



Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México

Diversity of fruits consumed by three species of bats (Chiroptera:Phyllostomidae) in the Lacandona rainforest, Chiapas, Mexico

Alinka Olea-Wagner^{1*}, Consuelo Lorenzo¹, Eduardo Naranjo¹, David Ortiz¹ y Livia León-Paniagua²

¹El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre, Apartado postal 63, San Cristóbal de Las Casas, 29290, Chiapas, México.

²Departamento de Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México.

*Correspondencia: alinkaow@hotmail.com

Resumen. Este estudio amplía el conocimiento de los hábitos alimentarios de 3 especies de murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en 2 localidades de la selva alta perennifolia en la zona sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA), y dentro del Ejido Playón de la Gloria (PDLG). Se estimó la abundancia relativa de *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium*, así como la diversidad y categoría sucesional de los frutos que consumen estas 3 especies en ambas localidades, mediante la identificación de semillas en las excretas. La división de especies vegetales por categoría sucesional mostró que *A. lituratus* y *C. perspicillata* consumen frutos tanto de especies pioneras como de especies persistentes, mientras que *S. lilium* únicamente se alimenta de especies pioneras. Durante la época seca *A. lituratus* y *C. perspicillata* presentaron una mayor diversidad y riqueza de especies consumidas dentro de la REBIMA, en tanto que en la época de lluvia mostraron mayor diversidad y riqueza dentro de PDLG; es decir, la diversidad de semillas colectadas por ambos dispersores responde a la época anual. *S. lilium* presentó mayor riqueza y diversidad dentro de PDLG a lo largo del muestreo indicando preferencia por frutos establecidos en estadios tempranos en la sucesión vegetal.

Palabras clave: frugivoría, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium*.

Abstract. This study examined the feeding habits of three species of frugivorous bats in relation to their role as seed dispersers in two localities, one in a Neotropical rainforest area in the southern part of the Montes Azules Biosphere Reserve (REBIMA), and the other in Ejido Playón de la Gloria (PDLG). We estimated the relative abundance of *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. We determined the diversity and the successional category of fruits consumed by these species in both localities through the identification of seeds in their feces. The plant species diversity based on successional category showed that *A. lituratus* and *C. perspicillata* consume fruits of pioneer species as well as persistent species, while *S. lilium* only feeds on pioneer species. During the dry season *A. lituratus* and *C. perspicillata* had higher diversity and richness values of plant species consumed at REBIMA, whereas in the wet season they showed higher diversity and richness at PDLG, indicating that the diversity of seeds collected by both dispersers changes with the time of year. *S. lilium* presented higher diversity and richness values of plant species consumed at PDLG throughout the year study, indicating preference for fruits from early stages of plant succession.

Key words: frugivory, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*.

Introducción

Los murciélagos frugívoros se alimentan de un amplio espectro de especies vegetales (Fleming, 1988; Medellín y Gaona, 1999), defecando las semillas ingeridas en las primeras horas de la noche durante sus vuelos, a lo que

se le llama dispersión o "lluvia de semillas", y las últimas semillas de los frutos consumidos las defecan dentro de sus sitios de descanso. Los beneficios que los murciélagos brindan a algunas plantas al dispersar sus semillas incluyen: transporte a largas distancias, mayor proporción de flujo genético, menor competencia entre la planta progenitora y la semilla dispersada, disminución de la mortalidad de las semillas por depredadores y hongos o artrópodos, y

Recibido: 09 marzo 2005; aceptado: 07 agosto 2006

la propagación de semillas a diversos hábitats (Dirzo y Domínguez, 1986).

Los trabajos realizados sobre germinación de semillas postdispersión indican que en la ingesta se remueve la pulpa de las semillas, lo cual reduce la mortalidad de éstas por infestación de hongos (Janzen, 1977; Howe y van der Kerckhove, 1981; Fleming, 1988).

Las semillas trasladadas por quirópteros son usualmente la fuente más importante en la colonización temprana de hábitats perturbados (Swaine y Hall, 1983; Uhl y Clark, 1983; Lobo et al., 2003), por lo que los murciélagos frugívoros contribuyen a la introducción de plantas pioneras en sitios abiertos, participando en la regeneración vegetal o sucesión secundaria (Fleming, 1981; Charles-Dominique, 1986; Fleming, 1988; Young et al., 1996; Galindo-González et al., 2000). En términos generales, la sucesión es un proceso continuo que parte de una etapa inicial en la que los factores más importantes son la colonización del sitio por medio de la presencia de semillas viables en el suelo o por dispersión de semillas (Guariguata y Ostertag, 2002).

La clasificación de los tipos de dispersión se establece sobre la base del agente dispersante. Uno de estos tipos es la zoocoria, es decir, la dispersión realizada por animales. La zoocoria se haya dividida en diferentes clases, una de las cuales es la endozoocoria, en la que las diásporas son ingeridas y transportadas dentro del animal sin afectar la viabilidad de las mismas (van der Pijil, 1982). Las semillas dispersadas por endozoocoria las producen la mayoría de los arbustos, árboles y lianas tropicales (Howe y Smallwood, 1982).

