

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT EN LA CARGA DE  
ECTOPARÁSITOS SOBRE MURCIÉLAGOS (CHIROPTERA:  
PHYLLOSTOMIDAE, CAROLLIINAE) EN UN BOSQUE PREMONTANO, SAN  
RAMÓN, COSTA RICA.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios  
de Posgrado en Desarrollo Sostenible, para optar por el grado de Maestría  
Académica en Desarrollo Sostenible con énfasis en la Conservación de los  
Recursos Biológicos

DANIEL ZAMORA MEJÍAS

Ciudad Universitaria Carlos Monge Alfaro, Costa Rica

2009

## **Dedicatoria**

Quiero dedicar este trabajo a mi padre Francisco Zamora Guillen y a la memoria de mi madre Elvia Mejías Gamboa. A mi madre quien en vida me dio la gran oportunidad de aprender haciendo y del valor del compromiso con sus propias metas y anhelos, su memoria vive por siempre en mí y mis hermanos como la mejor madre que ha existido, siempre agradeceré a la vida por darme la oportunidad de compartir con ella los años que fue posible.

A mi padre le debo entre otras muchas cosas no solo el apoyo en las épocas de bonanza y en las mayores crisis, si no también impulso intelectual y la inspiración para mantener el deseo de aprender y crecer intelectualmente a pesar de las dificultades. Su ejemplo a través de los años ha sido lo que acrecienta mi deseo de continuar. A ambos mi eterno agradecimiento por haberme dado la vida, por su trabajo, ejemplo y esfuerzo constante.

## **Agradecimientos**

Quiero agradecer a mi comité en general por su gran aporte antes y durante el desarrollo de esta investigación. A Paul, mi tutor por todos estos años de enseñanza y apoyo en muchos ámbitos de mi vida. A Bernal, no solo por sus aportes a esta tesis, también por su confianza y el impulso intelectual que le ha dado a mi vida como estudiante. A Gibi, sus consejos han hecho que esta investigación haya sido concluida con éxito.

También quiero agradecer a Juan Bibiano Morales-Malacara profesor de la Universidad Autónoma de México, Campus Juriquilla, por recibirme de manera tan hospitalaria y por enseñarme las técnicas necesarias en el campo de la acarología, así como por las corroboraciones y determinaciones. También quiero agradecer a Violeta Parejas, Lily Trujillo y Linda Aldana, asistentes del Dr. Morales-Malacara por su hospitalidad en el Laboratorio de Acarología y sus enseñanzas.

A Ronald Sánchez Porras, Director de la RBAMB y los funcionarios que laboran allí por su colaboración y hospitalidad en las instalaciones de la reserva y el apoyo logístico. También Roy Valverde coordinador de investigación del Hotel Villablanca por abrirme sus puertas para hacer investigación.

Gracias a las personas que me acompañaron en el campo en múltiples ocasiones, Mirna Salas, Josué Badilla, Kevin Chavarría, Brayan Morera, Jorge Eduardo Jiménez (Koki), Víctor Madrigal (Chucheca). A todos un agradecimiento especial, sin ninguno de ellos este trabajo jamás hubiese sido posible.

“Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en  
Desarrollo Sostenible Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al  
grado de Maestría Académica en Desarrollo Sostenible con Énfasis en Conservación de

Recursos Biológicos”

---

MSc. Liz Brenes Cambronero

**Representante de la Decana  
Sistema de Estudios de Posgrado**

---

Paul Hanson Snortum, Ph.D

**Director de tesis**

---

Bernal Rodríguez Herrera, Ph.D

**Integrante del Comité Asesor**

---

Gilbert Barrantes Montero, Ph.D

**Integrante del Comité Asesor**

---

MSc. Ronald Sánchez Porras

**Director Maestría Desarrollo Sostenible**

---

Daniel Zamora Mejías

**Postulante**

## Índice de contenido

1.	Introducción .....	1
1.1	Contexto de la investigación .....	1
1.2	Antecedentes de la investigación .....	3
1.3	Ensamblaje de ectoparásitos de murciélagos .....	6
1.4	Historia Natural de ectoparásitos de murciélagos (Diptera) .....	7
1.4.1	Streblidae .....	7
1.5	Historia Natural de ectoparásitos de murciélagos (Acarina).....	9
1.5.1	Macronyssidae .....	9
1.5.2	Trombiculidae y Leewenhoekiidae.....	9
1.5.3	Chirodiscidae .....	10
1.5.4	Myobiidae .....	11
1.5.5	Sarcoptidae.....	12
1.5.6	Spelaeorhynchidae .....	12
1.6	Implicaciones del conocimiento del sistema parasito-huésped.....	13
2.	Objetivos .....	14
2.1	Objetivo General .....	14
2.2	Objetivos específicos .....	15
2.2.1	Objetivos específico 1 .....	15

2.2.2	Objetivos específico 2.....	15
2.2.3	Objetivos específico 3.....	15
3.	Área de estudio .....	15
4.	Materiales y métodos .....	17
5.	Resultados.....	22
5.1	Descripción de los huéspedes, especies del género <i>Carollia</i> (Phyllostomidae: Carollinae) .....	22
5.2	Descripción del estado ectoparasitológico de las especies de <i>Carollia</i> (Phyllostomidae: Carollinae).....	23
5.3	Composición de la fauna de ectoparásitos .....	24
6.	Discusión .....	28
6.1	Murciélagos y su relación con el ecosistema .....	28
6.2	Ectoparasitismo y su relación con la fenología y talla de los huéspedes .....	29
6.3	Parásitos como bioindicadores en el ecosistema.....	30
6.4	Aportes al conocimiento de la fauna de ectoparásitos para Costa Rica.....	33
6.5	Murciélagos, ectoparásitos y el contexto en el desarrollo sostenible.....	36
7.	Bibliografía .....	38
8.	Apéndices.....	56

## Índice de figuras

Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, se muestran los sitios de muestreo .....	16
Figura 2. Impacto de la acción antropogénica sobre la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes y su área de influencia .....	17
Figura 3. Abundancia y distribución de familias de ectoparásitos en bosque continuo y bosque fragmentado.....	26
Figura 4. Abundancia y equidad de ectoparásitos del género <i>Carollia</i> (a-b, bosque fragmentado; c-d bosque continuo) se puede observar que aunque la abundancia difiere la riqueza es la misma para ambos sitios. ....	27

## Índice de tablas

Tabla 1. Total de murciélagos por especie en bosques continuos y bosques fragmentados .....	22
Tabla 2. Medidas morfométricas de tibia y antebrazo de las especies de <i>Carollia</i> .....	23
Tabla 3. Total de huéspedes infestados, prevalencia e intensidad media en murciélagos del género <i>Carollia</i> por sexo .....	24
Tabla 4. Diversidad de ectoparásitos en murciélagos encontrados en la zona de estudio .....	25
Tabla 5. Pruebas de Wilcoxon para los taxa comparando su abundancia según el tipo de bosque *indica diferencias significativas alfa $p \leq 0,05$ .....	26
Tabla 6. Prevalencia e intensidad media para cada una de las especies de ectoparásitos encontrados .....	27



## Resumen

Las poblaciones de muchas especies de murciélagos están declinando a nivel mundial y esta reducción en sus poblaciones es causada principalmente por la fragmentación y pérdida de hábitat. El efecto de la fragmentación, en el caso particular de los murciélagos, se ha demostrado que ocasiona la pérdida de especies. En Costa Rica la deforestación ha provocado la disminución de la superficie boscosa.

Se capturaron murciélagos del género *Carollia* (Phyllostomidae) dentro y en las cercanías de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, San Ramón, Costa Rica, en bosques continuos y bosques fragmentados con la finalidad de determinar si la fragmentación es un agente causante de una mayor carga de ectoparásitos. Todos los parásitos colectados fueron montados en láminas fijas o preservados en etanol 70% y fueron determinadas a nivel de especie. Se determinó que los murciélagos que forrajean dentro de los bosques continuos tienen prevalencia e intensidad media de parásitos menor que los murciélagos que habitan bosques fragmentados, sin embargo la riqueza de especies se mantiene constante, no así la diversidad de especies.

Las hembras de las especies muestreadas presentan a su vez cargas parasitarias mayores que los machos, sin embargo este fenómeno es común y no parece estar relacionado con las características del hábitat y más bien se correlaciona con el comportamiento característico de las hembras de ser más sociales. Se determinó una familia de moscas con tres especies conocidas para Costa Rica y 7 familias de ácaros (14 especies) las cuales todas representan nuevos registros para la fauna del país y constituyen un aporte importante al conocimiento de la riqueza de especies de Costa Rica. Esta información es importante como una herramienta que brinda información ausente para el país en términos de conservación de especies y de ecosistemas frágiles y que sufren deterioro por presiones antropogénicas. La presente investigación, pretendió comprender de mejor manera la dinámica de los ecosistemas, la intervención humana y sus efectos sobre el fenómeno particular del parasitismo sobre murciélagos.

## **1. Introducción**

### **1.1 Contexto de la investigación**

Las poblaciones de muchas especies de murciélagos están declinando a nivel mundial y esta reducción en sus poblaciones es causada principalmente por la fragmentación y pérdida de hábitat (Wainwright 2007). El efecto de la fragmentación ha sido ampliamente estudiado para varios taxa, y en el caso particular de los murciélagos, se ha demostrado que esto ocasiona la pérdida de especies, principalmente de la familia Phyllostomidae, ya que impacta negativamente sobre la dinámica y ensamble de las comunidades (Medellín *et al.* 2000; Fenton *et al.* 1992). En Costa Rica, la deforestación ha provocado la disminución de la superficie boscosa desde un 80% al 25% y el proceso de deforestación continúa a una tasa aproximada de 0.03% anual (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2007; Obando 2002). Por lo tanto, gran parte del hábitat de los murciélagos ha sido destruido o alterado especialmente por el avance de la agricultura como es el caso del bosque seco, el bosque muy húmedo en las tierras bajas del Caribe y Península de Osa y la mayoría de los hábitats premontanos y montanos (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2001).

La fragmentación y degradación de hábitat pueden resultar en cambios drásticos en el entorno físico y biológico que las especies usan. Como tendencia general, la fragmentación reduce la abundancia y riqueza de especies, mientras que en otros casos algunas especies pueden verse favorecidas sobre otras, incrementando su abundancia e impacto sobre el paisaje degradado (Cosson *et al.* 1999; Meyer y Kalko 2008). A su

vez el equilibrio ecológico y los servicios ecológicos que estas especies brindan pueden verse afectados (Sih *et al.* 2000; McCallum y Dobson 2002; Fahrig 2003; Tabarelli *et al.* 2004).

La fragmentación tiene como una de sus consecuencias directas la reducción en la riqueza de especies por deterioro del hábitat y ha sido ligada también al incremento en las enfermedades y parasitismo en vertebrados (Keesing *et al.* 2006; Cottontail *et al.* 2009). Fragmentación también ha sido reconocida como un factor primordial que impacta la salud y la actividad de los animales que permanecen en los fragmentos (Martínez-Mora *et al.* 2007; Cottontail *et al.* 2009). Una mejor comprensión de cómo interactúan la fragmentación, parasitismo, las reacciones fisiológicas y el comportamiento de los animales es necesaria y de suma importancia en la búsqueda de predecir y mitigar las consecuencias de la fragmentación.

La mayoría de las especies de murciélagos tropicales están enfrentando grandes riesgos por fragmentación de hábitat, deforestación, envenenamiento y destrucción de lugares adecuados para perchar, reproducirse, descansar, entre otros. Dentro de los sitios predilectos para establecer sitios de percha se encuentra el follaje, árboles huecos, así como hoyos y cavernas naturales, todos los cuales están desapareciendo por efecto de las actividades humanas. Sin embargo algunas especies en la búsqueda de un lugar adecuado también son capaces de utilizar estructuras construidas por humanos.

También se presenta en el país la errónea concepción de que todos los murciélagos se alimentan de sangre (Reid y Casallas Pabón 2012), por lo cual sus lugares de descanso y percha son destruidos. Sin embargo esta aseveración popular es completamente falsa.

Los murciélagos en general tienen un espectro muy amplio de alimentación, su dieta incluye invertebrados, sangre, pequeños vertebrados, néctar, frutos, semillas, entre otros. De esta manera, conforme las poblaciones de murciélagos declinan, también se reducen sus actividades tales como depredación de insectos, uso de néctar y frutos que podrían afectar el control de las poblaciones de insectos, polinización y dispersión de semillas.

