

# Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia

Resource availability and diet of frugivorous bats at Tunquini Biological Station, Bolivia

Andrea P. Loayza<sup>1</sup>, Rodrigo S. Rios<sup>1,2</sup> & Daniel M. Larrea-Alcázar<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Herbario Nacional de Bolivia (LPB), Instituto de Ecología, Casilla 10077 – Correo Central, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia; Department of Biology, University of Missouri-St. Louis, One University Boulevard, St. Louis, MO 63121. e-mail: andrea.loayza@umsl.edu

Autor de correspondencia

<sup>2</sup>Department of Biology, Saint Louis University, 3507 Laclede Ave. St. Louis, MO 63103. e-mail: riosr@slu.edu

<sup>3</sup>Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes, La Hechicera 5101, Mérida, Venezuela. e-mail: larrea@ula.ve

## Resumen

La disponibilidad de recursos alimenticios es uno de los factores más importantes que afectan la dieta y comportamiento de forrajeo de murciélagos frugívoros. En este estudio examinamos la composición del gremio de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini (EBT) – Cotapata y pusimos a prueba la hipótesis de que la dieta de murciélagos frugívoros varía en relación a la disponibilidad de recurso a lo largo de un año. Cuantificamos la dieta analizando las semillas encontradas en muestras fecales y evaluamos la disponibilidad de frutos en ocho parcelas durante nueve periodos de muestreo. Capturamos 23 especies de murciélagos, 12 de las cuales eran predominantemente frugívoras y representaron el 90% del total de capturas. La dieta estuvo representada predominantemente por seis especies de plantas, entre las cuales dominaban *Vismia* sp., *Solanum riparium* y *Piper elongatum*. Observamos una alta superposición en el uso de recurso entre las especies más comunes de murciélagos frugívoros capturados. La dieta a lo largo del año varió de acuerdo a la fenología de tres de las seis especies vegetales analizadas: *S. riparium*, *Vismia* sp. y *Piper psilophyllum*. El hecho de que el gremio de murciélagos frugívoros estaba fuertemente dominado por especies del sotobosque y que la dieta consistió principalmente de sólo seis especies de plantas pioneras es consecuencia de la baja diversidad de recursos alimenticios para este grupo en las cercanías a la EBT. Esta área está influenciada por actividades antropogénicas y tiene un componente importante de especies de sucesión secundaria que proveen recurso mayormente para frugívoros de sotobosque.

**Palabras clave:** Dieta, disponibilidad de recurso, murciélagos frugívoros, solapamiento de nicho trófico, Chiroptera.

## Abstract

A range of factors can influence the diet and foraging behavior of frugivorous bats among which the most important is food resource availability. In this study we examined the composition of frugivorous bats at the Tunquini Biological Station (TBE) – Cotapata, and tested the hypothesis

that the diet of frugivorous bats varies in relation to resource availability in a one year period. Diet was quantified by analyzing seeds found in fecal samples and fruit availability evaluated in eight plots during nine sampling periods. We captured 23 species of bats, 12 of which were predominantly frugivorous and represented 90% of the total captures. The diet consisted mainly of six plant species among which *Vismia* sp., *Solanum riparium* and *Piper elongatum* were dominant. We observed high resource use overlap amongst the most common frugivorous bat species captured. Bat diet varied in relation to plant phenology in three of the six plant species considered: *S. riparium*, *Vismia* sp. and *Piper psilophyllum*. The fact that the bat community is strongly dominated by understory frugivores and that their diet consisted mainly of six plant species is likely a consequence of the low diversity of food resources available for frugivores bats in the proximities of the TBE. This habitat is influenced by human activities and has an important component of plant species of secondary succession, which provide resources mostly for understory frugivores.

**Key words:** Bat diet, resource availability, frugivorous bats, trophic niche overlap, Chiroptera.

## Introducción

La dispersión de semillas por vertebrados es un fenómeno dominante en los bosques tropicales. Dependiendo del hábitat, se estima que entre el 50% y 90% de los árboles y arbustos en los trópicos requieren de animales para dispersar sus semillas (Howe & Smallwood 1982). Consecuentemente, estos bosques albergan una alta diversidad de frugívoros vertebrados (Fleming 1987); por ejemplo, se calcula que en Cocha Cachu (Perú) las especies frugívoras conforman casi el 80% de la biomasa de mamíferos y de aves (Terborgh 1986).

Un grupo importante de frugívoros son los murciélagos, ya que éstos consumen los frutos y dispersan las semillas de un gran número de especies vegetales (Fleming & Heithaus 1981, Orozco-Segovia et al. 1985, Fleming 1986, 1988, Fleming & Sosa 1994, Hernández-Conrique et al. 1997, Hodgkinson et al. 2003, Lobota et al. 2003). Debido a su abundancia y diversidad (Nowak 1994), se considera que los murciélagos tienen un papel particularmente importante en el mantenimiento de la diversidad de plantas (Fleming 1988, Galindo-González 1998, López & Vaughan 2004). Más aún, dado que su dieta incluye muchas especies pioneras, los murciélagos frugívoros son considerados como iniciadores de patrones de sucesión vegetal,

promoviendo así la regeneración de los bosques tropicales (Cox et al. 1991, Gorchov et al. 1993, Whittaker & Jones 1994, Medellín & Gaona 1999, Lobova et al. 2003).

Una gran variedad de factores intrínsecos y extrínsecos puede afectar la dieta y comportamiento de forrajeo de murciélagos frugívoros. Los factores extrínsecos incluyen a la abundancia espacio-temporal de frutos, su accesibilidad, tamaño y características nutricionales (Dinerstein 1986), competencia, depredación, estructura y variación estocástica del hábitat (Fleming 1986). Los factores intrínsecos incluyen el tamaño de la especie, su estado reproductivo y estatus social (Heithaus 1975, Dinerstein 1986, Fleming 1986, Charles-Dominique 1991). Por lo tanto, aun siendo generalistas muchas especies de murciélagos pueden seleccionar y variar su alimento, especializándose en diferentes especies de plantas conforme se tornan disponibles a lo largo del año y al mismo tiempo mantener una dieta central, no estacional, de especies nutritivas que están disponibles a lo largo del año (Fleming 1986). Este último patrón es más evidente en especies pequeñas de murciélagos frugívoros que tienden a alimentarse de recursos abundantes, a diferencia de frugívoros de mayor tamaño que utilizan recursos agregados tanto en el tiempo como en el espacio

y que posiblemente forrajean en grupo para maximizar la eficiencia de forrajeo (Heithaus et al. 1975). En síntesis, los patrones de forrajeo y como consecuencia la dieta pueden cambiar a lo largo del año en relación a la disponibilidad del recurso.

