

7

Mamíferos

Robert M. Timm

Richard K. LaVal

Traducido por Luis Fernando Pacheco Acosta

Costa Rica es uno de los países con mayor diversidad biológica del planeta, ya que alberga un 4% de las plantas y animales conocidos, en sólo el 0,04% de la superficie terrestre mundial. La fauna de mamíferos de Costa Rica es igualmente diversa, con más de 207 especies (4,8% del total mundial, que ronda las 4629 especies) en una superficie de 51 022 km². La mayoría de las especies de mamíferos del mundo, incluyendo los de Monteverde, son de tamaño relativamente pequeño (< 0,5 kg), nocturnos y silenciosos. Conocemos considerablemente menos sobre los mamíferos neotropicales y otros vertebrados, que sobre las aves, las que son más fácilmente observables y se comunican con sonidos audibles al ser humano. Si bien ciertas especies de mamíferos han sido estudiadas en Costa Rica (Janzen 1983a, Timm 1994, Vaughan y Rodríguez 1994), y Monteverde es uno de los lugares cuya biología es mejor conocida en el país, se han realizado pocos estudios sobre la ecología, distribución, abundancia, zonificación altitudinal, relaciones sistemáticas y biogeográficas de la mayoría de los mamíferos.

La deforestación y otros disturbios causados por el ser humano han tenido un impacto significativo sobre los mamíferos nativos de la región, por lo cual el conocimiento sobre los mamíferos de Monteverde es crucial para entender cómo los cambios en el hábitat afectan a los mamíferos de ambientes montanos.

En este capítulo entregamos una revisión de la fauna de mamíferos del área de Monteverde. Discutimos la biología y abundancia de algunas de las especies de la región, documentamos cómo están cambiando y exploramos aspectos de su conservación. La mayor parte de la investigación sobre mamíferos de Monteverde se ha centrado en murciélagos y roedores, que son los dos grupos más diversos. Gran parte del conocimiento sobre otras especies consiste en observaciones aisladas. Hemos complementado los reportes publicados con observaciones no publicadas propias y de otros investigadores e investigadoras; también hemos examinado la mayoría de los especímenes de colecciones de museo sobre mamíferos de Monteverde, para verificar la identificación a nivel específico y entender mejor su ecología,

sistemática y distribución. Toda esta información está integrada en una lista de los mamíferos que habitan la región (Hayes et al. 1989), documentando su presencia en cada zona de vida y con una estimación general de su abundancia (ver Apéndice 10).

7.1. Métodos

Si bien la región de Monteverde incluye seis de las zonas de vida principales (Holdridge 1967; ver Cuadro 3.1 y Fig. 1.5), las comunidades de mamíferos podrían separarse más apropiadamente en cuatro áreas categorizadas por su elevación y vegetación: 1) la comunidad de Monteverde y el valle de San Luis (1150-1500 m s.n.m.) – Bosque Húmedo Premontano y Bosque Muy Húmedo Premontano (justo debajo del bosque nuboso) en la Vertiente del Pacífico [Zonas de Distribución 1 y 2]; 2) Bosque Nuboso (1500-1800 m s.n.m.) – Bosque Muy Húmedo Montano bajo y Bosque Pluvial Montano Bajo [Zonas 3 y 4]; 3) el valle de Peñas Blancas (800-1400 m s.n.m. en la Vertiente del Atlántico) – Bosque Pluvial Premontano y el cinturón de Bosque Premontano de Transición Pluvial/Muy Húmedo Tropical [Zona 5 y parte de la Zona 6]; 4) Poco Sol (800 m) – Bosque Muy Húmedo Tropical [únicamente Zona 6].

En el texto nos referimos a la primera región como “comunidad”, a la segunda como “Reserva” y a las tercera y cuarta como “valle de Peñas Blancas” (incluyendo Poco Sol). Las zonas de vida parecen extenderse hacia elevaciones menores en la parte alta del valle de San Luis, por lo que muchas de las observaciones de mamíferos realizadas en un sitio a 1150 m, en realidad habrían sido hechas en el Bosque Muy Húmedo Premontano, en lugar de Bosque Húmedo Premontano, como se predice por el criterio de elevación. En este capítulo usamos “región” para las cuatro áreas combinadas. Nos referimos a los mamíferos por su nombre común y los nombres científicos se dan en el Apéndice 10. Para evaluar la estructura de la comunidad de mamíferos y la densidad poblacional es necesario establecer un régimen de trampeo para mamíferos pequeños terrestres y un régimen de captura con redes para murciélagos. Las colecciones científicas que contienen existencias significativas de mamíferos de la región de Monteverde incluyen el Chicago Field Museum, el Museo del Condado de Los

Ángeles (Los Angeles County Museum), el Museo de Historia Natural de la Universidad de Kansas (University of Kansas Natural History Museum), el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (University of Michigan Museum of Zoology), el Museo Nacional de Historia Natural de los Estados Unidos (U.S. National Museum of Natural History) y la Universidad de Costa Rica. La mayoría de los especímenes procedentes de la localidad “Monteverde” o “Monte Verde” de los años 60 y 70 son de la parte baja y media (1200-1450 m) de la comunidad Monteverde. La provincia listada algunas veces es Guanacaste, pero todos esos especímenes antiguos provienen en realidad de la provincia Puntarenas. Otra localidad costarricense nombrada como Monteverde es la región correspondiente a las tierras bajas del Atlántico de la provincia Limón (10°06'N, 83°26'W). Los especímenes de musarañas coleccionados hace más tiempo en la provincia Limón, como de Monteverde, dan una falsa impresión de cuán ampliamente distribuidas están las musarañas (Woodman y Timm 1993).

7.2. Distribución, riqueza y diversidad de especies

Los mamíferos de Monteverde incluyen elementos tanto de Norte como de Sudamérica, así como especies endémicas. América Central alberga más de 275 especies, distribuidas en 10 órdenes y 31 familias, de las cuales el 18% son endémicas. Por su parte, Costa Rica registra más de 207 especies de mamíferos en los mismos 10 órdenes y 31 familias, incluyendo 9 especies (4%) que son endémicas del país. La mastofauna de Monteverde, con 121 especies, incluye los mismos 10 órdenes, pero sólo 25 familias; dos de estas especies (2%) son endémicas de la región (ver Apéndice 10). Ambas especies endémicas, una musaraña y un ratón (*Reithrodontomys* sp.), son de origen norteamericano. La mastofauna de Monteverde incluye 6 especies de marsupiales, 3 musarañas, por lo menos 58 murciélagos, 3 primates, 7 edentados, 2 lagomorfos, un topo (pocket gopher), 3 ardillas, 1 ratón (*Heteromys desmarestianus*; rata espinosa), al menos 15 otras especies de ratones y ratas de cola larga (conocidos en inglés como *long-tailed rats*, de la

familia Muridae), 1 puercoespín, 1 paca o tepezcuintle, 1 agutí o guatusa, 2 cánidos, 5 mustélidos, 4 prociónidos, 6 felinos, 2 pecaríes, 2 venados y 1 tapir o danta (Apéndice 10). Con seguridad, un esfuerzo superior brindará mayor riqueza a los registros, especialmente en el caso de los quirópteros. La lista incluye varias adiciones y correcciones a las listas previamente publicadas para la región (Wilson 1983, Hayes et al. 1989), además de nueva información sobre distribución de algunas especies.

Dos especies localmente extintas, el oso hormiguero gigante (oso caballo) y el chancho de

monte o cariblanco, fueron aparentemente cazadas hasta su extinción en la década de los 40. Otras dos especies, el puma y el jaguar, son actualmente raras en Monteverde, aunque probablemente son tan abundantes ahora como lo fueron en el pasado (Fig. 7.1). El puma es una especie que habita principalmente áreas más abiertas, en especial ahí donde el venado de cola blanca es común (Fig. 7.2). El jaguar, por otro lado, es extremadamente raro a lo largo de la región de Monteverde, pero está presente en el valle de Peñas Blancas.



Figura 7.1. Puma (*Felis concolor*). Fotografía de Richard K. LaVal.

La mayoría de los pequeños mamíferos en zonas de menor elevación (por debajo de 1300 m s.n.m. en la Vertiente del Pacífico y < 1000 m en la Vertiente del Caribe) son especies de amplia distribución, típicas de bosques neotropicales de tierras bajas. Las especies que habitan zonas de mayor elevación (> 1500 m s.n.m.) son también típicas de grandes altitudes en otras zonas de tierras altas en Costa Rica. En general, las especies de tierras bajas tienden a estar

ampliamente distribuidas, mientras que las especies de elevaciones mayores muestran con frecuencia distribuciones más limitadas y muchas son endémicas. La mayoría de las especies endémicas de mamíferos de Costa Rica son de elevaciones medias o altas. Los ensambles de mamíferos de las tres cadenas montañosas de Costa Rica (cordilleras de Tilarán, Central y Talamanca) son similares, aunque las tres tienen especies que son endémicas.

7.3. Investigación sobre los mamíferos de Monteverde

El estudio científico de los mamíferos de la región se inició a mediados de la década de los 60, bajo la conducción de investigadores participantes en los cursos de la Organización para Estudios Tropicales (OET, u Organization for Tropical Studies [OTS]). El primer documento sobre los mamíferos de Monteverde data de 1968. Entre las décadas de 1970 hasta mediados de 1990, aparecieron publicaciones y tesis en temas ubicados en cuatro grandes categorías concernientes a los mamíferos de Monteverde: sistemática y distribución, estructura comunitaria y ecología reproductiva, interacciones entre mamíferos y plantas e interacciones entre mamíferos e insectos.

7.3.1. Sistemática y distribución

Los estudios en distribución, sistemática e historia natural son los cimientos de la conservación. Por ejemplo, el descubrimiento y descripción del sapo dorado (*Bufo periglenes*) llamó la atención sobre la necesidad de conservar la singularidad biológica de la Reserva Biológica del Bosque Nuboso de Monteverde (RBBNM; ver Savage “El descubrimiento del sapo dorado”), y

contribuyó al establecimiento y manejo de áreas protegidas. Los artículos sobre relaciones sistemáticas entre especies y sus distribuciones geográficas son especialmente importantes para regiones pobremente conocidas como Monteverde, porque en ellas se identifican las especies presentes en una región, se esbozan sus distribuciones geográficas y se clarifican las relaciones entre especies cercanamente emparentadas.

Los participantes de los cursos de la OET, auspiciados por el Consejo para el Intercambio Educativo Internacional (*Council on International Educational Exchange*) y el Programa para la Educación en el Extranjero (*Education Abroad Program*) de la Universidad de California, llevaron a cabo proyectos de investigación enfocados en los mamíferos. Entre estos se incluyen 22 proyectos con murciélagos (15 que trataban sobre comportamiento alimenticio), 9 sobre roedores, uno sobre perezosos de dos dedos y uno sobre el mono carablanca. Tanto los investigadores visitantes como los residentes realizaron observaciones que, aunque anecdóticas, complementaron nuestro conocimiento sobre los mamíferos de Monteverde (ver Timm y LaVal, “Observaciones sobre los mamíferos de Monteverde”).



Figura 7.2. Venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Fotografía de Barbara L. Clauson.

Por ejemplo, Starrett y Casebeer (1968) reportaron un espécimen de *Trachops cirrhosus* (conocido en inglés como Fringe-lipped Bat) capturado en el río Guacimal, que fue el segundo individuo conocido en Costa Rica y que actualmente se conoce como una especie ampliamente distribuida. Más tarde aquel año, Hooper (1968) reportó un avistamiento de un ratón muy poco conocido, *Rheomys raptor* (Water Mouse). Desde entonces se han publicado 46 artículos con reportes sobre los mamíferos de Monteverde.

El orden de mamíferos que más atención ha recibido en Monteverde es el de los murciélagos (Chiroptera), lo cual es inusual, pues los murciélagos están frecuentemente entre los grupos menos conocidos de mamíferos.

Los primeros esfuerzos de muestreo reportaron 24 especies de murciélagos (LaVal y Fitch 1977). LaVal (1973) documentó especímenes de *Myotis nigricans* en la región en su revisión sistemática del género *Myotis* en América Central y América del Sur. El mismo autor adicionó registros de distribución e información sobre reproducción de otras siete especies raras de murciélagos: los nectarívoros *Anoura cultrata* y *Hylonycteris underwoodi* (Fig. 7.3), los frugívoros *Enchisthenes hartii*, *Platyrrhinus vittatus* y *Sturnira mordax*, y los insectívoros aéreos *Myotis oxyotus* y *Myotis riparius* (LaVal 1977). Una lista de los mamíferos de varios sitios donde se

llevaron a cabo cursos de la OET, incluyendo Monteverde, entregó la primera evaluación amplia de la distribución de los mamíferos de la región. Esta lista incluía 71 especies de la región de Monteverde y listaba otras 11 especies como potencialmente existentes en la región (Wilson 1983). Por su parte, Dinerstein (1983) reportó haber hallado 35 especies de murciélagos en Monteverde. Posteriormente, el mismo autor reportó los primeros registros de los murciélagos *Antrozous dubiaquercus* (Doubtful Oak Bat) y *Lasiurus castaneus* (Tacarauna Bat) en Monteverde (Dinerstein 1985). E. Hooper y sus colegas estudiaron *Scotinomys teguina* (Alston's Brown Mouse) y publicaron varias notas (Hill y Hooper 1971, Hooper 1972, 1975, Carleton et al. 1975, Hooper y Carleton 1976). Esta especie de ratón es casi totalmente diurna, con picos de actividad durante la mañana (0700-1100 h), y se alimenta predominantemente de insectos. Sus vocalizaciones contienen componentes audibles y ultrasónicos. Los adultos poseen un llamado muy característico, que consiste en un repertorio de chillidos de intensidad variable que puede durar hasta 10 segundos, el cual ha sido llamado "canto". Estos cantos se transmiten bien en el campo y algunos son audibles al oído humano. Esta es una de las cuatro especies de ratones cantores de Monteverde (ver Langtimm, "Ratones cantores").



Figura 7.3. *Hylonycteris underwoodi* (Underwood's Long-tongued Bat). Fotografía de Barbara L. Clauson.

