigations carried out by Rodríguez-Herrera and financed by the following organizations: American Society of Mammalogists (Latin American Student Award), Museo Nacional de Costa Rica, Organization for Tropical Studies, La Tirimbina Biological Reserve, The Rufford Foundation (Small Grants for Nature Conservation), and Scott Neotropical Fund of Cleveland Metroparks Zoo and Cleveland Zoological Society.

This book is a contribution of the Association for the Conservation of Bats of Costa Rica and Bioconciencia and Wildlife Trust Alliance.

Al Ministerio del Ambiente y Energía (MINAE) y el Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC), en especial a Javier Guevara, por los permisos de investigación concedidos. Parte de la información de este libro se basa en investigaciones de Rodríguez-Herrera financiadas por las siguientes organizaciones: American Society of Mammalogists (Latin American Student Award), Museo Nacional de Costa Rica, Organización de Estudios Tropicales, Reserva Biológica La Tirimbina, The Rufford Foundation (Small Grants for Nature Conservation) y Scott Neotropical Fund of Cleveland Metroparks Zoo and Cleveland Zoological Society.

Esta guía de campo es una contribución de la Asociación para la Conservación de los Murciélagos de Costa Rica y Bioconciencia y la Wildlife Trust Alliance.

FOREWORD

For humans, home is where you hang your hat, but the pages that follow demonstrate that in tropical forests, home may also be where you hang your bat. All mammals have a home, normally a nest, or den, or in the case of bats, a roost. Roosting sites are absolutely essential to the survival of every species of bat, providing shelter and safety during the daylight hours of inactivity. Bats are amazingly diverse, and most readers will be surprised to learn that half of the 1,100 or so known species use vegetation of some type for their roosts.

As this book documents, 22 species of bats practice a type of animal engineering allowing them to construct "tents" from the vegetation. Although the phenomenon has been known for some time, this book represents the first attempt to compile everything that is known about this unusual evolutionary pathway.

There is a wealth of information here, including details of both the bats and of the plants they use for tent construction. Distribution maps, natural history observations, descriptions of tent architecture, and even a key to the different styles of tents will all prove useful to biologists, students, and ecotourists interested in learning more about the intricacies of tropical ecology.

Humans are the mammals most adapted for modifying their environment. Other animal architects include rodents such as beavers and muskrats, capable of building complex structures that have far-reaching environmental consequences in some circumstances. The fact that bats also can modify their surroundings by actively constructing tent roosts is of considerable consequence for both the plants they affect directly, and for the forest environments that are under increasing threat from human disturbance.

PRÓLOGO

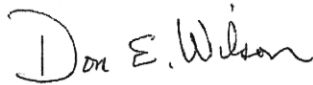
Para nosotros los humanos el hogar es donde cuelgas tu sombrero, pero en las páginas siguientes se demuestra que en los bosques tropicales, el hogar también puede ser donde cuelgas tu murciélago. Todos los mamíferos tienen un hogar, usualmente un nido, madriguera o, como en el caso de los murciélagos, un refugio. Los refugios son absolutamente esenciales para la supervivencia de todas las especies de murciélagos, ya que les proporciona protección y seguridad durante las horas de luz e inactividad. Los murciélagos son particularmente diversos y la mayoría de los lectores se va a sorprender al saber que la mitad de las 1.100 o más especies que se conocen utilizan algún tipo de vegetación como refugio.

Como este libro documenta, 22 especies de murciélagos practican algún tipo de ingeniería animal que les permite construir “tiendas de campaña” en la vegetación. A pesar de que este fenómeno se conoce ya desde hace algún tiempo, este libro es el primero en compilar toda la información disponible sobre este inusual camino evolutivo.

Los autores presentan una gran cantidad de información, incluyendo detalles de las especies de murciélagos y las plantas que utilizan para construir sus tiendas. Además, incluyen mapas de distribución, observaciones de historia natural, descripciones de la arquitectura de las tiendas y una clave de sus diferentes estilos, que será muy útil para los biólogos, estudiantes, y guías de turismo interesados en aprender más sobre los misterios de la ecología tropical.

Los humanos son los mamíferos más habilidosos cuando se trata de modificar su entorno. Algunos otros animales arquitectos son los roedores, como castores y ratas almizcleras, capaces de construir estructuras complejas que tienen consecuencias ambientales en la mayoría de los casos. El hecho de que los murciélagos también puedan modificar su entorno

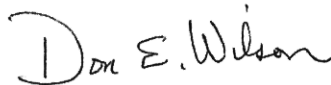
The natural world is full of wonders. Bats themselves are among the most mysterious and poorly known mammals, but charismatic in their own way, as the photos in this book attest. To find that they also have the ability to build their own shelters adds to the allure. The pages that follow provide an authoritative guide to the world of bats and tents, both visually attractive and comprehensive in its coverage.

A handwritten signature in black ink that reads "Don E. Wilson". The letters are cursive and fluid, with a large initial "D".

Don E. Wilson
Smithsonian Institution
October, 2006

construyendo activamente refugios tiene consecuencias considerables, tanto para las plantas, que se ven afectadas directamente, como para el bosque donde viven, que se encuentran bajo una amenaza creciente debido a la intervención humana.

El mundo natural está lleno de maravillas. Los murciélagos son algunos de los mamíferos más misteriosos y menos conocidos, pero también son carismáticos, como demuestran las fotografías que ilustran este libro. Darnos cuenta de que, además, tienen la capacidad de construir sus propios refugios, los hace aún más interesantes. Las siguientes páginas proporcionan una guía veraz y autorizada del mundo de los murciélagos y sus tiendas, de gran atractivo visual y amplia cobertura temática.

A handwritten signature in black ink that reads "Don E. Wilson". The signature is written in a cursive style with a large, prominent initial "D".

Don E. Wilson
Smithsonian Institution
Octubre de 2006

INTRODUCTION

Mammals use a variety of refuges, which are generally pre-existing places like caves. However, many rodents, carnivores, and bats have the capacity to build their own refuge. Among bats, most species use mainly sites like rock crevices, caves, hollow trees, and human buildings. Bat roost sites can be used during the day, night, or both, depending on the species. Relatively few species of bats show the behavior of modifying their environment to create their own roost. One example is *Lophostoma silvicolum*, whose males carve out holes for roosting cavities in termite nests, preferably live ones, and in so doing, obtain metabolic energy savings (Dechmann *et al.* 2004).

Bat roosts are of critical importance since it is here where bats spend more than half of their lives. Many bats have morphological or physiological specializations that limit the type of roost that a particular species can use; this in turn, affects their distribution, ecology, and evolution (Kunz 1982; Fenton *et al.* 2001; Avila-Flores & Medellín 2004). One example of morphological specializations associated to the type of roost used by bats is that of the disc-winged bats of the Neotropical family Thyropteridae. These animals have discs on their wrists and ankles that allow them to stick to the smooth inside of the unfurling leaves of plants in the genus *Heliconia* (Fig. 1).

Of the more than 1,100 species of bats known, approximately half use plants or parts of plants for roost sites (Kunz & Lumsden 2003), including foliage, hollow trees, cavities, under logs, and even between branches and leaves. Among the neotropical bats that may roost in unmodified leaves, we find the phyllostomid *Artibeus lituratus*, commonly observed under palm fronds, and *Uroderma bilobatum*, sometimes found roosting in banana leaves and buildings with palm roofs or walls (Fig. 2). Some vespertilionids, like

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos utilizan una gran variedad de refugios, generalmente son lugares que ya existen, como cuevas. Sin embargo, muchos roedores, carnívoros e insectívoros tienen la capacidad de construir sus propios refugios. En el caso de los murciélagos, la mayoría usa principalmente sitios como grietas en rocas, cuevas, árboles huecos y edificaciones humanas. Estos refugios pueden ser utilizados durante el día, la noche o ambos, dependiendo de la especie. Son relativamente pocas las especies de murciélagos que modifican el ambiente para crear su propio refugio. Un ejemplo es la especie *Lophostoma silvicolum*, cuyos machos construyen agujeros en los termiteros, prefiriendo aquellos activos, donde la temperatura es mayor y así ahorran energía que requieren para su metabolismo (Dechmann *et al.* 2004).

Para los murciélagos los refugios de tienen gran importancia porque es en ellos donde pasan más de la mitad de su vida. Muchos murciélagos tienen rasgos morfológicos o fisiológicos especializados que limitan el tipo de refugio que una determinada especie puede utilizar, esto en consecuencia afecta su distribución, ecología y evolución (Kunz 1982; Fenton *et al.* 2001, Avila-Flores & Medellín 2004). Un ejemplo de especializaciones morfológicas asociadas con el tipo de refugio que se usa es el de los murciélagos con ventosas de la familia neotropical Thyropteridae. Estos animales tienen ventosas en sus muñecas y tobillos, que les permiten adherirse al interior de las hojas enrolladas de plantas del género *Heliconia* (Fig. 1).

De las más de 1.100 especies conocidas de murciélagos (Simmons 2005), aproximadamente la mitad utiliza plantas o partes de ellas como sitios de refugio (Kunz & Lumsden 2003), incluyendo follaje, troncos huecos, cavidades, debajo de árboles caídos e incluso entre ramas y hojas. Entre los murciélagos neotropicales que pueden perchar en hojas



Figura 1. *Thyroptera tricolor*. Los miembros de la familia Thyropteridae tienen ventosas en las muñecas y tobillos, lo que les permite adherirse a las hojas y utilizarlas como refugio, Costa Rica.

Figure 1. *Thyroptera tricolor*. Members of the family Thyropteridae have discs on their wrists and ankles that allow them stick to the unfurling leaves that are used as roosts, Costa Rica.

Lasiurus blossevilli, and emballonurids, like *Diclidurus albus* and *Cyttarops alecto*, have also been found roosting in unmodified foliage (Figs. 3, 4).

Out of all the bat species in the world (over 1,100), 22 (2% of the total) have been reported using modified leaves with specific cuts that create the roosting site. This type of refuge is known as a “camping tent” or simply, a “tent”. In general, scientists agree in considering that bats are responsible for the leaf modifications, and not other animals.

All the tent-roosting bats are tropical; five species are found in the Old World tropics, four of which are small flying foxes in the family Pteropodidae (*Balionycteris maculata*, *Cynopterus brachyotis*, *C. sphinx* and *C. horsfieldi*, the latter discovered recently by Campbell *et al.* (2006). The fifth species,

sin modificar, está el filostómido *Artibeus lituratus*, que comúnmente se observa bajo las frondas de las hojas de las palmas, y *Uroderma bilobatum*, que algunas veces se ha encontrado perchando en hojas de banano y en edificaciones con techos o paredes construidos con hojas de palma (Fig. 2). Algunos vespertiliónidos, como *Lasiurus blossevilli*, y embalonúridos, como *Diclidurus albus* y *Cyttarops alecto*, también se han encontrado refugiándose en hojas sin modificar (Figs. 3, 4).

De todas las especies de murciélagos del mundo (más de 1.100), 22 (2% del total) utilizan como refugio hojas que han sido modificadas mediante cortes. Este tipo de refugio se conoce como "carpa," "tienda de campaña" o simplemente "tienda". En general, los investigadores consideran válida la suposición de que son los murciélagos y no otros animales los responsables de la modificación de estas hojas.

Todos los murciélagos que duermen en tiendas son tropicales; cinco especies están presentes en los trópicos del Viejo Mundo y cuatro de ellas son pequeños zorros voladores de la familia Pteropodidae (*Balionycteris maculata*,



© R. K. LaVal

Figura 2. *Uroderma bilobatum*, perchando en el techo de una casa construida con hojas de palma, Costa Rica.

Figure 2. *Uroderma bilobatum*, roosting under the palm thatched-roof of a house, Costa Rica.

Scotophilus kuhlii, is in the family Vespertilionidae. The remaining 17 species are Neotropical and belong to the leaf-nosed bat family Phyllostomidae. Some of them, like *Ectophylla alba*, are known to roost exclusively in tents, whereas others, like *Artibeus jamaicensis*, can use either tents or alternative roost sites like caves and hollow trees (Ortega & Castro-Arellano 2001).

In general, tent-making bats construct tents by partially cutting the midrib, veins, and the surrounding tissue of specific leaves. However, the observation of bats constructing the tent has only been documented in *Cynopterus sphinx* of the Old World tropics (Bhat & Kunz 1994; Balasingh *et al.* 1995), and in a single Neotropical species, *Ectophylla alba* (Rodríguez-



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 3. *Diclidurus albus*, perchando en una hoja sin modificar de palma de coco, Costa Rica.

Figure 3. *Diclidurus albus*, perching under the unmodified leaf of a coconut palm, Costa Rica.



Figura 4. *Cyttarops alecto*, perchando en una hoja sin modificar de palma, Costa Rica.
Figure 4. *Cyttarops alecto*, roosting under the unmodified leaf of a palm, Costa Rica.

Cynopterus brachyotis, *C. sphinx* y *C. horsfieldi*, esta última recientemente registrada por Campbell *et al.* 2006). La quinta especie, *Scotophilus kuhlii*, pertenece a la familia Vespertilionidae. Las restantes 17 especies son neotropicales y pertenecen a la familia Phyllostomidae; algunas de ellas, como *Ectophylla alba*, duermen exclusivamente en tiendas; otras, como *Artibeus jamaicensis*, pueden utilizar tiendas y alternarlas con otros tipos de refugios como cuevas y troncos huecos (Ortega & Castro-Arellano 2001).

En general, los murciélagos construyen las tiendas haciendo cortes en la vena central, en otras venas o en la lámina de ciertas hojas. Sin embargo, el momento preciso en que el murciélago construye la tienda solo se ha

Herrera *et al.* 2006). Evidence indicates that tents can also be occupied by species other than the original tent-maker (Brooke 1987; Lim 1998; Rodríguez-H. *et al.* 2001). Because there are so few observations of bats constructing tents, it is difficult to distinguish between the tent-maker and other species that are secondarily roosting in them. Therefore, literature normally refers to those 22 above mentioned species as those that “use tents”, rather than “build” them.

Phillips (1924), in Sri Lanka, was the first to report that bats modify leaves for tents. Then Barbour (1932) and Chapman (1932) reported new observations, both in Panama. For the next 45 years, there were no new publications concerning tent making by bats. From the 1970s on, interest in tent-roosting by Neotropical bats was renewed with the discovery that *Ectophylla alba* roosts under *Heliconia* leaves in Costa Rica (Timm & Mortimer 1976).

To date, more than 40 publications report on various aspects of tent-roosting by bats, most of which are short notes providing field observations. The more comprehensive publications that provide broader information include Timm (1987), which provides new information on the genera *Artibeus* and *Uroderma*, and Kunz *et al.* (1994) and Kunz and Lumsden (2003), which provide general reviews on the topic.

Despite the fact that in the Neotropics there are tent-making bats ranging south from central México to northern Argentina, most published papers come from only a few localities. The most representative countries are Brazil, Costa Rica, Ecuador, Guyana, Panamá, Perú, and Trinidad.

ORGANIZATION OF THIS FIELD GUIDE

In this book, we compile the information published to date on the use of tents as roost sites by bats that inhabit the Neotropics. We provide an update of the list of plants used for tents, and the species of bats using them, adding several new species records. Additionally, we compile, update, and analyze plant diversity, tent architecture, and bat geographical distributions. For each tent-making bat species, we present basic information about natural history, provide a distribution map, photographs of the species, and examples of the tent architectural style used. We provide a key for the

documentado en una especie del Viejo Mundo, *Cynopterus sphinx* (Bhat & Kunz 1994; Balasingh *et al.* 1995) y en una especie neotropical, *Ectophylla alba* (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006). Existe evidencia de que las tiendas pueden ser ocupadas por especies que no las construyeron (Brooke 1987; Lim 1998; Rodríguez-H. *et al.* 2001). Debido a que existen muy pocas observaciones de murciélagos construyendo tiendas, es difícil distinguir entre los constructores y los que son usuarios secundarios de ellas. Por lo tanto, la literatura normalmente se ha referido a las 22 especies mencionadas como las que “utilizan tiendas”, para diferenciarlas de aquellas que “las construyen”.

Phillips (1924), en Sri Lanka, fue el primero en reportar que los murciélagos modifican hojas para formar tiendas. Luego, Barbour (1932) y Chapman (1932) registraron nuevas observaciones, ambos en Panamá. En los siguientes 45 años no hubo ninguna nueva publicación acerca de los murciélagos que duermen en tiendas. A partir de la década de 1970 se renueva el interés por las tiendas hechas por los murciélagos neotropicales, a raíz del descubrimiento, en Costa Rica, de que la especie *Ectophylla alba* se refugiaba en hojas de *Heliconia* (Timm & Mortimer 1976).

Hasta la fecha, existen más de 40 publicaciones que registran diversos aspectos de las tiendas hechas por murciélagos, la mayoría consiste en comunicaciones cortas de observaciones en el campo. Entre las publicaciones que contienen más información están la de Timm (1987), que provee datos sobre los géneros *Artibeus* y *Uroderma*; además, Kunz *et al.* (1994) y Kunz y Lumsden (2003) publican revisiones generales del tema.

A pesar de que en el neotrópico hay murciélagos que utilizan tiendas desde el centro de México hasta el norte de Argentina, la mayoría de los trabajos publicados proviene de unas pocas localidades. Los países más representativos son Brasil, Costa Rica, Ecuador, Guyana, Panamá, Perú y Trinidad.

ORGANIZACIÓN DE ESTA GUÍA DE CAMPO

En este libro se compila la información publicada hasta el momento sobre el uso de las tiendas como refugio por parte de los murciélagos que habitan en los países neotropicales. Se ofrece una lista actualizada de las plantas y las especies de murciélagos que las utilizan, agregando nuevos

recognition of different styles of tents and the possible bat species using those tents. This field guide is written for the use of researchers, students, and tourist guides throughout tropical America. Our objective is to provide updated information on the subject, which can be useful during field work, and to propose priority research questions to broaden our understanding of the ecology, evolution, and conservation of these interesting bats.

SPECIES OF NEOTROPICAL TENT-ROOSTING BATS

All 17 species of Neotropical bats that construct or use tents as roosts belong to the family Phyllostomidae, endemic to the New World, and are known as leaf-nosed bats. Sixteen of these species are in the subfamily Stenodermatinae and only *Rhinophylla pumilio* is in the subfamily Carolliinae. These species are arranged in 7 genera. The genus *Artibeus* (including the formerly separate genus *Dermanura*) contains eight tent-roosting species, *Vampyressa* contains three, *Uroderma* two, and *Ectophylla*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, and *Rhinophylla* have only one species each.

Neotropical tent-roosting bats are primarily frugivorous, although some species also consume nectar, pollen, and/or insect larvae (Gardner 1977).

In terms of their altitudinal distribution, these species are primarily found in the lowlands below 800 m, with the exception of *Artibeus toltecus*, which inhabits the middle and high elevations (Timm 1987). The majority of species are found in primary and secondary forests, principally in rainforests. However, *Artibeus jamaicensis*, *A. phaeotis*, and *Uroderma bilobatum* also are present in the dry forest.

In terms of latitude, the number of tent-roosting species declines as you move away from the equator (parallel 0°). The greatest diversity of species occurs between 10° south and 10° north latitude and decreases considerably beyond the Tropics of Cancer and Capricorn. The region with most species diversity is the border of Brazil, Colombia, and Perú, and a small area in southeastern Colombia, which has 11 or 12 species (Fig. 5).

Artibeus watsoni and *Uroderma bilobatum* are the species that use the greatest diversity of plants and present the greatest variety in architectural styles (Fig. 6). These two species have a wide distribution and the greatest number of published works, with 10 and 13 publications respectively.

registros. Además, compilamos, actualizamos y analizamos la diversidad de plantas, la arquitectura de las tiendas y las distribuciones geográficas de los murciélagos. Para cada especie de murciélago se presenta información básica sobre su historia natural, un mapa de distribución, fotografías de la especie y de la arquitectura de sus tiendas. Diseñamos una clave para reconocer los distintos tipos de tiendas y las posibles especies de murciélagos que las utilizan. Esta guía de campo está escrita para ser usada por investigadores, estudiantes y guías de turismo en toda la América tropical. Nuestro objetivo es brindar información actualizada sobre el tema, que pueda ser útil durante el trabajo de campo y proponer líneas de estudio prioritarias para ampliar el conocimiento acerca de la ecología, la evolución y la conservación de los murciélagos que presentan este comportamiento.

ESPECIES DE MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES QUE UTILIZAN TIENDAS

Las 17 especies de murciélagos neotropicales que construyen o usan tiendas como refugios pertenecen a la familia Phyllostomidae, endémica del Nuevo Mundo, y se conocen como murciélagos de hoja nasal. Dieciséis de ellas están en la subfamilia Stenodermatinae y solo *Rhinophylla pumilio* es de la subfamilia Carollinae. Estas especies se agrupan en siete géneros. El género *Artibeus* (que incluye al género anteriormente separado *Dermanura*, Simmons 2005) contiene ocho especies, *Vampyressa* tres, *Uroderma* dos y *Ectophylla*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus* y *Rhinophylla* tienen una especie cada uno.

Las especies neotropicales que utilizan tiendas son principalmente frugívoras, aunque algunas también se pueden alimentar de néctar, polen y/o larvas de insectos (Gardner 1977).

En cuanto a su distribución altitudinal, estos murciélagos habitan principalmente en las tierras bajas, por debajo de 800 metros sobre el nivel del mar (ms.n.m.), con excepción de *Artibeus toltecus*, que se distribuye en tierras medias y altas (Timm 1987). La mayoría se encuentra tanto en bosques maduros como secundarios, sobre todo en bosques húmedos. Sin embargo, *Artibeus jamaicensis*, *A. phaeotis* y *Uroderma bilobatum* también se distribuyen en los bosques deciduos (Emmons 1990; Reid 1997).

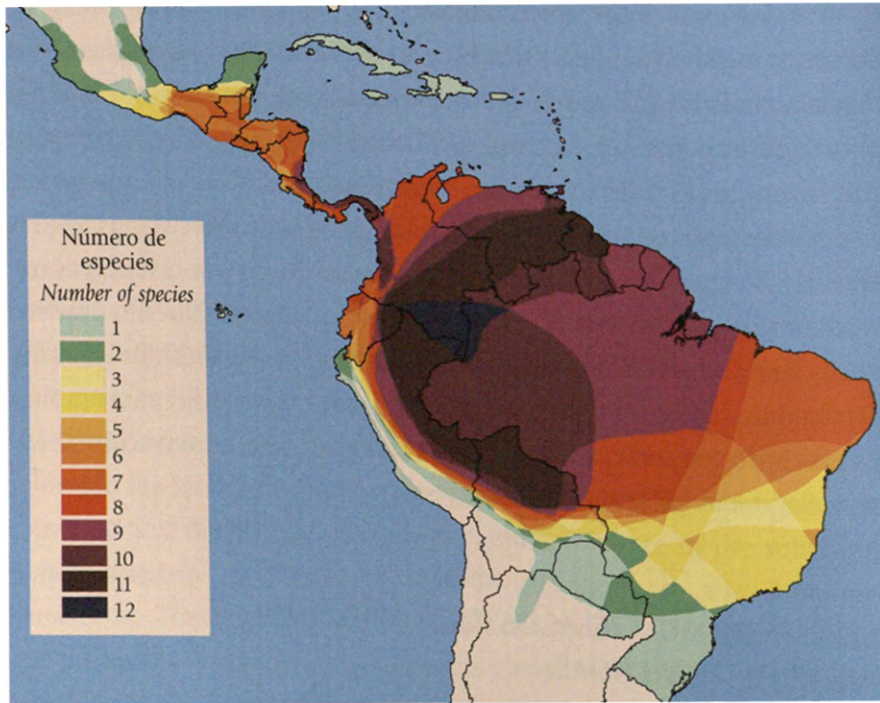


Figura 5. Mapa de distribución de las especies neotropicales de murciélagos que utilizan tiendas como refugio. Nótese que el número de especies es mayor cerca del ecuador y disminuye hacia latitudes superiores.

Figure 5. Map of distribution of the Neotropical species of tent-roosting bats. Note that the number of species is higher near the Equator and declines towards higher latitudes.

At the other extreme lie *Artibeus anderseni*, *A. toltecus*, and *Uroderma magnirostrum*, which are known to use only a single plant species, have a single architecture type, and a more restricted distribution; each has only a single publication (or 2) describing their tents. The largest number of records of plant species used as tents corresponds to the best studied species; these are also the most common and widely distributed bats in the countries where the topic has been most frequently addressed—Costa Rica and Perú. Thus, we presume that a number of additional plant species and architectural styles will be added when the rare bats are better studied. For example, *Platyrrhinus helleri*, a common and widely distributed species, was only recently discovered using a tent roost (Tello & Velazco 2003).

It has been suggested that only smaller, lighter bats are able to use tents for roosts. In the family Phyllostomidae, species can weigh up to 230

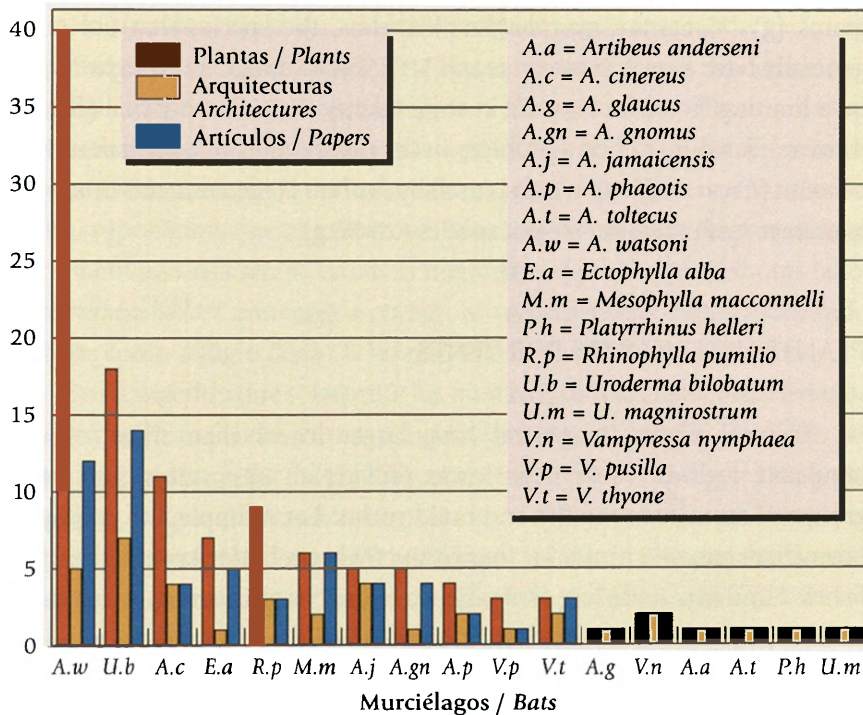


Figura 6. Número de especies de plantas, tipos de arquitecturas y trabajos publicados para cada especie de murciélago.

Figure 6. Number of plant species, types of architecture, and papers for Neotropical tent-roosting bats.

Latitudinalmente, el número de especies de murciélagos que utilizan tiendas disminuye al alejarse del paralelo 0°. La mayor diversidad se encuentra entre 10° al sur y 10° al norte de latitud, y disminuye drásticamente más allá de los trópicos de Cáncer y de Capricornio. La región con mayor diversidad de especies es la frontera entre Brasil, Colombia y Perú, además de una pequeña zona en el suroeste de Colombia, que tiene entre 11 y 12 especies (Fig. 5).

Artibeus watsoni y *Uroderma bilobatum* son las especies que utilizan la mayor diversidad de plantas y presentan la mayor variedad de tipos de arquitectura (Fig. 6). Estas dos especies tienen una amplia distribución y a ellas corresponde el mayor número de trabajos publicados, con 10 y 13 publicaciones respectivamente. En el otro extremo, *Artibeus anderseni*, *A. toltecus* y *Uroderma magnirostrum* utilizan una sola especie de planta, con

grams (g) (*Vampyrum spectrum*); nevertheless, the species that use tents generally have a mass between 6 and 50 g. Even though bat weight might be a limiting factor for tent use in some plants, as in *Philodendron* (family Araceae), it would not be a problem in the case of tents in large palms, like coconut (*Cocos nucifera*), which is used by *Artibeus jamaicensis* and *Uroderma bilobatum*, both medium-weight species (25-50 g).

PLANTS USED BY BATS FOR TENTS

Tropical plants in general have larger leaves than those of the temperate regions. These large leaves provide an opportunity for some groups of animals to modify and build roosts. For example, the epiphytic bromeliads provide roosts for four of the five vertebrate classes, all except fishes. Similarly, unfurling *Heliconia* leaves are used as roosts by spiders, insects, amphibians, and the bat *Thyroptera tricolor*.

In the Neotropics, 77 species of plants are modified by bats as tents, included in 41 genera and 18 families (Appendix 1). Most species of plants used for tents are native to the New World. However, a few species reported are introduced exotic species. Two plant families contain 55% of the known tent species: Araceae and Arecaceae (= Palmae) with 21 species each (Fig. 7). The majority of plants used are monocotyledons and 20% are epiphytes. Most plants used for tents are lowland rainforest species, with the exception of a few high elevation epiphytes of the cloud forest.

Of the 17 Neotropical tent-roosting bat species, at least 12 use palms (Arecaceae). The family Heliconiaceae is second in importance, whose only genus, *Heliconia*, is used by nine bat species; in third place comes the family Araceae, whose leaves are refuge to eight species of bats.

It appears that there are a number of plant species that could be used for tents because of the size and shape of their leaves, however there are no reports of them being used by bats. Among them are some species in the genus *Calathea* or the aroid *Dieffenbachia*, which are not used by the bats perhaps because in the case of the latter, it secretes a milky sap, possibly toxic to some mammals (Timm & Clauson 1990). Bats seem to have specific requirements to build their tents. For example, not only do they select the species and the size and shape of the leaves, but they also select

un solo tipo de arquitectura y una distribución más restringida; cada una solo tiene una publicación que describe sus tiendas. De las especies mejor estudiadas tenemos los mayores registros del número de plantas que usan como tiendas; también son las más comunes y de mayor distribución en los países donde más se ha trabajado el tema: Costa Rica y Perú. Por lo tanto, suponemos que el número de plantas y los tipos de arquitectura se incrementarán cuando se estudien mejor las especies raras. Por otro lado, *Platyrrhinus helleri*, una especie común, se registró recientemente utilizando tiendas como refugio (Tello & Velazco 2003).

Se ha sugerido que solamente los murciélagos más pequeños y livianos pueden utilizar tiendas como refugio. En la familia Phyllostomidae, las especies pueden pesar hasta 230 gramos (g), (*Vampyrum spectrum*); no obstante, las que utilizan tiendas pesan entre 6 y 50 g. Si bien es cierto que el peso del murciélago puede ser un factor limitante para utilizar tiendas en algunas plantas, por ejemplo *Philodendron* (familia Araceae), este no sería un problema en el caso de las tiendas en palmas grandes, como el coco (*Cocos nucifera*), que es utilizada por *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum*, especies de peso mediano (25-50 g).

PLANTAS UTILIZADAS POR LOS MURCIÉLAGOS COMO TIENDAS

Las plantas tropicales tienen hojas generalmente más grandes que las de zonas templadas. Para algunos grupos de animales, esta característica constituye una oportunidad para modificar esas y así poder construir refugios. Por ejemplo, las bromelias epífitas proveen refugio a cuatro de las cinco clases de vertebrados que existen, todos excepto los peces. De manera similar, las hojas jóvenes aún enrolladas de *Heliconia* son utilizadas por arañas, insectos, anfibios y murciélagos del género *Thyroptera*.

En el neotrópico se han registrado 77 especies de plantas modificadas como tiendas, agrupadas en 41 géneros y 18 familias (Apéndice 1). Casi todas son nativas del neotrópico, aunque hay unas pocas exóticas introducidas. Dos familias de plantas agrupan el 55% del total de especies registradas: Araceae y Arecaceae (= Palmae) con 21 especies cada una (Fig. 7). En su gran mayoría, las plantas usadas son monocotiledóneas y alrededor del 20% son epífitas. La mayoría de ellas pertenece al bosque

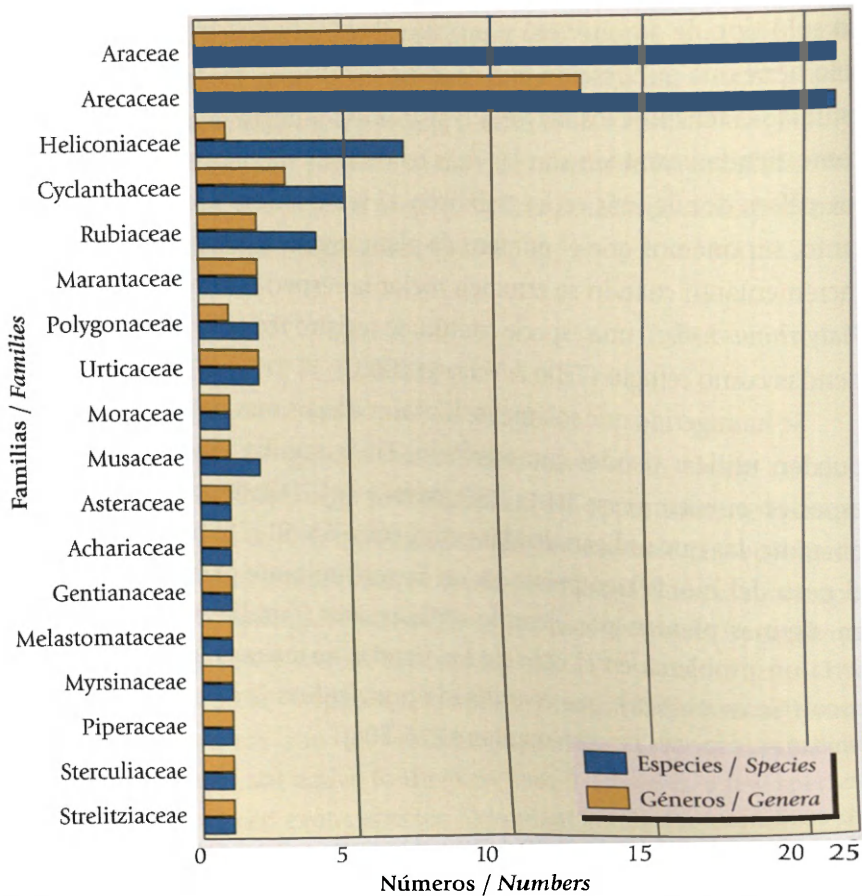


Figura 7. Número de géneros y especies de las familias de plantas que los murciélagos utilizan como tiendas.

