

DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS EN BOSQUES DEL PARQUE NACIONAL CERROS DE AMOTAPE, TUMBES, PERÚ

Sidney Novoa¹, Richard Cadenillas² y Víctor Pacheco²

¹ Jardín Botánico "Octavio Velarde Núñez", Universidad Nacional Agraria la Molina. Av. La Molina sn. [Correspondence: Sidney Novoa <sidneynovoa@yahoo.es>]. ²Dpto. de Mastozoología, Museo de Historia Natural, UNMSM, Av. Arenales 1256, Jesús María, Lima, Perú.

RESUMEN: Se evaluó el rol de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en tres tipos de hábitat del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú. Se analizó la dieta identificando y cuantificando las semillas encontradas en muestras fecales. Se interpreta la preferencia por los recursos vegetales, amplitud de nicho, la importancia de cada especie como dispersora y el nivel de solapamiento de nicho trófico. Se capturaron 33 especies de murciélagos, de las cuales 13 fueron predominantemente frugívoras y representaron el 81% del total de capturas. La dieta estuvo representada por 22 especies vegetales predominantemente consumidas por seis especies de murciélagos. Las especies con la mayor amplitud de nicho alimentario y consideradas dispersores importantes de semillas fueron *Artibeus fraterculus* y *Carollia perspicillata*. Se encontró una alta superposición en el uso de recurso entre las especies más comunes de murciélagos frugívoros capturados. La gran frecuencia de especies vegetales de sucesión secundaria sugiere que las actividades antropogénicas tienen un efecto importante sobre la composición de los bosques y afectan la dieta de los murciélagos frugívoros del dosel.

ABSTRACT: Seed dispersal by frugivorous bats in Cerros de Amotape National Park, Tumbes, Peru. The role of fruit bats was evaluated in three habitat types of Cerros de Amotape National Park, Tumbes, Peru. The diet was quantified by analyzing the seeds found in fecal samples and testing the preference for plant resources, niche breadth, the importance of each bat species as dispersors, and the level of trophic niche overlap. We captured 33 species of bats, 13 were predominantly frugivorous and accounted for 81% of total captures. The diet was represented by 22 plant species predominantly consumed by six species of bats. The species with the largest niche breadth and considered important food dispersors were *Artibeus fraterculus* and *Carollia perspicillata*. There was a high overlap in resource use among the most common species of frugivorous bats captured. The high frequency of secondary succession plant species suggests that anthropogenic activities have a significant effect on forest composition affecting the diet of frugivorous canopy bats.

Palabras clave. Dieta. Dispersión. Frugívoros. Murciélagos. Semillas.

Key words. Bats. Diet. Dispersal. Frugivorous. Seed.

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es uno de los eventos más importantes en los ecosistemas de bosques tropicales (Howe y Smallwood, 1982). Los frugívoros (principalmente aves y mamíferos) afectan directamente los sucesos reproductivos de las plantas mediante la dispersión de semillas (Howe y Westley, 1988; Gorchov et al., 1993; Whittaker y Jones, 1994). Al desplazarse hacia diferentes ambientes ayudan a las semillas a escapar de los depredadores, incrementando la tasa de germinación y la probabilidad del establecimiento de plántulas, disminuyendo la endogamia y favoreciendo el intercambio genético entre poblaciones de especies vegetales (Fleming y Sosa, 1994; Romo, 2004). En ambientes perturbados, los frugívoros cumplen un rol importante en los procesos de sucesión vegetal temprana, al conectar elementos del paisaje como ecosistemas deforestados y regenerar el núcleo de vegetación; por lo que pueden ser considerados como taxa críticos en la recuperación de paisajes fragmentados (Medellín y Gaona, 1999; Galindo-González et al., 2000; Ingle, 2003; Griscom et al., 2007; Lozada et al., 2007; Vaughanman y Lopez, 2007; Muscarella y Fleming, 2007).

De los mamíferos, los murciélagos de la familia Phyllostomidae constituyen el grupo más importante de dispersores de semillas, pues dada su diversidad se alimentan de los frutos disponibles tanto en el dosel como en el sotobosque (Romo, 1996; Kalko y Handley, 2001). Los murciélagos frugívoros pueden dispersar semillas de diversos tamaños. Las semillas grandes que no pueden ser digeridas son depositadas en refugios nocturnos al soltarlas directamente de la boca, mientras que las semillas pequeñas pasan por el tracto digestivo y son excretadas tanto en los refugios como en ambientes abiertos durante el vuelo (Galindo-Gonzales, 1998).

Los murciélagos frugívoros son considerados como indicadores de alteración de hábitats. En diversos estudios se ha comprobado que la alteración en la composición de sus comunidades está directamente relacionada con el tipo de hábitat donde obtienen sus recursos alimenticios y refugio (Wilson et al., 1996;

Medellín et al., 1998). Por otra parte, dado que varias especies incluyen especies pioneras en su dieta, éstas promueven la regeneración de los bosques tropicales al depositar las semillas en ambientes propicios para la colonización (Fenton et al., 1992; Gorchov et al., 1993; Law et al., 1999; Schulze et al., 2002; Lovoba et al., 2003; Passos et al., 2003; López y Vaughanman 2004; Loayza et al., 2006).

Aunque la dispersión de semillas por murciélagos en bosques tropicales ha sido estudiada con más detalle en la cuenca amazónica (Foster et al., 1986; Ascorra et al., 1989; Ascorra y Wilson 1992; Gorchov et al., 1993; Gorchov et al., 1995; Romo, 1996), estos datos no existen o son mínimos en la región tropical del Pacífico (Moreno y Roa, 2005).