Entre los distintos animales que funcionan como dispersores de semillas por endozoocoria, los murciélagos frugívoros han sido calificados como uno de los grupos más efectivos. A diferencia de otros mamíferos y aves, los murciélagos frugívoros presentan ciertas características en sus hábitos no sólo de forrajeo que los hace dispersores más efectivos (Medellín y Gaona, 1999). Estas características, que incluyen una mayor movilidad de la semilla lejos de la planta progenitora debido a sus largas distancias de vuelo (Fleming, 1982 y Galindo-González, 1998); un tiempo de ingestión más prolongado (la ingestión de la pulpa junto con las semillas incrementa el tiempo que las semillas están dentro del organismo; Janzen, 1970) y la excreción durante el vuelo, tienen un efecto positivo sobre la viabilidad de las semillas (Medellín y Gaona, 1999). El conocimiento de los frutos consumidos por diferentes especies de murciélagos nos permite generar inferencias sobre sus sitios de forrajeo y el papel que desempeñan como dispersores de semillas. Entre las diversas especies de quirópteros frugívoros se ha sugerido que *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus* y *A. jamaicensis* son las más importantes

en la biología de las plantas pioneras en el Neotrópico. Se ha observado que estas especies consumen un mayor número de frutos de especies pioneras que otras especies de murciélagos frugívoros (Charles-Dominique, 1986).

El objetivo de este estudio consistió en conocer la abundancia relativa de 3 especies de murciélagos frugívoros (*A. lituratus*, *C. perspicillata* y *S. lilium*) y estimar la diversidad y categoría sucesional de los frutos que consumen estas especies en 2 sitios de la selva lacandona en Chiapas.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo en la zona sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA), al sureste de la selva lacandona localizada al extremo este de Chiapas, México. Esta región presenta una extensa superficie de selvas tropicales que se encuentran en proceso de fragmentación por la colonización y las actividades humanas (Mendoza y Dirzo, 1999). El clima de la región es del tipo cálido-húmedo Am (W'), según Köppen modificado por García (1992). La temperatura anual promedio es de 25° C y la precipitación promedio anual es de 3000 mm. La temporada de lluvias comienza durante el mes de mayo y se prolonga hasta diciembre; sin embargo, se presentan lluvias todo el año (Rzedowski, 1988).

Este estudio se desarrolló en 2 localidades ubicadas entre los 16° 5" y 17° 15" de latitud norte y los 90° 30" y 91° 30" de longitud oeste. Una de ellas está dentro de la selva alta perennifolia de la REBIMA, y la otra es el ejido de Playón de la Gloria (PDLG), una zona con actividad antropogénica compuesta por fragmentos de selva, cacaotales, potreros y acahuales conformados de vegetación secundaria en distintos estados sucesionales. Algunas de las características estructurales que se presentan en la localidad muestreada dentro de la REBIMA son un dosel de altura variable (de 20 a 30 m de altura), árboles gruesos (mayores a 70 cm de diámetro) siempre presentes, al igual que lianas y epífitas, claros pequeños comunes y claros grandes poco usuales. La zona muestreada en PDLG (acahual) presenta un dosel de altura uniforme (20 m), árboles gruesos (mayores a 70 cm de diámetro) frecuentes como remanentes, rara presencia de lianas y epífitas y claros frecuentes de tamaño variable (García-Montiel, 2002). Ambas localidades colindan con el río Lacantún (Fig. 1).

Con el fin de caracterizar el hábito alimentario de las especies de murciélagos, se realizaron 6 muestreos de 10 días de duración cada uno, entre enero y julio de 2004, divididos en 5 días por cada una de las 2 localidades de estudio. Se utilizaron 4 redes de niebla de 12 m de largo

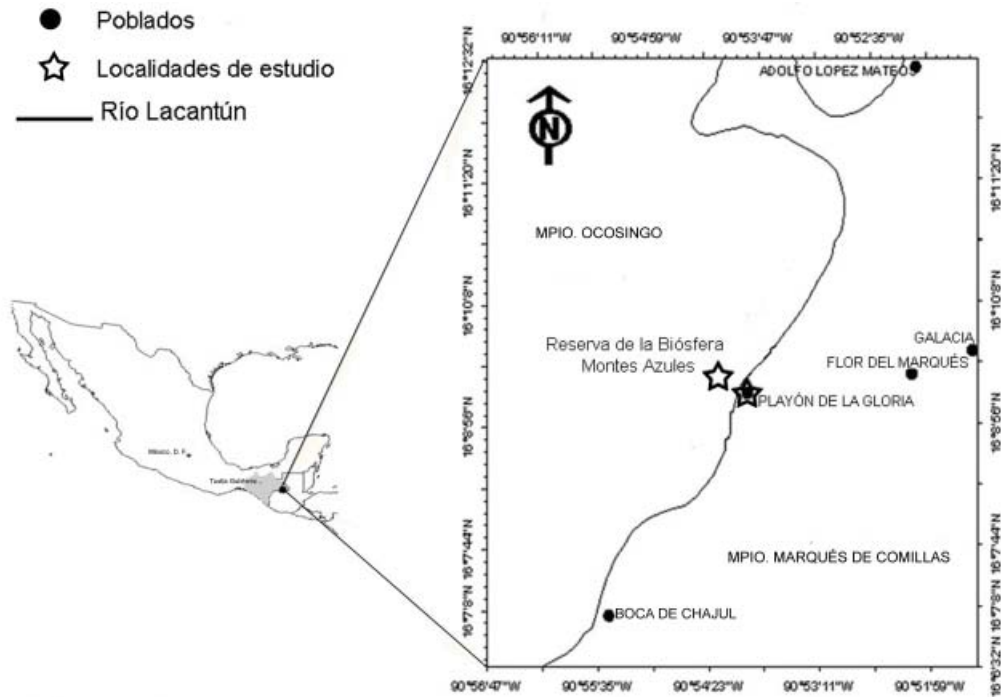


Fig. 1. Localización geográfica de las áreas de estudio en la selva lacandona, Chiapas.