## **1.2 Antecedentes de la investigación**

En Costa Rica hay reportadas 109 especies de murciélagos (Laval y Rodríguez 2002). En algunas zonas del país como Sarapiquí, donde históricamente se han efectuado mayores esfuerzos de investigación con murciélagos se conocen 71 especies (Timm *et al.* 1999). Uno de los grupos con mejor representación, con altas tasas de captura y distribución es la subfamilia Carolliinae (Phyllostomidae). Este es un grupo abundante de murciélagos con cuatro especies presentes en el país (*Carollia castanea*, *C. subrufa*, *C. sowelli*, *C. perspicillata*). Su dieta principalmente se basa en plantas pioneras como *Piper*, *Cecropia* y varias solanáceas (Fleming 1988; Cloutier y Thomas 1992; Bernard 2002; Laval y Rodríguez 2002), presenta además una amplia variedad de parásitos (Webb y Loomis 1977) y su biología de comportamiento como fidelidad al refugio favorece la incidencia de ectoparásitos (Fleming 1988; Patterson *et al.* 2007)

Estos murciélagos suelen dispersar semillas lejos de las plantas parentales siendo dispersores de semillas muy importantes en bosques tropicales en regeneración (Laval y Rodríguez 2002; Reid 2009). Este grupo de murciélagos ha sido utilizado con frecuencia para comparar patrones de distribución geográfica (Hoffmann y Baker

2003), así como la variación interespecífica dentro del género (Pine 1972; Fritz 1983; Owen *et al.* 1984; Lim y Engstrom 1998; Velazco 2013).

En Costa Rica las primeras investigaciones sobre murciélagos iniciaron a mediados del siglo XX y se sucedieron diversas investigaciones en este grupo. Sin embargo el estudio de sus ectoparásitos tardó muchos más años en empezar, y las investigaciones realizadas se han centrado especialmente en la familia de dípteros Streblidae. El total de especies reportadas en Costa Rica presentes en murciélagos del grupo Phyllostomidae: Carollinae se pueden observar en el apéndice 1, en el cual se puede notar que solamente se han reportado estréblidos, mientras que otros taxa no han sido reportados hasta la fecha.

Una de las primeras investigaciones en este tópico fue realizada por Tonn y Arnold (1963), quienes dan a conocer la presencia de once especies de estréblidos sobre ocho especies de murciélago en varias localidades de Costa Rica. Wenzel *et al.* (1966) revisaron en forma extensa la mayoría de las especies de Streblidae descritas para el nuevo mundo, agregando los géneros *Strebla*, *Trichobioides* y *Joblingia* a la fauna costarricense. Posteriormente Jirón-Porras y Fallas-Barrantes (1974) registran la presencia de la especie *Nycterophilia fairchildi* sobre *Pteronotus davysi* (Mormoopidae) en Santa Cruz, provincia de Guanacaste. Fritz (1983) investigó la biología de las asociaciones de Streblidae sobre *Carollia* en Sarapiquí, Heredia, encontrando únicamente *Trichobius joblingi*, *Speiseria ambigua* y *Strebla guajiro*. Estas especies de moscas no se encontraron en otros géneros de murciélagos recolectados durante la misma investigación.

Una de las investigaciones más completas realizadas en este tema durante el siglo anterior en Costa Rica fue llevado a cabo en la región de Sarapiquí por Timm *et al.* (1989), quienes recolectaron varias especies de estréblidos sobre varios huéspedes de especies diferentes. Sin embargo uno de los principales esfuerzos hechos en Costa Rica para establecer asociaciones de moscas de murciélagos (huésped-ectoparásito) fue realizado en la Estación Biológica La Selva, (Provincia de Heredia). Dentro de esta misma investigación se atraparon murciélagos en el adyacente Parque Nacional Braulio Carrillo y en 22 ha de bosque fragmentado que rodea una plantación de banano (Compañía Bananera Atlántico), conocida como Reserva Ecológica El Gavilán, 6.5 km noreste de La Selva, investigación realizada por Miller y Tschapka (2009) como parte de su investigación en la ecología de los murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae).

Debido a los objetivos de esa investigación (Miller y Tschapka 2009), los muestreos de murciélagos solo representaron una fracción de la diversidad de la zona, ya que Timm (1994) había listado 65 especies de murciélagos para La Selva, mientras que en esta investigación se examinaron 37 especies de murciélagos incluyendo 2 especies (*Micronycteris silvestris* y *Mesophylla macconnelli*) no listadas por Timm (1994). Se incluyeron, además, otras tres especies (*Anoura cultrata*, *Anoura geofroyi* y *Myotis keaysi*) recolectadas en Parque Nacional Braulio Carrillo, nunca antes vistas en La Selva. Por otra parte los murciélagos muestreados en el Parque Nacional Braulio Carrillo contenían dos especies de estréblidos no presentes en los murciélagos de La Selva, *Anastrebla mattadeni* en *Anoura cultrata* y *Anatrichobius scorzai* en *Myotis keaysi*.

### 1.3 Ensamblaje de ectoparásitos de murciélagos

Para los murciélagos, los refugios tienen alta relevancia, ya que es ahí donde pasan más de la mitad de su vida (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007), pero también son un sitio ideal para la reproducción de ectoparásitos. Los ectoparásitos de murciélagos es un grupo bastante diverso y heterogéneo. A nivel mundial Marshall (1982) describió 687 especies de insectos distribuidas en cuatro órdenes (Diptera, Siphonaptera, Hemiptera y Dermaptera) y siete familias, seis de las cuales se encuentran exclusivamente en murciélagos. Además se han descrito 20 familias de ácaros (Acarina) que pueden ser encontradas sobre murciélagos (Krantz y Walter 2009).

En Costa Rica, el grupo de ectoparásitos más estudiado han sido las moscas (Diptera: Streblidae y Nycteribiidae) de murciélagos (Tonn y Arnold 1963; Wenzel *et al.* 1966; Jirón-Porras y Fallas-Barrantes 1974; Timm *et al.* 1989; Dick y Wenzel 2006; Rojas *et al.* 2008; Miller y Tschapka 2009). Mientras que los demás taxa han sido básicamente excluidos de cualquier investigación formal, excepto los ácaros de la familia Chirodiscidae que han sido estudiados en Nicaragua (McDaniel 1970). Hippoboscoidea, es una superfamilia que incluye cuatro familias de moscas hematófagas, este grupo tiende a ser huésped específico y ocurre en un pequeño número de huéspedes cercanos filogenéticamente (Dick y Miller 2010). Algunas especies sin embargo ocurren en huéspedes distantes filogenéticamente pero que comparten los mismos sitios de descanso. En el nuevo mundo, la familia Hippoboscidae se encuentra asociada principalmente con aves mientras que las familias Nycteribiidae y Streblidae son ectoparásitos obligados de murciélagos.

Hay muy pocos registros de Streblidae para México (Morales-Malacara y López-W 1990; Guerrero y Morales-Malacara 1996) y otros países de Centro América. Dick (2006) brindó una descripción a nivel genérico para Streblidae en Guatemala, Wenzel ha compilado un catálogo de Streblidae para El Salvador, pero son datos sin publicar (Dick 2013), mientras que para Nicaragua y Belice no hay información. Panamá cuenta con el mejor catálogo de Streblidae gracias al trabajo de Wenzel *et al.* (1966) y Guerrero (1997) donde se conocen 69 especies.

#### **1.4 Historia Natural de ectoparásitos de murciélagos (Diptera)**

##### **1.4.1 Streblidae**

Streblidae es una familia cosmopolita pero altamente diversa en los trópicos (Maa y Peterson 1987), se caracterizan por tener un sistema de viviparismo adenotrófico único entre las moscas (Meier *et al.* 1999). La larva en desarrollo recibe nutrientes dentro de la hembra, cuando la larva completa su desarrollo es depositada en un sustrato adecuado y esta cambia rápidamente a pupa en la superficie de los sitios donde perchan los murciélagos (McAlpine 1989; Yeates y Wiegmann 1999), por lo tanto son altamente dependientes del sitio de descanso de estos para su reproducción. Como adultos viven exclusivamente sobre sus huéspedes, excepto las hembras en el momento de ovipositar. Streblidae es un grupo parafilético y Nycteribiidae tuvo su origen dentro de Streblidae (Petersen *et al.* 2007), comparten una serie de sinapomorfias, incluyendo ojos reducidos, pérdida de ocelos y la pérdida de del espiráculo posterior en larvas (McAlpine 1989). Ambas, Nycteribiidae y Streblidae, tienen una gran cantidad de setosidad, con fuertes garras tarsales y frecuentemente portan peines con setas duras y



fuertes llamadas ctenidia, todas estas características las ayudan a moverse y aferrarse al pelo de su huésped. Estos organismos son capaces de moverse rápidamente sobre su huésped y resistir los intentos de estos para removerlos.

Dick y Wenzel (2006) describieron un género nuevo de Streblidae para Costa Rica que hasta la fecha solo no se ha encontrado nuevamente en el país. Aunque no se detallan los sitios de captura, si se sabe que fue encontrado arriba de los mil metros en la Cordillera de Talamanca, cerca de Panamá. Se describe la asociación como monoespecífica para el murciélago *Sturnira mordax* (Phyllostomidae: Stenodermatinae). Por último, Rojas *et al.* (2008) hicieron una investigación en Streblidae presentes en *Desmodus rotundus*, determinando la prevalencia de 2 especies *Trichobius parasiticus* (82.14%) y *Strebla wiedemanni* (4.05%). En cuanto a enemigos naturales atacando las moscas de murciélagos, Shockley y Murray (2006), reportan la presencia de 3 adultos de avispas parasíticas *Heterospilus* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae), en asociación con *Paratrichobius dunni*, capturados sobre *Carollia castanea* (Phyllostomidae: Carollinae). También reportaron la presencia de *Eurychilella* (Hemiptera: Miridae: Bryocorinae: Eccritotarsini), alimentándose directamente de *Neotrichobius stenopterus* sobre *Dermanura watsoni* (Phyllostomidae: Stenodermatinae). Aunque ambos reportes solamente documentan la presencia de los organismos, no así pruebas concretas de interacciones parasíticas o depredadoras.

## **1.5 Historia Natural de ectoparásitos de murciélagos (Acarina)**

### **1.5.1 Macronyssidae**

Los macronísidos parasitan murciélagos, marsupiales, roedores y aves, también son conocidos por la transmisión de múltiples enfermedades bacterianas y virales, las que pueden ser transmitidas a humanos (Saunders 1975). Las hembras producen huevos que dejan en el refugio de los murciélagos (Radovsky 1967) y las larvas que emergen del huevo mudan a protoninfa sin alimentarse, pero deben encontrar un huésped para alimentarse de sangre. Después de alimentarse, dejan el huésped y pasan a un periodo de inactividad, donde no se alimentan antes de mudar a deutoninfas, la cual también es inactiva, para luego mudar a adultos (Radovsky 1996; 1967), los cuales deben aparearse antes de la última muda.

### **1.5.2 Trombiculidae y Leewenhoekiidae**

Antes considerados un mismo taxón, han sido separados en dos familias que aunque tienen una historia natural similar, morfológicamente difieren en algunas características como número de artejos, setosidad y otras características morfológicas (Walters *et al.* 2011). Los Trombicúlidos son un grupo oportunista que parasita réptiles, aves y mamíferos (Reed y Brennan 1975), conocidos como coloradillas o más comúnmente chiggers en la literatura en inglés, son un grupo muy diverso, de las cuales se han descrito más de 3000 especies, la mayoría descritas entre 1929 y 1977 de sus estadios larvales (Brennan y Goff 1977), pero solamente 10% de estos estados larvales han sido asociados con los estados adultos. El estadio larval de los Trombicúlidos es el único estadio parasítico de este grupo, que infesta varios grupos de vertebrados, los estados

postlarvales son organismos de vida libre (Baker *et al.* 1956). Los estados del desarrollo incluyen huevo, deutovum, larva, ninfocrisálida, ninfa, imagocrisálida y adulto. Las larvas que son de 150 - 300 micrones de largo, caminan en el suelo, o esperan hasta encontrar un huésped adecuado, en el cual se alimentan de la linfa y de tejidos de la piel, pues la sangre no es importante para ellos. La larva se alimenta solamente una vez y dura tres días en ese proceso, cuando está repleta, deja el huésped, se entierra en el suelo, entra en un periodo de inactividad y se transforma en ninfocrisálida (Baker *et al.* 1956). Del suelo emerge una ninfa que mide 600 - 1,000 micrones y depreda huevos u otros instares de otros artrópodos. Cuando se ha alimentado lo suficiente, la ninfa entra en otro periodo de inactividad y se transforma en imagocrisálida, para posteriormente mudar como adulto, este estadio emergente tiene una dieta similar a las ninfas y se parece mucho a este estadio pero mucho más grande, sexualmente maduro y más hirsuto. El ciclo completo de vida toma de 2 hasta 12 meses, con varias generaciones, siendo un grupo más prolífico en los trópicos.

### **1.5.3 Chirodiscidae**

Este grupo tiene en todos los estadios de desarrollo locomoción reducida debido a que el primer y segundo par de patas están modificados para romper tejidos o aferrarse a la base de los pelos del huésped, donde se alimentan de secreciones sebáceas (Pinichpongse 1963a). La mayoría de los Chirodiscidae solamente infestan murciélagos y pertenecen a la subfamilia Labidocarpinae, la cual contiene al menos 15 géneros y 70 especies (Fain 1982a, 1982b; McDaniel 1970).