Figure 7. Number of genera and species for each plant family reported to be used as tents.

the microhabitat surrounding these leaves. This selection process, however, is not fully understood yet.

The work of Cholewa *et al.* (2001) is the only study that evaluated this type of roost from the botanical perspective. This investigation assesses the damage tent construction causes on plants, examining the vascular anatomy and water transport in modified leaves of *Cryosophila warczewiczii*, *Heliconia pogonantha*, and *Manicaria plukenetii*. The authors concluded that nutrient and water flow is not interrupted significantly by the modifications produced by bats. They consider the latter as a key factor for the success in using this type of refuge.

húmedo de tierras bajas, con excepción de unas cuantas epífitas que llegan hasta los bosques nubosos.

De las 17 especies de murciélagos neotropicales que utilizan tiendas, por lo menos 12 ocupan palmas (Arecaceae). La familia Heliconiaceae es la segunda, cuyo único género, *Heliconia*, es usado por nueve especies de murciélagos; el tercer lugar lo ocupa la familia Araceae, cuyas hojas sirven de refugio a ocho especies de murciélagos.

A simple vista, las hojas de algunas otras especies de plantas presentan ciertas características –como forma y tamaño– ideales para construir tiendas y, sin embargo, los murciélagos no las utilizan. Entre ellas están algunas especies del género *Calathea* o la arácea *Dieffenbachia*, que no la usan posiblemente porque exuda una savia lechosa presumiblemente tóxica para algunos mamíferos (Timm & Clauson 1990). Al parecer, los murciélagos tienen requerimientos específicos para construir las tiendas, por ejemplo, no sólo escogen las especies y el tamaño y forma de las hojas sino que también seleccionan el microhábitat que las rodea. Sin embargo, este proceso de selección aún no se conoce muy bien.

El trabajo de Cholewa y colaboradores (2001) es la única obra publicada que estudia este tipo de refugios desde la perspectiva botánica. En esta investigación se evalúa el daño que puede representar para la planta la construcción de una tienda, observando la anatomía vascular y el flujo de agua en las hojas modificadas de *Cryosophila warcsewiczii*, *Heliconia pogonantha* y *Manicaria plukenetii*. Estos autores concluyeron que el flujo de agua y nutrientes en la hoja no se interrumpe significativamente. Esto es señalado como un factor clave en el éxito del uso de este tipo de refugios por parte de los murciélagos.

TIPOS DE TIENDA O ARQUITECTURAS

Kunz *et al.* (1994) clasificaron las tiendas de murciélagos en ocho tipos o “arquitecturas”. De estas, siete las utilizan los murciélagos neotropicales y una solamente se conoce del género *Scotophilus* en el Viejo Mundo. A esta clasificación se le agregó una arquitectura más, llamada bote/apical, que es la combinación de dos tipos y que más adelante se explicará en detalle (Zortúa & De Brito 2000).

TYPE OF TENTS OR ARCHITECTURES

Kunz *et al.* (1994) classified bat tents in eight categories or “architectures”. Seven are known to be used by Neotropical bats and one is known only from the Old World genus *Scotophilus*. An additional category, called boat/apical, was included here, which is a combination of these two architectural styles (Zortéa & De Brito 2000).

The basis for architectural classification is leaf size and shape, and the number of cuts needed to modify the plant. The shape of leaves and the plant structure in the subcanopy of Neotropical and Paleotropical forests limit the repertoire of architectural styles that bats are able to build (Kunz & Lumsden 2003).

CLASSIFICATION

Herein, we present a description of the types of architecture and identify the bats associated with each one.

CONICAL (FIGS. 8, 9, 10, 11)

To construct this tent, bats make several cuts on the petiole at the base of the leaf. This causes the leaf to fold down in a 45° to 70° angle, forming a cone shaped funnel that protects the bats against the light (Kunz *et al.* 1994). This is the only architectural style that includes the cutting of several leaves to form a single tent. The species reported to use this type of architecture are *Platyrrhinus helleri* and *Uroderma bilobatum*.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 8. Tienda cónica en *Potalia turbinata* (Loganiaceae), Costa Rica.

Figure 8. Conical tent in *Potalia turbinata* (Loganiaceae), Costa Rica.

La clasificación de las arquitecturas se basa en el tamaño y la forma de la hoja y en el número de cortes que se le hacen para modificarla. La forma de las hojas y la estructura de la planta en el subdosel y el sotobosque de los bosques neotropicales y paleotropicales limitan la variedad de arquitecturas que los murciélagos pueden construir (Kunz & Lumsden 2003).

CLASIFICACIÓN

A continuación se presenta una descripción de cada tipo de arquitectura y se identifican las especies de murciélagos asociadas a cada una.

CÓNICA (FIGS. 8, 9, 10, 11)

Para formar esta tienda, los murciélagos hacen cortes en los pecíolos, a la altura de la base de la lámina foliar, esto hace que las hojas caigan en un ángulo de 45° a 70°, formando un cono que protege al animal de la luz (Kunz *et al.* 1994). Esta es la única arquitectura que incluye el corte de varias hojas para formar una tienda. Las especies que se han registrado utilizando esta arquitectura son *Uroderma bilobatum* y *Platyrrhinus helleri*.

© B. Rodríguez-Herrera



Figura 9. Vista por debajo de una tienda donde se aprecian los cortes hechos por los murciélagos en las hojas de *Potalia turbinata* (Loganiaceae), Costa Rica.

Figure 9. Underside view of a tent in *Potalia turbinata* (Loganiaceae), where the cuts made on the leaves can be appreciated, Costa Rica.



Figura 10. Tienda cónica en *Ardisia brenesii* (Mirsynaceae), Costa Rica.

Figure 10. Conical tent in *Ardisia brenesii* (Mirsynaceae), Costa Rica.

UMBRELLA (FIGS. 12, 13, 14, 15)

The bat cuts the veins and interconnected tissue of palmate leaves, which might have a circular, semicircular, ovoid, heart or spatula (polygons) shape, leaving the central petiole intact (Kunz *et al.* 1994). The plants used in this type of architecture belong to the family Arecaceae (palms) or to other families with similar shaped leaves (Cyclanthaceae). However, not all palms are cut in this architectural style. The only plant modified into this style of tent, that is neither a palm nor looks like a palm, is *Cecropia insignis* (Fig. 87). The bat species found to occupy this type of tent are *Artibeus jamaicensis*, *A. watsoni*, *Uroderma bilobatum*, and *Vampyressa nymphaea*.



Figura 11. Cortes en las bases gruesas de las hojas de *Ardisia brenesii* (Mirsynaceae), Costa Rica.

Figure 11. Cuts on the thick bases of *Ardisia brenesii* (Mirsynaceae) leaves, Costa Rica.

SOMBRILLA (FIGS. 12, 13, 14, 15)

El murciélago hace cortes en las venas y la lámina foliar de hojas de palma, los cuales pueden tener forma circular, semicircular, ovoide, de corazón o de espátula (polígonos), dejando el pecíolo intacto (Kunz *et al.* 1994). Las plantas con esta arquitectura pertenecen a la familia *Arecaceae* (palmas) u otras familias con hojas similares (*Cyclanthaceae*). Sin embargo, no todas las palmas se modifican de esta manera. La única planta con esta arquitectura que no es palma ni se parece a una es *Cecropia insignis* (Fig. 87). Las especies que se han registrado usando este tipo de tiendas son *Artibeus jamaicensis*, *A. watsoni*, *Uroderma bilobatum* y *Vampyressa nymphaea*.



Figura 12. Tienda tipo sombrilla en *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), Costa Rica.

Figure 12. Umbrella tent in *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), Costa Rica.



Figura 13. *Artibeus watsoni* perchando en *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), Costa Rica.

Figure 13. *Artibeus watsoni* roosting in *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), Costa Rica.



Figura 14. Tienda tipo sombrilla en *Cryosophila guagara* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 14. Umbrella tent in *Cryosophila guagara* (Arecaceae), Costa Rica.

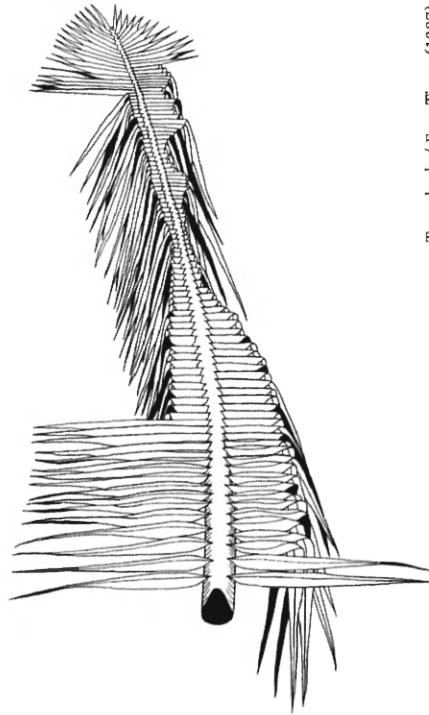


Figura 15. *Uroderma bilobatum* perchando en *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), México.

Figure 15. *Uroderma bilobatum* roosting in *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), Mexico.

PINNATE (FIGS. 16, 17, 18)

The pinnate tent is formed by cutting several leaflets from a compound leaf or frond, like those of the coconut palm, which results in a ventilated tent. Not all compound leaves modified as tents present this architecture; some compound leaves can also be used to construct bifid tents. The pinnate architecture is basically used only on large palms. The species of bats reported to use this tent style are *Artibeus jamaicensis*, *Uroderma bilobatum*, and *U. magnirostrum*.



Tomado de / From Timm (1987)

Figura 16. Tienda pinnada.

Figure 16. Pinnate tent.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 17. Tienda pinnada en *Attalea rostrata* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 17. Pinnate tent in *Attalea rostrata* (Arecaceae), Costa Rica.

PINNADA (FIGS. 16, 17, 18)

Estas tiendas se forman cortando varias pinnas de una hoja compuesta, como la palma de coco, lo cual origina una tienda ventilada. No todas las hojas compuestas modificadas como tienda pertenecen a este tipo de arquitectura; también algunas hojas compuestas pueden utilizarse para construir tiendas bífidas. La arquitectura pinnada se lleva a cabo básicamente en hojas de palmas grandes. Las especies que se han registrado utilizando este tipo de tienda son *Artibeus jamaicensis*, *Uroderma bilobatum* y *U. magnirostrum*.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 18. *Uroderma bilobatum* en una tienda pinnada en *Cocos nucifera* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 18. *Uroderma bilobatum* in a pinnate tent in *Cocos nucifera* (Arecaceae), Costa Rica.

APICAL (FIGS. 19, 20 21, 22,)

In this type of architecture, the leaf tip is generally modified in such a way that it hangs perpendicular to the ground. Bats cut the base and/or veins of the leaves of epiphytes, terrestrial herbs and bushes (Kunz *et al.* 1994). The simplest single-cut tents belong to this architectural style (Fig. 21). This is the architecture style employed in more plant species (mostly epiphytes) and used by the largest number of bat species, with records from *Artibeus anderseni*, *A. cinereus*, *A. glaucus*, *A. gnomus*, *A. jamaicensis*, *A. phaeotis*, *A. toltecus*, *A. watsoni*, *Mesophylla macconnelli*, *Rhinophylla pumilio*, *Uroderma bilobatum*, and *Vampyressa thyone*.

Tomado de / From Timm (1984)

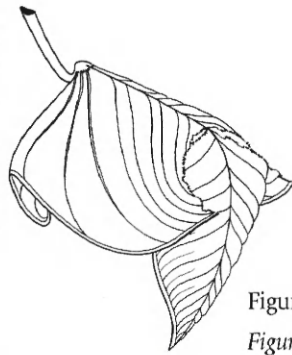


Figura 19. Tienda apical.
Figure 19. Apical tent.

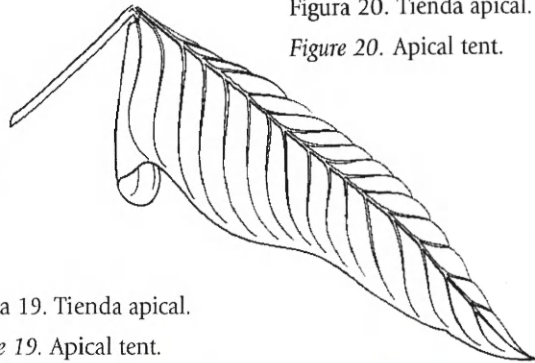


Figura 20. Tienda apical.
Figure 20. Apical tent.

© B. Rodríguez-Herrera



Figura 21. Tienda apical en *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae), Costa Rica.
Figure 21. Apical tent in *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae), Costa Rica.

APICAL (FIGS. 19, 20, 21, 22)

En este tipo de arquitectura, generalmente la punta de la hoja está modificada de manera que cuelga perpendicularmente al suelo. Los murciélagos la forman cortando la base y/o las venas de las hojas de plantas epífitas, hierbas terrestres y arbustos (Kunz *et al.* 1994). La tienda más sencilla, con un solo corte, pertenece a este tipo (Fig. 21). Es la tienda utilizada en más especies de plantas (la mayoría epífitas) y por el mayor número de especies de murciélagos. Las especies que se han registrado usando esta tienda son *Artibeus anderseni*, *A. cinereus*, *A. glaucus*, *A. gnomus*, *A. jamaicensis*, *A. phaeotis*, *A. toltecus*, *A. watsoni*, *Mesophylla macconnelli*, *Rhinophylla pumilio*, *Uroderma bilobatum* y *Vampyressa thuyone*.



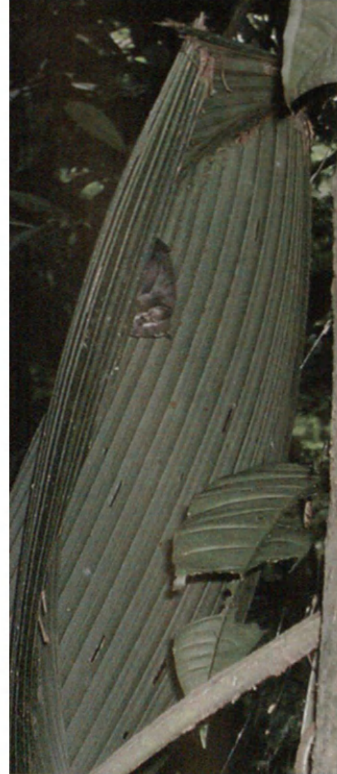
© B. Rodríguez-Herrera

Figura 22. Tienda apical en *Philodendron jodavisianum* (Araceae), Costa Rica.

Figure 22. Apical tent in *Philodendron jodavisianum* (Araceae), Costa Rica.

BIFID (FIGS. 23, 24, 25, 26, 27)

Bifid tents are formed by making cuts on simple or compound leaves with bifurcated tips (that is, they end in two tips). The bats make cuts in the form of an elongated "J" or "V" along both sides of the midrib, in such a way that the apical tips fold together, crossing over each other and forming a cavity that serves as a roosting space (Kunz *et al.* 1994). This architecture is relatively common in understory plants of mature forests and only found in plants of the families *Arecaceae* and *Cyclanthaceae*. The bat species recorded to use this tent style are *Artibeus cinereus*, *A. watsoni*, *Mesophylla macconnelli*, *Rhinophylla pumilio*, and *Uroderma bilobatum*.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 23. Tienda bifida en *Asplundia* sp. (*Cyclanthaceae*), Costa Rica.

Figure 23. Bifid tent in *Asplundia* sp. (*Cyclanthaceae*), Costa Rica.



© R. Medellín

Figura 24. Cortes en una tienda bifida en *Geonoma oxycarpa* (*Arecaceae*), Chiapas, México.

Figure 24. Cuts on a bifid tent in *Geonoma oxycarpa* (*Arecaceae*), Chiapas, Mexico.

BÍFIDA (FIGS. 23, 24, 25, 26, 27)

Estas tiendas se forman haciendo cortes en hojas simples o compuestas que tienen forma bífida (es decir, que terminan en dos puntas). Los murciélagos hacen un corte usualmente en forma de "J" o "V" a ambos lados de la vena central, de modo que las puntas de las hojas caen una sobre la otra, con lo cual se forma una cavidad que sirve como dormitorio (Kunz *et al.* 1994). Esta arquitectura se presenta solo en plantas de las familias *Arecaceae* y *Cyclanthaceae* y es relativamente común en el sotobosque de bosques maduros. Las especies que se han registrado utilizando estas tiendas son *Artibeus watsoni*, *A. cinereus*, *Mesophylla macconnelli*, *Rhinophylla pumilio* y *Uroderma bilobatum*.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 25. Tienda bífida en *Geonoma congesta* (*Arecaceae*), Costa Rica.

Figure 25. Bifid tent in *Geonoma congesta* (*Arecaceae*), Costa Rica.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 26. Tienda bífida en *Astrocaryum* sp. (*Arecaceae*), Costa Rica.

Figure 26. Bifid tent in *Astrocaryum* sp. (*Arecaceae*), Costa Rica.



© R.A. Medellín

Figura 27. Tienda bífida en *Asplundia sleeperae* (*Cyclanthaceae*), Costa Rica.

Figure 27. Bifid tent in *Asplundia sleeperae* (*Cyclanthaceae*), Costa Rica.

PARADOX (FIGS. 28, 29, 30)

In this case, bats make elongated "J" or "V" shaped cuts on long, broad, and oblong leaves of *Musa* and *Anthurium* (Kunz *et al.* 1994), similar to the ones found in bifid tents. However, the apical tips are not bifurcated so that the sides of the leaf simply fold down. The bat species reported to use this tent style are *Artibeus cinereus*, *Mesophylla macconnelli*, *Rhinophylla pumilio*, and *Uroderma bilobatum*.

Tomado de / From Timm (1987)

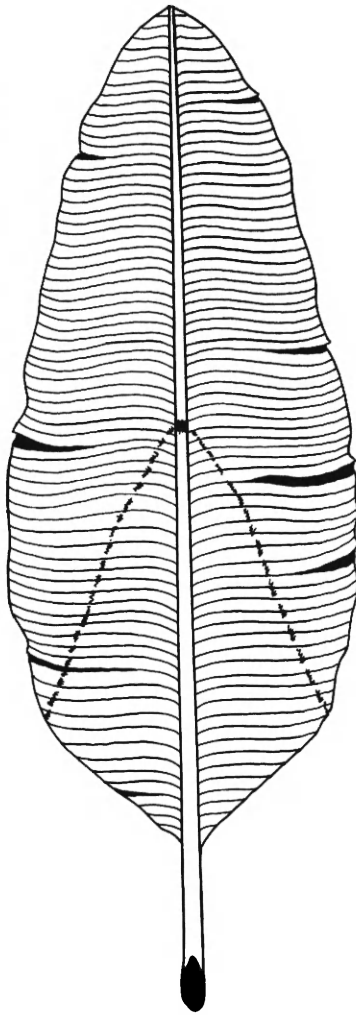


Figura 28. Cortes de una tienda paradoja.

Figure 28. Cuts on a paradox tent.

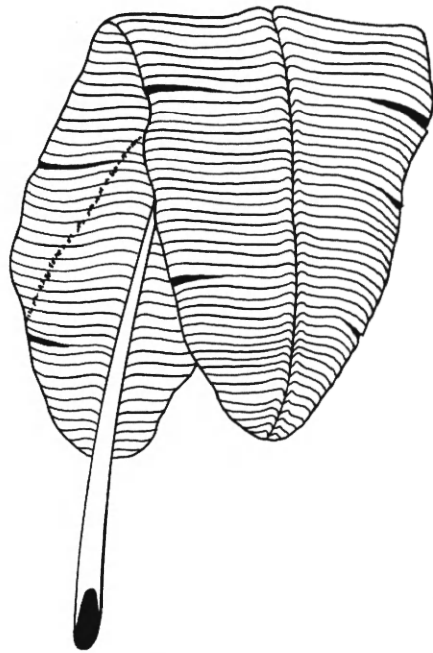


Figura 29. Tienda paradoja.

Figure 29. Paradox tent.

PARADOJA (FIGS. 28, 29, 30)

En este caso los murciélagos hacen cortes en forma de "J" o "V" en hojas grandes, anchas y oblongas de plantas de los géneros *Musa* y *Anthurium* (Kunz *et al.* 1994), similares a los encontrados en las tiendas bífidas. A diferencia de estas últimas, la hoja en la arquitectura paradoja no tiene las puntas bifurcadas. Las especies que se han registrado utilizando estas tiendas son *Artibeus cinereus*, *Mesophylla macconnelli*, *Rhinophylla pumilio* y *Uroderma bilobatum*.

© R. M. Timm



Figura 30. Tienda paradoja en *Musa acuminata* (Musaceae), Costa Rica.

Figure 30. Paradox tent in *Musa acuminata* (Musaceae), Costa Rica.

INVERTED BOAT (FIGS. 31, 32, 33, 34)

Bats create the inverted boat-type architecture on elongated, broad *Heliconia* leaves by making cuts parallel to the central vein (Kunz *et al.* 1994) in such way that both sides of the leaf blade fold downwards along the midrib. *Ectophylla alba* makes the parallel cuts along the entire midrib, but other species make "J" shaped cuts on both sides of the leaf base. The bat species recorded using this tent style are *Artibeus anderseni*, *A. cinereus*, *A. phaeotis*, *A. watsoni*, *Ectophylla alba*, *Rhinophylla pumilio*, and *Uroderma bilobatum*.

Tomado de / Taken from Timm (1987)

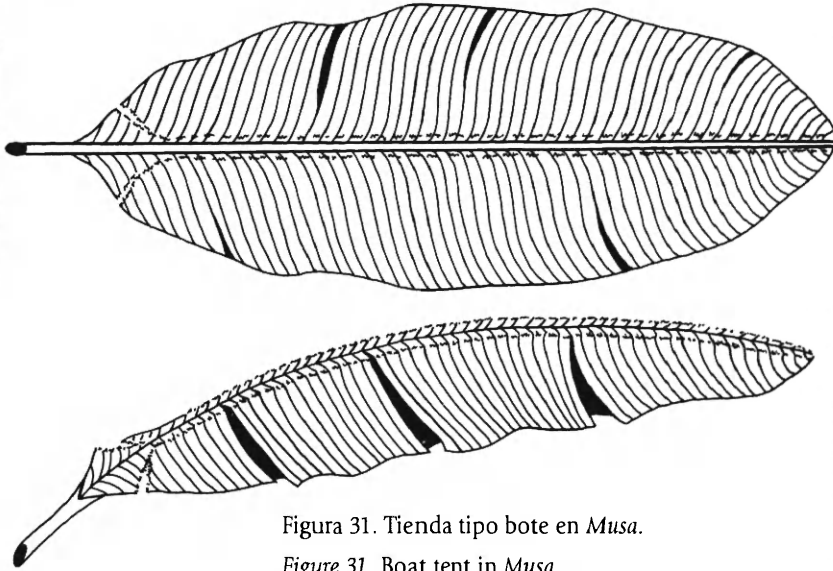


Figura 31. Tienda tipo bote en *Musa*.

Figure 31. Boat tent in *Musa*.

© B. Rodríguez-Herrera



Figura 32. Tienda tipo bote en *Heliconia* (Heliconiaceae), usada por *Ectophylla alba*, Costa Rica.

Figure 32. Boat tent in *Heliconia* (Heliconiaceae), used by *Ectophylla alba*, Costa Rica.

BOTE INVERTIDO (FIGS. 31, 32, 33, 34)

Para hacer esta tienda, los murciélagos hacen cortes paralelos a la vena central, en hojas alargadas y anchas de *Heliconia* (Kunz *et al.* 1994), de modo que ambas partes de la lámina se doblan hacia abajo, a los lados de la vena central. *Ectophylla alba* realiza cortes paralelos a lo largo de todo el raquis, pero otras especies pueden hacer cortes en forma de "J" a ambos lados de la base de la hoja. Las especies que se han registrado utilizando estas tiendas son *Artibeus anderseni*, *A. cinereus*, *A. phaeotis*, *A. watsoni*, *Ectophylla alba*, *Rhinophylla pumilio* y *Uroderma bilobatum*.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 33. Tienda tipo bote en *Ishnosiphon inflatus* (Marantaceae), Costa Rica.

Figure 33. Boat tent in *Ishnosiphon inflatus* (Marantaceae), Costa Rica.



© Antonio Almeida

Figura 34. Tienda tipo bote en *Musa paradisiaca* (Musaceae) usada por *Rhinophylla pumilio*, Brasil.

Figure 34. Boat tent in *Musa paradisiaca* (Musaceae) used by *Rhinophylla pumilio*, Brazil.

BOAT/APICAL (FIGS. 35, 36, 37)

As its name indicates, this architecture style is a mixture of two tent types. To construct it, bats make a cut almost parallel to the midrib of the – normally elongated – leaf (similar to the inverted boat style); however, a deep cut in the apical tip's midrib causes the tip to collapse downward, similar to apical tents (Zortéa & Debrito 2003). We herein classify the tents found in *Pentagonia donnell-smithii* as boat/apical because of the cuts and folding pattern, and suggest that some variations of *Philodendron* tents should be reclassified as boat/apical tents as well (Fig. 59). The bat species documented using this tent style are *Artibeus jamaicensis*, *A. watsoni*, *Vampyressa pusilla*, and *V. thuyone*.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 35. Tienda tipo bote/apical en *Heliconia* (Heliconiaceae), Costa Rica.

Figure 35. Boat/Apical tent in *Heliconia* (Heliconiaceae), Costa Rica.



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 36. Tienda tipo bote/apical en *Heliconia reticulata* (Heliconiaceae), Costa Rica.

Figure 36. Boat/Apical tent in *Heliconia reticulata* (Heliconiaceae), Costa Rica.

BOTE/APICAL (FIGS. 35, 36, 37)

Como su nombre lo indica, esta arquitectura es una mezcla de dos tipos de tienda. Para ello, los murciélagos hacen un corte (parecido al tipo bote) casi paralelo a la vena central de la hoja –en la mayoría de los casos son hojas alargadas–, pero cerca de la punta hacen un corte profundo en la vena central, lo cual hace que ésta quede colgando (de forma similar al tipo apical) (Zortéa & Debrito 2003). En esta categoría incluimos las tiendas hechas en la planta *Pentagonia donnell-smithii*, debido a los cortes que presenta, y proponemos hacer lo mismo con algunas variaciones en hojas de *Philodendron* (Fig. 59). Las especies que se han registrado utilizando estas tiendas son *Artibeus jamaicensis*, *A. watsoni*, *Vampyressa pusilla* y *V. thylene*.



© Marlon Zortéa

Figura 37. Tienda tipo bote/apical en *Heliconia* (Heliconiaceae) usada por *Vampyressa pusilla*, Brasil.

Figure 37. Boat/apical tent in *Heliconia* (Heliconiaceae) used by *Vampyressa pusilla*, Brazil.

ARCHITECTURES AND ABUNDANCES OF TENTS

In general, tent styles are found stratified across the vertical profile of the tropical forests. In the first stratum or understory, the common tents are bifid, inverted boat, and paradox style (e.g., in understory palms and heliconias). Several meters higher, pinnate, conical, umbrella, and apical boat-type tents are found (e.g., in tall palms and shrubs like *Pentagonia*). Epiphytes are a common source of plants used for apical tents and may be readily visible several meters from the ground. There have been no tents described from the canopy, but we believe that tents will be common there if only this level of the forest could be adequately studied.

What factors limit the bats when constructing a certain type of tent? In the first place, these could be phylogenetic, for a species might simply not have the genetic information for building some styles of tents; for example, the bat might not recognize the leaves he could modify as tents. Additionally, plant ecological factors might play a significant role in leaf selection. These might include abundance of the appropriate plant species, its height, the leaf shape, the angle, the size, and the proximity of shrubs and other vegetation to the potential host plant. Finally, mechanical factors also are important, given that not all architectural styles would support larger animals. In this sense, small bats are restricted to light leaves and are probably unable to cut the hard palm fronds or leaflets in large palms. Conversely, larger bats can make the more complex tents in terms of size, hardness, and number of cuts.

Another mechanical factor influencing tent construction is the cost-benefit balance to build a particular type of tent. In terms of costs, the number of cuts or holes required to construct a certain tent should be considered. For example, the number of cuts necessary to build an apical style tent is relatively low, ranging from a single cut on the central vein (in *Heliconia*, Figs. 22), to three or four in leaves such as those of philodendrons (Kunz *et al.* 1994; Kunz & Lumsden 2003). On the other hand, there are tents that require 60 or more cuts, such as the umbrella style tents built in *Sabal* and *Pritchardia*, or pinnate tents in coconut palms. Another factor involved in the cost of tent construction is the force exertion needed to make the cuts. For some conical tents like *Ardisia* (Myrsinaceae) (Figs. 10, 11) the cut must sever the lignified petioles of more than one leaf, which requires a greater cutting force than cutting a single, softer aroid leaf.

En términos generales, en los bosques tropicales existe una estratificación vertical de las arquitecturas de las tiendas de los murciélagos. En el primer estrato o sotobosque, las tiendas a menor altura son principalmente bífidas, del tipo bote y paradoja (por ejemplo, en palmas y heliconias). Varios metros más arriba están las tiendas pinnadas, cónicas, de sombrilla y bote/apical (como las de palmas altas y arbustos como *Pentagonia*). Por último, las tiendas apicales presentes en las plantas epífitas se encuentran a mayor altura. Aún no se han registrado tiendas en el dosel, que es el estrato superior del bosque, pero creemos que se podrían encontrar si se buscan utilizando las técnicas adecuadas.

¿Cuáles factores limitan a los murciélagos para construir determinado tipo de tienda? Los primeros son los factores de "arrastré filogenético", ya que una especie puede no tener la información genética que le permita construir un cierto tipo de arquitectura, por ejemplo, que el murciélago no reconozca las hojas que puede modificar como tienda. También existen factores ecológicos de las plantas que pueden influir significativamente en la selección de la hoja para la tienda. Algunos de estos factores podrían ser la abundancia de la especie de planta apropiada, su altura, la forma, el tamaño y el ángulo de las hojas y la proximidad de arbustos u otra vegetación, entre otros. Por último, algunos factores mecánicos son importantes, dado que no todos los tipos de arquitectura soportarían el peso de animales grandes. En este sentido, los murciélagos pequeños están restringidos a las hojas livianas, y de todas formas probablemente son incapaces de cortar las venas y los tejidos de hojas duras como las de las grandes palmas. Por otro lado, los murciélagos más grandes pueden construir tiendas más complejas en términos de tamaño, dureza y número de cortes.

Otro factor mecánico es la facilidad en términos de costo/beneficio para construir un determinado tipo de tienda. En términos de costo, podemos mencionar el número de cortes o perforaciones que se deben hacer para construir la tienda; por ejemplo el número de cortes requeridos para construir una tienda apical es bajo: varía desde un único corte en la vena central (en *Heliconia*, Fig. 22) hasta tres o cuatro en hojas como *Philodendron* (Kunz *et al.* 1994; Kunz & Lumsden 2003). Por otro lado, hay tiendas que necesitan más de 60 cortes, como las del tipo sombrilla

In this way, taking into account first the hardness of the leaf, which requires the bat to exert a greater force while making the cuts, and second, the number of cuts, we can make a qualitative classification to characterize the difficulty of building the tent. Conical tents are the most difficult to create, because they require cuts in heavily lignified petioles. Second are the pinnate style tents, because these are built in strong palm fronds. Third are the umbrella tents, which are mainly built in palm fronds, but require fewer cuts than the pinnate style tent. Next, we place the bifid tents that require fewer cuts than the umbrella. We rank boat/apical tents in fifth place, which are built on soft leaves (for example, Heliconiaceae, Araceae). Lastly, we place those tents with similar hardness levels but with different numbers of cuts required: that is, boat as number 6, paradox as the seventh, and apical as the eighth and last.