Las musarañas de orejas pequeñas (*Cryptotis* sp., small-eared shrews) son extremadamente abundantes, pero casi nunca se las ve en el área de Monteverde (Woodman 1992, Woodman y Timm 1993). Las musarañas conocidas localmente como antitorinco (*Cryptotis nigrescens*, Blackish Small-eared Shrews) habitan una amplia gama de hábitats entre 870 y 1800 m. Otras dos especies de musarañas de orejas pequeñas habitan en sitios de mayor altitud en la región de Monteverde, y una sería una nueva especie descrita por N. Woodman y R. Timm.

En una revisión del género *Oligoryzomys* (ratones pigmeos arroceros o *pygmy rice mice*), Carleton y Musser (1995), reportaron que dos especies (*O. fulvescens* y *O. vegetus*) habitan en Monteverde, que sería una de las pocas localidades donde esas especies son simpátricas. Originalmente, la única especie del género que estaba reportada para Costa Rica era *O. fulvescens*; sin embargo, *O. vegetus* (Fig. 7.4), que sólo era conocido para Panamá, fue capturado en

la comunidad de Monteverde, en la RBBNM y en el adyacente Cerro Amigos. *Oligoryzomys vegetus* abarca altitudes entre 1400 y 1760 m s.n.m. en el área de Monteverde, mientras que *O. fulvescens* habita solamente a elevaciones menores (1400 m s.n.m.), y en las tierras bajas de Guanacaste y el Caribe.

Otros estudios que incluyen especímenes de Monteverde se refieren a la taxonomía de las musarañas (Choate 1970) y zarigüeyas (Gardner 1973), relaciones filogenéticas de roedores (Carleton 1980, Steppan 1995), taxonomía de ratones del género *Peromyscus* (*deer mice*) (Huckaby 1980), biogeografía de roedores (McPherson 1985, 1986), distribución de topos (*pocket gophers*) (Hafner y Hafner 1987), sistemática de ratones acuáticos (*Rheomys*, *water mice*) (Voss 1988), ecología y distribución de murciélagos y ratones (Timm *et al.* 1989), sistemática de *Heteromys* (*spiny pocket mice*) (Rogers 1989, 1990) y distribución de roedores y murciélagos (Reid y Langtimm 1993).



Figura 7.4. *Oligoryzomys vegetus* (*Pygmy Rice Mouse*). Fotografía de Barbara L. Clauson y Robert M. Timm.

Reid (1997) elaboró una guía de los mamíferos de América Central muy útil y bellamente ilustrada. Gran parte de ese trabajo está basado en sus estudios sobre especímenes vivos y preservados de la región de Monteverde. Por su parte, Emmons y Feer (1997) también brindan una guía de campo muy bien ilustrada de los mamíferos neotropicales; aunque su énfasis es para especies que se hallan por debajo de los 1500 m. Otra guía diseñada para su uso en campo por estudiantes, manejadores de vida silvestre y público en general, fue elaborada por Timm y LaVal (1998).

7.3.2. Estructura comunitaria y ecología reproductiva

La mayoría de los mamíferos presentan reproducción estacional. Esta situación es causada por la variación estacional en la disponibilidad de recursos alimenticios, que a su vez está mediada por la temperatura o la precipitación. La variación en el fotoperiodo (duración del día) generalmente actúa como señal ambiental que dispara o detiene la reproducción. La mayoría de los estudios de estructura comunitaria y ecología reproductiva de Monteverde y otros mamíferos neotropicales se restringe a murciélagos y roedores.

Un estudio se centró en la comparación de la estructura, movimientos y patrones reproductivos de las diversas comunidades de murciélagos de Monteverde, La Selva (Bosque Muy Húmedo Tropical - Tropical Wet Forest), y La Pacífica (Bosque Seco Tropical = Tropical Dry Forest) (LaVal y Fitch 1977). La mayor diversidad de murciélagos fue hallada en La Selva. Gran parte de esa diversidad se debe a los murciélagos insectívoros, tanto aquellos que forrajean sobre el follaje, como los que se alimentan en vuelo. La diversidad de murciélagos que se alimentan de frutos, néctar y polen fue similar entre los tres sitios, que además fueron comunes en todos los sitios. Si bien la mayoría de los murciélagos tropicales se aparean siguiendo un patrón estacional, las especies de Bosque Seco Tropical, con sus estaciones de lluvias y seca muy marcadas, presentan los periodos reproductivos más cortos y definidos en tiempo. Los

murciélagos de las tierras bajas del Bosque Muy Húmedo Tropical (Tropical Wet Forest) presentan una estación reproductiva típicamente extendida; mientras las de aquellas especies de los bosques premontanos de Monteverde fueron intermedias (LaVal y Fitch 1977).

Los murciélagos de zonas tropicales son conocidos por su importancia en la dispersión de un amplio espectro de semillas de arbustos, árboles, epífitas y lianas. La actividad reproductiva de los murciélagos frugívoros de Monteverde coincide con los picos estacionales en abundancia de frutos (Dinerstein 1983, 1986). Muchas de las plantas con semillas dispersadas por murciélagos tienen dos picos de fructificación al año. El primero se da durante la transición de la época seca a la húmeda y el segundo, hacia el final de la época húmeda. Los murciélagos frugívoros deben consumir una cantidad considerable de frutos, por ejemplo, *Artibeus toltecus* come el doble de su peso cada noche, sin ganar masa corporal (Fig. 7.5). Los frutos consumidos por murciélagos en Monteverde tienen alto contenido de agua (> 80% en peso fresco), carbohidratos solubles y proteínas; y tienen mayor contenido de nitrógeno que muchos de los frutos consumidos por aves en zonas tropicales y templadas, aunque tienen menores contenidos en lípidos. Siete de las especies de murciélagos más comunes en Monteverde consumen frutos de 40 especies de plantas. También es notable que la dieta de los murciélagos frugívoros se compone casi exclusivamente de frutos, con muy bajo consumo de insectos. Esto contrasta con lo que ocurre en murciélagos nectarívoros, que consumen insectos frecuentemente, los cuales, se cree, son capturados en las flores.

Un estudio sobre la dinámica de poblaciones de *Peromyscus nudipes* (Naked-footed Mouse; Fig. 7.6), que incluyó marcaje individual y duró 18 meses, mostró que estos ratones consumen tanto artrópodos como frutos, y que el consumo de artrópodos es mayor durante el inicio de la época húmeda, especialmente en hembras gestantes (Anderson 1982; ver Anderson, "Reproducción y dinámica de *Peromyscus nudipes* (deer mice)").

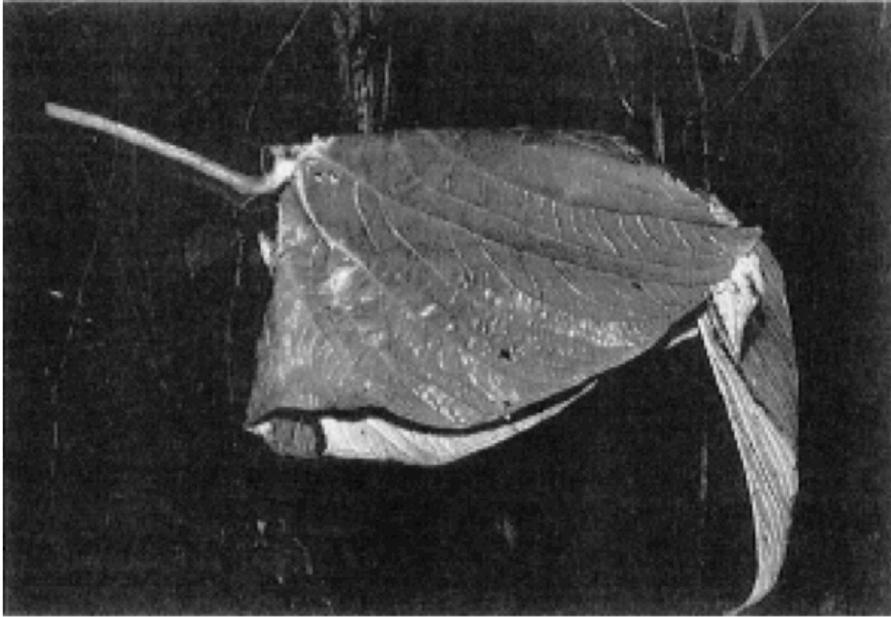


Figura 7.5. Tienda hecha de hojas de *Artibeus toltecus* (Lowland Fruit-eating Bat) en la Reserva Biológica Bosque Nuboso de Monteverde.

Peromyscus nudipes consume ávidamente todo material de origen animal que se le ofrece. La reproducción es estacional, con un pico en la época húmeda (mayo - julio), en el cual el 100% de las hembras está gestante. Las hembras pueden tener dos (raramente tres) camadas por año y casi nunca se reproducen durante la estación en que nacen. El tamaño promedio de 14 camadas registradas en cautiverio fue de 2,8 crías (ver Anderson, "Reproducción y dinámica de *Peromyscus nudipes* (deer mice)"). El 75% de los ratones capturados y marcados en 1986 fueron recapturados en la misma zona al año siguiente, mostrando que la supervivencia de esta especie de altura puede ser notablemente alta (R. Timm, *datos no publicados*). La reproducción de *Peromyscus nudipes* en Monteverde ocurre principalmente durante la época de lluvias. Las hembras ovulan periódicamente y se aparean durante la época seca, pero generalmente no

ocurre la implantación y la preñez no avanza más de la mitad durante la época seca (Heideman y Bronson 1992, 1993, Bronson y Heideman 1994). *Peromyscus nudipes* no respondió cuando se le expuso a variaciones del fotoperiodo en laboratorio, pero sí mostró patrones similares a los ratones del campo, cuando se le restringió levemente la alimentación. Así, *Peromyscus nudipes* tiene una estrategia reproductiva oportunista, la cual lo fuerza a reproducirse de forma estacional (Heideman y Bronson 1994). Muchos de los mamíferos de Monteverde usan tanto el dosel, como el piso del bosque (ver Langtimm, "Mamíferos arborícolas"). Una variedad de roedores que viven a gran altitud presentan adaptaciones morfológicas y comportamentales para trepar (Langtimm 1992). La comunidad de mamíferos arborícolas de Monteverde es más compleja que aquellas del Caribe y las tierras bajas de Guanacaste.



Figura 7.6. *Peromyscus nudipes* (Naked-footed Mouse). Fotografía de Barbara L. Clauson.

7.3.3. Interacciones ente mamíferos y plantas

Los estudios en interacciones mamífero-planta han tocado la polinización de una especie de altura (*Blakea chlorantha*) por roedores (Lumer 1980, 1983, Lumer y Schoer 1986; ver Lumer, “Biología reproductiva de *Blakea* y *Topobea* (Melastomataceae)”). El sistema de polinización de *B. chlorantha*, que es un arbusto semi-epífita del bosque nuboso, es de gran interés, por la extraña forma de sus flores, que tienen forma de campana en lugar de formas abiertas como en otras especies de *Blakea*; se abren de noche, apuntan hacia abajo y producen néctar rico en sacarosa. Lumer observó dos especies de roedores cubiertos de polen y alimentándose de *Blakea* en la noche; concluyó inicialmente que los roedores eran los polinizadores obligados de *Blakea*; sin embargo, también se han observado insectos (e.g., escarabajos y esfingidos [*hawk moths*]) y colibríes alimentándose de polen y néctar de *Blakea*, lo que sugiere que el sistema de polinización sería oportunista y generalizado (ver Langtimm y Unnasch, “Ratones, aves y la polinización de

Blakea chlorantha”). La fotografía de un ratón alimentándose en una flor publicada por Lumer (1980:515), fue originalmente identificada como de *Oryzomys devius* (= *albigularis*), pero posiblemente es más bien una especie de *Reithrodontomys*, probablemente *R. creper*, que es una especie común en el hábitat donde se tomó la fotografía. Más observaciones resolverían esta duda.

El comportamiento de armar carpas para refugio diurno por parte de murciélagos era previamente conocido solamente para especies de tierras bajas. Los murciélagos *Artibeus* pequeños y de gran altitud que habitan Monteverde también cortan hojas para construir refugios diurnos (Timm 1987, Timm y Clauson 1990). Se ha observado en la Reserva que el murciélago frugívoro *Artibeus toltecus* corta las nervaduras basales y laterales, y los tejidos interconectados de especies de hojas anchas, como los filodendros, causando que los lados y puntas de las hojas cuelguen a manera de tiendas (Fig. 7.5). Los murciélagos perchan colgados de la nervadura central y se protegen en sus tiendas de la intemperie y los depredadores (Timm 1987).



Figura 7.7. Steve Ashe (izquierda) y Robert Timm (derecha) en pleno trabajo de investigación sobre la relación entre ratones y escarabajos de Monteverde. Fotografía de Barbara L. Clauson.

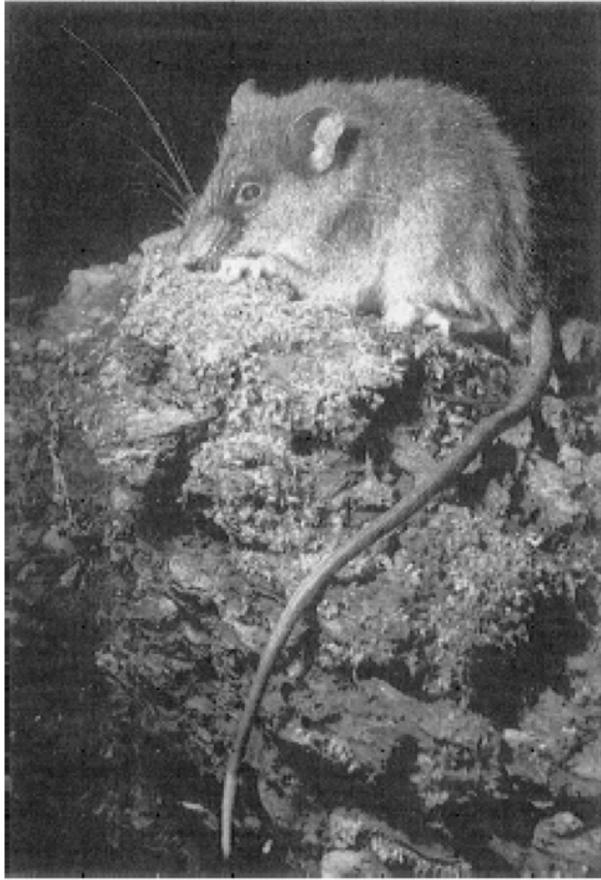


Figura 7.8. *Reithrodontomys creper* (Chiriquí Harvest Mouse). Fotografía de Barbara L. Clauson y Robert M. Timm.