por 2.5 m de ancho, con una luz de maya de 30 mm para cada una de las localidades muestreadas; es decir, 4 dentro de PDLG (achual joven) y 4 en la REBIMA (selva). Aceptando que las 3 especies tendrían las mismas probabilidades de ser capturadas dentro del subdosel (como se ha señalado en trabajos anteriores; Bonaccorso, 1979), las redes fueron colocadas en dicho estrato, a una altura de 2.5 m a partir del suelo, cubriendo de 2.5 a 5 m verticales. Las redes se mantuvieron abiertas durante 6 horas cada noche (de las 18:00 hrs. a las 24:00 hrs.). Cada organismo capturado se determinó taxonómicamente (Medellín et al., 1997) y se colocó dentro de un bote con tapa fabricada de rejilla para facilitar la percha de los individuos y obtener su excreta. También se realizaron recorridos diurnos en busca de refugios para instalar mantas bajo éstos y obtener muestras fecales de los vegetales ingeridos durante el muestreo. Las excretas recolectadas se colocaron en bolsas de papel, dentro de un contenedor con material desecante para su posterior determinación.

Las recolectas mensuales de semillas obtenidas de las excretas de los murciélagos capturados se limpiaron y secaron a temperatura ambiente. La determinación taxonómica de las semillas se realizó con ayuda del personal del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Las especies de las semillas se clasificaron de acuerdo con: 1) su categoría sucesional,

como pioneras (especies capaces de provocar cambios en las condiciones del suelo, induciendo el establecimiento de especies de etapas posteriores) y persistentes (especies que se establecen en etapas posteriores de sucesión, aun después de que el dosel de la selva se ha cerrado, conformando el estrato del subdosel y dosel arbóreo); 2) su forma de vida (árbol, arbusto, hierba), y 3) el estrato vertical que ocupan (dosel, subdosel y herbáceo; Ibarra-Manríquez et al., 2001). Las semillas colectadas se depositaron en el Herbario de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

Se estimó la frecuencia de captura de las 3 especies de murciélagos en estudio para determinar si existían diferencias en la abundancia. Mediante una prueba de *t* pareada se analizó la frecuencia de captura de cada especie por cada una de las salidas de muestreo y por zona de colecta. Se calculó la riqueza, abundancia relativa y los índices de diversidad de Shannon y Simpson de las especies de las semillas colectadas por cada especie de murciélago en ambas zonas de muestreo por época del año. La prueba no paramétrica *log-likelihood ratio* (*G*) se utilizó para observar si existían diferencias entre la distribución de las frecuencias observadas y las frecuencias esperadas de acuerdo a 3 categorías: A, la especie de quiróptero; B, la época de muestreo, y C la localidad en la que ocurrieron las capturas. Las comparaciones entre las diferentes categorías

se llevaron a cabo de manera pareada, dividiéndolas, a su vez, en subcategorías, siendo A₁ y A₂ la pareja de especies de murciélagos a comparar; B₁ la época seca, B₂ la época de lluvia, C₁ la localidad de estudio PDLG, y C₂ la REBIMA.

Resultados

Para ambas localidades de muestreo, las especies *A. lituratus* y *C. perspicillata* fueron más abundantes que *S. lilium*, aunque este resultado no fue estadísticamente significativo. La abundancia de *S. lilium* también fue diferente entre hábitats, siendo más abundante en PDLG que en la REBIMA ($t = 7.059$; g.l.= 5; $P = 0.001$; Fig. 2). Durante la época seca (enero, febrero y marzo) se observó que *S. lilium* presentó la mayor riqueza y diversidad en cuanto al alimento ingerido en del ejido PDLG. A su vez, *A. lituratus* y *C. perspicillata* consumieron frutos de una mayor diversidad de plantas en el interior de la REBIMA, (Fig. 3). En contraste, durante la época de lluvia (mayo, junio y julio) no se obtuvieron semillas excretadas por *S. lilium* dentro de la REBIMA. Sin embargo, *A. lituratus* y

C. perspicillata presentaron un mayor consumo de frutos de diversas plantas en el ejido PDLG (Fig.3).

El análisis estadístico *log-likelihood* (G) no mostró diferencias significativas en la distribución de frecuencias entre las especies *A. lituratus* y *C. perspicillata*, comparada con la época de lluvia y la seca así como con la localidad (REBIMA y PDLG). Sin embargo, se presentaron diferencias significativas entre la distribución de las frecuencias de las especies *A. lituratus* y *S. lilium*, con la época seca ($G^2 = 5.06$, g.l.=1, $P < 0.005$), con la época de lluvia ($G^2 = 11.26$, g.l.=1, $P < 0.001$) y la localidad REBIMA ($G^2 = 4.33$, g.l.=1, $P < 0.05$).

