

252841



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

**DISPERSION DE SEMILLAS Y HABITOS ALIMENTICIOS
DE MURCIELAGOS FRUGIVOROS EN LA
SELVA LACANDONA, CHIAPAS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

OSIRIS GAONA PINEDA



México, D. F., 1997



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
"Dispersión de semillas y hábitos alimenticios de murciélagos
frugívoros en la selva lacandona, Chiapas"

realizado por Osiris Gaona Pineda

con número de cuenta 8433580-7 . pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta

Propietario

Dr. Carlos Rafael Vázquez Yanes

Propietario

Dr. Miguel Martínez Ramos

Suplente

Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe

Suplente

Dra. Julieta Benítez Malvido

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Comis. Departamental de Biología

M. EN C. ALEJANDRO MARTÍNEZ MÉNDEZ
COORDINADOR DE LICENCIATURA



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

**Dedico esta tesis a mi tío Almaquio
y a mi hermano Agustín
por su fortaleza y deseos de vivir**

RESUMEN

En este trabajo obtuve información sobre la dieta de los murciélagos frugívoros y sobre la dispersión comparativa de semillas entre murciélagos y aves en cinco hábitats en la selva Lacandona, Chiapas: (1) selva, (2) cacao, (3) acahual joven (4) acahual viejo, y (5) milpa activa. Para evaluar la dispersión de semillas por murciélagos y aves, se colocaron un total de 4200 trampas noche/día, se muestrearon un total de 120 días y 120 noches. Además para conocer la dieta de los murciélagos frugívoros, se capturaron estos con redes de nylon en tres réplicas para cada uno de los hábitats. En 12 meses de trabajo de campo, colecté 631 excretas, correspondientes a las trece especies de murciélagos frugívoros capturadas con redes de niebla. Las especies más abundantes fueron: Carollia brevicauda, Sturnira lilium, C. perspicillata, Glossophaga soricina, Artibeus jamaicensis, A. lituratus. Los hábitats en que se obtuvo un mayor número de excretas corresponden al acahual viejo y el cacao. Al analizar las excretas, se encontró un total de 19 especies de semillas. Dichas semillas corresponden con mayor frecuencia a especies pioneras, principalmente, Cecropia peltata, C. obtusifolia, Piper hispidum, P. auritum. Mi trabajo sugiere que los murciélagos frugívoros en la Lacandona pueden dividirse en dos grupos: generalistas y especialistas. Mis datos sugieren que la dispersión efectuada por murciélagos es de dos a siete veces mayor que la que efectúan las aves, en los cuatro hábitats estudiados. En lo que a dispersión temporal se refiere, los murciélagos efectúan una copiosa dispersión en los meses de junio a octubre, mientras que las aves lo hacen entre junio y julio. En cuanto a los hábitats, los murciélagos dispersan un mayor número de semillas al acahual joven, mientras que las aves lo hacen a la selva. Los murciélagos frugívoros juegan un papel importante ya que dan inicio a los procesos de sucesión en la selva tropical.

AGRADACIMIENTOS

A mi madre por su comprensión, por su cariño, los desvelos, los sueños frustrados al romper sus esquemas y no ser como todas las hijas. Por la tranquilidad de saber que siempre estará ahí y que podre contar con su cariño.

A mi padre por la enseñanza que me ha dejado de ser libre y ser feliz, además de que siempre hay un mañana y pese a todo la vida tiene que continuar.

A mis hermanos (Eneas, Elios, Diana, Fátima, Agustín, Sandra y Humberto) porque gracias a ellos mi vida ha sido maravillosa, por las riñas, los golpes, los gritos, las malas caras, los abrazos, los besos, las lágrimas, las desesperanzas, la impotencia, por todos esos momentos bellos que son irrecuperables pero que están vigentes y que al recordarlos me hacen sentir que ha valido la pena estar viva.

A mi abuela porque aún recuerdo esas historias de amor y desamor, de guerra, de pobreza, de sueños inalcanzables, que contaba para mí y entre cada historia yo podía percibir su gran cariño.

A la tía Cris por que sin querer me ha enseñado que las mujeres sin carácter y sin coraje no llegan a ser historia.

A Ranferi que aunque no está conmigo, lo he llevado en mi corazón siempre.

A Boris por su gran cariño, amor, comprensión, porque la vida junto a él me da mucha tranquilidad y ganas de seguir adelante. Por todos los sueños que compartimos y que estoy segura que cumpliremos.

A mi nueva familia, Anne Marie, Christine, Isabelle, Robert, Briggite, Etiene, Gabrielle, Julie y el bebe.

Al Dr. Rodrigo Medellín por que gracias a él he comprendido que ser biólogo es como un regalo de la vida, porque debido a su entusiasmo y dedicación he aprendido a querer a los murciélagos, porque siempre me brindo su apoyo, por su preocupación, por su gran cariño, por su nobleza, por los gritos, las riñas, las discusiones, los llantos, su amistad, los sushis, el ITC-7 y por haber depositado su confianza en mí.

A Miguel Amín por los acahuales, las selvas, por el "Vampirops cafelleri" por esas noches en la Lacandona en las que pese a las inclemencias del tiempo, a la mala comida, a mi cursilería, a su patanería podíamos seguir siendo buenos amigos. Porque debo reconocer que gran parte de este trabajo se lo debo a él, así como el único sobrenombre que he tenido y que me ha hecho famosa "Titina Flowers".

A Clementina por su amistad, por amortiguar los regaños del Dr., por los sabios consejos que me ha dado, por su confianza, por el consentimiento, por la Ale y el Rodris.

Al Ricardito Frías por los cuentos de Perrault, por Jaime Sabinés, por la sabana, por ser el maravilloso amigo que es.

A Blanca, Ramón, Marisol, Roy y Jhony por haberme brindado su amistad, por haberme considerado parte de su familia y haberme brindado su cariño en esos momentos en que creí que no podría seguir adelante.

A Rafa y Mario Lombera por ser como son, por su gran sencillez, porque puedo decir que allá lejos en esa región de un verde esperanza y un azul intenso tengo dos camaradas.

A Santiago Sinaca por esa sonrisa que siempre recuerdo, por haberme evitado muchos desvelos revisando mis trampas y porque gracias a él he aprendido un poquito de plantas, por su su alegría y disposición al trabajo.

A Manuel Villalobos "El Búho" por el cero punto cero nada, por su cariño, su amistad, su inocencia, por los partidos de fut-ball, por su disposición y su familia.

A Flori, Delia, Ceci, Doña Paula, Don Armando y la gente de la que he aprendido otra forma de ver la vida que yo no percibía hasta que llegue a la Estación Biológica de Chajul.

A Gisselle por los cigarros, los tequilas, por permitirme ser su amiga, porque en esos momentos en los que me entra el hormonaso ha estado presente, por Mazunte, por compartir los momentos chidos y no chidos de la vida, te quiero Giss.

Al Cuauh porque nunca sabre como pagarle esos sabados de Estadística intensa, por ser la persona maravillosa que es, por ser el amigo incondicional y por el "baquevoy".

A Heliot por que siempre está conmigo en las buenas y en las malas, por esa nobleza que lo caracteriza, por ese corazón enorme que tiene, porque si pudiera escoger a otro hermano no dudaría un segundo en que fuese él.

A Javier López por ser como es el Baty Twinky un rico pastel, por ese cariño tan especial y por el nido de la oropéndola.

A Jesus Pacheco, David Valenzuela, Guadalupe Téllez, Dr. Ceballos, Dr. Arita, Jorge Ortega, Gaby Steers, Rafael Avila, Héctor Gómez, Carlos Alvarez, Gerardo Carreon, César Loza, Gerardo Suzán, Gerardo Rios, Dalia Conde, Claudia Galicia, David Vázquez, Edmundo Huerta, Hemilio, Angeles Mendoza, Iván Castro, Jorge Uribe, Ada Ruiz por su gran compañerismo, porque creo que no pude haber encontrado un mejor lugar para trabajar con gente tan especial como en el Laboratorio de Ecología de vertebrados.

Agradezco a mis revisores de tesis, los doctores: Julieta Benítez, Héctor Arita, Miguel Martínez, Carlos Vázquez-Yanez y Rodrigo Medellín, mil gracias por su paciencia, su tiempo y las correcciones que hicieron pacientemente a éste trabajo.

Al Centro de Ecología por las facilidades que me ha proporcionado, al personal que me ha enseñado varias cosas y que siempre me han tratado con respeto y cariño.

A la asociación Mc Arthur porque gracias a ellos fué posible que finalizará mi trabajo de campo e iniciará el trabajo escrito de tesis.

A Conservación Internacional por el apoyo logístico que me brindaron.

A la Estación de Biología Chajul por sus instalaciones, porque no puedo mentir al decir que si he sido feliz ha sido en ese lugar lleno de misticismo, de olores, de deleites visuales y sobre todo rodeada de vida.

A mis amigas de toda la vida, que sin saberlo han estado siempre conmigo y aunque no llame y a veces no diga lo que siento son parte importante de mi vida y de todo lo que he hecho: Ivonne Acosta, Leticia Guevara, María Oropeza, Socorro Guerrero, Alicia Levy, Migdalia Granados y Mónica Valle.

Coco: Mil gracias por estar conmigo, por la confianza que siempre me has tenido, por el ejemplo que me has dado de luchar y luchar incansablemente hasta lograr lo que uno quiere.

Micky: Es imposible que al recordarte no sienta esa nostalgia, por los años que hemos compartido juntas, por esas tarde en la casa de Alicia componiendo la vida, por que contigo me fume el primer cigarro, porque a tí te conte la primera relación amorosa que tuve y también la primera decepción, por esas noches en tu casa que nos cansabamos de llorar y luego reíamos como locas.

Mónica: Por que pese a la distancia hemos creado un medio de comunicación fuera de lo común, porque aunque no estes conmigo físicamente yo se que nunca me abandonas, más allá del tiempo y la distancia se que nuestra amistad está creciendo y que los lazos que nos unen aún siendo imperceptibles se hacen más fuertes, gracias por todo Mónica.

INDICE

Resumen	i
Agradecimientos	ii
INDICE	iv
Indice de Cuadros y Figuras	vi
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	6
Frugivoría de Aves y Murciélagos	6
Procesos de Sucesión	10
OBJETIVOS E HIPOTESIS	14
Objetivo general	14
Objetivos particulares	14
Hipótesis	14
SITIO DE ESTUDIO	16
MATERIAL Y METODO	20
Patrones de Alimentación de Murciélagos Frugívoros	22
Patrones de Dispersión de Semillas por Murciélagos y Aves	23
ANALISIS ESTADISTICO	24
Análisis de la dieta	24
Análisis de la dispersión	24
RESULTADOS	26
Base de datos	26
Patrones de alimentación de murciélagos	26
Patrones de Dispersión de Semillas efectuada por Murciélagos y Aves	37
Análisis de la riqueza y la diversidad de la Dispersión Realizada por Murciélagos y Aves	40

DISCUSION	43
Patrones de Alimentación de Murciélagos Frugívoros	43
Patrones de Dispersión de Semillas por Murciélagos y Aves	45
CONCLUSIONES	50
LITERATURA CITADA	51

Índice de Cuadros y Figuras.

Cuadros

- Cuadro 1.** Número de excretas colectadas, de especies de semillas y la diversidad (H') en la dieta de las especies abundantes 28
- Cuadro 2.** Correlación entre la diversidad (H') de la dietas de 4 especies de murciélagos generalistas; y entre la diversidad (H') de la dieta de cada especie y la diversidad de la vegetación 32
- Cuadro 3.** Resultados del análisis log-lineal para explorar los cambios de riqueza de la dieta de las especies de murciélagos abundantes en los diferentes hábitats 34
- Cuadro 4.** Dispersión de semillas efectuada por murciélagos y aves en cuatro hábitats 37
- Cuadro 5.** Resultados del análisis log-lineal para la dispersión hecha por aves utilizando como factores al mes y al sitio 39
- Cuadro 6.** Análisis log-lineal de la dispersión de semillas efectuada por aves y murciélagos en cuatro sitios durante 9 meses (comparables) 42

Figuras

- Figura 1.** Localización geográfica de la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules, Chiapas . 17
- Figura 2.** Ubicación de los sitios de muestreo en la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules, Chiapas (RIBMA) 21
- Figura 3.** A) Número de excretas por hábitat, B) Formas de vida de las semillas encontradas en las excretas y C) número de excretas por murciélago 27
- Figura 4.** Porcentaje de Semillas de diferentes especies de plantas consumidas por murciélagos. . 30
- Figura 5.** Porcentaje de Semillas de diferentes especies de plantas consumidas por murciélagos . 31
- Figura 6.** A) Correlación entre la diversidad de la dieta y la diversidad de la vegetación. B) Correlación entre la riqueza de la vegetación del hábitat y la riqueza de la alimentación. 33
- Figura 7.** Frecuencia de las semillas en los 5 tipos de hábitats: selva, cacao, acahual viejo, acahual joven y milpa: A) *Carollia brevicauda*, B) *Sturnira lilium*, C) *C. perspicillata*. 35
- Figura 8.** Frecuencia de las semillas en los 5 tipos de hábitats: selva, cacao, acahual viejo, acahual joven y milpa: A) *Glossophaga soricina*, B) *Artibeus jamaicensis*, C) *A. lituratus*. 36
- Figura 9.** Dispersión mensual por murciélagos (A) y por aves (B) en cada hábitat, y la Dispersión total de las dos especies de *Cecropia* (C) 38
- Figura 10.** Dispersión del número de especies de semillas por hábitat. A) Murciélagos y B) Aves. 41

INTRODUCCION

La Frugivoría juega un papel muy importante en la estructura de una comunidad. Como un mecanismo para la dispersión, la Frugivoría es importante en el mantenimiento de la alta diversidad de las especies de plantas tropicales (Janzen, 1970). Esto se debe a que una proporción muy elevada de los árboles y los arbustos de estas comunidades (50 al 90%) produce frutos con gran variedad de adaptaciones morfológicas (e.g., ubicación del fruto sobre la planta, color, olor, composición química y fenológicas que atraen vertebrados dispersores de semillas; Janzen, 1975; Charles-Dominique et al., 1981). Por otro lado, las especies dominantes de las comunidades tropicales de vertebrados generalmente pertenecen a los frugívoros, tales como aves, murciélagos y mamíferos no voladores (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Levey, 1988; Medellín y Redford, 1992; Terborgh et al., 1990). Los frugívoros contribuyen a mantener los patrones de distribución espacial de las plantas, y al dispersar las semillas diferencialmente hacia hábitats más adecuados, los frugívoros confieren a las plantas ventajas competitivas sobre otras que no dependen de ellos (Stebbins, 1971), en comparación con otros vectores de dispersión que dispersan las semillas de manera uniforme sobre el paisaje.

La interacción entre plantas con frutos y sus dispersores ha conducido a la selección de características físicas y químicas de los frutos, que en conjunto conforman lo que se ha llamado síndromes (Van der Pijl, 1982). La atracción de un grupo determinado de especies que brindan un servicio de dispersión, constituye una presión de selección que define las propiedades de los frutos, al mismo tiempo que estas características generan una presión hacia ciertas conductas o mecanismos fisiológicos en un grupo de animales. Este proceso recibe el nombre de "coevolución difusa" (Heithaus, 1982).

La coevolución difusa aparece como consecuencia del comportamiento y la búsqueda de alimento por parte de los frugívoros y de las estrategias de ciertas plantas para maximizar la sobrevivencia de sus propágulos (Futuyma, 1986; Fleming, 1988, 1992).

En este contexto, se reconoce el síndrome de quiropterocoria en las especies de plantas que producen frutos consumidos por murciélagos. Estos frutos se caracterizan por tener colores inconspicuos, producen olores fuertes, rancios, se encuentran colocados fuera del follaje, presentan un gran número de semillas de tamaño pequeño y tienen una cáscara suave (Van der Pijl, 1969; Heithaus, 1982; Howe, 1986; Fleming, 1988). La ornitocoria es el síndrome referido a los frutos consumidos por aves. Estos frutos tienen una parte comestible muy atractiva, colores llamativos cuando están maduros (rojos, negros), poco olor, corteza muy dura y se encuentran dentro del follaje (Van der Pijl, 1969).

Los síndromes no son determinantes; más bien son una serie de características que en general presentan una asociación difusa entre los patrones de los dispersores y de las frutas consumidas. Esto implica que, generalmente, aquellos frutos que cumplen con las características mencionadas son dispersados por murciélagos o aves respectivamente, pero otras especies también pueden participar y los murciélagos así como las aves pueden alimentarse de frutos que no cumplen con los síndromes de quiropterocoria u ornitocoria (Nabhan y Buchman, 1996).