El Bosque Tropical del Pacífico del Perú (BTP) es uno de los últimos relictos de este ecosistema que se extiende en forma muy fragmentada en la vertiente occidental del Ecuador. En los últimos 50 años, este bosque ha perdido cerca del 90% de su tamaño original debido al crecimiento demográfico, incremento y ampliación de la frontera agrícola y la construcción de carreteras de penetración (Dodson y Gentry, 1991; Best y Kessler 1995; Wust, 1998).

Los objetivos del presente trabajo son identificar las especies vegetales que forman parte de la dieta de los murciélagos e investigar las variables de preferencia por los recursos vegetales, amplitud de nicho, la importancia de cada especie como dispersora y el nivel de solapamiento de nicho trófico. De este modo se espera documentar por primera vez el papel que desempeñan los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en el Parque Nacional Cerros de Amotape (PNCA), área que protege la mayor extensión del BTP en el noroeste del Perú.

MÉTODOLÓGÍA

Área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en el extremo norte del Parque Nacional Cerros de Amotape (PNCA), en la provincia de Zarumilla, departamento de Tumbes, Perú. Esta zona está clasificada como la ecorregión del Bosque Tropical del Pacífico

(BTP) (Brack, 1988) y pertenece a la provincia biogeográfica Bosque Seco Ecuatorial (BSE) (CDC-UNALM, 1991). Comprende las siguientes zonas de vida según el sistema de clasificación de Holdridge (1978): Bosque muy Seco Tropical (bms-T), Bosque Seco Premontano-Tropical (bs-PT) y Bosque Seco Tropical (bs-T). Se caracteriza por presentar un clima isotérmico, por lo general cálido, con temperaturas superiores a 24 °C durante la mayor parte del año. Se distingue una época seca y una húmeda; sin embargo se debe mencionar la existencia de variaciones interanuales en la precipitación debido a la influencia del fenómeno de El Niño (ENSO) por la que las precipitaciones pueden superar el promedio de 1450 mm anuales (Ponte, 1998).

Según Pacheco et al. (2007), este sector del PNCA comprende una mezcla de tres tipos de hábitats: el Bosque Seco Ecuatorial (BSE) que comprende las localidades de Angostura y Bocana Carrillo, caracterizado por especies caducifolias y algunas semicaducifolias como *Prosopis pallida*, *Cordia lutea*, *Ceiba trichistandra*, *Bougainvillea peruviana*, *Ipomoea carnea*, *Acacia macracantha*, *Guazuma ulmifolia*, *Muntingia calabura*; el Bosque Tropical del Pacífico (BTP) con especies perennifolias y arbóreas como *Cecropia* spp., *Gallesia integrifolia*, *Triplaris cumingiana*, *Cavanillesia platanifolia*, *Ochroma pyramidale*, *Tabebuia chrysantha*, *Ficus* spp., *Zanthoxylum rigidum* que comprende las localidades de Campo Verde y Naranjal; y también existen zonas de transición (T) las cuales comparten especies de ambos tipos de bosques, pero que debido a que presentaban características distintas por su cercanía con alguno de los dos tipos de bosques anteriormente mencionados (BSE y BTP) se han clasificado como el Bosque de Transición sector Quebrada Facial (Tf) con mayor influencia del BTP, que abarca las localidades de Carrizalillo y Facial-Las Pavas, y Bosque de Transición de sector Cordillera de Cochabamba (Tc), con mayor influencia del BSE, que incluye las localidades de Cochabamba y Yerbales, ambos separados geográficamente por la cordillera de Cochabamba, razón por la cual se decidió hacer un tratamiento independiente para cada uno durante en el análisis. (Tabla 1).

Captura de murciélagos

Para la captura de quirópteros se utilizaron entre 5 y 15 redes de niebla de 12 x 2.6 m por seis noches, para cada una de las localidades evaluadas durante los meses de setiembre del 2006 a febrero del 2007 (Tabla 1), las cuales fueron ubicadas en sitios considerados óptimos, como vías de vuelo, posibles refugios y áreas de forrajeo (Simmons y

Voss, 1998). Las redes permanecieron abiertas desde las 18:00 hasta las 24:00 h y fueron revisadas cada media hora. Una vez capturados y luego de obtener sus feces, los murciélagos fueron marcados y liberados en el punto de captura. Para cada individuo se tomaron datos de especie y gremio basados en la clasificación de Gardner (1977) y Van Cakenberghe et al. (2002).

Análisis de la dieta

Los murciélagos capturados fueron mantenidos dentro de bolsas de papel que a su vez estaban dentro de bolsas de tela; éstos permanecían perchados en el interior el tiempo suficiente hasta que lograsen defecar. Durante el proceso, que duraba hasta primeras horas de la mañana siguiente, no se tuvieron muertes en ninguno de los casos. Una vez liberados, las bolsas fueron selladas, codificadas, empaquetadas y guardadas en un ambiente frío hasta su revisión. En el laboratorio se inspeccionó el material fecal, separando las semillas de los restos vegetales y partes de artrópodos en otros casos. La identificación de semillas se realizó mediante la comparación de ejemplares de los herbarios y muestras botánicas en la zona de evaluación. Para la identificación de las especies vegetales se utilizaron guías, listas de especies y claves de determinación (Gentry, 1993; Ponte, 1998; Cáceres, 2004; Ríos et al., 2004).

Análisis de los datos

Comunidad de Murciélagos

La diversidad de especies de murciélagos fue analizada mediante curvas de rango abundancia. Este análisis permite observar cambios en presencia y abundancia de especies en los tipos de hábitats evaluados (Feinsinger, 2001; Loayza et al., 2006).