En este estudio examinamos la comunidad de murciélagos frugívoros y su dieta en el bosque montano de la Estación Biológica Tunquini en el Parque Nacional Cotapata (La Paz, Bolivia). Específicamente dirigimos el presente estudio a responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la composición del gremio de murciélagos frugívoros presente en el bosque húmedo montano?; 2) ¿En qué consiste la dieta de las especies de murciélagos frugívoros más abundantes en el área?; 3) ¿Cuáles son las especies de murciélagos frugívoros más importantes como dispersoras de semillas? y 4) ¿Cuál es la fenología de las especies que son consumidas por murciélagos? Finalmente, pusimos a prueba la hipótesis de que la dieta de los murciélagos frugívoros varía en relación a la disponibilidad del recurso. Si los murciélagos consumen frutos en relación proporcional a su disponibilidad, entonces la dieta va a estar asociada a los patrones de fructificación a lo largo del periodo de estudio.

### Área de estudio

Realizamos el presente estudio en la Estación Biológica Tunquini (EBT) ubicada al sudoeste del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata, Bolivia ( $16^{\circ}11' - 42'S$ ,  $68^{\circ}53' - 55'W$ , Bach et al. 2003). La EBT alberga extensas zonas de bosque húmedo montano, que se distribuye aproximadamente entre los 1.200 y 2.400 m. Pero el estudio se restringió a zonas entre 1.400 y 1.700 m. El dosel tiene una altura promedio de 25 m (Bach et al. 2003), aunque según lo observado existen árboles emergentes que alcanzan hasta los 40 m de altura. Los árboles rara vez tienen aletones y en su mayoría corresponden a especies siempreverdes. Debido a la erosión hídrica y alta frecuencia de

derrumbes naturales, la zona presenta un mosaico de comunidades vegetales en diferentes etapas de sucesión. Según Killeen et al. (1993) las familias más comunes son Moraceae, Sapotaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Meliaceae, Burseraceae, Sapindaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Fabaceae (especialmente del género *Inga*) y Araliaceae.

### Métodos

#### Muestreo de la comunidad de murciélagos

Muestreamos la comunidad de murciélagos aproximadamente cada seis semanas desde marzo de 1999 hasta marzo de 2000 (nueve periodos de muestreo). Cada periodo de muestreo consistió de ocho noches consecutivas, evitando noches de luna llena porque la actividad de murciélagos decrece en esta fase lunar (fobia lunar *sensu* Morrison 1978). Durante cada noche de muestreo, colocamos 10 redes de niebla (6 m de largo con malla de 36 mm). Las redes eran abiertas desde las 1900 hrs. y revisadas cada 30 minutos hasta las 0100 hrs. Este periodo de seis horas corresponde al pico de actividad de murciélagos de la familia Phyllostomidae (Heithaus & Fleming 1978). Las redes se movían aproximadamente 50 m cada dos días para maximizar el número de capturas, ya que de acuerdo a nuestras observaciones después de dos días la tasa de captura disminuye debido a que los murciélagos aprenden la ubicación de las redes. Estandarizamos el esfuerzo de muestreo con las horas-red como la unidad de esfuerzo (una red de 6 m colocada por una hora equivale a una hora-red). El esfuerzo total fue de aproximadamente 4.320 horas ó 60 horas/noche.

Una vez capturados, los murciélagos fueron procesados, marcados y liberados en el punto de captura. Para cada individuo, el procesamiento incluyó la identificación de la especie, determinación del sexo, estado

reproductivo (evidencia de descenso testicular, preñez o lactancia), edad relativa (juvenil, adulto o inmaduro), peso (g), longitud del antebrazo (mm), largo del cuerpo (mm), gremio (cf. Gardner 1977), hora y sitio de captura. Determinamos la edad relativa de los murciélagos con base en una combinación de características del pelaje, masa corporal y por la fusión de las epífisis metacarpales (Edythe 1988). Para documentar recapturas de murciélagos a lo largo del estudio, marcamos a todos los individuos mediante la perforación de pequeños orificios en la membrana del ala. Este método de marcaje es temporal (aproximadamente por un año) y menos dañino que insertar bandas (L. F. Aguirre, 2004, *com. pers.*). Cada periodo de muestreo tenía un patrón único de orificios. Consecuentemente, cuando capturábamos un murciélago podíamos saber inmediatamente en qué periodo había sido previamente capturado. Para la identificación de los murciélagos utilizamos las claves de Aguirre & Anderson (1997) y Anderson (1997) y para la nomenclatura taxonómica seguimos a Salazar-Bravo et al. (2003).

### Análisis de la Dieta

Evaluamos la dieta de los murciélagos frugívoros mediante el análisis de muestras fecales. Para obtener muestras fecales colocamos cada individuo capturado en un frasco de plástico de 1.000 ml, cuyas tapas fueron perforadas para permitir que el animal pueda perchar. Los individuos permanecían en el frasco por un lapso menor o igual a una hora, periodo en que se revisaba por muestras fecales. Posteriormente, identificamos las semillas en el laboratorio con un estereomicroscopio y utilizando una colección de referencia previamente elaborada.

### Evaluación de la disponibilidad de frutos

Durante cada periodo de muestreo evaluamos la disponibilidad de frutos que son consumidos

por murciélagos frugívoros en el bosque circundante a la EBT. Para describir la composición de plantas y sus densidades establecimos 10 parcelas de 500 x 10 m (0.5 ha por parcela). En cada parcela marcamos a todos los individuos de cada una de las especies que son consumidas por murciélagos. Determinamos las especies de plantas consumidas por murciélagos frugívoros con base en datos de la literatura y según observaciones personales. Identificamos las especies utilizando guías de campo (Killeen et al. 1993, Gentry et al. 1996) y con la ayuda de guías locales. En cada parcela registramos el número de individuos por especie, su estado reproductivo (estéril o inmaduro, con flores, con frutos), y el tamaño (*t*) relativo de cada individuo (1 = 0-2 m; 2 = 2-4 m; 3 = 4-6 m; 4 = 15-20 m; 5 = >20 m). Para individuos con fruto, asignamos un valor entre 1 y 5 que representa el porcentaje de ramas con fruto (*f*) (1 = 0-20%; 2 = 20-40%; 3 = 40-60%; 4 = 60-80%; 5 = 80-100%). En este caso, para arbustos o árboles pequeños simplemente contábamos cuántas ramas presentaban frutos maduros del total de ramas, pero para árboles mayores a 15 m cuantificamos el porcentaje de la copa del árbol que contenía frutos maduros.