En términos de el número de especies dispersadas, la dispersión de semillas por aves no tiene la misma importancia en las distintas comunidades vegetales y regiones del mundo. Este tipo de dispersión adquiere mayor importancia en los ecosistemas forestales y en algunos tipos de matorrales que en tundras, desiertos, y pastizales (Howe y Smallwood, 1982; Herrera, 1984). Las interacciones planta-ave se encuentran con mayor frecuencia en las selvas, particularmente en las selvas húmedas neotropicales, Australia y Asia. En estas regiones existe un mayor número de especies y proporción de aves frugívoras y plantas con frutos carnosos (Karr, 1971; Snow, 1981; Howe, 1986).

De los trabajos existentes para la dispersión efectuada por aves, se plantea que:

1) La interacción es ventajosa para ambas partes; el ave obtiene recurso alimentario y las semillas de la planta son dispersadas (Herrera, 1984; Janzen, 1983; Snow, 1988).

2) La naturaleza de la interacción no es específica, es decir una especie de ave frugívora generalmente se alimenta de frutos de distintas especies de plantas y las semillas de una especie de planta pueden ser dispersadas por aves de especies distintas (Herrera, 1982; Wheelwright y Orians, 1982).

3) No todas las aves que consumen frutos son dispersoras de semillas; algunas dañan o depredan las semillas mientras las ingieren (Janzen, 1983; Jordano, 1987), otras aves las depositan debajo de la planta progenitora sin dispersarlas y solamente consumen la pulpa del fruto (Levey, 1986; Moermond y Denslow, 1985).

Las aves tienen importancia en la dispersión de las semillas debido a su movilidad, solamente equiparable a la de los murciélagos. En la misma unidad de tiempo un ave puede recorrer más distancia que un mamífero (exceptuando a los murciélagos) o un reptil (McDonnell, 1988; Howe, 1990). Sin embargo, sus necesidades energéticas son más elevadas por lo que el tiempo de digestión es más corto, lo que limita la distancia máxima de deposición de los propágulos ingeridos. Un factor limitante en el éxito de la dispersión por aves es que generalmente sólo ingieren la parte comestible del fruto, dejando caer con mayor frecuencia que los murciélagos las semillas bajo la planta madre. Además se ha planteado que las aves generalmente excretan perchando y la mayoría de los murciélagos de las especies frugívoras lo hacen en el vuelo (Janzen, 1970; Charles-Dominique, 1986:125, 1991:244; Howe y Westley, 1988; Gorchov et al., 1993:347). Algunos autores consideran a la ornitocoria un mecanismo clave en el proceso de regeneración de hábitats tropicales (Howe y Smallwood, 1982; Guevara y Laborde, 1993). Esto se debe a que las aves realizan un intercambio de propágulos de las selvas hacia fragmentos remanentes separados, al moverse frecuentemente entre ellos (Laborde, 1996). En el caso de las aves frugívoras el paisaje será atractivo si las provee de alimento (frutos), de sitios de percha, lugar para anidar o refugio contra depredadores y agresores. Para la inmigración de semillas ornitócoras al interior de sitios perturbados (potreros, campos agrícolas o ganaderos) la presencia de sitios de percha para aves resulta

un factor tanto más importante que la distancia a la fuente de propágulos (McDonnell, 1986; Laborde, 1996). Por ejemplo, el flujo de semillas desde los remanentes de selva hacia algún árbol aislado en un potrero, se establece en el momento en que la tala o tumba del dosel dejan al árbol aislado, y se mantendrá mientras dicho árbol siga en pie y las fuentes de propágulos de especies de selva queden dentro de la capacidad de vuelo de las aves o murciélagos frugívoros (Laborde, 1996).

Se ha considerado a los murciélagos como los mejores dispersores dentro de los mamíferos, teniendo un importante efecto sobre la regeneración y sucesión de los bosques tropicales, ya que aproximadamente 250 especies de murciélagos dentro de las familias Pteropodidae y Phyllostomidae dependen en forma parcial o total de los frutos como fuente de alimento (Vázquez-Yanes et al., 1975; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Heithaus, 1982; Orozco-Segovia et al., 1985). Estudios recientes han demostrado que algunas especies murciélagos frugívoros parecen ser más abundantes en zonas perturbadas que en zonas no perturbadas (Fenton, 1993; Amín, 1996). Esto se debe a que los murciélagos encuentran con más frecuencia su alimento en éstas zonas (Fleming, 1991a).

Se ha señalado que la regeneración de selvas húmedas en Africa en gran parte se debe a los murciélagos frugívoros de la familia Pteropodidae (Thomas, 1984). En áreas de regeneración en sabanas tropicales de Costa de Marfil, un 75% de los frutos de 8 especies de árboles de selvas cercanas eran removidas durante la noche, y un 95% de las semillas de éstas especies que fueron encontradas en las áreas de regeneración fueron dispersadas por murciélagos. Las semillas dispersadas por aves y monos, representaban una remoción del 25% de los frutos producidos, alcanzaron un 5% en zonas de regeneración. Las semillas dispersadas por murciélagos, aumentan sus posibilidades de eludir la depredación en un 45% y tienen tasas de germinación 90% más altas que las semillas de frutos no consumidos (Thomas, 1984). Patrones similares han sido mostrados en la Guayana Francesa, donde se ha observado que un 97% de la lluvia de semillas en áreas deforestadas es realizada por murciélagos (Charles-Dominique, 1991).

En los trópicos del Viejo Mundo, los murciélagos pteropódidos se alimentan de frutos de al menos 144 géneros de plantas, contenidos en 55 familias (Heithaus, 1982; Fleming, 1988). En América los filostómidos dispersan las semillas de un considerable número de plantas (árboles, arbustos, lianas y epífitas). Las familias que son dispersadas con más frecuencia por éstos son: 8 géneros de Myrtaceae, 7 géneros de Palmae, 7 géneros de Sapotaceae; se han reportado pocos géneros y muchas especies de Piperaceae y Solanaceae, respectivamente y 7 géneros de Moraceae (Gardner, 1977; Thomas, 1984; Fleming, 1988).

Se ha descrito que Artibeus lituratus y A. jamaicensis se alimentan de Ficus sp. en América Central (Morrison, 1980) y de Cecropia sp. en la Guayana Francesa (Charles-Dominique, 1986). En Costa Rica Carollia perspicillata se alimenta de Piper sp. (Bonaccorso, 1979; Fleming, 1981, 1982, 1988). Esta especie (Carollia perspicillata) se asocia con tres especies de tres géneros de plantas pioneras, importantes en la sucesión secundaria: Vismia sp., Solanum sp. y Piper sp. (Charles-Dominique, 1991). El estudio de Charles-Dominique (1991) realizado en la Guayana Francesa demuestra que C. perspicillata se alimenta preferentemente de: Piper hastmanianum, P. aduncum (Piperaceae), Vismia guianensis, V. sessilifolia, V. lapatifolia (Hypericaceae), Solanum rugosum, S. asperum, S. subinerme (Solanaceae), Rollinia sp. (Annonaceae). Las plantas anteriores pertenecen a un grupo de plantas denominadas especies pioneras, dichas plantas son consumidas por murciélagos frugívoros tienen semillas pequeñas que son ingeridas en la pulpa y dispersadas en las excretas.

En regiones templadas, la riqueza de aves se correlaciona directamente con la diversidad de alturas del follaje o número de estratos de la vegetación. Se ha propuesto que a mayor cantidad de estratos con diversos tipos y densidades de follaje existe una mayor cantidad de nichos y recursos (McArthur y McArthur, 1961). Parece ser que la diversidad de alturas del follaje tiene un efecto directo sobre la relación entre el nicho y la especie. Se ha planteado que existen factores que pueden estar asociados al incremento

de la riqueza de aves en los trópicos, a saber: los hábitats tropicales tienen mayor diversidad vegetal, las aves tropicales pueden tener una selección del hábitat a un nivel más fino, más especies pueden compartir el mismo perfil de vegetación (McArthur et al., 1962). Se dice que los bosques tropicales albergan un mayor número de especies que los bosques templados. Esto se debe a que existen muchos tipos de alimentos que no existen en latitudes templadas y la estructura de la vegetación en los bosques tropicales es mucho más heterogénea que en bosques templados. Estas características proveen a las aves de un mayor número de microhábitats y capas verticales para especialización de forrajeo (Orians, 1969). La diversidad y densidad de murciélagos en un hábitat está determinada principalmente por la cantidad de alimento y refugios disponibles. Esta relación desempeña un importante papel en determinar la diversidad de especies de murciélagos (Tamsitt, 1967).

El gran número de especies de murciélagos en los trópicos, ha sido explicado parcialmente por la gran variedad de alimento durante todo el año y la heterogeneidad del hábitat, lo que determina una estratificación vertical de los diferentes gremios alimenticios (Bonaccorso, 1979). Ello sugiere que en regiones con mayor diversidad vegetal la dieta de los murciélagos será más diversa que en regiones con menor diversidad vegetal, hasta qué punto esto es verdad a un nivel local está aún por ser investigado.

ANTECEDENTES

Frugivoría de Aves y Murciélagos

La dispersión es el proceso por el cual los propágulos de las plantas y los animales se mueven a los ambientes inmediatos a sus padres y vecinos (Begon et al., 1986; Howe y Smallwood, 1982). La dispersión de semillas se refiere a los movimientos de éstas alejándose de las plantas madre, que van de unos pocos centímetros a varios kilómetros (Janzen, 1970; 1971).

La importancia de la dispersión radica en: 1) el "escape de las semillas" de la planta madre, lo cual implica una reducción de la competencia intraespecífica, incrementando la distancia entre individuos de la misma especie (Janzen, 1970; Connell, 1971; Estrada y Coates-Estrada, 1986; Dinerstein y Wemmer, 1988), 2) "función de transporte", que consiste en que la dispersión permite que las semillas alcancen microhábitats apropiados para su germinación y establecimiento (Thompson y Willson, 1978), 3) "función de colonización", que consiste en que la dispersión permite a las plantas padres producir descendencia capaz de aprovechar ambientes poco competitivos a medida que éstos aparecen o se hacen asequibles, 4) el incremento del flujo genético entre individuos conespecíficos portadores de numerosos alelos distintos (Levin y Kerster, 1974; Hamrick y Loveless, 1986), aunque existe gran variación en los niveles de diversidad genética aún entre especies con características similares de historia de vida y de agentes de dispersión (Loiselle et al., 1995).

Las clases de dispersión, establecidas sobre la base del agente dispersante, son anemocoria (la dispersión por viento), hidrocoria (dispersión por agua), autocoria (las plantas se dispersan por sí mismas), barocoria (utilizan la fuerza de la gravedad para dispersarse) y la zoocoria, que es la dispersión realizada por animales (Van der Pijl, 1982). Las diferentes clases de zoocoria son:

a) endozoocoria: las diásporas (cualquier parte de un organismo o población que es capaz de dar lugar a un nuevo organismo o población; Portilla y Zavala, 1990) son ingeridas y transportadas dentro del animal sin afectar negativamente la viabilidad de las semillas, este efecto es observado en algunos peces, reptiles, aves y mamíferos. Estos frutos son producidos por algunos arbustos de zonas templadas, así como por la mayoría de los arbustos, árboles y lianas tropicales (Howe y Smallwood, 1982).

b) sinzoocoria: las diásporas son deliberadamente transportadas por el animal, llevadas la mayoría de las veces en la boca recibiendo el término particular de

estomatocoria (Van der Pijl, 1982).

c) epizoocoria: llamado también ectozoocoria, las diásporas que presentan ornamentaciones (pelos, ganchos ó superficies adherentes las cuales se pegan al pelo o plumas de los animales) son transportadas por accidente sobre la superficie del animal (Van der Pijl, 1982).

Generalmente, como parte de la dispersión por zoocoria se presenta la "Frugivoría", descrita como la ingestión de frutos o parte de éstos por animales y se considera un proceso central en las poblaciones de plantas donde la regeneración natural depende en gran parte de la dispersión de semillas por animales (Jordano, 1992). Un frugívoro se puede definir como el organismo cuya dieta incluye más del 50% de fruta (Terborgh, 1986; Fleming et al., 1987). Los frugívoros típicos son además muy numerosos en individuos. Las especies dominantes o subdominantes de las comunidades de aves y mamíferos de las selvas tropicales pertenecen, por regla general, a este gremio trófico (Bonaccorso, 1979; Terborgh, 1983). Los murciélagos frugívoros neotropicales son particularmente notables en este sentido, pues su abundancia numérica no sólo supera ampliamente a la del resto de los mamíferos, sino que incluso muy probablemente iguale o supere a la de todas las aves (Bonaccorso, 1979; Terborgh, 1977; 1983).

El beneficio que obtienen los frugívoros de los frutos se basa en la cantidad de nutrimento y energía presentes en la pulpa del fruto (recompensa), y el tiempo y esfuerzo relativo que utilizan para adquirir y procesar esta recompensa (Heithaus, 1982); a esta relación se le da el nombre de eficiencia digestiva (Herbst, 1988). Para que la eficiencia digestiva sea benéfica para el frugívoro el resultado de adquisición de energía y nutrimento debe tener una ganancia que se refleje en la sobrevivencia, el crecimiento y el éxito reproductivo de los individuos. Al mismo tiempo, la cantidad de frutos consumidos, y por tanto la cantidad de semillas transportadas y dispersadas, es afectada por la conducta de manejo y alimentación que los frugívoros presentan, las cuales determinan su

eficiencia como dispersores (Morrison, 1978, 1980; Herbst, 1988).

La selección de frutos que realizan los frugívoros es afectada por factores extrínsecos e intrínsecos. Dentro de los factores extrínsecos se encuentran la estacionalidad, la abundancia y la diversidad de los frutos producidos en el ambiente, su distribución espacial y temporal, las características físicas (olor, dureza de la testa) y químicas (contenido nutricional como proteínas y grasas, compuestos secundarios tales como taninos o glicósidos), así como el riesgo que representa llegar a un fruto determinado para removerlo y consumirlo. Entre los factores intrínsecos, se toman en cuenta la especie, el sexo, la edad, la condición reproductiva y el estatus social del frugívoro, además de las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas y la capacidad de asimilación de los nutrimento que presentan los frutos (Fleming, 1986, 1988, 1992).

Para los frugívoros, el tamaño y las características físicas de las semillas tienen fuertes repercusiones sobre sus procesos digestivos, de selección y manejo de la fruta. En el caso de las semillas grandes ($> 7\text{mm}$) los frugívoros ingieren pocas semillas por cada fruto o diáspora consumida y una vez dentro del tracto digestivo, el frugívoro tiene que esperar a desecharlas antes de forrajear nuevamente (Levey, 1986, 1987).

Por el contrario, las semillas pequeñas ($< 3\text{ mm}$) son ingeridas en grandes cantidades simultáneamente por los frugívoros (Moermond y Denslow, 1985; Levey, 1986, 1987). En ocasiones, la ingestión simultánea de numerosas semillas pequeñas no implica que éstas sean desechadas al mismo tiempo; la mayoría son defecadas a lo largo de un lapso de entre 10 y 30 min. después de haber sido ingeridas. Las semillas presentan diferencias considerables en el tiempo en que la primera y la última semilla son excretadas (Murray, 1988). La digestibilidad del fruto se relaciona con el número y tamaño de semillas y la fibra que éste contiene. Las semillas constituyen entre el 30 y 40% de la masa total seca de la mayoría de los frutos. Dado que las semillas por sí mismas a un frugívoro no le representan nutrientes asimilables, las semillas reducen el volumen útil del tracto

digestivo y por lo tanto la cantidad de pulpa digerible almacenable. Además, estas semillas fisiológicamente inertes, son un lastre para el vuelo, y ello aumenta el gasto energético (Fleming, 1988).

Existen diversas estrategias de manejo de las semillas para los frugívoros, reportados por varios autores:

- Descartar las semillas durante el manejo del fruto, sin ingerirlas (Thomas, 1984; Fleming, 1986).

- Generar eyectas con semillas, presionando el fruto contra el paladar con la lengua, tomando sólo el jugo de la pulpa y escupiendo las fibras no digeribles y semillas (Morrison, 1978, 1980).

- Tragar las semillas y por medio de tiempos cortos (generalmente) de tránsito en el tracto digestivo, deshacerse rápidamente de las semillas (Fleming, 1988).