Asimismo, se encontraron diferencias en la comparación de *S. lilium* y *C. perspicillata* con la época seca ($G^2 = 6.85$, g.l.=1, $P < 0.01$), así como en la época de lluvia ($G^2 = 22.87$, g.l.=1, $P < 0.001$) y la localidad REBIMA ($G^2 = 8.82$, g.l.=1, $P < 0.01$).

Consumo. Se recolectó un total de 207 excretas de 115 individuos de las 3 especies de murciélagos en estudio capturados en la red y en 4 árboles refugio. Se identificaron 19 especies de plantas: 7 especies de árboles (2 pioneras en dosel y 5 persistentes, de las cuales 4 se encontraron

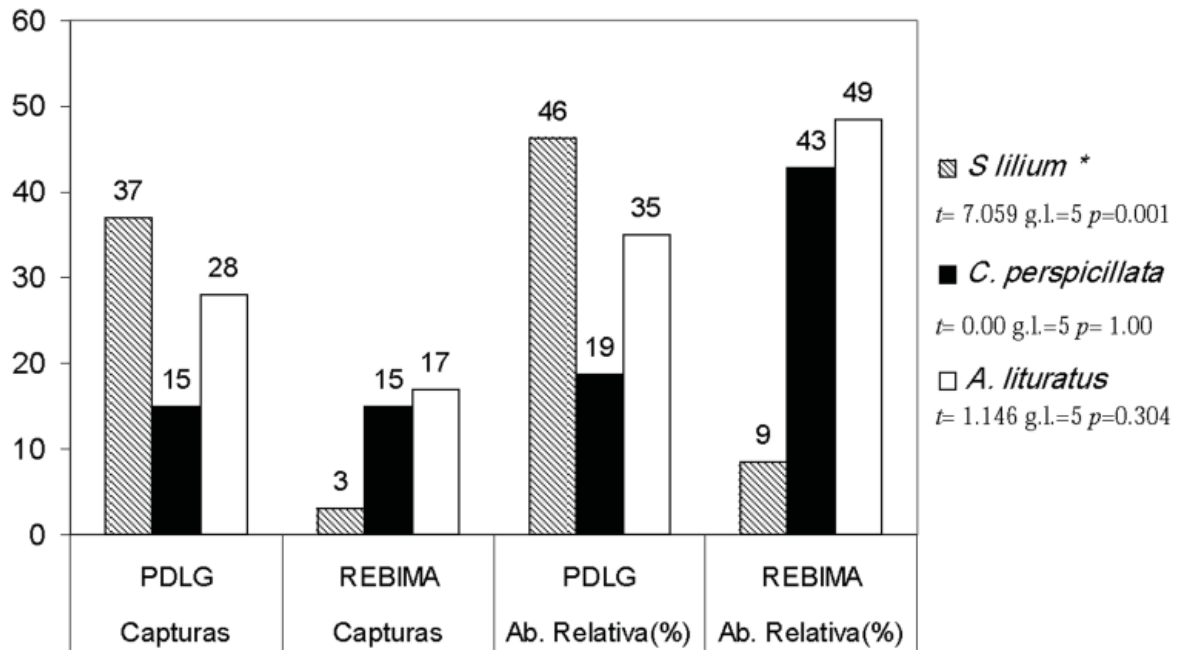
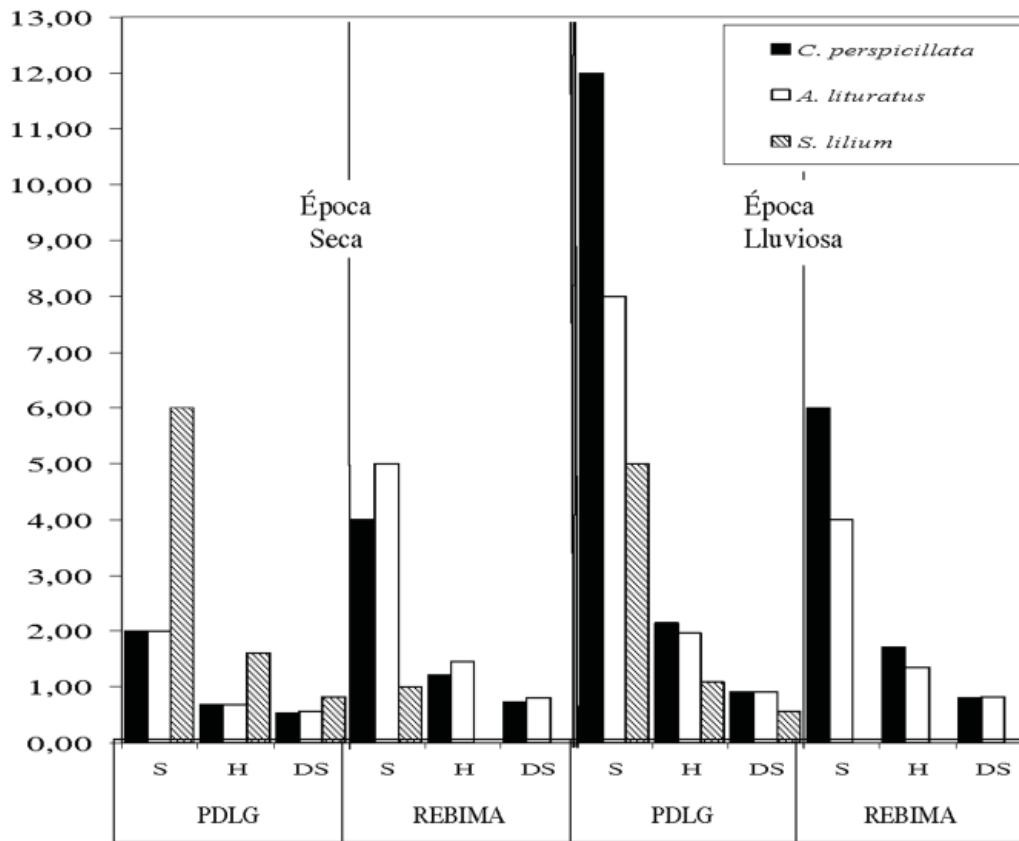


Figura 2. Total de capturas y abundancia relativa de las especies de murciélagos en estudio en dos localidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México.