Dieta

Para determinar si los murciélagos frugívoros tenían alguna preferencia sobre los recursos vegetales utilizamos una prueba de *chi* cuadrado con un valor 0.05 de rechazo, sobre una tabla de contingencia de frecuencias determinando si la distribución de las especies vegetales en la dieta de los murciélagos era independiente de la especie. La estimación de la amplitud de nicho alimentario se efectuó a través de la medida de Levins's estandarizada, que según Krebs (1998), propone que la amplitud de nicho es estimada como la medida de la uniformidad de la distribución de los recursos entre los individuos y se expresa en una escala entre un valor mínimo de 0 que indica que los individuos no hacen uso del recurso y un valor máximo de 1 que indica que los

Tabla 1
 Localidades evaluadas entre el 2006 y 2007 (basado en Pacheco et al., 2007)

Localidades	Zonas	Elevación (m)	Coordenadas	Tipo de Bosque
Carrizalillo	Carrizalillo	173	-3.74 -80.19	Tf
Campo Verde	Camino a Figueroa	799	-3.84 -80.17	BTP
Naranjal	Naranjal Camino a Campo Verde	780	-3.84 -80.20	BTP
	Quebrada Los Naranjos	550	-3.84 -80.20	BTP
Faical-Las Pavas	Quebrada Faical, Estación Biológica	347	-3.82 -80.26	Tf
	Quebrada Las Pavas	334	-3.83 -80.26	Tf
Angostura	Quebrada Angostura	74	-3.76 -80.39	BSE
	Angostura Platanal	68	-3.76 -80.38	BSE
Bocana Carrillo	Bocana Carrillo	60	-3.81 -80.49	BSE
Cochas	Cochas	664	-3.85 -80.31	Tc
Yerbales	Yerbales	700	-3.81 -80.33	Tc

BTP: Bosque Tropical del Pacífico; BSE: Bosque Seco Ecuatorial; Tf: Bosque Transicional sector Qda. Faical; Tc: Bosque Transicional sector Cordillera de Cochas.

individuos hacen uso de todos los recursos disponibles. La importancia de cada uno de los murciélagos frugívoros como agente dispersor de semillas en los tres tipos de hábitats evaluados, fue evaluado mediante el “Índice de Importancia del Dispersor” (IID) (Galindo-González et al., 2000; Loayza et al., 2006). El índice IID varía entre un valor mínimo de 0 que indica heces sin semillas y un máximo de 10 que indica que una especie de murciélago dispersa todas las semillas en la comunidad. El análisis de solapamiento de nicho alimentario entre las especies de murciélagos frugívoros se efectuó mediante el índice de MacArthur y Levins’s modificado por Pianka (Krebs, 1998), sometiendo estos valores en el

programa EcoSim 7.0 (Gotelli y Entsminger 2009). El índice varía entre 0 que indica que las especies no comparten recursos comunes y 1 que indica que las especies tienen exactamente la misma dieta

RESULTADOS

Captura de murciélagos

Se capturaron un total de 780 murciélagos pertenecientes a 33 especies (**Tabla 2**). Los murciélagos frugívoros representaron el 81.8% de las capturas y pertenecen a 13 especies de la familia Phyllostomidae repartidas en las

Tabla 2

Especies de murciélagos capturadas en el PNCA. Nomenclatura según Pacheco et al. 2007, 2009.

Especie	Gremio alimenticio	Número de capturas	Habitats
FAMILIA NOCTILIONIDAE			
<i>Noctilio leporinus</i>	Carnívoro	1	BSE, Tf
FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE			
Subfamilia Phyllostominae			
<i>Lophostoma silvicolum</i>	Insectívoro	8	BSE, Tf, Tc
<i>Micronycteris megalotis</i>	Insectívoro	4	BSE, Tf, BTP
<i>M. minuta</i>	Insectívoro	2	BTP, Tf
<i>Mimon crenulatum</i>	Insectívoro	11	BSE, Tf, BTP
<i>Phyllostomus discolor</i>	Omnívoro	18	BSE, Tf
<i>P. hastatus</i>	Omnívoro	3	BSE, BTP
<i>Vampyrum spectrum</i>	Carnívoro	1	BSE, BTP
Subfamilia Desmodontinae			
<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófago	60	BSE, Tf, BTP, Tc
<i>Diaemus youngi</i>	Hematófago	1	BSE
Subfamilia Glossophaginae			
<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarívoro	1	BTP
<i>Glossophaga soricina</i>	Frugívoro*	97	BSE, Tf, BTP, Tc
<i>Lonchophylla hesperia</i>	Nectarívoro	1	BSE
Subfamilia Carollinae			
<i>Carollia brevicauda</i>	Frugívoro del sotobosque	14	BSE, Tf, BTP
<i>C. perspicillata</i>	Frugívoro del sotobosque	50	BSE, Tf, BTP, Tc
Subfamilia Sternodermatinae			
<i>Artibeus fraterculus</i>	Frugívoro del dosel	328	BSE, Tf, BTP, Tc
<i>A. jamaicensis</i>	Frugívoro del dosel	17	BTP, Tf, Tc
<i>A. lituratus</i>	Frugívoro del dosel	7	BTP, Tf, Tc
<i>A. ravus</i>	Frugívoro del dosel	3	BTP
<i>Chiroderma villosum</i>	Frugívoro del dosel	4	Tf
<i>Enchisthenes hartii</i>	Frugívoro del dosel	4	BTP, Tf
<i>Platyrrhinus matapalensis</i>	Frugívoro del dosel	4	Tf, Tc
<i>Sturnira luisi</i>	Frugívoro del dosel	102	BSE, Tf, BTP, Tc
<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoro del dosel	3	BTP, Tf
<i>Vampyressa thuyone</i>	Frugívoro del dosel	5	BTP, Tf, Tc
FAMILIA THYROPTERIDAE			
<i>Thyroptera discifera</i>	Insectívoro	1	BTP

(Tabla 2, cont.)