Procesos de Sucesión

El término de sucesión forestal fue utilizado por primera vez por Thoreau en 1863 después de haber observado la sustitución de un bosque de pino por especies latifoliadas de madera dura. Con los trabajos de Warming (1896) y Cowles (1901) acerca del desarrollo de comunidades en dunas costeras, el concepto comenzó a utilizarse con mayor frecuencia y fue formalizado en 1916 por Clements (Krebs, 1985). El modelo que plantea Clements para el proceso de sucesión es estructurado y las comunidades son conceptualizadas como una especie de "super-organismo" integrado, que sigue en la sucesión un desarrollo gradual y progresivo, desde su nacimiento hasta alcanzar el estado de madurez denominado "clímax". Odum (1969) retoma esta teoría, plantea que el desarrollo de las comunidades a través de la "sucesión ecológica", es autogénico, unidireccional y predecible, al menos en características tales como la diversidad de especies, o la relación entre producción primaria neta (ganancia de energía) y respiración

(pérdida de energía). Este proceso comienza cuando se crea un espacio como consecuencia de una perturbación a una comunidad establecida en una localidad determinada y diversos grupos de especies ocupan progresivamente dicho sitio, modificándolo de tal manera que llega un momento en que las condiciones dejan de ser aptas para sí mismos, dando como resultado el establecimiento de nuevas especies. Finalmente se desarrolla una comunidad que es capaz de permanecer indefinidamente, controla los cambios y está en equilibrio con el clima imperante en la región ("clímax climático") y con las condiciones locales del suelo ("clímax edáficos"). La regresión de ésta sucesión sólo es posible si existe una perturbación que dé inicio al proceso (McCook, 1994). El modelo de Clements ha sido muy citado, quizá esto se deba a la sencillez de éste. Uno de sus principales críticos fue Gleason (1926), quien argumentó que la sucesión es más compleja de lo que la teoría del monoclímax sugiere. Gleason y Egler (McCook, 1994) sugieren que la sucesión es un proceso heterogéneo, ya que el desarrollo de una comunidad es particular, depende de las especies que colonizan primero al espacio libre. Este modelo de sucesión es más individualista, ya que cada especie intenta excluir o suprimir a nuevos colonos y el proceso sucesional por tanto se vuelve menos predecible, porque las comunidades no siempre convergen al clímax.

Este modelo llamado "composición florística inicial", es una de las bases para considerar a la sucesión como un proceso poblacional, explicable en función de las historias de vida de los organismos que toman parte en la sucesión (McCook, 1994; Peet y Christensen, 1980).

El proceso denominado sucesión se representa por una secuencia de reemplazamientos de plantas o tipos de vegetación en una comunidad. La sucesión ecológica es un esquema dinámico y no estático de colonización de las poblaciones de especies (comunidades) de una localidad (Begon et al., 1986). Este proceso no puede restringirse sólo a la sustitución de unas cuantas especies por otras, sino que la idea de la sucesión tiene que comprender todos los cambios en la composición y estructuras del conjunto de

poblaciones de especies animales y vegetales que se presentan juntas en el tiempo y el espacio (McNaughton y Wolf, 1979). Las comunidades pueden llegar a estados donde los cambios se dan en períodos muy largos y parece existir una cierta estabilidad, pero lo cierto es que las propiedades comunitarias nunca se encuentran en un estado estático. Es decir, en las comunidades biológicas el cambio es la regla más que la excepción (Quijano, 1991).

Definiremos pues a la sucesión como una secuencia de cambios no estacionales en la composición de una comunidad, las asociaciones biológicas y propiedades ambientales de una localidad (McNaughton y Wolf, 1979). Estos cambios pueden deberse a la secuencia de asociaciones vegetales y animales (Drury y Nisbet, 1973), tomando en cuenta tanto los aspectos bióticos como ambientales del proceso, lo que da una visión más amplia de los alcances de este proceso (Quijano, 1991).

Las especies que colonizan nuevos hábitats y que dan inicio a la secuencia sucesional, reciben comúnmente el nombre de pioneras (Wynne-Edwards, 1962 en Brown, 1984). Estas especies, en términos generales, ocupan hábitats con baja estabilidad temporal (Southwood, 1977), y una alta incidencia de energía solar. Poseen atributos tales como una gran producción de propágulos, tienen gran dispersión, incrementando así la posibilidad de alcanzar nuevos espacios recién abiertos (Horn, 1974). Las semillas de estas especies germinan en sitios abiertos con un rápido crecimiento y maduración, y se ha hipotetizado la presencia de una alta supervivencia y capacidad de latencia por largo tiempo después de su arribo a estos sitios. Es muy difícil que sobrevivan en sitios ocupados por ellas mismas u otras especies o donde el régimen de sombra es alto (Southwood, 1977).

La manera en que el nuevo hábitat se crea y el proceso sucesional da inicio, se ha categorizado tradicionalmente de dos maneras: cuando el área creada no ha sido ocupada previamente por una comunidad y no existen propágulos presentes (ej. una roca de nueva

exposición resultado de una erupción volcánica) se le denomina sucesión primaria. Pero si el hábitat nuevo es creado en un área en la que se eliminó una comunidad establecida anteriormente y existen propágulos latentes (ej. un campo agrícola abandonado, un bosque talado o un terreno después de un fuego) se designa al proceso como sucesión secundaria (Brown, 1984).

En el caso de la sucesión primaria, no hay la presencia previa de propágulos y el proceso de colonización comienza en condiciones mucho menos receptivas para el establecimiento de las especies pioneras. La velocidad del desarrollo de los atributos comunitarios, es diferente en los dos tipos de sucesión. Además, esta velocidad de cambio de las propiedades funcionales del sistema es mayor durante los primeros estados del proceso (sucesión temprana) y particularmente en la sucesión secundaria (McNaughton y Wolf, 1979). Esta última suele ser más rápida a través del tiempo, que la sucesión primaria.

Las selvas húmedas son un mosaico de parches de vegetación que difieren en su estructura y composición florística. Tales parches corresponden a distintas fases de regeneración de la vegetación, ante las perturbaciones ocasionadas principalmente por la caída de ramas y árboles. El recambio o renovación de las poblaciones que forman el dosel de la selva está determinado en gran medida por la dinámica de apertura de claro (Martínez-Ramos, 1985; Bongers et al., 1988; Martínez-Ramos et al., 1988). En este mosaico sucesional, los frugívoros dispersan o intercambian semillas de especies características de una fase sucesional a otra, desempeñando un papel destacado en el ciclo de renovación natural de las selvas húmedas (Janzen, 1983; Howe, 1984; Van Dorp, 1985).

OBJETIVOS E HIPOTESIS

Objetivo general:

Evaluar el papel de los murciélagos y aves como dispersores de semillas en una selva alta perennifolia y hábitats modificados.

Objetivos particulares:

1. Obtener información sobre los hábitos alimentarios de los murciélagos frugívoros.
2. Conocer de manera preliminar la segregación de los recursos alimenticios entre los murciélagos frugívoros.
3. Evaluar la Frugivoría y dispersión de semillas por murciélagos en cinco hábitats de la Selva Lacandona.
4. Comparar la dispersión de semillas por murciélagos y aves en cinco hábitats de la Selva Lacandona.

Hipótesis:

- 1a. La diversidad de las dietas de los murciélagos no estará correlacionada con la diversidad de la vegetación.
- 1b. La diversidad de las dietas de los murciélagos estará correlacionada con la diversidad de la vegetación.
- 2a. Las aves y los murciélagos dispersan la misma cantidad y diversidad de semillas.
- 2b. Dadas las características de plantas pioneras y los patrones de vuelo y comportamiento de murciélagos y aves, los murciélagos dispersarán mayor número y diversidad de semillas que las aves.

3a. La dispersión de semillas será la misma para hábitats perturbados que para los hábitats no perturbados, independientemente de los patrones de abundancia de los murciélagos frugívoros.

3b. Dada la mayor abundancia de murciélagos frugívoros hacia hábitats perturbados que en no perturbados, habrá mayor dispersión de semillas en hábitats perturbados que en no perturbados.

4a. Los murciélagos dispersan la mismas cantidad de especies pioneras que de estados sucesionales avanzados.

4b. Dada la preferencia de los murciélagos por semillas de especies pioneras, éstos dispersarán más semillas de especies pioneras que de estados sucesionales tardíos.

SITIO DE ESTUDIO

La Reserva de la Biósfera de los "Montes Azules" se encuentra localizada en la región conocida como Selva Lacandona y está situada en la zona noreste del estado de Chiapas. Comprende los municipios de las Margaritas y Ocosingo. La Reserva se creó el 12 de enero de 1978 por decreto presidencial, con una superficie de 331,200 ha (SEMARNAP-CONABIO 1995). La base logística para este estudio fue la Estación de Biología Tropical Chajul, ubicada en el extremo sur de la Reserva de la Biósfera Montes Azules (Fig. 1).

El presente trabajo fue realizado en la parte sur de la Reserva en la frontera con Guatemala ($16^{\circ} 07' 31.1''$ latitud Norte y $90^{\circ} 56' 13.4''$ longitud Oeste). La altura promedio en esta zona es de 120 m.s.n.m., el río Lacantún constituye el límite sur de la Reserva. La topografía es uniforme y plana en todos los sitios muestreados, ubicados en la vega del río en suelos aluviales (Medellín, 1994).

La región Lacandona cubre un área de $11,000 \text{ km}^2$ con una longitud de 225 km y 70 km de anchura al noreste y 100 km al sureste; esta región se divide en dos partes:

a) La serie de serranías con rumbo noreste a sureste, separadas por valles intermontanos presentan elevaciones que van de 500 a los 1,200 m.s.n.m, son conocidas como las zonas montañosas (Müllerried, 1957).

b) La parte baja donde el terreno es casi plano con pequeñas elevaciones y llanuras a los largo de los ríos: Lacantún, Lacanjá, Tzendales y otros más, existen terrenos inundables en épocas de lluvias, en esta área se encuentra la zona del Marqués de Comillas (Müllerried, 1957).

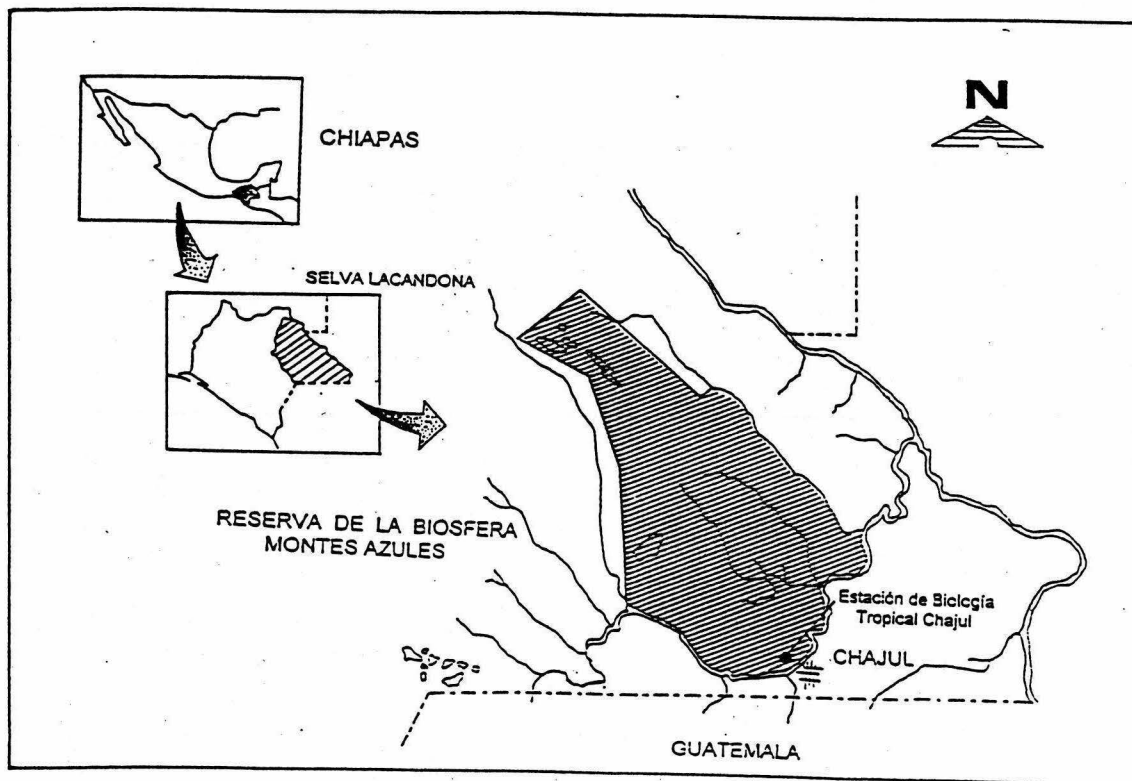
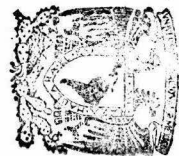


Figura 1. Localización geográfica de la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules, Chiapas (RIBMA)



La Selva Lacandona aún mantiene corredores importantes de vegetación que comunican con la Selva del Petén Guatemalteco. La Selva Lacandona, junto con el Petén Guatemalteco y Calakmul representan el sitio más amplio y representativo de la selva tropical húmeda en Norte y Centroamérica.

Las condiciones climáticas de la zona están determinadas por los vientos alisios que dominan el área en verano y otoño, y por los contralisios y las masas de aire polar que ejercen su dominio durante el invierno y la primavera. Existen cuatro sistemas importantes que determinan el clima de la región, a saber: 1) vientos alisios del noreste, 2) ondas del este, 3) tormentas tropicales y huracanes y 4) nortes o vientos fríos y veloces que llegan de esa dirección con humedad y a ellos se debe la precipitación en invierno (Orellana, 1978).

La temporada de lluvias comienza en mayo y dura hasta diciembre (ocho meses), siendo septiembre el mes de mayor precipitación y canícula en julio y agosto. La época de seca comprende cuatro meses, inicia en enero y termina en abril, el mes mas seco es marzo.

Según el sistema Köppen modificado por García (1988, 1992) el clima presenta variantes de los grupos A y C que van desde cálido húmedo a templado-subhúmedo en relación con la altitud y la exposición a los vientos siendo de tipo Am (W')'ig, no presenta meses sin precipitación, el porcentaje de lluvia invernal es menor al 5% de la anual. La oscilación entre el mes más cálido y más frío es entre 5 y 7°C. La temperatura promedio anual es de 25° C y presenta un promedio de precipitación pluvial de 3000 mm.

Rzedowski (1978) describe a este tipo de vegetación como Bosque Tropical perennifolio, nombre utilizado con un criterio amplio. La selva Lacandona se ubica en la provincia florística de la Costa del Golfo de México, existen pocas especies endémicas (Rzedowski, 1986). Una de las especies endémicas que destaca en esta zona es

Lacandonia schismatica (Lacandoniaceae), la única especie representativa de la familia (Martínez y Ramos, 1989).

La selva alta perennifolia (Rzedowski, 1978) o bosque primario, está conformado principalmente por árboles mayores de 20 m, tales como: Dialium guianense (Guapaque); Licania platypus (Pio); Vatairea lundelli (Tinco); Spondias mombin (Jobo); Quararibea funebris (Molinillo), etc. Se pueden observar varios estratos antes de llegar al dosel a pesar de que la fisonomía está determinada por especies arbóreas. Existen también abundantes especies de palmas: Chamaedorea spp., Bactris spp., Geonoma oxycarpa y Schelea liebmannii. Algunas lianas dominantes son: Paragonia pyramidata, Callichlamys latifolia, Cydista potosina y Tetracera volubilis.

Otro hábitat importante en esta zona son los llamados acahuals, donde se observa una dominancia de especies pioneras como Cecropia obtusifolia, Piper auritum, P. hispidum, P. lapatifolia, entre otras especies de Piper y gramíneas. Un acahual se define como una comunidad de vegetación secundaria en grados diversos de recuperación, corresponden siempre a áreas desmontadas, utilizadas para agricultura y posteriormente son abandonadas, por lo que pueden existir áreas con especies herbáceas y/o leñosas.

Existen varios arroyos de poco caudal que forman una red de afluentes que convergen en el río Lacantún, este corre hasta el noreste, se une al río Salinas dando origen al Usumacinta, utilizado como frontera entre México y Guatemala. Los arroyos que vienen del interior de la Reserva y destacan por su caudal son el Miranda, José y San Pablo.

Las partes bajas de la Reserva de Biósfera de los Montes Azules presentan suelos del cuaternario derivados de rocas sedimentarias constituidas por areniscas básicamente, conglomerados y lutitas calcáreas. Al noreste en las serranías existen afloramientos de calizas del Cretácico inferior y superior. Aunque han sufrido diversos grados de plegamiento y fractura en su gran mayoría está constituida por material sedimentario marino del cuaternario (García, 1988).

Los tres tipos de suelos existentes en la Lacandona son: 1) el llamado Rendzina es el más común, presenta una capa superficial rica en materia orgánica y no es profundo; 2) Litosol es un suelo sin desarrollo; 3) Nitosol-Eútrico es más profundo que los anteriores su subsuelo está enriquecido por arcilla. Tanto el Litosol como el Nitosol-Eútrico se encuentran sólo en sitios muy aislados.

MATERIAL Y MÉTODO

El trabajo se llevó a cabo en 15 sitios ubicados en la planicie inundable del río Lacantún en un tramo de 15 km, río arriba de la Estación Biológica Chajul. La distancia máxima del río a los sitios de muestreo fue de 120 m y la mínima de 31 m, con un promedio de 83.9m. Muestreamos cinco hábitats: 1) selva (es el bosque tropical maduro no modificado); 2) cacaotal (plantío de árboles de cacao *Theobroma cacao* que se encuentran bajo el dosel de la selva y en ocasiones con sombra proveniente de árboles sembrados para el propósito, ej. *Inga* sp.); 3) milpa (plantío de maíz, *Zea mays*); 4) acahuales viejos (con más de diez años de haber sido desmontados); 5) acahuales jóvenes (menos de diez años de desmonte).