S = riqueza de especies. H = índice de diversidad de Shannon. DS = índice de diversidad de Simpson. PDLG = Ejido Playón de la Gloria, REBIMA = Reserva de la Biosfera de Montes Azules.

Figura 3. Riqueza y diversidad de semillas obtenidas de excretas de las especies de murciélagos en estudio en dos localidades de la Selva Lacandona, Chiapas, durante la época de seca y de lluvia.

en dosel y 1 en subdosel), 6 especies de arbustos pioneros en subdosel, y 6 especies de hierbas pioneras en estrato herbáceo (Cuadro 1). Las frecuencias de consumo, obtenidas de las semillas en las excretas de *S. lilium* fueron mayores en *Piper hispidum*, arbusto pionero del subdosel arbóreo del PDLG, en ambas épocas del año; mientras que la frecuencia de mayor consumo para *C. perspicillata* se encontró en *Piper auritum* y *P. hispidum* durante la época de lluvia dentro de la REBIMA. En *A. lituratus* la mayor frecuencia de consumo en ambas áreas de estudio durante las 2 épocas de muestreo, se encontró en *Cecropia obtusifolia* y *C. peltata*, árboles pioneros del dosel, las que se hallaron con una mayor frecuencia en ambas localidades de estudio durante las 2 épocas de muestreo (Cuadro 2). En términos de porcentaje, a lo largo de todo el muestreo, se observó que la mayor parte de los frutos que *S. lilium*

consume son de hierbas pioneras; *C. perspicillata*, de arbustos pioneros y *A. lituratus*, de hierbas pioneras así como de árboles persistentes en ambas localidades de estudio (Cuadro 3).

De las 19 especies encontradas en este estudio, las más abundantes dentro de las excretas de *A. lituratus*, *C. perspicillata* y *S. lilium* fueron *C. peltata*, *Solanum americanum*, *Clidemia* sp., *P. hispidum* y *P. auritum*.

Mediante el coeficiente de Pearson, se encontró que existe una correlación de 50% entre las especies vegetales de las que consumieron frutos las 3 especies de murciélagos con las épocas de colecta ($p < 0.001$); una correlación de 37% entre la abundancia de semillas excretadas por las 3 especies de murciélagos con las localidades de muestreo ($p = 0.005$) y una correlación de 33% entre las especies de plantas cuyos frutos consumieron los murciélagos en

Cuadro 1. Forma de vida, categoría sucesional y estrato vertical de las especies vegetales consumidas por las especies de murciélagos en estudio.

<i>Familia</i>	<i>Especie</i>	<i>Forma de vida</i>	<i>Categoría sucesional</i>	<i>Estrato vertical</i>
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	árbol	pionero	dosel
	<i>Cecropia peltata</i>	árbol	pionero	dosel
Moraceae	<i>Ficus insipida</i>	árbol	persistente	dosel
	<i>Ficus</i> sp.	árbol	persistente	dosel
	<i>Ficus yoponensis</i>	árbol	persistente	dosel
	<i>Ficus lundelli</i>	árbol	persistente	dosel
	<i>Solanum americanum</i>	hierba	pionera	herbáceo
Solanaceae	<i>Solanum torvum</i>	hierba	pionera	herbáceo
	<i>Solanum rudepanum</i>	hierba	pionera	herbáceo
	<i>Solanum ochraceo-frugineum</i>	hierba	pionera	herbáceo
	<i>Physalis angulata</i>	hierba	pionera	herbáceo
	<i>Capsicum annuum</i>	hierba	pionera	herbáceo
	Melastomataceae	<i>Clidemia</i> sp.	arbusto	pionero
Piperaceae	<i>Piper hispidum</i>	arbusto	pionero	subdosel
	<i>Piper lapathifolium</i>	arbusto	pionero	subdosel
	<i>Piper auritum</i>	arbusto	pionero	subdosel
	<i>Piper</i> sp.	arbusto	pionero	subdosel
	<i>Piper</i> sp.	arbusto	pionero	subdosel
Myrtaceae	<i>Syzygium jambos</i>	árbol	persistente	subdosel

ambas localidades de muestreo ($p=0.013$; Cuadro 4).