Figura 7.9. *Oryzomys albigularis* (Tome's Rice Rat) con sus mutualistas estafilínidos. Fotografía de Barbara L. Clauson.

Figura 7.10. Escarabajo Amblyopinine detrás de la oreja de *Oryzomys albigularis* (Tome's Rice Rat) Fotografía de Barbara L. Clauson.

En Monteverde se han observado bandadas de *Cyanocorax morio* (Brown Jays) defendiendo exitosamente sus nidos de ardillas chiza rosilla, monos carablanca y gatos domésticos (Lawton y Lawton 1980). El bajo nivel de depredación de los nidos de *Cyanocorax* puede deberse a su ubicación –en lo alto de árboles aislados– y la defensa agresiva que caracteriza a estas aves grandes y que nidifican de forma cooperativa (ver Williams y Lawton, “Piapias”). Cinco nidos de *Cyanocorax* ubicados en árboles cuyas copas se tocaban fueron destruidos por depredadores nocturnos (Lawton y Lawton 1980).

Se observaron especies como el caucel (*L. wiedii*) y la comadreja (*Mustela frenata*) depredando nidos de quetzal (*Pharomachrus mocinno*). Los quetzales han sido observados defendiendo vigorosamente sus nidos de las ardillas (Wheelwright 1983). Los zorros ici (*Marmosa mexicana*) son depredadores comunes de nidos de *Troglodytes aedon* en Monteverde (Young 1996). Los nidos artificiales en forma de cajas que se colocaron a lo largo de filas de cercas y bordes de parcelas forestales soportaron gran depredación por parte de zorros ici, mientras que aquellos colocados en árboles aislados o postes tuvieron tasas menores de depredación. La depredación de nidos de *Troglodytes* por todos los depredadores no estuvo correlacionada con el tamaño de la nidada. También se observó un pizote (*Nasua narica*) depredando nidos de *Troglodytes* (B. Young, *com. pers.*).

7.4. Migración

Muchas especies de aves realizan migraciones latitudinales, y la mitad de las aves de Costa Rica

posiblemente realizan migraciones altitudinales (Stiles 1988; ver Cap. 6, Aves). Las migraciones altitudinales han sido documentadas también en mariposas (Sec. 4.4). La migración estacional altitudinal en mamíferos ha sido considerada significativa sólo recientemente y ha sido bien documentada en zonas templadas del norte, pero no en los trópicos. Los estudios de largo plazo en murciélagos demostraron que algunas especies poseen fuertes variaciones estacionales en abundancia en Monteverde, lo cual interpretamos como migraciones dentro y fuera del área (LaVal 1977). Diez de las 58 especies de murciélagos conocidos para la región (basado en > 7500 capturas a lo largo de 15 años) han sido capturados en números suficientemente grandes para examinar variaciones estacionales en la abundancia; y cinco de esas especies (*Artibeus lituratus*, *A. toltecus*, *Carollia brevicauda*, *Sturnira lilium* – todos frugívoros – y *Hylonycteris underwoodi* (un nectarívoro; Fig. 7.3) muestran fuertes patrones estacionales en su abundancia. Dos de esas cinco especies (*A. lituratus* y *S. lilium*) están ausentes de Monteverde durante la mayor parte del año, pero son abundantes desde septiembre a noviembre. *Artibeus lituratus* (Fig. 7.11) y *S. lilium* son especies predominantemente de tierras bajas, las cuales posiblemente migran hacia arriba de las tierras altas de Tilarán durante parte del año y toman ventaja de la disponibilidad estacional de frutos. Una tercera especie (*H. underwoodi*) es común solamente entre mayo y octubre. El resto de las especies están presentes todo el año, pero con picos estacionales en sus abundancias.



Figura 7.11. Murciélago frugívoro grande (*Artibeus lituratus*). Fotografía de Barbara L. Clauson.

La explicación más simple para el patrón de abundancias estacionales variables de algunas especies es que migran altitudinalmente en busca de recursos alimenticios. Los incrementos en las tasas de captura de estas especies coinciden con incrementos estacionales en la abundancia de sus alimentos preferidos en Monteverde. No creemos que esos datos representen patrones demográficos estacionales (e.g. un pulso de individuos jóvenes incorporándose a la población), ni cambios comportamentales (e.g., hembras lactantes que restringen sus movimientos), pues las capturas incluyen números altos de machos y hembras.

Existen explicaciones alternativas a la migración estacional. Es posible, por ejemplo, que las cinco especies estén presentes en Monteverde durante todo el año en abundancias similares, pero que vuelen o forrajeen en espacios donde no se realizó captura con redes. Esta explicación podría ser apropiada para *Artibeus lituratus*, que es un especialista en higos, de los cuales se alimenta en

el dosel, pero que es frecuentemente capturado en las redes de niebla que se colocan al nivel del suelo. Por su parte, el nectarívoro *Hylonycteris underwoodi* podría estar alimentándose sólo de flores del dosel durante parte del año. Sin embargo, *Sturnira lilium*, *Carollia brevicauda* y *Artibeus toltecus* se alimentan de frutos de arbustos de etapas sucesionales tempranas y son fácilmente capturables en las redes, por lo cual es poco probable que estén presentes, y no sean capturados. Estas especies de murciélagos se han movido fuera del área de captura con redes sin necesidad de moverse significativamente en elevación. Sin embargo, el conocimiento de la fenología de floración y maduración de frutos (W. Haber, *com. pers.*; Cap. 3, Plantas) permite predecir que los murciélagos que se mueven en busca de alimento deberían necesariamente moverse hacia arriba o hacia debajo de las colinas; lo cual les llevaría en movimientos cortos a lo largo de un gradiente de elevación de 500-

1000 m s.n.m. en menos de 1 km de distancia. Investigaciones futuras deberían incluir captura y marcaje de individuos, radiotelemetría y estudios de fenología de plantas polinizadas o dispersadas por murciélagos a lo largo de gradientes de elevación. Nosotros también creemos que la danta y los chanchos de monte realizan migraciones altitudinales, pero existen pocos datos sobre esas especies (ver Lawton, “Tapir o danta”).

7.5. Cambios en los límites altitudinales de las zonas de vida, sugeridos por los murciélagos

Muchos climatólogos creen que el calentamiento global es un hecho. La extensa deforestación y los eventos de El Niño también pueden afectar el clima de Costa Rica. En general, los impactos de corto plazo en el clima de Monteverde podrían tornarlo más seco y menos predecible. Monteverde experimenta periodos secos durante la época de lluvias, en años de El Niño, lo cual podría afectar principalmente a aquellas especies que están en sus límites de tolerancia climática o vegetacional, o cerca de ellos (ver Cap. 5, Anfíbios y reptiles). Los registros de tiempo de Monteverde para la última década sugieren que estamos en un periodo de precipitación reducida y temperaturas ligeramente más altas (aunque la precipitación durante 1995 y 1996 fue más alta que lo normal). Los cambios en los límites altitudinales, distribución y abundancia de los mamíferos en Monteverde coinciden con los cambios climáticos.

Entre 1973 y 1981, se realizaron muestreos intensivos de los murciélagos de Monteverde (Dinerstein 1983, 1986, R. LaVal, *datos no publicados*). LaVal realizó posteriormente muestreos con redes de niebla durante 15-20 noches cada año. Varias especies de murciélagos Phyllostominae (aquellos que acechan y bajan al piso a capturar sus presas, conocidos en inglés como “gleaners”), como *Micronycteris hirsuta*, *M. sylvestris*, *Mimon cozumelae* y *Phyllostomus discolor* y frugívoros como *Vampyroides caraccioli*, fueron capturados por primera vez en Monteverde durante los últimos cuatro años de estudio. La especie de tierras bajas *Sturnira lilium* era considerada rara en 1973 (2 capturas), más común en 1981 (38 capturas) y estacionalmente abundante en 1995. Por su parte, el vampiro

común *Desmodus rotundus* (Fig. 7.12) no fue registrado en 1973, pero luego se logró capturar nueve individuos en 1981 y de manera similar en años posteriores. Se introdujo gran cantidad de ganado a esta región lechera en la década de los 1950s, pero el vampiro no llegó sino unos 25 años después, aun cuando ya existía en zonas vecinas ganado porcino, vacuno, perros y pollos, desde la década de los 40. La tendencia de movimiento de especies de tierras bajas hacia Monteverde también ha sido observada en aves, reptiles y anfibios (ver Caps. 5 y 6). Estos patrones apoyan la hipótesis del cambio climático para esas y otras especies de tierras bajas tropicales (ver Timm y LaVal, “Observaciones sobre los mamíferos de Monteverde”). Es necesario obtener datos de largo plazo del tiempo y las poblaciones para varias especies, para poder evaluar mejor los factores climáticos que afectan a los mamíferos de Monteverde.

7.6. Uso histórico y cambios en la abundancia de mamíferos

El área de San Luis (ca. 1100 m) fue poblada en 1915 (ver Timm, “Culturas prehistóricas y pobladores de Monteverde”), y el área Monteverde-Cerro Plano lo fue recién en 1929. Los colonos ingresaron a las áreas de San Luis y Santa Elena (ca. 1250 m), en la Vertiente del Pacífico y San Carlos, en la Vertiente del Caribe, durante la década de 1930. Las familias ingresaron en la comunidad Monteverde en las décadas de 1930 y 1940 (ver Cap. 11, Agricultura). Los primeros colonos transformaron considerables superficies de bosque en leña, pastizales y aldeas, creando fragmentos de bosque que existen como un complejo mosaico de hábitats primarios y secundarios, incluyendo pastizales abiertos. Hacia finales de la década de 1940 ya había ocurrido una deforestación apreciable en las zonas de baja y mediana elevación.

Los colonos de las primeras épocas dependían fuertemente de la vida silvestre local (especialmente mamíferos y aves de gran tamaño), como fuente de proteínas, tanto para los seres humanos, como para sus perros. El exceso de cacería cumplió un rol importante en el declive, e incluso la extinción local de varias especies. Las pavas de monte y las chachalacas

(Cracidae) fueron tan intensamente cazadas que resultaron raras en Monteverde entre la década de 1950 e inicios de la siguiente, aunque luego sus poblaciones incrementaron como resultado de la protección. Los primeros residentes de Monteverde consumían comúnmente monos colorados (*Ateles geoffroyi*), tepezcuintles (*C. paca*), cabros (*Mazama americana*) y dantas. En zonas de menor elevación también se cazaban venados de cola blanca y chanchos de monte como fuente de carne. Animales como las guatusas eran generalmente utilizados para alimentar perros. De esa manera, los animales obtenidos localmente eran la fuente principal de carne para muchas familias.

Sin embargo, muchos cazadores simplemente disparaban a todo animal que avistaban, aun cuando el animal no era de sus presas favoritas, en

cuyo caso simplemente lo dejaban. Al menos dos especies, el hormiguero u oso caballo y el chanco de monte, fueron exterminados en la región en pocas décadas desde la colonización.

Como forma de evaluar los cambios en distribución y abundancia de los mamíferos de la región, entrevistamos a los residentes más antiguos acerca de las especies de mamíferos silvestres.

Vampiro común (*Desmodus rotundus*) Los vampiros han estado presentes en la zona de San Luis por lo menos desde la década de 1930. Sin embargo, estuvieron ausentes en Monteverde desde antes de finales de los años 70. Hacia 1980 llegaron a la comunidad Monteverde, sin llegar a abundar.



Figura 7.12. Vampiro común (*Desmodus rotundus*). Fotografía de Barbara L. Clauson.

Mono Colorado (Ateles geoffroyi) Este primate fue utilizado regularmente como fuente de carne, medicina o como mascotas por los primeros colonos de la región. Esta especie, junto con los monos carablanca y los monos congo eran abundantes en el valle de San Luis en la década de 1940, y eran cazados para alimento (M. Leitón, *com. pers.*). Los monos colorados eran los preferidos, todavía comunes en la zona baja de la comunidad Monteverde, incluyendo Bajo del Tigre en la década de 1940 (I. Arguedas y M. Vargas, *com. pers.*). J. y D. Campbell los observaron justo abajo de la Reserva en la década de 1950 y en las partes bajas de la comunidad de Monteverde a inicios de la misma década. Todavía existe un grupo en El Valle, y la población de Peñas Blancas también se está recuperando. En 1993, R. Lawton avistó 20 monos colorados cerca a las torres de televisión, mientras que R. LaVal vio dos individuos arriba de la fábrica de productos lácteos en 1995.

Mono congo o aullador Los monos congo han sido siempre comunes en la comunidad Monteverde, por encima de los 1400 m, pero aparentemente eran pocos por debajo de dicha elevación en la década de 1950.

Mono carablanca En los años 50, los monos carablanca eran los únicos primates en la comunidad Monteverde, en Cerro Plano y Santa Elena, según recuerda M. Rockwell. Las poblaciones de primates de Monteverde fueron diezgadas por una epidemia de fiebre amarilla que asoló Costa Rica y gran parte del sur de América Central en la primera parte de esa década, y que afectó también a la población humana (Fishkind y Sussman 1987, Timm *et al.* 1989, Stoner 1993).

Oso caballo u hormiguero Los hormigueros estaban presentes en la región de San Luis en la década de 1940 (M. Leitón, *com. pers.*). Posteriormente no se han registrado avistamientos de esta especie en la región por varias décadas, por lo cual se supone que ha sido exterminada.

Conejo de monte Los conejos eran comunes en la región, pero ahora son raros.

La taltusa o tartusa Las taltusas (*Orthogeomys cherriei*) eran comunes en la comunidad, por lo menos hasta finales de 1970, pero luego desaparecieron. Incluso se registraron considerables pérdidas en los cultivos en las décadas de 1960 y 1970.

Ardilla o chiza rosilla Esta ardilla, grande, colorida y fácilmente identificable, era común en el área de Monteverde cuando los cuáqueros arribaron; ahora son abundantes en la localidad. Las chizas rosillas son comunes en los bordes y hábitats perturbados, pero raramente de las ve en el bosque primario.