### Análisis de los datos

#### Comunidad de Murciélagos

La diversidad de especies de murciélagos fue analizada mediante curvas de rango abundancia. Este análisis permite observar cambios en presencia y abundancia de especies en los nueve periodos de muestreo (Feinsinger 2001). Además, generamos una curva de acumulación de especies mediante un procedimiento de rarefacción, para determinar si habíamos muestreado exhaustivamente la comunidad de murciélagos en base al número de capturas obtenido durante el estudio (Ecosim 7.0, Gotelli & Entsminger 2001). Si los individuos se capturan aleatoriamente, se espera que las

especies más comunes sean muestreadas primero, mientras que las especies raras sólo se añadirán con un mayor esfuerzo de muestreo. Por lo tanto, una curva de acumulación de especies que alcanza una asíntota indica que el número de especies representa a la comunidad, mientras que una curva que no alcanza la asíntota indica que se requiere mayor muestreo para describir correctamente la composición de especies de murciélagos frugívoros en el bosque húmedo montano de la EBT.

Finalmente, utilizamos el programa EstimateS (Colwell 2005) y un análisis de Jackknife para determinar la riqueza potencial de murciélagos en los alrededores de la EBT.

### Dieta

Para evaluar la importancia de cada uno de los murciélagos frugívoros como agente dispersor de semillas calculamos el "Índice de Importancia del Dispersor" (IID). Este índice está dado por:

$$IID = \frac{B * S}{1000}$$

Donde,  $B$  es la abundancia relativa de la especie de murciélago considerado y ( $S$ ) es el porcentaje de las muestras fecales con semillas de esa especie de murciélago (Galindo-González et al. 2000).  $B$  se define como el número de capturas de la especie que se está analizando, dividida por el número total de capturas de murciélagos frugívoros y multiplicada por 100;  $S$  se calcula dividiendo el número de muestras fecales de una especie dada de murciélago que contienen semillas, entre el número total de muestras fecales que contienen semillas y multiplicando por 100. El índice IID varía entre 0 y 10. Cero indica heces sin semillas (una especie rara que dispersa pocas semillas tendría un valor cerca de 0) y 10 indica una especie de murciélago que dispersa todas las semillas en la comunidad (Galindo-González et al. 2000).

Para determinar el grado en que las especies de murciélagos frugívoros más comunes comparten el recurso de frutos disponible, realizamos un análisis de superposición de nicho utilizando el índice de Czechanowski (Feinsinger et al. 1981). Este índice se calcula para cada par de especies que se está analizando, generando así una matriz de valores observados. Por ejemplo, para un par de especies 1 y 2, con utilización de recursos  $P_{1i}$  y  $P_{2i}$  (donde  $P_{xi}$  es la frecuencia de utilización de un recurso  $i$  por una especie  $x$ ), el índice de superposición de la especie 1 sobre la especie 2 ( $O_{12}$ ) está dado por:

La matriz de valores observados se compara con una distribución de valores obtenidos por un modelo nulo que genera patrones en ausencia completa de competencia por recursos. Para el análisis del modelo nulo en Ecosim v.7.0., utilizamos el algoritmo RA3, el cual retiene el grado de especialización de cada especie, pero permite que éstas puedan potencialmente utilizar otros recursos (Gotelli & Entsminger 2001). La cantidad de recurso disponible por especie de planta fue definida en base a la abundancia observada en el campo. El índice de Czechanowski varía entre 0.0 - que indica que las especies no comparten recursos comunes - y 1.0 que indica que las especies tienen exactamente la misma dieta.

### Evaluación de la disponibilidad de frutos

Para evaluar si la dieta de murciélagos varía en función al recurso de frutos disponibles en el bosque, determinamos para cada especie de planta y a lo largo de los nueve periodos de muestreo, el grado de asociación entre: 1) la fenología y 2) el índice de disponibilidad de frutos con el porcentaje de heces que presentan semillas de esa misma especie. La fenología muestra la duración del periodo de fructificación, además de los picos en que la mayoría de los individuos está en fruto. Para cuantificar la fenología de cada especie, utilizamos el porcentaje de individuos con

frutos maduros en las ocho parcelas en cada periodo de muestreo. Por otro lado, el índice de disponibilidad nos permite incorporar la cantidad de frutos disponibles por periodo de muestreo, que no necesariamente coincide con los picos de fenología. Este índice además nos permite obtener una medida estándar de disponibilidad que es comparable entre especies. En cada periodo de muestreo, cuantificamos la disponibilidad para cada especie como:

$$\sum_{i=l}^n (t_i * f_i)$$

Donde,  $t_i$  es el tamaño relativo de cada individuo  $i$  y  $f_i$  es el porcentaje de ramas con fruto.

## Resultados

### Riqueza y composición de murciélagos

Capturamos un total de 580 murciélagos pertenecientes a 23 especies (Tabla 1). Los murciélagos frugívoros (obligatorios o predominantemente frugívoros) representaron aproximadamente el 90% de las capturas ( $n = 527$ ) y pertenecían a 12 especies de la familia Phyllostomidae (Tabla 1). Entre estas 12 especies, seis representaron el 97.5% de las capturas: *Sturnira* spp. (44%), *S. tildae* (8.9%), *Carollia brevicauda* (13.8%), *C. perspicillata* (6.2%), *Chiroderma trinitatum* (13.2%) y *Platyrrhinus dorsalis* (11.4%). El gremio de murciélagos frugívoros está dominado por individuos del conjunto *Sturnira* spp. Para determinar las especies que componen este conjunto, colectamos 12 especímenes en la primera entrada de campo (marzo de 1999). Determinamos que el conjunto está compuesto por tres especies: *S. lilium*, *S. oporaphilum* y *S. erythromos*. Utilizamos este conjunto para evitar la eutanasia de todos los individuos capturados de estas tres especies en este estudio ( $n = 232$ ), debido a que son especies crípticas y prácticamente indiscernibles sobre la base de morfología externa.

Las curvas de rango-abundancia muestran que dos especies, *S. tildae* y *P. dorsalis*, fluctúan en su abundancia relativa a lo largo del año. Ambas especies fueron relativamente menos abundantes desde agosto hasta diciembre y más comunes entre marzo y junio (Figura 1). Por el contrario, las otras cuatro especies dominantes presentaron una abundancia relativa constante a lo largo del estudio (Figura 1).

La curva de acumulación de especies para los murciélagos frugívoros (12 especies) no alcanza una asíntota, lo que sugiere que se añadirían más especies con mayores muestreos (Figura 2). Sin embargo, el hecho de que la pendiente de la curva de acumulación de especies disminuya y que el 97.5% de las capturas de murciélagos frugívoros pertenece a sólo seis especies, indica que aquellas especies que se irán añadiendo son especies raras en esta comunidad.