Discusión

Las diferencias en las tasas de captura de las 3 especies de murciélagos sugieren que su abundancia depende del estado sucesional de la vegetación, como ya se observó con anterioridad dentro de la selva lacandona (Medellín y Equihua, 1988). Las capturas de *A. lituratus* y *C. perspicillata* en la REBIMA y en PDLG mostraron intensidad en el forrajeo tanto en zonas conservadas como donde hay actividad antropogénica, lo cual sugiere que no presentan preferencias en cuanto a sitios de forrajeo. La presencia de estas especies en ambas localidades de muestreo concuerda con los resultados de otros estudios sobre su alta abundancia en la selva lacandona, (Gaona, 1997; Medellín et al., 2000). A diferencia de estas especies, observamos escaso éxito de captura de *S. lilium* dentro de la REBIMA, posiblemente debido a que tiene preferencia de forrajeo en zonas de sucesión temprana, ya que se alimenta de plantas características de sitios con algún grado de disturbio (Reid, 1997), y su presencia es escasa en lugares sin actividad antropogénica donde predomina la vegetación madura, como en la REBIMA (Fenton et al.,

1992; Estrada et al., 1993; Reid, 1997; Galindo-González, 1998; Galindo-González et al., 2000; Medellín et al., 2000).

Se encontraron diferencias en riqueza y diversidad de semillas recolectadas en las excretas de *A. lituratus* y *C. perspicillata* en las 2 épocas del año en ambas localidades de estudio, ya que se obtuvieron valores mayores de riqueza y diversidad de semillas excretadas para ambas especies de murciélagos en la REBIMA en época seca y en PDLG en época de lluvia. Lo anterior puede significar que las 2 especies sobrevuelan ambas zonas de estudio, favoreciendo la dispersión de semillas dentro de zonas conservadas y perturbadas dependiendo de la época del año. En contraste, *S. lilium* se observó como un forrajero y dispersor de semillas en zonas perturbadas (PDLG) en época seca y de lluvia, seleccionando preferentemente sitios abiertos con especies vegetales características de zonas con algún grado de perturbación, las cuales consume y dispersa dentro de la zona de forrajeo. Lo anterior indica que la dispersión de semillas por parte de *S. lilium* se efectúa en mayor medida en sitios con cierto grado de perturbación a lo largo del año. Asimismo, se encontraron diferencias significativas en la distribución de las frecuencias observadas contra las esperadas de *S. lilium* dentro de la REBIMA en época seca y de lluvia, mostrando que no forrajea regularmente

Cuadro 2. Frecuencia absoluta de consumo de especies vegetales por las especies de murciélagos en estudio, dentro de la selva lacandona, Chiapas, México. Las morfoespecies pertenecientes al género *Piper* se muestran en paréntesis.

Especie vegetal	<i>S. lilium</i>				<i>C. perspicillata</i>				<i>A. lituratus</i>			
	PDLG		REBIMA		PDLG		REBIMA		PDLG		REBIMA	
	seca	lluvia	seca	lluvia	seca	lluvia	seca	lluvia	seca	lluvia	seca	lluvia
<i>Cecropia obtusifolia</i>							2				4	
<i>Cecropia peltata</i>	2				1		2	7	4	4		
<i>Ficus insipida</i>											1	
<i>Ficus sp.</i>					1							
<i>Ficus yoponensis</i>										2		3
<i>Ficus lundellii</i>					1							
<i>Solanum americanum</i>	4		3						3		3	
<i>Solanum torvum</i>	1	1			1					1		2
<i>Solanum rud-epa-num</i>					1							
<i>Solanum ochraceo-ferrugineum</i>		1										
<i>Physalis angulata</i>										2		
<i>Capsicum annuum</i>	2											
<i>Clidemia sp.</i>								6				
<i>Piper hispidum</i>	5	8			1	5	11					2
<i>Piper lapathifolium</i>	1											
<i>Piper auritum</i>					6	4	11					3
<i>Piper sp. (2)</i>		1				2						
<i>Piper sp. (3)</i>						2						
<i>Syzygium jambos</i>										1		
Total	15	11	3	0	6	14	9	35	7	10	8	10

PDLG = Ejido Playón de la Gloria, REBIMA= Reserva de la Biosfera Montes Azules.

Cuadro 3. Porcentaje de especies vegetales por categoría sucesional, consumidos por las 3 especies de murciélagos dentro de la selva lacandona, Chiapas, México.

Categoría sucesional	PDLG		REBIMA		PDLG		REBIMA	
	<i>S. lilium</i> % consumido		<i>C. perspicillata</i> % consumido		<i>A. lituratus</i> % consumido			
Hierba pionera	50	50	10	0	50	37.5		
Arbusto pionero	37.5	50	75	75	0	25		
Árbol pionero	12.5	0	5	25	16.66	0		
Árbol persistente	0	0	10	0	33.32	37.5		

PDLG = Ejido Playón de la Gloria. REBIMA= Reserva de la Biosfera Montes Azules.

Cuadro 4. Correlaciones entre las variables de estudio utilizando el coeficiente de correlación de Pearson ($n = 53$), Los valores en negritas muestran correlaciones significativas entre las variables estudiadas, acompañados por su valor de p .

	<i>Especies de semillas</i>	<i>localidad</i>	<i>época</i>	<i>especie de murciélago</i>	<i>abundancia de semillas</i>
Especies de semillas	1.000	- 0.339 $p=$ 0.013	0.508 $p<$ 0.001	- 0.168 $p=$ 0.230	- 0.192 $p=$ 0.168
Localidad		1.000	- 0.197 $p=$ 0.157	- 0.233 $p=$ 0.093	0.377 $p=$ 0.005
Época			1.000	- 0.195 $p=$ 0.162	0.098 $p=$ 0.486
Especie de murciélago				1.000	0.098 $p=$ 0.486
Abundancia de semillas					1.000

dentro de esta zona conservada. Esto último concuerda con estudios previos realizados en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz (Galindo-González, 2000) y en otras localidades de la selva lacandona (Medellín et al., 2000).