Coyote Los coyotes han expandido su rango de distribución en Costa Rica en los últimos 25 años y ahora habitan hasta Panamá. Estos cánidos son comunes a lo largo de las tierras bajas del Pacífico en Costa Rica, elevaciones mayores en las montañas de Talamanca y las alturas de Chiriquí en Panamá. La distribución original del coyote antes de la colonia llegaba a la región más al norte de Guanacaste (Vaughan 1983, Monge-Nájera y Morera 1987). Los coyotes están asociados a las actividades humanas y es poco probable que habitaran bosques montanos tropicales prístinos. A principios de la década de 1970 aparecieron por primera vez en San Luis y se hicieron comunes en los años 80, cuando una manada rondaba a 200 m de la casa de R. LaVal; se escuchaban con frecuencia en las partes bajas de la comunidad Monteverde. Actualmente, sin embargo, los coyotes son raros en toda la región.

Zorro gris Esta especie de zorro ha sido siempre común en la región.

Zorro hediondo Los zorrinos fluctúan en abundancia, pero son mucho menos abundantes de lo que eran antes de los años 80.

Tolomuco J. y D. Campbell nos informaron que los tolomucos fueron vistos en grupos en el bosque, antes de 1960, mientras que actualmente sólo se observan individuos.

Grisón Los grisonos no habían sido observados en la comunidad antes de 1996.

Perro de agua o nutria Las nutrias han estado presentes siempre en los ríos, pero nunca han sido abundantes.

Pizote (Fig. 7.13) Los pizotes eran más abundantes en el pasado, cuando se les veía en grupos grandes. Un grupo muy grande fue observado por R. LaVal más arriba de la fábrica de lácteos en 1995 y otro cerca a la Estación Biológica en 1997.

Ocelote El manigordo era muy común en las décadas de 1950 y 1960, y la población parece mantenerse estable. Los ocelotes eran conocidos por atacar a los pollos en los primeros años de la colonización de la región.

Jaguar Los jaguares o tigres eran relativamente comunes en toda la región hasta finales de los años 50. Estos felinos eran baleados siempre que era posible, pues atacaban al ganado. Los jaguares eran comunes en la región de San Luis en la década de 1940, pero la mayoría fueron exterminados; los últimos dos a principios de los años 60. M. Leitón cree que una pequeña población aún existe en las partes altas del valle de San Luis, el cual incluye partes del Bosque Eterno de los Niños y la Reserva.

Saino o Zahino Los saínos eran comunes en el valle de San Luis y el Bajo del Tigre entre 1930 y 1940. Cuando llegaron los cuáqueros, los saínos eran de poco comunes a raros en la comunidad y solamente se los encontraba en las partes bajas de los bosques más húmedos, más abajo de la Reserva. Sin embargo, desde la década de 1970, los saínos son más comunes y se han extendido gradualmente montaña abajo.



Figura 7.13. Pizote (*Nasua narica*). Fotografía de Robert M. Timm.

Chanco de monte o cariblanco De acuerdo con los residentes entrevistados, los chanchos de monte no han sido avistados jamás en la comunidad de Monteverde. Sin embargo, era una especie común en San Luis en las décadas de 1930 y 1940 (M. Leitón, *com. pers.*).

Venado cola blanca Estos venados no estaban presentes originalmente en la comunidad de Monteverde. Esta especie era común en San Luis, hasta que la cacería los llevó a la extinción en la década de 1940. Su hábitat se ha expandido desde 1990 y ahora puede vérselos en toda la comunidad.

Danta La distribución de la danta solía ser amplia a lo largo de todos los ambientes boscosos de Costa Rica. Son los mamíferos terrestres nativos de mayor tamaño en el país (150-300 kg), y su carne era altamente apreciada. Sus poblaciones se redujeron de forma

considerable en todo el país, debido a la sobrecacería y la destrucción del hábitat. Como resultado, las dantas fueron eliminadas de las zonas de mayor elevación en el área de Monteverde, pero se han hecho relativamente comunes en zonas completamente protegidas de la cacería. Sus huellas son muy fácilmente distinguibles y se las puede ver a lo largo de muchos senderos en la Reserva (ver Lawton, “Tapir o danta”).

La danta estaba presente en los bosques más arriba de Santa Elena en la década de 1950. La población se centralizaba alrededor de El Valle, pero la cacería en las márgenes del área redujo gradualmente su número (W. Guindon, *com. pers.*). Esta especie existía en el valle de San Luis en las décadas de 1930 y 1940, pero luego desaparecieron por el exceso de cacería (M. Leitón, *com. pers.*). Las dantas eran menos

comunes en la comunidad Monteverde en los años 40, pero eran abundantes en lo que hoy es la Reserva. Sus huellas fueron vistas por J. y D. Campbell más abajo de la Reserva en los años 50, pero no se las ha visto desde entonces.

La abundancia de la danta ha incrementado con la protección y es ahora común en la Reserva. Con base en el incremento de observaciones de huellas de hembras con crías, puede afirmarse que las áreas sin registros de la especie por muchos años, se están repoblando de forma gradual. Las dantas adultas se mueven ampliamente, al igual que las hembras con crías mayores. Sin embargo, para parir y mientras las crías están pequeñas, las hembras tienden a permanecer en áreas cubiertas de vegetación densa, alejadas de los asentamientos y actividades humanas. Sólo en la década de 1960, se cazaron de 20-30 dantas por año en la región (W. Guindon, *com. pers.*).

Los miembros de la familia de los tapires se consideran especies en peligro en todo su rango de distribución (Terwilliger 1978). La población de danta en Monteverde es pequeña (30-50 individuos) (C. Guindon, *datos no publicados*). El área protegida en el presente podría albergar unos 115 individuos, pero se estima que una población de al menos 185 dantas sería necesaria para lograr una alta probabilidad de viabilidad poblacional, aun en el corto plazo. Con 185 individuos, la población efectiva sería de solamente 50 dantas, porque muchos individuos no se reproducen en una población de herbívoros de gran tamaño, de amplia dispersión; y la caza selectiva de hembras con crías, por parte de los cazadores, podría resultar en una proporción de sexos sesgada hacia los machos (C. Guindon, *com. pers.*). Para lograr incrementar las probabilidades de supervivencia en el largo plazo, se requiere una población efectiva de 200 individuos, lo cual implica la necesidad de un área protegida mucho más extensa de la que actualmente se tiene. La supervivencia de la danta en la región está amenazada por tres factores: 1) la población está aislada, probablemente de forma permanente; 2) Los tamaños de la población, tanto actual como potencial, son lo suficientemente bajos como para generar preocupación sobre la pérdida de heterocigosidad y endogamia; y 3) la caza ilegal alcanza al menos a una danta por año.

7.7. Conservación de los mamíferos de Monteverde

Tradicionalmente, las poblaciones de la mayoría de las áreas rurales de Costa Rica y el Neotrópico en general han dependido fuertemente de la vida silvestre como fuente de proteínas para las familias. La carne de especies como la danta, el tepezcuintle, la guatusa y los chanchos de monte era altamente apreciada en Monteverde. Actualmente, tanto la danta, como los chanchos de monte, venados, pacas y monos colorados son poco comunes en Costa Rica, aun en lugares donde existen hábitats adecuados; excepto dentro de algunos parques nacionales. Los chanchos de monte han sido exterminados en la mayor parte del país. A su vez, las poblaciones de mamíferos grandes han sido diezgadas fuera de las áreas protegidas, en la región de Monteverde. Las poblaciones de muchos mamíferos de tamaño mediano o pequeño han disminuido debido a la pérdida y fragmentación generalizadas del hábitat y a la cacería. Unas cuantas especies generalistas (zorros pelones, coyotes, zorros, pizotes, mapachines y algunos roedores) se han adaptado mejor a las perturbaciones humanas y se han multiplicado en abundancia. Sin embargo, las que son especialistas, como los hormigueros (el serafín de platanar y el oso caballo), y murciélagos (como los depredadores grandes del grupo de los filostomatinos), han sido incapaces de adaptarse a los disturbios humanos y a la fragmentación del hábitat, y son ahora extremadamente raros. Es necesario recordar que la eliminación de especies clave de mamíferos puede tener impactos de gran alcance en los ambientes boscosos. Por ejemplo, la eliminación del chanco de monte puede alterar la estructura de los bosques de Monteverde, dado que estos chanchos de monte son importantes depredadores y dispersores de semillas.

Monteverde es uno de los sitios de gran elevación mejor conocidos en América Central en términos de su mastofauna, con cerca de 120 especies documentadas. Los mastozoólogos han trabajado en la región desde la década de 1960. Se han producido casi 50 publicaciones sobre los mamíferos de Monteverde, y las colecciones de los museos albergan numerosos especímenes de la región; pero la ecología de los mamíferos de Monteverde permanece poco conocida. La rápida

destrucción de los ambientes naturales hace necesarios esfuerzos más grandes para documentar y conservar la biota de esta región.

La deforestación en Costa Rica y en toda América Central comenzó con la llegada de los primeros seres humanos (ver Timm, “Culturas prehistóricas y pobladores de Monteverde”). Las poblaciones humanas crecieron rápidamente en las últimas décadas, lo que provocó una extensa deforestación en toda América Central. Desde la década de 1960, se ha tumbado entre el 60 y 70% de los bosques de Costa Rica, lo que representa una de las tasas más altas de América Central. La tasa de deforestación en Costa Rica durante la década de 1980 tuvo un promedio de 60 000 ha por año, mientras que durante la primera parte de los años 90, el bosque desapareció a una tasa promedio de 20 000 ha por año (Ministerio del Medio Ambiente, *datos no publicados*). La población de Costa Rica crece actualmente a una tasa anual de 2,4%, lo cual significa que doblará su tamaño en menos de 30 años. Las áreas silvestres deben ser protegidas con eficiencia, deben establecerse nuevas áreas protegidas y los recursos deben ser manejados, tanto para el uso humano, como para conservar la diversidad de mamíferos en el país.

Agradecimientos Estamos muy agradecidos con los residentes de Monteverde, quienes nos permitieron trabajar en sus propiedades, y quienes guardaron animales muertos para nuestras colecciones científicas. Agradecemos especialmente a Irma Arguedas,

John y Doris Campbell, Carlos Guindon, Wilford Guindon, Miguel Leitón, Marvin Rockwell y Marcos Vargas por compartir información histórica acerca de los mamíferos. William Aspinall, como Director de la Reserva, otorgó permiso para trabajar allí.

Los curadores y encargados de las colecciones nos permitieron la revisión de especímenes en las siguientes colecciones: Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia; Museo Nacional de Costa Rica, San José; Universidad de Costa Rica, San José; Field Museum, Chicago; Los Angeles County Museum, Los Angeles; Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor y National Museum of Natural History, Washington (USA). Algunas partes de este trabajo fueron financiadas por National Geographic Society y la Organización para Estudios Tropicales. Gracias también a Nalini Nadkarni y Nat Wheelwright por su paciencia, su meticuloso trabajo editorial y la precisión de sus comentarios. Cathy Langtimm compartió con nosotros su conocimiento sobre los mamíferos de Monteverde a lo largo de años de trabajo y apreciamos profundamente la asistencia de Neal Woodman. Barb Clauson nos dio sugerencias muy constructivas sobre borradores de este manuscrito y brindó muchas fotografías. El apoyo de Meg LaVal, tanto en el campo, como con reflexiones históricas y actuales, contribuyeron mucho a nuestro entendimiento de Monteverde.

OBSERVACIONES SOBRE LOS MAMIFEROS DE MONTEVERDE

Robert M. Timm & Richard K. LaVal

En varias ocasiones se han observado nidos de zorrí (*Marmosa mexicana*) en Monteverde. Nalini Nadkarni observó uno en la parte alta del dosel (20 m), colgando de una liana, que tenía la forma de una bola grande de musgos de aproximadamente 0,5 m de diámetro. P. Heideman observó otro a unos 3 m del suelo, sobre una hoja muerta de *Cecropia*. En ambos casos había individuos solitarios dentro del nido. R. y M. LaVal encontraron nidos en racimos de

plátano en maduración. Una pareja de esta especie, mantenida en cautiverio por los autores, era capaz de matar y comer insectos grandes, y también comían variedad de frutas; construyeron un nido con hojas y ramas, y dormían enroscados uno al otro dentro del nido.

Con frecuencia se encuentran antitórnicos o topos y otras musarañas muertos a lo largo de los senderos, en hábitats donde son comunes en Monteverde. Los mamíferos carnívoros, como la

zorra gris, coyotes y pequeños felinos (incluyendo gatos domésticos), atacan frecuentemente a las musarañas; sin embargo, el depredador generalmente la descarta luego de probarla. La mayoría de los individuos en colecciones de museos fueron encontrados muertos, presumiblemente descartados por los depredadores.

R. LaVal, R. Timm y W. Alverson observaron ardillitas (*Microsciurus alfari*) alimentándose de la savia del árbol *Quararibea costaricensis* en la Reserva. Estas diminutas ardillas pueden verse a menudo colgando de sus cuatro patas del tronco de los árboles, mordisqueando la corteza. Las ardillas pelan limpiamente la corteza con sus incisivos. Luego, se alimentan de la savia exudada por los árboles. Esas áreas desnudas de corteza pueden ser extensas (0,5 x 0,5 m²), lo que representa un esfuerzo impresionante para una ardilla que mide tan sólo 125-150 mm de longitud. La eliminación de la corteza y el cambium posiblemente daña a los árboles.

En varias ocasiones se han observado monos carablanca alimentándose de bromelias. N. Nadkarni describió a estos monos destrozando con energía las bromelias, para luego consumir

los insectos hallados en la copa central. R. LaVal los ha observado mordisqueando la base de cada hoja de las bromelias, antes de descartarlas. Las marcas de los dientes se pueden observar en las hojas que dejan caer.