Todos los acahuales en los que se realizaron los muestreos son resultado directo de una perturbación de origen humano. Generalmente son sitios desmontados, que se utilizan para sembrar maíz, frijol, arroz, etc. y posteriormente abandonados.

Una vez elegidos los hábitats se seleccionaron tres repeticiones por cada uno, de modo que mi estudio se llevó a cabo en 15 sitios (Fig. 2). Los muestreos efectuados fueron mensuales: el primer muestreo lo realicé en mayo de 1993 y el último lo efectué en agosto de 1994.

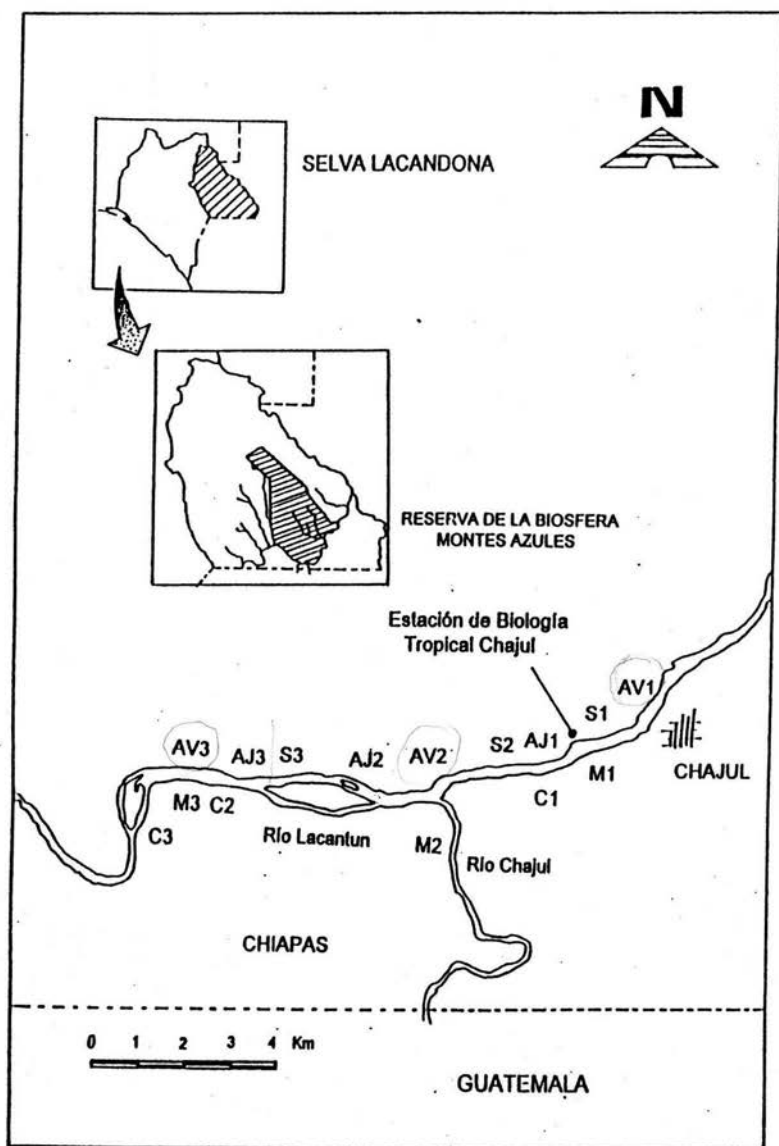


Figura 2. Ubicación de los sitios de muestreos en la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules, Chiapas (RIBMA).

Debido a los problemas socio-políticos de Chiapas, no realicé los muestreos de los meses de enero, febrero y marzo de 1994. Realicé un total de trece visitas al sitio de estudio, de esas visitas se tienen únicamente nueve meses de datos, excepto para la milpa y el cacao de los cuáles se tiene 12 meses muestreados en lo que se refiere al experimento de dispersión (ver apartado de los experimentos de dispersión).

Con el fin de desglosar los métodos aplicados para cada objetivo que me he planteado, describiré a continuación por separado cada uno de ellos:

Patrones de Alimentación de Murciélagos Frugívoros

Para conocer la alimentación de los murciélagos cada sitio fue muestreado una noche cada mes. Se colectaron las excretas de los animales capturados con redes de nylon, conocidas también como "mist-nets". Se colocaron cuatro redes en dos pares dispuestas en forma de "T" y se mantuvieron abiertas durante 4 horas cada noche, efectuando revisiones cada 30 min. La hora de apertura de las redes coincidió con la puesta del sol, con base en el calendario Galván (Galván, 1993; 1994).

A cada animal capturado se le tomaron los siguientes datos: determinación específica y excretas: Una vez que el murciélago cayó en la red, se revisaba si excretaba o si había excretas en el piso (justo debajo del murciélago). La excreta se colectaba con una espátula, se separaron las semillas con una aguja de disección y se colocaron en una bolsa de papel glaseen, si el murciélago no excretaba, se le sacaba de la red. La mayoría de la veces en este momento excretaban espontáneamente y se procedía de igual manera. Cada bolsa fue rotulada indicando el sitio, fecha de colecta, especie del murciélago, longitud del antebrazo y número de marca. Cuando la excreta no era espontánea, se colocaba al murciélago en una bolsa de algodón limpia con jareta durante 10 min. Si en ese tiempo el murciélago no evacuaba entonces era liberado.

Las semillas se metieron en una secadora a 25° C durante 30 min. Las semillas

fueron identificadas por comparación con la Colección de Referencia de Semillas de la Selva Lacandona (que se encuentra depositada en el Laboratorio de Ecología y Manejo de Vertebrados Terrestres del Instituto de Ecología de la UNAM). Una vez identificadas las semillas, se ordenaron por fecha, sitio y la especie del murciélago del cual se obtuvieron. Para conocer la diversidad de la dieta de los murciélagos se aplicó el índice de Shannon-Wiener (H'):

$$H' = -\sum p_i (\log p_i)$$

Donde p_i es la proporción del total de excretas en las que existía la especie i , y se calculó con logaritmos base 10.

Patrones de Dispersión de semillas por Murciélagos y Aves

Con el objeto de conocer cuáles eran las semillas dispersadas y las cantidades que los murciélagos dispersaban en la noche y en el día, se construyeron trampas de hojarasca con malla de mosquitero de nylon de 1 mm de apertura. La malla era cosida a un aro (PVC) y colocada encima de tres varillas, a una altura de 90 cm; cada una de las trampas tenía un diámetro de 80 cm. y un área de 1.26 m^2 .

Las trampas fueron colocadas en un sitio de cada uno de 4 hábitats: selva, cacaotal, acahual joven y milpa. Dentro de cada sitio de muestreo se estableció un transecto de 25 m. En éstos sitios se colocaron 10 trampas, cada una se colocó en un punto que se eligió a lo largo del transecto al azar. Cada una de las trampas se colocó dos metros fuera del transecto trazado. Se enumeraron las trampas y se revisaron a las 4:00 A.M. y 6:00 P.M., así se colectaron las semillas que eran dispersadas durante la noche y el día, asumiendo que las semillas de las 4:00 A.M., al final de la noche, corresponden a las semillas que fueron dispersadas por murciélagos y las de la 6:00 P.M., al final del día, serían las dispersadas por las aves. Solamente se estudió un sitio por hábitat para medir la dispersión de semillas, debido a limitaciones logísticas, ya que sólo se podía revisar un

sitio de cada hábitat antes de perder las condiciones de luz/obscuridad con el paso de las horas.

Se revisaron las trampas minuciosamente con ayuda de una lámpara, se colectaron las semillas y se pusieron dentro de una bolsa de papel glaseen en la que se anotó: la fecha, el sitio, el número de trampa y la hora.

Las semillas se secaron en una estufa a 25°C durante 30 min. y posteriormente se identificaron por comparación con la Colección de Semillas de Referencia de la Selva Lacandona. Las semillas colectadas se ordenaron de acuerdo al mes, período de dispersión (noche y día), hábitat y especie.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Análisis de la Dieta

Exploré la relación entre la diversidad (H') de la dieta de cada especie de murciélago y la diversidad (H') de la vegetación con una correlación lineal de Pearson. Este análisis lo elaboré para cada una de las seis especies de murciélagos más abundantes.

Análisis de la Dispersión

Para explorar si existía una diferencia entre el número de semillas dispersadas por aves y por murciélagos entre hábitats apliqué un modelo lineal generalizado o log-lineal (GLIM) (Chávez, 1996), al analizar el modelo existen dos posibilidades, si este es adecuado, entonces se utilizan los estimadores de los parámetros para obtener resultados cuantitativos concernientes a los datos, siendo los más importantes los valores puntuales de los estimadores, intervalos de confianza, etc. La otra posibilidad es que el modelo no sea adecuado, entonces se utiliza el análisis de residuos del paso anterior para obtener sugerencias de nuevos modelos que sean mas consistentes con los datos (Chávez, 1996).

Para la verificación de los supuestos básicos en el ajuste de modelos estadísticos y en

las posibles causas, cuando se tienen evidencias de fallas se analizan los residuos (Olguín, 1986). Este análisis de residuos nos permite detectar desviaciones del modelo, en el cual se pueden encontrar puntos o datos influyentes en éste, si estos datos afectan drásticamente la adecuación del modelo, la alternativa que utilicé fue un análisis de varianza (ANOVA de dos o tres vías, dependiendo del número de factores a analizar) considerando los datos de semillas/m²/noche o día [al expresarse una variable categórica por una variable continua, por ejemplo m², esta se puede considerar continua (Chávez, 1996)], si este no cumplía con los supuestos de normalidad (aún realizando las transformaciones comunes para normalizar los datos), se aplicó un análisis de varianza por rangos de Kruskal Wallis (Zar, 1984) para comparar entre cada grupo (aves, murciélagos), la dispersión espacial y temporal. Para comparar dentro de cada hábitat por meses se utilizó también un modelo log-lineal y cuando los datos no mostraron normalidad, se efectuó una prueba de t, pero si esta a su vez no cumplía con los supuestos se usó una prueba de U de Mann-Whitney (Zar, 1984).

Para los modelos log-lineales, en todos los análisis se consideró una $\alpha=0.05$ para ver la significancia. Se utilizaron los valores estimados entre el error estándar, para decidir que término se puede quitar o quedar en el modelo, si el valor obtenido de esta división es mayor a 1.96 se considera significativo (a una $\alpha=0.05$) y éste valor si resulta ser significativo fue puesto en los resultados de los modelos log-lineales entre paréntesis. Cabe aclarar que si uno es significativo y todos los demás no los de todas maneras se quedan en el modelo. Habiendo comprobado la idoneidad del modelo, se estimó la significancia del modelo en total, así también la de cada uno de los términos de este modelo (Christensen, 1990).

Para la comparación del número de especies de semillas dispersadas por aves y por murciélagos en total, se realizó una tabla de contingencia de X^2 (Zar, 1984). Para comparar el índice de diversidad (H') entre el día y la noche se utilizó una prueba de "t" modificada por Hutcheson (1970).

RESULTADOS

Base de Datos

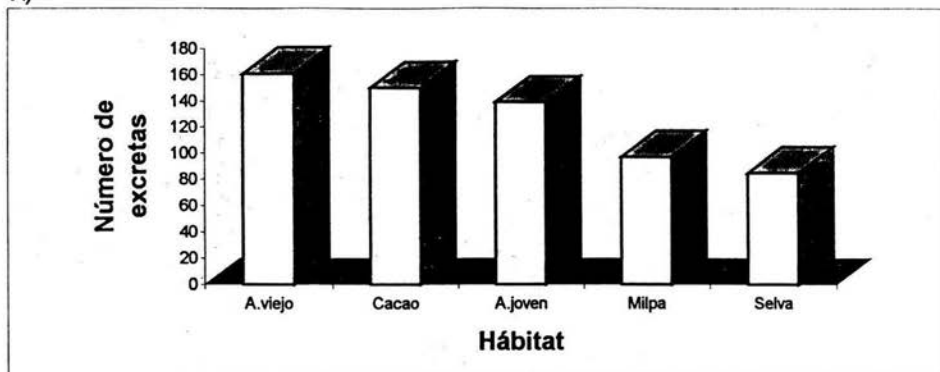
Los datos para obtener las dietas provienen de un total de 631 excretas colectadas en un lapso de un año de 13 especies de murciélagos frugívoros, que representan la gran mayoría de este gremio en la Lacandona (Amín, 1996; Medellín, 1993). Se obtuvieron semillas de un total de 19 especies de plantas, agrupadas en 7 familias. La especie de murciélago más representada fue Carollia brevicauda, la especie de semilla más frecuentemente encontrada en las excretas fue Piper hispidum y el hábitat con un mayor número de excretas fue el acahual viejo (161), aunque en ningún caso la muestra fue menor de 80 excretas por hábitat.

El esfuerzo total de muestreo en todos los hábitats fue de 4,200 trampas noche/día que corresponden a 10,584 m² de superficie en total, se muestrearon un total de 120 días y 120 noches. Las estimaciones de semillas dispersadas se expresan en algunos casos para mayor claridad como el número de semillas dispersadas por metro cuadrado de hábitat. Se obtuvieron 10,325 semillas, de las cuales 8,170 fueron dispersadas en la noche y 2,155 son las dispersadas en el día. De acuerdo con nuestra suposición, las dispersadas en la noche corresponderían a aquéllas que dispersan los murciélagos, y las de día a las aves.

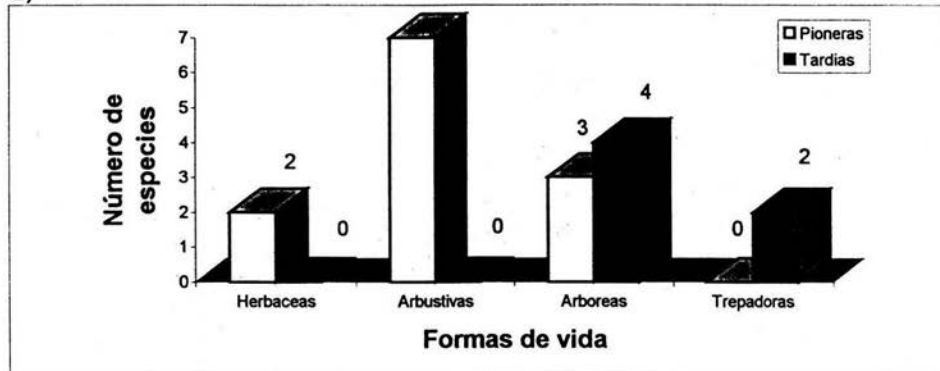
Patrones de Alimentación de Murciélagos

El número de excretas de murciélagos en cada hábitat varió de 84 para la selva a 161 para el acahual viejo (Fig. 3A). El 71% (12 especies) de las plantas dispersadas por murciélagos fueron especies pioneras, y por su forma de vida estas fueron arbustivas (7 especies), arbóreas (3 especies) y herbáceas (2 especies). El 29% (5 especies) de estados sucesionales tardíos corresponden a cuatro especies arbóreas y dos trepadoras (Fig. 3B).

A)



B)



C)

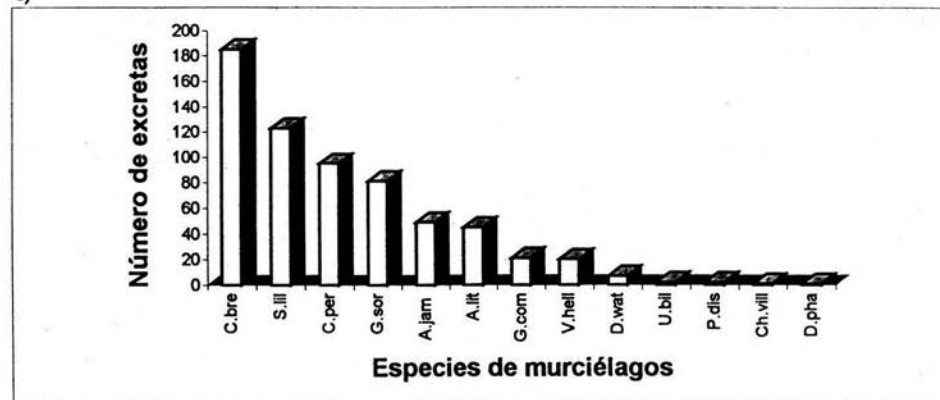


Figura 3. A) Número de excretas por hábitat, B) Formas de vida de las semillas encontradas en las excretas y C) Número de excretas por murciélago.

De las trece especies de murciélagos frugívoros que se encuentran en la Lacandona se obtuvieron seis con un número mayor de 44 excretas (Artibeus lituratus, Artibeus jamaicensis, Carollia perspicillata, Carollia brevicauda, Sturnira lilium y Glossophaga soricina) las cuales se consideraron como especies abundantes, y fueron utilizadas para realizar el análisis de la dieta (Fig. 3C). Las especies restantes (Glossophaga commissarisi, Platyrrhinus helleri, Dermanura watsoni, Uroderma bilobatum, Phyllostomus discolor, Chiroderma villosum, Dermanura phaeotis), cuyo número de excretas siempre fue menor a 21 no fueron incluidas en el análisis.