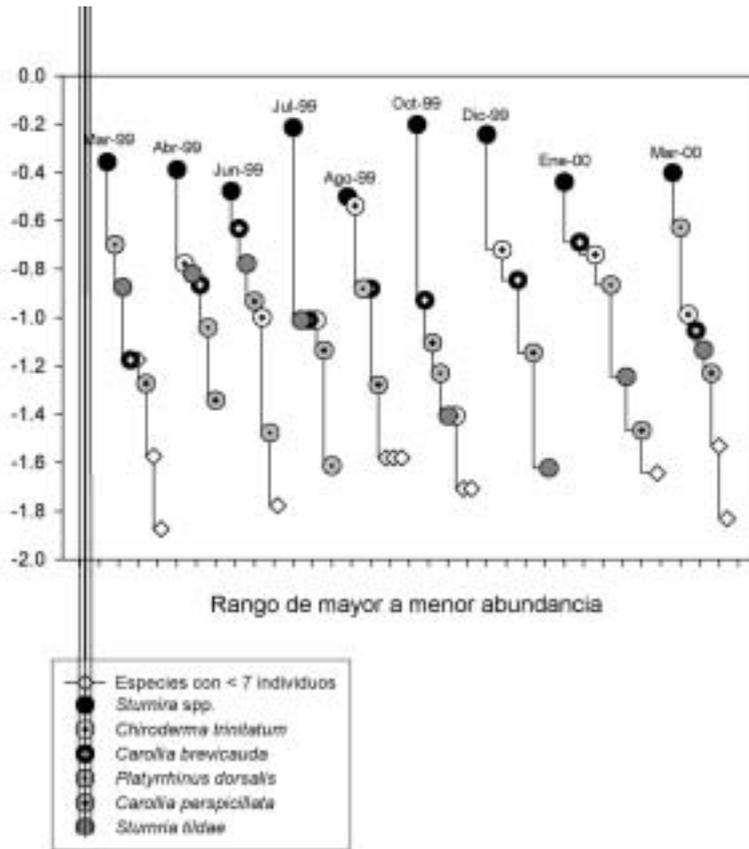
En base a nuestras capturas, la riqueza de murciélagos en el área puede alcanzar por lo menos 28 especies ( $28.11 \pm 2.08$ ). Por tanto, las 23 especies registradas representan el 82% de la riqueza potencial de murciélagos.

### Dieta

A lo largo del estudio procesamos 341 muestras fecales, de las cuales 221 presentaban semillas. El 98% de las muestras con semillas ( $n = 217$ ) pertenecía a las seis especies de murciélagos frugívoros más comunes. En la mayoría de los casos, las muestras fecales contenían una sola especie de semilla. En total, identificamos a seis especies de semillas en las muestras fecales de cinco familias: Piperaceae (*Piper elongatum* y *P. psilophyllum*), Clusiaceae (*Vismia* sp.), Chloranthaceae (*Hedyosmum racemosum*), Solanaceae (*Solanum riparium*) y Moraceae (*Ficus guianensis*). En general, la dieta de las especies de murciélagos más abundantes consistió principalmente de *Vismia* sp., *S. riparium* y *P. elongatum*. La excepción fue *P.*

**Tabla 1: Especies de murciélagos capturadas en la Estación Biológica Tunquini desde marzo de 1999 hasta marzo de 2000.<sup>a</sup> Nomenclatura según Anderson (1997) y Salazar-Bravo et al. (2003),<sup>b</sup> Conjunto de especies que incluye a: *S. lilum*, *S. oporaphilum*, y *S. erythromos*.**

Especies <sup>a</sup>	Gremio	Número de capturas
<b>PHYLLOSTOMIDAE</b>		
<b>STURNIRINAE</b>		
<i>Sturnira</i> spp. <sup>b</sup>	Frugívoro del sotobosque	232
<i>Sturnira tildae</i>	Frugívoro del dosel	47
<b>CAROLLINAE</b>		
<i>Carollia brevicauda</i>	Frugívoro del sotobosque	73
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro del sotobosque	33
<b>GLOSSOPHAGINAE</b>		
<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarívoro	10
<b>STENODERMINAE</b>		
<i>Artibeus anderseni</i>	Frugívoro del dosel	6
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro del dosel	1
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro del dosel	1
<i>Artibeus glaucus</i>	Frugívoro del dosel	2
<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	Frugívoro del dosel	60
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	Frugívoro del dosel	1
<i>Chiroderma trinitatum</i>	Frugívoro del dosel	70
<i>Vampyressa bidens</i>	Frugívoro del dosel	1
<b>PHYLLOSTOMINAE</b>		
<i>Lophostoma silvícola</i>	Mayormente Insectívoro	3
<i>Lophostoma saurophila</i>	Insectívoro	1
<b>DESMONTIDAE</b>		
<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófago	1
<b>VESPERTILIONIDAE</b>		
<i>Myotis</i> sp.	Insectívoro	11
<i>Myotis keaysi</i>	Insectívoro	1
<i>Eptesicus furinalis</i>	Insectívoro	26
<i>Eptesicus andinus</i>	Insectívoro	3
<i>Histiotus velatus</i>	Insectívoro	7
<b>Número total de capturas</b>	580	
<b>Horas-red totales</b>	4.320	



**Fig. 1:** Curvas de rango-abundancia para las especies de murciélagos frugívoros de la EBT. El texto por encima cada curva denota el periodo de muestreo. Los rombos representan las especies cuya abundancia combinada durante el estudio representa menos del 3% de las capturas: *Artibeus lituratus*, *A. glaucus*, *A. andersenii*, *A. jamaicensis*, *Vampyressa bidens* y *Platyrrhinus infuscus*.

*dorsalis* que según sus muestras fecales consume mayormente *Ficus* (Figura 3). La importancia de las seis especies más abundantes como potenciales agentes de dispersión se encuentra representada por el IID (Tabla 2). Los individuos de *Sturnira* spp. fueron los principales transportadores de semillas con un IID que variaba entre 0.51 (abril de 1999) y 4.51 (diciembre de 1999).

Los valores de superposición del nicho fueron calculados para las seis especies más comunes de murciélagos frugívoros capturados

en la EBT (ver arriba). Estos valores variaban entre 0.73 para *C. brevicauda* – *Sturnira* spp. y 0.14 para *C. trinitatum* – *P. dorsalis* (Tabla 3). El valor medio de superposición entre todas las comparaciones fue  $0.495 \pm 0.026$ , donde 1.0 representa superposición total. La probabilidad de observar un valor medio de superposición de nicho igual o mayor a 0.495 dado de manera aleatoria es menor al valor crítico de 0.05; por lo tanto, este resultado sugiere que las especies de murciélagos analizadas están compartiendo los recursos.