El comportamiento que se observa en las 3 especies de murciélagos estudiadas se atribuye a la fenología de las plantas en bosques tropicales, dado que en términos muy generales la fructificación de arbustos y árboles en época de lluvia es mayor (Fleming y Williams, 1990; Huerta, 2003). Sin embargo, existen evidencias de que la fenología reproductiva dentro de selvas tropicales es muy variable a nivel interespecífico (entre individuos y entre poblaciones; Williams-Linera y Meave, 2002).

Las especies de las semillas excretadas por las 3 especies de quirópteros en ambas localidades de estudio se encontraron dentro de las categorías sucesionales pioneras o persistentes. Dentro de PDLG, *S. liliium* se alimenta de los frutos de hierbas y arbustos del subdosel y árboles del dosel, mientras que dentro de la REBIMA se alimenta de los de hierbas y arbustos del subdosel, siendo todos de categoría sucesional pionera. El alto porcentaje de semillas de hierbas pioneras colectadas en excretas de esta especie en ambas localidades de estudio indica que posiblemente *S. liliium* tiende a presentar una preferencia de forrajeo dentro de acahuals (jóvenes) y zonas abiertas, en las que se encuentran mayoritariamente dichas especies vegetales. Lo anterior ubica a *S. liliium* como un consumidor especialista de frutos de plantas pioneras, dentro de zonas con disturbio en diferentes estratos verticales (Bonaccorso, 1979; Fenton et al., 1992; Reid, 1997; Galindo-González, 1998; Galindo-González et al., 2000).

Dentro de PDLG, se encontró que *C. perspicilata* se alimenta de los frutos de hierbas, arbustos del subdosel y árboles del dosel, todos ellos pioneros; además, de árboles persistentes de dosel; mientras que dentro de la REBIMA, consumió frutos de árboles pioneros de dosel y arbustos pioneros del subdosel. Lo anterior confirma que es un murciélago consumidor de frutos del estrato medio como se ha mencionado en estudios previos (Bonaccorso, 1979; Fleming, 1988; Gaona, 1997; Reid, 1997), y es un generalista consumidor tanto de frutos del estrato herbáceo y arbustivo de tipo pionero, así como de especies persistentes dentro del estrato arbóreo en el dosel de la selva.

Dentro de PDLG, *A. lituratus* excretó semillas de hierbas pioneras, árboles pioneros de dosel, árboles persistentes del subdosel y del dosel arbóreo, mientras que dentro de la REBIMA excretó semillas de hierbas pioneras, arbustos pioneros del subdosel y árboles persistentes del dosel arbóreo. El alto porcentaje de semillas de hierbas pioneras colectadas en excretas dentro de la REBIMA, así como de árboles persistentes dentro de PDLG, indica que *A. lituratus* es una especie que se alimenta de frutos de especies pioneras y persistentes; es decir, este murciélago presenta la posibilidad de forrajear tanto dentro de acahuals jóvenes y zonas abiertas como en zonas maduras. Los resultados sugieren que *A. lituratus* es una especie generalista consumidora de frutos dentro de los 3 estratos verticales dentro de la selva y no un murciélago especialista de frutos del dosel como se ha mencionado anteriormente (Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Gush, 1987; Gaona, 1997). Las semillas de especies vegetales recolectadas en las excretas de *A. lituratus* y

C. perspicillata pertenecientes a las familias Solanaceae, Melastomataceae y Piperaceae (plantas pioneras en sitios abiertos, claros y acahuals; Fleming, 1988), así como las especies persistentes de las familias Moraceae y Myrtaceae muestran que ambas especies de quirópteros son importantes dentro de la colonización temprana de plantas pioneras, y que posiblemente desempeñan un papel en el establecimiento de especies arbóreas persistentes en sitios en sucesión.

Las especies de plantas encontradas con mayor abundancia en las excretas de los murciélagos estudiados corresponden a la categoría pionera. Esto indica que tanto *S. liliun* como *C. perspicillata* y *A. lituratus* son especies importantes para la dispersión de semillas pertenecientes a esa categoría sucesional, participando potencialmente en la regeneración de sitios abiertos (Charles-Dominique, 1986). Las especies consumidas con mayor frecuencia son: *C. peltata*, *S. americanum*, *Clidemia* sp., *P. hispidum* y *P. auritum*, las cuales fueron un recurso disponible para los murciélagos frugívoros durante ambas épocas del año. Las semillas de los frutos consumidos de manera frecuente por las 3 especies de quirópteros en ambas localidades de estudio fueron *P. hispidum* y *C. peltata*, lo que indica que pueden constituir un recurso consumido de manera habitual durante todo el año en la selva lacandona, además de ser especies vegetales comúnmente dispersadas por murciélagos en acahuals dentro de la selva lacandona (Huerta, 2003).