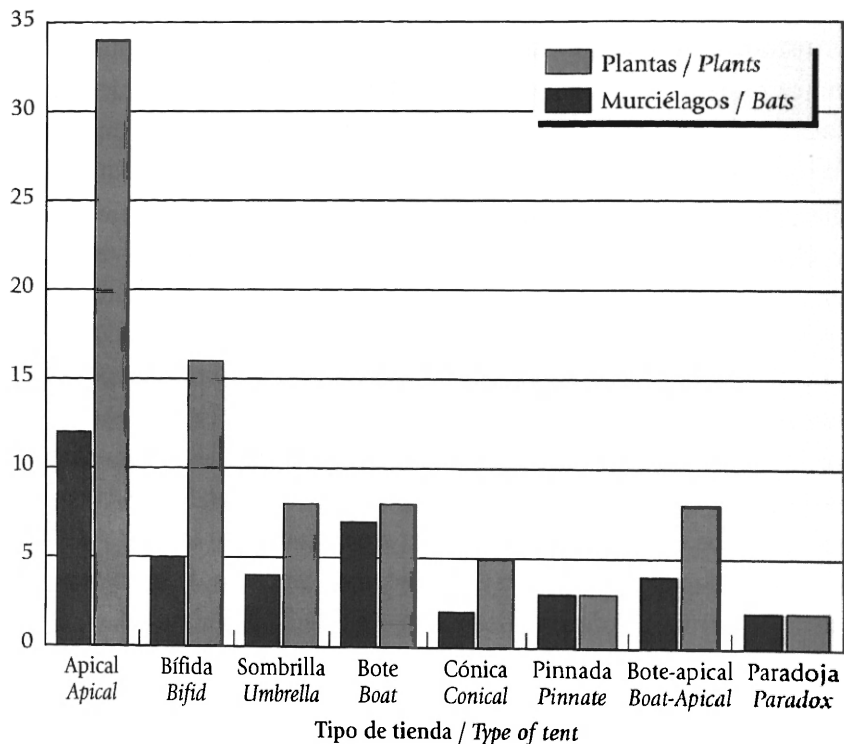


Figura 38. Número de especies de plantas y murciélagos según el tipo de tienda utilizada en el neotrópico.

Figure 38. Number of plant and bat species listed by type of tent used in the Neotropics.

construidas en *Sabal* y *Prichardia*, o las pinnadas en palmas de coco. Otro factor que se añade al costo de construcción es la fuerza que se necesita para producir los cortes. Para algunas tiendas de arquitectura cónica, como las construidas en hojas de *Ardisia* (Figs. 10, 11), se debe cortar el robusto y lignificado pecíolo de varias hojas, lo cual requiere de una mayor fuerza del murciélago que cortar una hoja de Araceae, de tejidos más blandos.

De esta forma, tomando en cuenta, primero, la dureza que requiere mayor fuerza por parte del murciélago para hacer el corte y, segundo, el número de cortes, podemos hacer una clasificación cualitativa para caracterizar la dificultad de construir una tienda. Encontramos que las tiendas cónicas son las que presentan mayor dificultad (por los cortes en pecíolos lignificados), seguidas por las pinnadas, que se construyen en las fuertes hojas de palma. En tercer lugar, las del tipo sombrilla, que también se construyen principalmente en palmas pero implican menos cortes que las pinnadas. En cuarto lugar están las bífidas, que implican menos cortes que las sombrilla, y en quinto lugar las del tipo bote/apical, cuyas hojas son más suaves que las anteriores (por ejemplo, las de las familias Heliconiaceae y Araceae). Al final de esta clasificación colocamos a las que posiblemente presentan durezas similares pero diferente número de cortes: las del tipo bote en sexto lugar, la paradoja en séptimo y la apical en el octavo.

La abundancia de los diferentes tipos de tienda varía geográficamente y es posible que también en el tiempo. Por ejemplo, Choe y Timm (1985) encontraron en el Parque Nacional Corcovado (Costa Rica) que las tiendas en las hojas de *Anthurium ravenii* eran las más utilizadas como refugio por *Artibeus watsoni*. Sin embargo, 20 años después Chaverri y Kunz (2006a) observaron en la misma localidad que las tiendas para este murciélago eran más abundantes en *Carloduvica palmata*, *Asplundia alata*, *Heliconia imbricata* y *Calathea lutea*, mientras que las tiendas en *Anthurium ravenii* correspondían a menos del 1% del total de tiendas. En general, el tipo de arquitectura que utilizan más especies de murciélagos y en más especies de plantas es el apical (Fig. 38).

Para determinar si realmente existe alguna preferencia por utilizar algún tipo de arquitectura o especie de planta específica por parte de los murciélagos, debemos evaluar la disponibilidad del recurso en términos del número de plantas y hojas de las plantas preferidas en un sitio. Todavía quedan muchas interrogantes acerca de las características y los

The abundance of different tent styles changes geographically, possibly also changing in time. For example, Choe and Timm (1985) found at Corcovado (Costa Rica) that tents on *Anthurium ravenii* are the most commonly used by *Artibeus watsoni*. However, Chaverri and Kunz (2006a) found for the same locality that tents of this bat were more abundant on *Carloduvica palmate*, *Asplundia alata*, *Heliconia imbricata* and *Calathea lutea*, while tents on *A. ravenii* comprised less than 1% of the total number of tents. In general, the apical architecture is used by more species of bats and highest number of species of plants (Fig. 38).

Additional research is needed to assess if there is a preference among the bats for using a particular architecture or plant species, by evaluating plant resource availability as the number of individuals and leaves of preferred plants at a given site. Many other questions remain open, such as the characteristics and requirements that the bats pursue for tent construction, the role played by tents in the social organization of tent-roosting bats, the variations in the tent-making behavior, opportunism and potential competition between and within species for tents where these are scarce, among others.

WHY USE TENTS?

Tent-building behavior probably evolved because the individual benefits rendered to the bat for the investment in creating its own refuge are greater than the costs associated with its construction (Kunz *et al.* 1994). In terms of leaf availability, tent construction must be of low cost to the bats, since leaves are a more abundant and readily available resource in comparison to hollow trees and caves. Besides, leaves probably vary more in height, size, shape, and distribution than any other type of roost site. Furthermore, the time needed for tent construction may not be great, and although this will vary with architectural style, most tents can probably be constructed over a few nights. With the exception of conical tents, which probably take weeks, the other architectures take little time. Apical tents in *Philodendron* can be constructed overnight (Kunz & Lumsden 2003), while the boat tents used by *Ectophylla alba* in *Heliconia* may be constructed over several nights (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006). However, pinnate and conical tents in large leaves may require weeks to construct.

requerimientos que buscan los murciélagos al construir sus tiendas, el papel que juegan las tiendas en su organización social, la variación en el comportamiento de construcción de tiendas, el oportunismo y la potencial competencia entre especies y dentro de una misma especie por las tiendas en condiciones de escasez, entre muchas otras.

¿POR QUÉ USAR TIENDAS?

Es posible que el comportamiento de construir tiendas se desarrollara evolutivamente, porque el beneficio individual que obtiene el murciélago de invertir en hacer su propio refugio es mayor que el costo asociado a su construcción (Kunz *et al.* 1994). En términos de disponibilidad, la construcción de las tiendas debe ser de bajo costo para los murciélagos, ya que las hojas son un recurso comparativamente más abundante y disponible que los troncos huecos y las cuevas; a su vez, las hojas presentan mayor variedad en altura, tamaño y ubicación espacial que cualquier otro tipo de refugio. Además, en general el tiempo requerido para su construcción no es mucho y, aunque varía según la arquitectura, la mayoría de las tiendas puede construirse en pocos días. Con excepción de las tiendas cónicas, que posiblemente requieren semanas, las otras arquitecturas toman poco tiempo. Por ejemplo, las tiendas apicales en *Philodendron* pueden construirse en una noche (Kunz & Lumsden 2003), mientras que las de bote formadas por *Ectophylla alba* en hojas de *Heliconia*, pueden requerir varias noches (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006)

Un inconveniente de utilizar tiendas, y que implica un costo para los murciélagos, es que la construcción del refugio debe hacerse periódicamente, dado que las tiendas no son tan duraderas como los troncos huecos y las cuevas. Por ejemplo, las tiendas apicales en aráceas son relativamente fáciles de construir, pero en general duran pocos días y factores como el viento y la lluvia aceleran su deterioro. En el otro extremo, las tiendas más difíciles de construir son las pinnadas en palmas de coco y las cónicas, que también son las más duraderas y pueden ser ocupadas durante meses y permanecer en buen estado.

Otro aspecto involucrado en el costo de utilizar tiendas es el esfuerzo que hacen los murciélagos por encontrar hojas nuevas para refugios futuros y el riesgo de ocupar la misma tienda por periodos largos de tiempo. Las

Because tent roosts are not as permanent as caves or hollow trees, there is a cost to the bats in that they must construct tents frequently. For example, apical tents in aroids are relatively easy to construct, but they are only useful for several days, and factors such as wind and rain accelerate their deterioration. On the other hand, though pinnate tents in coconut palms and conical tents require great efforts in their construction, they are the most durable and remain in good shape as bats use them up to several months.

Other costs include the time bats need to invest in locating new leaves for future tents, and the risks incurred when bats use the same tent over an extended period of time. Some bats move regularly between tents, using a single tent for one day, and then moving to another tent the next night. Alternatively, one tent might be used continuously for several nights. How bats locate new leaves and previously cut tents is unknown.

Direct benefits of tent use for the bats include the following:

Protection against rain and sun

All tent architectures share a common characteristic in that they provide a well-protected space where the bats hang. The folded leaves create a rain shield, effectively protecting these animals from heavy tropical rainstorms. Timm and Lewis (1991) measured rainfall under the pinnate tents constructed by *Uroderma bilobatum* on coconut palm fronds and under unmodified fronds documenting that the location where bats roosted under the tent received significantly less rain. Protection from rain is critical to roosting bats, especially for the young, who could suffer drops in their body temperature below their thermoneutral zone, if they were directly exposed to the rain. Timm (1987) also suggested that tents provide bats with a roost site protected from the bright Neotropical sun.

Regulation of body temperature

In geographic regions of the world where environmental temperatures experience considerable fluctuations above or below bats' thermoneutral zones, bats utilize enclosed roosts to retain both heat and moisture. Besides the protection provided by the roost, the aggregation of individuals helps

especies pueden usar una tienda por un único día y cambiar a otra, o mantenerse en ella por varios días. Este aspecto no se ha estudiado aún y la pregunta de cómo encuentran los murciélagos las nuevas hojas y las tiendas permanece sin respuesta.

Los beneficios directos derivados de utilizar tiendas para los murciélagos incluyen los siguientes:

Protección de la lluvia y el sol

Todas las arquitecturas de las tiendas tienen en común el proveer un espacio protegido donde perchan los murciélagos. Los cortes en las tiendas crean "paredes" que a la vez sirven para escurrir el agua de lluvia, de modo que protegen a estos animales de las fuertes lluvias tropicales. Timm y Lewis (1991) midieron la cantidad de agua de lluvia que cae debajo de una tienda pinnada construida por *Uroderma bilobatum* en una fronda de palma de cocos, y bajo una fronda sin modificar. Encontraron diferencias significativas entre ambas, con una menor cantidad de agua bajo la tienda. La protección de la lluvia es de vital importancia para los murciélagos, especialmente para las crías, que si estuvieran expuestas a la lluvia podrían sufrir disminuciones en su temperatura corporal por debajo de su zona termoneutral. Timm (1987) también ha sugerido que las tiendas protegen a los murciélagos de la radiación del sol neotropical.

Regulación de la temperatura corporal

En las regiones geográficas del mundo donde la temperatura ambiental fluctúa considerablemente por encima o por debajo de la zona termoneutral de los murciélagos (la que pueden soportar sin riesgo de morir), estos animales utilizan espacios cerrados como refugio para retener tanto el calor como la humedad de su cuerpo. Además de la protección que ofrece el refugio, la agregación de individuos ayuda a mantener el calor, de modo que se reduce el gasto de energía diario del murciélago (Kunz & Lumsden 2003).

Sin embargo, en las regiones tropicales las variaciones diarias y anuales en la temperatura son mucho menos críticas, por lo que la termorregulación no resulta un problema tan serio y los murciélagos pueden utilizar tiendas abiertas como refugio. Brooke (1990) midió la temperatura en las tiendas

in the retention of body heat, which in turns reduces the daily energy expenditure of the bats (Kunz & Lumsden 2003).

However, daily and yearly temperature fluctuations are much less critical in tropical rainforests, so thermoregulation poses an easier problem to solve, thereby allowing bats to use open tents as roosts. Brooke (1990) measured temperatures under *Heliconia* tents with *Ectophylla alba* and unoccupied tents, and found that the occupied tents were warmer; additionally, tents with more bats had higher temperatures. It is unknown if this increase in temperature affects roosting bats, but it might be critical to juvenile bats which have less control over their body temperatures.

Parasites

Timm (1987) was the first to propose the hypothesis that roosting under tents prevents parasites from building up large numbers. In the Neotropics, streblid bat flies (specialized parasite of bats), ticks, and mites are among the parasite groups associated with bats of the family Phyllostomidae. Cave and tree hole roosting species that form larger colonies (more than 30 bats) such as common vampires (*Desmodus rotundus*) and fruit eating bats of the genus *Carollia*, frequently have high numbers of the blood feeding parasites, such as streblids (as many as 20 flies per bat). In the meantime, tent-roosting bats rarely have parasitic flies and when flies are found, there are very few individuals. However, Kunz and Lumsden (2003) consider that this is not applicable to all species.

Protection against predators

Roosting under tents has been proposed to help protect bats from predators. Tents provide bats with a hidden roosting site under folded leaves, while they offer the bats a panoramic view that allows them to see potential predators approaching the roost from below and thus flee from their attack (Brooke 1990; Timm & Clauson 1990; Kunz & McCracken 1996). Tents are built on flexible leaves, so if a potential predator attempts to climb the leaf the bat will be alerted by the leaf movement (Timm & Clauson 1990). Additionally, some bats create tents in palms with spiny fronds (*Astrocaryum*), which would discourage predators from climbing up to the bats (Charles-

en *Heliconia* ocupadas por *Ectophylla alba* y en tiendas vacías y encontró un aumento de ella en las tiendas ocupadas con respecto a las desocupadas; además, las tiendas con más murciélagos resultaron más cálidas. No se sabe si el incremento en la temperatura afecta a los murciélagos que ocupan la tienda, pero podría ser un factor crítico para los jóvenes, que tienen menos control sobre su temperatura corporal.

Protección contra el parasitismo

Timm (1987) fue el primero en proponer la idea de que el uso de tiendas como refugio puede jugar un papel importante en el control del parasitismo. En el neotrópico, moscas de la familia Streblidae (especializada en parasitar murciélagos), garrapatas y otros ácaros son algunos grupos de parásitos asociados a los murciélagos de la familia Phyllostomidae. Las especies que forman colonias de mayor tamaño (más de 30 murciélagos) dentro de cuevas y troncos huecos, como el vampiro común (*Desmodus rotundus*) y los murciélagos frugívoros del género *Carollia* suelen tener un gran número de parásitos hematófagos, como los estreblidos (hasta 20 moscas por individuo). Mientras que los murciélagos que usan tiendas rara vez tienen moscas parásitas, o en caso de presentarlas, tienen muy pocas. Sin embargo, Kunz y Lumsden (2003) consideran que esta idea no se puede aplicar a todas las especies.

Protección contra los depredadores

Se ha propuesto que el uso de tiendas ayuda a proteger a los murciélagos de los depredadores. Las tiendas proveen a sus ocupantes de un refugio oculto bajo las hojas dobladas, al mismo tiempo que les ofrece una vista panorámica de sus alrededores. Esto les permitiría observar a un potencial depredador que se acercara por debajo de la tienda y escapar antes del ataque (Brooke 1990; Timm & Clauson 1990; Kunz & McCracken 1996). Además, las tiendas se construyen en hojas flexibles, de modo que si un depredador intenta subir por la hoja, sus ocupantes podrían ser alertados por el movimiento de la misma (Timm & Clauson 1990). Más aún, algunos murciélagos construyen sus tiendas en palmas con frondas y tallos espinosos (*Astrocaryum*), las cuales podrían disuadir a los depredadores de

Dominique 1993; Simmons & Voss 1998). Stoner (2000) found that *Artibeus watsoni* selects palm leaves of *Asterogyne martiana* with thicker and higher petioles perhaps to diminish predation by terrestrial predators.

The bright white coloration of *Ectophylla alba* has been suggested as cryptic trait that allows these minute bats to pass unnoticed, since *Ectophylla* appears somewhat darker when roosting under the modified leaves. In the Caribbean lowlands where this species is found, wasps create white nests that are similar in size and shape to roosting bats, suggesting that the bats may be mimicking wasp nests (Fig. 39). Additionally, *Ectophylla alba* roosts in a unique position for phyllostomids—it hangs down from the

© B. Rodríguez-Herrera

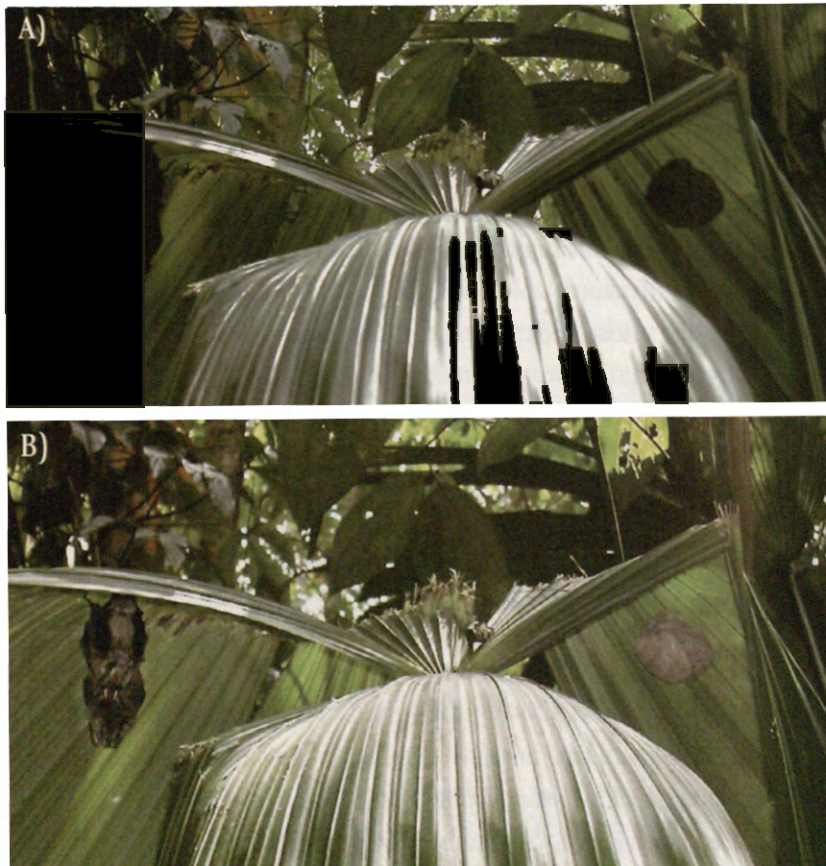


Figura 39. A) Fotografía tomada sin flash de un grupo de *Artibeus watsoni* (izquierda) y un panal (derecha), Costa Rica. B) La misma foto tomada con flash.

Figure 39. A) Photograph taken without flash of a group of *Artibeus watsoni* (left) and a honeycomb (right), Costa Rica. B) The same photograph taken with flash.

intentar escalar hasta ellos (Charles-Dominique 1993; Simmons & Voss 1998). Stoner (2000) encontró que *Artibeus watsoni* estaba escogiendo hojas de la palma *Asterogyne martiana* con pecíolos más gruesos y altos, posiblemente para disminuir la depredación por animales terrestres.

Se ha sugerido que la inusual coloración blanca de *Ectophylla alba* es un carácter críptico, que le permite pasar desapercibido, pues este murciélago se ve un poco más oscuro cuando está perchando bajo las hojas que han sido modificadas. En las tierras bajas del Caribe, donde habita esta especie, las avispas suelen hacer nidos blanquecinos bajo las hojas de tamaño y forma similares a murciélagos colgando; lo mismo se ha sugerido para otras especies de murciélagos, como *Artibeus watsoni*, que en ausencia de luz se puede confundir con panales (Fig. 39). Además, *Ectophylla alba* percha de manera única entre los filostómidos: se cuelga de la hoja con el cuerpo curvado hacia adelante y la cabeza escondida entre sus muñecas, con el rostro dirigido hacia el vientre, y en esta posición tanto su cabeza como sus alas oscuras quedan escondidas. La impresión general que da *Ectophylla alba* al perchar es la de un panal de avispas, blancuzco y circular, que cuelga de la hoja. También es posible que el esconder la cabeza les sirva a los murciélagos para protegerse de los ataques de mosquitos y otros insectos similares (Fig. 40).

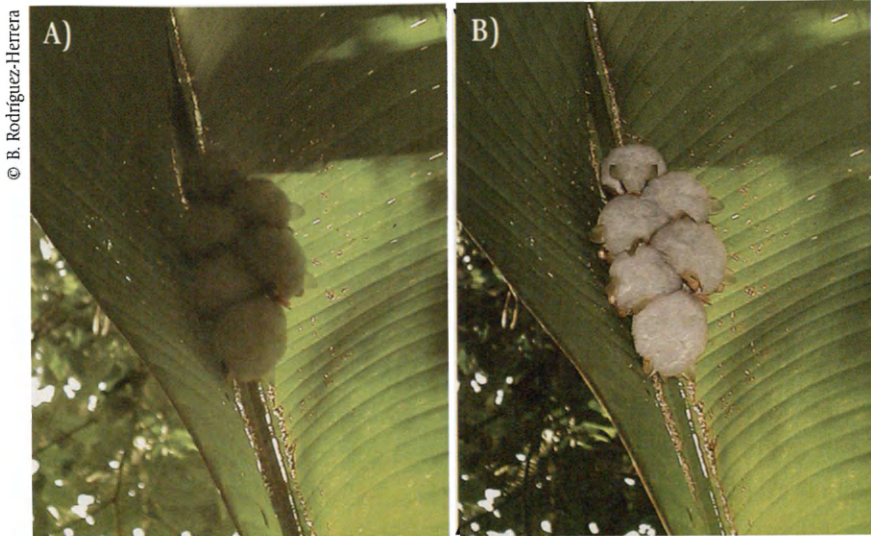


Figura 40. A) Fotografía tomada sin flash de un grupo de *Ectophylla alba*, Costa Rica. B) La misma foto tomada con flash.

Figure 40. A) Photograph of *Ectophylla alba* taken without flash, Costa Rica. B) The same photograph taken with flash.

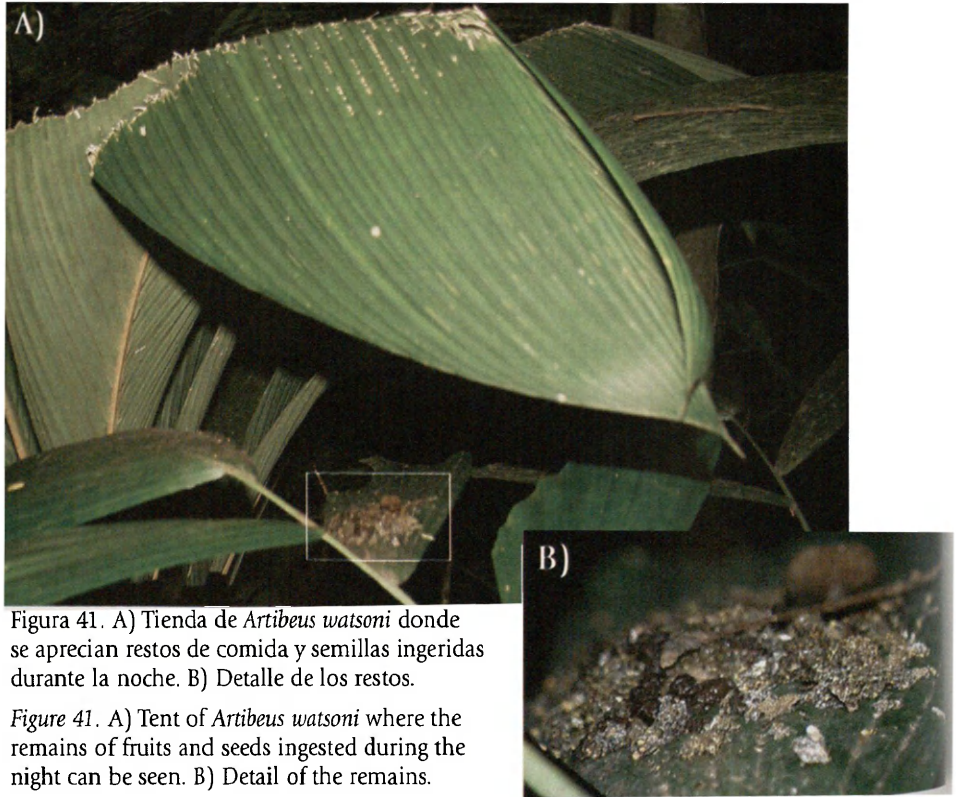


Figura 41. A) Tienda de *Artibeus watsoni* donde se aprecian restos de comida y semillas ingeridas durante la noche. B) Detalle de los restos.

Figure 41. A) Tent of *Artibeus watsoni* where the remains of fruits and seeds ingested during the night can be seen. B) Detail of the remains.

leaf, with its body curved forward, its head tucked between the wrists and its rostrum pointing towards its abdomen. In this position, both the head and dark wings remain hidden. The overall impression is that of a white, circular wasp nest-shaped object under the leaf. It also is possible that by concealing the head, the roosting bats protect themselves from mosquitoes and other biting insects (Fig. 40).

Another behavior that might protect tent-roosting bats from predators is the use of a separate night roost away from the day roost, so that they would be less exposed and concealed while they are feeding (Charles-Dominique 1993). *Ectophylla alba* uses night roosts which are different from the day roosts (Brooke 1990). Feces and discarded fruits accumulating under a roost might attract predators, so separating a feeding site from a diurnal roosting site may be less conspicuous to predators. Nevertheless, *Rhinophila pumilio* (Charles-Dominique 1993) and *Artibeus watsoni* both use the same roost sites both at night and during the day (Fig. 41).

Otro comportamiento que podría proteger a los murciélagos de los depredadores es el uso de refugios nocturnos (comederos) diferentes a los diurnos, con lo que estarían menos tiempo expuestos y podrían ocultarse mientras comen (Charles-Dominique 1993). Durante la noche, *Ectophylla alba* utiliza tiendas distintas a las diurnas como comederos (Brooke 1990). La acumulación de heces y trozos de frutos desechados bajo una tienda podría evidenciar la presencia de murciélagos ante sus depredadores, de modo que separar los lugares de alimentación del refugio utilizado durante el día los hace menos conspicuos. No obstante, especies como *Rhinophylla pumilio* (Charles-Dominique 1993) y *Artibeus watsoni* utilizan los mismos refugios tanto de día como de noche (Fig. 41).

Selección sexual

Varios autores han sugerido que el sistema de apareamiento de los murciélagos constructores de tiendas es la poliginia, basada en la defensa de algún recurso (las tiendas) (Brooke 1990; Balasingh *et al.* 1995; Kunz & McCracken 1996, revisado por McCracken & Wilkinson 2000). Si se asume que las tiendas son construidas por los machos y que éstos atraen hembras para aparearse (Balasingh *et al.* 1995), el beneficio más importante de construir tiendas sería atraer hembras para reproducirse (Balasingh *et al.* 1995; Kunz & McCracken 1996; Storz *et al.* 2000). En este escenario, entonces, las hembras seleccionarían al macho por su capacidad de construir los mejores refugios, aumentando la posibilidad de que su progenie herede esa cualidad de construir tiendas adecuadas. Si esto es así, la tienda se valora como una característica que las hembras toman en cuenta para seleccionar al macho (Kunz & McCracken 1996).

Kunz y McCracken (1996) proponen tres hipótesis acerca de la construcción de las tiendas. La primera es que la tienda la construyen los machos y la defienden de incursiones de otros machos intrusos. Un ejemplo que sustenta esta hipótesis es el caso del pteropódido *Cynopterus sphinx*, cuyos machos en efecto construyen y defienden sus tiendas (Balasingh *et al.* 1995). La segunda hipótesis es que varios individuos de ambos sexos construyen juntos la tienda; en este caso, la construcción no está asociada al apareamiento. Esto ha sido recientemente demostrado en *Ectophylla alba*, donde se ha observado a machos y hembras construyendo

Sexual selection

Several authors have suggested that the mating system of tent-making bats is polygynous with male defense of a resource, this resource being the tent (Brooke 1990; Balasingh *et al.* 1995; Kunz & McCracken 1996, reviewed by McCracken & Wilkinson 2000). If we assume that only males construct the tents and so use them to attract females for breeding (Balasingh *et al.* 1995), the most important benefit of building tents would be to attract females for reproduction (Balasingh *et al.* 1995; Kunz & McCracken 1996; Storz *et al.* 2000). In this scenario, females would be selecting males by their capacity to build the best refuges, increasing the probability of having their progeny inherit the male's tent-building quality. Thus, the tent would be graded as an extension of the phenotypic expression of a male (Kunz and McCracken 1996).

Kunz and McCracken (1996) proposed three hypotheses for tent construction. First, males construct a tent and defend it from other males. Supporting this hypothesis is the case of the pteropodid bat, *Cynopterus sphinx*, whose males do build and defend their tents (Balasingh *et al.* 1995). The second hypothesis is that several individuals of both sexes construct the tents together. Thus, the construction is not associated with mating. This has been demonstrated recently in *Ectophylla alba*, where females and males have been observed constructing the same tent (Rodríguez-Herrera & Medellín, unpublished data). The third hypothesis poses a mixture of strategies by the bats: given that two individuals of different species can use the same tent on different days, we assume that at least one of them is not responsible for the construction (Timm 1987; Brooke 1990); however, this building individual defends the roost and is therefore selected by the females for mating.

There is little information about the social lives of any of these species, but it is indeed likely that tents play a significant role in the social and spatial organization of these bats. However, we cannot generalize the idea that tent construction is only associated with sexual selection and reproduction, as there are many benefits to the individual deriving from it, as noted above. Therefore, it is important to continue studying many aspects of the biology of tent-making bats, that are likely to continue promoting the curiosity of new generations of biologists working in the Neotropics.

la misma tienda (Rodríguez-Herrera & Medellín, datos sin publicar). La tercera hipótesis propone una mezcla de estrategias por parte de los murciélagos: dado que dos individuos de especies distintas pueden usar la misma tienda en diferentes días, suponemos que al menos uno de ellos no es el responsable de su construcción (Timm 1987; Brooke 1990); sin embargo, este individuo está defendiendo el refugio y por eso las hembras lo seleccionan para aparearse.

Se tiene poca información acerca de la vida social de cualquiera de estas especies, pero en definitiva es probable que las tiendas jueguen un papel importante en la organización social y espacial de estos murciélagos. Sin embargo, no podemos generalizar la idea que la construcción de una tienda está asociada solamente a la selección sexual y la reproducción, puesto que de la utilización de este tipo de refugios se derivan muchos beneficios para los individuos. Por lo tanto, es importante estudiar más todos los aspectos de la biología de los murciélagos que viven en tiendas, lo cual promovería la curiosidad investigativa de las nuevas generaciones de biólogos que trabajan en el neotrópico.

CONSERVACIÓN

Los murciélagos son el grupo de mamíferos que enfrenta las mayores amenazas de disminución poblacional y extinción en el mundo (Hutson *et al.* 2001), a pesar de ser el grupo de vertebrados más abundante en términos numéricos, superando incluso a las aves en las regiones húmedas del neotrópico (Bonaccorso 1979; Terborgh 1983). Está claro que el refugio es un componente del hábitat vital para los murciélagos, puesto que, según la especie, es allí donde pasan todo el día y buena parte de la noche (Kunz 1982; Dechmann *et al.* 2004, Lausen & Barclay 2002). Esto significa que la disponibilidad y permanencia del refugio determina en gran medida las probabilidades de supervivencia de las especies.

Entre los refugios usados por los murciélagos, las cuevas y cavernas sobresalen por su durabilidad y la frecuencia con que son ocupadas. De las 301 especies de murciélagos que habitan en América Latina, 125 (42%) usan cuevas como refugio (Tuttle *et al.* 2000). Otras especies se refugian en el interior de troncos de árboles huecos y algunas entre el follaje sin

CONSERVATION

Bats are one of the groups of mammals facing the greatest population decreases and extinction threat in the world (Hutson *et al.* 2001), despite the fact that, numerically speaking they can be the most abundant group of vertebrates in the wet Neotropics, outnumbering birds (Bonaccorso 1979; Terborgh 1983). It is clear that roosts represent a critically important habitat component for bats, given that, depending on the species, they spend all day and a good portion of the night at the roost (Kunz 1982; Dechmann *et al.* 2004; Lausen & Barclay 2002). This means that roost availability and permanence determines survival probabilities.

Among the roosts used by bats, caves and caverns stand out because of their extreme durability and frequent use; 125 out of 301 species of Latin American bats (42%) roost in caves (Tuttle *et al.* 2000). Other species roost inside hollow tree trunks, and a few more roost among the unmodified foliage or branches of trees. Finally, 22 bat species use tents in some tropical forest plants as their roosts.

If we arrange these roosts in order of permanence or duration, caves and caverns represent the extreme; many of them have existed for thousands of years, or even hundreds of millions of years. Next down the list of roost duration are the roosts represented by hollow, standing tree trunks. Depending on the tree species and on successional and forest regeneration processes, a cavity in a standing tree may last up to decades. Other roosts, formed by hollow trunks of fallen trees and in the process of organic degradation, represent a further step down the durability of the roost, possibly lasting up to a few years, depending on the tree species.