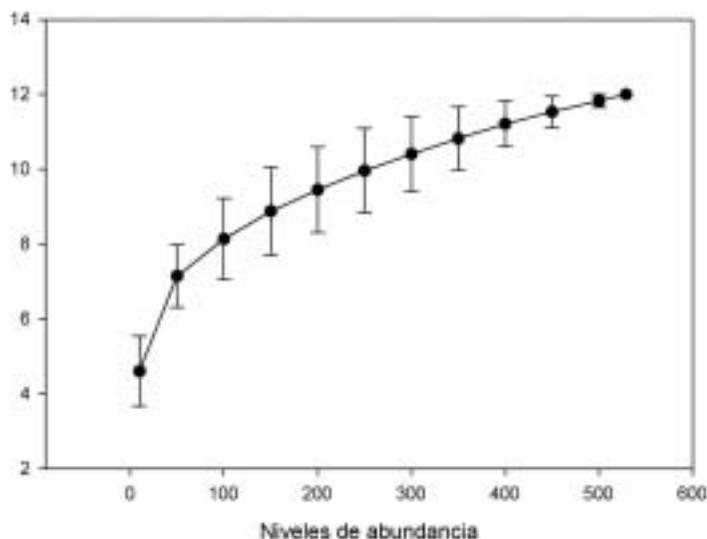


Fig. 2: Curva de acumulación de especies de murciélagos frugívoros basada en el número de capturas en la EBT. Las barras indican la varianza de la media.

### Fenología y disponibilidad de frutos

Las seis especies de plantas encontradas en las heces de murciélagos presentan diferentes patrones de fructificación. *Vismia* sp., *H. racemosum* y *F. guianensis* fructificaron a lo largo del año con al menos dos picos de fructificación. *Solanum riparium* y *P. elongatum* presentaron una sola época de fructificación con un pico de octubre a diciembre para *S. riparium* y un pico de diciembre a enero para *P. elongatum*. Finalmente *P. psilophyllum* presentó tres picos de fructificación (Figura 4).

Durante el periodo de estudio, los valores de fenología estuvieron altamente correlacionados con los valores del índice de disponibilidad ( $r_s$  entre 0.62 – 1.00,  $P < 0.05$ ). Por lo tanto, para relacionar la dieta con la disponibilidad de recursos utilizamos únicamente los datos de fenología. La dieta de los murciélagos frugívoros capturados varió de acuerdo a la fenología de tres de las seis especies vegetales analizadas: *S. riparium*, *Vismia* sp. y *P. psilophyllum*. En *S. riparium* el

porcentaje de heces con semillas aumenta conforme aumenta el porcentaje de individuos en fruto ( $r_s = 0.76$ ,  $P = 0.017$ ,  $n = 9$ ). Por el contrario, en *Vismia* sp. el porcentaje de heces con semillas de *Vismia* sp. aumenta conforme disminuye el porcentaje de individuos en fruto ( $r_s = -0.69$ ,  $P = 0.038$ ,  $n = 9$ ). Finalmente, en *P. psilophyllum* encontramos una asociación marginalmente significativa, donde a medida que aumenta el porcentaje de individuos en fruto, aumenta también el porcentaje de semillas en las heces ( $r_s = 0.63$ ,  $P = 0.068$ ,  $n = 9$ ). No encontramos una asociación entre la dieta y la fenología de *P. elongatum*, *H. racemosum* y *F. guianensis*.

### Discusión

#### Riqueza y composición de murciélagos

El gremio de murciélagos frugívoros de la EBT está fuertemente dominado por especies del sotobosque, en particular por miembros del conjunto *Sturnira* spp. (44% de las capturas) y

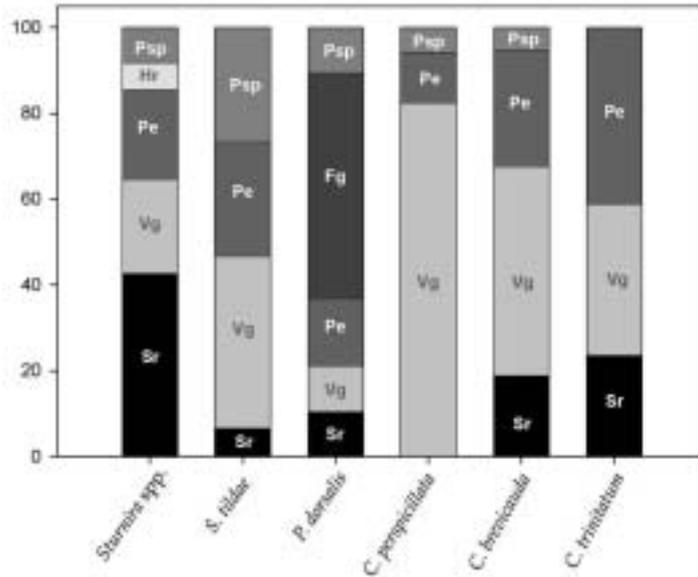


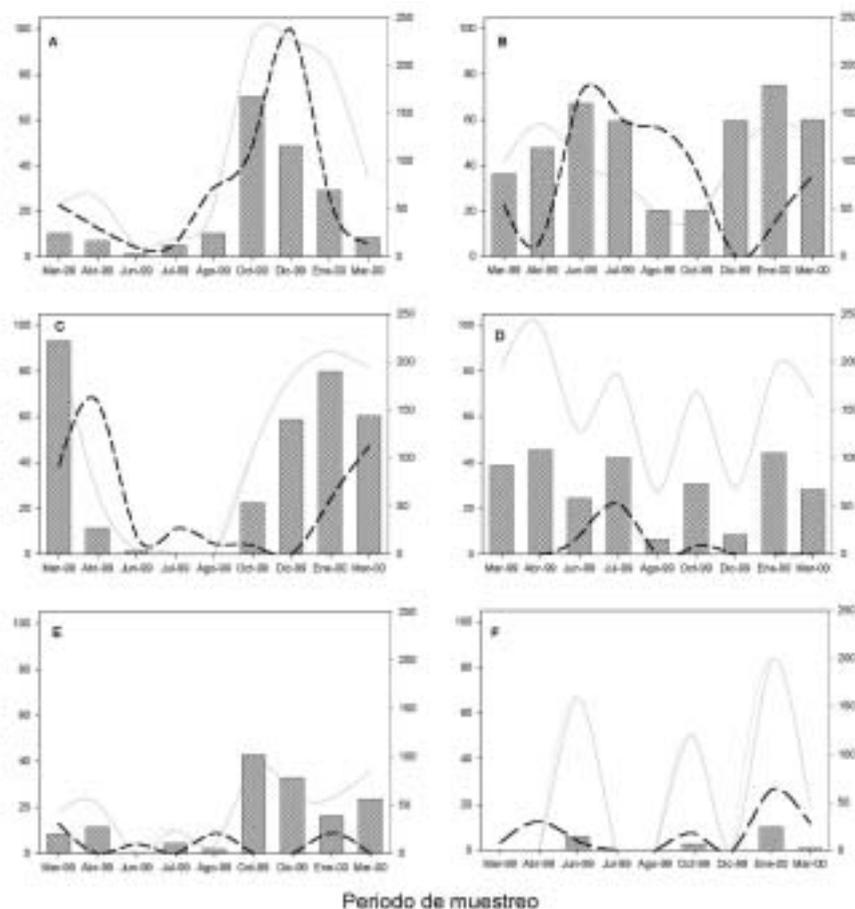
Fig. 3: Porcentaje de presencia de plantas comunes en la dieta de murciélagos frugívoros en los alrededores de la Estación Biológica Tunquini desde marzo de 1999 hasta marzo de 2000. Abreviaciones: Sr = *Solanum riparium*, Vg = *Vismia sp.*, Pe = *Piper elongatum*, Psp = *P. psilophyllum*, Hr = *Hedyosmum racemosum*, Fg = *Ficus guianensis*.