FAMILIA VESPERTILIONIDAE			
<i>Eptesicus chiroquinus</i>	Insectívoro	2	BTP
<i>Lasiurus blossevillii</i>	Insectívoro	1	Tf, Tc
<i>Myotis keaysi</i>	Insectívoro	1	BSE
<i>M. nigricans</i>	Insectívoro	3	BSE, Tf, BTP
<i>M. riparius</i>	Insectívoro	9	BSE, Tf, BTP, Tc
<i>Rhogeessa velilla</i>	Insectívoro	4	BTP, Tf, Tc
FAMILIA MOLOSSIDAE			
<i>Molossus molossus</i>	Insectívoro	9	BSE, Tf, Tc

* *G. soricina* es considerado ampliamente como un murciélago de hábitos nectarívoros sin embargo en el presente estudio se encontró un número importante de muestras fecales que contenían restos de semillas

subfamilias Phyllostominae (n=10), Carollinae (n=2), y Glossophaginae (n=1) (se incluyó a la especie *Glossophaga soricina* dentro del gremio de frugívoros al encontrarse un número importante de restos de semillas en sus feces obtenidas en el área de estudio) (Tabla 2). Entre estas 13 especies, 6 fueron las más abundantes y representaron el 76% de las capturas: *Artibeus fraterculus* (n=328), *A. jamaicensis* (n=17), *Sturnira luisi* (n=102), *G. soricina* (n=97), *Carollia brevicauda* (n=50) y *C. perspicillata* (n=14). También se capturó un número importante de individuos de *Desmodus rotundus* (n=60).

Las curvas de rango-abundancia muestran a tres especies dominantes en los tipos de hábitat muestreados (BTP: *C. perspicillata*; Tf y Tc: *A. fraterculus* BSE: *G. soricina*) (Fig. 1). El mayor número de capturas se obtuvo en los bosques de transición ($n_{Tf}=303$, $n_{Tc}=228$) y en el bosque seco ($n_{BSE}=204$), con un amplio dominio de los frugívoros y una abundancia importante de *D. rotundus* (Fig. 1). El BTP resultó con el mayor número de especies raras (10) entre las que se destacan *G. soricina* y *D. rotundus*, las cuales son abundantes en los otros hábitats.

Dieta

Del total de 221 muestras fecales, se obtuvieron 190 que contenían restos con semillas que pro-

venían de 15 especies de murciélagos (13 frugívoros y 2 omnívoros). El 99% del total de las muestras fecales con semillas correspondieron a las 6 especies de murciélagos más abundantes en los diferentes tipos de bosques (Tabla 3).

La dieta estuvo compuesta por 22 especies de plantas, de las cuales se identificaron 11 hasta nivel de especie y 7 a nivel de género, pertenecientes a 6 familias de plantas (Urticaceae, Moraceae, Piperaceae, Solanaceae, Eleocarpaceae y Melastomataceae). Cuatro especies consumidas no se pudieron identificar. Las especies de plantas más consumidas por los murciélagos fueron *Acnistum arborescens* y *Muntingia calabura* especialmente en los murciélagos de los géneros *Artibeus* y *Sturnira*. Las especies del género *Carollia* consumieron frutos de *Piper* spp.

La amplitud del nicho alimentario varió entre 0.26 y 0.02 (Tabla 4). Las especies con una mayor amplitud de nicho alimentario fueron *A. fraterculus* y *C. perspicillata* ($B = 0.26$). Las especies *A. fraterculus* y *S. luisi* mostraron diferencias significativas en la distribución de la frecuencia de especies vegetales que conforman parte de su dieta ($p < 0.0001$).

Los valores del IID señalaron a *A. fraterculus* como el principal agente de dispersión en Tf (4.18), Tc (3.99) y en el BSE (1.36) mientras que *C. perspicillata* fue el principal dispersor en el BTP (1.94).

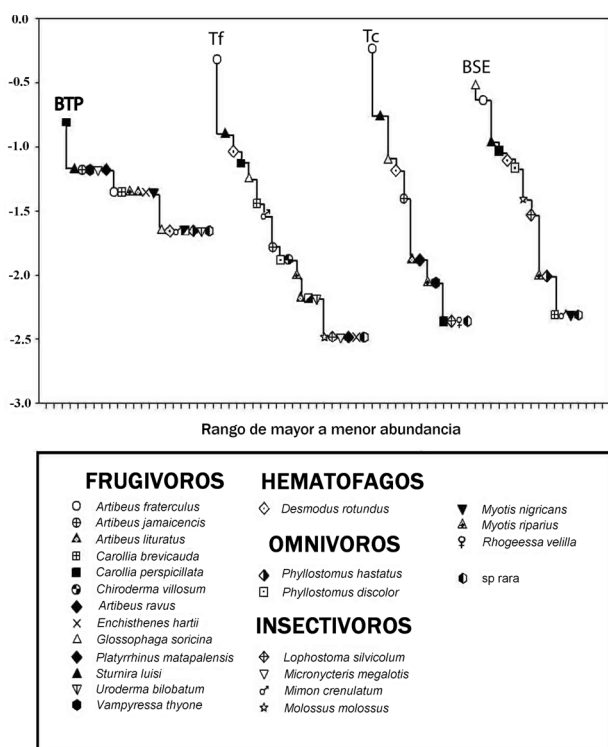


Fig. 1. Curvas de rango abundancia para las especies de murciélagos del PNCA. Los textos por encima de cada curva denotan el tipo de hábitat evaluado (ej.: BTP=Bosque Tropical del Pacífico). La leyenda describe los gremios alimenticios de los murciélagos con abundancias superiores a 1. El ensamble de especies raras lo conforman: *Eptesicus chiriquinus*, *Micronycteris minuta*, *Anoura geoffroyi*, *Lonchophylla hesperia*, *Vampyrum spectrum*, *Lasiurus blossevillii*, *Noctilio leporinus*, *Diaemus youngi*, *Myotis keaysi*, *Thyroptera discifera*.