Roosts formed by unmodified foliage or tree branches represent the next step, with durability between several months and a few years, depending on the species, conditions, and characteristics of the tree being used as a roost. Tents are probably the shortest-duration roosts, except for the young, unfurled leaves of *Heliconia* used by the genus *Thyroptera*, whose roosts generally last less than five days (Vonhof & Fenton 2004). In the absence of disturbances, anthropogenic or otherwise, bat tents can last from a few days to several months as active roosts, and bats would need to construct additional tents as the first are destroyed by natural processes, such as the death of the leaf.

modificar o las ramas de los árboles. Finalmente, 22 especies usan tiendas en algunas plantas de bosques tropicales como refugio.

Si organizamos los refugios según su permanencia o duración en el tiempo, evidentemente las cuevas y cavernas ocupan el primer lugar, ya que muchas han existido durante miles de años o hasta cientos de millones de años. En segundo lugar están los troncos de árboles huecos aún en pie; dependiendo de la especie de árbol y el estado sucesional del bosque y sus procesos de regeneración, una cavidad en un árbol en pie puede durar varias décadas. Otros refugios formados por cavidades en troncos caídos en proceso de descomposición orgánica ocupan un nivel más abajo; estos refugios posiblemente duran varios años, según la especie de árbol.

Los refugios formados por follaje sin modificar o que incluyen las ramas de algún árbol ocupan el siguiente lugar, con una duración de varios meses a unos pocos años, dependiendo de la especie y de las condiciones y características del árbol. Las tiendas son probablemente los refugios más efímeros de todos, después de las hojas jóvenes de *Heliconia* utilizadas por el género *Thyroptera*, cuyos refugios normalmente duran menos de cinco días (Vonhof & Fenton 2004). En ausencia de disturbios, antropogénicos o no, las tiendas pueden mantenerse por varios días e incluso meses como refugios activos, de modo que los murciélagos necesitan construir nuevas tiendas conforme éstas se van deteriorando por procesos naturales, como la caída de las hojas.

Amenazas

Entre las mayores amenazas que enfrentan los murciélagos que viven en tiendas están la deforestación o destrucción de su hábitat y la fragmentación de los bosques. La deforestación continúa avanzando a pasos acelerados en América Latina, y causa la desaparición de los sitios de forrajeo y refugio tanto de los murciélagos que viven en tiendas como de muchos otros grupos de animales. Por ejemplo, la cobertura forestal de Costa Rica se ha reducido de 80% a 20% en menos de 50 años (Bergoing 1998). Una tasa de tala de 450 km² por año ha ocasionado la desaparición casi completa de los bosques tropicales premontanos y húmedos del país (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2001). De manera similar, solamente en el

Threats

Among the main threats that affect bats that live in tents are deforestation or habitat destruction, and fragmentation of the forests they inhabit. Deforestation continues to advance rapidly in Latin America, and causes the disappearance of the roosting and foraging habitats of tent-roosting bats and of many other groups of animals. For example, in less than fifty years Costa Rica's forest coverage has decreased from 80% to 20% (Bergoing 1998). A deforestation rate of about 450 km² per year has almost completely eliminated the tropical premontane and tropical rainforests of the country (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2001). Similarly, in the highest biodiversity site of México, the Lacandona rainforest (Medellín, 1994), the deforestation rate reaches 744 ha per year (Mendoza & Dirzo 1999). Given that foraging and roosting habitats for tent-roosting bats are virtually completely overlapped, deforestation and habitat fragmentation represent the single most important threat for these species. Medellín *et al.* (2000) point out that more individuals and more species of tent-roosting bats seem to be present in ecosystems with low levels of disturbance, such as tropical rain forest and cacao plantations with a forest canopy.

In addition, it has been highlighted that the genera comprising only one species (e.g., *Ectophylla*) have a high conservation value as reservoirs of germplasm with a particular evolutionary value (Arita & Ortega 1998). We find at least two tent-making bats in this situation: *Mesophylla macconelli* and *Ectophylla alba*. Similarly, species with restricted distributions face more severe extinction threats than those with wide distributions. *Ectophylla alba*, *Vampyressa nymphaea*, and *V. pusilla* have distributions restricted to a few hundred or up to a few thousand km², making them particularly vulnerable to extinction.

Finally, species with specialized requirements in regards of a particular resource, such as habitat, also face more severe extinction threats than generalist species (Rabinowitz 1981). Bats using tents can easily be considered habitat specialists in terms of refuge, given that many species only roost in tents, which are in the majority of cases, only built on a few species of plants. Additionally, for a few of these bat species it has been demonstrated that not only are they specific in the particular species of plants they use, but also in the types and characteristics of the individual leaves they select. These must fulfill requirements of height, size, hardness,

sitio con mayor biodiversidad de México, la selva Lacandona (Medellín 1994), la tasa de deforestación alcanza 744 hectáreas por año (Mendoza & Dirzo 1999). Dado que las áreas de forrajeo y refugio de los murciélagos que utilizan tiendas se traslapan casi completamente, la deforestación y fragmentación del hábitat constituyen las amenazas más importantes para la supervivencia de estas especies. Medellín *et al.* (2000) indican que parece haber más individuos y más especies habitando ecosistemas con bajos niveles de perturbación, como los bosques tropicales húmedos y las plantaciones de cacao con cobertura forestal.

Además, se ha destacado que los géneros constituidos por una sola especie (por ej., *Ectophylla*) tienen un alto valor de conservación como reservorios de un germoplasma único, por su trayectoria evolutiva particular (Arita & Ortega 1998). Entre los murciélagos que construyen tiendas encontramos al menos dos especies en esta situación: *Mesophylla macconelli* y *Ectophylla alba*. De manera similar, las especies con distribución restringida enfrentan amenazas de extinción mucho más serias que aquellas con rangos de distribución más extensos. Al menos *Vampyressa nymphaea*, *V. pusilla* y *Ectophylla alba* tienen rangos de distribución restringidos, que van desde unos cientos hasta unos pocos miles de km², lo cual los hace aún más vulnerables a la extinción.

Finalmente, las especies que tienen requerimientos especializados en cuanto a un recurso particular, como el hábitat, enfrentan amenazas de extinción más severas que las especies generalistas (Rabinowitz 1981). Los murciélagos que utilizan tiendas pueden ser considerados parte de este grupo de especialistas en un determinado refugio, dado que muchas especies únicamente duermen en tiendas que, además, en la mayoría de los casos solo se construyen en unas pocas especies de plantas. Por otro lado, se ha demostrado que algunos de estos murciélagos no solo son específicos en cuanto a las especies particulares de plantas que usan, sino también en cuanto a los tipos y características de las hojas que seleccionan. Estas hojas deben cumplir ciertos requisitos de altura, tamaño, dureza y edad, entre otros. Esto implica, a su vez, que la estructura de vegetación a nivel del microhábitat que rodea a la tienda es también particular.

Todos estos factores hacen que la supervivencia de este grupo de murciélagos que usan tiendas dependa en gran medida de la disponibilidad, abundancia y distribución de las plantas que utilizan.

and age, among others. This also implies that the microhabitat vegetation structure surrounding the tent is very particular.

All of these factors make the tent bat species dependent upon availability, abundance, and distribution of the plants used for their survival. For example, eight of the 17 Neotropical tent-roosting bat species (*Artibeus anderseni*, *A. cinereus*, *A. glaucus*, *A. gnomus*, *A. watsoni*, *Ectophylla alba*, *Vampyressa thuyone*, and *V. pusilla*) have only been reported to use tents as their roost. With the exception of *Artibeus watsoni*, all other species cited use only a few plant species to build their tents (Appendix 1). In addition, vulnerability of these species is greater since they seem to feed primarily on fruits of trees that only grow in mature forests or late successional stages.

Tent-roosting bats are of supreme importance for tropical forest regeneration and conservation. Seed dispersal by bats is much greater than that produced by birds, reaching values of up to five seeds per m² per night (Medellín & Gaona 1999). All tent bats are frugivorous and, given their habits and behavior, they disperse the seeds of the fruits they feed on far from the parent plant. In addition, tent-making bats disperse seeds at night (when they feed and digest in their night roosts, always in the forest and not in enclosed spaces such as hollow trees or caves), and also during the day (under their diurnal roosts which are almost always also in the forest and away from enclosed spaces). Thus, these bats are valuable allies in the process of forest regeneration and restoration, given that the seed dispersal provided by them represents a very important mechanism for forest recovery.

Por ejemplo, se sabe que las tiendas son el único tipo de refugio que utilizan ocho de las 17 especies de murciélagos de tiendas del neotrópico (*Artibeus anderseni*, *A. cinereus*, *A. glaucus*, *A. gnomus*, *A. watsoni*, *Ectophylla alba*, *Vampyressa pusilla* y *V. thylene*). Con excepción de *Artibeus watsoni*, todas las otras especies de esta lista utilizan solo unas pocas especies de plantas para construir sus tiendas (Apéndice 1). A la vulnerabilidad de este grupo se le suma el hecho de que parece alimentarse principalmente de frutos de árboles exclusivos de bosques tropicales maduros o en etapas tardías de sucesión.

Los murciélagos que usan tiendas tienen una importancia vital para la regeneración y conservación de los bosques tropicales. La dispersión de semillas por los murciélagos es mucho mayor que la lograda por las aves, pudiendo alcanzar valores de hasta cinco semillas por m² por noche (Medellín & Gaona 1999). Todos los murciélagos de tiendas son frugívoros y, dados sus hábitos y comportamiento de alimentación, dispersan las semillas de los frutos que comen en sitios alejados de la planta madre. Además, estos murciélagos dispersan las semillas tanto durante la noche (mientras se alimentan y digieren en los refugios nocturnos, siempre dentro del bosque y no en espacios cerrados como troncos huecos o cuevas), como durante el día (bajo sus refugios diurnos que igualmente se encuentran en áreas boscosas, lejos de espacios cerrados). Por esta razón, estos murciélagos son grandes aliados de la regeneración y restauración del bosque, dado que su labor de dispersión de semillas contribuye enormemente a la recuperación natural de este ecosistema tropical.

Lista de especies incluidas en esta guía de campo

List of species included in this field guide

<i>Artibeus anderseni</i>	Murciélago frugívoro de Andersen <i>Andersen's Fruit-eating Bat</i>
<i>Artibeus cinereus</i>	Murciélago frugívoro de Gervais <i>Gervais's Fruit-eating Bat</i>
<i>Artibeus glaucus</i>	Murciélago frugívoro plateado <i>Silvery Fruit-eating Bat</i>
<i>Artibeus gnomus</i>	Murciélago frugívoro enano <i>Dwarf Fruit-eating Bat</i>
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Murciélago frutero jamaiquino <i>Jamaican Fruit-eating Bat</i>
<i>Artibeus phaeotis</i>	Murciélago frutero pardo <i>Pigmy Fruit-eating Bat</i>
<i>Artibeus toltecus</i>	Murciélago frugívoro tolteca <i>Toltec Fruit-eating Bat</i>
<i>Artibeus watsoni</i>	Murciélago frugívoro de Thomas <i>Thomas' Fruit-eating Bat</i>
<i>Ectophylla alba</i>	Murciélago blanco <i>Caribbean White Tent Bat</i>
<i>Mesophylla macconnelli</i>	Murciélago de MacConnell <i>MacConnell's Bat</i>
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Murciélago de nariz ancha de Heller <i>Heller's Broad-nosed Bat</i>
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Murciélago enano frutero <i>Dwarf Little Fruit Bat</i>
<i>Uroderma bilobatum</i>	Murciélago tiendero de Peters <i>Peters's Tent-roosting Bat</i>
<i>Uroderma magnirostrum</i>	Murciélago café tiendero <i>Brown Tent-making Bat</i>
<i>Vampyressa nymphaea</i>	Murciélago de orejas amarillas grandes <i>Big Yellow-eared Bat</i>
<i>Vampyressa pusilla</i>	Murciélago pequeño sureño de orejas amarillas <i>Southern Little Yellow-eared Bat</i>
<i>Vampyressa thuyone</i>	Murciélago pequeño norteño de orejas amarillas <i>Northern Little Yellow-eared Bat</i>

Descripción de especies

© M. Tschapka



Artibeus toltecus

Description of Species

Artibeus anderseni

MURCIÉLAGO FRUGÍVORO DE ANDERSEN

Este pequeño frugívoro del oeste del Amazonas central había sido considerado una subespecie de *Artibeus cinereus*. Koopman (1978) fue el primero en reconocerlo como una especie. Existe poca información sobre su biología.

En la Amazonia ecuatoriana, Timm (1987) encontró este murciélago perchando en tiendas del tipo bote en hojas de *Heliconia*. Los cortes habían sido hechos a los lados de la vena central, desde cerca de la base hasta cerca de la punta. Una de las tiendas estaba ocupada por un macho con los testículos escrotados (visibles, lo cual significa que está en época reproductiva), una hembra y otro macho juvenil (Fig. 42). En otro sitio de Ecuador, una tienda estaba ocupada por tres machos subadultos y en otra había un macho solitario también con los testículos escrotados.

© Barbara L. Clauson

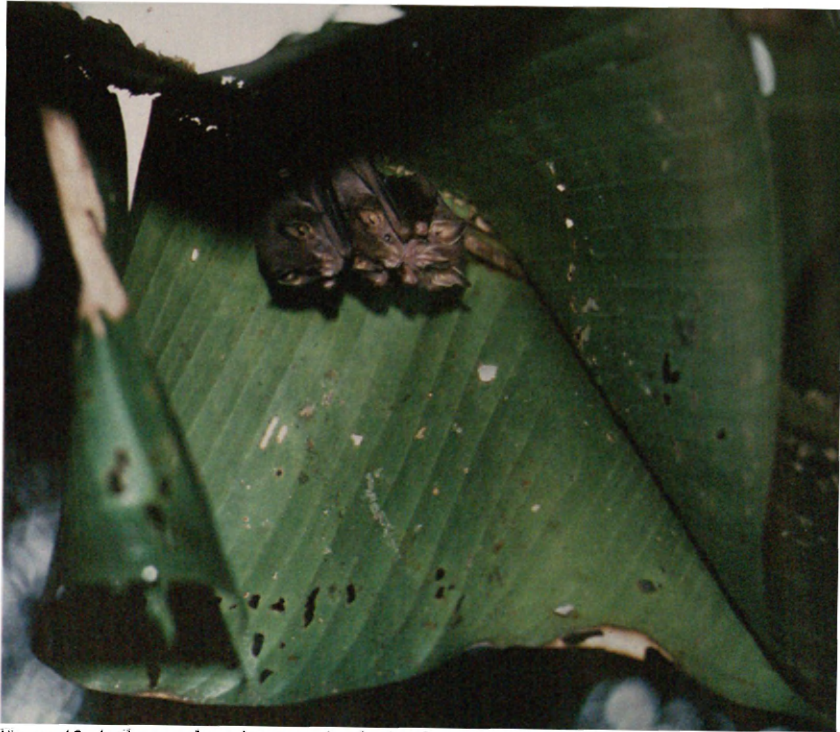


Figura 42. *Artibeus anderseni* en una tienda tipo bote en *Heliconia* (Heliconiaceae), Ecuador.

Figure 42. *Artibeus anderseni* in a boat tent in *Heliconia* (Heliconiaceae), Ecuador.



Figura 43. *Artibeus anderseni* de Perú.

Figure 43. *Artibeus anderseni* from Peru.

ANDERSEN'S FRUIT-EATING BAT

This small frugivorous species of the western Amazon Basin had long been considered a subspecies of *Artibeus cinereus*; however, Koopman (1978) was first to recognize it as a full species. There are few reports on the biology of this species.

In Ecuadorian Amazonia, Timm (1987) found these bats roosting in boat-style tents in *Heliconia* leaves. The cuts had been made along the midrib from near the base to near the tip. One tent was occupied by an adult male with enlarged testes (visible, which means it is in the reproductive season), an adult female, and a juvenile male (Fig. 42). In another region in Ecuador, one tent was occupied by three subadult males, while another one contained a single adult male, also with enlarged testes.

Artibeus cinereus

MURCIÉLAGO FRUGÍVORO DE GERVAIS

Esta especie se distribuye en Guyana, Venezuela, el norte de Brasil, Perú y Trinidad. A pesar de su amplia distribución, son pocas las plantas que este murciélago utiliza como tienda, ya que se han registrado únicamente 11 especies de plantas y cuatro tipos de arquitectura (Cuadro 1).



© M. Tschapka

Figura 44. *Artibeus cinereus* de Perú.

Figure 44. *Artibeus cinereus* from Peru.

GERVAIS'S FRUIT-EATING BAT

This frugivorous species is found in Guiana, Venezuela, northern Brazil, Peru, and Trinidad. Despite its broad distribution, these bats use only a few plants as tents, since only 11 plant species have been reported, and four architecture types (Table 1).

Cuadro 1. Especies de plantas utilizadas como tiendas por *Artibeus cinereus* y referencia de sus registros.

Table 1. Plant species used as tents by *Artibeus cinereus* and the associated reference.

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species	Referencias / References
APICAL / APICAL		
Araceae	<i>Philodendron fragrantissimum</i>	Kunz et al. 1994
	<i>P. ornatum</i>	Kunz et al. 1994
	<i>P. simsii</i>	Kunz et al. 1994
	<i>Xanthosoma undipes</i>	Kunz et al. 1994
	<i>Xanthosoma</i> sp.	Timm 1987
Polygonaceae	<i>Coccoloba latifolia</i>	Kunz et al. 1994
BÍFIDA / BIFID		
Arecaceae	<i>Astrocaryum sciophilum</i>	Simmons & Voss 1998
	<i>Cocos nucifera</i>	Kunz et al. 1994
	<i>Manicaria saccifera</i>	Goodwin & Greenhall 1961; Kunz et al. 1994
PARADOJA / PARADOX		
Araceae	<i>Anthurium jenmanii</i>	Kunz et al. 1994
BOTE / BOAT		
Heliconiaceae	<i>Heliconia</i> sp.	Kunz et al. 1994
NO DETERMINADA / UNDETERMINED		
Musaceae	<i>Musa</i> sp.	Goodwin & Greenhall 1961

Artibeus glaucus

MURCIÉLAGO FRUGÍVORO PLATEADO

Artibeus glaucus era considerada una subespecie de *Artibeus cinereus* hasta que Handley (1987) la reconoció como especie y muchos autores estuvieron de acuerdo. Tiene una amplia distribución en el norte de Suramérica, pero se conoce poco en relación con otras especies.

En el este de Ecuador, Timm (1987) registró *A. glaucus* en tiendas apicales en hojas de *Xanthosoma* sp. (Araceae). Los murciélagos cortaron 2-5 (usualmente 3) venas secundarias cerca de la vena central, haciendo que la hoja cayera parcialmente hacia abajo. Todas las hojas modificadas colgaban paralelas al suelo. Una tienda estaba ocupada por un macho adulto y otra por tres individuos.



Figura 45. *Artibeus glaucus* de Ecuador.

© Diego Tirira

Figure 45. *Artibeus glaucus* from Ecuador.



Figura 46. Tienda de *Artibeus glaucus*, Ecuador.

Figure 46. Tent of *Artibeus glaucus*, Ecuador.

SILVERY FRUIT-EATING BAT

Artibeus glaucus had long been considered a subspecies of *Artibeus cinereus* until Handley (1987) elevated it as a full species and many subsequent authors concur. This species has a widespread distribution in northern South America, but it is poorly understood in comparison to other species.

In eastern Ecuador, Timm (1987) reported *A. glaucus* in apical-style tents in *Xanthosoma* (Araceae) leaves. The bats severed the basal 2–5 (usually 3) secondary veins near the midrib, causing the sides of the leaf to partially collapse downward. All modified leaves hung parallel to the ground. One tent was occupied by an adult male and another one by three individuals.

Artibeus gnomus

MURCIÉLAGO FRUGÍVORO ENANO

Handley (1987) fue el primero en reconocer y describir esta pequeña especie frugívora como distinta de *Artibeus glaucus*, con base en su pequeño tamaño, la presencia de un tercer molar inferior y la ausencia de un tercer molar superior. *Artibeus gnomus* aparentemente está ampliamente distribuida en el norte de Suramérica, pero es miembro del complejo de especies *A. cinereus* y en realidad es difícil de distinguir de otros *Artibeus* pequeños.

A. gnomus ha sido observado usando tiendas tanto en plantas epífitas como no epífitas. En el sur de Perú, Timm (1987) encontró un individuo solitario refugiándose en una tienda en la arácea *Monstera standleyana*. La nervadura lateral a lo largo de la base cerca de dos tercios de la hoja había sido cortada de manera adyacente a la vena central, lo cual hizo que la parte apical colgara hacia abajo. B. L. Clauson, en noviembre de 1985, observó un macho solitario adulto perchando en esta tienda, aproximadamente a 10 m del suelo (Timm 1987). En la Guyana Francesa, usando telemetría, Charles-Dominique (1993) encontró 11 refugios de

Cuadro 2. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Artibeus gnomus* y referencias de los trabajos en que fueron registradas.

Table 2. Plant species used in tent roosts by *Artibeus gnomus* and the associated reference.

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species
APICAL / APICAL	
Araceae	<i>Monstera standleyana</i>
	<i>Philodendron melinonii</i>
	<i>P. ornatum</i>
	<i>P. sp.</i>
Sterculiaceae	<i>Sterculia sp.</i>
Strelitziaceae	<i>Phenakospermum guyannense</i>



Figura 47. *Artibeus gnomus*

Figure 47. *Artibeus gnomus*

Referencias / References	
	Timm 1987; Timm & Clauson 1990
	Charles-Dominique 1993
	Charles-Dominique 1993
	Simmons & Voss 1998
	Charles-Dominique 1993
	Simmons & Voss 1998

esta especie, todos entre 3 y 15 m de alto. Simmons y Voss (1998) fueron los primeros en registrarla utilizando tiendas en plantas no epífitas, encontrando dos grandes grupos (4–8 y posiblemente 6–10 individuos) bajo hojas modificadas de *Phenakospermum guyannense*. Los mismos autores encontraron otros dos refugios en tiendas en *Philodendron* epífitas, ambos ocupados por machos adultos solitarios. Se han registrado tiendas en cinco especies de plantas pertenecientes a cuatro géneros y tres familias (Cuadro 2). Todas las tiendas registradas son apicales.

DWARF FRUIT-EATING BAT

Handley (1987) first recognized and described this small frugivorous species as distinct from *Artibeus cinereus* and *A. glaucus* based on its small size, the presence of the 3rd lower molar, and the lack of the 3rd upper molar. *Artibeus gnomus* appears to be widespread in northern South America, but it is a member of the *A. cinereus* species complex, therefore it is difficult to distinguish from other small *Artibeus*.

A. gnomus has been observed using tents in both epiphytic and nonepiphytic plants for tents. In southern Peru, Timm (1987) reported a single individual roosting under a tent in the aroid *Monstera standleyana*. The lateral nerves along the base of nearly two-thirds of the leaf had been severed adjacent to the midrib, which caused the apical third to droop. In November, 1985, B. L. Clauson observed a single adult male roosting under this tent, at an estimated height of 10 meters above the ground (Timm 1987). In French Guiana, Charles-Dominique (1993) found 11 roosts of this species using telemetry, all between 3 and 15 m high. Simmons and Voss (1998) were the first to report this bat using tents in nonepiphytic plants, by finding two large groups (4–8 and perhaps 6–10 individuals) under modified leaves of *Phenakospermum guyannense*. The same authors found two other roosts in modified epiphytic *Philodendron*, both occupied by solitary adult males. Five plant species in four genera and three families have been recorded for tent construction by this species (Table 2). All tent styles recorded are apical.

Artibeus jamaicensis

MURCIÉLAGO FRUTERO JAMAQUINO

Este murciélago frugívoro está ampliamente distribuido en América tropical, desde el centro de México a través de Centroamérica, hasta Ecuador y Venezuela, incluyendo las Antillas Mayores y Menores. Debido a que es muy común y abundante, es una de las especies más estudiadas del neotrópico. *A. jamaicensis* se alimenta de una gran variedad de frutos, pero los del género *Ficus* son el componente más importante de su dieta; también puede alimentarse de insectos y néctar. Los refugios conocidos para *Artibeus*

© Rogelé Sánchez



Figura 48. *Artibeus jamaicensis*, Costa Rica / Figure 48. *Artibeus jamaicensis*, Costa Rica

jamaicensis incluyen cuevas, minas, troncos huecos, follaje y tiendas (LaVal & Rodríguez-H. 2002). En las cuevas puede formar grandes colonias, que se dividen en harenes compuestos de hasta 25 hembras, con un solo macho alfa y varios machos subordinados (Ortega & Arita 2000). Se reproducen dos veces al año y cada hembra tiene una sola cría por parto.

Foster y Timm (1976) encontraron dos machos, uno con los testículos escrotados y el otro no, en una tienda pinnada hecha en hojas de palma (Cuadro 3). Timm ahora cree que esos murciélagos estaban usando una tienda que originalmente era de otra especie, *Uroderma bilobatum*. Kunz y McCracken (1996), en su trabajo en Trinidad y Tobago, registran varios machos en tiendas tipo sombrilla y apicales y sugieren que es posible que estos machos construyan y defiendan las tiendas, como un recurso que puede atraer hembras y así poder copular con ellas. Esta misma hipótesis se ha sugerido para otras especies de murciélagos que utilizan tiendas.

Brooke (1990) observó a *A. jamaicensis* utilizando una tienda de *Pentagonia donnell-smithii* que previamente había estado ocupada, y esta autora supone que esa especie anterior era *Vampyressa nymphaea*, pero nosotros creemos que debe haber sido *A. watsoni*. Las observaciones de Brooke y Timm sugieren que algunas de estas tres especies pueden utilizar tiendas construidas por otras especies de murciélagos.

Cuadro 3. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Artibeus jamaicensis* y referencia de sus registros

Table 3. Plant species used as roost by *Artibeus jamaicensis* and the associated reference.

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species
APICAL / APICAL	
Araceae	<i>Philodendron fragrantissimum</i>
BOTE-APICAL / BOAT-APICAL	
Rubiaceae	<i>Pentagonia donnell-smithii</i>
SOMBRILLA / UMBRELLA	
Arecaceae	<i>Coccothrinax barbadensis</i>
	<i>Sabal mauritiiiformis</i>
PINNADA / PINNATE	
Arecaceae	<i>Attalea rostrata</i>

This large frugivorous bat is widely distributed in tropical America, from Central México throughout Central America, to Ecuador and Venezuela, including the Greater and Lesser Antilles. Because it is highly abundant and common, it is one of the most studied bat species in the Neotropics. *Artibeus jamaicensis* has been reported to feed on a wide variety of fruits, but fruits of the genus *Ficus* are the most common component of its diet. It also feeds on insects and nectar, and uses a great variety of roosts, including caves, mines, hollow trees, foliage, and tents (LaVal & Rodríguez-H. 2002). In caves, large colonies are formed, which are divided into harem groups of as many as 25 females, with a single alpha male and many subordinate ones (Ortega & Arita 2000). They reproduce twice a year and each female gives birth to a single pup.

Foster and Timm (1976) found 2 males, one of them with enlarged testes, under a pinnate tent built in palm leaves (Table 3). Timm now believes these males were roosting in a tent originally modified by another species, *Uroderma bilobatum*. During their work in Trinidad and Tobago, Kunz and McCracken (1996) found several males in umbrella and apical tents, and suggested the possibility that males build and defend the tents as a resource that can attract females and therefore give them access to copulate with them. This hypothesis has been suggested for other tent bat species as well.

Brooke (1990) observed *A. jamaicensis* using a tent in *Pentagonia donnell-smithii* that had previously been occupied; the author supposes the previous species was *Vampyressa nymphaea*, but we believe it to have been *A. watsoni*. Brooke's and Timm's observations suggest that some of these three species can use tents originally built by other species of bats.

Referencias / References	
	Kunz <i>et al.</i> 1994
	Brooke 1990; Kunz <i>et al.</i> 1994
	Kunz & McCracken 1996
	Kunz & McCracken 1996
	Foster & Timm 1976

Artibeus phaeotis

MURCIÉLAGO FRUTERO PARDO

El murciélago frutero pardo se encuentra desde el centro de México y a través de América Central hasta Ecuador y las Guayanas (Timm 1985). Según los registros, se alimenta de frutos de *Cecropia* y *Spondias* (Bonaccorso 1979) y duerme tanto en tiendas como en cuevas (Villa-R. 1967; Timm 1987). Como la mayoría de los murciélagos frugívoros neotropicales, *Artibeus phaeotis* tiene una reproducción bimodal.

Timm (1987) encontró por primera vez esta especie en una tienda en una hoja de banano a unos 2 m de altura. La hoja colgaba paralela al suelo, alejada de otras hojas cercanas. Además de banano, esta especie también se ha observado ocupando tiendas tipo bote en *Heliconia* (Timm 1987, Cuadro 4). Las hojas parecen haber sido modificadas por mordeduras y cortes al tejido lateral y conectivo que se extiende en ángulo recto desde la vena central, esto hace que ambos lados de la lámina caigan y cuelguen bajo esta vena. En contraste con las tiendas de *Ectophylla*, las de *A. phaeotis* tienen cortes a lo largo de la vena central en la base de la hoja, terminando en un par de cortes divergentes en forma de "J" (Fig. 31).

Cuadro 4. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Artibeus phaeotis* y referencia de sus registros

Table 4. Plant species used as roosts by *Artibeus phaeotis* and the associated reference.

Arquitectura / <i>Architecture</i> Familia de planta / <i>Plant family</i>	Especie de planta / <i>Plant species</i>
APICAL / APICAL	
Araceae	<i>Philodendron mediocostatum</i>
BOTE / BOAT	
Heliconiaceae	<i>Heliconia imbricata</i>
Musaceae	<i>Musa x paradisiaca</i>
BÍFIDA / BIFID	
Areaceae	<i>No determinada / Undetermined</i>



Figura 49. *Artibeus phaeotis* de México.

Figure 49. *Artibeus phaeotis* from Mexico.

Referencias / References

	Kunz <i>et al.</i> 1994
	Timm 1987
	Timm 1987
	Kunz <i>et al.</i> 1994



Figura 50. *Artibeus phaeotis* en una tienda tipo bote en *Heliconia* (Heliconiaceae), Costa Rica.

Figure 50. *Artibeus phaeotis* in a boat tent in *Heliconia* (Heliconiaceae), Costa Rica.



Figura 51. *Artibeus phaeotis* en una tienda en una hoja de banano, Costa Rica.

Figure 51. *Artibeus phaeotis* in a tent on a banana leaf, Costa Rica.

PIGMY FRUIT-EATING BAT

The Pigmy Fruit-eating Bat, *Artibeus phaeotis*, is found from central México throughout Central America, to Ecuador and the Guyanas (Timm 1985). It has been reported to feed on fruits of *Cecropia* and *Spondias* (Bonaccorso, 1979), and found roosting both in tents and caves (Villa-R. 1967; Timm 1987). As the majority of Neotropical fruit-eating bats, *A. phaeotis* has a bimodal reproduction.

Timm (1987) first found this species occupying a boat tent in an old banana leaf at approximately 2 m in height. The leaf was hanging parallel to the ground with no other leaves nearby. Besides banana, it also has been observed roosting in boat tents on *Heliconia* (Timm 1987, Table 4). The leaves seem to have been modified through bites and cuts on the lateral and interconnecting tissues that extend at right angles from the midrib; this causes the two sides of the blade to collapse downward and hang beneath the midrib. In contrast to the tents of *Ectophylla*, the tents of *A. phaeotis* have cuts along the midrib at the base of the leaf, ending in a pair of divergent J-shaped cuts (Fig. 31).

Artibeus toltecus

MURCIÉLAGO FRUGÍVORO TOLTECA

Esta pequeña especie, que habita en altitudes medias y altas, es moderadamente común en los hábitats apropiados. *Artibeus toltecus* se conoce poco y es posible que sea por vivir en elevaciones altas, donde los murciélagos han sido menos estudiados. En Monteverde, el noroeste de Costa Rica, se ha registrado comiendo al menos de 17 especies de plantas, que incluyen *Eugenia acapulcensis* y los géneros *Ficus* y *Solanum* (Dinerstein 1986; LaVal & Rodríguez-H. 2002). Sus refugios se han encontrado en cuevas, edificaciones humanas, cavidades y tiendas (Timm 1987). Las hembras tienen un ciclo reproductivo bimodal (dos veces al año) (Webster & Jones 1982).

© R. M. Timm



Figura 52. Tienda apical de *Artibeus toltecus*, Costa Rica / Figure 52. Apical tent of *Artibeus toltecus*, Costa Rica



Figura 53. *Artibeus toltecus*, Costa Rica / Figure 53. *Artibeus toltecus*, Costa Rica

Las tiendas de *A. toltecus* son moderadamente comunes en elevaciones medias de ambas vertientes de Costa Rica (Timm 1987). Sus tiendas presentan un corte en la vena central de la hoja, de tal forma

que la punta cae formando una pirámide. En algunas tiendas, las venas laterales también resultan dañadas. Las tiendas que se conocen se han encontrado en la aráceae epífita *Anthurium caperatum* y son frecuentes pero rara vez están ocupadas (Timm 1987; Timm & LaVal 2000). Davis (1944) menciona que esta especie usa hojas de banano como refugio, pero no indica si son modificadas. Es posible que muchas de las tiendas observadas en las tierras altas de Centroamérica pertenezcan a *A. toltecus*.