Un tipo de ratón que es raro en Monteverde (*Sigmodon hispidus*), conocido en inglés como Hispid Cotton Rat, fue hallado en la región por primera vez en la década de 1980. La distribución y abundancia de estos ratones en la región ameritan estudios más profundos. Las poblaciones de estos roedores fluctúan de un año al otro (en ocasiones fuertemente) en la región del medio oeste de los Estados Unidos, donde las condiciones climáticas locales tienen gran influencia sobre los tamaños poblacionales. Un fenómeno similar podría estar ocurriendo en la región de Monteverde.

El olingo (*Bassaricyon gabbii*) se alimenta frecuentemente en los comederos para colibríes de las oficinas de la Reserva, durante las horas del día. Estos animales se descuelgan de los alambres que sostienen los comederos y consumen el agua azucarada. También se observan murciélagos aprovechando estos comederos durante la noche.

RATONES CANTORES

Catherine A. Langtimm

La comunicación a larga distancia por vocalizaciones es común entre las aves, insectos, ranas y mamíferos grandes, pero relativamente rara entre los ratones y las ratas. En Monteverde existen cuatro especies de ratones cuyos llamados pueden ser escuchados por el ser humano. Si bien las funciones de estas vocalizaciones son pocas claras, los llamados y cantos son fuertes y parecen llevar información a otros individuos que están relativamente distantes del ratón que emite el llamado.

Scotinomys teguina **Alton's Brown Mouse**

Scotinomys teguina (Fig. 7.14), conocido en inglés como Alton's Brown Mouse, es un ratón pequeño (9-16 g) que chirría como una chicharra gorjea como un ave. Estos ratones forrajean en el piso, donde comen principalmente insectos; están activos durante las primeras horas de la mañana y las últimas de la tarde (Hooper and Carleton 1976, Langtimm 1992), en vez de la noche, como la mayoría de los ratones. Su chillido fue descrito primero por Hooper y Carleton (1976), quienes lo etiquetaron como un "canto", que caracterizaron como de duración y complejidad similares a los cantos de las aves e insectos. Se escuchan incluso estando en cautiverio, y son especialmente sonoros al crepúsculo. Cuando un ratón canta, se eleva sobre sus ancas en una posición bípeda,

mantiene sus patas delanteras al frente, lleva la cabeza hacia atrás con la nariz apuntando arriba y abre su boca. El sonido que emite sale de la parte de atrás de la garganta, aunque el mecanismo exacto de producción del sonido es desconocido.

El canto consiste en una serie de sonoros estallidos en rápida sucesión. Al principio, los pulsos son rápidos. A medida que el canto progresa, incrementa el volumen y se alargan tanto los pulsos como los intervalos entre pulsos, hasta un tamborileo individual claramente distinguible. El ritmo decreciente y el incremento en volumen de los pulsos dan a estos cantos una característica distintiva, que la diferencia de las vocalizaciones de otras especies. Los cantos de los individuos en Monteverde duraban entre 5,8 y 8,6 segundos, con 72-96 pulsos por canto (C. Langtimm, *datos no publicados*). Tanto la duración promedio del canto, como la media del número de pulsos por canto, varían entre poblaciones de *S. teguina* en otros sitios de América Central (Hooper y Carleton 1976). Los

sonogramas revelan que cada pulso presenta un amplio rango de frecuencias, comenzando por encima de 30 kHz y bajando hasta 14 kHz (Hooper y Carleton 1976, C. Langtimm, *datos no publicados*). En su mayor parte, el sonido se encuentra en el rango de ultrasonidos y solamente es audible al ser humano cuando entra en su campo de audición, entre 15 a 20 kHz aproximadamente.

En cautiverio, los machos cantan más frecuentemente que las hembras, lo cual sugiere que el canto podría tener una función de cuidado territorial (Hooper y Carleton 1976). Un patrón similar resultó de experimentos en los cuales se mantuvo en cautiverio un macho con una hembra (Metz 1990, C. Langtimm, *datos no publicados*). Cuando una pareja era separada, ambos individuos cantaron más frecuentemente, pero el incremento fue mayor en la hembra, lo cual sugiere que el contacto entre parejas puede ser otra importante función del canto.



Figura 7.14. *Scotinomys teguina* (Alston's Brown Mouse). Fotografía de Richard K. LaVal.

Reithrodontomys gracilis **Slender Harvest Mouse**

Reithrodontomys gracilis, conocido en inglés como Slender Harvest Mouse, es un ratón pequeño (8-14 g) que produce un silbido de tono muy alto. El llamado se escucha comúnmente en el bosque y en los pastizales al crepúsculo y después del anochecer (Uyehara 1990, C. Langtimm, *datos no publicados*). Esta especie es principalmente arborícola, y pasa una gran parte del tiempo trepando las plantas de los pastizales, en el sotobosque y las copas de los árboles del dosel (Langtimm 1992); no emite sus llamados en cautiverio fácilmente. Los sonogramas que grabé desde el sotobosque y desde el dosel (22 m sobre el suelo) muestran que la frecuencia dominante de una nota tiene un rango entre 9 y 10.5 kHz. La segunda nota sigue inmediatamente a la primera y tiene una frecuencia ligeramente menor. También es común escuchar llamados de una sola nota. La duración de un llamado completo de dos notas es de sólo 0,85 a 0,99 segundos (C. Langtimm, *datos no publicados*). La función del llamado de esta especie es desconocida.

***Reithrodontomys* sp.**

Esta especie de ratón, aún no descrita, hace llamados de una, dos o tres notas. Es mayor tamaño que *R. gracilis* (ca. 18 g), pero basándonos en la captura de dos individuos en trampas colocadas en ramas a 2-3 m sobre el suelo del bosque, parece que también es parcialmente arborícola (C. Langtimm y F. Reid, *datos no publicados*). El llamado de este ratón es similar al de *R. gracilis*, pero difiere en que la frecuencia dominante es 1 kHz más baja, y que los llamados con tres notas son más comunes, ya que para *R. gracilis* no se han escuchado llamados con más de dos notas sucesivas (C. Langtimm y F. Reid, *datos no publicados*). El llamado ha sido descrito como un sonido tipo trompeta o corneta, de timbre alto, claro y corto ("tiny, clear, high-pitched bugling sound") (Svihla 1930). La existencia de

vocalizaciones de larga distancia en otras dos especies de *Reithrodontomys* en Monteverde y la similitud en la estructura de los llamados sugiere que la comunicación auditiva de larga distancia podría ser común en este género.

Nyctomys sumichrasti **Sumichrast's Vesper Rat**

Este ratón, conocido en inglés como Sumichrast's Vesper Rat, es la especie de ratón cantor de mayor tamaño en Monteverde (38-67 g). Es una especie arborícola (Genoways y Jones 1972, Langtimm 1992) que se alimenta principalmente de frutos y semillas, y tiene actividad nocturna. Sus llamados consisten de chillidos simples, repetidos a intervalos variables. La frecuencia pico del chillido (~ 3,5 kHz) es más baja que aquella de los llamados de otras especies cantoras.

Las vocalizaciones que *N. sumichrasti* emite durante sus interacciones sociales se registraron por primera vez en cautiverio por Birkenholz y Wirtz (1965). Las vocalizaciones de larga distancia son un aspecto importante del comportamiento de esta especie (C. Langtimm, *datos no publicados*). En dos ocasiones, separadas por un mes y siempre después de la caída del sol, Escuché fuertes chillidos provenientes de las vigas del techo en extremos opuestos de la casa, donde pude ver dos *N. sumichrasti* adultos. A medida que se acercaban uno a otro, ambos individuos vocalizaban repetida y fuertemente; al encontrarse, las vocalizaciones continuaban, pero eran de volumen más suave. Uno de ellos montó sobre el otro e intentó copular. Vocalizaciones y comportamiento similar (aunque sin el intento de cópula), se observaron en el bosque, en Panamá (F. Greenwell, *com. pers.*), lo cual sugiere que los individuos de *N. sumichrasti* que viven en el ramaje y los troncos de los árboles usan las vocalizaciones para localizar y eventualmente hallar a potenciales parejas.

REPRODUCCION Y DINAMICA DE *PEROMYSCUS NUDIPES* (DEER MICE)

Stephen Anderson

Los ratones de Monteverde conocidos en inglés como Naked-footed o Deer Mouse (*Peromyscus nudipes*, familia Muridae; ver Fig. 7.6) son de gran interés ecológico, pues son los roedores más abundantes localmente y porque otras especies de este género, el cual se ha estudiado bien, son también abundantes y están ampliamente distribuidas en Norte América, lo cual invita a realizar estudios comparativos. Con el objetivo de describir la reproducción y la dinámica poblacional de esta especie, llevé a cabo un estudio de captura-marcaje-recaptura durante 18 meses (1978-1980), además de estudios en cautiverio (Anderson 1982). El estudio comprendió tres grillas de trapeo a distintas elevaciones (1540 m, 1420 m, y 1400 m), con aproximadamente 13 500 noches-trampa.

La densidad poblacional varió estacionalmente y entre sitios. Estimé densidades entre 8-22 individuos/ ha, con una densidad menor entre mayo y julio, que corresponde al inicio de la época de reproducción. La época reproductiva coincide con las lluvias (y presumiblemente con la abundancia de alimento). El porcentaje de hembras adultas visiblemente preñadas o en lactancia se redujo a cero durante la época seca (enero-marzo), subió a 100% durante el inicio de la época de lluvias (mayo-julio) y cayó en agosto; luego presentó un segundo pico entre septiembre y octubre. De forma consistente con el patrón reproductivo, el porcentaje de individuos inmaduros en la población entre septiembre y diciembre fue de 30-40%, cero entre febrero y mayo, e incrementó entre julio y agosto. La supervivencia de los juveniles nacidos en el campo hasta una edad en que se les podía capturar fue de 55-75%.

Los experimentos de encuentro en territorio neutral, junto con observaciones en un ambiente cerrado de grandes dimensiones, indican que los niveles de agresiones

manifiestas en *P. nudipes* son bajas, particularmente en las confrontaciones entre adultos y juveniles. El tamaño del ámbito de hogar estimado con base en datos de recaptura se estimó en 0,2 ha, y varió poco con el sexo, sitio, año y la estación. Entre hembras y entre machos “viejos” (i.e. residentes establecidos) se observa dispersión negativa (ámbitos de hogar sin superposición). Por el contrario, la dispersión de machos viejos en relación con hembras viejas fue positiva o al azar; mientras que fue generalmente al azar entre individuos nuevos en relación con individuos viejos u otros individuos nuevos. Estos resultados sugieren que el sistema de regulación de la densidad estaría basado en agresiones mutuas en las interacciones adulto-juvenil, tal como se reporta para algunas especies de ratones de zonas templadas.

El tamaño promedio de las camadas (de 14 camadas observadas en cautiverio) fue de $2,8 \pm 0,7$ individuos. El peso promedio de los neonatos fue de $3,6 \pm 0,4$ g. Los ratones jóvenes alcanzan el 50% del peso de un adulto en unos 35 días, y el 90% en unos 80 días desde su nacimiento; sus orejas están paradas hacia los 5,6 días y presentan pelaje dorsal a los 10,4 días, como promedio. Los incisivos inferiores salen a los 11,2 días, los superiores a los 13,9 días; las orejas se abren a los 16,5 días y los ojos a los 21 días. El destete ocurrió hacia los 25 días. Muchos juveniles, a su primera captura en el campo, pesaban entre 17-22 g, lo cual corresponde a una edad entre 25-36 días. Los individuos adultos de *P. nudipes* pesan entre 44-46 g. Estos ratones se alimentan de una variedad de plantas y animales, particularmente escarabajos, saltamontes y mariposas nocturnas. El consumo de artrópodos, estimado por análisis de heces, fue mayor al inicio de la época de lluvias y mayor para hembras reproductivas, que para machos y hembras inmaduras. Los eventos posteriores de

desarrollo tomaron más tiempo en el campo que en individuos en cautiverio, subrayando los riesgos de depender solamente de camadas en cautiverio para este tipo de estudios. El cambio de pelaje comenzó a los 55 días y culminó a los 90 días, en individuos libres; se observaron machos con testículos de tamaño maduro a los 170 días, y vaginas perforadas en hembras de 90 días; mientras que la primera concepción ocurrió a los 175 días o más. Se observó gran variabilidad en estos eventos. La mayoría de los individuos de esta población probablemente vivían entre uno y dos años. Los datos de recapturas indican que las hembras *P. nudipes* se reproducen 2-3 veces por estación, generalmente no se reproducen en la misma estación de su nacimiento, y producen un total de 2-6 camadas a lo largo de sus vidas, lo cual es bastante menor a su potencial reproductivo (Heideman y Bronson 1993).

En comparación con las especies *P. maniculatus* y *P. leucopus*, ampliamente distribuidas y bien estudiadas en zonas templadas, *P. nudipes* en Monteverde presenta mayor tamaño corporal, menor tasa de crecimiento, maduración sexual tardía y menor esfuerzo reproductivo: cuatro características que están fuertemente correlacionadas entre sí. *Peromyscus nudipes* también presenta tamaños de camada menores, y menor variabilidad en el tamaño del ámbito de hogar que las especies de

zonas templadas. En lo que concierne a estas características, los *Peromyscus* de zonas templadas y tropicales encajan en las predicciones de la teoría clásica de “selección r vs K ”.

Por el contrario, comparados con *P. maniculatus* y *P. leucopus*, los ratones de Monteverde presentan menor frecuencia reproductiva, menores niveles de agresividad y mayor dispersión del tipo al azar para individuos jóvenes. Estas observaciones son contrarias a las predicciones de la teoría r/K , la cual supone que los incrementos en competencia conducen a mayor agresión y territorialidad. De acuerdo con la teoría r/K , se esperaría que *P. nudipes* presente mayores densidades, con menores fluctuaciones, reproducción no estacional, curvas de supervivencia del tipo 1 o del tipo 2, mayor longevidad, menores proporciones de hábitats vacantes, menor variabilidad interanual y entre sitios para la densidad, mayor cociente de peso neonato/peso adulto, y mayor edad al destete. Sin embargo, las poblaciones de zonas templadas y tropicales no se pueden distinguir con base en estas características. Esto puede explicarse por el hecho de que las señales ambientales en Monteverde son estacionales (en términos de disponibilidad de alimento, precipitación y temperatura) e impredecibles; tal como lo son en las de zonas templadas.