Los valores de superposición de nicho también fueron calculados para las seis especies de murciélagos más abundantes. Los valores de solapamiento de nicho trófico entre estas seis especies de frugívoros más abundantes tuvieron un rango que varió desde nulo (valor de 0) a muy alta, hasta un 94% como es el caso de *G. soricina* y *S. luisi* (Tabla 5).

DISCUSIÓN

Riqueza y composición de murciélagos

El gremio de murciélagos frugívoros de la PNCA está fuertemente dominado por las especies *Artibeus fraterculus*, *A. jamaicensis*, *Sturnira luisi*, *Carollia perspicillata*, *C. brevicauda* y *Glossophaga soricina*. Estos murciélagos están presentes en los cuatro hábitats evaluados, sin embargo, su abundancia es distinta en cada uno de éstos. En las curvas de rango-abundancia se resaltan las especies o grupos de especies que dominan los tipos de hábitats evaluados. En el BTP la especie dominante fue *C. perspicillata*, la cual se

alimenta de especies vegetales que crecen en el estrato bajo del bosque donde se concentran la mayor cantidad de plantas que son parte de su dieta (espigas de piperáceas). *A. fraterculus* fue ampliamente dominante en los hábitats de transición, lo cual indica que esta especie viene haciendo uso de los recursos tanto del BTP como del BSE, cubriendo gran parte del área de estudio. En el BSE el murciélago *G. soricina* fue el más abundante; a pesar de que presenta hábitos mayormente

nectarívoros, también se ha reportado como un frugívoro oportunista (Howell y Burch, 1974; Gardner, 1977; Fleming, 1986, Medellín y Gaona, 1999), lo cual es confirmado en este trabajo. Los elevados valores de *D. rotundus* en Tf, Tc e incluso en BST reafirma lo encontrado por Fenton et al. (1992) quienes plantean que esta especie es indicadora de hábitats perturbados, y por Quintana y Pacheco (2007) quienes reportan un incremento poblacional para esta especie en lugares donde se localizan actividades relacionadas a la cría de animales domésticos. Los bosques Tf, Tc y gran parte del BST se encuentran perturbados por la presencia de ganado vacuno en la zona, así como por cultivos de plátano y cítricos que cubren extensas áreas de estos hábitats.

Dieta

Las especies de plantas mayormente consumidas por murciélagos en el PNCA se concentran en cuatro familias de plantas, Urticaceae, Moraceae, Piperaceae y Solanaceae, las cuales presentan frutos carnosos de tipo siconos

Tabla 3

Número de hallazgos de restos fecales para diferentes especies de plantas y otros rubros encontradas en los murciélagos frugívoros (obligatorios y omnívoros) del PNCA.

Especies	Estado de sucesión del Bosque	A.j	A.f	C.b	C.p	G.s	Pl.m	S.l	P.d	P.h	Total de hallazgos por planta
Árboles											
<i>Cecropia polystachya</i>	Temprano	2	23			1	1				27
<i>Cecropia</i> sp.			5	1				2			8
<i>Ficus eximia</i>	Tardía		17					1			18
<i>Ficus gomelleria</i>	Tardía		1								1
<i>Ficus guianensis</i>	Tardía		14					1			15
<i>Ficus maxima</i>	Tardía		2								2
<i>Ficus obtusifolia</i>	Tardía	7	3								10
<i>Ficus</i> sp.1			1								1
<i>Ficus</i> sp.2								1			1
<i>Ficus</i> sp.3			1					1			2
<i>Muntingia calabura</i>	Temprano		4	2	5	2		1			14
Arbustos											
<i>Acnistus arborescens</i>	Temprano		29	2	7	8		14			60
<i>Miconia</i> sp.			1			1					2
<i>Piper</i> sp.						1					1
<i>Piper aduncun</i>	Temprano			2	1			1			4
<i>Piper amalago</i>	Temprano							1			1
<i>Piper arboreum</i>	Temprano				3						3
<i>Solanum</i> sp.			7			1		1			9
Desconocidas											
Sp.1			4		1						5
Sp.2			1								1
Sp.3					2						2
Sp.4					3						3
Insectos			3			12			14	1	15
Restos vegetales sin semillas			6			10			1		16
Total de hallazgos		9	122	7	22	36	1	24	15	1	221
Porcentaje (%)		4.07	55.2	3.17	9.95	16.3	0.45	10.9	6.79	0.45	100

Abreviaturas: A.j: *Artibeus jamaicensis*, A.f: *A. fraterculus*, C.b: *Carollia brevicauda*, C.p: *C. perpicillata*, G.s: *Glossophaga soricina*, Pl.m: *Platyrrhinus matapalensis*, S.l: *Sturnira luisi*, P.d: *Phyllostomus discolor*, P.h: *P. hastatus*.

(*Ficus*), agregaciones de frutos baya o drupa sésiles tipo espiga (*Cecropia* y *Piper*) y baya (*Acnistus* y *Solanum*) respectivamente. Los frutos de las especies del género *Ficus* fueron generalmente consumidos por especies de la

subfamilia Stenodermatinae (*A. fraterculus* y *A. jamaicensis*) y los del género *Piper* fueron consumidos mayormente por los murciélagos del género *Carollia*; mientras que *S. luisi* consumió frutos de ambos géneros. Estos re-

Tabla 4

Valores de X^2 , grados de libertad y significación del análisis de preferencia de las especies consumidas y amplitud de nicho alimentario (B) para las seis especies de murciélagos frugívoros más abundantes.