El número de excretas colectadas en las especies abundantes varió de 45 para Artibeus lituratus y 185 para Carollia brevicauda. El menor número de excretas colectadas mensualmente para estas especies vario de 1 a 11, y el máximo mensual entre 12 y 30 (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número total, máximo y mínimo de excretas colectadas para las especies abundantes y los meses en los cuáles se obtuvo el mayor y el menor número. Además, del número total de especies de semillas y la diversidad (H') en la dieta.

Excretas					
Sp de Murciélago	No. total	No. máximo (mes)	No. mínimo (mes)	No. de sp de semillas	H'
<u>A. lituratus</u>	45	12 (junio)	1 (noviembre)	7	0.36
<u>A. jamaicensis</u>	49	13 (junio, julio)	1 (noviembre)	6	0.37
<u>C. perspicillata</u>	95	23 (noviembre)	2 (mayo, julio)	6	0.63
<u>C. brevicauda</u>	185	28 (junio)	11 (mayo)	11	0.68
<u>G. soricina</u>	81	28 (junio)	1 (sep, oct, dic)	9	0.68
<u>S. lilium</u>	123	30 (junio)	2 (agosto)	14	0.88

Las dietas de esas seis especies de murciélagos fueron dominadas por distintas

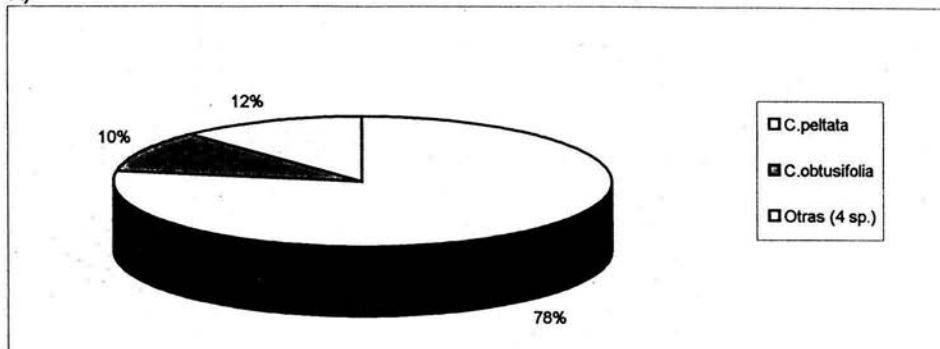
especies de plantas, en el caso de A. lituratus y A. jamaicensis por Cecropia, para las dos especies de Carollia por tres especies de Piper, y tanto para Sturnira lilium como para G. soricina por una mezcla de especies de Piper y Cecropia (Figs. 4 y 5).

Para separar la diversidad de la dieta de las especies abundantes, en especialistas y generalistas, utilice como criterio el índice de Shannon-Wiener. Consideré como especies generalistas aquéllas que tuvieran valores del índice mayores a 0.6 y especialistas a las que presentaran valores menores o iguales a 0.5. En base a ello puedo suponer que las dos especies de Artibeus tienen una dieta especialista ($H' < 0.5$), mientras que las otras especies (C. brevicauda, S. lilium, C. perspicillata y G. soricina) presentan una dieta relativamente más diversa ($H' > 0.6$), y se comportan como generalistas.

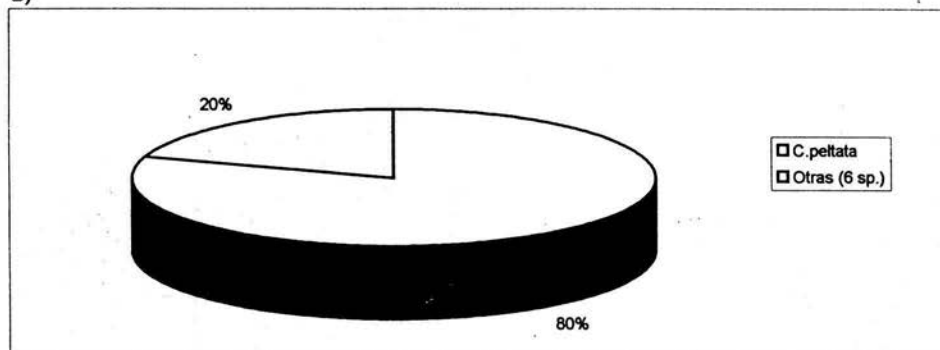
Las especies generalistas pueden responder a la disponibilidad de alimento de acuerdo a la diversidad de la vegetación, por lo que supuse que la diversidad de la dieta de los generalistas estaría altamente correlacionada con la diversidad (H') de la vegetación en cada hábitat, ya que esta determina la diversidad de recursos disponibles para los murciélagos. La dieta de Carollia brevicauda parece concordar con ese patrón, ya que el coeficiente de correlación de Pearson es bastante elevado ($r=0.73$, $gl=4$, $p < 0.001$), mientras que, la de Sturnira lilium parece estar negativamente asociada con la diversidad del hábitat ($r=-0.96$, $gl=4$; $p < 0.001$).

Al explorar la relación entre la diversidad de las dietas de las cuatro especies generalistas con dietas relativamente diversas (Cuadro 1), llama la atención que las dietas de C. brevicauda y de C. perspicillata parecen estar traslapadas ($r=0.74$, $gl=4$; $p < 0.001$), mientras que, la diversidad de la dieta de G. soricina parece estar negativamente correlacionada con la diversidad de la dieta de las dos especies de Carollia (Fig. 6A).

A)



B)



C)

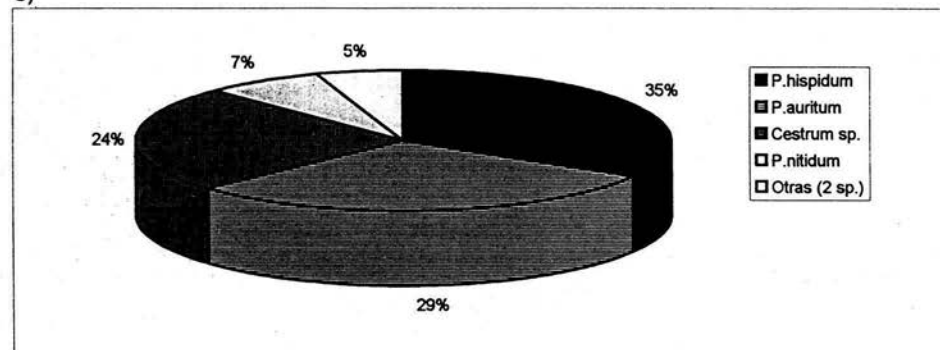
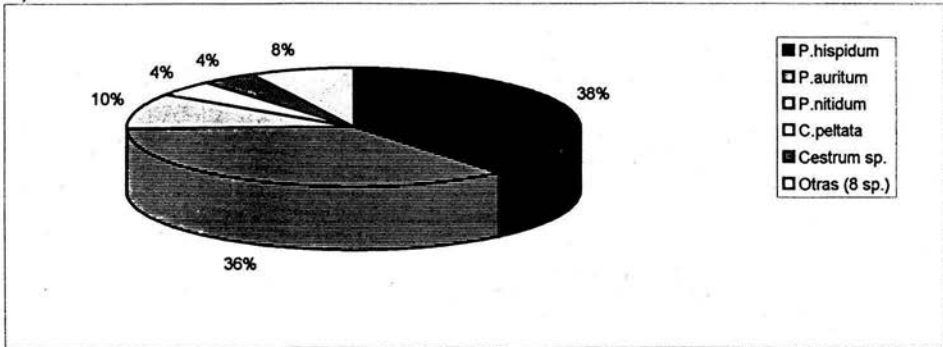
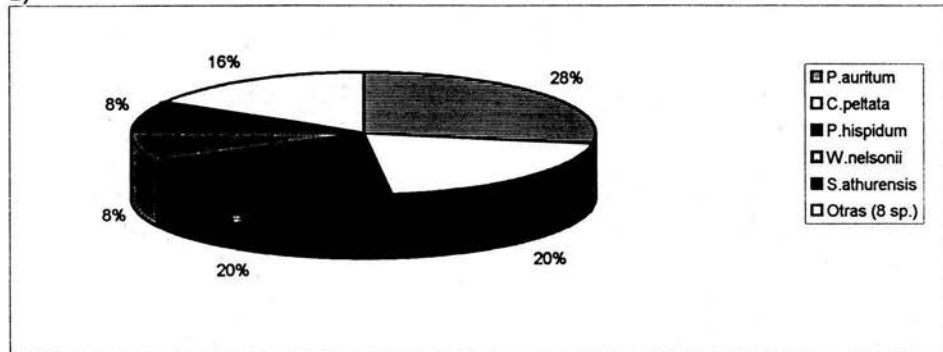


Figura 4. Porcentaje de semillas de diferentes especies de plantas consumidas por murciélagos. A) Artibeus jamaicensis (n=49), B) Artibeus lituratus (n=45), C) Carollia perspicillata (n=95).

A)



B)



C)

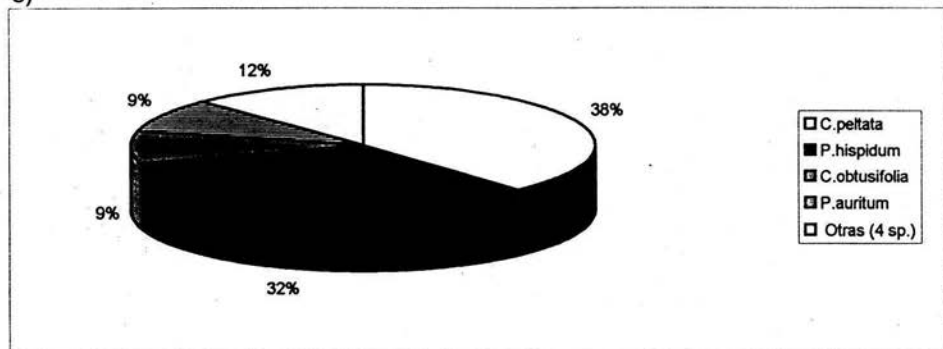


Figura 5. Porcentaje de Semillas de diferentes especies de plantas consumidas por murciélagos A) *Carollia brevicauda* (n=185), B) *Sturnira lilium* (n=123) C) *Glossophaga soricina* (n=81)

Cuadro 2. Coeficiente de correlación de Pearson entre la diversidad (H') de dietas de 4 especies de murciélagos generalistas; y entre la diversidad (H') de la dieta de cada especie y la diversidad de la vegetación.

Sp. Murciélago	<u>C. brevicauda</u>	<u>S. liliun</u>	<u>C. perspicillata</u>	Vegetación
<u>C. brevicauda</u>	1.00			0.73
<u>S. liliun</u>	-0.54	1.00		-0.96
<u>C. perspicillata</u>	0.74	0.10	1.00	0.12
<u>G. soricina</u>	-0.68	0.07	-0.70	-0.19

Al explorar la relación entre la riqueza de especies de la dieta de C. brevicauda y de los hábitats, esta correspondencia es evidente nuevamente, ya que el coeficiente de correlación es 0.94 (Fig. 6B). Ello parece indicar que la diversidad de la dieta está correlacionada con la diversidad de la vegetación, pero habría que ponderar esto con un tamaño de muestra mayor, y la identidad de cada una de las especies con las que se alimentan los murciélagos.

Realice un GLIM para explorar cambios en la riqueza de la dieta de las especies más abundantes en cada uno de los hábitats. No existen diferencias entre el número de especies de semillas que se alimentan cada una de las especies de murciélagos en los diferentes hábitats (es decir se alimentan del mismo número de especies en cada hábitat), mientras que para las especies de murciélagos se encontró que si existen diferencias significativas (Devianza = 2.47 gl 4, $p > 0.05$ y Dev. = 19.14, gl = 5 $p < 0.01$; para hábitat y especies respectivamente).

Las diferencias que se encontraron fueron entre A. jamaicensis y A. lituratus que presentan una riqueza de la dieta menor que C. brevicauda y S. liliun (Cuadro 3); a su vez C. perspicillata tiene una diversidad de la dieta menor que S. liliun, y esta última presenta una mayor riqueza de la dieta que G. soricina. De las seis especies abundantes de murciélagos, el mayor número de excretas con semillas corresponden a P. hispidum y P. auritum, que son más abundantes en los achuales que en los otros hábitats (O. Gaona, observaciones personales) (Fig. 7 y 8).

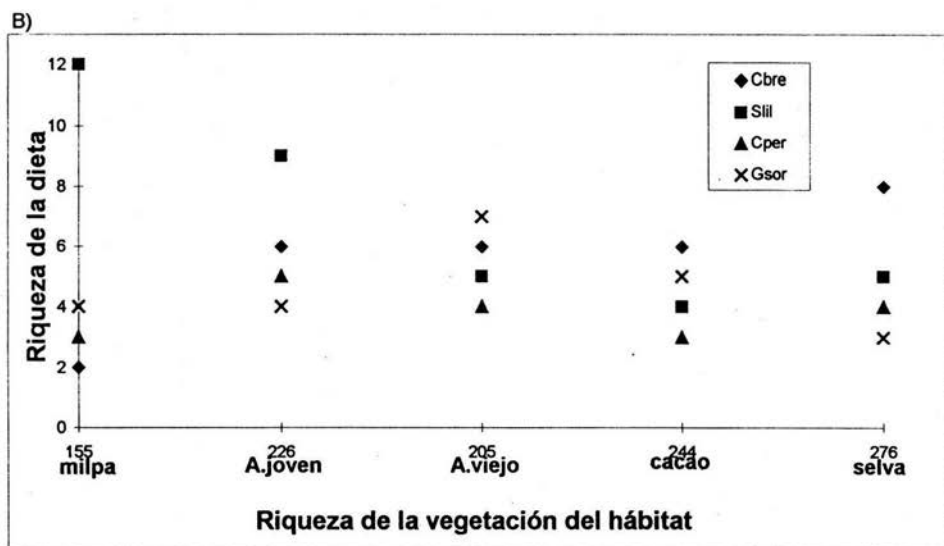
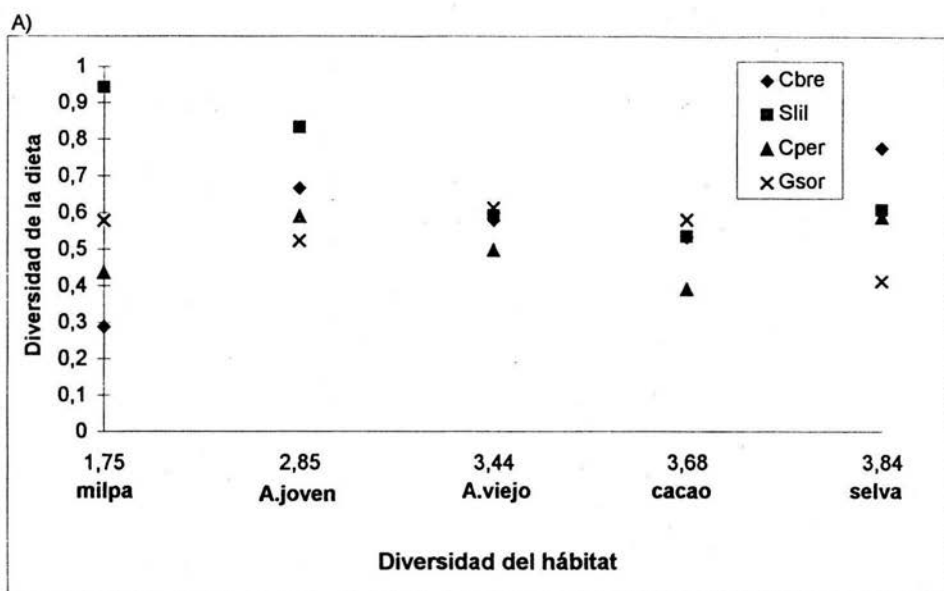


Figura 6. A) Correlación entre la diversidad de la dieta y de la vegetación, B) Correlación entre la riqueza de la vegetación del hábitat y la riqueza de la alimentación.

Cuadro 3. Resultados del análisis log-lineal para explorar los cambios de riqueza de la dieta de las especies de murciélagos abundantes en los diferentes hábitats. Observe que lo que se está registrando son las diferencias entre los valores estimados y su error estándar, si el valor obtenido es mayor a 1.96 se consideró significativo ($\alpha=0.05$).