MAMIFEROS ARBORICOLAS

Catherine A. Langtimm

Con un par de binoculares, los visitantes de la Reserva Biológica Bosque Nuboso de Monteverde pueden escudriñar las copas de los árboles y observar las diferencias que existen entre la flora y la fauna del piso, y del dosel del bosque. El cambio en composición de especies de epífitas y aves entre uno y otro estrato del bosque es enorme. La diversidad de mamíferos trepadores que habitan el bosque no es menos sorprendente. Algunas especies arborícolas, como los monos, pasan la mayor parte de su tiempo forrajeando en

los árboles, mientras que otras especies semi-arborícolas, como los pizotes, forrajean tanto en el piso, como en los árboles.

Los mamíferos de gran tamaño incluyen las especies más conspicuas y mejor conocidas de las especies trepadoras. Los monos congo, los carablanca, los monos colorado, puercoespines de cola prensil, tolomucos, pizotes, perezosos de dos dedos y varias especies de ardillas (e.g., *Sciurus granatensis*) son frecuentemente vistos por los visitantes diurnos del bosque. Al aventurarse en el

bosque durante la noche, es común ver el brillo de los ojos de micos de noche (Fig.7.15), olingos, mapachines, pizotes y una diversidad de marsupiales, desde el zorrí (*Marmosa mexicana*) hasta el zorro colorado, con ayuda de una buena linterna de cabeza. La mayoría de estas especies grandes pertenecen a géneros cuya distribución es principalmente tropical. Las mismas especies u otras similares habitan en las estaciones de investigación de zonas bajas tropicales, tales como La Selva y la Isla de Barro Colorado.

También existe una diversa comunidad de mamíferos pequeños, principalmente ratones y ratas, que forrajea en las plantas del sotobosque y el dosel. Estas especies son raramente vistas,

debido a su pequeño tamaño (10-250 g), hábitos nocturnos y naturaleza trepadora. La captura viva a distintas elevaciones en el estrato arbóreo ha revelado la existencia de ocho especies trepadoras (Cuadro 7.1). La mayoría de estas especies pertenece a géneros de neotominos-peromyscinos (familia Muridae, subfamilia Sigmodontinae), que tienen distribución principalmente en zonas templadas de Norte América (Carleton 1980). Las especies que habitan América Central son características de bosques tropicales frescos de elevada altitud.



Figura 7.15. Martilla o mico de noche (*Potos flavus*) forrajeando en la noche. Fotografía de Richard K. LaVal.

Cuadro 7.1. Ratones y ratas trepadoras que habitan el bosque nuboso de Monteverde

Species	Common name
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	Vesper Rat
<i>Tylomys watsoni</i>	Watson's Climbing Rat
<i>Otodylomys phyllotis</i>	Big-eared Climbing Rat
<i>Peromyscus nudipes</i>	Naked-footed Mouse
<i>Reithrodontomys creper</i>	Chiriquí Harvest Mouse
<i>Reithrodontomys gracilis</i>	Slender Harvest Mouse
<i>Reithrodontomys</i> sp.	Harvest Mouse (undescribed species)
<i>Oligoryzomys vegetus</i>	Pygmy Rice Mouse

La altura a la que se mueven los individuos entre los árboles en Monteverde se conoce solamente para unas pocas especies. Por ejemplo, *Nyctomys sumichrasti* y *Reithrodontomys gracilis* (conocidos en inglés como Vesper Rat y Slender Harvest Mouse, respectivamente), aparentemente forrajean en todos los estratos verticales de los bosques nubosos de sotavento (*leeward cloud forest*). Capturé ambas especies en trampas de captura viva colocadas a varias alturas, incluso a 22 m sobre el suelo, en las copas de los árboles del dosel (Langtimm 1992). Por otro lado, *Peromyscus nudipes* es semi-arborícola, y forrajea solamente a alturas menores. Nunca capturé esta especie a más de 3 m del suelo (Langtimm 1992). El resto de las especies de la Cuadro 7.1 fueron capturadas solamente entre 2-4 m sobre el piso del bosque. El trampeo en los estratos más altos del bosque, particularmente en el dosel, ha sido limitado y se requiere más esfuerzo para definir la distribución vertical de esas especies. Los estudios realizados han logrado identificar dos especies de *Reithrodontomys*, nuevas para la región. Una de ellas es nueva para la ciencia (*R. Timm, com. pers.*); la segunda (*R. gracilis*) era conocida solamente para bosques secos, deciduos, a baja altitud (Reid y Langtimm 1993). Los esfuerzos de trampeo indican que el grupo de ratones trepadores de Monteverde es diverso y abundante, pero su importancia para el ecosistema es poco conocida. Sin duda, esas especies son importantes como presa para algunos vertebrados, como lechuzas, serpientes y mamíferos como monos carablanca o tolomucos.

Los ratones también son importantes consumidores de invertebrados, plantas y hongos. La inclusión de partes vegetales en sus dietas tiene implicancias en el éxito reproductivo de las plantas. En enero de 1984, observé durante 20

minutos a un individuo de *Nyctomys sumichrasti* en la copa de una *Psychotria gracilis* (arbusto del sotobosque, de la familia Rubiaceae). A pesar de un fuerte viento del noreste, el ratón colgaba de sus patas traseras para alcanzar los frutos y usaba su cola como contrapeso para mantener el balance en la rama, mientras se sentaba sobre sus ancas y manipulaba el fruto con sus patas delanteras. Comía solamente la pulpa y descartaba las semillas y la cáscara. El ratón posiblemente participa de la dispersión de semillas en sitios alejados de la planta madre.

Los ratones arborícolas también pueden actuar como depredadores de semillas. Destruyendo el embrión y reduciendo así el establecimiento de plántulas. Un individuo de *Reithrodontomys gracilis*, mantenido en cautiverio, consumía ávidamente semillas de muérdago colectadas de las heces de aves (Sargent 1995). Si *R. gracilis* de alimenta rutinariamente de semillas de muérdago en estado silvestre, después de que estas han sido dispersadas, esta especie de ratón podría reducir significativamente el número de semillas que germinan. Según un estudio sobre *Phoradendron robustissium* en Monteverde, los depredadores arborícolas de semillas, como los roedores, pueden ser responsables del 60% de las pérdidas de semillas de muérdago dispersadas (Sargent 1995; ver Sargent, “Los matapalos y dónde crecen”).

Los ratones también se alimentan de néctar y podrían actuar como polinizadores. Lumer (1980) documentó visitas florales de ratones a *Blakea chlorantha*, una planta hemiepipífita que crece en los lugares de mayor elevación en la Reserva. La planta produce néctar solamente durante la noche, y Lumer sugiere que los ratones trepadores serían los principales polinizadores de esa planta. Si bien los ratones son comúnmente capturados en las

plantas, experimentos con tintes fluorescentes indican que la transferencia de polen ocurre solamente durante el día, cuando las flores son visitadas por aves (ver Langtimm y Unnasch, “Ratones, aves y la polinización de *Blakea chlorantha*”). Así, es necesaria más investigación sobre este sistema de polinización.

Los ratones trepadores también podrían actuar como dispersores de esporas para hongos micorrízicos (Johnson 1996). Muchas plantas tropicales requieren de una asociación simbiótica con hongos para incrementar su asimilación de

minerales en las raíces (Janos 1983). Los roedores de regiones templadas comen esporocarpos y las esporas pasan viables a las heces (Maser *et al.* 1978); y la dispersión de esporas por roedores ha sido documentada en un bosque tropical de tierras bajas (Janos *et al.* 1995). Este podría también ser el caso en los bosques nublados, lo cual tiene apoyo en los resultados de uno de los proyectos de campo de la OET, realizados en Monteverde, que halló esporas de micorrizas en las heces de cuatro especies de ratones, incluyendo el ratón arborícola *Reithrodontomys gracilis* (Bakarr 1990).

RATONES, AVES Y LA POLINIZACION DE *BLAKEA CHLORANTHA*

Catherine A. Langtimm & Robert Unnasch

Lumer (1986) documentó, por primera vez, la visita de roedores a flores de plantas neotropicales en Monteverde. Basándose en la forma inusual de las flores y la fenología de *Blakea chlorantha*, observaciones y fotografías de roedores visitando las flores y el polen hallado en los estómagos de los roedores, ella propuso que la planta habría desarrollado adaptaciones específicas para la polinización por roedores trepadores nocturnos, y que los roedores eran los polinizadores principales de esa especie de planta (ver Lumer, “Biología reproductiva de *Blakea* y *Topobea* (Melastomataceae)”).

La polinización por mamíferos no voladores es relativamente rara en el hemisferio occidental. Si bien se han documentado visitas florales por primates (Janson *et al.* 1981), marsupiales (Steiner 1981, Janson *et al.* 1981) y prociónidos (Janson *et al.* 1981) para el Neotrópico, ningún estudio ha demostrado polinización exitosa. Para documentar con certeza la polinización, es necesario obtener datos de transferencia de polen y subsecuente maduración de las semillas como resultado exclusivo de visitas por el potencial polinizador. En ese sentido, nosotros profundizamos el estudio iniciado por Lumer, examinando la transferencia de polen por ratones nocturnos y por aves, el otro grupo de animales que observamos visitando las flores durante el día.

Para documentar la carga de polen en los visitantes florales, capturamos roedores y aves en las flores y les limpiamos suavemente la garganta y la cara con cinta celofán, para coleccionar el polen. El polen fue colocado en un portaobjetos y examinado con un microscopio compuesto para distinguir el polen de *Blakea*. Para capturar los roedores, amarramos trampas de captura viva tipo Sherman a ramas de dos *B. chlorantha* que estaban en floración (a 1-2.5m de altura). Para eliminar la posibilidad de que los ratones se lamieran el polen mientras estaban en la trampa, pasamos una noche entera revisando las trampas cada hora y tomando las muestras de polen. Para la captura de aves, instalamos redes de niebla adyacentes a las plantas con flores.

Con el fin de evaluar la transferencia de polen, utilizamos la técnica de tinción fluorescente. Aplicamos una pasta de polvo fluorescente y agua a las anteras de flores abiertas de *Blakea* que estaban produciendo polen. La pasta se seca como una frágil costra que fácilmente rompen los visitantes florales, pero no el viento. El polvo se adhiere fácilmente al visitante y se transfiere a otras flores, si el visitante hace contacto con el estigma pegajoso. El tinte sobre las flores se detecta con facilidad bajo un microscopio de disección iluminado con luz ultravioleta. Buscamos pruebas de transferencia nocturna de polen durante ocho noches, aplicando el polvo a

12 flores cada noche y colectando flores abiertas sin el tratamiento del polvo en la madrugada siguiente. Para evaluar la transferencia diurna de polen, realizamos tratamientos similares por cuatro días, pero aplicando el tinte en la madrugada y colectando las flores al crepúsculo.

Durante nueve noches de trapeo alrededor de las copas de *B. chlorantha*, capturamos cuatro especies de roedores: *Tylomys watsoni* (conocido en inglés como Watson's Climbing Rat; $n = 1$); *Peromyscus nudipes* (Naked-footed Mouse; $n = 1$); *Oligoryzomys* sp. (Pygmy Rice Mouse; $n = 2$) y *Reithrodontomys creper* (Chiriquí Harvest Mouse; $n = 1$). Se depositaron especímenes testigo en la colección de mamíferos del *National Museum of Natural History* de los EE.UU. Los cinco individuos fueron atrapados un total de 15 veces en las copas de los arbustos. No detectamos polen de *Blakea* en ninguna de las muestras de esos individuos, ni hallamos el polvo fluorescente en las flores durante los experimentos nocturnos con el tinte. Sin embargo, el 13% de las flores colectadas durante los experimentos diurnos tenían el polvo adherido a los estigmas y la corola de las flores, indicando que el polen había sido transferido de una flor a otra durante las horas del día.

Durante seis horas de observaciones diurnas, obtuvimos 12 avistamientos de cuatro especies de aves alimentándose en las flores de *Blakea*. Aparentemente, las aves estaban alimentándose del néctar sobrante de la noche anterior. Había dos especies de tangaras: *Chlorospingus pileatus*

(Sooty-capped Bush-Tanager) y *C. ophthalmicus* (Common Bush-Tanager), además de dos especies de colibríes: *Lampornis calolaema* (Purple-throated Mountain-gem) y *Campylopterus hemileucurus* (Violet Sabrewing). Observamos un macho de *L. calolaema* defendiendo un individuo grande de *Blakea* en flor. También capturamos tres de estas especies en redes de niebla en dos ocasiones, y encontramos grandes cantidades de polen de *Blakea* en las muestras tomadas de sus gargantas con la cinta de celofán.

Los resultados de nuestros experimentos no confirmaron la transferencia de polen por ratones trepadores, pero sí por aves que visitan las flores de *B. chlorantha* y logran transferir polen de una flor a otra. Todavía faltan los experimentos que documenten si la transferencia de polen por esos visitantes resulta en producción de semillas maduras. Los estudios hasta ahora se han centrado en plantas accesibles a los investigadores desde el suelo. Sin embargo, muchas plantas habitan el dosel medio y alto del bosque. Langtimm (1992) documentó la estratificación vertical de los ensambles de roedores en las zonas de menor elevación de Monteverde, pero el ensamble en los sitios a elevaciones donde está *B. chlorantha* es completamente diferente. Carecemos de información sobre la ecología, comportamiento y estratificación vertical de los ratones de esos bosques a mayores elevaciones. Estas interacciones serán un campo muy fértil para futuras investigaciones por parte de botánicos y zoólogos en Monteverde.

TAPIR O DANTA

Robert O. Lawton

Los tapiroideos ancestrales estaban ampliamente distribuidos en los vastos bosques de hoja ancha que cubrían Norteamérica y Eurasia, en el Terciario temprano. Hacia mediados del Eoceno, ca. 55 millones de años atrás, se separaron los linajes que dieron origen a los rinocerontes y tapires; y hacia el Oligoceno, los tapires se establecieron como un grupo diverso de ramoneadores (Simpson 1945). La historia más

reciente no ha tratado a los tapires tan bien. Para finales del Plioceno, la reducción de los bosques de hoja ancha del hemisferio norte dejó al tapir restringido al oriente de Norteamérica y sureste de Asia. Con la apertura del istmo de América Central, hace unos 3 millones de años, los tapires colonizaron Sudamérica (Marshall *et al.* 1982), pero las extinciones de la megafauna asociadas a la invasión del Nuevo Mundo por los humanos

hace unos 12.000 años, llevaron al tapir a la extinción en el este de Norteamérica (Martin 1973). Los tapires persisten en los bosques tropicales de América Central y del Sur (Martin 1973), aunque las tres especies neotropicales están actualmente amenazadas por la cacería (Janzen 1983, Bodmer 1988).

