

Dieta y estructura trófica de un ensamblaje de murciélagos en los bosques montanos del Santuario Nacional Pampa Hermosa, Junín, Perú

TRABAJOS ORIGINALES

Presentado: 31/07/2018
Aceptado: 11/05/2019
Publicado online: 06/07/2019

Correspondencia:

*Autor para correspondencia

Edith Arias: edithariasarone@gmail.com
Víctor Pacheco: vpachecot@unmsm.edu.pe

Otros datos de los autores / biografía:

ORCID Edith Arias: 0000-0002-2011-6284
ORCID Víctor Pacheco: 0000-0002-1005-135X

Citación:

Arias E., V. Pacheco. 2019. Dieta y estructura trófica de un ensamblaje de murciélagos en los bosques montanos del Santuario Nacional Pampa Hermosa, Junín, Perú. *Revista peruana de biología* 26(2): 169 - 182 (Julio 2019). doi: <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v26i2.16375>

Palabras clave: dieta; murciélagos; grupos funcionales; especialización; filogenia.

Keywords: bats; diet; elevations; functional groups; specialization; phylogeny.

Diet and trophic structure in an assemblage of bats in montane forest of Pampa Hermosa National Sanctuary, Junin, Peru

Edith Arias*^{1,2}, Víctor Pacheco^{1,3}

1. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Museo de Historia Natural, Apartado 14-0434, Lima-14, Perú.
2. Universidad Católica Sedes Sapientiae, Lima, Perú
3. Instituto de Ciencias Biológicas Antonio Raimondi, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

Resumen

Se estudia la dieta y la estructura trófica de 36 especies de murciélagos del Santuario Nacional Pampa Hermosa. Se analizaron muestras fecales y geles con polen. En las fecas se encontraron semillas, polen y restos de artrópodos. Los murciélagos se clasificaron en seis grupos funcionales. En la dieta de los frugívoros sedentarios (FS), frugívoros nómades (FN) y nectarívoros (N) se identificaron 70 morfoespecies de semillas y polen; en la dieta de los insectívoros aéreos (IA) e insectívoros recolectores (IR) se identificaron nueve morfo especies de artrópodos. El análisis de componentes principales muestra la separación de los murciélagos y sus dietas. *Carollia brevicauda*-Piperaceae (*Piper* spp.), *Vampyressa melissa*-Moraceae (*Ficus* spp.), *Sturnira lilium*-Solanaceae; *Anoura peruana* y *Anoura cultrata* separados por el consumo de Fabaceae y Bombacaceae, respectivamente, y *Myotis* spp. por el consumo de artrópodos. La amplitud de nicho alimentario fue menor de 0.50, en todo el ensamblaje. Los valores de solapamiento de dieta fueron mayores de 0.5 entre: *A. cultrata*-*A. caudifer* (0.59), *Sturnira lilium*-*Uroderma bilobatum* (0.55), *V. melissa*-*Platyrrhinus masu* (0.62), y en general para los IA e IR. El análisis de agrupamiento basado en los valores de solapamiento de dieta, agrupa a los frugívoros estrictos Sternodermatinae separándolos de los murciélagos con dietas insectívoras, como *Carollia* spp. y *Anoura* spp.

Abstract

We study the diet and trophic structure of 36 bat species from the Pampa Hermosa National Sanctuary. Faeces samples and gels with pollen were analyzed; seeds, pollen and remains of arthropods were found in the feces. Bats were classified in six functional groups. We found in the diet of the sedentary frugivores (FS), frugivorous nomads (FN) and nectarivores (N), 70 morphospecies of seed and pollen; in the diet of the aerial insectivorous (IA) and foliage gleaners (IR), nine morphospecies of arthropods. Principal component analysis shows the separation of bats and their diets; *Carollia brevicauda*-Piperaceae (*Piper* spp.), *Vampyressa melissa*-Moraceae (*Ficus* spp.), *Sturnira lilium*-Solanaceae; *Anoura peruana* and *Anoura cultrata* were separated by the consumption of Fabaceae and Bombacaceae, respectively, and *Myotis* spp. for the consumption of arthropods. The niche breadth was less than 0.50, in the assemblage. The values of dietary overlap were higher than 0.5, between: *A. cultrata*-*A. caudifer* (0.59), *Sturnira lilium*-*Uroderma bilobatum* (0.55), *V. melissa*-*Platyrrhinus masu* (0.62), in for the almost of AI and IR. The cluster analysis based on dietary overlap grouped to the strict frugivores Sternodermatinae in a different cluster than bats with insectivorous diets, as *Carollia* spp. and *Anoura* spp.