Especies	X^2	gl	p	B
<i>Artibeus jamaicensis</i>	2.78	1	0.08	0.03
<i>A. fraterculus</i>	150.74	15	0.00	0.26
<i>Carollia brevicauda</i>	0.43	3	0.93	0.13
<i>C. perspicillata</i>	9.19	6	0.18	0.26
<i>Glossophaga soricina</i>	10.60	5	0.08	0.08
<i>Sturnira luisi</i>	62.67	9	0.00	0.09

Tabla 5

Valores de superposición de nicho acorde con el índice simpátrico de Pianka de los murciélagos frugívoros del PNCA.

Especies	<i>A. fraterculus</i>	<i>S. luisi</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>G. soricina</i>	<i>A. jamaicensis</i>	<i>C. brevicauda</i>
<i>A. fraterculus</i>		0.72	0.52	0.72	0.21	0.44
<i>S. luisi</i>			0.73	0.94	0.00	0.65
<i>C. perspicillata</i>				0.79	0.00	0.73
<i>G. soricina</i>					0.03	0.65
<i>A. jamaicensis</i>						0.00
<i>C. brevicauda</i>						

sultados concuerdan con estudios previos en los que se reporta el mismo comportamiento alimenticio de las especies involucradas (Fleming y Heithus, 1986; Fleming, 1997; Galindo-Gonzalez, 1998; Passos et al., 2003; Thies y Kalko, 2004; Lou y Yurrita, 2005; Da Silva et al., 2008).

Los murciélagos *A. fraterculus* y *S. luisi* mostraron preferencias sobre la especie *A. arborescens* (Solanaceae), arbusto de porte medio que produce gran cantidad de frutos dulces de colores llamativos, el cual es muy abundante cerca de los caminos y quebradas, especialmente en los bosques de transición. Esta especie cumple con todas las características de una especie pionera, es decir, crecimiento rápido, alto poder germinativo y pequeñas y numerosas semillas (Muscarella y

Fleming, 2007). Nuestros resultados coinciden en señalar a *A. fraterculus* como forrajeadora de especies de sucesión temprana (Reynel y León, 1989; Rios, 1990). El resto de especies de murciélagos no mostró ninguna preferencia sobre alguna especie vegetal.

El IID mostró una clara dependencia de la abundancia sobre el papel que cumplen las especies de murciélagos como dispersores en los diferentes tipos de hábitats, siendo las especies *C. perspicillata* y *A. fraterculus* los dispersores más abundantes e importantes en los hábitats evaluados (*C. perspicillata* en BTP y *A. fraterculus* en Tf, Tc y BSE), excepto en el BSE donde la especie más abundante fue *G. soricina*. El BSE es un hábitat pobre en especies de leñosas con frutos carnosos pero en él se encuentran numerosas especies vegetales

con el síndrome de polinización quiropterófila (Faegri y Van der Pijl, 1979). En un análisis de contenidos gastrointestinales de los murciélagos nectarívoros capturados durante los años 2004 y 2006 se encontraron muestras de polen de *Abutilon reflexum*, *Armathocereus cartwrightianus*, *Ceiba trichistandra* entre otras (Arias et al., 2009), las cuales son propias de del BSE y que podrían estar influyendo en la abundancia de *G. soricina* en este ecosistema.

El índice de superposición de nicho alimentario sugiere que los murciélagos frugívoros presentan valores por encima del 50%, existiendo un nivel de competencia sobre el uso del recurso. El grupo conformado por las especies *A. fraterculus*, *S. luisi* y *G. soricina* estaría compitiendo por el recurso fruto, especialmente los dos primeros. Sin embargo, *A. fraterculus* es un murciélago estrictamente del dosel donde obtiene gran parte de su dieta como son los frutos de la familia Moraceae y Solanaceae. Por otra parte *G. soricina* como mencionamos anteriormente es de hábitos nectarívoros y tendría a los frutos como un complemento de su dieta. El grupo conformada por las especies de *Carollia* estaría compitiendo por los frutos del género *Piper*. El murciélago *A. jamaicensis*, no presento niveles altos de superposición de nicho, probablemente debido a sus características físicas de ser el de mayor tamaño dentro del grupo y de alimentarse de frutos más grandes (Ej: *Ficus obtusifolia*).

La poca diversidad de especies vegetales encontradas en las muestras fecales, siendo la mayoría de estas especies pionera, refuerza la tesis sobre la importancia de los murciélagos frugívoros en los procesos de manutención de los bosques. Especies como *A. fraterculus* y *C. perspicillata* podrían estar jugando un papel importante en la sucesión de estos bosques ayudando a las plantas al escapar de la competencia parental, y agregando semillas en un medio que favorece el crecimiento de plantas pioneras, en este caso *Cecropia* y *Piper*. Al desplazarse en claros y zonas perturbadas, transportan semillas de especies pioneras a sitios con mejores condiciones de luz y temperatura.

Cabe mencionar que algunas de las especies vegetales que dispersan forman parte de la dieta de otros mamíferos en Peligro Crítico como el mono coto del pacífico (*Alouatta palliata*) y el venado de cola blanca (*Odocoileus peruvianus*) que se encuentran amenazados y en menor densidad en esta zona (Alzamora, 2006; Vásquez et al., 2007).

En base a los resultados del análisis de las muestras fecales podemos concluir que existe un nivel de competencia por los recursos vegetales entre las especies de murciélagos frugívoros. Actualmente, actividades antrópicas como ganadería, agricultura y tala de bosques son un factor de perturbación que viene modificando los bosques que forman parte del hábitat de estas especies, pudiendo alterar el equilibrio de oferta de recursos. Sin embargo, aún se precisa de mayores estudios, en especial sobre la estructura, composición y dinámica de estos bosques y cómo afectan a las poblaciones animales que dependen de los mismos.