El tapir es un animal de gran tamaño (los adultos pesan 150-300 kg), tímido y escurridizo en los lugares donde es cazado, pero tolera observadores no amenazantes en áreas protegidas (Terwilliger 1978). Los tapires ramonean en una amplia, pero selecta variedad de plantas del sotobosque y pueden erguirse en sus patas traseras y alargar sus flexibles proboscis para alcanzar el forraje preferido (Terwilliger 1978, Janzen 1982). Poco se conoce sobre sus densidades poblacionales y sus patrones de uso del hábitat. Viven en grupos pequeños y poco definidos, los individuos forrajean y duermen solos, pero se encuentran con frecuencia en los arroyos, pozas y lugares de alimentación preferidos. El bosque de tierras bajas en la isla de Barro Colorado alberga 0,5 tapires/km (Terwilliger 1978).

Sin lugar a dudas, la danta (*Tapirus bairdii*) rondaba por las laderas de la Cordillera de Tilarán en el pasado reciente. La gente de Guacimal cazaba dantas durante los años 30, en lo que actualmente son las comunidades de Cerro Plano y Monteverde (F. Arguedas, *com. pers.*). La cacería y la destrucción del hábitat han restringido a la danta a las zonas menos accesibles de la Cordillera, que son los bosques nublados de las cimas y las accidentadas laderas de la región del Caribe. Wolf Guindon y mi persona establecimos un circuito de monitoreo de dantas en 1987 y 1988, alrededor de una gran concavidad, sobre la cresta de la Cordillera, cubriendo una superficie de unos 3 km². La concavidad está rodeada hacia el oeste por los cerros Amigo y Roble, hacia el norte por Cerro Frío y hacia el este por la caída hacia el valle de Peñas Blancas; era un área donde las dantas eran muy conspicuas. A juzgar por los patrones de los senderos y huellas, parece que entre 4 y 7 dantas, incluyendo una madre y un juvenil de mediana edad, estaban usando la zona de estudio. Las dantas parecían concentrar el forrajeo en áreas de menores pendientes, lejos de las zonas más enmarañadas del área pantanosa hacia el centro de la concavidad.

Lo poco que conocemos del forrajeo de la danta en la Cordillera de Tilarán proviene de la interpretación de indicios de ramoneo a lo largo de las sendas de las dantas. Suponemos que las señales recientes de ramoneo eran hechas por danta, puesto que se veían huellas frescas de dicha especie, pero no de venados ni chanchos de monte. Con base en este tipo de evidencia, podemos decir que las dantas se alimentan de una amplia variedad de plantas del sotobosque, incluyendo pequeños arbustos de la familia Acanthaceae (especies de *Hansteinia*, *Justicia*, *Razisea* y *Poikilacanthus*), especies leñosas y herbáceas de Rubiaceae, palmeras, bambúes y brinzales de árboles. Estas observaciones concuerdan con otros reportes (Janzen 1982), pero dan poca perspectiva sobre cómo influyen la estructura y composición de la vegetación, en la selección de alimento y uso de hábitat por parte de las dantas, o cómo las dantas influyen sobre la vegetación.

Las sendas bien marcadas de las dantas descienden de las partes altas de las colinas, atraviesan los arroyos y rodean una serie de pozas en Quebrada Danta, que aparentemente usan para bañarse y defecar. Las dantas dejaron el área de estudio con la primera tormenta fuerte de diciembre; al parecer descendieron por una senda bien marcada hacia el Valle de Peñas Blancas, y no regresaron hasta el final de la época seca. Los viajes de reconocimiento por toda la Cordillera realizados por Guindon sugieren que la actividad de las dantas en las montañas se concentra en un número limitado (diez o algo así) de sitios favoritos. Esos sitios se hallan mayormente sobre los 1500 m s.n.m. a lo largo de la cresta de la Cordillera, en áreas de menor relieve, tales como la parte alta del sector de Brillante (Brillante saddle), y por debajo de los 1200 m s.n.m. en los flancos de los valles mayores. Las laderas empinadas y marcadas por los deslizamientos de tierra que se hallan en medio se hallan cruzadas por sendas de danta bien marcadas, que siguen estrechas crestas en las colinas, pero no parecen ser usadas para forrajear.

La conservación de la danta en la Cordillera debe ser una prioridad. Siendo un ramoneador principal, las dantas deben influir en la regeneración y composición del bosque (Janzen 1983). Como presa, pueden influir en la abundancia y actividad de los pocos jaguares que

quedan en la región. Es necesario contar con mejores estimaciones de tamaño poblacional y tener una mejor figura de los patrones de uso del hábitat. Las estimaciones de capacidad de carga para la Cordillera rondan los 100 individuos (C. Guindon, *datos no publicados*). Para evitar las consecuencias potencialmente deletéreas de la endogamia, se requieren al menos 200 dantas para los siguientes siglos. Desde una perspectiva más

optimista, las dantas están criando juveniles en la Cordillera y al parecer están retornando a las áreas de donde habían sido exterminadas por la cacería temprana. Dado que un pequeño grupo ha sobrevivido por más de 60 años en la Isla de Barro Colorado, es posible que la danta pueda persistir en Monteverde, a pesar del actual tamaño limitado de su población.

Referencias

- Anderson, S. D. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. Ph.D. Dissertation. University of Southern California, Los Angeles, California, USA.
- Ashe, J. S. y M. Timm. 1987a. Predation by and activity patterns of 'parasitic' beetles of the genus *Amblyopinus* (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Zoology (London)* **212**:429-437.
- Ashe, J. S. y R. M. Timm. 1987b. Probable mutualistic association between staphylinid beetles (*Amblyopinus*) and their rodent hosts. *Journal of Tropical Ecology* **3**:177-181.
- Ashe, J. S. y R. M. Timm. 1995. Systematics, distribution, and host specificity of *Amblyopinus* Solsky 1875 (Coleoptera: Staphylinidae) in Mexico and Central America. *Tropical Zoology* **8**:373-399.
- Bakarr, M. J. 1990. Rodents as dispersers of VA mycorrhizal fungus (VAMF) spores: evidence from a Costa Rican highland forest. Páginas 233-237 *en* B. Loiselle, editor. OTS 90-1 Tropical Biology: an ecological approach. Organization for Tropical Studies, Durham, North Carolina, USA.
- Birkenholz, D. E. y W. O. Wirtz II. 1965. Laboratory observations of the vesper rat. *Journal of Mammalogy* **46**:181-189.
- Bodmer, R. E. 1988. Ungulate management and conservation in the Peruvian Amazon. *Biological Conservation* **45**:303-310.
- Bronson, F. H. y P. D. Heideman. 1994. Seasonal regulation of reproduction in mammals. Páginas 541-583 *en* E. Knobil y J. D. Neill, eds. *The physiology of reproduction*. 2nd ed. Raven Press, Ltd., New York, New York, USA.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* **157**:1-146.
- Carleton, M. D., E. T. Hooper, y J. Honacki. 1975. Karyotypes and accessory reproductive glands in the rodent genus *Scotinomys*. *Journal of Mammalogy* **56**:916-921.
- Carleton, M. D. G. G. Musser. 1995. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae): definition and distribution of *Oligoryzomys vegetus* (Bangs, 1902). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **108**:338-369.
- Choate, J. R. 1970. Systematics and zoogeography of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. University of Kansas Publications, Museum of Natural History **19**:195-317.
- Dinerstein, E. 1983. Reproductive ecology of fruit bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Ph.D. Dissertation. University of Washington, Seattle, Washington, USA.
- _____. 1985. First records of *Lasiurus castaneus* and *Antrozous dubiaquercus* from Costa Rica. *Journal of Mammalogy* **66**:411-412.
- _____. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* **18**:307-318.
- Fishkind, A. S., y R. W. Sussman. 1987. Preliminary survey of the primates of the Zona Protectora and La Selva Biological Station, northeast Costa Rica. *Primate Conservation* **8**:63-66.
- Gardner, A. L. 1973. The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. Special Publications, The Museum, Texas Tech University, **4**:1-8.
- Genoways, H. H., y J. K. Jones, Jr. 1972. Variation and ecology in a local population of the vesper mouse (*Nyctomys sumichrasti*). *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University* **3**:1-22.
- Hafner, M. S., y D. J. Hafner. 1987. Geographic distribution of two Costa Rican species of *Orthogeomys*, with comments on dorsal pelage markings in the Geomyidae. *The Southwestern Naturalist* **32**:5-11.
- Hayes, M., R. LaVal, C. Langtimm, y F. Reid. 1989. The mammals of Monteverde (Mamíferos de Monteverde): an annotated check list of the mammals of Monteverde. Tropical Science Center, Monteverde, Costa Rica.
- Heideman, P. D., y F. H. Bronson. 1992. A pseudoseasonal reproductive strategy in a tropical rodent, *Peromyscus nudipes*. *Journal of Reproductive Fertility* **95**:57-67.
- Heideman, P. D., y F. H. Bronson. 1993. Potential and realized reproduction in a tropical population of *Peromyscus* (Rodentia). *Journal of Mammalogy* **74**:261-269.

- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Hill, R. W., y E. T. Hooper. 1971. Temperature regulation in mice of the genus *Scotinomys*. *Journal of Mammalogy* **52**:806-816.
- Hooper, E. T. 1968. Habitats and food of amphibious mice of the genus *Rheomys*. *Journal of Mammalogy* **49**:550-553.
- _____. 1972. A synopsis of the rodent genus *Scotinomys*. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan **665**:1-32.
- _____. 1975. Orbital region and size of eye in species of *Scotinomys* (Rodentia). *Journal of Mammalogy* **56**:667-671.
- Hooper, E. T., y M. D. Carleton. 1976. Reproduction, growth and development in two contiguously allopatric rodent species, genus *Scotinomys*. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan **151**:1-52.
- Huckaby, D. G. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* group (Mammalia: Rodentia: Muroidea). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* **326**:1-24.
- Janos, D. P. 1983. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Páginas 340-345 en D. H. Janzen, editor. Costa Rican natural history. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Janos, D. P., C. T. Sahley, y L. H. Emmons. 1995. Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. *Ecology* **76**:1852-1858.
- Janson, C. H., J. Terborgh, y L. H. Emmons. 1981. Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazonian forest. *Biotropica* **13**(Supplement):1-6.
- Janzen, D. H. 1982. Wild plant acceptability to a captive Costa Rican Baird's tapir. *Brenesia* **19/20**:99-128.
- _____. editor. 1983a. Costa Rican natural history. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- _____. 1983b. *Tapirus bairdii*. Páginas 496-497 en D. H. Janzen, editor. Costa Rican natural history. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Johnson, C. N. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* **11**(12):503-507.
- Langtimm, C. A. 1992. Specialization for vertical habitats within a cloud forest community of mice. Ph.D. Dissertation. University of Florida, Gainesville, Florida, USA.
- LaVal, R. K. 1973. A revision of the neotropical bats of the genus *Myotis*. Natural History Museum, Los Angeles County, *Science Bulletin* **15**:1-54.
- _____. 1977. Notes on some Costa Rican bats. *Brenesia* **10/11**:77-83.
- LaVal, R. K., y H. S. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas **69**:1-28.
- Lawton, M. F., y R. O. Lawton. 1980. Nest-site selection in the Brown Jay. *Auk* **97**:631-633.
- Lumer, C. 1980. Rodent pollination of *Blakea* (Melastomataceae) in a Costa Rican cloud forest. *Brittonia* **32**:512-517.
- _____. 1983. *Blakea* (San Miguel). Páginas 194-195 en D. H. Janzen, editor. Costa Rican natural history. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Lumer, C., y R. D. Schoer. 1986. Pollination of *Blakea austin-smithii* and *B. penduliflora* (Melastomataceae) by small rodents in Costa Rica. *Biotropica* **18**:363-364.
- Marshall, L. G., S. D. Webb, J. J. Sepkoski, y D. M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science* **215**:1351-1357.
- Martin, P. 1973. The discovery of America. *Science* **179**:969-975.
- Maser, C., J. M. Trappe, y R. A. Nussbaum. 1978. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* **59**:799-809.
- McPherson, A. B. 1985. A biogeographical analysis of factors influencing the distribution of Costa Rican rodents. *Brenesia* **23**:97-273.
- _____. 1986. The biogeography of Costa Rican rodents: an ecological, geological, and evolutionary approach. *Brenesia* **25/26**:229-244.
- Metz, E. 1990. Song communication in the mouse, *Scotinomys teguina*. Páginas 256-258 en B. Loiselle y G. Mora, editores. OTS 90-1 Tropical Biology: an ecological approach. Organization for Tropical Studies, Durham, North Carolina, USA.
- Monge-Nájera, J., y B. Morera Brenes. 1987. Why is the coyote (*Canis latrans*) expanding its range? A critique of the deforestation hypothesis. *Revista de Biología Tropical* **35**:169-171.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, New York, USA.
- Reid, F. A., y C. A. Langtimm. 1993. Distributional and natural history notes for selected mammals from Costa Rica. *The Southwestern Naturalist* **38**:299-302.
- Rogers, D. S. 1989. Evolutionary implications of the chromosomal variation among spiny pocket mice, genus *Heteromys* (Order Rodentia). *The Southwestern Naturalist* **34**:85-100.
- _____. 1990. Genic evolution, historical biogeography, and systematic relationships among spiny pocket mice (subfamily Heteromyidae). *Journal of Mammalogy* **71**:668-685.
- Sargent, S. 1995. Seed fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. *Functional Ecology* **9**:197-204.
- Simpson, G. G. 1945. *Notes on Pleistocene and recent tapirs*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **86**:37-81.
- Starrett, A., y R. S. Casebeer. 1968. Records of bats from Costa Rica. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History* **148**:1-21.
- Steiner, K. E. 1981. *Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**:505-513.