TOLTEC FRUIT-EATING BAT

This small, middle-to-high-elevation species is moderately common in the appropriate habitats. *Artibeus toltecus* is nevertheless poorly known, possibly because it occurs at higher elevations where bats have been less intensively studied. At Monteverde, in northwestern Costa Rica, it has been recorded feeding on at least 17 species of plants, including *Eugenia acapulcensis*, and the genera *Ficus* and *Solanum* (Dinerstein 1986; LaVal & Rodríguez 2002). Its roosts has been found in caves, buildings, shallow cavities, and tents (Timm 1987). Females have a bimodal (twice a year) reproductive cycle (Webster & Jones 1982).

Tents of *A. toltecus* are moderately common at the middle elevations in both slopes of Costa Rica (Timm 1987). These bats build their tents by cutting the midrib of the leaf so that the tip folds downward, while further cuts on the veins near the base cause the entire margin of the leaf to collapse, which results in a pyramid-shaped tent. To form the tent, the midrib is cut such that the tip of the leaf folds downward and the veins near the base are severed causing the entire margin of the leaf to collapse downward forming a pyramid-shaped tent. On some tents the side veins are severed also. Tent roosts are known only from the epiphytic aroid *Anthurium caperatum*, and are frequently found but rarely occupied (Timm 1987; Timm & LaVal 2000). Davis (1944) mentions that this species uses banana leaves as roosts, but makes no mention of leaf modification. It is possible that many of the tents observed in the highlands of Central America belong to *A. toltecus*.

Artibeus watsoni

MURCIÉLAGO FRUGÍVORO DE THOMAS

Esta especie frugívora se distribuye desde Veracruz (México), por Centroamérica hasta Colombia. Se han escrito más artículos sobre *Artibeus watsoni* que sobre cualquier otro murciélago que use tiendas, la mayoría de Costa Rica, donde es bastante común.

A. watsoni es el murciélago que se ha registrado utilizando como refugio el mayor número de especies de plantas. Hasta ahora se conocen 41 especies de plantas modificadas y cinco tipos de arquitecturas (Cuadro 5). La frecuencia con que utilizan una planta o una arquitectura puede variar de un sitio a otro, pero todavía no se han estudiado los factores que determinan esta selección. *A. watsoni* se puede encontrar en tiendas

© B. Rodríguez-Herrera



Figura 54. *Artibeus watsoni*, Costa Rica / Figure 54. *Artibeus watsoni*, Costa Rica



Figura 55. *Artibeus watsoni* en una tienda tipo bote en *Heliconia* (Heliconiaceae), Costa Rica.

Figure 55. *Artibeus watsoni* in a boat tent in *Heliconia* (Heliconiaceae), Costa Rica.

THOMAS' FRUIT-EATING BAT

This frugivorous bat is distributed from Veracruz, México and along Central America, to Colombia. More publications have been produced on this species than on any other tent-making bat, especially from Costa Rica, where it is a fairly common species.

Artibeus watsoni has been recorded to use the largest number of plant species as tents of all known tent-making bats. To date, 41 species of modified plants are known, and five different architectural styles (Table 5). The frequency with which a given plant species or tent architecture is used can vary from one locality to the other, but the factors influencing these choices have not yet been studied. *A. watsoni* can be found in tents on various strata of the forest; in Costa Rica it is commonly found under bifid tents in understory palms, in epiphytic species of the aroid family, and even on tents built on shrubs as *Pentagonia* and *Piper*. This species can also use tents belonging to other species; Rodríguez-Herrera has observed it occupying tents built by *Ectophylla alba* on several occasions.

Cuadro 5. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Artibeus watsoni* y referencia de sus registros.

Table 5. Plant species used as tent roosts by *Artibeus watsoni* and the associated reference.

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species	Referencias / References
SOMBRILLA / UMBRELLA		
Cyclanthaceae	<i>Carludovica palmata</i>	Boinski & Timm 1985; Choe & Timm 1985; Kunz <i>et al.</i> 1994
	<i>C. drudei</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994
Arecaceae	<i>Cryosophila grayumii</i>	Este estudio / <i>This study</i>
	<i>C. guagara</i>	Chaverri & Kunz 2006a
BOTE-ÁPICAL / BOAT-ÁPICAL		
Heliconiaceae	<i>Heliconia latispatha</i>	Este estudio / <i>This study</i>
Piperaceae	<i>Piper schiedeanum</i>	Este estudio / <i>This study</i>
	<i>Piper</i> sp.	Chaverri & Kunz 2006a
Rubiaceae	<i>Pentagonia donnell-smithii</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>P. tinajita</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>P. wendlandii</i>	Chaverri & Kunz 2006a
ÁPICAL / APICAL		
Araceae	<i>Anthurium ravenii</i>	Boinski & Timm 1985; Choe & Timm 1985
	<i>Homalomena</i> sp.	Este estudio / <i>This study</i>
	<i>Monstera adansonii</i>	Chaverri & Kunz 2006a

	<i>Philodendron sagittifolium</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>P. auriculatum</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>P. grandipes</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>P. popenoei</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>P. pterotum</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>Rhodospatha wendlandii</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>Spathiphyllum wendlandii</i>	Chaverri & Kunz 2006a
Heliconiaceae	<i>Heliconia pogonantha</i>	Este estudio / <i>This study</i>
Marantaceae	<i>Calathea crotalifera</i>	Choe & Timm 1985
	<i>C. lutea</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>C. inocephala</i>	Chaverri & Kunz 2006a
Melastomataceae	<i>Miconia ampla</i>	Este estudio / <i>This study</i>
Moraceae	<i>Artocarpus altilis</i> (= <i>communis</i>)	Chaverri & Kunz 2006a
Urticaceae	<i>Myriocarpa longipes</i>	Chaverri & Kunz 2006a
BIFIDA / BIFID		
Arecaceae	<i>Astrocaryum confertum</i> (= <i>strandleyanum</i>)	A. Gardner, com. pers./ <i>pers. comm.</i> In: Kunz <i>et al.</i> 1994; Chaverri & Kunz 2006a
	<i>A. alatum</i>	Este estudio / <i>This study</i>
	<i>Asterogyne martiana</i>	Boinski & Timm 1985; Timm 1987; Kunz <i>et al.</i> 1994; Stoner 2000
	<i>Bactris hondurensis</i>	Timm 1987

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species	Referencias / References
	<i>Cocos nucifera</i>	Boinski & Timm 1985; Choe & Timm 1985
	<i>Geonoma congesta</i>	Timm 1987
	<i>G. cuneata</i>	Chapman 1932; Timm 1987
	<i>G. oxycarpa</i>	Ingles 1953
	<i>Geonoma</i> sp.	Choe & Timm 1985; Timm 1987; Kunz <i>et al.</i> 1994
	<i>Welfia regia</i>	Boinski & Timm 1985; Choe & Timm 1985
Cyclanthaceae	<i>Asplundia</i> sp.	Boinski & Timm 1985; Kunz <i>et al.</i> 1994
	<i>Asplundia alata</i>	Chaverri & Kunz 2006a
	<i>Cyclanthus bipartitus</i>	Boinski & Timm 1985; Kunz <i>et al.</i> 1994
Bote / Boat		
Musaceae	<i>Musa x paradisiaca</i>	Boinski & Timm 1985; Choe & Timm 1985; Timm 1987
Heliconiaceae	<i>Heliconia latispatha</i>	Brooke 1990; Chaverri & Kunz 2006a
	<i>H. imbricata</i>	Boinski & Timm 1985, Choe & Timm 1985; Timm 1987; Chaverri & Kunz 2006a
	<i>Heliconia</i> sp.	Boinski & Timm 1985; Choe & Timm 1985; Chaverri & Kunz 2006a



Figura 56. *Artibeus watsoni* en una tienda bote en *Rhodospatha wendlandii* (Araceae), Costa Rica.

Figure 56. *Artibeus watsoni* in a boat tent in *Rhodospatha wendlandii* (Araceae), Costa Rica.



Figura 57. *Artibeus watsoni* en una tienda tipo sombrilla en *Cryosophila grayumii* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 57. *Artibeus watsoni* in an umbrella tent in *Cryosophila grayumii* (Arecaceae), Costa Rica.



Figura 58. *Artibeus watsoni* en una tienda tipo sombrilla en *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae).

Figure 58. *Artibeus watsoni* in an umbrella tent in *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae).

en varios estratos del bosque. En Costa Rica es común que utilice tiendas bífidas, principalmente en palmas del sotobosque, en varias especies de epífitas de la familia de las aráceas e incluso en arbustos de géneros como *Pentagonia* y *Piper*. Además, puede usar tiendas que no ha construido; por ejemplo, Rodríguez-Herrera la ha observado en varias ocasiones ocupando tiendas construidas por *Ectophylla alba*.

La amplia lista de especies de plantas modificadas como tiendas por *A. watsoni* proviene de pocas localidades de Costa Rica y Panamá. En Costa Rica, este murciélago ha sido registrado principalmente en la Estación Biológica La Selva (Timm 1987; Kunz *et al.* 1994), el Parque Nacional Corcovado por Boinski y Timm (1985), Choe y Timm (1985) y recientemente por Chaverri y Kunz (2006a), quienes también trabajaron en Gofito. En Panamá, Chapman (1932) e Ingles (1953) la encontraron en Isla Barro Colorado.

En este trabajo, registramos siete nuevas especies de plantas utilizadas por *A. watsoni* como tiendas en Costa Rica. En 2002, Rodríguez-Herrera encontró en la Reserva Biológica La Tirimbina (Sarapiquí, Costa Rica) dos individuos (una hembra adulta y un macho subadulto) en una *Heliconia pogonantha*. Esta tienda estaba a unos 2 m de altura y se había construido haciendo un único corte profundo en la vena central, cerca de la punta de

The large list of plants routinely modified into tents by *A. watsoni* has been generated from a few localities in Costa Rica and Panama. In Costa Rica, this bat has been reported mostly at La Selva Biological Station (Timm 1987; Kunz *et al.* 1994), Parque Nacional Corcovado by Boinski and Timm (1985), Choe and Timm (1985), and recently by Chaverri and Kunz (2006a), who also worked in Golfito. In Panamá, records are from Barro Colorado Island by Chapman (1932) and Ingles (1953).

Herein, we report the occurrence of seven new plant species used as tents by *A. watsoni* in Costa Rica. In 2002, Rodríguez-Herrera found two individuals (adult female and subadult male) in a tent in *Heliconia pogonantha*, at Reserva Biológica La Tirimbina (Sarapiquí, Costa Rica). This tent was approximately 2 meters high and built with a single, deep cut in the midvein, close to the tip of the leaf (Fig. 66). Since this tent had only one single cut near the end of the leaf, which caused the tip to collapse downwards, we classify it as an apical tent, even though "typical" apical tents are constructed on smaller aroid leaves. In April 2004, at La Selva Biological



© B. Rodríguez-Herrera

Figura 59. *Artibeus watsoni* en una tienda en *Cryosophila guagara* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 59. *Artibeus watsoni* in a tent in *Cryosophila guagara* (Arecaceae), Costa Rica.



Figura 60. *Artibeus watsoni* en una tienda bífida en *Asterogyne martiana* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 60. *Artibeus watsoni* in a bifid tent in *Asterogyne martiana* (Arecaceae), Costa Rica.



Figura 61. *Artibeus watsoni* en una tienda bífida en *Astrocaryum alatum* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 61. *Artibeus watsoni* in a bifid tent in *Astrocaryum alatum* (Arecaceae), Costa Rica



Figura 62. *Artibeus watsoni* en una tienda bífida en *Bactris* (Arecaceae), Costa Rica.
Figure 62. *Artibeus watsoni* in a bifid tent in *Bactris* (Arecaceae), Costa Rica.



Figura 63. *Artibeus watsoni* en una tienda apical en *Philodendron sagittifolium* (Araceae), Costa Rica.
Figure 63. *Artibeus watsoni* in an apical tent in *Philodendron sagittifolium* (Araceae), Costa Rica.



Figura 64. *Artibeus watsoni* en una tienda apical en *Homalomena* (Araceae), Costa Rica.
 Figure 64. *Artibeus watsoni* in an apical tent in *Homalomena* (Araceae), Costa Rica.

la hoja (Fig. 66). Dado que esta tienda presenta un único corte cerca de la punta, el cual hace que ésta caiga, consideramos que es del tipo apical, a pesar de que la mayoría de las tiendas apicales “típicas” se encuentran en hojas de aráceas de menor tamaño. En abril de 2004, Rodríguez-Herrera encontró en la Estación Biológica La Selva un grupo de dos hembras con crías y dos machos adultos reproductivos a 1,80 m de altura en una tienda bífida de *Astrocaryum alatum* (Fig. 61). Posteriormente en el mismo mes, encontró dos individuos en el Parque Nacional Carara (una hembra y un macho reproductivo) en una tienda tipo sombrilla a 1,5 m de altura en *Cryosophila grayumii* (Fig. 57). Willy Pineda y Eduardo Chacón encontraron en la Reserva Bosques del Tigre, en Golfito, una tienda apical en una arácea terrestre del género *Homalomena*, ocupada por un grupo de cuatro individuos adultos, situada a menos de medio metro de altura (Fig. 64). Julio Sánchez encontró, en septiembre de 2004, una tienda apical en *Miconia ampla* en la Reserva Biológica Tarrazú; estaba situada a 2,5 m de altura y era ocupada por un individuo. Al día siguiente, Sánchez encontró otra tienda a 100 m de distancia de la primera, ocupada por dos individuos (Fig. 69). En agosto de 2006, Rodríguez-Herrera encontró en la Reserva Biológica La

Station, Rodríguez-Herrera found a group of two females with their pups and two adult males roosting on a bifid tent on *Astrocaryum alatum*, at 1.8 m of height (Fig. 61). Later that month, he found two individuals at Parque Nacional Carara: a single female and male with enlarged testes, in an umbrella tent on *Cryosophila grayumii*, at 1.5 m high (Fig. 57). Willy Pineda and Eduardo Chacón found an apical tent in a terrestrial aroid of the genus



Figura 65. Tienda apical en *Philodendron pterotum* (Araceae), Costa Rica. A) Vista frontal. B) Vista por debajo.

Figure 65. Apical tent in *Philodendron pterotum* (Araceae), Costa Rica. A) Front view. B) Underside.

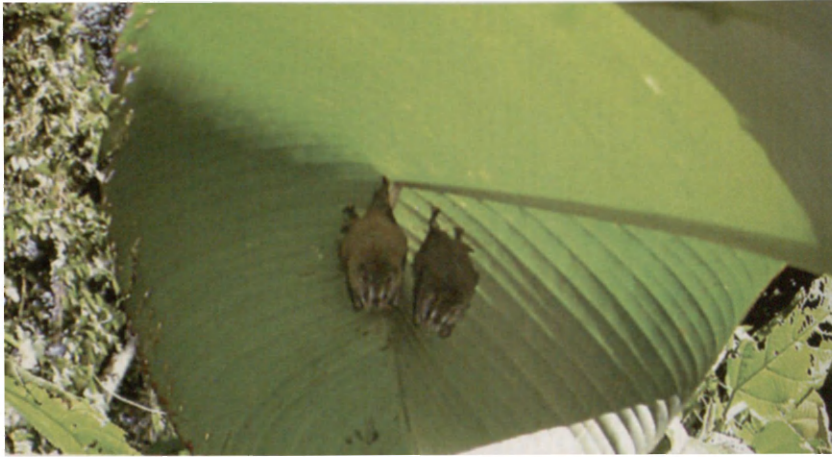


Figura 66. *Artibeus watsoni* en una tienda apical en *Heliconia pogonantha* (Heliconiaceae), Costa Rica.

Figure 66. *Artibeus watsoni* in an apical tent in *Heliconia pogonantha* (Heliconiaceae), Costa Rica.



Figura 67. *Artibeus watsoni* en una tienda bote/apical en *Piper schiedeanaum* (Piperaceae), Costa Rica.

Figure 67. *Artibeus watsoni* in a boat/apical tent in *Piper schiedeanaum* (Piperaceae), Costa Rica.



Figura 68. *Artibeus watsoni* en una tienda apical en *Anthurium* (Araceae).

Figure 68. *Artibeus watsoni* in an apical tent in *Anthurium* (Araceae).

Homalomena at Reserva Bosques del Tigre near Golfito; the tent was occupied by a group of four individuals and was less than half a meter above the ground (Fig. 64). In September 2004, Julio Sánchez found an apical tent in *Miconia ampla* at the Reserva Biológica Tarrazú (Costa Rica). The tent was 2.5 m above the ground and was occupied by a single individual. The following day, Sánchez found another tent 100 m away from the first one, occupied by two individuals (Fig. 69). In August 2006, Rodríguez-Herrera found a boat/apical tent in a *Piper schiedeianum* leaf at Reserva Biológica La Tirimbina (Fig. 67); the tent was 2 m high and occupied by two individuals. Finally, in November 2006, Rodríguez-Herrera found a 0.9 m high, boat/apical tent in a *Heliconia latispatha* near Puerto Viejo, Limón, which was occupied by one male (Fig. 71).

Boinski and Timm (1985) observed predation on *A. watsoni* by the Squirrel Monkey (*Saimiri oerstedii*) in Costa Rica. Squirrel monkeys recognize the tents and ambush the bats, taking them by surprise. Younger individuals suffer the highest predation rates. Along with the monkeys, a Bat Falcon (*Harpagus bidentatus*) attempted to capture the bats that tried to escape from the squirrel monkeys' attack.

Tirimbina una tienda de tipo bote/apical en una hoja de *Piper schiedeatum*; la tienda estaba a 2 m de altura y era ocupada por dos individuos (Fig. 67). Finalmente, en noviembre de 2006, Rodríguez-Herrera encontró una tienda bote/apical en *Heliconia latispatha* en Puerto Viejo de Limón, a 0,9 m de altura, ocupada por un individuo macho (Fig. 71).

Boinski y Timm (1985) registraron la depredación de *A. watsoni* por parte de los monos ardilla (*Saimiri oerstedii*) en Costa Rica. Los monos reconocen las tiendas y las atacan por sorpresa, siendo los murciélagos jóvenes los más depredados. Los autores reportaron que con los monos también se presentó un gavián (*Harpagus bidentatus*), que intentó capturar a los murciélagos que intentaban huir del ataque de los monos.

Stoner (2000) estudió las características de las tiendas bifidas de la palma *Asterogyne martiana* y encontró que los murciélagos prefieren palmas con los pecíolos más altos, las hojas de mayor tamaño y la vena central gruesa. Esta autora sugiere que esta preferencia podría indicar la intención de protegerse de la depredación desde el suelo.

A partir de un estudio con radioteleimetría en dos sitios al suroeste de Costa Rica, Chaverri y Kunz (2006a) encontraron que el tiempo que se mantiene *A. watsoni* en una misma tienda es poco y los murciélagos utilizan varias tiendas de manera intermitente en una misma área. En este trabajo

© J. E. Sánchez, Museo Nacional de Costa Rica



Figura 69. *Artibeus watsoni* en una tienda apical en *Miconia ampla* (Melastomataceae), Costa Rica.

Figure 69. *Artibeus watsoni* in an apical tent in *Miconia ampla* (Melastomataceae), Costa Rica.



Figura 70. *Artibeus watsoni* en una tienda apical en *Philodendron* (Araceae), Panamá.

Figure 70. *Artibeus watsoni* in an apical tent in *Philodendron* (Araceae), Panama.



Figura 71. *Artibeus watsoni* en una tienda tipo bote/apical en *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae), Costa Rica.

Figure 71. *Artibeus watsoni* in a boat/apical tent in *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae), Costa Rica.



Figura 72. *Artibeus watsoni* en una hoja de *Calathea* (Marantaceae) sin modificar, Costa Rica.

Figure 72. *Artibeus watsoni* in an unmodified leaf of *Calathea* (Marantaceae), Costa Rica.

se reporta que los machos se mantienen en el mismo refugio ligeramente mayor tiempo que las hembras; sin embargo, las diferencias entre sexos no resultaron significativas en este aspecto. Los autores presentan evidencia indirecta de la modificación de una hoja por un macho, y por tanto sugieren que los machos son los principales responsables de la construcción de la tienda en esta especie.

Chaverri y Kunz (2006b) registran un patrón reproductivo bimodal para *A. watsoni* en Costa Rica, con evidencia de un estro poco tiempo después del parto, en el primer periodo reproductivo. Las crías vuelan a los 35 días de edad, mientras que el destete y la independencia en el refugio ocurren a los 30–40 días de nacidos. Con respecto a los juveniles, los machos se dispersan y las hembras parecen permanecer cerca de su grupo luego de alcanzar la madurez sexual.



Figura 73. *Artibeus watsoni* en una tienda apical en *Monstera adansonii* (Araceae), Costa Rica.
Figure 73. *Artibeus watsoni* in a apical tent in *Monstera adansonii* (Araceae), Costa Rica.

Stoner (2000) studied the characteristics of bifid tents in the palm *Asterogyne martiana*, and found that the bats prefer palms with higher petioles, larger leaves, and thicker midveins. Her results suggest that this preference might be related to avoiding potential predation from the ground.

Through a telemetry study in two sites on the southwest of Costa Rica, Chaverri and Kunz (2006a) found that the time spent by *A. watsoni* in a given tent is short, while the bats use several tents intermittently within a single area. They report slightly higher roost fidelity in males than in females, but the differences between the sexes were not statistically significant. The authors present indirect evidence of leaf modification by a male, and thus suggest that males are primarily responsible for tent construction in this species.

Chaverri and Kunz (2006b) report that *A. watsoni* has a bimodal reproductive pattern in Costa Rica, with evidence of a post-partum oestrus after the first reproductive period. Pups are able to fly at 35 days of age, while weaning and roosting independence first occur when they are 30 to 40 days old. Males disperse whereas females seem to remain near their group after reaching sexual maturity.

Ectophylla alba

MURCIÉLAGO BLANCO

El murciélago blanco se encuentra únicamente a lo largo de la vertiente Caribe de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y el noroeste de Panamá (Timm 1982). Cuervo-Díaz *et al.* (1986) registraron esta especie para Colombia, pero después se confirmó que se trataba de *Vampyressa thyrone* (Simmons 2005). En la dieta de este murciélago frugívoro se registra solo una especie de higo, *Ficus colubrinae*, que crece en bosques primarios y secundarios. Brooke (1990) estudió *Ectophylla alba* y encontró que sus grupos varían en tamaño según la época del año. Aparentemente, durante la temporada reproductiva se encuentran grupos pequeños de unos cinco individuos que incluyen un solo macho. Sin embargo, en otras épocas los grupos pueden tener hasta

© M. Tschapka



Figura 74. *Ectophylla alba*, Costa Rica / Figure 74. *Ectophylla alba*, Costa Rica



Figura 75. Grupo de *Ectophylla alba*, Costa Rica. / Figure 75. *Ectophylla alba* group, Costa Rica.

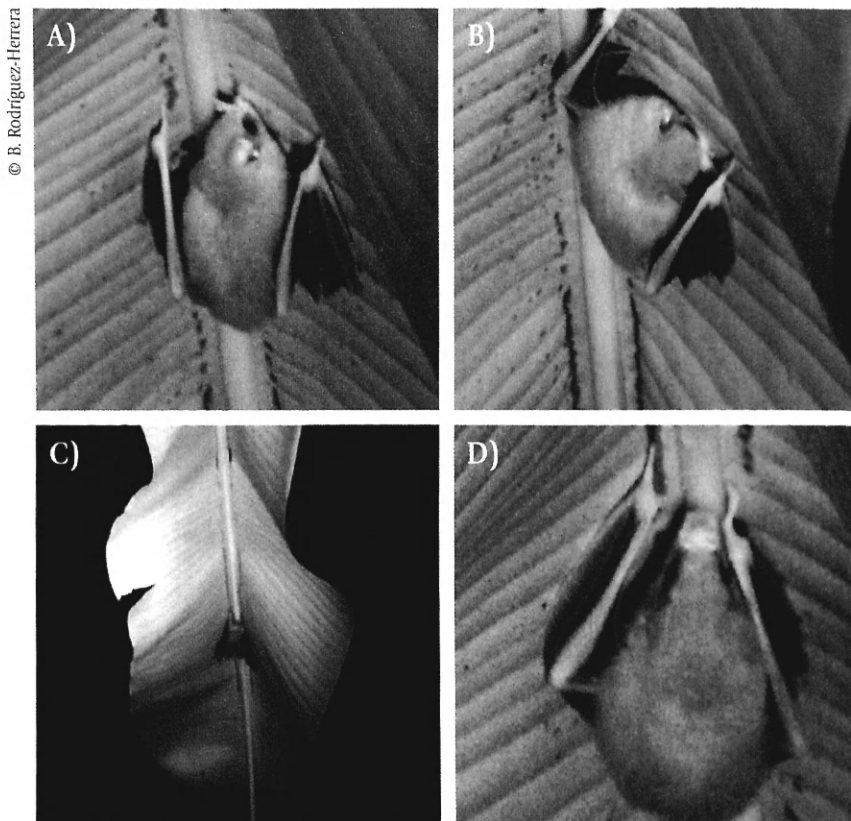
CARIBBEAN WHITE TENT BAT

The White Tent Bat is found only along the Caribbean slope of Honduras, Nicaragua, Costa Rica, and northwestern Panama (Timm 1982). Cuervo-Díaz *et al.* (1986) erroneously reported this species in Colombia, but that specimen has been correctly identified as *Vampyressa thylene* (Simmons 2005). A single species of fig, *Ficus colubrinae*, which grows in primary and secondary habitats, has been reported in its diet. Brooke (1990) studied *Ectophylla alba* and found that the groups vary in size depending on the time of the year. Apparently, small groups of about five individuals including a single male are formed during the mating season. However, in other times of the year, groups can have as many as 18 individuals of both sexes. A single pup is born in mid-April, and there is a second birth peak in September (at least in Costa Rica).

E. alba is known to roost only in tents of boat architecture, it does not use any other type of roost such as hollow trees or caves. Brooke (1987) found a few apical tents at La Selva, although none were occupied by any bats, so it is uncertain whether they were created by *E. alba*. Typically, these bats use plants in the genus *Heliconia* to build their tents (Timm & Mortimer 1976; Brooke 1990; Rodríguez-Herrera, in prep.); in fact, it is only rarely found in a modified leaf from another genus. Tents of *E. alba* have been reported in

18 individuos de ambos sexos. Nace una sola cría a mediados de abril y en septiembre se presenta otro ciclo de nacimientos (al menos en Costa Rica).

E. alba se refugia únicamente en tiendas de arquitectura tipo bote, no utiliza ningún otro refugio, como troncos huecos o cuevas. Brooke (1987) observó algunas tiendas apicales en La Selva y supuso que pertenecían a esta especie; pero en ninguna de ellas había murciélagos, por lo que no podemos estar completamente seguros de cual especie las había utilizado.



© R. Rodríguez-Herrera

Figura 76. Hembra de *Ectophylla alba* construyendo una tienda, Costa Rica. A) Usando los dientes para perforar la hoja de *Heliconia* (Heliconiaceae). B) Perforando la hoja lejos de la vena central. C) Halando la hoja con sus pulgares, tratando de que ésta se quiebre un poco y se cierre. D) Usando sus patas y pulgares para agrandar los agujeros hechos por los dientes.

Figure 76. Female *Ectophylla alba* building a tent, Costa Rica. A) Using its teeth to perforate a *Heliconia* (Heliconiaceae) leaf along the midrib. B) Perforating the leaf away from the midrib. C) Pulling down both sides of the leaf with its thumbs bending her forearms. Both sides of the leaf collapsed with the movements of the female to form the tent. D) Using its feet and thumbs to enlarge holes created with its teeth.



Figura 77. Grupo de *Ectophylla alba* en una tienda en *Calathea* (Marantaceae), Costa Rica.

Figure 77. *Ectophylla alba* group in a tent in *Calathea* (Marantaceae), Costa Rica.

seven plant species (Table 6). In this book, we report two new plant species; Rodríguez-Herrera found a boat tent in *Ischnosiphon inflatus* (Marantaceae) (Fig. 32) at Reserva Biológica La Tirimbina in September 2001 and February 2007, and another one in *Calathea* sp. (Marantaceae) (Fig. 77) in January, 2002. All three tents were occupied by four individuals each.

Roost selection studies on this species at La Selva found that within the genus *Heliconia*, *E. alba* selects short leaves with little vegetation under them, and a height of 1-1.5 m from the ground (Brooke 1990). At the habitat level, it is more common to find its tents in old secondary forest than in primary forest, where heliconias are normally less abundant (Brooke 1990). Recently, Rodríguez-Herrera found that *E. alba* roosts primarily in secondary forests, where it chooses heliconias surrounded by a specific structure of the vegetation, where canopy coverage and understory density are important factors (Rodríguez-Herrera, in prep.).

We have observed tents being occupied by the same group of bats for up to two consecutive months, with a high stability throughout the year

Este murciélago utiliza principalmente plantas de *Heliconia* para construir sus tiendas (Timm & Mortimer 1976, Brooke 1990, Rodríguez-Herrera, en prep.); de hecho, es raro encontrarlo ocupando una tienda en una planta de algún otro género. Se conocen tiendas de *E. alba* en siete especies de plantas (Cuadro 6). En este libro registramos dos nuevas especies, ya que Rodríguez-Herrera encontró en la Reserva Biológica La Tirimbina una tienda tipo bote en *Ischnosiphon inflatus* (Fig. 32) en septiembre de 2001 y febrero de 2007, y otra en *Calathea* sp. (Marantaceae) (Fig. 77) en enero de 2002, las tres tiendas fueron ocupadas por cuatro individuos cada una.

Los estudios sobre la selección del refugio de esta especie en La Selva indican que dentro del género *Heliconia*, *E. alba* selecciona hojas pequeñas con poca vegetación debajo y a una altura de 1-1,5 m del suelo (Brooke 1990). Con respecto al hábitat, es más común encontrar sus tiendas en bosques secundarios viejos que en bosques primarios, donde además las heliconias en general son menos abundantes (Brooke 1990). Rodríguez-Herrera encontró recientemente que *E. alba* habita de preferencia en bosques secundarios, donde selecciona heliconias rodeadas por una

Cuadro 6. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Ectophylla alba* y referencia de sus registros

Table 6. Plant species used as roosts by *Ectophylla alba* and the associated reference

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species
BOTE / BOAT	
Heliconiaceae	<i>Heliconia imbricata</i>
	<i>H. latispatha</i>
	<i>H. pogonantha</i>
	<i>H. sarapiquensis</i>
	<i>H. tortuosa</i>
	<i>Heliconia</i> sp.
Marantaceae	<i>Calathea</i> sp.
	<i>Ischnosiphon inflatus</i>

(Rodríguez-Herrera, unpublished data). Tent duration is highly variable; some tents suffer damage in a few days, while others may last over eight weeks (Fig. 78). Preliminary data by Rodríguez-Herrera show that the construction of a tent does have a negative effect in the longevity of the leaf.

Under natural light, the bright white fur of *E. alba* reflects the green color of the leaf, and thus camouflages the bats when viewed from under the tent. Therefore, it has been suggested that their color might be an adaptation for camouflage, working as a defence against predators that may attack them from the ground (Figs. 40A,B). Nonetheless, there is evidence for predation of bats in a tent in Costa Rica (Rodríguez-Herrera, pers. obs.), under which a dead pup was found on the floor, the leaf destroyed, and blood traces going up an adjacent tree. Presumably, this was the result of an attack from above by white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), which were present in the area when the observation was made.

Boat tents are similar among each other in shape and size. To create the sheltered underside for roosting, the bats punch two lines of holes parallel to the midrib and pull both sides of the blade downwards. The process of tent construction may take a few days and even weeks (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006).

Recently, Rodríguez-Herrera *et al.* (2006) filmed the construction of a tent by *E. alba* in Costa Rica (Fig. 75). This filmed evidence provides the first and only direct observation of a microchiropteran bat actively

building a tent. These results are part of an ongoing project that has found evidence which contradicts the previous assumptions, since it was believed that males were responsible of tent construction to attract females; however, we now know that not only do several individuals of both sexes participate in the construction of the tent, but also females have a very active role in that process (Rodríguez-Herrera, unpublished data).

Referencias / References	
	Timm & Mortimer 1976; Brooke 1987
	Timm & Mortimer 1976; Brooke 1987
	Timm & Mortimer 1976; Brooke, 1987
	Kunz <i>et al.</i> 1994
	Timm & Mortimer 1976
	Timm & Mortimer 1976
	Este estudio / <i>This study</i>
	Este estudio / <i>This study</i>

estructura de vegetación específica, dentro de la cual la cobertura del dosel y la densidad del sotobosque son factores importantes (Rodríguez-Herrera, en prep.).

Hemos observado tiendas ocupadas por el mismo grupo de murciélagos durante más de dos meses consecutivos, con una alta estabilidad a lo largo de todo el año (Rodríguez-Herrera, sin publicar). La duración de la tienda es muy variable; algunas se dañan en días y otras duran más de ocho semanas (Fig. 78). Datos preliminares de Rodríguez-Herrera muestran que la construcción de la tienda sí tiene un efecto negativo en la vida media de las hojas.