Es necesario hacer intensivos los esfuerzos de conservación y el monitoreo de las poblaciones de murciélagos frugívoros que estarían beneficiando especialmente las áreas degradadas al introducir semillas de especies de bosques menos perturbados en los cambios sucesionales, dando el primer paso para la regeneración y permitiendo a otras especies animales obtener el refugio y alimento respectivo. Esto podría ser un paso importante en la conservación y restauración del BTP, uno de los ecosistemas más frágiles y amenazados de la costa peruana.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias a los fondos obtenidos mediante el programa de apoyo a la investigación de especies amenazadas que se desarrolla a través de las "Becas María Koepcke" coordinado por CI Perú y la Asociación Peruana para la Conservación de la Naturaleza (APECO), en la donación 016-2006. También fue posible gracias a los fondos otorgados por Bat Conservation Internacional (BCI), y el Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas "Antonio Raimondi" (ICBAR) de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM) con los proyectos 041001081, 051001011 y 061001021. Los autores agradecen a los profesionales y técnicos de los Herbarios del Museo de Historia Natural de San Marcos y del Herbario MOL de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria la Molina

(UNALM) por las facilidades brindadas para la revisión del material antes y después del estudio, en especial por su ayuda en la determinación en las especies vegetales. Al Instituto Nacional de Recursos Naturales (INRENA) por las autorizaciones de colecta y al personal del Parque Nacional Cerros de Amotape (PNCA) que junto a la Policía Nacional nos brindaron las facilidades y apoyo en los lugares de evaluación. Finalmente, agradecemos a cada uno de los miembros del departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural-UNMSM, que participaron en las salidas de campo, además de profesionales, estudiantes y bachilleres de la Universidad Nacional de Piura (UNP) y de la UNALM, que nos ayudaran durante la fase de campo.

LITERATURA CITADA

- ALZAMORA M. 2006. Población y uso de hábitat por *Alouatta palliata aequatorialis* "Mono coto de Tumbes" en la Zona Reservada de Tumbes, Sector El Caucho - Campoverde. Naturaleza y Cultura. Informe Técnico. Conservation International.
- ARIAS E, R CADENILLAS y V PACHECO. 2009. Dieta de murciélagos nectarívoros del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes. Revista Peruana de Biología 16(2):187-190.
- ASCORRA C, D GORCHOV y F CORNEJO. 1989. Observaciones en aves y murciélagos relacionados con la dispersión de semillas en el valle del Palcazú, selva central del Perú. Boletín de Lima 62:91-95.
- ASCORRA C y DE WILSON. 1992. Bat frugivory and seed dispersal in the Amazon, Loreto, Peru. Publicaciones del Museo de Historia Natural UNMSM (A) 43:1-6.
- BEST BJ y M KESSLER. 1995. Biodiversity and Conservation in Tumbesian Ecuador and Peru. Cambridge: Bird Life International.
- BRACK A. 1988. Ecología de un país complejo. En: Gran Geografía del Perú - Naturaleza y Hombre. Editorial Juan Mejía-Manfer.
- CÁCERES P. 2004. Caracterización dendrológica de las especies de los géneros *Ficus* y *Cecropia* (Moraceae) en el valle de Chanchamayo (Junín-Perú). Tesis para optar al título de Ingeniero Forestal. Universidad Nacional Agraria la Molina-UNALM.
- CDC-UNALM. 1991. Plan Director del Sistema Nacional de Unidades de Conservación (SINUC), una aproximación desde la diversidad biológica (propuesta CDC-UNALM). Centro de Datos para la Conservación, Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima. Perú.
- DODSON CH y AH GENTRY. 1991. Biological extinction in western Ecuador. Annals of the Missouri Botanical Garden 78(2):273-295.
- DA SILVA A, O GAONA y R MEDELLÍN. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon forest, Mexico. Journal of Mammalogy 89(1):43-49.
- FAEGRI K y L VAN DER PIJL. 1979. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford.
- FEINSINGER P. 2001. Designing Field Studies for Biodiversity Conservation. Island Press, Washington D. C.
- FENTON M, L ACHARYA, D AUDET, B HICKEY, C MERRIMAN, M OBRIST, D SYME y B ADKINS. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in Neotropics. Biotropica 24(3):440-446.
- FLEMING TH. 1997. Fruit bats, prime movers of tropical seeds. Bats 5(3):3-8.
- FLEMING TH. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118, en: Frugivores and Seed Dispersal (A Estrada y TH Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- FLEMING TH y ER HEITHAUS. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. Journal of Mammalogy 67(4):660-671.
- FLEMING TH y V SOSA. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. Journal of Mammalogy 75(4):845-851.
- FOSTER RB, J ACRE y T WATCHER. 1986. Dispersal and sequential plant communities in Amazonas Peru floodplain. Pp. 357-370, en: Frugivores and Seed Dispersal (A Estrada y TH Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- GALINDO-GONZÁLES J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. Acta Zoológica Mexicana 73:57-74.
- GALINDO-GONZÁLES J, J GUEVARA y V SOSA. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conservation Biology 14(6):1693-1703.
- GARDNER AL. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350, en: Biology of Bats of the New World, family Phyllostomatidae (RJ Baker, JK Jones y DC Carter, eds.). Lubbock, special publication Museum Texas Tech University. 13.
- GENTRY A. 1993. A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru). Conservation International. Washington D.C.
- GOTELLI NJ y GL ENTSMINGER. 2009. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- GORCHOV D, 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.
- GORCHOV D, F CORNEJO, C ASCORRA y M JARAMILLO. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. Oikos 74:235-250.
- GRISCOM H, E KALKO y M ASHTON. 2007. Frugivory by small vertebrates within a deforested, dry tropical region of central America. Biotropica 39(2):278-282.
- HOLDRIDGE L. 1978. Ecología Basada en Zonas de Vida. IICA. San José - Costa Rica.
- HOWE HF y J SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review Ecology and Systematic 13:201-228.