Parámetro	Especie de murciélago					hábitat			
	1	2	3	4	5	1	2	3	4
<u>A. jamaicensis</u> (1)									
<u>A. lituratus</u> (2)	0.20								
<u>C. breviceauda</u> (3)	2.46	-2.29							
<u>C. perspicillata</u> (4)	1.24	-1.05	1.30						
<u>S. lilium</u> (5)	3.30	-3.15	-1.00	-2.26					
<u>G. soricina</u> (6)	1.55	-1.36	1.00	-0.32	-1.97				
Selva (1)									
Cacao (2)						0.79			
A. viejo (3)						-0.28	1.07		
A. joven (4)						-0.73	1.50	0.45	
Milpa (5)						0.00	0.79	-0.28	-0.73

Para C. breviceauda las especies de semillas más frecuentes en las excretas son P. hispidum y P. auritum y se encontraron con mayor frecuencia en el acahual joven, y son menos abundantes en la milpa (Fig. 7A). Para S. lilium la especie mejor representada en las excretas corresponde a W. nelsonii, pero no existe una especie que domine, siendo más homogéneo el patrón de alimentación (Fig. 7B).

Para C. perspicillata la especie más común fue P. auritum, que fue registrada con mayor frecuencia en el acahual viejo; mientras que, P. hispidum tiene una distribución homogénea en todos los hábitats (Fig. 7C). En la dieta de G. soricina, las especies de semillas registradas más comunes son C. peltata y P. hispidum y se encuentran en el acahual viejo (Fig. 8A). Tanto A. jamaicensis como A. lituratus, se alimentan más frecuentemente de C. peltata. Para A. jamaicensis el registro es homogéneo para todos los hábitats excepto para el acahual joven, en el caso de A. lituratus el hábitat donde se encuentra con mayor frecuencia C. peltata es la selva (Figs. 8B y C).

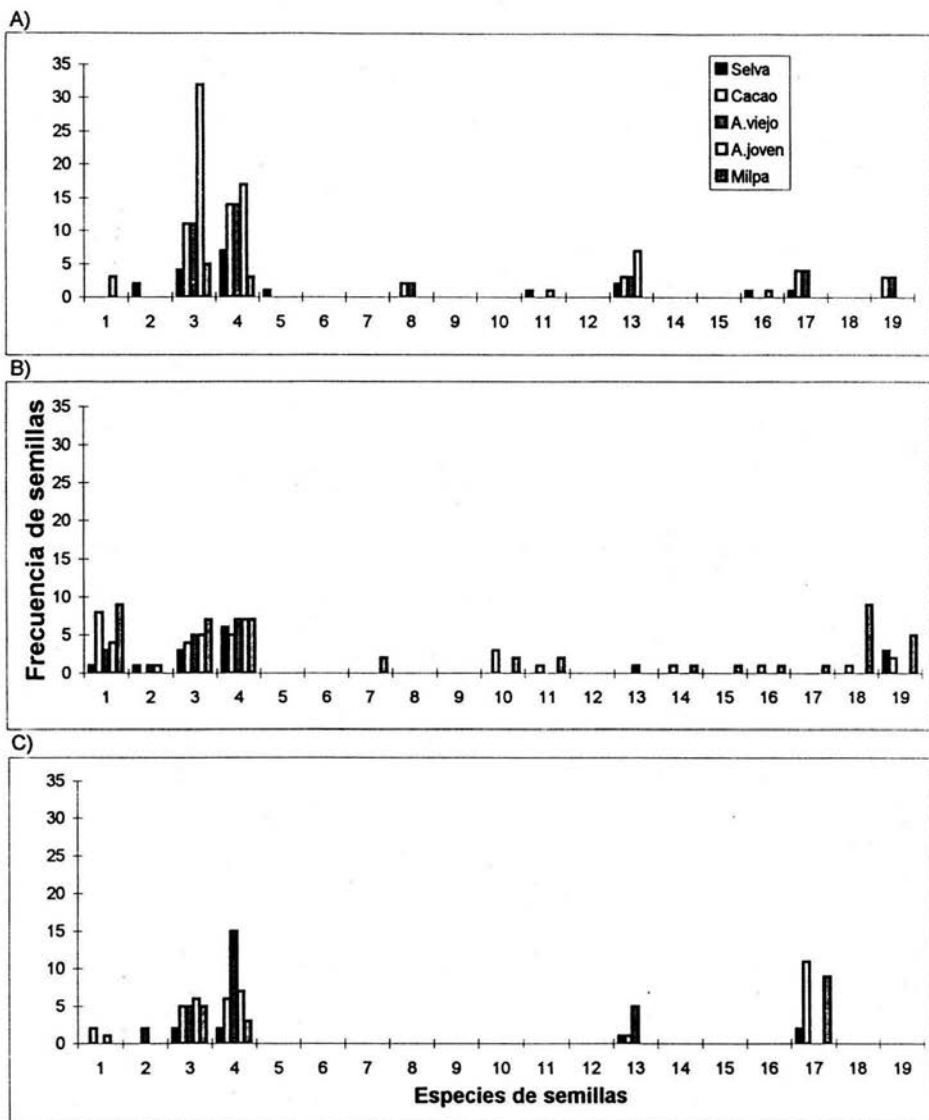


Figura 7. Frecuencia de las semillas en los 5 tipos de hábitats: selva, cacao, acahual viejo, acahual joven y milpa: A) *Carollia brevicauda*, B) *Sturnira lilium*, C) *C. perspicillata*
 Especies de semillas: 1: *C. peltata*, 2: *C. obtusifolia*, 3: *P. hispidum*, 4: *P. auritum*, 5: *P. lapathifolium*,
 6: *P. yzabalanum*, 7: *F. pertusa*, 8: *F. petenensis*, 9: *U. caracasana*, 10: *Phoradendron* sp., 11: *L. nitida*,
 12: *C. petiolaris*, 13: *P. nitidum*, 14: *S. radlkoferi*, 15: *F. donnell-smithii*, 16: *Physalis* sp., 17: *Cestrum* sp.,
 18: *W. nelsonii*, 19: *Solanum* sp.

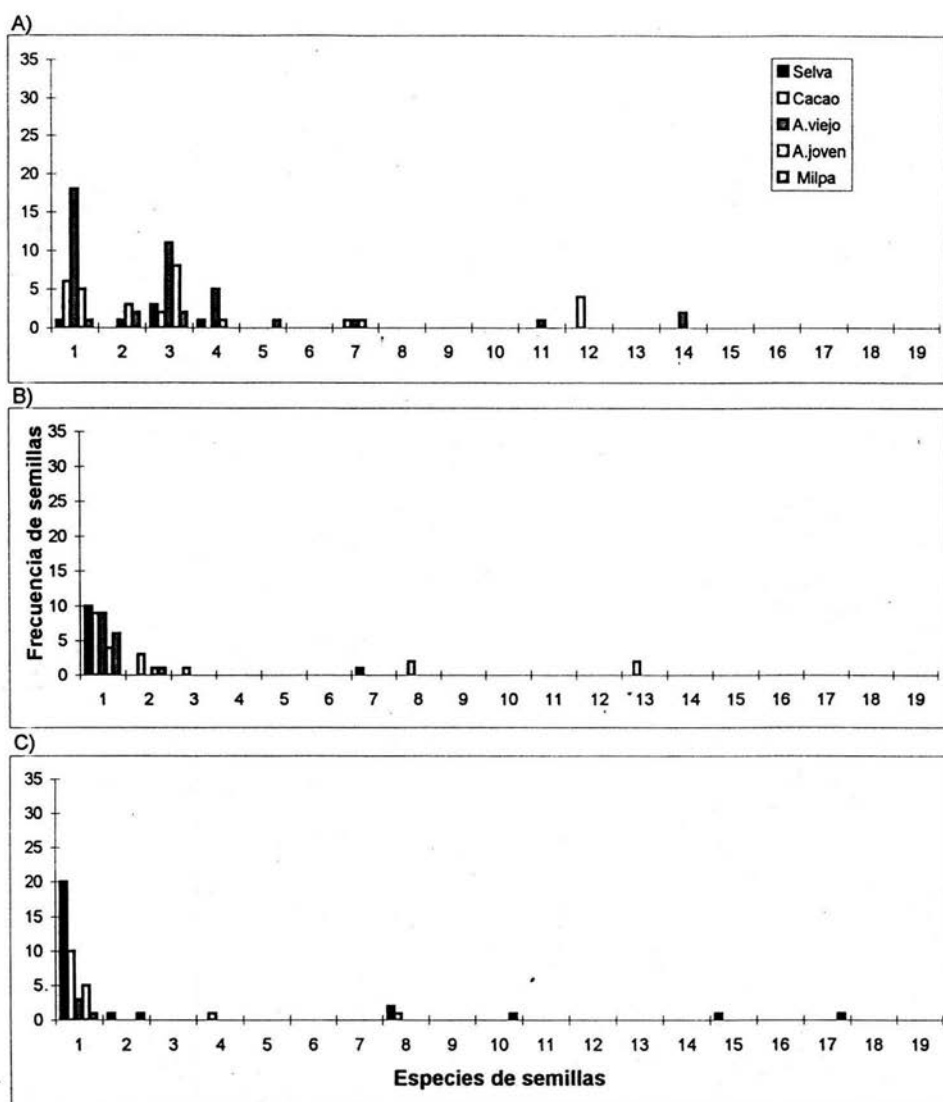


Figura 8. Frecuencia de las semillas en los 5 tipos de hábitats: selva, cacao, acahual viejo, acahual joven y milpa: A) *Glossophaga soricina*, B) *Artibeus jamaicensis*, C) *A. lituratus*
 Especies de semillas: 1: *C. peltata*, 2: *C. obtusifolia*, 3: *P. hispidum*, 4: *P. auritum*, 5: *P. lapathifolium*,
 6: *P. yzabalanum*, 7: *F. pertusa*, 8: *F. petenensis*, 9: *U. caracasana*, 10: *Phoradendron* sp., 11: *L. nitida*,
 12: *C. petiolaris*, 13: *P. nitidum*, 14: *S. radlkoferi*, 15: *E. donnell-smithii*, 16: *Physalis* sp., 17: *Cestrum* sp.,
 18: *W. nelsonii*, 19: *Solanum* sp.

Patrones de la Dispersión de semillas efectuada por Murciélagos y Aves

Para evaluar la dispersión realizada por los dos grupos (aves y murciélagos), hice una comparación entre la dispersión total por murciélagos y la dispersión total por aves independientemente del mes y hábitat (milpa, acahual joven, cacao, selva).

Encontrándose que existe una mayor dispersión realizada por los murciélagos (de dos a siete veces mayor) que la que efectúan las aves (ANOVA: $F=16.4$; $p=0.0019$; $g.l.=23$).

En la dispersión mensual efectuada por murciélagos y aves se encontró que los murciélagos en todos los meses realizan una mayor dispersión (1609 contra 70; $X^2_{11}=841.24$ $p<0.0001$), en el mes que se encontró una dispersión muy parecida entre murciélagos y aves fue diciembre (Figura 9), pero esta fue significativa.

En todos los casos los murciélagos dispersan un mayor número de semillas que las aves, aunque comparando la dispersión nocturna contra la diurna por hábitat los únicos análisis significativos (Prueba de suma de rangos de Mann-Whitney) son en el cacao ($t=200$, $gl=11$, $p=0.004$) y en el acahual ($t=56$, $gl=11$, $p=0.01$) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Dispersión de semillas efectuada por murciélagos y aves en cuatro hábitats.

Hábitat	Noche (murciélagos)			Día (aves)		
	No. semillas	semillas/m ²	No. Sp.	No. semillas	semillas/m ²	No. Sp.
Milpa	461	0.31	11	144	0.10	4
A. Joven	3741	3.21	15	613	0.54	11
Cacao	2772	1.83	15	658	0.44	11
Selva	1296	1.14	12	740	0.65	9

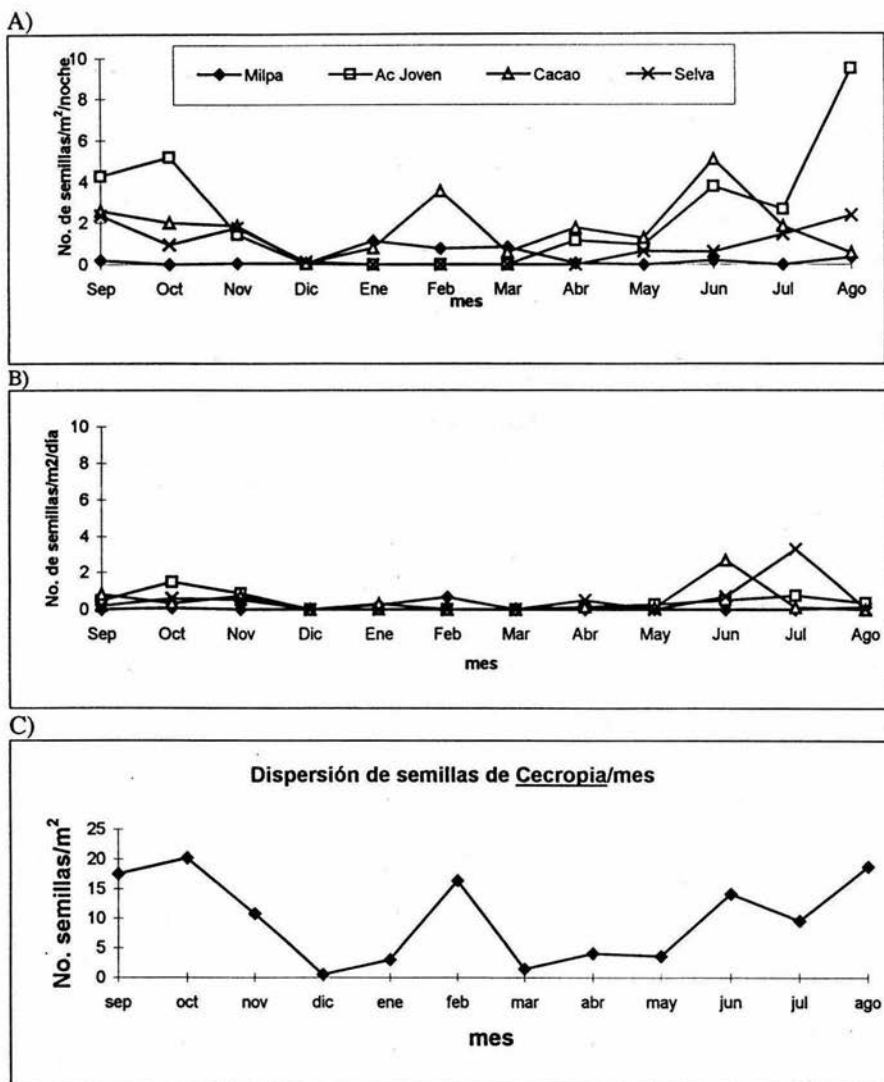


Figura 9. Dispersión mensual por murciélagos (A) y por aves (B) en cada hábitat. Dispersión total de las dos especies de Cecropia (C).

Utilizando los datos de semillas/m²/noche (dispersadas por los murciélagos) por cada uno de los hábitats se efectuó un Análisis de Varianza de dos Vías, como factores puse al mes y al hábitat. Se encontró que existen diferencias significativas en la dispersión de semillas entre los hábitats y entre los meses (ANOVA dos vías F=12.64; gl=3; p<0.0001 y F=2.9, gl 8, p<0.02). Al realizar las comparaciones múltiples pareadas por el método de Student-Newman-keuls, se encontró que el hábitat que tiene una menor dispersión que los demás fue la milpa (Cuadro 4), mientras que, para los meses se observo que el mes de diciembre presenta una menor dispersión que los meses de septiembre de 1993, junio y agosto de 1994 (figura 9).

En la dispersión hecha por las aves se encontró que no existen diferencias significativas en la dispersión mensual, (CUADRO 5). Sin embargo, existen diferencias significativas en la dispersión por hábitat (CUADRO 5) con una menor dispersión en la milpa que en el cacao (2.66), acahual joven (3.15) y selva (2.97).

Cuadro 5. Resultados del análisis log -lineal para la dispersión hecha por aves utilizando como factores al mes y al sitio. En negritas se encuentra el valor que fue significativo a una $\alpha=0.05$.

Fuente	Devianza	gl	p
mes.sitio	19.36	24	n.s
sitio	17.51	3	0.001
mes	19.25	8	n.s

Las aves, dispersan más semillas hacia la selva, con un máximo de 410 semillas (3.25/m²/día) en julio (Fig. 9). En el cacao, un máximo de 325 semillas (2.58/m²/día) son dispersadas por las aves (junio). Los hábitats abiertos y sucesionales tienen menos semillas dispersadas por las aves que la selva y el cacao. En el acahual joven el máximo número de semillas dispersadas es de 200 en octubre (1.59/m²/día) y en la milpa el máximo es en febrero, con 75 semillas dispersadas (0.6 semillas/m²/día; Fig. 9).