Bajo la luz natural, el pelaje blanco de *E. alba* refleja el color verde de la hoja, esto camufla a los murciélagos cuando son vistos por debajo de la tienda. Por lo tanto, se ha sugerido que su color podría ser una adaptación para el camuflaje, que funciona como defensa ante los depredadores que pueden atacarlos desde el suelo (Figs. 40A,B). No obstante, existen evidencias de la depredación de murciélagos en una tienda en Costa Rica (Rodríguez-Herrera, observ. pers.), bajo la cual se encontró una cría muerta en el suelo, la hoja destruida y un rastro de sangre subiendo en un árbol adyacente. Probablemente esto fue el resultado de un ataque desde arriba de monos cara blanca (*Cebus capuccinus*), que estaban presentes en el área al momento de hacer la observación.

Las tiendas tipo bote son muy similares en forma y tamaño. Para crear el espacio donde se perchan, los murciélagos perforan dos líneas de agujeros paralelas a la vena central y jalan ambos lados de la lámina hacia abajo. El proceso de construcción puede llevar algunos días e incluso semanas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006).

Recientemente, Rodríguez-Herrera *et al.* (2006) filmaron la construcción de una tienda de *E. alba* en Costa Rica (Fig. 75). Esta evidencia filmada constituye la primera y única observación directa de un murciélago microquiróptero construyendo activamente una tienda. Estos resultados son parte de un proyecto en curso, durante el cual se encontró evidencia que contradice las suposiciones previas, ya que se creía que los machos eran los responsables de construir las tiendas para atraer a las hembras; sin embargo, ahora sabemos que varios individuos de ambos sexos participan en la construcción de tiendas y que las hembras juegan un papel activo en ese proceso (Rodríguez-Herrera, datos sin publicar).

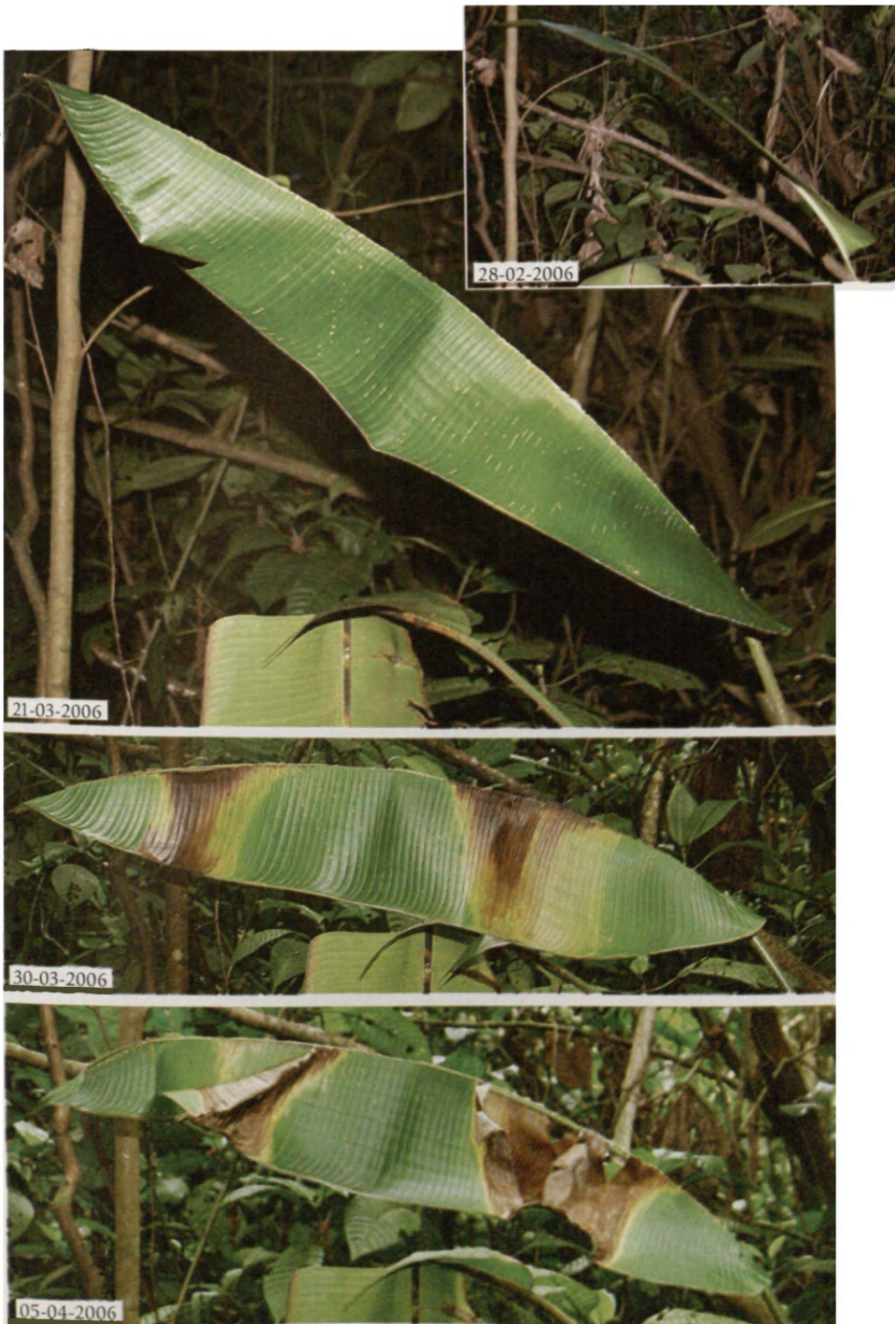


Figura 78. Fotografías que muestran el deterioro progresivo de una tienda de *Ectophylla alba*, Costa Rica.

Figure 78. The photographs show the damage of an *Ectophylla alba* tent, Costa Rica.

Mesophylla macconnelli



MURCIÉLAGO DE MACCONNELL

Esta especie frugívora es poco conocida y se distribuye en las tierras bajas del sur de Centroamérica y el norte de Suramérica (Kunz & Pena 1992). En Costa Rica se ha observado comiendo frutos de *Ficus colubrinae* y *F. pertusa* (Rodríguez-Herrera, observ. pers.). Los refugios conocidos se encuentran en tiendas y follaje. Esta especie en algún momento estuvo clasificada dentro del género *Ectophylla* (Simmons & Voss 1988).

El primer registro del uso de hojas modificadas por parte de *Mesophylla macconnelli* lo hizo Koepcke (1984) en el Amazonas de Perú, donde encontró varios grupos de hasta ocho individuos utilizando *Anthurium* y *Geonoma* como refugios diurnos. En *Anthurium*, las tiendas eran apicales y en la palma *Geonoma*, bífidas. Los murciélagos ocuparon estos refugios durante 5-6 meses hasta que la descomposición natural de las hojas rompió el refugio. Koepcke

© R. A. Medellín



Figura 79. Tienda bífida en *Asplundia sleeperae* (Cyclanthaceae), Costa Rica.

Figure 79. Bifid tent in *Asplundia sleeperae* (Cyclanthaceae), Costa Rica.



Figura 80. *Mesophylla macconnelli*, Costa Rica

Figure 80. *Mesophylla macconnelli*, Costa Rica

MACCONNELL'S BAT

This poorly known frugivorous species is distributed in the lowlands of southern Central America and northern South America (Kunz & Pena 1992). In Costa Rica, it has been observed eating fruits of *Ficus colubrinae* and *F. pertusa* (Rodríguez-Herrera, pers. obs.). Known roosts are found in tents and foliage. This species was formerly placed in the genus *Ectophylla* (Simmons & Voss 1998).

The first report of *Mesophylla macconnelli* using altered leaves for roost sites was made by Koepcke (1984) in the Peruvian Amazon, where he found groups of up to eight individuals using *Anthurium* and *Geonoma* as diurnal roosts. Tents in *Anthurium* were apical and in *Geonoma* they were bifid. The bats occupied these tents for 5–6 months until natural leaf decomposition broke down the

sugirió que las tiendas proveen protección críptica a estos murciélagos debido a su color claro. En Manu (Perú), Foster (1992) registró tiendas bífidas en la palma *Astrocaryum*, donde los murciélagos seleccionaban hojas nuevas y relativamente pequeñas situadas entre 2,2 y 4,7 m de altura. Foster encontró una densidad estimada de 1.1 murciélagos por hectárea (ha), con 0.74 tiendas activas por ha. Además, indicó que un individuo de *M. macconnelli* ocupó una tienda hecha por la autora en *Astrocaryum macrocalyx*, confirmando que esta especie puede usar tiendas que no ha construido. En la Guyana Francesa, Charles-Dominique (1993) registró tiendas utilizadas por esta especie en *Astrocaryum sciophilum*. En el norte de la misma Guyana, Simmons y Voss (1998) encontraron tres grupos de *M. macconnelli* perchando en tiendas bífidas en palmas jóvenes; un grupo consistía de dos machos adultos y cinco hembras adultas y otro grupo estaba formado por un macho adulto y dos hembras adultas. Kunz *et al.* (1994) encontraron tiendas apicales en *Philodendron fragrantissimum* y tiendas paradojas en *Anthurium jenmanii*. En septiembre de 2006, Medellín y Rodríguez-Herrera encontraron en la Reserva Biológica La Tirimbina (Costa Rica) tres machos con los testículos escrotados (4 x 3 mm), perchando en una tienda bífida en *Asplundia sleeperae* (Cyclanthaceae) a 34 cm del suelo (Figs. 79 y 81).

Cuadro 7. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Mesophylla macconnelli* y referencia de sus registros

Table 7. Plant species used as roost by *Mesophylla macconnelli* and the associated reference

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species
APICAL / APICAL	
Araceae	<i>Philodendron fragrantissimum</i>
PARADOJA / PARADOX	
Araceae	<i>Anthurium jenmanii</i>
BÍFIDA / BIFID	
Arecaceae	<i>Astrocaryum macrocalyx</i>
	<i>A. sciophilum</i>
	<i>Geonoma</i> sp.
	Palma no identificada / Palm
Cyclanthaceae	<i>Asplundia sleeperae</i>



Figura 81. *Mesophylla macconnelli* en una tienda bifida en *Asplundia sleeperae*, Costa Rica.

Figure 81. *Mesophylla macconnelli* in a bifid tent in *Asplundia sleeperae*, Costa Rica.

roost. Koepcke suggested that the tents provide cryptic protection to these bats due to their light color. At Manu (Peru), Foster (1992) recorded bifid tents in the palm *Astrocaryum*, where the bats selected new, relatively small leaves that were 2.2–4.7 m high. Foster found an estimated density of 1.1 bats per hectare (ha), with 0.74 active tents per ha. Moreover, an individual *M. macconnelli* occupied an artificial tent made by her in *Astrocaryum macrocalyx*, thus confirming this species can use tents that it did not construct. In French Guiana, Charles-Dominique (1993) reported tents in *Astrocaryum sciophilum*. In northern Guiana, Simmons and Voss (1998) found three groups of *M. macconnelli* roosting under bifid-style tents in young palms; one group consisted of two adult males and five adult females, while other group was formed by one adult male and two adult females. Also, Kunz *et al.* (1994) found apical tents in *Philodendron fragrantissimum* and paradox tents in *Anthurium jenmanii*. In September 2006, in Reserva Biológica La Tirimbina (Costa Rica), Medellín and Rodríguez-Herrera found three reproductive males (testes = 4 x 3 mm) roosting under a bifid tent in *Asplundia sleeperae* (Cyclanthaceae) at 34 cm from the ground (Figs. 79 and 81).

Referencias / References

	Kunz <i>et al.</i> 1994
	Kunz <i>et al.</i> 1994
	Foster 1992
	Foster 1992
	Charles-Dominique 1993; Simmons & Voss 1998
	Koepcke 1984; Emmons 1990
	Este estudio / This study

Platyrrhinus helleri

MURCIÉLAGO DE NARIZ ANCHA DE HELLER

Platyrrhinus helleri es una especie común y ampliamente distribuida a través de las tierras de elevaciones bajas y medias del sur y el este México, Centroamérica y el norte de Suramérica. Esta especie frugívora se ha registrado alimentándose de frutos de los géneros *Acnistes*, *Cecropia* y *Ficus*. Tiene un ciclo reproductivo bimodal (Ferrell & Wilson 1991). Estos murciélagos se han encontrado perchando en cuevas, alcantarillas, follaje y túneles y recientemente en tiendas.

Las tiendas usadas por *P. helleri* fueron descubiertas por primera vez en Perú (2003) por Tello y Velazco, quienes observaron una tienda que fue utilizada por tres machos adultos durante 35 días. La tienda era cónica y había sido hecha en *Eirmocephala megaphylla* (Compositae). En la misma área, encontraron tres tiendas más cerca de un *Ficus pertusa* con frutos. Dada la amplia distribución de esta especie, es sorprendente que no existan más reportes del uso de tiendas.

HELLER'S BROAD-NOSED BAT

Platyrrhinus helleri is a widespread and common species throughout the lowlands and middle elevations of southern and eastern México, Central America, and northern South America. This frugivorous species has been reported to eat fruits of the genera *Acnistes*, *Cecropia*, and *Ficus*. It has a bimodal reproductive cycle (Ferrell & Wilson 1991). These bats have been found roosting in caves, culverts, foliage, and tunnels, and recently in tents.

Tents used by *P. helleri* were first discovered in Peru by Tello and Velazco (2003), who observed a tent continuously occupied by three adult males during 35 days. The tent was of conical architecture and had been constructed in *Eirmocephala megaphylla* (Compositae). In the same area, the authors found three other tents near a fruiting *Ficus pertusa*. Given how widespread this species is, it is surprising that there are no other reports of tent use.



Figura 82. *Platyrrhinus helleri*, Costa Rica / Figure 82. *Platyrrhinus helleri*, Costa Rica

© B. Rodríguez-Herrera



Rhinophylla pumilio

MURCIÉLAGO ENANO FRUTERO

Rhinophylla pumilio es una especie abundante y ampliamente distribuida a través del norte y centro de Suramérica. Es un frugívoro que se alimenta de una amplia gama de frutas (Charles-Dominique 1993).

En la Guyana Francesa, esta especie se ha observado perchando en hojas sin modificar durante el día y la noche (Charles-Dominique 1993; Simmons & Voss 1998). En el sureste de Brasil, Zortéa (1995) encontró en dos ocasiones a dos machos perchando en una tienda tipo bote en plantas de *Musa*. Charles-Dominique (1993) indica que *R. pumilio* percha bajo frondas de hojas inmaduras de las palmas *Atalea ataleoides* y *Astrocaryum sciophilum* y las aráceas *Philodendron melinonii* y *P. ornatum*. Las tiendas en palmas eran típicamente bífidas, en su mayoría en frondas jóvenes y horizontales. En las aráceas, las tiendas tenían un estilo apical típico.

Mediante telemetría, se encontró un adulto perchando solitario un día y con 1-6 individuos en los días subsecuentes. Cuando Charles-Dominique eliminó las tiendas del área, los murciélagos seleccionaron sitios bajo hojas muertas y en el follaje. Después construyeron tiendas nuevas, pero siempre en hojas inmaduras, y un murciélago ocupó una tienda construida por el autor en una hoja de palma.

Simmons y Voss (1998) registraron *R. pumilio* perchando en tiendas bífidas en la palma *Astrocaryum sciophilum* y en tiendas apicales en *Phenakospermum guyanense*. Indicaron que esas tiendas eran muy parecidas a las que encontraron con *Mesophylla macconnelli* y *Artibeus cinereus*, expresando dudas de que *R. pumilio* las haya construido. Estos mismos autores observaron una colonia de tres individuos de *R. pumilio* en una tienda previamente ocupada por siete individuos de *M. macconnelli*.

Nosotros coincidimos con Charles-Dominique (1993) y Simmons y Voss (1998) en que posiblemente *R. pumilio* sea un murciélago que percha de manera oportunista en tiendas construidas por otras especies de murciélagos. Basamos esta hipótesis en el hecho de que esta especie tiene una dentadura delicada que no parece ser capaz de cortar hojas fuertes como las de *Astrocaryum*. En los lugares donde habita, es una especie ampliamente distribuida y muy común; no obstante, varios investigadores

han buscado activamente sus tiendas por todas partes, sin encontrarlas. Es posible que *R. pumilio* sea capaz de modificar las hojas de las aráceas para construir tiendas apicales, pero no creemos que pueda modificar hojas fuertes de palmas para crear tiendas bífidas.

© B. Rodríguez-Herrera



Figura 83. *Rhinophylla pumilio*, Manaus, Brasil. / Figure 83. *Rhinophylla pumilio*, Manaus, Brazil.

DWARF LITTLE FRUIT BAT

Rhinophylla pumilio is a widely distributed and abundant species across central and northern South America. It is a frugivorous bat known to feed on a wide array of fruits (Charles-Dominique 1993).

In French Guiana, dwarf little fruit bats have been observed using unmodified leaves as both day and night roosts (Charles-Dominique 1993,

Simmons & Voss 1998). In southeastern Brazil, on two occasions Zortéa (1995) observed two males roosting in one boat tent in *Musa* plants. Charles-Dominique (1993) reports that *R. pumilio* roosts under immature fronds of the palms *Atalea ataleoides*, *Astrocaryum sciophilum*, and the aroids *Philodendron melinonii* and *P. ornatum*. The tents in palms were typically bifid, mostly found in young, horizontal fronds. The tents in aroids had a typical apical style.

Using telemetry, an adult *R. pumilio* was one day found roosting alone, and then together with 1–6 individuals on the following days. When Charles-Dominique removed the tents from the area, the bats occupied an array of sites under dead leaves and within foliage. Afterwards, the bats built new tents always in immature leaves, and one bat occupied an artificial tent constructed by the author in a palm leaf.

Simmons and Voss (1998) reported finding *R. pumilio* roosting in bifid tents in the palm *Astrocaryum sciophilum* and in apical tents in *Phenakospermum guyannense*. They reported that the tents were very similar to those they found occupied by *Mesophylla macconnelli* and *Artibeus cinereus*, and expressed their doubts about *R. pumilio* actually constructing the tents. The authors observed

Cuadro 8. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Rhinophylla pumilio* y referencia de sus registros

Table 8. Plant species used as roost by *Rhinophylla pumilio* and the associated reference

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species
APICAL / APICAL	
Araceae	<i>Philodendron melinonii</i>
	<i>P. ornatum</i>
	<i>Rhodospatha latifolia</i>
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i> sp.
Strelitziaceae	<i>Phenakospermum guyannense</i>
BOTE / BOAT	
Heliconiaceae	<i>Heliconia</i> sp.
Musaceae	<i>Musa</i> sp.
BÍFIDA / BIFID	
Areaceae	<i>Astrocaryum sciophilum</i>
	<i>Attalea ataleoides</i>



Figura 84. *Rhinophylla pumilio* en una tienda en *Musa paradisiaca* (Musaceae), Brasil.

Figure 84. *Rhinophylla pumilio* in a tent in *Musa paradisiaca* (Musaceae), Brazil.

a colony of three *R. pumilio* individuals in a tent previously occupied by seven individuals of *M. macconnelli*.

We concur with Charles-Dominique (1993) and Simmons and Voss (1998) in that *R. pumilio* is probably a bat that opportunistically roosts in tents

made by other species of bats. We base this hypothesis on the fact that *R. pumilio* has a delicate dentition that does not seem capable of chewing through thick leaves such as *Astrocaryum*. Within its distribution, it is a widespread and often very common species; however, a number of researchers have actively searched for its tents everywhere without success. It is possible that *R. pumilio* is indeed capable of altering aroid leaves to create apical tents, but we believe it is unlikely that it can alter hard palm leaves to create bifid ones.

Referencias / References	
	Charles-Dominique 1993
	Charles-Dominique 1993
	Charles-Dominique 1993
	Charles-Dominique 1993
	Simmons & Voss 1998
	Zortéa 1995
	Zortéa 1995
	Charles-Dominique 1993; Simmons & Voss 1998
	Charles-Dominique 1993

Uroderma bilobatum

MURCIÉLAGO TIENDERO DE PETERS

Uroderma bilobatum se distribuye desde Veracruz, Oaxaca (México) hasta el sur de Perú, Guyana, Brasil y Trinidad. Esta especie frugívora se ha registrado alimentándose de *Ficus*, *Brosimum*, frutos de palmas e insectos. En las tiendas, este murciélago puede formar grupos grandes (decenas de individuos) de maternidad (hembras y crías), pero también perchan en grupos pequeños. Además, utilizan otros tipos de refugios, como troncos huecos y cuevas (Timm & Lewis 1991; Lewis 1992); ocasionalmente percha en hojas de banano sin modificar.

© B. Rodríguez-Herrera



Figura 85. *Uroderma bilobatum*, Costa Rica / Figure 85. *Uroderma bilobatum*, Costa Rica



Figura 86. *Uroderma bilobatum* en una tienda pinnada en palma de coco, Bocas del Toro, Panamá.

Figure 86. *Uroderma bilobatum* in a pinnate tent in a coconut palm, Bocas del Toro, Panama.

PETERS'S TENT-ROOSTING BAT

Uroderma bilobatum is distributed from Veracruz and Oaxaca (Mexico) to southern Peru, Guiana, Brazil, and Trinidad. This frugivorous species has been reported eating *Ficus*, *Brosimum*, palm fruits, and insects. In tents, it is known to form large maternity groups (dozens of individuals, females and pups), but they can also roost in small groups. Moreover, it is known to use other roosts like hollow logs and caves (Timm & Lewis 1991; Lewis 1992); occasionally, it roosts under unmodified banana leaves.

U. bilobatum uses the highest number of tent architecture types, seven of the eight known types (Table 9). Also, after *A. watsoni*, it is the species recorded to use the highest number of plant species for tents. Together, these two species contain the largest number of studies published on bat tents.

Tents of *U. bilobatum* have been found both in mature and secondary forest, and even in gardens and coconut and banana plantations. Timm (1987) reported a paradox tent in *Musa* sp., which was later specifically identified as *Musa acuminata*. At the onset of the rainy season in Costa Rica,

Cuadro 9. Especies de plantas utilizadas como refugio por *Uroderma bilobatum* y referencia de sus registros

Table 9. Plant species used in tent roosts by *Uroderma bilobatum* and the associated reference

Arquitectura / Architecture Familia de planta / Plant family	Especie de planta / Plant species	Referencias / References
CÓNICA / CONICAL		
Achariaceae	<i>Carpotroche platyptera</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994
Gentianaceae	<i>Potalia turbinata</i>	Este estudio / <i>This study</i>
Myrsinaceae	<i>Ardisia brenesii</i>	Este estudio / <i>This study</i>
Polygonaceae	<i>Coccoloba manzanillensis</i>	Choe 1994
SOMBRILLA / UMBRELLA		
Araceae	<i>Philodendron fragrantissimum</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994
Cyclanthaceae	<i>Carludovica palmata</i>	Timm 1987; Kunz <i>et al.</i> 1994
Arecaceae	<i>Coccothrynax barbadensis</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994; Kunz & McCracken 1996
	<i>Livistona chinensis</i>	Barbour 1932
	<i>Pritchardia pacifica</i>	Barbour 1932
	<i>Sabal mauritiiiformis</i>	Goodwin & Greenhall 1961; Buchanan 1969; Timm 1987; Kunz <i>et al.</i> 1994

PINNADA / PINNATE		
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i>	Timm & Clauson 1990; Timm & Lewis 1991; Lewis 1992
	<i>Attalea rostrata</i>	Timm 1987; Timm & McClearn 2007
APICAL / APICAL		
Strelitziaceae	<i>Phenakospermum guyannense</i>	Simmons & Voss 1998
BÍFIDA / BIFID		
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i>	Barbour 1932
	<i>Manicaria saccifera</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994
PARADOJA / PARADOX		
Musaceae	<i>Musa acuminata</i>	Timm 1987
	<i>Musa sp.</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994
BOTE / BOAT		
Heliconiaceae	<i>Heliconia imbricata</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994
	<i>H. latispatha</i>	Kunz <i>et al.</i> 1994
NO DETERMINADA / UNDETERMINED		
Urticaceae	<i>Cecropia sp.</i>	Buchanan 1969
Musaceae	<i>Musa sp.</i>	Buchanan 1969
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i>	Goodwin & Greenhall 1961
	No determinada / <i>Undetermined</i>	Bloedel 1955

U. bilobatum es la especie que utiliza el mayor número de arquitecturas de tiendas, siete de las ocho conocidas (Cuadro 9); también, después de *A. watsoni*, es la que registra el mayor número de especies de plantas. Ambas especies son las que cuentan con el mayor número de trabajos publicados.

Se han encontrado tiendas de *U. bilobatum* tanto en bosques maduros como secundarios, incluso en jardines y plantaciones de cocos y bananos. Timm (1987) registra una tienda paradójica en *Musa* sp.; una identificación posterior determinó que la especie era *Musa acuminata*. Al comienzo de la época de lluvias en Costa Rica, Timm y Lewis (1991) encontraron esta especie usando tiendas en plantas de coco, que estaban ocupadas por grupos grandes de maternidad que después desaparecieron de la plantación. Dentro de esta plantación de coco, los murciélagos seleccionaron hojas nuevas para hacer sus tiendas en árboles de tamaño mediano (Timm & Lewis 1991).

Esta especie presenta como sistema de apareamiento un harén, que consiste en grupos formados por un macho con varias hembras y sus crías. En la Reserva Natural Absoluta Cabo Blanco (Costa Rica), Timm y McClearn (2007) encontraron que durante la época de lluvias las tiendas estaban



© R. M. Timm

Figura 87. *Uroderma bilobatum* en una tienda pinnada en *Cocos nucifera* (Arecaceae), Costa Rica.

Figure 87. *Uroderma bilobatum* in a pinnate tent in *Cocos nucifera* (Arecaceae), Costa Rica.



Figura 88. Grupo de *Uroderma bilobatum* en una tienda cónica en *Ardisia brenesii* (Myrsinaceae), Costa Rica.

Figure 88. *Uroderma bilobatum* group in a conical tent in *Ardisia brenesii* (Myrsinaceae), Costa Rica.



Figura 89. Grupo de *Uroderma bilobatum* en una tienda cónica en *Potalia turbinata* (Gentianaceae), Costa Rica.

Figure 89. *Uroderma bilobatum* group in a conical tent in *Potalia turbinata* (Gentianaceae), Costa Rica.

ocupadas por grupos numerosos, formados por machos reproductivos, hembras lactantes y sus crías. En esta época también se pueden encontrar individuos solitarios, mientras que durante la estación seca solo se presentan grupos pequeños (1–3 individuos).

En varias localidades de la vertiente Caribe de Costa Rica, Rodríguez-Herrera ha encontrado tiendas de arquitectura cónica en *Ardisia brenesii* y *Potalia turbinata* (Figs. 88 y 89). El tamaño de los grupos varía entre 2–8 individuos. Por lo general, estas tiendas están a más de 2 m de altura y son muy duraderas. A pesar de que algunas de ellas permanecen en buenas condiciones por casi un año, *U. bilobatum* solo las utiliza en ciertas épocas.

En septiembre de 2004, Medellín y Rodríguez-Herrera encontraron varias tiendas de arquitectura sombrilla en Silvituc (Campeche, México); habían sido construidas en la palma *Sabal mauritiiiformis*, como mínimo a 2 m del suelo. Una de las tiendas estaba ocupada por una hembra lactante y su cría y posiblemente un macho (Fig. 92).

© R. M. Timm



Figura 90. Grupo de *Uroderma bilobatum* en una tienda tipo paradoja en *Musa acuminata* (Musaceae), Costa Rica.

Figure 90. *Uroderma bilobatum* group in a paradox tent in *Musa acuminata* (Musaceae), Costa Rica.

© L. Albrecht



Figura 91. *Uroderma bilobatum* en una tienda bifida en *Geonoma* (Arecaceae), Panamá.

Figure 91. *Uroderma bilobatum* in a bifid tent in *Geonoma* (Arecaceae), Panama.



Figura 92. *Uroderma bilobatum* en una tienda tipo sombrilla en *Sabal mauritiformis* (Arecaceae), México.

Figure 92. *Uroderma bilobatum* in an umbrella tent in *Sabal mauritiformis* (Arecaceae), Mexico.

Timm and Lewis (1991) found these bats in tents in coconut plants, which were occupied by large maternity groups that later disappeared from the plantation. Within this coconut plantation, the bats selected new leaves in middle-sized trees to build their tents (Timm & Lewis 1991).

This species presents a harem mating system, which consists of groups of several females and their pups together with a single male. In reserve Natural Asoluta Cabo Blanco (Costa Rica), Timm and McClearn (2007) found that during the rainy season tents were occupied by large groups comprising reproductive males, lactating females, and their pups. Solitary individuals can also be found during this season, whereas only small groups of individuals are found during the dry season (1–3 individuals).

At several localities along the Caribbean slope of eastern Costa Rica, Rodríguez-Herrera has found conical style tents in *Ardisia auriculata* and *Potalia turbinata* (Figs. 88 and 89). Group size varied between 2–8 individuals. Generally, these tents reach more than 2 m in height and are very durable. Some remain in good conditions for almost a year, although *U. bilobatum* only uses them at certain times.

In September 2004, Medellín and Rodríguez-Herrera found several tents of umbrella architecture at Silvituc (Campeche, México). They had been constructed in the palm *Sabal mauritiformis*, at a minimum of 2 m from the ground. A lactating female with its pup, and possibly a male, occupied one of these tents (Fig. 92).

Uroderma magnirostrum

MURCIÉLAGO CAFÉ TIENDERO

El murciélago café tiendero es una especie ampliamente distribuida en las tierras bajas, pero poco conocida y raramente se encuentra. Aunque *Uroderma magnirostrum* habita desde el suroeste de México hasta Brasil y Bolivia, poco se ha publicado sobre su historia natural. Se han registrado unos pocos individuos con polen en la cabeza, pero no se sabe nada más acerca de su dieta (Gardner 1977).

En el sureste de Perú, *U. magnirostrum* fue observada perchando en tiendas pinnadas en la palma *Astrocaryum murumuru* (Timm 1987). Un macho adulto reproductivo, dos hembras adultas y dos subadultos (hembra y macho) estaban perchando agrupados en una misma tienda. Las pinnas de las palmas habían sido modificadas en las dos terceras partes distales de la fronda, exceptuando la punta. Así, las pinnas caen hacia abajo para formar un estilo de tienda pinnado alargado (Fig. 93). Las tiendas pinnadas se construyen en hojas de palma grandes que son muy duraderas; por ejemplo, una tienda en *A. murumuru* se mantuvo verde y ocupada por más de 14 semanas. La apariencia general de este tipo de tienda es similar a la de las tiendas pinnadas que utiliza *U. bilobatum*.

BROWN TENT-MAKING BAT

The Brown Tent-making Bat is a widely distributed species in the lowlands, which is nevertheless poorly known and rarely encountered. Although *Uroderma magnirostrum* occurs from southwestern Mexico to Brazil and Bolivia, little has been published on its natural history. A few individuals have been found with pollen on their heads, but nothing else is known of their diet (Gardner 1977).

In southeastern Peru, *U. magnirostrum* was found roosting under pinnate style tents in the palm *Astrocaryum murumuru* (Timm 1987). One adult breeding male, two adult females, and two subadults (male and female) were found roosting together in a tight cluster in the same tent.



Figura 93. Tienda pinnada de *Uroderma magnirostrum* en *Astrocaryum murumuru* (Arecaceae), Perú.

Figure 93. Pinnate tent of *Uroderma magnirostrum* in *Astrocaryum murumuru* (Arecaceae), Peru.

The leaflets of the palm were severed along the distal two-thirds of the frond, except for those at the tip. The leaflets thus collapsed downward to form an elongate pinnate style tent (Fig. 93). Pinnate tents are built on large palm leaves which are very durable; for example, a tent in *A. murumuru* remained green and occupied for more than 14 weeks. The general appearance of this tent style is similar to that seen in pinnate tents used by *U. bilobatum*.

Vampyressa nymphaea

MURCIÉLAGO DE OREJAS AMARILLAS GRANDES

Esta es una especie frugívora muy poco conocida y es raro encontrarla. Habita desde el nivel del mar hasta por lo menos 1.500 m de altitud. Se conoce poco de su sistema social, alimentación y refugios. *Vampyressa nymphaea* aparentemente tiene un ciclo reproductivo bimodal, como la mayoría de los miembros de esta familia (Wilson 1979).

Existen tres registros de *V. nymphaea* en tiendas, todos de La Estación Biológica La Selva, en Costa Rica. López y Vaughan (2004) la reportaron perchando bajo *Anthurium*, pero no mencionan más detalles. Rodríguez-Herrera y Tschapka (2004) encontraron siete individuos perchando en una tienda tipo sombrilla en una joven *Cecropia insignis* (Fig. 95). Los murciélagos habían cortado las hojas lobuladas en la parte de abajo a una distancia aproximada de 3-5 mm del pecíolo, y colgaban principalmente de la vena central. Los lóbulos caen en ángulos de 20 a 80°. Anteriormente, Brooke (1987) registró esta especie en tiendas en *Pentagonia donnell-smithii* en La Selva. Sin embargo, nosotros hemos encontrado de manera abundante a *Artibeus watsoni* utilizando tiendas idénticas en esta misma especie de planta en La Selva, por lo cual creemos que la de Brooke puede haber sido una identificación errónea. De hecho, *V. nymphaea* es un murciélago extremadamente raro en la Estación Biológica La Selva.