Tabla 2: Índice de Importancia del Dispersor (IID, Galindo-González 2000) de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini para cada periodo de muestreo desde marzo de 1999 hasta marzo de 2000. Abreviaciones: <sup>a</sup> St. spp. = *Sturnira spp.*, St.t. = *S. lilium*, Pl.d. = *Platyrrhinus dorsalis*, Ca.p. = *Carollia perspicillata*, Ca.b. = *C. brevicauda*, Ch.t. = *Chiroderma trinitatum*.

Periodo de muestreo	Especies de murciélagos <sup>a</sup>					
	St. spp	St.t	Pl.d	Ca.p	Ca.b	Ch.t
Mar-99	2.75	0.00	0.35	0.06	0.05	0.05
Abr-99	0.51	0.32	0.08	0.04	0.34	0.42
Jun-99	1.05	0.00	0.01	0.24	0.97	0.04
Jul-99	4.40	0.16	0.00	0.08	0.00	0.00
Ago-99	1.27	0.00	0.26	0.03	0.32	0.56
Oct-99	4.11	0.03	0.05	0.09	0.14	0.00
Dic-99	4.51	0.00	0.00	0.00	0.3	0.00
Ene-00	1.81	0.005	0.2	0.01	0.36	0.16
Mar-00	2.60	0.10	0.00	0.04	0.12	0.07

**Tabla 3: Valores de superposición de nicho (valor promedio: 0.495) para murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini desde marzo de 1999 hasta marzo de 2000.**

Especies	<i>Sturnira</i> spp.	<i>S. tildae</i>	<i>P. dorsalis</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>C. brevicauda</i>	<i>C. trinitatum</i>
<i>Sturnira</i> spp.		0.58	0.47	0.54	0.74	0.56
<i>S. tildae</i>			0.44	0.58	0.55	0.24
<i>P. dorsalis</i>				0.40	0.47	0.15
<i>C. perspicillata</i>					0.69	0.36
<i>C. brevicauda</i>						0.67



**Fig. 4:** Patrones de fenología y disponibilidad de frutos y dieta de murciélagos frugívoros en la EBT desde marzo de 1999 hasta marzo de 2000. a. *S. riparium*, b. *Vismia* sp., c. *P. elongatum*, d. *H. racemosum*, e. *Ficus* sp., f. *Piper* sp. Las barras representan el índice de disponibilidad de cada especie. El área sombreada indica la fenología de cada especie y está representada por el porcentaje de individuos con frutos maduros. La línea jaspeada muestra el porcentaje de heces que contenían semillas de esa especie.

del género *Carollia* (20% de las capturas); mientras que sólo el 26% de las capturas representaron a frugívoros que forrajean en el dosel. Esto puede sugerir dos cosas. En primer lugar, puede reflejar el recurso disponible para cada gremio (frugívoro del dosel o del sotobosque) en el área. En este sentido, se espera que en áreas sujetas prolongadamente a la intervención humana presenten menos diversidad de plantas que áreas poco o nada intervenidas; más aún, la composición florística de áreas intervenidas va a caracterizarse por especies de plantas pioneras o de sucesión temprana (Viana et al. 1997, Laurence et al. 1998). Así, dado que los alrededores cercanos de la EBT están fuertemente influenciados por cultivos y otras actividades antropogénicas (Paniagua et al. 2003), los recursos disponibles para murciélagos frugívoros constan en gran parte de especies de sucesión temprana que sirven de alimento, principalmente para frugívoros del sotobosque (Charles-Dominique 1986, Galindo-Gonzalez et al. 2000, Schulze et al. 2000, Estrada & Coates-Estrada 2001) y no así de especies de sucesión tardía que proveen más recursos para frugívoros del dosel (Fleming 1986). Es probable que en otras áreas en la EBT en el mismo piso altitudinal pero sujetas a menor intervención humana se pueda encontrar más especies de frugívoros del dosel. En segundo lugar, el hecho de haber capturado mayor riqueza y abundancia de frugívoros del sotobosque puede reflejar un sesgo en el método de muestreo. Para este estudio no utilizamos redes que alcanzaran una altura mayor a 3 m, disminuyendo así la probabilidad de capturar especies que no descienden regularmente al sotobosque (p.e. frugívoros del dosel).

Las curvas de rango-abundancia resaltan dos grupos de especies: un grupo cuya abundancia se mantiene relativamente constante a lo largo del año y otro donde ésta fluctúa. Es probable que la dinámica de las poblaciones de las especies que fluctúan a lo largo del año responda a la variación espacio-temporal del recurso de frutos. Por ejemplo,

observamos que la abundancia de *P. dorsalis* parece variar en relación a la presencia *Ficus guianensis* (Figuras 1 y 4). Esto no es sorprendente, ya que se considera que las especies más grandes de la subfamilia Stenoderminae son especialistas de frutos de la familia Moraceae (Fleming 1986). Más aún, el hecho que se den fluctuaciones poblacionales en respuesta a la variación espacio-temporal del recurso no es un patrón único de murciélagos; las poblaciones de algunas especies de aves frugívoras realizan migraciones altitudinales en bosques montanos a lo largo del año, aparentemente siguiendo los recursos de frutos (Loiselle & Blake 1991, 1993). La respuesta diferencial de vertebrados frugívoros a los cambios de disponibilidad de recurso puede tener consecuencias importantes en la dispersión de semillas y por tanto un efecto potencial sobre el éxito reproductivo de las plantas. También observamos fluctuaciones en la abundancia de *S. tildae* a lo largo del año, sin embargo este patrón no responde con la disponibilidad de los recursos cuantificados.