- HOWE HF y LC WESTLEY. 1988. Ecological relationship of Plants and Animals. Oxford University Press. Oxford.
- HOWELL DJ y D BURCH. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical* 21:281-294.
- INGLE N. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134:251-261.
- KALKO E y C HANDLEY. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153:319-333.
- KREBS CJ. 1998. *Ecological Methodology*. Second edition. Addison Wesley Press. USA.
- LAW BS, J ANDERSON y M CHIDEL. 1999. Bat communities in a fragmented forest landscape on the southwest slopes of the new South Wales, Australia. *Biological Conservation* 88:333-345.
- LOAYZA A, R RÍOS y D LARREA-ALCÁZAR. 2006. Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la estación biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(1):7-23.
- LOBOVA TA, SA MORI, F BLANCHARD, M PUKHAM y P CHARLES-DOMINIQUE. 2003. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany* 90 (3): 388-403.
- LOPEZ J y C VAUGHAN. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica* 6(1):111-119.
- LOU S y C YURRITA. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana* 21(1):83-94.
- LOZADA T, F DE KONING, R MARCHÉ, AM KLEIN y T TSCHARNTKE. 2007. Tree recovery and seed dispersal by birds: comparing forest, agroforestry and abandoned agroforestry in coast Ecuador. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:131-140.
- MEDELLÍN R y O GAONA. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forests and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31(3):478-485.
- MEDELLIN R, M EQUIHUA y M AMIN. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14(6):1666-1675.
- MORENO E y Y ROA. 2005. Flora alimenticia de la comunidad de quirópteros presentes en la cuenca hidrográfica del río Cabi, Chocó-Colombia. Tesis de Grado. Universidad Tecnológica del Chocó. Quibdó-Chocó.
- MUSCARELLA R y TH FLEMING. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews* 82:1-18.
- PACHECO V, R CADENILLAS, S VELAZCO, E SALAS y U FAJARDO. 2007. Noteworthy bat records from the Pacific Tropical rainforest region and adjacent dry forest in northwestern Peru. *Acta Chiropterologica* 9(2):409-422.
- PACHECO V, R CADENILLAS, E SALAS, C TELLO y H ZEBALLOS. 2009. Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista Peruana de Biología* 16(1):005-032.
- PASSOS F, W SILVA, W PEDRO y M BONIN. 2003. Frugivoria en morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervalos, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(3):511-517.
- PONTE M. 1998. Inventario y análisis florístico de la estructura del bosque. Pp. 43-65, *en: La Zona Reservada de Tumbes, Biodiversidad y Diagnóstico Socioeconómico*. (W Wust, ed.). The John D. and Catherine C. MacArthur Foundation/Fondo Nacional por Las Áreas Protegidas por El Estado (PROFONANPE), Lima, Perú.
- QUINTANA H y V PACHECO. 2007. Identificación y distribución de los murciélagos vampiros del Perú. *Revista Peruana de Medicina Experimental y de Salud Publica* 24(1):81-80.
- REYNEL C y J LEÓN. 1989. Especies forestales comunes de los bosques secundarios de Chanchamayo (Perú). Proyecto de Utilización de Bosques Secundarios en el Trópico Húmedo Peruano. UNALM.
- RÍOS J. 1990. Manual de los árboles más comunes de los bosques secundarios de Pucallpa. Proyecto de Utilización de Bosques Secundarios en el Trópico Húmedo Peruano. UNALM.
- RÍOS M, P GIRALDO y D CORREA. 2004. Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río Otún. Fundación EcoAndina, WCS-Colombia.
- ROMO M. 1996. Seasonal variation in fruit consumption and seed dispersal by canopy bats (*Artibeus* spp.) in a lowland forest in Peru. *Vida Silvestre Neotropical* 5(2):110-119.
- ROMO M. 2004. Regeneration ecology and population structure of the emergent tree *Dipterix micrantha* (Fabaceae) in floodplain forests of the Manu river, Amazon Peru. *Annales Universitatis Turkuensis*.
- SIMMONS NB y RS VOSS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical low-land rainforest fauna Part 1: bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237:1-219.
- SHULZE M, N SEAVY y D WHITACRE. 2002. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical an in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica* 32(1):174-184.
- THIES W y E KALKO. 2004. Phenology of Neotropical peppers plants (Piperaceae) and their association with their main dispersor, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362-374.
- VAN CAKENBERGHE V, A HERREL y L AGUIRRE. 2002. Evolutionary Relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalia: Chiroptera). Pp: 205-236, *en: Topics in Functional and Ecological*

- Vertebrate Morphology (P Aerts, K. D'Août, A Herrel y R Van Damme, eds.). Shaker Publishing.
- VAN DER PIJL L. 1969. The Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VÁSQUEZ P, F BURNEO, E CANZIANI y J RÍOS. 2007. Las plantas silvestres en la alimentación del venado cola blanca del Coto de Caza el Angolo-Piura. Guía de campo para su reconocimiento. UNALM-CDC.
- VAUGHAN C y J LOPEZ. 2007. Food niche overlap among frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 55(1):301-313.
- WHITTAKER RS y SH JONES. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography* 21:245-258.
- WILSON DE, CF ASCORRA y S SOLARI. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. Pp: 613-625, *en: Manu, the biodiversity of southeastern Peru* (DE Wilson y A Sandoval, eds.). US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC y Editorial Horizonte, Lima.
- WUST HW (ed.). 1998. La Zona Reservada de Tumbes, Biodiversidad y Diagnóstico Socioeconómico. The John D. and Catherine C. Mac-Arthur Foundation/ Fondo Nacional por Las Áreas Protegidas por El Estado (PROFONANPE), Lima, Perú.