BIG YELLOW-EARED BAT

This is a poorly known frugivorous species that is rarely encountered. It occurs from sea level to at least 1,500 m. Little is known of its social system, feeding habits, or roost sites. Apparently, *Vampyressa nymphaea* has a bimodal reproductive cycle, as do most members of this family (Wilson 1979).

There are three reports of *V. nymphaea* roosting under tents, all from La Selva Biological Station in Costa Rica. López and Vaughan (2004) reported it roosting under *Anthurium*, but provided no additional details. Rodríguez-Herrera and Tschapka (2004) found a group of seven individuals roosting under an umbrella tent in a young *Cecropia insignis* (Fig. 95). The bats had cut the



Figura 94. *Vampyressa nymphaea*, Costa Rica / Figure 94. *Vampyressa nymphaea*, Costa Rica

palmate leaves on the underside at approximately 3–5 mm from the petiole, and hung primarily from the main veins. The lobes folded downward at angles from of 20 to 80°. Previously, Brooke (1987) reported this species in tents in *Pentagonia donnell-smithii* at La Selva. However, we have repeatedly found the much more abundant *Artibeus watsoni* using identical tents in this plant species at La Selva, and thus suspect that Brooke's report might be a misidentification. Actually, *V. nymphaea* is an extremely rare bat at La Selva Biological Station.

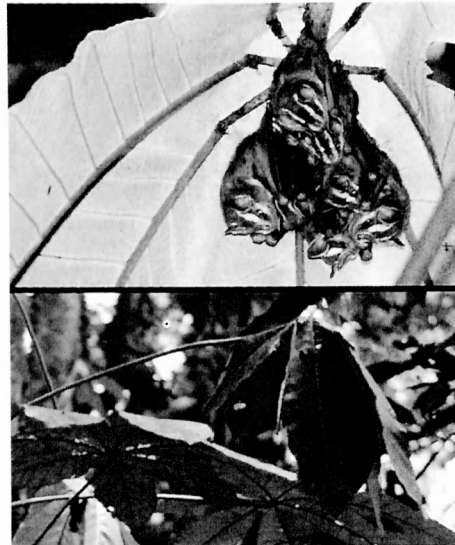


Figura 95. *Vampyressa nymphaea* en una tienda tipo sombrilla en *Cecropia insignis* (Cecropiaceae).

Figure 95. *Vampyressa nymphaea* in an umbrella tent in *Cecropia insignis* (Cecropiaceae).

Vampyressa pusilla

MURCIÉLAGO PEQUEÑO SUREÑO DE OREJAS AMARILLAS

Vampyressa pusilla es el nombre que se usaba para los murciélagos pequeños de orejas amarillas del sur de México hasta el sureste de Brasil. Sin embargo, recientemente se descubrió que en realidad eran dos especies. *V. pusilla* es el nombre correcto solo para las poblaciones que habitan en el sureste de Brasil, en Paraguay y el noreste de Argentina (Lim *et al.* 2003). El nombre correcto para las poblaciones de la parte central y norte de Suramérica y a través de Centroamérica es *V. thyone*. Se sabe muy poco sobre el sistema social, de alimentación y los refugios de *V. pusilla*, pero es una especie frugívora y se ha registrado perchando en tiendas en el sureste de Brasil. Sin embargo, la literatura es confusa ya que la mayoría de las publicaciones se refieren a *V. thyone*.

Zortéa y De Brito (2000) indican que en las tierras bajas del bosque atlántico de Brasil, *V. pusilla* construye tiendas tipo bote con un corte apical y a este tipo de arquitectura le llamaron bote-apical. Estos autores también encontraron individuos perchando en tiendas de *Heliconia sparthocircinata*,

© Marlon Zortéa

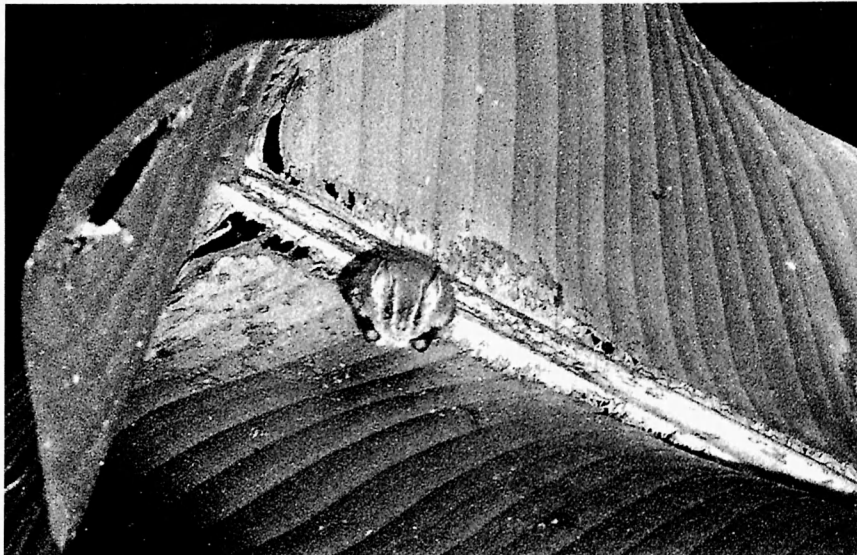


Figura 96. *Vampyressa pusilla* en una tienda en *Heliconia* (Heliconiaceae), Brasil.

Figure 96. *Vampyressa pusilla* in a tent in *Heliconia* (Heliconiaceae), Brazil.



Figura 97. Tienda tipo bote/apical en *Heliconia* (Heliconiaceae) usada por *Vampyressa pusilla*, Brasil.

Figure 97. Boat/apical tent in *Heliconia* (Heliconiaceae) used by *Vampyressa pusilla*, Brazil.

H. richardiana y *Simira* aff. *eliezeriana* (Rubiaceae), con varios cortes en las venaciones laterales a lo largo de ambos lados de la vena central; además, un corte distal sobre la vena principal hizo que la punta de la hoja cayera hacia abajo. Los murciélagos estaban perchando solos, en parejas y en una ocasión se observó un grupo de tres, incluyendo una hembra preñada y otra con un juvenil que aún no volaba.

SOUTHERN LITTLE YELLOW-EARED BAT

Vampyressa pusilla is the name that was used for the little yellow-eared bats from southern Mexico to southeastern Brazil. However, it has been recently discovered that two distinct species exist. *V. pusilla* is the correct name only for the populations occurring in SE Brazil, Paraguay, and northeastern Argentina (Lim *et al.* 2003). The correct name for the populations occurring in central and northern South America and throughout Central America is



© Marlon Zortéa

Figura 98. Tienda en *Simira* aff. *Eliezeriana* (Rubiaceae) usada por *Vampyressa pusilla*, Brasil.
Figure 98. Tent in *Simira* aff. *Eliezeriana* (Rubiaceae) used by *Vampyressa pusilla*, Brazil.

V. thyone. Little is known of the social system, feeding habits, or roost sites of *V. pusilla*, but it is a frugivorous bat that has been found to roost in tents in southeastern Brazil. However, the published literature is confusing since most publications actually refer to *V. thyone*.

Zortéa and De Brito (2000) found that *V. pusilla* creates boat tents with an apical cut in Brazilian lowland Atlantic rainforest, an architectural style they called boat/apical. These authors also found individuals roosting in tents of *Heliconia spathocircinatha*, *H. richardiana*, and *Simira* aff. *eliezeriana* (Rubiaceae), built by severing the lateral veins and interconnecting tissues along both sides of the midrib. Additionally, a distal cut on the midvein caused the terminal end to collapse downward. Bats were roosting singly, in pairs, and a group of three individuals was seen on one occasion, composed of a pregnant female and a female with a nonvolant young.

Vampyressa thyone

MURCIÉLAGO PEQUEÑO NORTEÑO DE OREJAS AMARILLAS

Este pequeño murciélago se conoce desde Oaxaca, Veracruz (México) y Centroamérica hasta Bolivia, Perú, Venezuela y las Guayanas (Simmons 2005). *Vampyressa thyone* se alimenta de al menos cuatro especies de *Ficus* y *Acnistus* (Bonaccorso 1979; Dinerstein 1983). Percha solitario o en grupos de hasta cinco individuos. En Costa Rica se han registrado hembras preñadas entre febrero y abril y de nuevo entre junio y agosto (LaVal & Rodríguez-H. 2002). La revisión de su historia natural la hicieron Lewis y Wilson (1987), quienes utilizaron el nombre de *V. pusilla*, tal y como se le conocía en la literatura en ese momento.

© M. Tschapka



Figura 99. *Vampyressa thyone*, Costa Rica / Figure 99. *Vampyressa thyone*, Costa Rica

La primera observación de *V. thyone* perchando en tiendas fue hecha por Timm (1984), quien encontró un individuo macho adulto en una hoja cortada de *Philodendron* en las tierras bajas del Caribe de Costa Rica. La tienda era de estilo apical, con cortes en las venas cerca de la base, lo cual hizo que la hoja cayera hacia abajo en forma de pirámide. Kunz *et al.* (1994) registraron otras dos especies de aráceas utilizadas como tienda: *Philodendron macrophylla* y *Rhodospatha wendlandii*. Rodríguez-H. *et al.* (2001) encontraron un grupo de tres individuos perchando en una tienda en *Pentagonia donnell-smithii* (Rubiaceae), en la vertiente del Caribe de Costa Rica. Sin embargo, por su pequeño tamaño, delicados dientes y el gran tamaño y dureza de estas hojas, estos autores consideran que esta tienda fue construida por otra especie de murciélago.

NORTHERN LITTLE YELLOW-EARED BAT

This small bat is known from Oaxaca, Veracruz (Mexico) and Central America to Bolivia, Peru, Venezuela and the Guyanas (Simmons 2005). *Vampyressa thyone* is known to eat at least four species of *Ficus* and *Acnistus*

© B. Rodríguez-Herrera



Figura 100. *Vampyressa thyone* en una tienda apical en *Philodendron* (Araceae), Costa Rica.
Figure 100. *Vampyressa thyone* in an apical tent in *Philodendron* (Araceae), Costa Rica.



Figura 101. *Vampyressa thyone* en una tienda en *Pentagonia donnell-smithii* (Rubiaceae), Costa Rica.

Figure 101. *Vampyressa thyone* in a tent in *Pentagonia donnell-smithii* (Rubiaceae), Costa Rica.

(Bonaccorso 1979; Dinerstein 1983). It roosts singly or in groups of up to five individuals. In Costa Rica, pregnant females have been recorded between February and April, and again between June and August (LaVal & Rodríguez-H. 2002). A review of its biology was provided by Lewis and Wilson (1987), who used the name *V. pusilla* as was consistent with the literature of that time.

The first observation of *V. thyone* roosting under a tent was made by Timm (1984), who found a single adult male roosting under the cut *Philodendron* leaf in the Caribbean lowlands of Costa Rica. The tent was of apical style, with cuts on the veins near the base, which caused the entire margin of the leaf to collapse downward and around forming a pyramid-shaped tent. Kunz *et al.* (1994) reported two other species of aroids used for tents: *Philodendron macrophylla* and *Rhodospatha wendlandii*. Rodríguez-H. *et al.* (2001) found a group of three individuals roosting in a tent in *Pentagonia donnell-smithii* (Rubiaceae), on the Caribbean slopes of Costa Rica. However, because of the small size of this bat, its delicate teeth, and the large size and thickness of these leaves, these authors consider that these tents were probably constructed by another species of bat.

Mapas de distribución de las especies

Modificados de Patterson *et al.* 2003

Distribution maps of the species

Modified from Patterson *et al.* 2003



Artibeus anderseni



Artibeus cinereus



Artibeus glaucus



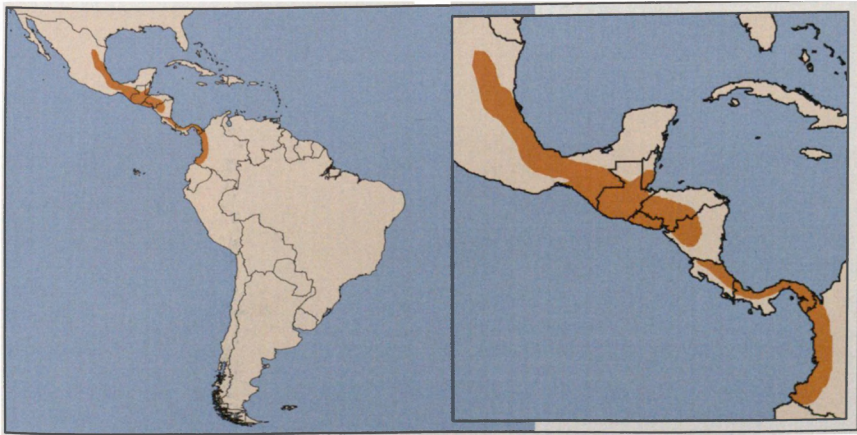
Artibeus gnomus



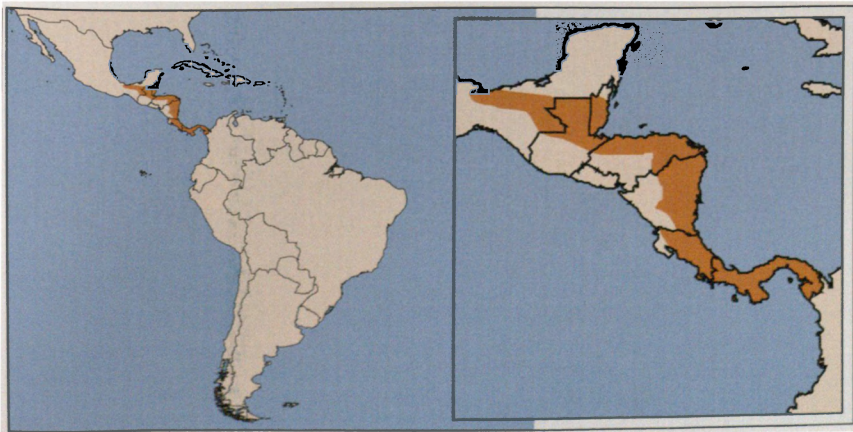
Artibeus jamaicensis



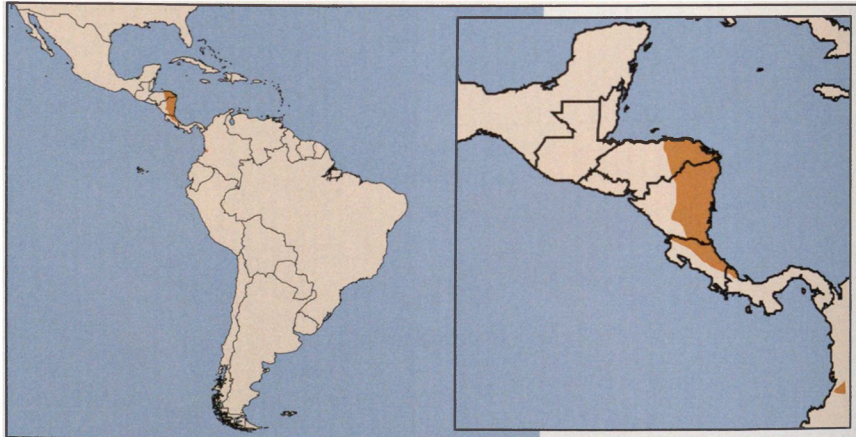
Artibeus phaeotis



Artibeus toltecus



Artibeus watsoni



Ectophylla alba



Rhinophylla pumilio



Platyrhinus helleri



Uroderma bilobatum



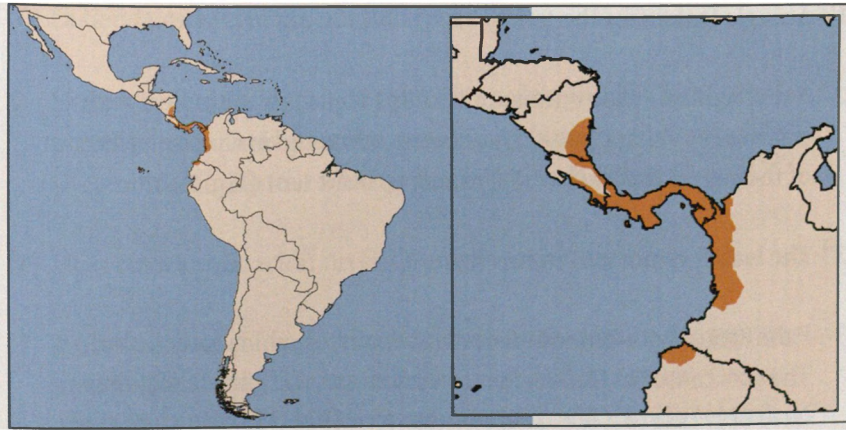
Uroderma magnirostrum



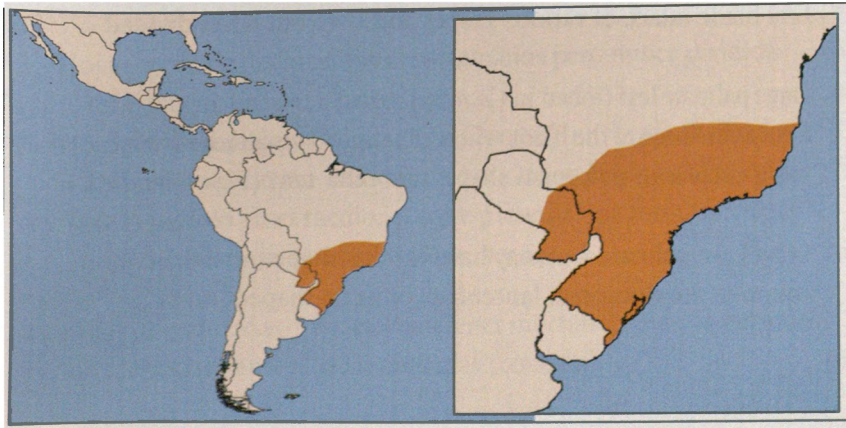
Mesophylla macconnelli



Vampyressa thylene



Vampyressa nymphaea



Vampyressa pusilla

Field key for the identification of tent architecture

- 1- The tent is formed from several leaves; **conical tent (Fig. 1)**
- 1'- A single leaf forms the tent (2)
- 2- A divided leaf blade ending in two tips (bifid) or entire leaf with cuts in a J or V shape pattern; present in palms and in Cyclanthaceae of the genera *Asplundia* and *Cyclanthus*; **bifid tent (Fig. 2)**.
- 2'- The leaf does not end in two tips (3)
- 3- Palm frond with numerous leaflets, many of which may be cut. The cuts cause the leaflets to fold downward and each leaflet may have only one or a few cuts; **pinnate tent (Fig. 3)**.
- 3'- Leaf blade intact, of various shapes and sizes but never divided (4)
- 4- Large palmate leaf (lobed in *Cecropia*), circular or semicircular, with a cut at the base of the blade where the midvein is attached; the cut has a circular or polygonal shape; **umbrella tent (Figs. 4 and 5)**
- 4'- Leaves not palmate, but may have various shapes; the most common are elongated, lanceolate, or heart-shaped leaves (5)

Clave de campo para la identificación de la arquitectura de la tienda

- 1- La tienda está formada por varias hojas; **tienda cónica (Fig. 1)**
- 1'- La tienda está formada por una única hoja (2)
- 2- Hoja entera o dividida que termina en dos puntas (bifurcada); presente en palmas y en los géneros *Asplundia* y *Cyclanthus* de Cyclanthaceae; cortes en forma de J o V; **tienda bífida (Fig. 2).**
- 2'- Hoja cuya terminación no es bifurcada (3)
- 3- Hoja de palma, pinnada (dividida) pero no termina en dos puntas grandes (bifurcada). Los cortes hacen que las pinnas cuelguen hacia abajo, cada pinna puede tener uno o varios cortes; **tienda pinnada (Fig. 3).**
- 3'- Hoja entera, de distintas formas y tamaños pero nunca dividida . . . (4)
- 4- Hoja grande palmada (lobulada en *Cecropia*), en forma de círculo o semicírculo, con un corte en la base de la lámina foliar que tiene el pecíolo en el medio; el corte presenta una forma circular o poligonal; **tienda sombrilla (Figs. 4 y 5)**
- 4'- Hojas no palmadas, pero pueden tener muchas formas; la mayoría son alargadas, lanceolada o cordadas (corazón) (5)

- 5- Cuts at the base and/or tip of leaf, causing the tip to collapse downward either due to the cuts or naturally. Generally small leaves are used and may be of various shapes. With the exception of some heliconias, most apical tents are on epiphytic aroids; **apical tent (Figs. 6 and 7)**

- 5'- Elongated leaf, primarily *Musa* and *Heliconia*, with long cuts parallel or almost parallel to the midvein, or following a V-shape pattern(6)

- 6- Elongated leaf, with long cuts found along the central venation in the shape of a J or V, but not nearing the tip of the leaf; **paradox tent (Fig. 8)**

- 6'- Elongated leaf, with cuts made parallel or almost parallel to the midrib, some tents may have a small J- or V-shaped cut near the base of the leaf.(7)

- 7- Elongated leaf, with cuts parallel to the midrib and a cut at the tip that causes the tip to collapse downwards; **boat/apical tent (Fig. 9)**

- 7'- Elongated leaf, of banana and *Heliconia*-type leaves, with no cuts on the midvein and the tip does not collapse downwards; **boat tent (Fig. 10)**

- 5- Hojas con forma variada, la mayoría pequeñas, con cortes en la base y/o la punta, la cual cae por los cortes o de forma natural. Con excepción principalmente de algunas heliconias, la mayoría de estas tiendas se hace en aráceas epífitas; **tienda apical (Figs. 6 y 7)**
- 5'- Hoja alargada, principalmente de *Musa* y *Heliconia*, con cortes largos paralelos o casi paralelos a la vena central o en forma de V . . (6)
- 6- Hoja alargada, siempre con cortes largos en la vena central en forma de J o V, pero no cerca de la punta de la hoja; **tienda paradoja (Fig. 8)**
- 6'- Hoja alargada, con cortes paralelos o casi paralelos a lo largo de la vena central; algunas tiendas con un pequeño corte en forma de J o V cerca de la base (7)
- 7- Hoja alargada, con cortes paralelos a la vena central y un corte en la punta que hace que ésta caiga; **tienda bote/apical (Fig. 9)**
- 7'- Hoja alargada, de banano o *Heliconia* o similar a éstas, sin cortes en la vena central, de tal forma que la punta no cae; **tienda bote (Fig. 10)**

TIENDA CÓNICA

Este es el único estilo de arquitectura que requiere el corte de varias hojas para hacer una sola tienda. Mediante observaciones de campo se ha determinado que estas tiendas permanecen en buen estado por mucho tiempo. En Mesoamérica y Suramérica, son utilizadas por las especies *U. bilobatum* y *P. helleri*; en el sureste de Brasil, sólo *U. bilobatum* se ha encontrado en una tienda cónica.

CONICAL TENT

This is the only architecture style that requires cutting several leaves to make a single tent. Conical tents remain in good shape for a long time. In Central and South America, conical tents are occupied by *U. bilobatum* and *P. helleri*. In southeastern Brazil, only *U. bilobatum* has been found in a conical tent.

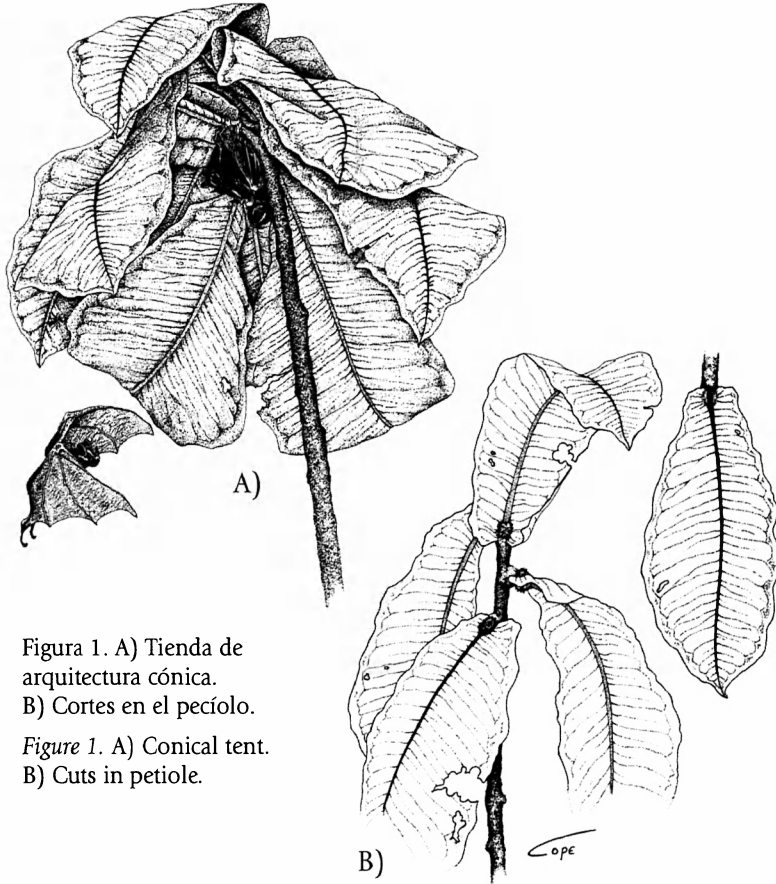


Figura 1. A) Tienda de arquitectura cónica.

B) Cortes en el peciolo.

Figure 1. A) Conical tent.

B) Cuts in petiole.

TIENDA BÍFIDA

En este tipo de tienda, los cortes hacen que los ápices (puntas) de las hojas se unan, con lo cual se forma una cavidad que sirve de dormitorio. Estas tiendas son comunes en el sotobosque. En Mesoamérica, son utilizadas por las especies *A. watsoni*, *U. bilobatum* y *M. macconnelli*; en Suramérica, *A. cinereus*, *U. bilobatum*, *U. magnirostrum*, *M. macconnelli* y *R. pumilio*.

BIFID TENT

The cuts made on the leaf cause the leaf tips to fold down and may overlap, forming a cavity underneath which is used as roosting site. Bifid tents are often common in the understory. In Central America, the species reported using bifid tents include *A. watsoni*, *U. bilobatum*, and *M. macconnelli*; in South America, *A. cinereus*, *U. bilobatum*, *U. magnirostrum*, *M. macconnelli*, and *R. pumilio* have been observed in bifid tents.

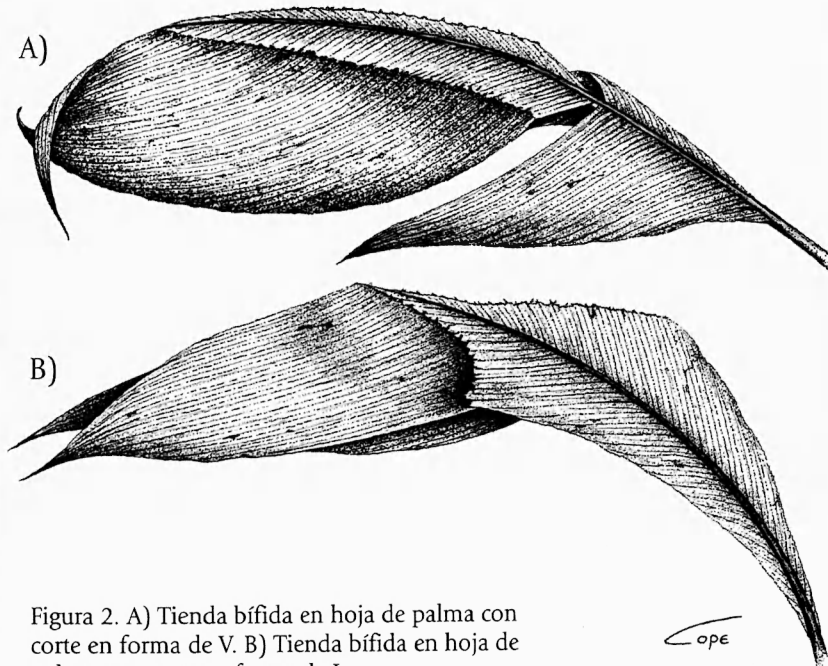


Figura 2. A) Tienda bífida en hoja de palma con corte en forma de V. B) Tienda bífida en hoja de palma con corte en forma de J.

Figure 2. A) Bifid tent in a palm leaf with a V-shaped cut. B) Bifid tent in a palm leaf with a J-shaped cut.

TIENDA PINNADA

Las tiendas de arquitectura pinnada se encuentran básicamente en hojas de palmas grandes. En Mesoamérica y Suramérica, son utilizadas por las especies *U. bilobatum*, *U. magnirostrum* y *A. jamaicensis*.

PINNATE TENT

The pinnate architectural style is found in large palm leaves. In Central and South America, *U. bilobatum*, *U. magnirostrum*, and *A. jamaicensis* have been found roosting under pinnate tents.

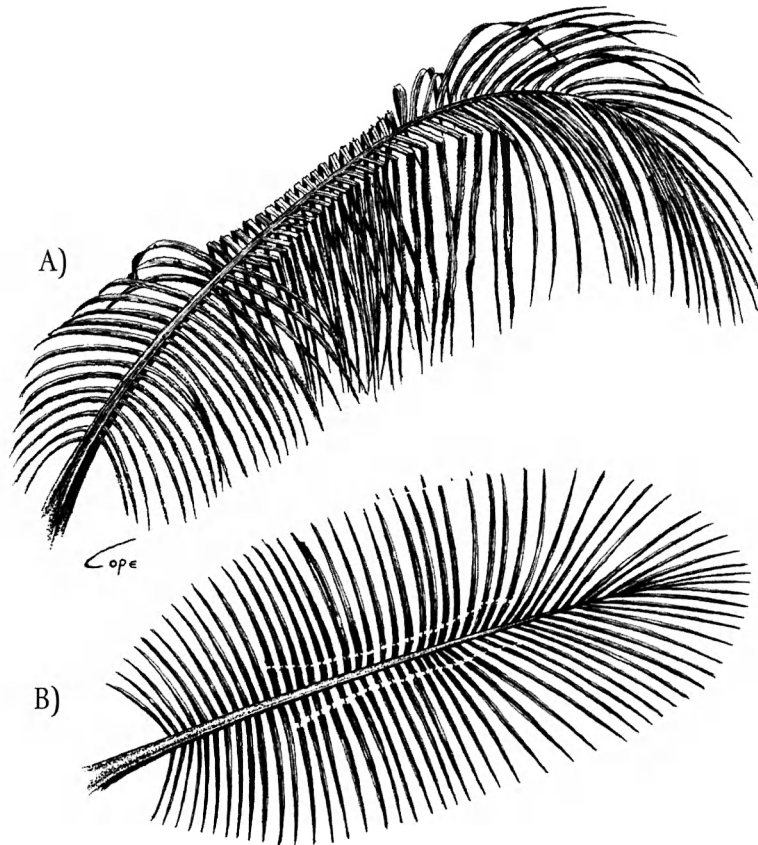


Figure 3. A) Se aprecia la hoja con la forma final de una tienda de arquitectura pinnada. B) Nótese los cortes a los lados de la vena central; algunas veces tienen forma de V, uniéndose en la vena central.

Figure 3. A) The leaf appears fully shaped as a pinnate tent. B) Note the cuts at the sides of the midrib; these cuts are V-shaped occasionally coming together at the midrib.

TIENDA SOMBRILLA

En Mesoamérica, las tiendas sombrilla son utilizadas por las especies *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *U. bilobatum* y *V. nymphaea*; en Suramérica, por *A. jamaicensis*, *U. bilobatum* y *V. nymphaea* en algunas partes de Colombia y Ecuador.

UMBRELLA TENT

In Central America, umbrella tents are used by *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *U. bilobatum*, and *V. nymphaea*; in South America, the species reported using umbrella tents include *A. jamaicensis* and *U. bilobatum* and *V. nymphaea* in certain parts of Colombia and Ecuador.

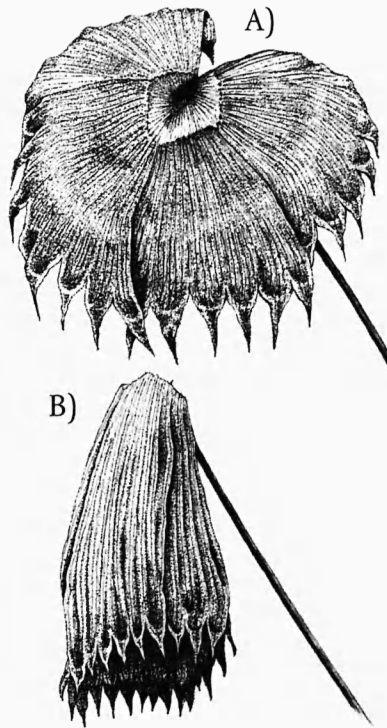


Figura 4. A) Hoja de *Carludovica* mostrando los cortes en la base. B) Tienda de arquitectura sombrilla en *Carludovica* con la apariencia final de la tienda.

Figure 4. A) *Carludovica* leaf with cuts at the base. B) Umbrella tent.