- Steppan, S. J. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana: Zoology (New Series)* **80**:1-112.
- Stiles, F. G. 1988. Altitudinal movements of birds on the Caribbean slope of Costa Rica: implications for conservation. Páginas 243-258 en F. Almeda y C. M. Pringle, editores. *Tropical rainforests: diversity and conservation*. California Academy of Sciences and American Association for the Advancement of Science, San Francisco, California, USA.
- Stoner, K. E. 1993. Habitat preferences, foraging patterns, intestinal parasitic infections, and diseases in mantled howler monkeys, *Alouatta palliata*, in a northeastern Costa Rican rainforest. Ph.D. Dissertation. University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA.
- Svihla, R. D. 1930. Notes of the golden harvest mouse. *Journal of Mammalogy* **11**:53-54.
- Terwilliger, V. J. 1978. Natural history of Baird's Tapir on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Biotropica* **10**:211-220.
- Timm, R. M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. Páginas 187-212 en B. D. Patterson y R. M. Timm, editores. *Studies in neotropical mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz*. *Fieldiana: Zoology (New Series)* **39**:1-506.
- _____. 1994. The mammal fauna. Páginas 229-237 y 394-398 en L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, y G. S. Hartshorn, editores. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Timm, R. M., y J. S. Ashe. 1988. The mystery of the gracious hosts. *Natural History* **9/88**:6-10.
- Timm, R. M., y B. L. Clauson. 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., y R. K. LaVal. 1998. A field key to the bats of Costa Rica. Occasional Publication Series, University of Kansas, Center of Latin American Studies, Lawrence, Kansas, USA.
- Timm, R. M., D. E. Wilson, B. L. Clauson, R. K. LaVal, y C. S. Vaughan. 1989. Mammals of the La Selva-Braulio Carrillo complex, Costa Rica. *North American Fauna* **75**:1-162.
- Uyehara, J. C. 1990. Acoustic survey of the two-note tooter (*Reithrodontomys gracilis*) at Veracruz. Páginas 297-301 en B. Loiselle y G. Mora, editores. OTS 90-1 Tropical Biology: an ecological approach. Organization for Tropical Studies, Durham, North Carolina, USA.
- Vaughan, C. 1983. Coyote range expansion in Costa Rica and Panama. *Brenesia* **21**:27-32.
- Vaughan, C., y M. A. Rodríguez, editores. 1994. *Ecología y manejo del venado cola blanca en México y Costa Rica*. Serie Conservación Biológica y Desarrollo Sostenible, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, No. 2. 1-455.
- Voss, R. S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **188**:259-493.
- Wheelwright, N. T. 1983. Fruits and the ecology of Resplendent Quetzals. *Auk* **100**:286-301.
- Wilson, D. E. 1983. Checklist of mammals. Páginas 443-447 en D. H. Janzen, editor. *Costa Rican natural history*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Woodman, N. 1992. Biogeographical and evolutionary relationships among Central American small-eared shrews of the genus *Cryptotis* (Mammalia: Insectivora: Soricidae). Ph.D. Dissertation. University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA.
- Woodman, N. y R. M. Timm. 1993. Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. *Fieldiana: Zoology (New Series)* **74**:1-30.
- Wozencraft, W. C. 1993. Order Carnivora. Páginas 279-348 en D. E. Wilson y D. M. Reeder, editores. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 2da ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Young, B. E. 1996. An experimental analysis of small clutch size in tropical House Wrens. *Ecology* **77**:472-488.

7

Mamíferos de Monteverde—actualización 2014

Robert M. Timm y Richard K. LaVal

Los mastozoólogos actualmente reconocen casi 5750 especies de mamíferos recientes en todo el mundo y el número de nuevas especies reconocidas ha aumentado dramáticamente en las últimas décadas. Se estima que se podrían contabilizar hasta 7500 especies cuando se hayan completado estudios adicionales. Este aumento en el número de especies de mamíferos conocidas es el resultado de nuevos y emocionantes descubrimientos en el campo, así como de estudios adicionales de especímenes científicos que se albergan en los museos. Utilizando nuevas técnicas, incluyendo las secuencias de ADN, así como los estudios morfológicos tradicionales, los científicos están llevando a cabo revisiones taxonómicas que aumentan de manera significativa nuestra comprensión de la diversidad de los mamíferos y las relaciones entre las especies.

Tenemos la suerte de que varios biólogos han trabajado en Monteverde desde inicios de la década de 1960, por lo que existe considerable información y material *voucher* o muestra disponibles para estudio. Uno de los resultados de estos estudios, sin embargo, es que cada año

se propone una serie de cambios de nombre. Estos reflejan mejor las relaciones entre las especies; sin embargo, una desconcertante variedad de nuevos nombres a menudo hace que sea difícil entender lo que está sucediendo cuando los autores se refieren a un animal, para el que existe más de un nombre, a veces rodeado de controversia. Un nombre científico asociado con una especie es una hipótesis. Finalmente, el uso de estos nuevos nombres en publicaciones científicas dará lugar a su aceptación (o refinamiento, en algunos casos). Mientras tanto, nos corresponde a nosotros como autores tomar las decisiones, a veces difíciles, sobre si utilizar o no los nuevos nombres en nuestras publicaciones. Estas decisiones se basan en nuestra experiencia y la mejor información actualmente disponible para nosotros. Muchos de los cambios de nombre que ofrecemos en la versión actualizada del 2014 de la lista de mamíferos de Monteverde (Apéndice 11; Apéndice 12, en inglés, disponible en 2015) aparecen en las revisiones sistemáticas especializadas. Para ayudarles a los investigadores interesados en los mamíferos de

Monteverde, ofrecemos el nuevo nombre, así como una nota al pie de página con el antiguo nombre.

Sólo una especie de mamífero, una musaraña del género *Cryptotis*, parece ser endémica de Monteverde. Sin embargo, hay observaciones interesantes que sugieren que una o más especies de roedores endémicos pueden ser encontradas en el bosque nuboso (LaVal, *com. pers.*).

Los investigadores que deseen hacer comparaciones entre regiones, hábitats o elevaciones deben utilizar ya sea las versiones en español o inglés actualizadas de nuestra lista de las especies de mamíferos de Monteverde (Apéndice 11 y 12), porque desde el año 2000 se ha hecho un número significativo de cambios. Estos cambios son debidos en parte a una comprensión más refinada de las distribuciones y relaciones sistemáticas de los mamíferos, y en parte a los cambios climáticos. Debido a que seis zonas de vida están representadas en las listas de especies actualizadas, se deben hacer comparaciones para cada zona sin considerar toda la lista como representativa de Monteverde. Las comparaciones se hacen mejor con hábitats específicos (zonas de vida) dentro de toda la extensión de Monteverde.

El uso extenso de LaVal (*en prensa*) del sistema de detección Anabat ha agregado una serie de especies de murciélagos nuevas a las distintas zonas de vida que no habían sido detectadas mediante redes de niebla. Esto ha sucedido especialmente con respecto a los murciélagos de las familias Emballonuridae, Vespertilionidae y Molossidae.

En general se está de acuerdo en que las zonas de vida son áreas en las que hay notable similitud entre la flora y la fauna a lo largo de la zona definida, las cuales se definen a menudo por las especies de aves y plantas que se dan allí, ya que se observan con facilidad, especialmente

en Monteverde. En las laderas de las montañas, los límites altitudinales altos y bajos pueden ayudar a definir las zonas, pero en general se está de acuerdo ahora en que cualquier límite entre dos zonas adyacentes es poco definido y es flexible con el tiempo. Cuando el cambio climático conduce a condiciones más cálidas (o más frías o secas), estos límites altitudinales pueden moverse hacia arriba o hacia abajo debido a que los organismos tratan de permanecer dentro de los límites de temperatura y humedad a los que están adaptados. Por lo tanto, un murciélago, por ejemplo, originalmente restringido a la zona 1 de Monteverde, podría pasar a la zona 2, en condiciones de calentamiento (ver LaVal 2004). Para definir zonas de vida en Monteverde se utilizaron originalmente plantas y aves, mientras que la mayoría de las especies de mamíferos se distribuye a través de dos o más zonas de vida (ver Timm y Laval 2000).

Tres capítulos relacionados se incluyen aquí (Apéndices 10, 11 y 12). El primero (Timm y LaVal 2014) es una traducción al español del Apéndice 10 original del libro Monteverde. El segundo y tercero (LaVal y Timm, 2014a, b) son versiones en español e inglés actualizadas de la lista original de los mamíferos de Monteverde y su distribución y abundancia. En las versiones del 2014, ofrecemos breves comentarios que explican los cambios taxonómicos que han ocurrido desde que la lista original fue publicada en el 2000. Como puede observarse, se proporcionan detalles adicionales al pie del apéndice original (Timm y LaVal, 2000; Timm y LaVal, 2014). En las referencias al final incluimos las publicaciones basadas en el estudio de los mamíferos en Monteverde desde nuestra lista del 2000, así como las referencias que citamos en la preparación de estas versiones actualizadas.

Referencias

Anderson, R. P. y R. M. Timm. 2006. A new montane species of spiny pocket mouse (Rodentia: Heteromyidae: *Heteromys*) from northwestern Costa Rica. *American Museum Novitates*, 3509:1–38. [pdf: <http://hdl.handle.net/1808/4468>]

Chinchilla, F. A. 2009. Seed predation by mammals in forest fragments in Monteverde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57:865–877.

Durden, L. A. y R. M. Timm. 2001. *Hoplopleura janzeni* n. sp. (Phthiraptera: Anoplura), a new sucking louse from a Central American swimming mouse. *Journal of Parasitology*, 87:1409–1413. [pdf: <http://hdl.handle.net/1808/4494>]

- Haber, W. A. 2000. Plants and vegetation. Páginas 39-94 en N. M. Nadkarni y N. T. Wheelwright, editores. Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest. Oxford University Press, New York.
- Holdridge, L. R. 1967. Life Zone Ecology. Revised edition. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- LaVal, R. K. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy*, 85:237–244.
- LaVal, R. K., R. O. Lawton, y R. M. Timm. 2014. The effect of environmental variables on nightly activity patterns of insectivorous bats monitored over ten years in a tropical premontane forest, Costa Rica. KU ScholarWorks.
- LaVal, R. K. y Rodríguez-H, B. 2002. Murciélagos de Costa Rica/Bats. Editorial INBio, San José, Costa Rica, 320 pp.
- LaVal, R. K. y R. M. Timm. 2014a. Mamíferos de Monteverde—2014. Apéndice 11 en N. T. Wheelwright y N. M. Nadkarni, editores. Monteverde: ecología y conservación de un bosque nuboso tropical. Bowdoin Scholars' Bookshelf Book 3. [<http://digitalcommons.bowdoin.edu/scholars-bookshelf/3/>]
- LaVal, R. K. and R. M. Timm. 2014b. Mammals of Monteverde—2014. Apéndice 12 en N. M. Nadkarni y N. T. Wheelwright, editores. Monteverde: ecología y conservación de un bosque nuboso tropical. Bowdoin Scholars' Bookshelf Book 3. [<http://digitalcommons.bowdoin.edu/scholars-bookshelf/3/>]
- McCain, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31:19–31.
- McCain, C. M. 2006. Do elevational range size, abundance, and body size patterns mirror those documented for geographic ranges? A case study using Costa Rican rodents. *Evolutionary Ecology Research*, 8:435–454.
- McCain, C. M., R. M. Timm, y M. Weksler. 2007. Redescription of the enigmatic long-tailed rat *Sigmodontomys aphantus* (Cricetidae: Sigmodontinae) with comments on taxonomy and natural history. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 120:117–136. [pdf: <http://hdl.handle.net/1808/4462>]
- Mehrkens, L. R., L. A. Shender, M. J. Yabsley, B. C. Shock, F. A. Chinchilla, J. Suarez, y K. V. K. Gilardi. 2013. White-nosed coatis (*Nasua narica*) are a potential reservoir of *Trypanosoma cruzi* and other potentially zoonotic pathogens in Monteverde, Costa Rica. *Journal of Wildlife Diseases*, 49:1014–1018.
- Muchhala, N. 2003. Exploring the boundary between pollination syndromes: Bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae). *Oecologia*, 134:373–380.
- Pine, R. H., R. M. Timm, y M. Weksler. 2012. A newly recognized clade of trans-Andean *Oryzomyini* (Rodentia: Cricetidae), with description of a new genus. *Journal of Mammalogy*, 93:851–870. [pdf: <http://hdl.handle.net/1808/9974>]
- Rodríguez-Herrera, B., R. Medellín, y R. M. Timm. 2007. Murciélagos Neotropicales que acampan en hojas: Neotropical tent-roosting Bats. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, 178 pp. [<http://hdl.handle.net/1808/13705>]
- Romero, A. y R. M. Timm. 2013. Reproductive strategies and natural history of the arboreal, Neotropical vesper mouse, *Nyctomys sumichrasti*. *Mammalia*, 77(4):363–370. [pdf: <http://hdl.handle.net/1808/12441>]
- Rossi, R. V., R. S. Voss, y D. P. Lunde. 2010. A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa*. Part 1, The species in Tate's 'mexicana' and 'mitis' sections and other closely related forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 334:1–83.
- Timm, R. M. y R. K. LaVal. 2000. Mammals. Páginas 223-244 en N. M. Nadkarni y N. T. Wheelwright, editores. Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest. Oxford University Press, New York.
- Timm, R. M. y R. K. LaVal. 2000. Observations on Monteverde's mammals. Páginas 235–236 en N. M. Nadkarni y N. T. Wheelwright, editores. Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest. Oxford University Press, New York.
- Timm, R. M. y R. K. LaVal. 2000. Appendix 10. Mammals of Monteverde. Páginas 553–560 en N. M. Nadkarni y N. T. Wheelwright, editores. Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest. Oxford University Press, New York.
- Timm, R. M. y C. Vriesendorp. 2003. Observations on feeding behavior in the vesper mouse, *Nyctomys sumichrasti*. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 68:126–128. [pdf: <http://hdl.handle.net/1808/4482>]
- Wenny, D. G. 1999. Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 15:481–496.

December 2014

Robert M. Timm
University of Kansas
Lawrence, Kansas USA

Richard K. LaVal
The Bat Jungle
Monteverde, Costa Rica