## Dieta

Las especies de plantas mayormente consumidas por murciélagos en la EBT corresponden a aquellas que presentan frutos carnosos de tipo baya (*Solanum* y *Vismia*); síconos (*Ficus*) y a agregaciones de frutos baya sesiles tipo espiga (*Piper*). Al parecer la dieta de los murciélagos frugívoros más comunes en el área está compuesta por seis especies de plantas, entre las cuales *Vismia* sp., *S. riparium* y *P. elongatum* fueron las más comunes en las heces (Figura 3). Los frutos de *P. psilophyllum* fueron registrados en cinco de las especies de murciélagos, pero en bajos porcentajes, probablemente debido a que esta especie era rara en el área (1.5 individuos/ha) y a que la producción de frutos por planta es relativamente baja, en comparación a otras especies de *Piper*. Los frutos de *Ficus guianensis* sólo fueron hallados en heces de *P. dorsalis*. Los

frutos de esta especie son generalmente consumidos por especies que forrajean en el dosel y, como mencionamos anteriormente, en especial por miembros de la subfamilia Stenoderminae. De igual forma, *H. racemosum* sólo estaba presente en heces del conjunto *Sturnira* spp., pese a estar disponible a lo largo del año. Creemos sin embargo, que la presencia de esta especie en la dieta de *Sturnira* spp. es ocasional debido a que a lo largo del año estuvo representada únicamente en siete de las 110 muestras fecales con semillas recuperadas de individuos del conjunto *Sturnira* spp.

Es importante aclarar que, a pesar del lapso de tiempo que transcurría entre cada evaluación de la fenología es largo (ca. 45 días), esta información puede acoplarse sin mayor dificultad a la dieta de murciélagos frugívoros por varias razones. Primero, la evaluación del gremio de murciélagos frugívoros se realizaba al mismo tiempo que la evaluación de la fenología, consecuentemente se espera que tanto la composición del gremio de murciélagos frugívoros como la de su dieta respondan a la disponibilidad del recurso en ese momento. Segundo, como se observa en la figura 4, la fructificación de las seis especies en la dieta de los murciélagos frugívoros se extendía a lo largo del año, por lo tanto es poco probable que debido al tiempo entre cada evaluación hayamos perdido un pico de fructificación muy grande. Esto concuerda con Thies & Kalko (2004), quienes observaron que la fructificación de especies de *Piper*, tanto en bosque como en claros ocurría durante todo el año, siendo tan solo un poco más elevada durante noviembre y diciembre para especies de *Piper* de bosque.

Un hecho particular que encontramos en este estudio es que la diversidad de especies de plantas en la dieta de los murciélagos fue muy baja (6), lo que contrasta con otros estudios que reportan muchas más especies de plantas consumidas (p.e. 19 especies; Galindo-González et al. 1998). La amplitud de la dieta de murciélagos tiende a estar correlacionada con la diversidad florística (Fleming 1986). Por lo

tanto, es posible que la baja diversidad de frutos en la dieta refleje la diversidad florística en los alrededores de la EBT, que como mencionamos anteriormente está sujeta a actividades antropogénicas y probablemente presente menor diversidad de recursos que en áreas menos intervenidas. En este sentido, según Paniagua et al. (2003), el área inmediata alrededor de la estación biológica (correspondiente al área donde muestreamos la comunidad de murciélagos), conforma zonas de bosque intervenido, de cultivos y pastizales de origen antropogénico. Entre las especies que dominan estas zonas, sólo seis son consumidas por murciélagos (*Piper psilophyllum*, *P. elongatum*, *Cecropia angustifolia*, *C. pinnatiloba*, *Solanum riparium* y *Hedyosmum racemoum*) (Paniagua et al. 2003). Sólo dos de estas especies no fueron registradas en las muestras fecales: *Cecropia angustifolia* y *C. pinnatiloba*. En las parcelas marcadas para este estudio, ninguna *Cecropia* fructificó entre marzo de 1999 y del 2000.

Considerando que la dieta de las especies de murciélagos es similar en el área de estudio es lógico esperar que si la competencia por un recurso (p.e. frutos) juega un papel importante en su distribución, el patrón de utilización de recursos sea diferente al de uno en ausencia de competencia (p.e. dado al azar). El modelo nulo utilizado en el estudio sugiere que en la EBT los murciélagos frugívoros reflejan un mayor grado de superposición de uso de recurso al esperado al azar. La distribución/asignación del recurso de frutos entre las seis especies de murciélagos frugívoros más comunes parece ser mínima, ya que los valores de superposición de nicho en la mayoría de los casos está por encima del 50% (Tabla 3). El alto grado de superposición entre especies puede indicar dos cosas. Primero, podría indicar un alto grado de competencia por recursos poco abundantes compartidos. En este caso, existe una alta probabilidad de que se dé competencia por el recurso frutos y debe existir algún mecanismo, ya sea temporal o espacial, que

permita la coexistencia de especies. La segunda posibilidad es que la alta superposición entre especies simplemente refleje alta abundancia de recursos y por tanto la ausencia de competencia; es decir, el recurso alimenticio aunque poco diverso no es limitante.

Durante nuestro estudio, los miembros del conjunto de *Sturnira* spp. fueron los principales transportadores de semillas. Esto es probablemente una consecuencia directa de la dominancia numérica de *Sturnira* spp. en el área. Falta resolver si la contribución al IID es equivalente entre las tres especies que pertenecen a este conjunto (*S. lilium*, *S. oporaphilum* y *S. erythromos*) o si una de estas especies tiene mayor importancia como dispersora en el área, ya sea por ser más abundante o por dispersar más especies de plantas. Además, vale recalcar que desde el punto de vista de una planta, no todos los dispersores van a ser igualmente importantes (Herrera et al. 1994, Wenny 2000); la eficacia de un dispersor va a depender tanto del número de semillas que disperse (componente cuantitativo), como de la probabilidad que una semilla dispersada se establezca (componente cualitativo) (Schupp 1993). Nuestros resultados indican que miembros del conjunto *Sturnira* spp. podrían ser dispersores eficaces de algunas plantas en el área (p.e. *Vismia* sp., *S. riparium* y *P. elongatum*); sin embargo, al no saber dónde son dispersadas las semillas (p.e. en lugares seguros o no para la germinación y establecimiento de plantines), la importancia de un dispersor es un término relativo sólo con respecto al número de semillas que transporta en relación a otras especies de murciélagos.

### Fenología y disponibilidad de frutos

Con excepción de *P. psilophyllum*, las especies de plantas para las cuales seguimos la fenología muestran una clara estacionalidad en la cual la mayor producción de frutos se encuentra entre octubre y abril, lo que corresponde

aproximadamente a la época húmeda en esta región. Este patrón de fructificación parece sugerir que la germinación de semillas y supervivencia inicial de plantines es dependiente de la disponibilidad de agua. Sin embargo, se necesita un experimento para confirmar esta hipótesis. Además es necesario aclarar que los estudios de patrones fenológicos generalmente requieren de varios años para poder describir apropiadamente la fenología de plantas, ya que ésta tiende a variar con relación a fluctuaciones climáticas entre años (Chapman et al. 2005).