Muy poco ha sido publicado de este grupo con respecto a su biología, por lo tanto muchos de los detalles acerca de su historia natural permanece desconocido. Se sabe que las hembras tienen un estadio de ninfa reproductivo, con 6 patas rudimentarias que es fertilizado por un macho adulto (Pinichpongse 1963a,b,c,d). Este individuo fertilizado muda a una hembra no quitinizada con ocho patas, la cual debe mudar 1 - 2 veces más para alcanzar la madurez. La larva que ha pasado por las mudas y que ha alcanzado la madurez, produce larvas de seis patas que mudan a hembras quitinizadas de ocho patas o machos (McDaniel 1970), el origen de estas hembras ninfales copuladoras es desconocido.

#### **1.5.4 Myobiidae**

Con muy pocas excepciones cada género de Myobiidae está restringido a una familia o subfamilia de huéspedes (Uchikawa 1988). En la actualidad existen alrededor de 22 géneros que comprenden cientos de especies de Myobiidae que infestan murciélagos (Dusbábek 1969b, Uchikawa 1988), pero también infestan Marsupialia, Insectivora y Rodentia (Dusbábek 1969 a,b,c, Dusbábek 1973, Dusbábek y Lukoschus 1974). Las hembras adhieren los huevos al pelaje de los huéspedes, sin embargo las larvas y adultos se adhieren a la piel del huésped (Lukoschus *et al.* 1981), los Myobiidae tienen dos estadios larvales, cada uno con tres pares de patas, una protoninfa con un cuarto par de patas rudimentario, una deutoninfa con 4 pares de patas funcionales y el adulto que tiene genitalia, durante todos estos estadios se alimentan de sangre del huésped, de ahí su alta dependencia con este, es casi un hecho que la transferencia de un huésped a otro solamente ocurre si existe contacto corporal directo y prolongado entre los huéspedes (Baker *et al.* 1956).

### **1.5.5 Sarcoptidae**

Este taxón es bastante desconocido y existen pocos estudios sobre su historia natural, vive en la piel de los mamíferos, incluidos los humanos donde produce escabiosis (Krantz y Walter 2009), sin embargo las especies asociadas a murciélagos solo se encuentran en las familia Noctilionidae y Phyllostomidae asociado a las membranas alares de estos organismos dónde son observables a simple vista como un agregado blancuzco de huevos, donde por lo general está la hembra también (Lourenço *et al.* 2013). Una de las características coevolutivas que presentan estos ácaros con sus huéspedes es que los huevos están unidos por ganchos entre ellos y con la piel para evitar desprenderse durante el vuelo y durante el acicalamiento. De los Sarcoptidae asociados a murciélagos se conocen los huevos, larvas, protoninfas, tritoninfas y adultos, sin embargo los machos de muchas especies son desconocidos o difíciles de encontrar, por varias razones, en especial por su baja prevalencia y falta de investigadores en este grupo (Fain 1962; Klompen 1992)

### **1.5.6 Spelaeorhynchidae**

La literatura sobre esta familia es escasa al igual que sus reportes. Se sabe que es una familia exclusiva del neotrópico y que se encuentra exclusivamente en murciélagos. Las hembras se alimentan de la sangre, los machos adultos es posible que vivan de manera libre en los sitios de descanso (Fain *et al.* 1967, Dantas-Torres 2009). Al igual que la familia Spinturnicidae son ninfiparos, pasando los estadios de huevo y larva dentro de la hembra (Dowling 2006)

## **1.6 Implicaciones del conocimiento del sistema parasito-huésped**

El principal factor que ayuda a explicar la diversidad de especies de ectoparásitos es la distribución geográfica de sus huéspedes y su movilidad en el ecosistema. Las relaciones huésped-parásito son influidas por la historia evolutiva entre ambos grupos, la historia biogeográfica de la región, y la especificidad o falta de esta (Rui y Graciolli 2005). En la década de los sesenta MacArthur y Wilson (1963; 1967) propusieron el modelo de la teoría de islas (ETIB por sus siglas en ingles) en un intento por explicar los patrones de la riqueza de especies en las islas. Las predicciones de la ETIB son que 1- el área de las islas predice el número de especies que estas contienen, y 2- las islas más distantes de una fuente de colonización sustentan menos especies que las islas más cercanas. La distancia de una población fuente primeramente afecta la riqueza por el efecto que tiene la distancia sobre las tasas de inmigración, mientras que el tamaño de las islas modifica riqueza por tasas de extinción. Sin embargo esta teoría ha tenido mucho debate debido a que las predicciones en sistemas naturales no son del todo precisos (Whitaker 1998), sin embargo puede ser usada para explicar patrones. En el caso de los murciélagos, generalmente no entran en contacto con otros taxa, por lo tanto en condiciones naturales la transmisión de ectoparásitos ajenos a su historia natural es más difícil. Es común también que el contacto entre especies de murciélago sea raro, excepto en colonias multiespecíficas que contiene especies de la misma subfamilia (Kunz 1982), restringiendo la transferencia de ectoparásitos interespecíficos relacionados filogenéticamente.

También los individuos de la misma especie están en contacto solamente durante periodos de apareamiento o crianza disminuyendo las posibilidades de transferencia de

parásitos. Cuando un individuo tiene periodos largos de aislamiento incrementa las probabilidades de extinción local de sus ectoparásitos. Cuatro características afectan la riqueza de parásitos en el contexto de ETIB (Kuris *et al.* 1980): 1- tamaño del huésped, 2-edad del huésped, 3-complejidad del hábitat (frecuentemente correlacionado con la edad y el tamaño) y 4-distancia de las fuentes de infestación.

Por tanto para poder evaluar el desempeño de los murciélagos en hábitats fragmentados y los servicios ecológicos que brindan se necesita una comprensión más detallada de factores como fragmentación o regeneración de hábitats debido a actividades humanas y si estos factores tienen un efecto sobre el grado de ectoparasitismo en murciélagos. Por consiguiente este trabajo tuvo como meta obtener resultados que ayuden a dilucidar los efectos de la fragmentación en las cargas ectoparasitarias, prevalencia e intensidad sobre este grupo de mamíferos, esperando que puedan ser usados para comprender mejor la dinámica de los ecosistemas donde habitan.

## **2. Objetivos**

### **2.1 Objetivo General**

Determinar el efecto de la fragmentación boscosa sobre las cargas ectoparasitarias sobre murciélagos (Phyllostomidae: Carollinae) en un bosque premontano.

## **2.2 Objetivos específicos**

### **2.2.1 Objetivos específico 1**

Cuantificar los niveles de ectoparasitismo en murciélagos (Phyllostomidae, Carollinae) asociados con las características de su hábitat.

### **2.2.2 Objetivos específico 2**

Identificar el efecto de diferentes niveles de fragmentación causado por actividades humanas sobre la carga ectoparasitaria de los murciélagos (Phyllostomidae, Carollinae).

### **2.2.3 Objetivos específico 3**

Incrementar el conocimiento del sistema huésped-parásito de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae, Carollinae) y su relación con la fragmentación de hábitat.

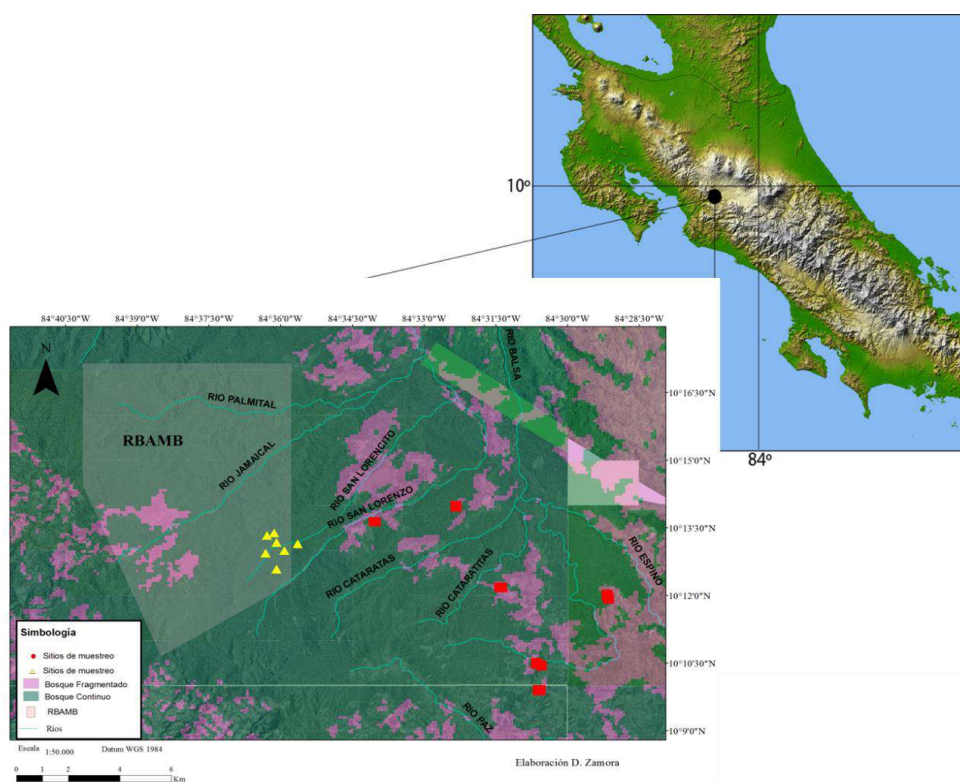
## **3. Área de estudio**

La Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, se ubica en la sección noroeste del territorio nacional, en Los Ángeles, distrito octavo del Cantón de San Ramón (Fig. 1).

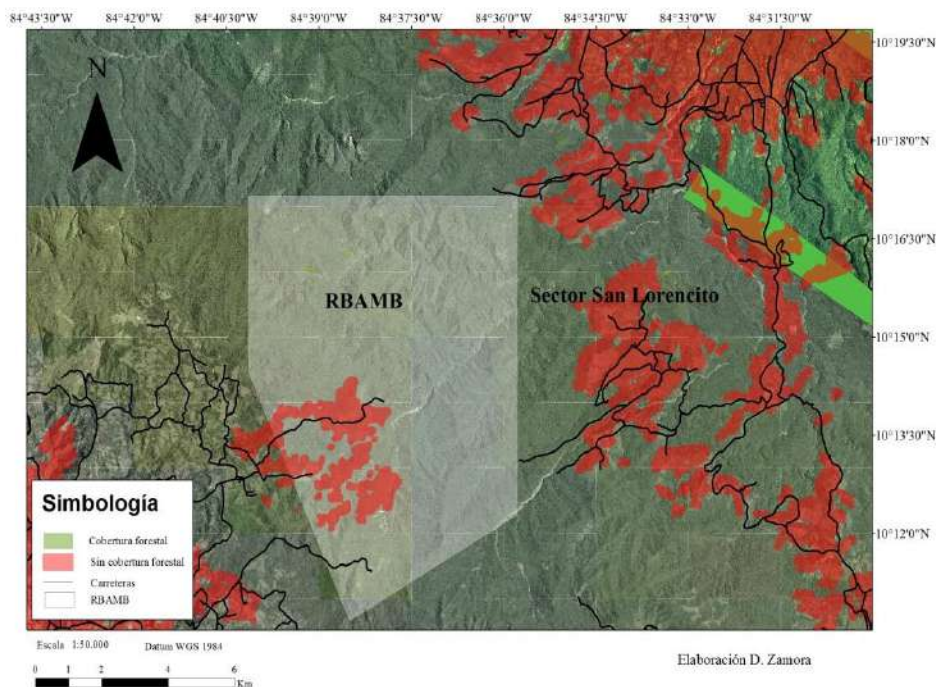
La extensión total es de 7800 ha ubicándose en la Vertiente Atlántica de la Cordillera de Tilarán. El rango de elevación es de 800 a 1500 msnm. Esta área está expuesta a altas precipitaciones durante todo el año (4,000 mm promedio). Esta alta precipitación unida a temperaturas moderadas y una alta nubosidad dan como resultado tres tipos de bosque tropical de acuerdo al Sistema Holdridge, bosque tropical húmedo premontano, bosque tropical muy húmedo premontano y bosque tropical húmedo montano bajo.



El sector San Lorencito, se encuentra altamente impactado por las actividades humanas, especialmente cultivos de plantas ornamentales y lecherías. Los efectos de la fragmentación son evidentes, y han resultado en una serie de fragmentos de bosque de varios tamaños así como intervención constante en el perímetro de la propia reserva y sus alrededores. Adicionalmente el paisaje ha sido fuertemente degradado con una red de caminos de acceso (Fig. 2).



**Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, se muestran los sitios de muestreo**



**Figura 2. Impacto de la acción antropogénica sobre la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes y su área de influencia**

#### 4. Materiales y métodos

La forma más directa de evaluar el efecto de la fragmentación en las cargas ectoparasitarias sobre un grupo de organismos es cuantificar su riqueza, abundancia y diversidad sobre una población que tenga un ámbito de distribución amplio. Para este estudio realizado en un bosque premontano, se usaron como huéspedes murciélagos (Chiroptera) del género *Carollia* (Phyllostomidae), el cual cuenta con tres especies reportadas para la zona, *C. perspicillata*, *C. sowelli* y *C. castanea*.

Los muestreos se realizaron bajo la autorización del MINAET (permiso de investigación 006-2014-ACCVC-PI) en dos categorías boscosas: 1- Bosque continuo,

2- Parches de bosque altamente fragmentado (ver Fig. 2), desde febrero 2014 hasta mayo del 2015 en catorce sitios diferentes. Siete de estos sitios se localizaron en áreas fragmentadas, donde todos los fragmentos se ubicaban en una matriz de pastos para ganaderías o cultivos de plantas ornamentales y los restantes siete sitios de muestreo se localizaron dentro del área boscosas de la reserva Biológica Alberto Manuel Brenes.

Para la ubicación de los lugares de muestreo acorde a las anteriores definiciones se realizó una selección de estos sitios, y su ubicación dependió de la facilidad de acceso debido a que todos debieron accederse caminando. Una vez elegidos los sitios, fueron georeferenciados con un GPS MAP 78 (Garmin®). Posteriormente se usó el software Arcmap 10.1 (ARCGIS®) para crear mapas de ubicación y caracterización de los sitios.

Dentro de las áreas definidas para muestreo, ya sea bosque continuo o fragmentado, los murciélagos se capturaron usando redes de niebla a nivel del suelo, tres redes con dimensiones de 12 m y 2 redes 6 m, todas con iguales características (36 mm mesh, 2.6 m altura, 2/70, 4 bolsas, nilón negro). Las redes se colocaron desde las 17:00 horas hasta las 05:00 horas, excepto cuando las condiciones climáticas lluviosas impidieron completar el horario establecido.

Una vez capturados los murciélagos fueron retenidos en bolsas de tela y fueron llevados al sitio de procesamiento. Para cada murciélago se tomaron los siguientes datos usando los protocolos estándar: localidad, fecha, hora de captura, medida del antebrazo mediante vernier digital ( $\pm 0,1\text{mm}$  Mitotuyo®), peso ( $200\pm 0,02\text{g}$  Pesola®), sexo, clasificación de edad (juvenil-adulto de acuerdo a la osificación de las falanges) y estatus reproductivo (hembras: preñada, lactante y no reproductiva. Machos:

reproductivos, no reproductivos). La identificación se llevó a cabo mediante el uso de la literatura disponible (Timm *et al.* 1999; Laval y Rodríguez 2002; Reid 2009).

La recolección de ectoparásitos se realizó observando los murciélagos bajo un estereoscopio Motic40x® y se usaron pinzas y pinceles para despegarlos del pelaje, si se encontraban incrustados dentro de la piel se realizaron pequeñas incisiones para removerlos, esto debido a que se necesitan todas las estructuras del cuerpo (especialmente las estructuras bucales) para realizar identificaciones precisas de los ectoparásitos. Posteriormente se colocaron en viales con etanol de concentración 70%, para su posterior clasificación y sistematización.

En el laboratorio, las moscas Streblidae se conservaron en etanol 70%, no se realizó ningún tratamiento en particular y su identificación se realizó con la ayuda de claves para Streblidae presentes en Costa Rica (Dick y Wenzel 2006; Dick y Miller 2010, Miller y Tschapka 2009) y Panamá (Wenzel *et al.* 1966) y otros países cercanos (Morales-Malacara y López-W 1990; Guerrero y Morales-Malacara 1996; Guerrero 1997). Los ácaros fueron aclarados con Lactofenol (cristales de fenol 50g y ácido láctico 50 ml) sumergiéndolos en este compuesto por un mínimo de 24 horas en láminas acanaladas, aislándolas del exterior para prevenir contaminación. El Lactofenol también fue usado para retirar los restos de carne y pelo adheridos a los ácaros recolectados. Debido a que la quietotaxia o magnificaciones de gran talla para observar estructuras pequeñas como setas y artejos son requeridos para su identificación (Graciolli *et al.* 2005) todos los ácaros fueron montados en láminas microscópicas con medio de Hoyer, el cual se preparó en el laboratorio protocolo Hoyer's Medium, Agua

destilada 50 ml, goma arábica en cristal 30 g, cloral hidrato 200 g y glicerina 20 g (Cold Spring Harbor Laboratory Press 2013). Los especímenes fueron cubiertos con cubreobjetos cilíndricos de 12 o 15 mm. Los especímenes se observaron al microscopio marca Daigger y fueron identificados con literatura disponible, especialmente Krants y Walter (2009) y la ayuda del especialista para Juan Bibiano Morales Malacara, profesor de la Universidad Autónoma de México, Campus Juriquilla.

Se utilizó el software estadístico Quantitative Parasitology 3.0 ® (Rozsa *et al.* 2000) para calcular las variables parasitológicas. Para el total de murciélagos muestreados se calculó la prevalencia, el cual es uno de los términos más usados en parasitología y se refiere al número de murciélagos infestados por número de murciélagos examinados y se expresa como porcentaje. Ofrece información cuando la muestra de huéspedes se divide en dos, los huéspedes no infectados y los huéspedes infectados que pueden seguir siendo analizados.

También se calculó la intensidad de infección la cual se define como el número de individuos de una especie particular de parásito en una especie de huésped particular infectado (el número de individuos de una infrapoblación que incluye todos los individuos de una especie en un solo huésped en un tiempo particular). Es una forma de densidad con una unidad de muestreo definida para una especie de huésped. Es muy conveniente porque el huésped es una unidad de muestreo natural y discreta. Igualmente se calculó la abundancia, que por definición es el número de individuos de un parásito particular en o sobre una especie de huésped; incluye en el cálculo tanto los individuos parasitados como aquello que no lo están. Es una forma de densidad y

difiere de intensidad en que por definición una intensidad de 0 no es posible, mientras que una abundancia de 0 es apropiado.

Para los restantes análisis estadísticos se usó JMP 11® (SAS. 2013), para cada una de las familias y especies de ectoparásitos se calculó índice de diversidad de Shannon y el índice de Simpson para establecer las diferencias entre tratamientos, así como el grado de infestación sobre los murciélagos. Ya que los datos de ectoparásitos de murciélagos no se distribuyen normalmente, se usaron análisis no paramétricos como la prueba de Wilcoxon y Kruskal-Wallis. El poder de las pruebas paramétricas estándar y las pruebas no paramétricas convergen conforme el tamaño de la muestra se incrementa. Estudios que comparan la fluctuación asimétrica de datos entre dos grupos son sin embargo frecuentemente basados en tamaños pequeños de muestra, especialmente en estudios de conservación biológica, donde el número de especímenes medidos por lo general es limitado, debido a que son especies raras, amenazadas o con rangos de distribución pequeños. Por lo tanto, para este tipo de datos, los supuestos de normalidad, incluso después de las transformaciones estadísticas, son difíciles de comprobar y consecuentemente, el uso de estadísticos de prueba paramétricos es potencialmente defectuoso. Las pruebas de aleatoriedad no requiere que los datos se distribuyan normalmente puesto que ellos mismos crean su propia distribución de frecuencia de resultados estadísticos y a diferencia de estadísticos tradicionales no paramétricos su alto poder les permite detectar efectos pequeños (Thomas y Poulin 1997).

## 5. Resultados

### 5.1 Descripción de los huéspedes, especies del género *Carollia* (Phyllostomidae: Carollinae)

En total se capturaron 86 murciélagos, 43 hembras y 43 machos pertenecientes a tres especies de la familia Phyllostomidae subfamilia Carollinae (Tabla 1), *Carollia castanea* (n=3), *C. perspicillata* (n=48) y *C. sowelli* (n=35). En bosque continuo se capturaron 42 individuos y en bosque fragmentado 44 individuos. *Carollia perspicillata* fue la especie más abundante y la menos abundante *Carollia castanea*.

**Tabla 1.** Total de murciélagos por especie en bosques continuos y bosques fragmentados

Tipo Bosque	Hembras				Machos				
	<i>C. castanea</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>C. sowelli</i>	Total	<i>C. castanea</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>C. sowelli</i>	Total	Total
Continuo	0	6	13	19	1	9	13	23	42
Fragmentado	1	19	4	24	1	14	5	20	44
<b>Total</b>	<b>1</b>	<b>25</b>	<b>17</b>	<b>43</b>	<b>2</b>	<b>23</b>	<b>18</b>	<b>43</b>	<b>86</b>

Las diferencias morfométricas (Tabla 2) al medir la longitud de la tibia para las especies estudiadas entre individuos, excluyendo *C. castanea* debido a su baja captura (n=3) son evidentes para *C. perspicillata* (Wilcoxon n = 48, Z = 3,21, p = 0,0013), no así para *C. sowelli* (Wilcoxon n = 35, Z = 0,36, p = 0,71) y la longitud del antebrazo es evidente entre el tipo de bosque para *C. perspicillata* (Wilcoxon n = 48, Z = 3,65, p = 0,0003), no así para *C. sowelli* (Wilcoxon n = 35, Z = 0,77, p = 0,43). La abundancia de ectoparásitos no está relacionada con el tamaño corporal cuando se compara la longitud del antebrazo con la carga parasitaria, *C. sowelli* (n = 35, R<sup>2</sup> = 0,03, p = 0,98), *C. perspicillata* (n = 48, R<sup>2</sup> = 0,031, p = 0,12). El estadio de desarrollo de los murciélagos

(juvenil, adulto no reproductivo, adulto reproductivo, adulto lactante, adulto postlactante) no tuvo un efecto sobre las cargas de ectoparásitos (Kruskal-Wallis  $n=86$ ,  $X^2 = 9,36$  DF = 5,  $p = 0,09$ ), lo cual indica que son otros los factores que explican las cargas parasitarias sobre los individuos del género *Carollia*.

**Tabla 2. Medidas morfométricas de tibia y antebrazo de las especies de *Carollia***

Especie	Longitud tibia (cm)		Longitud antebrazo (cm)	
	B. continuo	B. Fragmentado	B. continuo	B. Fragmentado
<i>Carollia castanea</i>	16,04 ±0,0	16,25±0,0	35,38±0,0	36,18±0,30
<i>Carollia perspicillata</i>	17,95± 0,66	19,07±3,36	39,63±0,71	41,74±1,81
<i>Carollia sowelli</i>	17,85±0,65	17,85±0,46	39,87±0,10	39,45±0,57

## 5.2 Descripción del estado ectoparasitológico de las especies de *Carollia* (Phyllostomidae: Carollinae)

En términos generales, incluyendo todos los ectoparásitos encontrados, pertenecientes a cualquier taxa, lo que es igual a la carga parasitaria total, la prevalencia fue menor en el bosque continuo (76.8%), que en los fragmentos (90.9%) (Wilcoxon:  $X^2=3.10$ ,  $n = 86$ ,  $p = 0.002$ ). La intensidad media fue significativamente más baja en el bosque continuo ( $6.39±2.79$ ) que en bosque Fragmentado ( $25.13±11.59$ ) (Fisher:  $p=0.0057$ )

En términos de infestación por sexo, la prevalencia en bosque continuo (machos 78,3%, hembras 78,9%) y bosque fragmentado (machos 90,0%, hembras 91,7%) es similar. Sin embargo en ambos tipos de bosque la intensidad media es mucho mayor en las hembras (Tabla 2).



**Tabla 3. Total de huéspedes infestados, prevalencia e intensidad media en murciélagos del género *Carollia* por sexo**

Sexo (n)	Bosque Continuo				Bosque Fragmentado			
	Total Huéspedes	Huéspedes Infectados	Prevalencia %	Intensidad media	Total Huéspedes	Huéspedes Infectados	Prevalencia %	Intensidad media
Machos	23	18	78,3	7,06	20	18	90,0	7,28
Hembras	19	15	78,9	40,47	24	22	91,7	19,45

### 5.3 Composición de la fauna de ectoparásitos

El arreglo de parásitos artrópodos encontrado está compuesto por estreblidos (Insecta: Streblidae) y de ácaros (Arachnida: Acari). En total se recolectaron 1293 ectoparásitos, de los cuales 100 corresponden a tres especies de Streblidae (*Trichobius joblingi*, *Speiseria ambigua* y *Strebla guajiro*) y 1193 ácaros dividido en 7 familias (Chirodiscidae n = 566, Trombiculidae n = 291, Macronyssidae n = 178, Sarcoptidae n = 119, Spelaeorhynchidae n = 25, Leewenhoekiidae n = 10 y Myobiidae n = 4) y un total de 14 especies (Tabla 4).