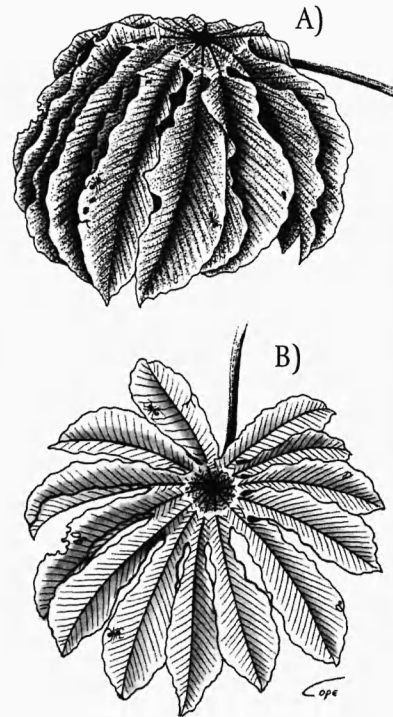


Figura 5. A) Tienda tipo sombrilla en *Cecropia*. B) Nótese los cortes en el medio de la hoja.

Figure 5. A) Umbrella tent in *Cecropia*. B) Note the cuts in the center of the leaf.

TIENDA APICAL

En Mesoamérica, las tiendas apicales son utilizadas por las especies *A. jamaicensis*, *A. phaeotis*, *A. tolteca*, *A. watsoni*, *M. macconelli*, *U. bilobatum* y *V. thyone*; en Suramérica, por *A. anderseni*, *A. cinereus*, *A. gnomus*, *A. glaucus*, *A. jamaicensis*, *A. phaeotis* (al norte), *A. toltecus* (en parte de Colombia), *M. macconelli*, *R. pumilio* y *U. bilobatum*.

APICAL TENT

In Central America, apical tents are used by A. jamaicensis, A. phaeotis, A. toltecus, A. watsoni, E. alba, M. macconnelli, U. bilobatum, and V. thyone; in South America, A. anderseni, A. cinereus, A. glaucus, A. gnomus, A. jamaicensis, A. phaeotis (north), A. toltecus (part of Colombia), M. macconnelli, R. pumilio, and U. bilobatum have been reported to use apical tents.

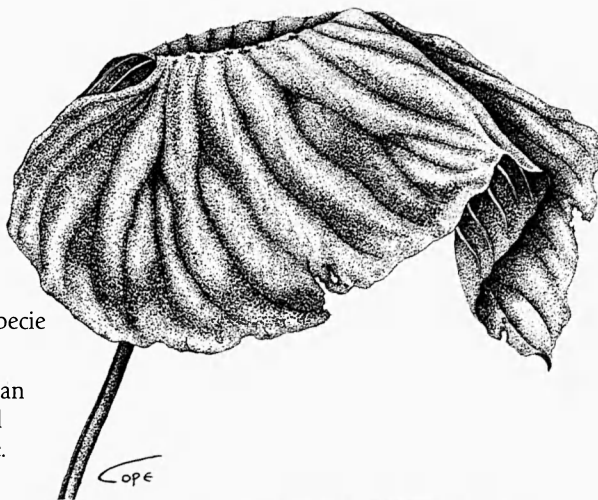


Figura 6. Tienda apical en una especie de Araceae.

Figure 6. Tent in an aroid with apical style architecture.

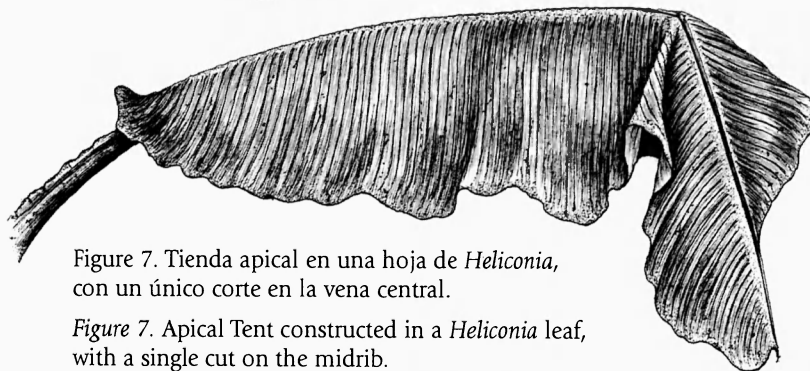


Figure 7. Tienda apical en una hoja de *Heliconia*, con un único corte en la vena central.

*Figure 7. Apical Tent constructed in a *Heliconia* leaf, with a single cut on the midrib.*

TIENDA PARADOJA

En Mesoamérica, estas tiendas son utilizadas por las especies *M. macconnelli* y *U. bilobatum*; en Suramérica, por *A. cinereus*, *M. macconnelli*, *R. pumilio* y *U. bilobatum*.

PARADOX TENT

In Central America, paradox tents are used by M. macconnelli and U. bilobatum; in South America, A. cinereus, M. macconnelli, R. pumilio, and U. bilobatum have been reported using paradox tents.

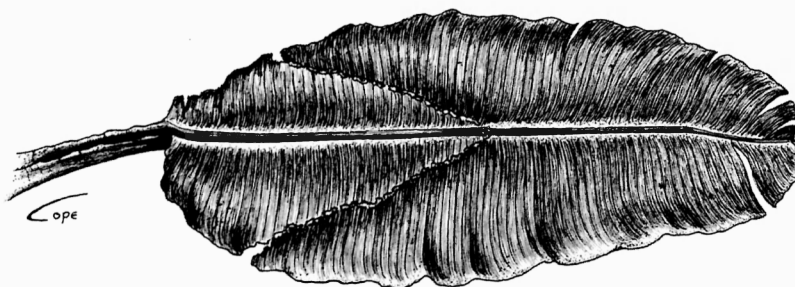


Figura 8. Hoja de Musa que muestra el corte para formar una tienda de arquitectura paradoja.

Figure 8. Musa leaf showing the cuts required to build a paradox tent.

TIENDA BOTE/APICAL

En Mesoamérica, estas tiendas son utilizadas por las especies *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *V. nymphaea* y *V. thyone*; en Suramérica, por *A. jamaicensis* y *V. nymphaea* (en partes de Colombia y Ecuador), *V. thyone* y *V. pusilla* (Brasil).

BOAT/APICAL TENT

In Central America, boat/apical tents are used by *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *V. nymphaea*, and *V. thyone*; in South America, they are used by *A. jamaicensis* and *V. nymphaea* (parts of Colombia and Ecuador) and *V. pusilla* and *V. thyone* (Brazil).

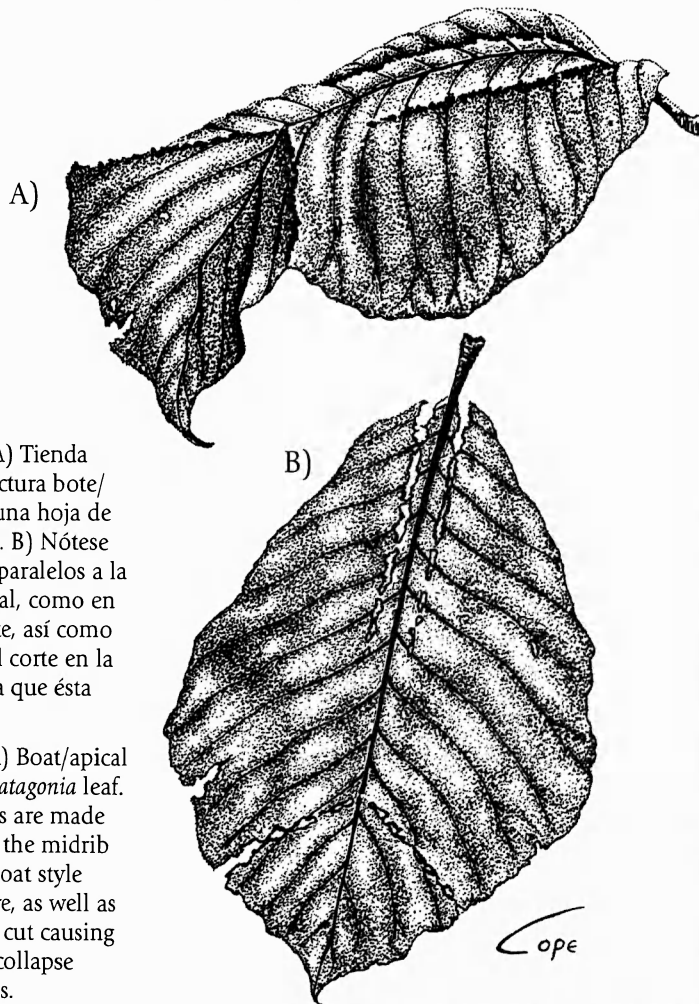


Figura 9. A) Tienda de arquitectura bote/apical en una hoja de *Pentagonia*. B) Nótese los cortes paralelos a la vena central, como en el tipo bote, así como también el corte en la punta para que ésta caiga.

Figure 9. A) Boat/apical tent in a *Patagonia* leaf. B) The cuts are made parallel to the midrib as in the boat style architecture, as well as a terminal cut causing the tip to collapse downwards.

TIENDA TIPO BOTE

En Mesoamérica, estas tiendas son utilizadas por las especies *A. phaeotis*, *A. watsoni*, *E. alba* y *U. bilobatum*; en Suramérica, por *A. anderseni*, *A. cinereus*, *A. phaeotis* (norte), *R. pumilio* y *U. bilobatum*.

BOAT TENT

In Central America, boat style tent are used by *A. phaeotis*, *A. watsoni*, and *E. alba*; in South America they are used by *A. anderseni*, *A. cinereus*, *A. phaeotis* (north), *R. pumilio*, and *U. bilobatum*.

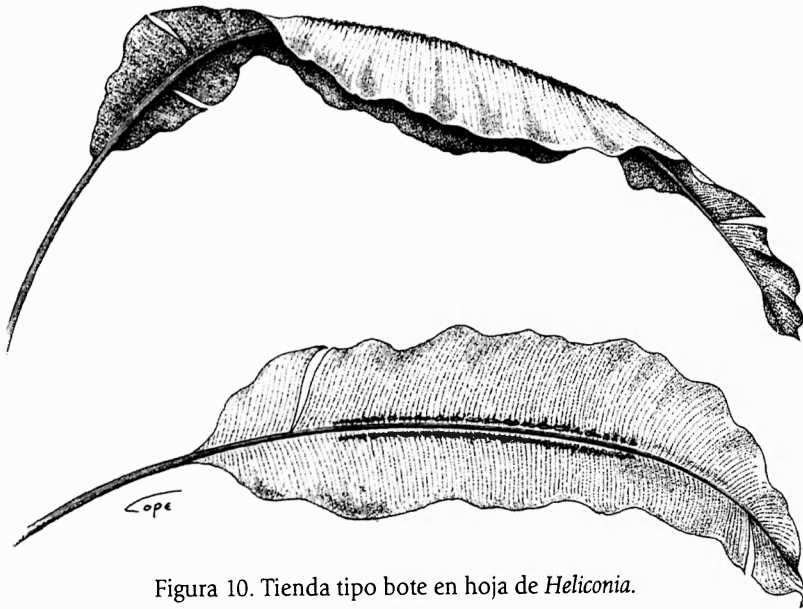


Figura 10. Tienda tipo bote en hoja de *Heliconia*.

Figure 10. Boat tent in *Heliconia* leaf.

Apéndice / Appendix

Lista de plantas usadas como tiendas, arquitecturas
y especies de murciélagos que las utilizan

List of plants used as tents, architectures and species of bats who use them

Familia y especie de planta Family and plant species	A.a	A.c	A.g	A.gn	A.j	A.p	A.t	A.w	E.a	M.m	P.h	R.p	U.b	U.m	V.n	V.p	V.t
ACHARIACEAE																	
<i>Carpotroche platypetera</i>													1				
ARACEAE																	
<i>Anthurium caperatum</i>							4										
<i>Anthurium jenmanii</i>		6								6							
<i>Anthurium ravenii</i>								4									
<i>Anthurium</i> sp.															4		
<i>Homalomena</i> sp.								4									
<i>Monstera standleyana</i> (= <i>lechleriana</i>)				4													
<i>Monstera adansonii</i>								4									
<i>Philodendron auriculatum</i>								4									
<i>Philodendron fragrantissimum</i>		4			4					4			4				

<i>Philodendron grandipes</i>							4												
<i>Philodendron macrophylla</i>																			4
<i>Philodendron mediacostatum</i>						4													
<i>Philodendron melinonii</i>				4									4						
<i>Philodendron ornatum</i>		4		4									4						
<i>Philodendron popenoei</i>													4						
<i>Philodendron pterotum</i>													4						
<i>Philodendron sagittifolium</i>													4						
<i>Philodendron simsii</i>		4																	
<i>Philodendron</i> sp.				4															4
<i>Rhodospatha latifolia</i>																			4
<i>Rhodospatha wendlandii</i>													4						4
<i>Spathiphyllum wendlandii</i>													4						
<i>Xanthosoma undipes</i>		4																	
<i>Xanthosoma</i> sp.		4		4															

Abreviaturas

A.a= *Artibeus anderseni*; A.c= *A. cinereus*; A.g= *A. glaucus*; A.gn= *A. gnomus*; A.j= *A. jamaicensis*; A.p= *Artibeus phaeotis*; A.t= *A. toltecus*; A.w= *A. watsoni*; E.a= *Ectophylla alba*; M.m= *Mesophylla macconnelli*; P.h= *Platyrrhinus helleri*; R.p= *Rhinophylla pumilio*; U.b= *Uroderma bilobatum*; U.m= *U. magnirostrum*; V.n= *Vampyressa nymphaea*; V.p= *V. pusilla*; V.t= *V. thylene*

1= Cónica / Conical; 2= Sombrilla / Umbrella; 3= Pinnada / Pinnate; 4= Apical / Apical; 5= Bífida / Bifid; 6= Paradoja / Paradox; 7= Bote / Boat; 8= Bote-Apical / Boat-Apical

Familia y especie de planta Family and plant species	A.a	A.c	A.g	A.gn	A.j	A.p	A.t	A.w	E.a	M.m	P.h	R.p	U.b	U.m	V.n	V.p	V.t
ARECACEA																	
<i>Asterogyne martiana</i>								5									
<i>Astrocaryum alatum</i>								5									
<i>Astrocaryum macrocalyx</i>									5								
<i>Astrocaryum murumuru</i>														3			
<i>Astrocaryum sciophilum</i>		5							5		5						
<i>Astrocaryum confertum</i> (= <i>standleyanum</i>)								5									
<i>Attalea ataleoides</i>												5					
<i>Attalea rostrata</i> (= <i>Scheelea butyracea</i>)					3								3				
<i>Bactris hondurensis</i> (= <i>wendlandiana</i>)								5									
<i>Cocos nucifera</i>		5						5					3, 5				
<i>Coccothrinax barbadensis</i>					2								2				
<i>Cryosophila grayumii</i>								2									
<i>Cryosophila guagara</i>								2									
<i>Geonoma congesta</i>								5									
<i>Geonoma cuneata</i>								5									
<i>Geonoma oxycarpa</i>								5									
<i>Geonoma</i> sp.								5		5							
<i>Livistona chinensis</i>													2				

Familia y especie de planta Family and plant species	A.a	A.c	A.g	A.gn	A.j	A.p	A.t	A.w	E.a	M.m	P.h	R.p	U.b	U.m	V.n	V.p	V.t
<i>Heliconia sarapiquensis</i>									7								
<i>Heliconia sparthocircinata</i>																8	
<i>Heliconia tortuosa</i>									7								
<i>Heliconia</i> sp.	7	7						7	7			7					
MARANTACEAE																	
<i>Calathea crotalifera</i> (= <i>insignis</i>)								4									
<i>Calathea inocephala</i>								4									
<i>Calathea lutea</i>																	
<i>Calathea</i> sp.									7								
<i>Ischnosiphon inflatus</i>									7								
MELASTOMACEAE																	
<i>Miconia ampla</i>								4									
MORACEAE																	
<i>Artocarpus altilis</i> (= <i>communis</i>)								4									
MUSACEAE																	
<i>Musa</i> × <i>paradisiaca</i>						7		7									
<i>Musa acuminata</i>													6				
<i>Musa</i> sp.		?										7	6				
MYRSINACEAE																	
<i>Ardisia brenesii</i>													1				

Referencias / References

- Arita, H.T.; Ortega, J. 1998. The Middle American bat fauna: Conservation in the Neotropical-Nearctic border. Pp. 295-308. *In*: Kunz, T.H.; Racey, P.A. (eds.). Bat biology and conservation Washington, D.C., Smithsonian Institution Press.
- Avila-Flores, R.; Medellín, R.A. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. *Journal of Mammalogy* 85: 675-687.
- Balasingh, J.; Koilraj, J.; Kunz, T.H. 1995. Tent construction by the frugivorous bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology* 100: 210-229.
- Barbour, T. 1932. A peculiar roosting habit of bats. *Quarterly Review of Biology* 7: 307-312.
- Bergoing, J.P. 1998. Geomorfología de Costa Rica. San José, Instituto Geográfico Nacional, 409 p.
- Bloedel, P. 1955. Observations on life histories of Panama bats. *Journal of Mammalogy* 36: 232-235.
- Boinski, S.; Timm, R.M. 1985. Predation by squirrel monkeys and double-toothed kites on tent-making bats. *American Journal of Primatology* 9: 121-127.
- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin Florida State Museum, Biological Science* 24: 359-408.

- Brooke, A.P. 1987a. Tent construction and social organization in *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 3: 171-175.
- Brooke, A.P. 1987b. Natural history of the Honduran white bat *Ectophylla alba*, in Costa Rica. Unpublished M.A. Thesis, Boston University, 90 p.
- Brooke, A.P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal Zoology (London)* 221: 11-19.
- Buchanan, F.M. 1969. Bats of the Arima Valley, Trinidad, W.I. Trinidad and Tobago, Asa Wright Nature Centre, 53 p.
- Campbell, P.; Reid, N. M.; Zubaid, A.; Adnan, A. M.; Kunz, T. H. 2006. Comparative roosting ecology of *Cynopterus* (Chiroptera: Pteropodidae) fruit bats in peninsular Malaysia. *Biotropica*, 38(6): 725-734.
- Chapman, F.M. 1932. A home-making bat. *Natural History* 32: 555-556.
- Charles-Dominique, P. 1993. Tent-use by the bat *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae: Carollinae) in French Guiana. *Biotropica* 25: 111-116.
- Chaverri, G.; Kunz, T.H. 2006a. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica* 38: 77-84.
- Chaverri, G.; Kunz, T.H. 2006b. Reproductive biology and postnatal development in the tent-making bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 270: 650-656.
- Choe, J.C.; Timm, R.M. 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Aracea) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 241-247.
- Choe, J.C. 1994. Ingenious design of tent roots by Peter's tent-making bat, *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Natural History* 28: 731-737.

- Cholewa, E.; Vonhof, M.J.; Bouchard, S.; Peterson, C.A.; Fenton, B. 2001. The pathways of water movement in leaves modified into tents by bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 179-191.
- Cuervo-Diaz, A., Hernández C., J.; Cadena G., A. 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia: Anotaciones sobre su distribución. *Caldasia* xv: 71-75.
- Davis, W.B. 1944. Notes on Mexican mammals. *Journal of Mammalogy* 25: 370-403.
- Dechmann D.N.; Kalko, E.K.V.; Kerth, G. 2004. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roost in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1037-1050.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18: 307-318.
- Emmons, L.H. 1990. Neotropical rainforest mammals: A field guide. Chicago, University of Chicago Press, 281 p.
- Fenton, M.B.; Bernard, E.; Bouchard, S.; Hollis, L.; Johnston, D.S.; Lausen, C.L.; Ratcliffe, J.M.; Riskin, D.K.; Taylor, J.R.; Zigouris, J. 2001. The bat fauna of Lamanai, Belize: Roots and trophic roles. *Journal of Tropical Ecology* 17: 511-524.
- Ferrell, C.S.; Wilson, D.E. 1991. *Platyrrhinus helleri*. *Mammalian Species* 373: 1-5.
- Foster, M.S.; Timm, R.M. 1976. Tent-making by *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomatidae), with comments on plants used by bats for tents. *Biotropica* 8: 265-269.
- Foster, M.S. 1992. Tent roosts of Macconnelli's bat (*Vampyressa macconnelli*). *Biotropica* 24: 447-454.

- Gardner, A.L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350. *In*: Baker, R.J.; Jones, J.K., Jr.; Carter, D.C. (eds.). Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II. Special Publications, Museum Texas Tech University 13: 1-364.
- Goodwin, G.G.; Greenhall, A.M. 1961. A review of bats of Trinidad and Tobago: Descriptions, rabies infection, and ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122: 187-302.
- Handley, C.O., Jr. 1987. New species of mammals from northern South America: Fruit-eating bats genus *Artibeus*, Leach. Pp. 163-172. *In*: Patterson, B.D.; Timm, R.M. (eds.). Studies in Neotropical mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz. *Fieldiana: Zoology (New Series)* 39: frontispiece, viii + 1-506.
- Hutson, A.; Mickleburgh, S.; Racey, P. 2001. Global Status Survey and Conservation Action Plan. Microchiropteran Bats. IUCN/SSC. Chiroptera Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, U.K.
- Ingles, L.G. 1953. Observations on Barro Colorado Island mammals. *Journal of Mammalogy* 34: 266-268.
- Koepcke, J. 1984. "Blattzelte" als Schlafplätze der Fledermaus *Ectophylla macconnelli* (Thomas, 1901) (Phyllostomidae) im tropischen Regenwald von Peru. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65: 1121-1123.
- Koopman, K.F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates* 2651: 1-33.
- Kunz, T.H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-55. *In*: Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of bats*. New York, Plenum Press.
- Kunz, T.H.; Peña, I.M. 1992. *Mesophylla macconnelli*. *Mammalian Species* 405: 1-5.
- Kunz, T.H.; Fujita, M.S.; Brooke, A.P.; McCracken, G.F. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and Palearctic bats. *Journal of Mammalian Evolution* 2: 57-78.

- Kunz, T.H.; McCracken, G.F. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology* 12: 121-137.
- Kunz, T.H.; Lumsden, L.F. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89. *In*: Kunz, T.H.; Fenton, M.B. (eds.). *Bat ecology*. Chicago, The University of Chicago Press.
- Lausen, C.L.; Barclay, R.M.R. 2002. Roosting behavior and roost selection of female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) roosting in rock crevices in southeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1069-1076.
- LaVal, R.K.; Rodríguez-H., B. 2002. Murciélagos de Costa Rica / *Costa Rica Bats*. Santo Domingo de Heredia, C.R., Editorial INBio, 320 p.
- Lewis, S.E. 1992. Behavior of Peter's tent-making bat, *Uroderma bilobatum*, at maternity roots in Costa Rica. *Journal of Mammalogy* 73: 541-546.
- Lim, B.K. 1998. Relative abundance of small tent-roosting bats (*Artibeus phaeotis* and *Uroderma bilobatum*) and foliage tents (*Carludovica palmata*) in Panama. *Bat Research News* 39: 1-3.
- Lim, B.K.; Pedro, W.A.; Passos, F.C. 2003. Differentiation and species status of the Neotropical yellow-eared bats *Vampyressa pusilla* and *V. thuyone* (Phyllostomidae) with a molecular phylogeny and review of the genus. *Acta Chiropterologica* 5: 15-29.
- López, J.E.; Vaughan, C. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica* 6: 111-119.
- McCracken, G.F.; Wilkinson, G.S. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362. *In*: Crichton, E.G.; Krutzsch, P.H. (eds.). *The reproductive biology of bats*. New York, Academic Press.
- Medellín, R.A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology* 8: 788-799.

- Medellín, R.A.; Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats in Chiapas, México. *Biotropica* 31: 432-441.
- Medellín, R.A.; Equihua, M.; Amín, M. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforest. *Conservation Biology* 14: 1666-1675.
- Mendoza, E.; Dirzo, R. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621-1641.
- Ortega, J.; Arita, H.T. 2000. Defense of females by dominant males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology* 106: 395-407.
- Ortega, J.; Castro-Arellano, I. 2001. *Artibeus jamaicensis*. *Mammalian Species* 662: 1-9.
- Patterson, B.D.; Ceballos, G.; Sechrest, W.; Tognelli, M.F.; Brooks, T.; Luna, L.; Ortega, P.; Salazar, I.; Young, B.E. 2003. Digital distribution maps of the mammals of the Western Hemisphere, version 1.0. NatureServe, Arlington, Virginia.
- Phillips, W.W. 1924. A guide to the mammals of Ceylon. *Ceylon Journal of Science* 13: 1-63.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. Pp. 205-217. *In*: Synge, H. (ed.). *The biological aspects of rare plant conservation*. New York, John Wiley & Sons.
- Reid, F.A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America & southeast México*. New York, Oxford University Press, 334 p.
- Rodríguez-H, B.; Rodríguez-Brenes, S.; Sagot, M. 2001. Tent use in *Pentagonia donnell-smithii* (Rubiaceae) by *Vampyressa pusilla* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Bat Research News* 42: 49.

- Rodríguez-Herrera, B.; Tschapka, M. 2005. Tent construction of *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in *Cecropia insignis* (Moraceae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica* 7: 171-174.
- Rodríguez-Herrera, B.; Medellín, R.A.; Gamba-Ríos, M. 2006. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica* 8: 557-560.
- Sánchez-Azofeifa, G.A.; Harris, R.C.; Sokole, D.L. 2001. Deforestation in Costa Rica: A quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotropica* 33: 378-384.
- Simmons, N.B.; Voss, R.S. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rain forest fauna. Pt. 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 247: 1-219.
- Simmons, N.B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529. *In*: Wilson, D.E.; Reeder, D.M. (eds.). *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. 3 ed. Baltimore, Maryland, Johns Hopkins University Press.
- Stoner, K. 2000. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 16: 151-157.
- Storz, J.F.; Balasingh, J.; Bhat, H.R.; Nathan, P.T.; Doss, D.P.S.; Prakash, A.A.; Kunz, T.H. 2001. Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 17-31.
- Tello, J.G.; Velazco, P.M. 2003. First description of a tent used by *Platyrrhinus helleri* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 5: 269-276.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World primates. A study in comparative ecology*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.

- Timm, R.M.; Mortimer, J. 1976. Selection of roosting sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ecology* 57: 385-389.
- Timm, R.M. 1982. *Ectophylla alba*. *Mammalian Species* 166: 1-4.
- Timm, R.M. 1984. Tent construction by *Vampyressa* in Costa Rica. *Journal of Mammalogy* 65: 166-167.
- Timm, R.M. 1985. *Artibeus phaeotis*. *Mammalian Species* 235: 1-5.
- Timm, R.M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. Pp. 187-212. *In*: Patterson, B.D.; Timm, R.M. (eds.). *Studies in Neotropical mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz*. *Fieldiana: Zoology (New Series)* 39: frontispiece, viii + 1-506.
- Timm, R.M.; Clauson, B.L. 1990. A roof over their feet: Tent-making bats of the New World tropics turn leaves into living quarters. *Natural History* 3/90: 54-59.
- Timm, R.M.; Lewis, S.E. 1991. Tent construction and use by *Uroderma bilobatum* in coconut palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. Pp. 251-260. *In*: Grigg, A.; Klingener, D. (eds.). *Contributions to mammalogy in honor of F. Koopman*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 206: 251-260.
- Timm, R.M.; LaVal, R.K. 2000. Mammals. Pp. 223-244. *In*: Nadkarni, N.M.; Wheelwright, N.T. (eds.). *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest*. New York, Oxford University Press.
- Timm, R.M.; McClearn, D.K. 2007. The bat fauna of Costa Rica's Reserva Natural Absoluta Cabo Blanco and its implications for bat conservation. *University of California Publications in Zoology* 134: 303-352.

- Tschapka, M. 2003. Pollination of the understory palm *Calypstrogyne ghiesbreghtiana* by hovering and perching bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 281-288.
- Tuttle, M.; Taylor, D.A.R.; Medellín, R.A.; Walker, S. 2000. Murciélagos y Minas. Austin, Texas, Bat Conservation International, 56 p.
- Villa-R., B. 1967. Los murciélagos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 492 p.
- Vonhof, M.J.; Fenton, M.B. 2004. Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 20: 291-305.
- Webster, W.D.; Jones, J.K., Jr. 1982. *Artibeus toltecus*. *Mammalian Species* 178:1-3.
- Wilson, D.E. 1979. Reproductive patterns. *In*: Baker, R.J.; Jones, J.K., Jr.; Carter, D.C. (eds.). *Biology of bats of the New World. Family Phyllostomatidae. Part III . Special Publications, Museum Texas Tech University* 16: 317-378.
- Zortéa, M. 1995. Observations on tent-using in the carolliine bat *Rhinophylla pumilio* in southeatern Brazil. *Chiroptera Neotropical* 1: 2-4.
- Zortéa, M.; De Brito, B.F.A. 2000. Tents used by *Vampyressa pusilla* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 475-480.



BERNAL RODRIGUEZ HERRERA

Costa Rican biologist. He is finishing his Ph.D. studies in the Instituto de Ecología at UNAM, Mexico. Co-author of the book "Bats of Costa Rica", published by Editorial INBio in 2002, and of many articles about mammals. He is currently Scientific Director at La Tirimbina Biological Reserve and a professor of Mammalogy in the School of Biology at Universidad de Costa Rica. He is one of the founders of the Association for the Conservation of Bats of Costa Rica.

RODRIGO A. MEDELLÍN, Ph.D.

Mexican biologist and professor of the Instituto de Ecología, UNAM. He has worked for 30 years in ecology and conservation of mammals, both in his home country and others in Latin America. His interests are focused on sustainable resources use, community ecology, and the effects of human disturbance on species at risk of extinction. He is the author of more than one hundred publications, including 15 books.

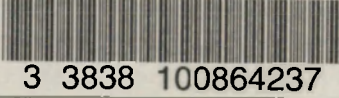
ROBERT M. TIMM, Ph.D.

American biologist. He has published more than one hundred scientific papers, two books, and web-based articles on various aspects of mammals. He is a professor at the University of Kansas and works on systematics, ecology, and biogeography of mammals. He first became interested in tent-making bats when he was a student in an Organization for Tropical Studies (OTS) course in Costa Rica, in 1974, and has been actively studying these bats since then.

The authors will donate part of their income from the sale of this book to the Association for the Conservation of Bats of Costa Rica.

Esta guía de campo, única en su género, es una importantísima contribución al conocimiento de las interacciones entre murciélagos y plantas, la complejidad de las relaciones entre organismos y la sorprendente diversidad biológica de los trópicos. Sus autores siguen el ejemplo de legendarios naturalistas como Alfred R. Wallace y Alexander von Humbolt, para plasmar de manera articulada y sencilla un enorme cúmulo de información.

University of Kansas Libraries



This one a
bats and plan

in this volume an enormous load of information in an organized and accessible way. Without a doubt, this work will be the source of reference on the subject for the following decades.

uide to our understanding of the interactions between
nisms, and the astounding biological diversity of the

R. Wallace and Alexander von Humboldt to capture

Gerardo Ceballos, Ph.D., Instituto de Ecología, UNAM

Cuando llegué por primera vez al trópico para aprender más sobre los murciélagos, tenía grandes expectativas sobre la diversidad que estaba a punto de descubrir. Sin embargo, para alguien que no había tenido esa experiencia, caminar por el bosque tropical húmedo era como estar en un mar de verdes, interrumpidos aquí y allá por enormes troncos de árboles y lianas enmarañadas. Pasó un buen rato hasta que pude reconocer las hojas modificadas por los murciélagos y distinguirlas de las otras hojas que simplemente estaban "colgando". El siguiente paso importante era encontrar e identificar los murciélagos que vivían en ellas. Ahora, con este excelente libro, tanto el naturalista como el investigador interesados en este enigmático grupo de murciélagos tienen la oportunidad de conocer las diferentes formas de las tiendas, sus constructores y los que habitan en ellas.

Los autores dedicaron muchos años a compilar una gran cantidad de material y documentarlo, la mayor parte en el campo. Este libro es único en su clase, ya que ofrece extensa información sobre el estado actual del conocimiento sobre los murciélagos que construyen tiendas. También es útil para la identificación de las tiendas y los murciélagos en el campo. Mantengan los ojos abiertos cuando estén en el bosque y disfruten esta magnífica guía, que les descubrirá un mundo completamente nuevo.

When I came to the tropics for the first time to learn more about bats, I was full of expectations of all the diversity just waiting to be discovered. However, walking the tropical rain forest appeared to the unexperienced eye like a sea of greens here and there interrupted by huge tree trunks and vine tangles. It took me a while until I finally was able to discern leaves modified by bats from other leaves just "hanging" there. The next critical step was to find and identify the bats living in them.

Note with the excellent book on tent-making bats the keen naturalist as well as the researcher interested in this enigmatic group of bats gets an excellent opportunity to learn about the particular shapes of tents as well as their creators and keepers. It took the authors many years to compile the large amount of material and to document most of it themselves in the field. Then, after a critical evaluation, the material has been put together in a unique book that is one of its kind by giving extensive information on the current status of knowledge on tent-making bats. It also gives a hand for the field identification of the tents and the bats. Keep your eyes open when you are out in the woods and enjoy this superb guide, as it opens a whole new world.

Elisabeth Kalko, Ph.D., University of Ulm, Germany; Smithsonian Tropical Research Institute



Editorial INBio
para leer la naturaleza
learning to read Nature

Tel. (506) 507-8184 • Fax (506) 507-8274
Librería virtual: www.inbio.ac.cr/editorial
E-mail: editorial@inbio.ac.cr

Apdo. 22-3100, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica



ISBN 978-9968-927-28-4