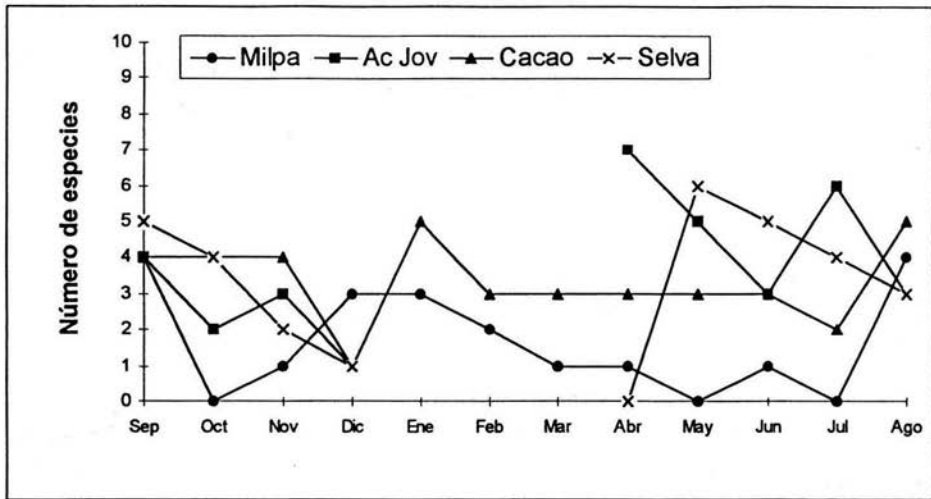
Análisis de la Riqueza y la diversidad de la Dispersión Realizada por Murciélagos y Aves.

Aunque los patrones de la riqueza específica de la dispersión son similares para los dos grupos, alcanzando los máximos valores en septiembre, abril y mayo, las mayores discrepancias en número de especies dispersadas por grupo se observan en enero y mayo (Fig. 10). Los datos de dispersión temporal por hábitat mantienen los mismos patrones que la dispersión en general, pero estadísticamente no existen diferencias al comparar la noche y el día en los cuatro hábitats ($X^2_3=1.3$; $p=0.7$). Comparando el número de especies de semillas dispersadas por mes por murciélagos en los cuatro hábitats (ANOVA de Kruskal-Wallis, $H=8.45$, $p=0.04$, $g.l.=3$) existen ligeras diferencias entre ellos, aunque ninguna comparación pareada es significativa. En el caso de las aves, también existe una diferencia global ($H=11.4$, $p=0.009$, $g.l.=3$), y en las comparaciones pareadas entre hábitats se encontró que en la milpa presenta un número menor de especies de semillas dispersadas que el acahual joven y la selva ($p<0.05$).

En cuanto al índice de diversidad (H'), aunque no se encontraron diferencias significativas entre la diversidad mensual y el hábitat en la dispersión efectuada por murciélagos y aves (ANOVA de Kruskal Wallis $H=3.87$; $gl 1$; $P=0.5$), se puede apreciar que existe una mayor variación y los valores más altos se presentan en la realizada por los murciélagos.

El índice de diversidad (H') encontrado para los distintos hábitats en la dispersión efectuada por los murciélagos no se encontraron diferencias significativas, pero, existe una tendencia de mayor diversidad en el acahual joven. Para las aves se encontró una menor diversidad en la milpa que en el resto de los hábitats (ANOVA de Kruskal Wallis $H=9.89$; $gl 3$; $P=0.02$, comparación múltiple pareada por el método de Student-Newman-Keuls).

A)



B)

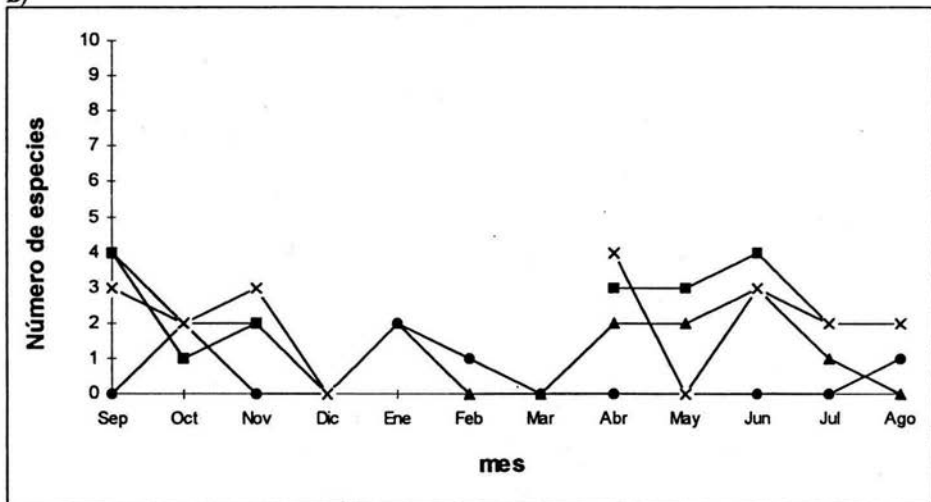


Figura 10. Dispersión del número de especies de semillas por hábitat. A) Murciélagos y B) Aves.

Se realizó un análisis log-lineal utilizando como factores los 9 meses, los cuatro sitios y la dispersión diurna y nocturna, para ver si existían algunas diferencias que por los análisis anteriores no eran evidentes. Se encontró que los tres factores principales (mes, sitio y hora) fueron significativamente diferentes (Cuadro 6). Los resultados indicaron que existe una mayor riqueza en la dispersión hecha por los murciélagos que la efectuada por aves (3.67). El sitio que presenta una dispersión menor es la milpa con respecto a el cacao (3.42), acahual joven (4.23) y la selva (3.76). El mes en el que se encontraron diferencias significativas fue diciembre al compararse con los demás meses (valores de 2.19 a 3.42).

Cuadro 6. Análisis log-lineal de la dispersión de semillas efectuada por aves y murciélagos (denominada hora) en cuatro sitios durante 9 meses (comparables). En negritas se encuentra el valor que fue significativo a una $\alpha=0.05$.

Fuente	Devianza	gl
hora.sitio.mes	28.09	24
sitio.mes	25.51	24
hora.mes	9.62	8
hora.sitio	3.04	3
mes	16.94	8
hora	14.08	1
sitio	24.20	3

DISCUSIÓN

Patrones de alimentación

El presente estudio indica que los dispersores más abundantes en Chajul son los murciélagos frugívoros C. brevicauda, S. liliium, C. perspicillata, G. soricina, A. jamaicensis y A. lituratus, que son también los que dominan numéricamente ésta comunidad (Amín, 1996). De acuerdo con esta idea y tomando en cuenta que los murciélagos dispersan muchas más semillas que las aves, se considera que esas mismas especies son los dispersores más importantes en el área de estudio.

Es importante señalar que estas especies son dominantes prácticamente en todas las comunidades de murciélagos en el bosque húmedo neotropical (Bonaccorso, 1979; Fleming et al., 1972; Navarro, 1982; Handley et al., 1991). Dado que estas especies por lo menos en Chajul representan un 86% de los murciélagos que vuelan a menos de 3 m sobre el suelo en el área, al estudiar la dieta de estas especies estamos representando una gran proporción de los murciélagos presentes en el área y puedo ilustrar el efecto que tienen los murciélagos frugívoros en general respecto a la dispersión de semillas. Dado que la mayoría de las especies que forman parte de la dieta de estos murciélagos se encuentran en estados sucesionales tempranos (Gómez-Pompa y Vázquez -Yanes, 1985), los acahuales y milpas son hábitats muy importantes para los murciélagos, ya que en estos hábitats se encuentra una gran proporción de las especies de plantas de las que se alimentan.

El comportamiento considerado como especialista del género Artibeus coincide con el observado por Bonaccorso (1979) a estas especies, sólo que este autor considera a estas especies especialistas en Ficus. En mi caso, las especies del género Artibeus se especializan en consumir frutos de Cecropia sp., lo que también ha sido reportado para Artibeus jamaicensis en Puerto Rico (Willig y Gannon, 1996). Esto coincide con la idea de Bonaccorso y Gush (1987) de que las especies del género Artibeus se comportan como

frugívoros especialistas en dosel, ya que tanto los frutos de Ficus como los de Cecropia son producidos a nivel del dosel. No hay mucha información detallada sobre la dieta de estas especies, pero se ha postulado que los murciélagos podrían segregarse sus nichos tróficos durante las épocas de baja disponibilidad de alimento, mientras que en las épocas de gran abundancia de ciertas especies de frutos, muchas especies de murciélagos podrían alimentarse de esos frutos superabundantes (Humphrey y Bonaccorso, 1979). Una idea similar, en la que los murciélagos frugívoros parecen evitar la competencia es propuesta por Bonaccorso y Humphrey (1984). En su estudio, algunas especies como Vampyressa pusilla (presente en Chajul) migra y desaparece de Barro Colorado en la época de baja disponibilidad de su alimento base, Ficus yoponensis, mientras que otras especies como Vampyrodes caraccioloii, Chiroderma villosum y Dermanura phaeotis reducen su abundancia (Bonaccorso y Humphrey 1984). En Chajul la dieta de Artibeus está compuesta en un 80% por Cecropia y esta especie es muy abundante localmente, principalmente en las zonas sucesionales. Otras especies también se alimentan de Cecropia en porcentajes menores, pero utilizan de manera importante otros frutos. El número de árboles de Cecropia es muchísimo mayor que el de Ficus, aunque estos últimos, cuando están en fructificación, producen mucho más frutos por árbol. Sin embargo, la disponibilidad de frutos de Cecropia es mucho más estable a lo largo del año que la de Ficus (O. Gaona, M. Amín y R. Medellín, datos no publicados). Esto parece indicar que Cecropia es una especie alternativa para las especies generalistas de murciélagos y una especie clave para Artibeus.

Se ha propuesto que existe un mutualismo clave entre los murciélagos frugívoros y las especies sucesionales tales como Cecropia y Piper (Fleming, 1985; Willig y Gannon, 1996), esta asociación en Chajul parece ser la iniciadora de la sucesión cuando el bosque ha sido destruido. Mis datos indican que los murciélagos dispersan muchas más semillas de estas especies a zonas perturbadas y sucesionales que las aves. Dado que la mayoría de los mamíferos frugívoros en Chajul son arborícolas y no parecen dispersar semillas de plantas sucesionales a zonas abiertas o perturbadas, excepto por algunas especies de

tlacuaches (Medellín, 1994), podemos suponer que los murciélagos juegan un papel importante en los procesos sucesionales. Tanto para las especies de murciélagos generalistas como para las especialistas el alimento generalmente corresponde a especies de semillas pioneras.

La correlación existente entre la diversidad de la dieta de C. brevicauda y la diversidad del hábitat parece indicar que esta especie no muestra una selección por el alimento, sino que se alimenta de los recursos que estén disponibles. Sin embargo, en el caso de Sturnira lilium, que mostró una correlación negativa entre la diversidad de la dieta y la diversidad de la vegetación, la explicación no es clara. Podría suceder que Sturnira se especializa en consumir frutos de especies de estados sucesionales tempranos, que generalmente crecen en regiones con menor diversidad de plantas que en la selva, pero que proporcionan una gama mayor de alimento que en la selva, si el nicho efectivamente se encuentra restringido a las especies sucesionales. Sólo así podría explicarse la relación inversa entre esas dos variables. Es también interesante hacer notar que la dieta de ambas especies de Carollia está correlacionada positivamente, sugiriendo que estas dos especies responden de manera similar a la disponibilidad del alimento en cada hábitat. En cambio, la dieta de Glossophaga soricina está negativamente correlacionada con la de las dos especies de Carollia. Esto no es fácil de interpretar, pero parece sugerir que las dos especies de Carollia son especies simpátricas (Fleming, 1991b) una de las características que las hace ser similares es que comparten el mismo gremio en cuanto a hábitos alimenticios se refiere, es decir las dos especies son frugívoras mientras que el alimento principal de G. soricina es el polen (Bonaccorso, 1979; Gardner, 1977).

Patrones de Dispersión

Se ha resaltado el papel de las aves como dispersoras de semillas en selvas húmedas neotropicales, en Australia y en Asia. Se ha señalado también que en estos sistemas

existe un mayor número y proporción de aves frugívoras que en otros ecosistemas (Karr, 1971; Snow, 1981; Howe, 1986). Algunos autores que consideran a las aves frugívoras como importantes vertebrados dispersores de semillas, además de asignarles un papel importante en el ciclo de renovación natural en las selvas húmedas (Janzen, 1983; Howe, 1984; Van Dorp, 1985; Laborde, 1996). Sin embargo, mis resultados indican que los murciélagos dispersan de dos a siete veces más semillas que las aves. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en Costa Rica y Barro Colorado (Fleming, 1991a; Bonaccorso, 1979), donde se sugiere que los murciélagos frugívoros destacan por su abundancia en zonas perturbadas, ya que en ellas especies de murciélagos como *Carollia* sp. y otras especies encuentran su alimento, sin embargo los datos que obtuve de dispersión de semillas muestran que la dispersión de semillas realizada por murciélagos es mayor en los cuatro hábitats estudiados (milpa, acahual joven, cacao y selva). Esto probablemente se deba a las diferentes estrategias de alimentación y evacuación que presentan las aves y los murciélagos, ya que las necesidades energéticas de un ave son más elevadas que las de un murciélago, por lo que el tiempo de digestión para el ave es más corto comparado con el de un murciélago. Esto implica que la distancia máxima de deposición de las semillas ingeridas para las aves será menor que para los murciélagos. Por otro lado, se ha propuesto que las aves se alimentan y excretan perchando a diferencia de un murciélago que puede llevarse el alimento a los refugios nocturnos y diurnos, sitios abiertos, además de poder excretar en el vuelo (Janzen, 1970; Charles-Dominique, 1986; Gorchov, 1993).

El estudio de los murciélagos como agentes dispersores de semillas es un tema muy reciente. Hasta hace 20 años se conocía muy poco sobre los murciélagos en general, es decir se tenía poca información sobre su historia natural, hábitos alimenticios, conducta, reproducción, etc. El estudio de éstos mamíferos ha incrementado favorablemente en la última década debido a la importancia de este grupo en los ecosistemas neotropicales (Willig y Gannon, 1996; Primack, 1993). Varios autores han descrito el importante papel que juegan los murciélagos en los procesos de sucesión y regeneración de hábitats

perturbados; esto se debe a que los murciélagos se consideran excelentes dispersores de semillas, principalmente semillas pioneras, ya que éstas constituyen el alimento principal en su dieta (Thomas, 1984; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Gardner, 1977; Heithaus, 1982; Fleming, 1988; Charles-Dominique, 1991).

En México no se había hecho un estudio comparativo en cuánto a la dispersión de aves y murciélagos se refiere, mis resultados son un primer intento para señalar el papel que juegan los murciélagos como dispersores de semillas en la selva húmeda tropical.

En esta primera aproximación mis resultados sugieren que la dispersión efectuada por murciélagos supera por mucho a la efectuada por aves, tanto en los distintos meses como en los hábitats estudiados. En todos los meses se observó que la dispersión de semillas realizada por murciélagos fue mayor que la efectuada por aves, una posible explicación es que los murciélagos encuentran durante todo el año un recurso para alimentarse o bien que cuando la especie primordial de la cuál se están alimentando es escasa o bien se agota, son flexibles y se alimentan de otras especies que se encuentren disponibles en ese momento ó bien realizan una búsqueda efectiva para encontrar el alimento del que prefieren alimentarse.

El número de especies de semillas dispersadas por los murciélagos es mayor que el número dispersado por aves en los cuatro hábitats estudiados, así también el número de especies de semillas dispersadas por murciélagos temporalmente es mayor que el realizado por las aves. Una explicación a estos fenómenos podría ser que existe en éstos hábitats un mayor número de especies disponibles para los murciélagos y no para las aves ó que los murciélagos tienen la capacidad de encontrar el recurso disponible con mayor efectividad que las aves. Es importante mencionar que el 60% de las especies de frutos que sirven de alimento a los murciélagos, y el 25% (sin tomar en cuenta las especies de Ficus que son especies nómadas, algunos autores las consideran pioneras) de todas las semillas dispersadas por murciélagos en éste estudio corresponden a especies pioneras. Al hablar de especies pioneras debemos recordar que dichas especies inician la

colonización en áreas recién desmontadas (Vázquez-Yanes, 1980), dependen de los claros para que todas las etapas de su vida a partir de semillas tengan lugar (Vázquez-Yanes, 1980). Además, estas plantas producen cantidades masivas de semillas pequeñas que se dispersan sobre extensas superficies por medio del viento o una variedad de animales que atraviesan grandes distancias (Vázquez-Yanes, 1987).

La lluvia de semillas de Cecropia medida en sitios sucesionales y bosque maduro en Los Tuxtlas fue calculado en $1925/m^2/año$ y en aproximadamente $50/m^2/año$ en el bosque maduro (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). Esta lluvia de semillas fluctuó entre 10 semillas/ m^2/mes y 180 semillas/ m^2/mes . Al observar mis datos de semillas de Cecropia dispersadas por los murciélagos exclusivamente, encontré una correspondencia que hace que las curvas de dispersión por murciélagos en Chajul y la de lluvia de semillas en Los Tuxtlas sean muy parecidas (ver fig. 9), con una diferencia fenológica debido a la cual los picos de lluvia de semillas en Los Tuxtlas ocurren uno en junio-julio y otro en septiembre-octubre, mientras que en la Lacandona esto sucede en agosto, pero se mantiene una lluvia abundante entre junio y octubre. Respecto a los números absolutos, la lluvia de semillas por murciélagos obtenida en Chajul parece ser equivalente a la lluvia de semillas total medida en Los Tuxtlas. Esto parece indicar que, si las comunidades de frugívoros en las dos localidades son similares, la dispersión debida a frugívoros que no sean murciélagos puede ser insignificante.