### Agradecimientos

El presente trabajo fue realizado como parte del proyecto "Dieta en murciélagos frugívoros y disponibilidad de recurso: Su rol como dispersores de semillas en la Estación Biológica Tunquini", el cual fue financiado por John D. and Catherine T. MacArthur Foundation a través de la Estación Biológica Tunquini y el Missouri Botanical Garden. Agradecemos a las personas de la Carrera de Biología de la Universidad Mayor de San Andrés (La Paz, Bolivia) que colaboraron con el trabajo de campo: Maria Sol Aguilar, Erika De la Galvez Murillo, Paola Gismondi, Fernando Guerra, Juan Carlos Ledezma, Horacio Lorini, Isabel Moya, Heidi Muñoz, Isabel Padilla, Benigno Primentela, Rodrigo Tarquino, Janira Urrelo, Pedro Vacaflor y Gabriela Villegas. Un especial reconocimiento a Dionisio Pérez por su ayuda como guía de campo y a Iván Clavijo por su colaboración a lo largo de todo el proyecto. Agradecemos también a los revisores del manuscrito y en especial a Luis F. Pacheco.

### Referencias

- Aguirre, L. F. & S. Anderson. 1997. Clave de campo para la identificación de los murciélagos en Bolivia. Documentos Ecología en Bolivia, Serie Zoología 5: 38 p.

- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia: Taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 231: 1-652.
- Bach, K., M. Schawe, S. Beck, G. Gerold, S. R. Gradstein & M. Moraes. 2003. Vegetación, suelos y clima en los diferentes pisos altitudinales de un bosque montano de Yungas, Bolivia: Primeros resultados. *Ecología en Bolivia* 38: 3-14.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, T. T. Struhsaker, A. E. Zanne, C. J. Clark & J. R. Poulsen. 2005. A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 21: 1-14.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. pp. 119-135 En A. Estrada & T. H. Fleming (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Charles-Dominique, P. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia percpicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 7: 243-256.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cox, P. A., T. Elmquist, E. D. Pierson & W. E. Rainey. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conserv. Biol.* 5: 1-7.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18: 307-318.
- Edythe, L. P. A. 1988. Age determination in bats. pp. 47-58 En T. E. Kunz (Ed.). *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 17: 627-646.
- Feinsinger, P. 2001. Designing field studies for biodiversity conservation. Island Press, Washington D. C. 212 p.
- Feinsinger, P., E. E. Spears & R. W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 27-32.
- Fleming, T. H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. pp. 105-118 En: A. Estrada & T. H. Fleming (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Fleming T.E. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 91-109.
- Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Nueva York.
- Fleming, T. H. & E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45-53.
- Fleming, T. H. & V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on the reproductive success of plants. *Journal of Mammology* 75: 845-851.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 73: 57-74.
- Galindo-González, J., S. Guevara & V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conserv. Biol.* 14: 1693-1703.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. pp. 293-350 En: R. J. Baker, J. K. Jones & D. Carter, (eds). *Biology of Bats of the New World*

- Family Phyllostomidae. Part I. Special Publication of the Museum, Texas Technical University, Lubbock. No 13.
- Gentry, A. H., A. G. Foryth & R. Vasquez. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of north west South America: (Colombia, Ecuador, Peru). Paperback Reprint edition. Conservation International, Washington, DC.
- Gorchov D. L., F. Cornejo, C. Ascorra & M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107/108: 339-349.
- Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Heithaus, E. R. & T. H. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Ecol. Monogr.* 48: 127-143.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming & P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Hernández-Conrique, D. L. I. Iñiguez-Dávalos & J. F. Storz. 1997. Selective feeding by Phyllostomid bats fruit bats in a subtropical montane cloud forest. *Biotropica* 29: 376-379.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria & J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast fruiting, bird-dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Hodgkison, R. S. T. Balding, A. Zubaid & T. H. Kunz. 2003. Fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae) as seed dispersers and pollinators in a lowland Malaysian rain forest. *Biotropica* 35: 491-502.
- Howe, H. F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Jordano, P. & J. A. Godoy. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. Faltan páginas! En: Levey, D. J., W. R. Silva & M. Galetti (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Nueva York.
- Killeen, T. J., E. E. García & S. G. Beck (eds). 1993. *Guía de árboles de Bolivia*. Instituto de Ecología, La Paz. 958 p.
- Kunz, T. H. & E. D. Pierson. 1994. Bats of the world: an introduction. pp. 1-46 En: R. M. Nowak (ed.). *Walker's Bats of the World*. The John Hopkins University Press. Londres.
- Laurence W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de-Merona, S. G. Laurence, R. W. Hutchings & T. E. Lovejoy. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv. Biol.* 12: 460-464.
- Lobova, T. A., S. A. Mori, F. Blanchard, H. Peckham & P. Charles-Dominique. 2003. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany* 90: 388-403.
- Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108: 114-130.
- Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 1993. Spatial dynamics of understory avian frugivores and fruiting plants in lowland wet tropical forest. *Vegetatio* 107/108: 177-189.
- López, J. E. & C. Vaughan. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica* 6: 111-119.
- Medellín, R. A. & O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. *Biotropica* 31: 478-485.

- Morrison, D. W. 1978. Lunar phobia in a Neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anim. Behav.* 26: 852-855.
- Nowak, R. M. 1994. *Walker's Bats of the world*. The John Hopkins University Press. Baltimore. 287 p.
- Orozco-Segovia, A., C. Vasquez-Yanes, M.A. Armelia & N. Correa. 1985. Interacciones entre una población de la especie de *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. pp. 365-377 En A. Gómez-Pompa & S. Del Amo R. (eds). *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre recursos Bióticos, Xalapa.
- Paniagua-Zambrana, N., C. Maldonado-Goyzueta & C. Chumacero-Moscoso. 2003. Mapa de vegetación de los alrededores de la estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 38: 15-26.
- Rios-Aramayo, R., A. Loayza-freire & D. M. Larrea. 2000. La importancia de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en Bosques Húmedos Montanos. *Andira* 2: 3.
- Ruiz, A. M. S., P. J. Soriano, J. Cavellier & A. Cadena. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29(4): 469-479.
- Salazar-Bravo, J., T. Tarifa, L. F. Aguirre, E. Yensen & T. L. Yates. 2003. Revised checklist of Bolivian mammals. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* 220: 1-28.
- Schulze, M. D., N. E. Seavy & D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the Phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica* 32: 74-184.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. pp. 15-29 En: A. Estrada & T. H. Fleming (eds.) *Frugivory and Seed Dispersal: Evolutionary Aspects*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht.
- Terborgh, J. W. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. pp. 371-384 En: A. Estrada & T. H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Viana, V. M., A. A. J. Tabanez & J. L. F. Batista. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. pp. 351-365 En: W. F. Laurence & R. O. Bierregaard Jr. (eds.) *Tropical Forest Remnants: Ecology Management and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- Whittaker, R. J. & S. H. Jones. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *J. Biogeogr.* 21: 245-258.

Artículo recibido en: Junio de 2005.

Manejado por: Javier Simonetti

Aceptado en: Mayo de 2006.