Algunas familias de ectoparásitos solamente se encontraron en uno de los dos tipos de bosque (Figura 3), tal es el caso de Spelaeorhynchidae y Leewenhoekiidae, encontradas solamente en bosque fragmentado, mientras que Myobiidae solamente se encontró en bosque continuo. Para las familias de ectoparásitos sus abundancias difieren entre ambos sitios, encontrando diferencias significativas en algunos taxa como se aprecia en la tabla 5. La prevalencia y la intensidad media también varían en cada una de las especies de ectoparásitos para bosque continuo y bosque fragmentado (tabla 6),

donde se puede observar que también existe un remplazo de especies, lo que permite que la riqueza de especies se mantenga constante, no así su composición.

**Tabla 4. Diversidad de ectoparásitos en murciélagos encontrados en la zona de estudio**

\*indica especies encontradas únicamente en bosques fragmentados, \*\* indica especies encontradas únicamente en bosque continuos.

Familia	Especie
Streblidae	<i>Speiseria ambigua</i>
	<i>Trichobius joblingi</i>
	<i>Strebla guajiro</i>
Spelaeorhynchidae	<i>Spelaeorhynchus praecursor*</i>
Chirodiscidae	<i>Lawrenceocarpus lobus</i>
	<i>Paralabidocarpus carolliae**</i>
	<i>Paralabidocarpus stenodermi**</i>
	<i>Paralabidocarpus Ca. macrophyllum</i>
Leewenhoekiidae	<i>Whartonia nudosetosa*</i>
Macronyssidae	<i>Parichoronyssus crassipes</i>
	<i>Radfordiella carolliae</i>
Myobiidae	<i>Eudusbabekia carolliae**</i>
Sarcoptidae	<i>Chirnyssoides amazonae</i>
	<i>Chirnyssoides surinamensis*</i>
Trombiculidae	<i>Perissopalla ipeani</i>
	<i>Hooperella vesperuginis**</i>
	<i>Beamerella acutascuta</i>

El cálculo del índice de Shannon-Weiner y el índice de Simpson entre bosque continuo ( $H'=2.02$ ,  $S=0.16$ ) y bosque Fragmentado ( $H'=1.05$ ,  $S=0.34$ ) indican que la equidad y dominancia de especies en bosques continuos difieren, la dominancia de unas pocas especies es mayor en el bosque fragmentado, aun cuando la riqueza en ambos sitios es la misma, contabilizando 13 especies en cada uno de los tipos de bosque (Figura 4).

Tabla 5. Pruebas de Wilcoxon para los taxa comparando su abundancia según el tipo de bosque

\*indica diferencias significativas alfa  $p \leq 0,05$

Familia	Z	p
Streblidae	0.08	0.93
Chirodiscidae	2.21	0.03*
Trombiculidae	1.85	0.06
Macronyssidae	0.77	0.43
Sarcoptidae	0.28	0.77
Spelaeorhynchidae	3.43	0.0006*
Leewenhoekiidae	1.97	0.04*
Myobiidae	2.07	0.04*

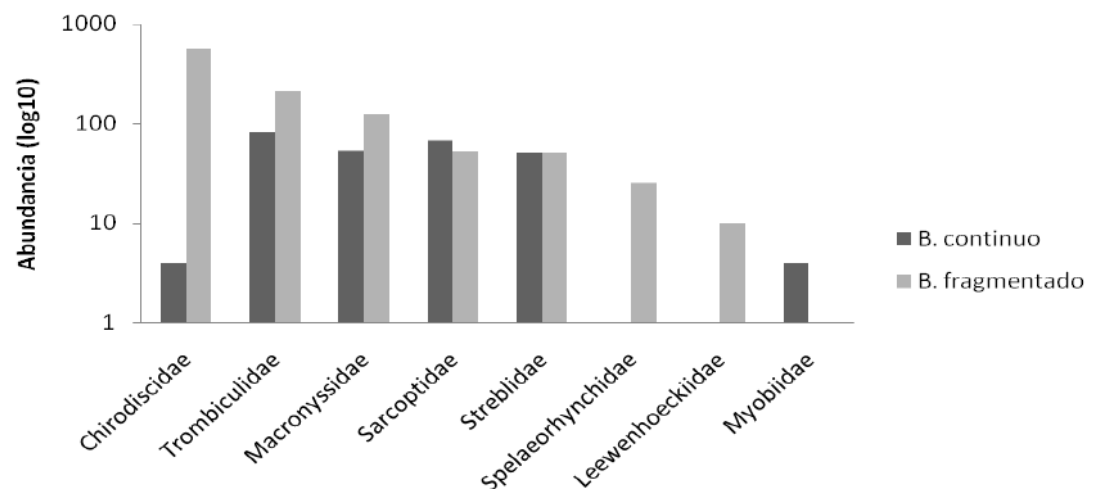


Figura 3. Abundancia y distribución de familias de ectoparásitos en bosque continuo y bosque fragmentado

Tabla 6. Prevalencia e intensidad media para cada una de las especies de ectoparásitos encontrados

\*indica especies encontradas únicamente en fragmentos de bosque, \*\* indica especies encontradas únicamente en bosque continuo

Especie de ectoparásito	Bosque Continuo n=42				Bosque Fragmentado n=44			
	n	Infectados	Prevalencia	Intensidad media	n	Infectados	Prevalencia	Intensidad media
<i>Speiseria ambigua</i>	8	8	0,19	1,00	9	8	0,18	1,13
<i>Trichobius joblingi</i>	24	14	0,33	1,71	33	16	0,36	2,06
<i>Strebli guajiro</i>	18	11	0,26	1,64	8	6	0,14	1,33
<i>Spelaeorhynchus praecursor*</i>	0	0	-	-	25	11	0,25	2,27
<i>Lawrenceocarpus lobus</i>	2	1	0,02	2,00	561	8	0,18	70,13
<i>Paralabidocarpus carolliae**</i>	1	1	0,02	1,00	-	-	-	-
<i>Paralabidocarpus stenodermi**</i>	1	1	0,02	1,00	-	-	-	-
<i>Paralabidocarpus Ca. Macrophyllum*</i>	0	0	-	-	1	1	0,02	1,00
<i>Whartonia nudosetosa*</i>	0	0	-	-	10	4	0,09	2,50
<i>Parichoronyssus crassipes</i>	27	9	0,21	3,00	5	3	0,07	1,67
<i>Radfordiella carolliae</i>	25	2	0,05	12,50	119	7	0,16	17,00
<i>Eudusbabekia carolliae**</i>	4	4	0,10	1,00	-	-	-	-
<i>Chirnyssoides amazonae</i>	66	10	0,24	6,60	51	9	0,21	5,67
<i>Chirnyssoides surinamensis*</i>	1	1	0,02	1,00	-	-	-	-
<i>Perissopalla ipeani</i>	62	11	0,26	5,64	184	23	0,52	8,00
<i>Hooperella vesperuginis**</i>	0	0	-	-	25	4	0,10	6,25
<i>Beamerella acutascuta</i>	18	7	0,17	2,57	2	1	0,02	2,00

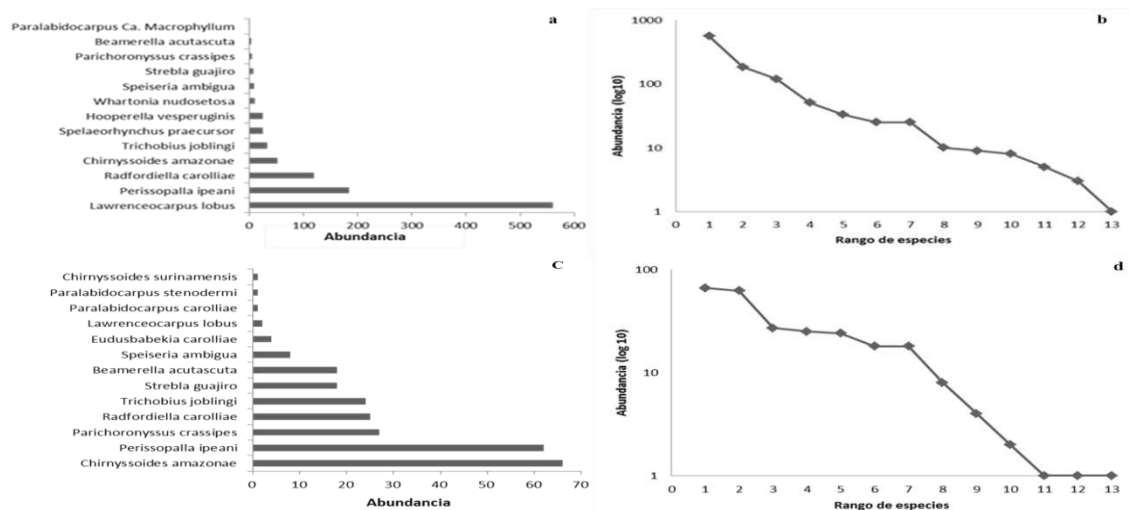


Figura 4. Abundancia y equidad de ectoparásitos del género *Carollia* (a-b, bosque fragmentado; c-d bosque continuo) se puede observar que aunque la abundancia difiere la riqueza es la misma para ambos sitios.

## 6. Discusión

### 6.1 Murciélagos y su relación con el ecosistema

Los murciélagos son muy móviles, ocupan por lo general grandes ámbitos geográficos y diversos hábitats, además de muchas estrategias de forrajeo. También estos mamíferos exhiben una amplia variedad de preferencias para los sitios de descanso y percha. A pesar de los extensos trabajos taxonómicos y morfológicos en ectoparásitos de muchas especies de murciélagos, la naturaleza exacta de las relaciones huésped-parásito se mantiene elusiva. Aun así, los murciélagos tienen el potencial de servir como modelos para interacción comparativa de huéspedes-ectoparásitos a nivel de comunidad y a nivel poblacional (Dick *et al.* 2003; Kelm 2008). A pesar de que la mayoría de los trabajos en ectoparásitos de murciélagos es cualitativa, basados en censos e inventarios de especies, la presente investigación explora, y usa técnicas cuantitativas y para obtener información detallada de las comunidades de parásitos.

Los murciélagos como parte de los ecosistemas tropicales, también son excelentes indicadores de la calidad del ecosistema y por consiguiente del grado de alteración en este (Medellín *et al.* 2000; Castro-Luna *et al.* 2007; Willig *et al.* 2007). La calidad de un ecosistema afecta, por ejemplo, la riqueza de especies de murciélagos presente, como estas especies son afectadas por la fragmentación y sus interacciones ecológicas (Patterson *et al.* 2003; Cottontail *et al.* 2009).

Durante esta investigación se documenta que la riqueza de murciélagos del género *Carollia* a pesar de las alteraciones en el ecosistema se mantiene constante. Esto probablemente se debe a que las especies de *Carollia* se han adaptado bien a las

condiciones de disturbio ocasionadas antropogénicamente, por lo tanto para los parásitos la abundancia del huésped no es un factor limitante. Una suposición inicial es que ambientes alterados, la disponibilidad de refugios y la calidad de estos sea menor, lo cual podría ocasionar un mayor aglomeramiento de murciélagos. Esto a su vez favorecería la transmisión horizontal y vertical de parásitos ya sean específicos por contacto más prolongado y más frecuente entre murciélagos de la misma especie, así como de parásitos generalistas que infestan otras especies de murciélagos e inclusive otros taxa ajenos a los murciélagos (Kunz 1982).

## **6.2 Ectoparasitismo y su relación con la fenología y talla de los huéspedes**

En parasitismo, los términos ecológicos varían en cierto grado. Por ejemplo, una población de parásitos incluye todos los individuos de una sola especie de parásito en un lugar particular, el cual podría ser sobre o en un huésped o en otro sustrato e.g., refugio que utilizan los murciélagos (Marshall 1981; 1982; ter Hofstede *et al.* 2004). Al analizar este aspecto se espera que la abundancia de parásitos sobre un huésped tiende a aumentar con el tamaño del mismo, pero depende también de la edad del huésped, y se correlaciona con el grado de disturbio, así tenemos que los individuos más viejos y de mayor talla deberían tener una carga parasitaria mayor (Kuris *et al.* 1980). Sin embargo, este trabajo muestra que todos los estadios de edad y tallas morfométricas analizados presentan cargas parasitarias similares.

Sin embargo al análisis por sexo demuestra que las hembras, independientemente del tipo de bosque donde habiten, tienen una intensidad media más alta de parásitos. Esto se puede deber a que las hembras tienden a agregarse más prolongadamente

especialmente durante época de crianza, además de entrar en contacto con los machos durante la época de apareamiento lo que en ambos casos aumenta las probabilidades de nuevas infestaciones (Kunz 1982). Ha sido demostrado que la infestación están sesgada hacia las hembras, las cuales contienen porcentajes mayores de infestación en todas las especies muestreadas (Patterson *et al.* 2008b; 2009). En esta investigación, la mayor intensidad de infestación en hembras es posiblemente una consecuencia a la mayor agregación y contacto con machos y crías de su misma y otras especies.