Introducción

Los murciélagos son un grupo de especies clave dentro de los bosques tropicales debido a los servicios ecosistémicos que proveen, como la dispersión de semillas, polinización, control de poblaciones de artrópodos; entre otros, participando en el mantenimiento de los bosques (Kunz et al. 2011). Para llevar a cabo estos roles, los murciélagos se agrupan en ensambles, un conjunto de especies que usan recursos similares, siendo frugívoros, nectarívoros, insectívoros, hematófagos, piscívoros, carnívoros, y eventualmente pueden ser folívoros y saprófagos (Fauth et al. 1996, Patterson et al. 2003). En los bosques tropicales ha sido estudiada principalmente la dieta de los murciélagos frugívoros (Gorchov et al. 1995, Giannini & Kalko 2004, Loayza et al. 2006, Lindner & Morawetz 2006, Gonçalves da Silva et al. 2008, Estrada-Villegas et al. 2010, Novoa et al. 2011, Ríos-Blanco et al. 2015, Suárez et al. 2015), mientras que es menos conocida la de nectarívoros (Muchhala & Jarrín 2002, Arias et al. 2009, Geiselman 2010), e insectívoros (Willig et al. 1993, Machado 2002, Aguiar & Antonini 2008). Así mismo, estudios que engloben las dietas de más de un ensamble de murciélagos, son poco comunes (Ascorra et al. 1996, Willig et al. 1993, Giannini & Kalko 2004).

Los diferentes hábitos alimentarios que presentan los murciélagos tienen relación con características morfológicas, sensoriales, locomotoras y funcionales que se han diferenciado a lo largo de su historia evolutiva (Baker et al. 2012). La diferenciación de estos caracteres estaría representando la especialización hacia algún recurso en particular, como frutos, néctar, artrópodos o sangre, aunque es conocido que los murciélagos en ocasiones pueden sustituir o complementar dichos recursos en respuesta a su disponibilidad. Algunos murciélagos nectarívoros pueden consumir también artrópodos y frutos, dependiendo de la estacionalidad (Howell & Burch 1974, Willig et al. 1993, Zortea 2003, Barros et al. 2013), y otros como los frugívoros pueden consumir además artrópodos, como parte importante de sus dietas (Willig et al. 1993, Gorchov et al. 1995, Mello et al. 2004).

En la estructura trófica de los ensamblajes de murciélagos, algunas especies recurren hacia ciertas estrategias para evitar la competencia de sus recursos. En bosques tropicales de selva baja, amplios estudios en frugívoros comprueban la especialización de algunos murciélagos hacia determinados géneros o familias de plantas: *Carollia* spp.-*Piper* spp. (Piperaceae), *Sturnira* spp.-*Solanaceae*/*Piper* spp., *Vampyressa* spp.-*Ficus* spp. (Moraceae), *Artibeus* spp. y *Platyrrhinus* spp.-*Ficus* spp./*Cecropia* spp. (Cecropiaceae). (Gorchov et al. 1995, Giannini & Kalko 2004, Gonçalves da Silva et al. 2008). En bosques montanos se ha observado que *Carollia brevicauda*, complementa el consumo de *Piper* spp. con familias como Araceae y Solanaceae (Lindner & Morawetz 2006, Loayza et al. 2006, Estrada-Villegas et al. 2010), mientras que *Sturnira lilium* consume principalmente Solanaceae (Giannini 1999, Mello et al. 2008). Sumando los estudios citados, la dieta de los murciélagos frugívoros mencionados sería conservativa en la especialización de sus recursos.