La especie *P. hispidum* es un arbusto que se desarrolla al nivel del subdosel en zonas perturbadas, como claros y acahuals. Es una especie pionera que se establece y perdura en tiempos posteriores de regeneración, y hay registros de que se encuentra disponible en los acahuals durante todo el año (Huerta, 2003). Por otro lado, *C. peltata* es un árbol pionero que se desarrolla hasta alcanzar el nivel del dosel, y se puede encontrar tanto en acahuals como dentro de zonas de selva madura, ya que se establece en etapas tempranas. Diversos estudios demuestran la importancia de *Cecropia* como especialista en colonizar claros y favorecer la regeneración natural en zonas perturbadas (Medellín y Gaona, 1999).

Existe una asociación entre las especies de las que consumen las 3 especies de murciélagos con la localidad y época del año; *A. lituratus* y *C. perspicillata* forrajean en sitios distintos a lo largo del año; en la época seca lo hacen dentro de la reserva, mientras que en la época lluviosa realizan su búsqueda de alimento en el ejido; no así *S. liliun*, que realiza su búsqueda de alimento en el ejido durante todo el año, y en raras ocasiones se le capturó en sitios conservados. Se ha determinado que esto se debe a diversos factores, tales como la fidelidad al territorio de forrajeo o la disponibilidad de alimento, lo cual lleva a los

murciélagos a utilizar una zona con mayor frecuencia en ciertas temporadas del año (Fleming, 1988).

Se sugiere que las especies de murciélagos frugívoros consideradas en el presente estudio, abundantes en la zona, constituyen un factor de movilidad de semillas dentro de la selva lacandona, dispersando semillas pioneras y persistentes diferencialmente. Aunado a ello, es posible que la proximidad del área conservada (REBIMA) con las zonas que están sujetas a deforestación constituya un factor importante en el proceso de colonización y regeneración de la vegetación en esta región (Guariguata y Ostertag, 2002).

Agradecimientos

Agradecemos a los pobladores del Ejido Playón de la Gloria las facilidades brindadas durante este estudio. A Edmundo Huerta, quien colaboró en la identificación de semillas, y a Esteban Sánchez y Jorge Bolaños, por su ayuda en el trabajo de campo. A los programas de apoyo de maestría PATM y PIFOP de ECOSUR, otorgados al primer autor. Dos revisores anónimos mejoraron sustancialmente este manuscrito.

Literatura citada

- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Biological Science* 4:359-408.
- Bonaccorso, F. J. y T. H. Gush. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 56:907-920.
- Charles-Dominique, P. 1986. Interrelations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. *In* Frugivorous and seed dispersal, A. R. Estrada and T. Fleming (eds.). Departamento de Ecología, Biología, UNAM, México, D.F. p.119-135.
- Dirzo, R. y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and advantages of dispersal. *In* Frugivorous and seed dispersal, A. R. Estrada and T. H. Fleming (eds.). Departamento de Ecología, Biología, UNAM, México, D:F: p. 237-249.
- Estrada, A., R., Coates-Estrada y D. Meritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309-318.
- Fenton, M. D., L. D. Acharya, D. Audet, M.B. Hickey, C. Merriam, M. K. Obrist, D. M. Syme y B. Adkins.

1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotrópicos. *Biotropica* 24:440-446.
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting patterns and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51:42-46.
- Fleming, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. In *Ecology of bats*, T. H. Kunz, (ed.). Plenum, New York . 425 p.
- Fleming, T. H. 1988. The short tailed fruit bat: A study in plant animal interactions. The University of Chicago Press, Illinois. 365 p.
- Fleming, T. H. y C. F. Williams. 1990. Phenology seed dispersal and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:163-178.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* 73:57-74.
- Galindo-González, J., S. Guevara, y V. J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.
- Gaona, P. O. 1997. Dispersión de semillas y hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 51 p.
- García-Montiel, C. D. 2002. El legado de la actividad humana en los bosques neotropicales contemporáneos. In *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, R. M. Guariguata y G. H. Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, San José, p. 98-115.
- Guariguata, R. M. y R. Ostertag. 2002. Sucesión secundaria. In *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, R. M. Guariguata y G. H. Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, San José, p. 591-624.
- Howe, H. F. y G. A. van der Kerchove. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62:1093-1106.
- Howe, H. F. y J. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Huerta, P. E. 2003. Dispersión de semillas por murciélagos y aves en la regeneración de hábitats perturbados en un bosque tropical. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 77 p.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez Ramos y K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* 88:1801-1812.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D. H. 1977. Why fruits rot, seed mold, and meat spoils. *American Naturalist* 111:691-713.
- Janzen, D. H. 1979. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.
- Lobova, A. T., A. S. Mori, F. Blanchard, H. Peckham y P. Charles-Dominique. 2003. *Cecropia* as 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.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. H. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México, clave de campo, Publicaciones Especiales. Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D.F. 83 p.
- Medellín, R. A. y M. Equihua. 1988. Mammal species richness and habitat use in rain forest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Ecology* 35:13-23.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1678.
- Medellín, R. A. y O. P. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31:478-485.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the deterioration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8:1621-1641.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. 333 p.
- Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México. Limusa, México. 432 p.
- Swaine, M. D., y J. B. Hall. 1983. Early successional on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71:601-627.
- Uhl, C. y K. Clark. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional after cutting and burning in the upper Rio Negro of Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69:631-649.
- Van der Pijll, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants, third edition. Springer-Verlag, Berlin. 214 p.
- Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. Patrones fenológicos. In *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, R. M. Guariguata y G. H. Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, San José, p. 591-624.
- Young, A., T. Boyle y T. Brown. 1996. The populations genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecological and Evolution* 11:413-418.