### **6.3 Parásitos como bioindicadores en el ecosistema**

Existe un amplio desconocimiento de cuáles y con qué frecuencia se encuentran presentes varios taxa de ectoparásitos, especialmente ácaros de murciélagos, principalmente por ser menos conspicuos. El conocimiento sobre la diversidad e interacción huésped-parásito de todos estos grupos es de relevancia para entender cuál es su afinidad con las diferentes especies de murciélagos y cuál es el efecto de la fragmentación del bosque sobre esta interacción.

La incidencia e intensidad de infestación de ectoparásitos en murciélagos se espera que aumente con el nivel de disturbio. En ambientes donde los disturbios son más frecuentes o intensos los murciélagos tienden a perchar en lugares potencialmente más permanentes y cerrados, en conglomerados mayores donde por estas características inherentes al sitio de percha van a ser más probablemente infestados. Debido a estos cambios, los murciélagos también van a tener mayor probabilidad de cargar mayor cantidad de ectoparásitos y probablemente también mayor abundancia y riqueza de especies (Patterson *et al.* 2007).

La prevalencia y la intensidad media de ectoparásitos fueron mayores en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo para las tres especies de *Carollia*. Sin embargo no queda claro cuál es la razón que las hembras de bosques continuos porten más ectoparásitos que las hembras de bosques fragmentados. En muchos casos en ambientes alterados tanto la composición como la dominancia de especies puede cambiar drásticamente. Esto conlleva a que la riqueza de especies disminuya por un efecto denso-dependiente. Aunque en ectoparásitos de mamíferos no se ha comprobado que esto ocurra, si se ha demostrado que esto ocurre en otros sistemas huésped-parasito (Bush *et al.* 1997).

En el caso de Streblidae las infracomunidades son de periodos cortos y muy dinámicas, por su biología deben colonizar a un nuevo huésped después de su metamorfosis y periódicamente dejar su huésped para reproducirse dándose movimientos entre individuos que comparten los sitios de descanso y percha (Dick y Patterson 2006; Patterson *et al.* 2009), sin embargo en el caso de los ácaros las infracomunidades se comportan de manera diferente, especialmente los taxa con movilidad reducida y que son parásitos obligados, pues sus probabilidades de infestación se ven limitadas por el tiempo y tasa de contacto entre individuos. Caso contrario ocurre con los parásitos generalistas como Trombiculidae y Leewenhoekiidae, que aprovechan la posibilidad de infestar cualquier individuo dentro de su amplio rango de infestación, por lo tanto sitios con mayor disturbio favorecerán sus probabilidades de infestación.

Los ectoparásitos alcanzan su mayor éxito de supervivencia en sus especies huéspedes preferidos. La selección natural favorece el incremento en la utilización de un solo



huésped o un grupo de huéspedes que les brindan mejores condiciones de supervivencia (Fritz 1983; Giorgi *et al.* 2004). En contraste la exposición a múltiples especies de huéspedes puede favorecer la evolución de nuevas adaptaciones (West-Eberhard. 2005) que pueden favorecer la infestación de nuevos huéspedes (Krasnov *et al.* 2007). Numerosos factores como la complejidad del ciclo de vida de algunos parásitos y sus estadios, la demografía del huésped, biogeografía del huésped y dispersión parasítica pueden influenciar las asociaciones huésped-parásito (Marshall 1981; Shatrov 1992; Patterson *et al.* 1998; Dick y Gettinger 2005; ter Hofstede y Fenton 2005; Dick 2007; Dick y Patterson 2007; Krasnov *et al.* 2007; Patterson *et al.* 2007; Reckardt y Kerth 2007). Por lo tanto, las condiciones de los sitios de descanso y el tipo de hábitat donde se encuentran en el sistema huésped-parásito tienen un gran impacto en estos factores (Kunz 1982; ter Hofstede y Fenton 2005; Dick y Patterson 2007; Reckardt y Kerth 2007; Patterson *et al.* 2007).

La especialización huésped-ectoparásito ocurre a través de la combinación de diferentes procesos, como distribuciones alopátricas (aislamiento del huésped) que pueden prevenir a los ectoparásitos ajenos al ensamblaje original de entrar en contacto con sus huéspedes evitando la competencia por el mismo recurso y el traslape de nicho que podría ocasionar en última instancia la exclusión de una o varias especies por competencia (Bush *et al.* 1997). También la baja capacidad de dispersión reduce las oportunidades de utilización de otros huéspedes. En situaciones de huéspedes simpátricos puede haber barreras fisiológicas, morfológicas y de comportamiento que reducen la probabilidad de colonización (Dick y Paterson 2007) y establecimiento en nuevos huéspedes (Caire *et al.* 1985; Brooks y McLennan 1993; Reed y Hafner 1997;

Timms y Read 1999; Tompkins y Clayton *et al.* 1999; Dick y Patterson 2007). En concreto no se espera un aumento en la riqueza de especies ectoparasíticas en fragmentos de bosque o ambientes con disturbios frecuentes o intensos, pero si un incremento en la abundancia de ectoparasitos en los murciélagos muestreados conforme aumenta el nivel de disturbio en el ecosistema.

#### **6.4 Aportes al conocimiento de la fauna de ectoparasitos para Costa Rica**

En esta investigación se brinda por primera vez una lista completa de 17 especies de ectoparasitos que se encuentran asociadas a tres especies de murciélagos, las tres especies de moscas de murciélagos reportadas en esta investigación no representan asociación o registro nuevo, ya que han sido previamente documentadas para el país (Miller y Tschapka 2009) y Centroamérica (Dick 2006, 2013). Sin embargo las catorce especies de ácaros ectoparasitos de murciélagos documentados en esta investigación representan nuevos reportes para el país y algunas para el istmo.

La especie de la familia Macronyssidae, *Radfordiella carolliae* ha sido documentada en México sobre *Carollia perspicillata* al igual que *Parichoronyssus crassipes* sobre *Carollia perspicillata* y *Carollia sowellii* (Morales-Malacara 1998). Para Costa Rica el único reporte de esta familia sobre murciélagos es *Radfordiella desmodi* que ha sido sobre *Desmodus rotundus* (Rojas *et al.* 2008). La especie *Whartonia nudosetosa* (Leeuwenhoekiidae) es conocida en México sobre *Carollia perspicillata* Loomis (1969), *Carollia subrufa* (Webb y Loomis 1977) y Guatemala en *Carollia perspicillata* (Brennan y Dalmat 1960), pero al ser una especie generalista también se ha encontrado sobre otras especies de murciélagos en México (Whitaker y Morales-Malacara 2005).

Trombiculidae es otra familia con especies ectoparasíticas generalistas, en esta investigación se identificaron tres especies que parasitan varias especies de murciélagos además de las especies del género *Carollia*, la especie *Hooperella vesperuginis* ha sido reportada en México en *Carollia subrufa* (Webb y Loomis 1977; Whitaker y Morales-Malacara 2005), Brasil en *Carollia subrufa*, *Trachops cirrhosus* y *Desmodus rotundus* (Brennan 1959), Paraguay en *Carollia perspicillata* y se ha encontrado sobre otros murciélagos como *Vampyrum spectrum*, y *Glossophaga soricina* (Frank *et al.* 2014), mientras que la especie *Beamerella acutascuta* ha sido reportada en Paraguay sobre *Carollia perspicillata* y otras especies de murciélagos como *Saccopteryx bilineata* y *Micronycteris microtis* (Frank *et al.* 2014) y Brasil sobre *Trachops cirrhosus* (Brennan 1959). Por último, la especie *Perissopalla ipeani* ha sido documentada en *Carollia perspicillata* en Brasil (Brennan 1970)

Myobiidae es una la familia que parasita mamíferos, sin embargo la especie *Eudusbabekia carolliae* es específica, encontrándose principalmente sobre especies del género *Carollia*, ha sido reportada en México sobre *Carollia perspicillata* (Guzmán-Cornejo y Morales-Malacara 2004), además en esta investigación esta especie se determinó como asociada específicamente a bosques continuos, lo cual implica que la conservación de sus huéspedes no es la única acción necesaria, la conservación de bosques inalterados favorecería su perpetuación como especie al menos a nivel regional.

Spelaeorhynchidae es una familia exclusivamente encontrada en murciélagos, en esta investigación se determinó la presencia de *Spelaeorhynchus praecursor*, originalmente descrita en Brasil como parásito de *Carollia brevicauda* (Fain *et al.* 1967), ha sido

reportada también en México sobre *Carollia perspicillata* y *Carollia subrufa* (Hoffmann y Barrera 1970; Webb y Loomis 1977; Morales-Malacara 1996) y Puerto Rico y República Dominicana parasitando *Artibeus jamaicensis* (Fain *et al.* 1967). No se conocen los machos de esta especie, se considera que son ácaros de vida libre que habitan en el refugio de los murciélagos. Esta especie fue encontrada en esta investigación en murciélagos que forrajearan en bosques fragmentados, no queda claro la razón de su ausencia de bosques continuos, lo que no se puede descartar de manera definitiva, lo que si queda claro es que su prevalencia es posiblemente afectada de manera positiva al aumentar el nivel de disturbio.

La familia Sarcoptidae es un taxón que puede ser encontrado parasitando varios taxa animales, sin embargo el género *Chirnyssoides* parasita exclusivamente murciélagos de dos familias, Phyllostomidae y Noctilionidae. *Chirnyssoides amazonae* ha sido descrita parasitando *Carollia brevicauda* (Brasil, Ecuador y México), *Carollia subrufa* (Panamá y México), *Carollia perspicillata* (Panamá y Surinam), *Micronycteris megalotis* (Surinam) y *Glossophaga soricina* (Surinam, Perú y México). La especie *Chirnyssoides surinamensis* ha sido reportada parasitando *Carollia brevicauda* (Ecuador, México y Perú), *Carollia subrufa* (México), *Carollia perspicillata* (Surinam y Perú) y *Glossophaga soricina* (México) (Klompen 1992; Lourenço *et al.* 2013).

#### Chirodiscidae

Una de las familias que por sus abundantes reportes en la literatura y que no fue encontrado en esta investigación es la familia Spinturnicidae, en Costa Rica la especie *Periglischrus herrerae* fue reportada por Rojas (2008) sobre *Desmodus rotundus*, y

existen reportes de Spinturnicidae en especie de *Carollia* en países como Venezuela (Herrin y Tipton 1975) y México (Wolfgang y Polaco 1985).

### **6.5 Murciélagos, ectoparásitos y el contexto en el desarrollo sostenible**

Los murciélagos son conocidos por brindar servicios ecosistémicos y son de vital importancia para la sobrevivencia y bienestar de los ecosistemas y por extensión del ser humano. Muchos de estos servicios ecosistémicos son desconocidos y debido principalmente a la degradación antropogénica se encuentran en alto riesgo. La pérdida de los servicios se debe en gran parte a la falta de valoración que existe de ellos, principalmente debido a la dificultad manejar y administrar aquello que no es valorado económicamente, siendo necesario dar un valor al mantenimiento del funcionamiento de los ecosistemas (Balvanera y Cotler 2009). Sin embargo hay que tener claro que los organismos por si solos no están presentes en el ecosistema para fungir una función en beneficio del ser humano y es nuestro deber no visualizar la existencia de los organismos como un beneficio si no como un componente del ecosistema.

En el caso de los bosques tropicales es importante de terminar la dinámica en torno a la la composición de las comunidades animales, el disturbio que se ha ocasionado y el efecto causado sobre las comunidades. El parasitismo ha sido considerado como un efecto negativo sobre las comunidades dado que afecta directamente como se desenvuelve el huésped.

En términos de conservación, los datos aquí presentados arrojan que los organismos que habitan ecosistemas más conservados, tienen menor cantidad parásitos y también asociaciones más específicas huésped-parasito, siendo menos vulnerables a

enfermedades que provengan de otros taxa. También en esta investigación encontramos taxa que solamente se encuentran en bosques más conservados, mientras que estos mismos grupos desaparecen en los bosques fragmentados, existiendo evidencia clara que en los bosques fragmentados se da el remplazo de especies parasitas, que mediante la teoría ecológica de la exclusión competitiva se explica la desaparición de estos taxa específicos siendo remplazados por taxa parásitos generalistas. Por tanto, en esta investigación no solo se determina que los murciélagos se ven afectados debido al incremento de las cargas parasitarias y una mayor vulnerabilidad potencial en caso de transmisión de enfermedades, sino que, los mismos grupos de parásitos pueden verse afectados y en riesgo de extinción local.