Es importante señalar que, si bien las aves realizan una dispersión de semillas de especies sucesionales hacia hábitats sucesionales, esta dispersión es mucho menor que la debida a los murciélagos. No hay que olvidar que una vez que existe una estructura de la vegetación que permite la percha de los pájaros en árboles, éstos aportan una gran diversidad de especies de semillas.

Podemos afirmar que los murciélagos en la Selva Lacandona juegan un papel determinante para dar inicio a los procesos de sucesión y regeneración en las zonas

perturbadas, debido a que las especies pioneras son la fuente principal de su alimentación, por un lado, y a que la dispersión que efectúan es eficiente en éste sistema llenando de semillas los claros naturales ó bien las zonas deforestadas.

El incrementar el conocimiento de éstos mamíferos hacia sus hábitos de alimentación por un lado, y el comportamiento como vectores de dispersión de semillas, hace posible tener una herramienta invaluable, para ser utilizada en la lucha por recuperar lo que estamos perdiendo, no sólo en nuestro país, sino en el mundo entero. Los acontecimientos sociales han hecho que nuestras selvas y en general gran parte de nuestros recursos naturales se hayan perdido, tenemos que luchar por encontrar el camino para conservar, lo que podamos conservar y darnos a la tarea de recuperar lo que hemos perdido. Este trabajo representa el primer esfuerzo por conocer un poco más sobre los procesos de alimentación de los murciélagos y la repercusión que pueden tener en utilizarlos en la ya próxima labor de restaurar las áreas degradadas. Lo que los humanos por negligencia, ignorancia y descuido estamos perdiendo.

CONCLUSIONES

- Los murciélagos frugívoros que presentaron una abundancia mayor en la selva Lacandona se pueden dividir en base a la diversidad de su dieta en dos grandes grupos: especialistas (Artibeus jamaicensis, A. lituratus) y generalistas (Sturnira lilium, Glossophaga soricina, Carollia brevicauda, y C. perspicillata).
- La mayoría de las especies de plantas que se encuentran presentes la dieta de los murciélagos corresponden a especies pioneras.
- Al parecer existe una correlación positiva entre la diversidad de la dieta y la diversidad del hábitat para las dos especies del género Carollia (C. perspicillata y C. brevicauda) y existe una correlación negativa con Sturnira lilium.
- La dispersión efectuada por murciélagos es de 2 a 7 veces mayor que la realizada por aves en los cuatro hábitats estudiados (milpa, acahual joven, cacao y selva).
- El hábitat donde se registro una mayor dispersión realizada por murciélagos es el acahual joven, mientras, que en las aves fue en la selva, para ambos grupos la milpa fue el hábitat que presentó una menor dispersión.
- Existen diferencias significativas en los patrones de dispersión temporal y espacial para ambos grupos.
- Mis datos indican que los murciélagos juegan un papel muy importante en los procesos de sucesión secundaria a través de generar una copiosa lluvia de semillas principalmente de especies pioneras.

LITERATURA CITADA

- Alvarez-Buylla, E. R., y R. García-Barrios. 1993. Models of Patch Dynamics in Tropical Forest. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:201-204.
- Alvarez-Buylla, E. R., y Martínez-Ramos. M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 84:314-325.
- Amín, M. A. 1996. Ecología de Comunidades de murciélagos en bosque tropical y hábitats modificados en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 83 pp.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, London. 876 pp.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 24:359-408.
- Bonaccorso, F. J y Gush. 1987. Feeding Behavior and Foraging strategies of captive Phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 56:907-920.
- Bongers, F. y J. Popma. 1988. Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: species differentiation in relation to gap associated environmental heterogeneity. Ph. D. Thesis, Utrecht, The Netherlands.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- Brown, V. K. 1984. Secondary Succession: Insect - Plant Relationships. *Bioscience*, 11:710-716.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. Pp. 119-135. En Estrada, A. y T. Fleming (eds). *Frugivores and seed Dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Charles-Dominique, P. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 7:243-256.
- Charles-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gerard, A. Hladik, C. M. Hladik, y M. F. Prevost. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: interrelations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 35:341-435.

- Chávez T. C. 1996. Análisis estadísticos de la temporalidad de especies de murciélagos en Chamela, Jalisco, México. Tesina de especialización en estadística aplicada Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y Sistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. 89 pp.
- Christensen, R. 1990. Log-linear models. Springer-Verlag. Nueva York. 408 pp.
- Clements, F. E. 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Pp 185-187. En Ecological Succession (Golley, B.F. (eds.) Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests. Pp. 298-312. En: Taylor, L. R. y B. Turner, B. (eds.) Dynamics of Populations. Pudoc, Wageningen.
- Denslow, J. S., T. C. Moermond, y J. Levey. 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. Pp. 37-44. En: Estrada, A. y T. Fleming (eds). Frugivores and seed Dispersal. Dr. W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Denslow, S. 1987. Fruit removal rates from aggregated and isolated bushes of red elderberry, Sambucus pubens. Canadian Journal of Botany, 65:1229-1235.
- Dinerstein, E. y C. M. Wemmer 1988. Fruits Rhinoceros eat: dispersal of Trewia nudiflora (Euphorbiaceae) in lowland Nepal. Ecology 69:1769-1774.
- Drury, W. H. y I. Nisbet. 1973. Succession. Journal of the Arnold Arboretum, 3:331-367.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1986. Frugivory in howling monkeys (Alouatta palliata) at los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. Pp. 93-104. En: Estrada, A. y T. Fleming (eds). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Fenton, M. B. L. Acharya, D. Audet, M. B. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, D. M. Syme y B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. Biotropica 14:440-446.
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern 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. Pp. 287-325. En Kunz (ed) Ecology of Bats. Plenum Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric Piper (Piperaceae) species in a tropic dry forest. Ecology 66:688-700.
- Fleming, T.H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivores bats. Pp. 105-118. En: Frugivores and seed dispersal (A. Estrada y T.H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. 392 pp.

- Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago, 365 pp.
- Fleming, T. H. 1991a. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. Pp. 119-144. En: Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions (Price, P.W., Fernandez, G. W y W. W. Benson eds.) John Wiley and Sons Inc. New York. 639 pp.
- Fleming, T. H. 1991b. The relationship between body size, diet, and hábitat use in frugivorous bats, genus Carollia (Phyllostomidae). Journal of Mammalogy, 72(3):493-501.
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar- feeding birds and mammals track their food resources?. Pp. 355-391. En: Effects of resource distribution on animal-plant interactions (Hunter, M.D.Ohgushi, T., and P. W. Price, eds.). Academic Press Inc. San Diego. 505 pp.
- Fleming, T. H., Breitswisch, R. y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 18:91-109.
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. Biotropica, 13 (suplemento):45-53.
- Fleming, T. H., Heithaus, E. R., y W. B. Sawyer. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. Ecology, 58:619-627.
- Fleming, T. H., Hooper, E. T. y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. Ecology, 53:555-569.
- Futuyma, D. 1986. Evolutionary Biology. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachussets. 600 pp.
- Galván, M. R. 1993. 167 Calendario del más antiguo. Librería y Ediciones Murguía, S.A. México, D.F.
- Galván, M. R. 1994. 168 Calendario del más antiguo. Librería y Ediciones Murguía, S.A.. México, D.F.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Segunda Edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 246 pp.
- García, G. 1985. Mapa de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Reporte Interno. INIREB-SEDUE.
- Gardner, A. 1977. Feeding habits. En: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part II (R. J. Baker, J.K. Jones y D. C. Carter, eds.) Special Publication, The Museum, Texas Tech University, 13:293-249.

- Gleason, H. A. 1926. The individualistic Concept of the Plant Association. pp 187-206
En: Ecological Succession (Golley, B. F. eds.) Dowden, Hutchinson and Ross, Inc.
1977. Stroudsburg, Penn. 373 pp.
- Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra y 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.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences of local species availability. Fleming T.H. y Estrada, A. (eds.). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium.
- Hamrick, J. L. y M. D. Loveless. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. Pp. 211-223. En: Estrada, A. y T. Fleming (eds). *Frugivores and seed Dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Handley, C. O., Jr., D. E. Wilson, y A. L. Gardner . 1991. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá (C.O. Handley, Jr., D. E. Wilson, y A. L. Gardner, eds.). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511:1-173.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos de América. 892p.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. En: *Ecology of bats* (Kunz, T.H. de.). Plenum Press, New York.
- Heithaus E. R. y T. H. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Ecological Monographs* 48:127-143.
- Heithaus E. R., Fleming, T. H. y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56:841-854.
- Herbst, L. H. 1988. Methods of nutritional ecology of plant visiting bats. Pp. 233- 246. En: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp.
- Herrera, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63:773-785.
- Herrera, C. M. 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65:609-617.
- Horn, H. S. 1974. The Ecology of Secondary Succession. *Annual Review of Entomology*, 94:507-514.
- Howe, H. F. 1984a. Constrains on the evolution of mutualism. *American Naturalist* 123:764-777.

- Howe, H. F. 1984b. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30:261-281.
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals: Pp 123-190. En: D. R. Murray (ed) *Seed dispersal*. Nueva York Academic Press.
- Howe, H. F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. Pp. 191-218. En: *Reproductive Ecology of Tropical forest plants* (Bawa, K.S. y M. Hadley, eds.) UNESCO y Parthenon Publishing Group, París.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:201-228.
- Howe, H. F. y L. C. Westley. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. 273 pp.
- Humphrey, S. R. y F. J. Bonaccorso. 1979. Population and community ecology. En: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part III* (R.J. Baker, J.K. Jones y D.C. Carter, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University, 16:409-441.
- Humphrey, S. R., F. J. Bonaccorso y T. L. Zinn. 1983. Guild structure of surface-gleaning bats in Panama. *Ecology*, 64(2):284-294.
- Hutchenson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29:151-154.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2:465-492.
- Janzen, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Edward Arnold, Londres.
- Janzen, D. H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. Pp. 232-262. En: Futyma y Slatkin (eds). *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos de América.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size and insect damage. *Ecology* 68:1711-1723.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp 105-151. En: M. Fenner (ed) *Seeds: The ecology of regeneration in natural plant communities*. CAB, International, Londres, Inglaterra.
- Karr, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs* 46:457-481.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, Publishers, New York. 800 pp.

- Laborde, F. J. 1996. Patrones de vuelo de aves frugívoras en relación a los árboles en pie en pastizales tropicales. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 93 pp.
- Levey, D. J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. Pp. 147-158. En: A. Estrada y T. H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*, Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129:471-485.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69:113-122.
- Levin, D. A. y H. W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7:139-220.
- Loiselle, B., V.L. Sork, and C., Graham. 1995. Comparison of genetic variation in bird-dispersed shrubs of a tropical wet forest. *Biotropica* 27:487-494.
- Martínez, E. y C. Ramos. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): una nueva familia de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76:128-135.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración de selvas altas perennifolias. En: Gómez-pompa, A. y del Amo, S. (eds). *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol II, pp.191-239. INIREB-Alhambra, México.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez, D. Piñero y J. Sarukhán. 1988. Treefall age determination in a tropical forest: its uses in the study of gap dynamics. *Journal of Ecology*, 76:700-716.
- McArthur, R. H. y J. W. McArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42:594-598.
- McArthur, R. H., J. W. McArthur y J. Preer. 1962. On bird species diversity II. Predictions of bird census from habitats measurements. *American Naturalist*, 97:167-174.
- McCook, L. J. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. Kluwer Academic Publishers. *Vegetatio*:110:115-147.
- McDonnell, M. J. 1986. Old field vegetation height and the dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. *Bulletin Torrey Botany Club* 113:6-11.
- McDonnell, M. J. 1988. Landscapes, birds and plants: dispersal and vegetation change. Pp. 214-220. En: J.F. Downhower (eds) *The biogeography of the Island Region of Western Lake Erie*. Ohio State University Press., Columbus, Ohio.
- McNaughton, S.J. y L.L. Wolf. 1979. *General Ecology*. Ed. Holt, Rinehart and Winston. New York. c. 18-20, pp 345-449.

- Medellín, R. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp 33-350. En: Avances en el estudio de los Mamíferos de México. (R.A. Medellín y G. Ceballos, eds). Publicaciones Especiales, No.1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, D.F. 464 pp.
- Medellín, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8:788-799.
- Moermond, T. C. y J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores. patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. Pp 865-897. En: P.A. Buckley, *et al.* (eds.) Neotropical Ornithology, American Ornithologists' Union.
- Molinari, J. 1993. El mutualismo entre frugívoros y plantas en las selvas tropicales: aspectos paleobiológicos, autoecologías, papel comunitario. *Acta Biológica Venezolana*, 14(4):1-44.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bats, *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59:716-723.
- Morrison, D. W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of Mammalogy*, 61:20-29.
- Murray, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, 58:271-298.
- Mülleried, F. R. G. 1957. Geología de Chiapas. México. 250 pp.
- Nabhan, G. P. y S. L. Buchmann. 1996. The Perils of Matchmaking: Pollination Syndromes and Plant/ Pollinator Landscapes. Pp. 65-84. En: *The Forgotten Pollinators* (Island Press Edit.) 292 pp.
- Navarro, L. D. 1982. Los mamíferos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 128 pp.
- Odum, E. P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164:262-270.
- Olguín, J. 1986. Residuales en modelos para datos categóricos. Tesis de maestría. Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Postgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades. Universidad Nacional Autónoma de México. 154 pp.
- Orellana, R.A. 1978. Relación clima-vegetación en la Región Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Biología, Facultad de Ciencias. UNAM, 139 pp y 28 mapas. México.
- Orians, G. H. 1969. The number of bird species in some tropical forest. *Ecology*, 50:783-801.

- Orozco-Segovia, A., M. A. Armella, N.A. Correa y C. Vázquez-Yanes. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie Artibeus jamaicensis y la vegetación del área circundante en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 365-377. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol.II., INIREB-Alhambra, México.
- Peet, K. y N. L. Christensen. 1980. Succession: a Population Process. *Vegetatio* 43:131-140.
- Portilla G. E. y A. Zavala. 1990. Oikos. Un diccionario de Ecología. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
- Primack, R. B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. 564 pp.
- Quijano, M. 1991. Evaluación del efecto de los hervíboros en la sucesión vegetal temprana de un campo agrícola en el valle de México. México. Tesis de Licenciatura, UNAM. 119 pp.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. Limusa, 3a edición. México. 432 pp
- SEMARNAP-CONABIO (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1995. *Reservas de la Biosfera y otras áreas naturales protegidas de México*. SEMARNAP-CONABIO, México, D.F.
- Snow, B. y D. Snow. 1988. *Birds and Berries: a Study of an Ecological Interaction*. T. y A. D. Poyser, Calton, England.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*. 13:1-14.
- Southwood, T. R. E. 1977. Hábitat, the template for Ecological Strategies?. *Journal of Animal Ecology*, 46:337-365.
- Stebbins, G. L. 1971. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seed and seedlings. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2:237-260.
- Tamsitt, J. R. 1967. Niche and species diversity in Neotropical bats. *Nature*, 213:784-786.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58:1007-1019.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates. A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 260 pp.

- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. Pp. 330-344. En: Conservation Biology, the science of scarcity and diversity (M. E. Soulé, Eds.). Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Mass., 584 pp.
- Terborgh, J., Robinson S. K. Parker III, T. A., Munn C. A., y N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an amazonia forest bird community. Ecological Monographs, 60:213-238.
- Thomas, D. W. 1984. Fruit and energy intake budgets of frugivorous bats. Physiological Zoology, 57:457-467.
- Thompson, J. N. y M. F. Willson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. Science, 200:1161-1163.
- Van der Pijl, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. Berlin, 214 pp.
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants, third edition. Springer-Verlag, Berlin, 214 pp.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. Pp. 333-363. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol II, INIREB-Alhambra, México.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Tropical Ecology, 21:103-112.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, G. Francois y L. Trejo. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. Biotropica, 7:73-76.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Revista de Biología Tropical, 35 Supl. (1):85-96.
- Wheelwright, N. T. y G. H. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolución. American Naturalist, 119:402-413.
- Willig, M. R. y M. R. Gannon. 1996. Mammals. Pp. 400-431. En: The Food Web of a Tropical Rain Forest (D.P. Reagan y R. B. Waide, eds.) The University of Chicago Press. 616 pp.
- Wynne-Edwards, V. C. 1962. Animal dispersion related to social behavior. Oliver y Boyd, Edinburgh.
- Zar, J. 1984. Biostatistical analysis. 2a de. Prentice Hall, Englewood Cliff, New Jersey. 718 pp.