La presente investigación, pretendió comprender de mejor manera la dinámica de los ecosistemas, la intervención humana y sus efectos sobre el fenómeno particular del parasitismo sobre murciélagos. Sin embargo, los resultados obtenidos esperamos que sean de utilidad como antecedente y puedan ser extrapolados a otras regiones y otros grupos animales, así como una nueva evidencia de la necesidad de mantener la continuidad de nuestros bosques y áreas protegidas.

## 7. Bibliografía

- Baker, E. W., T. M. Evans, D. J. Gould, W. B. Hull, y H. L. Keegan. 1956. A manual of parasitic mites of medical or economic importance. National Pest Control Association, Inc., Washington D. C.
- Balvanera, P. y H. Cotler. 2009. Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos. En CONABIO (Ed.) Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
- Bernard, E. 2002. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia: Chiroptera). Rev. Bras. Zool. 19:173-188. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752002000100016>
- Brennan, J. M. 1958. *Beamerella* and *Kaasia*, two new genera of chiggers from South America (Acarina, Trombiculidae). J. Kansas Ent. Soc. 31: 71-75.
- Brennan, J. M. y H. C. Dalmat. 1960. Chiggers of Guatemala (Acarina: Trombiculidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 53: 183-191.
- Brennan, J. M. 1969. New bat chiggers of the genus *Perissopalla* from Venezuela and northeastern Brazil (Acarina: Trombiculidae). J. Med. Entomol. 6: 427-431
- Brennan, J. M., y M. L. Goff. 1977. Keystothe genera of chiggers of the Western Hemisphere (Acarina: Trombiculidae). J. Parasitol. 63:554-566.
- Brooks, D. R. y D.A. McLennan. 1993. Parascript: Parasites and the Language of

Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.

Bush, A., K. Lafferty, J. Lotzky A. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et. al.* revisited. *J. Parasitol.* 83: 575-583.

Caire, W., L. Hornuff y N. Sohrabi. 1985. Stimuli used by *Trichobius major* (Diptera Streblidae) to locate its bat host *Myotis velifer*. *Southwest Nat.* 30: 405–412.

Castro-Luna, A. A., V. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica* 9: 219–228.

Clayton, D. H., P. L. M., Lee, D. M. Tompkins, y E. D. Brodie, 1999. Reciprocal natural selection on host-parasite phenotypes. *Am. Nat.* 154: 261–270.

Cloutier, D., D.W. Thomas. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammal Species* 417: 1-9.

Cosson, J. F., J. M. Pons y D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 15: 515–534.

Cottontail, V. M., N. Wellinghauseny E. K. V. Kalko. 2009. Habitat fragmentation and haemoparasites in the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae) in a tropical lowland forest in Panama. *Parásitol.* 1-13. DOI: 10.1017/S0031182009990485



- Dantas-Torres F., A. M. Soares, E.B.P. Ribeiro, R.M. Daher, C. Valença y M. P. Valim. 2009. Mites (Mesostigmata: Spinturnicidae and Spelaeorhynchidae) associated with bats in Northeast Brazil. *J. Med. Entomol.* 46: 712-715
- Dick, C. W., M. R. Gannon, W. E. Little y M. J. Patrick. 2003. Ectoparasite associations of bats from central Pennsylvania. *J. Med. Entomol.* 40: 813-819.
- Dick, C. W. y D. Gettinger. 2005. Faunal survey of streblid flies (Diptera: Streblidae) associated with bats in Paraguay. Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology. Paper 683. <http://digitalcommons.unl.edu/parasitologyfacpubs/683>
- Dick, C. W. 2006. The streblid bat flies (Diptera: Streblidae) of Guatemala. *En: Biodiversidad de Guatemala*. E. Cano, (ed.), vol. 1, pp. 441–452, Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala City, Guatemala.
- Dick, C. W. y B. D. Patterson. 2006. Bat flies: Obligate ectoparasites of bats. Pages 179-194 *En: Micromammals and Macroparasites: from Evolutionary Ecology to Management*. S. Morand, B. Krasnov, and R. Poulin (Eds.). Springer-Verlag Publishing. 647p. ISBN10 4-431-36024-7 Springer-Verlag Tokyo Berlin Heidelberg New York
- Dick, C.W. y R.L. Wenzel. 2006. A new genus and species of trichobiine bat flies (Diptera: Hippoboscoidea: Streblidae) from Costa Rica. *Insect Syst. Evol.* 37: 433-442.

- Dick, C. W. 2007. High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecol. Entomol.* 32: 446-450.
- Dick, C. W. y B. D. Patterson. 2007. Against all odds: Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *Inter. J. Parasitol.* 37: 871–876.
- Dick, C.W. y J.A. Miller. 2010. Streblidae (Bat Flies), pp. 1249-1260. *En:* B.V. Brown, A. Borkent, J.M. Cummings, D.M. Wood, N.E. Woodley y M.A. Zumbado (eds). *Manual of Central American Diptera (Volume 2)*. National Research Council Canada.
- Dick, C.W. 2013. Review of the bat flies of Honduras, Central America (Diptera: Streblidae). *J. Parasitol. Res.* 2013: 1-17
- Dowling A. P. G. 2006. Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: Systematics, ecology, and the evolution of parasitic associations. *En:* S. Morand, B.R. Krasnov, R. Poulin (Eds.) *Micromammals and Macroparasites: From Evolutionary Ecology to Management*. Springer-Verlag Publishing. 647p. ISBN10 4-431-36024-7 Springer-Verlag Tokyo Berlin Heidelberg New York
- Dusbábek, F. 1969*a*. To the phylogeny and zoogeography of bats (Chiroptera) based on the study of their parasitic mites (Acarina). *Proceedings of the First International Bat Conference* 19-24.
- Dusbábek, F. 1969*b*. To the phylogeny of genera of the family Myobiidae (Acarina). *Acarologia* 11:537-574.

- Dusbábek, F. 1969c. Generic revision of the myobiid mites (Acarina: Myobiidae) parasitic on bats. *Folia Parasitologica* 16:1-17.
- Dusbábek, F. 1973. A systematic review of the genus *Pteracarus* (Acariformes: Myobiidae). *Acarologia* 15:240-288. Dusbábek, F., and J. de la Cruz. 1966. Nuevos géneros y especies de acaros (Acarina: Listrophoridae) parásitos de murciélagos cubanos. *Poeyana, Seria A* 31:1-20.
- Dusbábek, F., y F. S. Lukoschus. 1974. Parasitic mites of Surinam XXVI. Mites of the genus *Eudusbabekia* (Myobiidae: Trombidiformes) of the leaf-nosed bat subfamily Phyllostominae. *Acarologia* 16:476-499.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol., Evol.* 34: 487-515. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419System.
- Fain, A., G. Anastos, J. Camin y D. Johnston. 1967. Notes on the genus *spelaeorhynchus* description of *S. praecursor* Neumann and of two new species. *Acarologia* 9: 535-556
- Fain, A. 1962. Les acariens psoriques parasites des chauves-souris. XXII. Especies des genres *Chirnyssoides* et *Notoedres*. *Bull. Ann. Soc. Roy. Entomol. Belgique* 98: 392-403.
- Fain, A. 1982a. The labidocarpine mites (Acari, Chirodiscidae) from oriental bats. III. Genera *Paralabidocarpus* Pinichpongse, 1963, *Labidocarpoides* Fain, 1970, *Labidocarpus* Troussart, 1895, and *Alabidocarpus* Ewing, 1929. *Systematic Parasit.* 4:303-336.

- Fain, A. 1982b. The labidocarpine mites (Acari, Chirodiscidae) from oriental bats. IV. Genera *Olabidocarpus* Lawrence, 1948, *Dentocarpus* Dusbábek y Cruz, 1966, *Labidocarpellus* Fain, 1976, and *Pteropiella* Fain, 1970, with a key to the genera of Chirodiscidae. *Systematic Parasitol.* 4:337-360.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M.B. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist y D.M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotrópica* 24: 440-446.
- Fleming, T.H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. Chicago: University of Chicago Press.
- Frank, R., J. Münster, J. Schulze, A. Liston y S. Klimpel. 2014. Macroparasites of Microchiroptera: Bat Ectoparasites of Central and South America En: S. Klimpel and H. Mehlhorn (eds.), *Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites*, *Parasitology Research Monographs* 5, DOI 10.1007/978-3-642-39333-4\_5, © Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2014
- Fritz, G.N. 1983. Biology and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae) on bats in the genus *Carollia*. *J. Med. Entomol.* 20: 1-10.
- Giorgi, M., R. Arlettaz, F. Guillaume, S. Nusslé, C. Ossola, P. Vogel, y P. Christe. 2004. Causal mechanisms underlying host specificity in bat ectoparasites. *Oecologia* 138: 648–654.
- Gracioli, G., N.C. Cáceres y M. Bornschein. 2005. Novos registros de moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae e Nycteribiidae) de morcegos (Mamalia,

Chiropetra) emareas de transição cerrado-floresta estacional no Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica* 6:22-25

Guerrero, R. y J.B, Morales-Malacara. 1996. Streblidae (Diptera: Calyptratae) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) cavernícolas del centro y sur de México, con descripción de una especie nueva del género *Trichobius*. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. México, Ser. Zool.* 67: 357-373.

Guerrero, R. 1997. Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. Lista de especies, hospedadores y países. *Acta Biol. Venezuelica.* 19:9-24.

Guzmán-Cornejo, C., y J.B. Morales-Malacara. 2004. Registro taxonómico de ácaros mióbidos (Acari: Prostigmata: Myobiidae) asociados a murciélagos en México. Pp. 35-37. En: *Entomología Mexicana*, Vol. 3 (A. Morales-Moreno, M. Ibarra-González, A. P. RiveraGonzález, and S. Stanford-Camargo, eds.). Colegio de Posgraduados, Texcoco, México.

Herrin, C.S y V.J Tipton. 1975. Spinturnicid mites of Venezuela (Acarina: Spinturnicidae). *Biological Series* 20: 1-72.

Hoffmann, F. G. y R. J. Baker. 2003. Comparative phylogeography of short-tailed bats (*Carollia*: Phyllostomidae). *Molec. Ecol.* 3403–3414. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2003.02009.x

- Jirón P. F. y F. Fallas. 1974. Precencia de un Nuevo representante del género *Nycterophilia* Ferris, 1916 (Diptera: Streblidae) en Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 22: 67-70.
- Krasnov, B.R., C. Korine, N.V. Burdelova, I.S. Khokhlova, y B. Pinshow. 2007. Between-host phylogenetic distance and feeding efficiency in hematophagous ectoparasites: rodent fleas and a bat host. *Parásitol. Res.* 101: 365–371.
- Keesing, F., R. D. Holt y R. S. Ostfeld. 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecol. Letters* 9: 485–498.
- Kelm, D. H., K. R. Wiesnery O.V. Helversen. 2008. Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a neotropical forest pasture mosaic. *Conserv. Biol.* 22: 733–741.
- Klompen, J.S.H. 1992. Phylogenetic relationships in the mite family Sarcoptidae (Acari: Astigmata). Michigan: Museum of Zoology, University of Michigan.
- Krantz, G.W. y D.E. Walter. 2009. *A Manual of Acarology*. 3rd Ed. Texas Tech University. 807 pp.
- Kunz, T.H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-55. *En: Ecology of bats*. ed. T.H. Kunz, Plenum Press, New York, 425 pp.
- Kuris, A. M., A. R. Blaustein, y J. J. Alió. 1980. Hosts as islands. *The American Naturalist* 116:570-586.

- Laval, R. K. y B. H. Rodríguez. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica. 320p.
- Lim, B.K. y M.D. Engstrom. 1998. Phylogeny of neotropical shorttailed fruit bats, *Carollia spp.* Phylogenetic analysis of restriction site variation in mtDNA. *En: Bat Biology and Conservation* Kunz TH y Racey PA (eds.), pp. 43–58. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Loomis, R.B. 1969. Chiggers (Acarina, Trombiculidae) from vertebrates of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas* 50:1-22.
- Lourenço E.C., M.C. Pinheiro, J. L. H. Faccini y K. M. Famadas. 2013. New record, host and localities of bat mite of genus *Chirnyssoides* (Acari, Sarcoptiformes, Sarcoptidae). *Rev. Bras. Parasitol. Vet.* 22: 260-264. ISSN 1984-2961
- Lukoschus, F. S., G. Scheperboer, E. Méndez, y A. Fain. 1981. *Eudusbabekia (Synoecomyobia) artibei*, new subgenus, new species (Acarina: Prostigmata: Myobiidae), infesting the phyllostomids bat *Artibeus phaeotis* in Panama. *Pacific Insects* 23:478-486.
- Maa, T.C. y B.V. Peterson. 1987. Hippoboscidae, pp. 1271-1281. *En: J.F. McAlpine* (ed.). *Manual of Nearctic Diptera (Volume 2)*, Agriculture Canada, Ottawa.
- Marshall, A.G. 1981. *The Ecology of Ectoparasitic Insects*. Academic Press, London, UK.

- Marshall, A.G., 1982. Ecology of insects ectoparasitic on bats, pp. 369–401. *En* Kunz, T.H. (Ed.). *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York, NY, USA,
- Martínez-Mora R., C. Valdespino, M. A. Sánchez-Ramos y J. C. Serio-Silva. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Anim. Conserv.* 10: 374–379. DOI:10.1111/j.1469-1795.2007.00122.X.
- Mc Alpine, J.F. 1989. Phylogeny and classification of the Muscomorpha, pp. 1397–1518. *En*: J.F. McAlpine (ed.). *Manual of Nearctic Diptera (Volume 3)*. Agriculture Canada, Ottawa.
- McCallum, H. y A. Dobson. 2002. Disease, habitat fragmentation and conservation. *Proc. Roy. Soc. of London* 269: 2041–2049.
- McDaniel, B. 1970. The labidocarpid bat mites of Nicaragua (Listrophoroidea :Labidocarpidae). *Acarologia* 12:803-823.
- Medellin, R. A., M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conserv. Biol.* 14: 1666–1675.
- Meier, R., Kotrba, M., Ferrar, P., 1999. Ovoviviparity and viviparity in Diptera. *Biological Reviews* 74, 199–258.
- Meyer, C. F. J. y E. K. V. Kalko. 2008. Bat assemblages on neotropical landbridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. *Diversity and Distributions* 14: 644–654.



- Miller, J. y M. Tschapka. 2009. The bat flies of La Selva (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae). <http://www.biologie.uni-ulm.de/bio3/Batfly/index.html>
- Morales-Malacara J.B. y R. Lopez-W.1990. Epizoicfauna of *Plecotus mexicanus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Tlaxcala, México. *J. Med. Entomol.* 27: 440-445
- Morales-Malacara, J.B. 1996. Mesostigmatid (Mesostigmata) ectoparasites of bats in Mexico. Pp. 105-108. En: *Acarology IX* (R. Mitchel, D.J. Horn, G.R. Needham, and W.C. Welbourn, eds.). Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio.
- Morales-Malacara, J.B. 1998. Ácaros Mesostigmata parásitos de murciélagos de México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Obando, V. 2002. Biodiversidad en Costa Rica: estado de conocimiento y gestión. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. 81p.
- Owen, J.G., D.J. Schmidly y W.B. Davis. 1984. A morphometric analysis of three species of *Carollia* (Chiroptera: Glossophaginae) from Middle America. *Mammalia* 48: 85–93.
- Petersen, F. T., R. Meier, S. Kutty, y B. M. Wiegmann. 2007. The phylogeny and evolution of host choice in the Hippoboscoidea (Diptera) as reconstructed using four molecular markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 111-122.

- Patterson, B. D., J. William O. Ballard y Rupert L. Wenzel. 1998. Distributional evidence for cospeciation between neotropical bats and their bat fly ectoparasites. *Stud. Neotrop. Fauna Environm.* 33: 76–84
- Patterson, B. D., Willig, M. R. y Stevens, R. D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. Pp. 536–579. *En:* Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (eds.) *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Patterson, B.D., C. W. Dick y K. Dittmar. 2007. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *J. Trop. Ecol.* 23:177–189.
- Patterson, B.D., Dick, C. W. y K. Dittmar. 2008a. Parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae) on neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. *Parásitol. Res.* 103:1091–1100.
- Patterson, B.D., C. W. Dick y K. Dittmar. 2008b. Sex biases in parasitism of neotropical bats by bat flies (Diptera: Streblidae) *J. Trop. Ecol.* 24:387–396.
- Patterson, B.D., C. W. Dick y K. Dittmar. 2009. Nested distributions of bat flies (Diptera: Streblidae) on Neotropical bats: artifact and specificity in host-parasite studies. *Ecography* 32: 481-487.
- Pine, R.H. 1972. The bats of the genus *Carollia*. Technical Monograph, Texas Agricultural Experimental Station, Texas A y M University 8:1–125.
- Pinichpongse, S. 1963a. A review of the Chirodiscinae with descriptions of new taxa (Acarina : Listrophoridae) (1st series). *Acarologia* 5:81-91.

- Pinichpongse, S. 1963*b*. A review of the Chirodiscinae with descriptions of new taxa (Acarina: Listrophoridae) (Part two). *Acarologia* 5:266-278.
- Pinichpongse, S. 1963*c*. A review of the Chirodiscinae with descriptions of new taxa (Acarina: Listrophoridae) (Part three). *Acarologia* 5:397-404. 64
- Pinichpongse, S. 1963*d*. A review of the Chirodiscinae with descriptions of new taxa (Acarina: Listrophoridae) (Partfour). *Acarologia* 5:620-627.
- Proctor, H.C. y I. Owens. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 358-364.
- Reed, D.L. y M.S., Hafner. 1997. Host specificity of chewing lice on pocket gophers: a potential mechanism for cospeciation. *J. Mammal*. 78: 655–660.
- Radovsky, F. J. 1966. Revision of the macronyssid and laelapid mites of bats: outline of classification with descriptions of new genera and new type species. *J. Med. Entomol*. 3:93-99.
- Radovsky, F. J. 1967. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. *University of California Publications in Entomology* 46:1-288.
- Reckardt, K. y G. Kerth. 2007. Roost selection and roost switching of female Bechstein's Bats (*Myotis bechsteinii*) as a strategy of parasite avoidance. *Oecologia* 154: 581–588.

- Reed, J. T., y J. M. Brennan. 1975. The subfamily Leeuwenhoekinae in the Neotropics (Acarina: Trombiculidae). Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series 20:1-42.
- Reid, F.A. 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. New York. Pp. 116-119
- Reid, J. L. y D. Casallas Pabón. 2012. Designing homes for tropical bats. Scientists explore artificial roosts for rebuilding forest. *Bats*. 30: 7-9.
- Rodríguez Herrera, B., R.A. Medellín y R.M. Timm. 2007. Neotropical tent-roosting bats. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica. 178 p.
- Rojas, A. Jiménez, M. Vargas, M. Zumbado y M. V. Herrero. 2008. Ectoparasites of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Costa Rica: parasitism rates and biogeographic trends. *Mastozool. Neotrop.* 15: 181-187.
- Rózsa, L., J. Reiczigel y G. Majoros. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasitol.* 86: 228-232.
- Rui, A.M. y G. Gracioli. 2005. Moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae) de morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae) no sul do Brasil: associações hospedeiros-parásitos e taxas de infestação. *Rev. Bras. Zool.* 22: 438-445.
- Sanchez-Azofeifa G. A., R. C. Harriss y D. L. Skole. 2001. Deforestation in Costa Rica: a quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotrópica* 33: 378-384

SAS. 2013. JMP, Version 11. SAS, Campus Drive Cary, NC 27513

Saunders, R. C. 1975. Venezuelan Macronyssidae (Acarina: Mesostigmata). Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series 20 (2):75-90.

Shatrov, A.B. 1992. The origin of parasitism in trombiculid mites (Acariformes: Trombiculidae). *Parásitology* 26: 3–12.

Shockley, F. W. y K. L. Murray. 2006. Discovery of a parasitoid and a predator of bat flies (Diptera: Streblidae) at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*. 38: 789-790.

Sih, A., B. G. Johnson y G. Luikart. 2000. Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends in Ecol. yEvol.* 15: 132–134.

Tabarelli, M., J. M. Cardoso da Silva y C. Gascon. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of Neotropical forests. *Biodiv. Conserv.* 13: 1419–1425.

terHofstede, H.M., M.B. Fenton y J.O. Whitaker. 2004. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Can. J. Zool.* 82: 616-626.

terHofstede, H.M., M.B. Fenton. 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *J. Zool.* 266:333-340.

Thomas, F. y R. Poulin. 1997. Using randomization techniques to analyze fluctuating asymmetry data. *Anim. Behav.* 54: 1027-1029.

- Timm, R. M., D. E. Wilson, B. L. Clauson, R. K. La Val, y C. S. Vaughan. 1989. Mammals of the La Selva-Braulio Carrillo complex, Costa Rica. *North American Fauna* 75:1-162.
- Timm, R.M. 1994. Mammals. *En: La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*, L.A. Mc Dade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneheide, and G.S. Hartshorn, eds. Pp. 394-398. University of Chicago Press, Chicago.
- Timm, R., La Val, R. y B. Rodríguez-Herrera. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia* 52: 1-32.
- Timms, R. y A.F. Read. 1999. What makes a specialist special? *Trends Ecol. Evol.* 14: 333–334.
- Tompkins, D. M. y D. H. Clayton. 1999. Host resources govern the specificity of swift let lice: size matters. *J. Anim. Ecol.* 68: 489–500.
- Tonn, R. J. y K. Arnold. 1963. Ectoparásitos de aves y mamíferos de Costa Rica. I. Diptera. *Rev. Biol. Trop.* 11:171-176.
- Uchikawa, K. 1988. Myobiidae (Acarina, Trombidiformes) associated with minor families of Chiroptera (Mammalia) and a discussion of phylogeny of chiropteran myobiid genera. *Journal of Parasitology* 74:159-176.
- Velazco, P. M. 2013. On the phylogenetic position of *Carollia manu* Pacheco et al., 2004 (Chiroptera: Phyllostomidae: Carollinae). *Zootaxa* 3718: 267–276. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3718.3.3>

- Wainwright, M. 2007. The mammals of Costa Rica: A natural history and field guide. Zona Tropical Publication. Cornell University Press. New York. 454p.
- Walters, B. L., J. O. Whitaker Jr., N. S. Gikas y W. J. Wrenn. 2011. Host and Distribution Lists of Chiggers (Trombiculidae and Leeuwenhoeekiidae), of North American Wild Vertebrates North of Mexico. Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology. Paper 697. <http://digitalcommons.unl.edu/parasitologyfacpubs/697>
- Webb, J.P. y R.B. Loomis.1977. Ectoparasites. In: Baker RJ, Jones JK Jr, Carter DC, editors. Biology of bats of the new world family Phyllostomidae, Part II. Lubbock: Texas Tech University. pp 57-120.
- Wenzel, R. L., V. J. Tipton, y A. Kiewlicz. 1966. The streblid batflies of Panama (Diptera: Calypterae; Streblidae) pp. 405-675. *En:* Wenzel, R.L. y V. Tipton (eds.), Ectoparasites of Panama. Chicago, Field Museum of Natural History.
- West-Eberhard, M. J. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. PNAS 102: 6543-6549. DOI 10.1073/PNAS0501844102
- Willig, M. R., S. J. Presley, C. P. Bloch, C. A. Hice, S. P. Yanoviak, M. M. Diaz, L. A. Chauca, V. Pacheco y S. C. Weaver. 2007. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: Effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica* 39: 737–746.
- Whitaker, R. J. 1998. Island biogeography: ecology, evolution and conservation. Oxford University Press, Oxford, England.

- Whitaker, J. O. y Morales-Malacara J. B. 2005. Ectoparasites and other associates (Ectodytes) of mammals of Mexico. En: Sánchez-Cordero V. y Medellín R.A. (Eds.) Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa, 706 p. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO. México, 2005. pp. 535-666. ISBN 970-32-2603-5.
- Whitaker, J.O., C.M Ritzl y C.W Dick. 2009. Collecting and preserving bat ectoparasites for ecological study pp. 807–827. En: Kunz T.H. y S. Parsons (eds.) Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wolfgang, M., y O. J. Polaco. 1985. Notas sobre ectoparásitos de murciélagos. Veterinaria México 16:269-271.
- Yeates, D.K. y B.M. Wiegmann. 1999. Congruence and controversy: Toward a higher-level phylogeny of Diptera. Ann. Rev. Entomol. 44:397-428.



## 8. Apéndices

Lista ectoparásitos asociados a Phyllostomidae: Carollinae reportados para Costa Rica.

Tonn y Arnold (1963)<sup>a</sup>, Fritz 1983<sup>z</sup>, Miller y Tschapka 2009<sup>f</sup>.

Phyllostomidae (Carollinae)	<i>Carollia sowelli</i>	<i>Speiseria ambigua</i> <sup>f</sup>
		<i>Strebla guajiro</i> <sup>f</sup>
		<i>Trichobius joblingi</i> <sup>f</sup>
	<i>Carollia castaneae</i>	<i>Speiseria ambigua</i> <sup>f</sup>
		<i>Strebla guajiro</i> <sup>f</sup>
		<i>Trichobius joblingi</i> <sup>f</sup>
	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Euctenodes mirabilis</i> <sup>az</sup>
		<i>Speiseria ambigua</i> <sup>fz</sup>
		<i>Strebla guajiro</i> <sup>fz</sup>
		<i>Trichobius joblingi</i> <sup>f</sup>
		<i>Trichobius dugesii</i> <sup>a</sup>