En nectarívoros si se comparan los estudios de bosques tropicales, no se establece especialización hacia determinadas plantas, aunque algunos estudios coinciden en reconocer a algunas familias como mayormente consumidas. Así, en bosques de selva baja *Anoura* spp. consume principalmente Fabaceae, Bombacaceae y Marcgraviaceae (Sazima et al. 1999, Geiselman 2010, Barros et al. 2013), y en bosques montanos *Anoura* spp. consumen principalmente Bromeliaceae, Campanulaceae, Marcgraviaceae, Malvaceae y Flaucortiaceae (Muchhala & Jarrín 2002, Maguiña et al. 2012); en este contexto, los nectarívoros mantienen una dieta generalista dentro de las familias en mención.

En cuanto a los murciélagos insectívoros debido a su proceso de digestión y la composición de sus presas (exoesqueletos, cuerpos blandos) la identificación de sus componentes dietarios es compleja (Rolfe et al. 2014), por lo que analizar el tipo de preferencia que presentarían en sus dietas puede resultar impreciso. Técnicas convencionales como la búsqueda de restos de artrópodos en fecas, logran por lo general identificaciones solo a nivel de órdenes y familias. Siguiendo estos métodos, estudios en hábitats tropicales reportan que murciélagos como *Myotis* spp. y *Molossus molossus* consumen artrópodos de los órdenes Lepidóptera, Díptera y Coleóptera (Willig et al. 1993, Machado 2002, Aguiar & Antonini, 2008). Por otro lado, estudios de dieta a un nivel molecular obtienen identificaciones más específicas; se documentan que familias como Vespertilionidae, Molossidae y Mormoopidae tendrían preferencias por los órdenes Lepidoptera y Diptera (Bohmann et al. 2011, Gonsalves et al. 2013, Rolfe et al. 2014, Galan et al. 2017); en tanto, los insectívoros mantendrían sus preferencias alimenticias dentro de los órdenes citados.

Por otro lado, la estructura trófica de los murciélagos ha sido relacionada con su filogenia. El estudio de Giannini y Kalko (2004) de los hábitos dietarios de 30 especies de filostómidos, muestra a través del solapamiento de dieta, un dendrograma en donde los murciélagos forman grupos acorde a la similitud de sus dietas, resolviendo que la estructura trófica de los murciélagos presenta una correlación general con la filogenia de Phyllostomidae propuesta por Wetterer et al. (2000) y Baker et al. (2000). En contra parte, no se han realizado estudios en donde se relacionen los hábitos dietarios y la filogenia de familias insectívoras como Molossidae, Vespertilionidae, entre otros. En los resultados de Giannini y Kalko (2004) se postulan que patrones históricos determinan en gran parte la estructura trófica contemporánea de las especies; siguiendo esta premisa se espera que murciélagos insectívoros presenten una relación con su filogenia.

Debido a que en los bosques montanos del Perú no existen estudios que documenten la dieta total de un ensamblaje de murciélagos, el propósito principal de este trabajo fue documentar la dieta y estructura trófica de un ensamblaje de murciélagos presentes en el Santuario Nacional Pampa Hermosa, Junín, Perú. En el estudio se identificaron los ítems alimenticios de la dieta de los murciélagos, los grupos funcionales, y se analizó si los mur-

ciélagos son especialistas de los recursos que consumen. Además, se determinó la amplitud y el solapamiento de dieta, con el cual se realizó un análisis de *cluster* interpretado en un dendrograma para determinar las relaciones tróficas entre los murciélagos y analizar si existe alguna relación con su posición filogenética ya documentada.

Material y métodos

Área de estudio.- El área de estudio se ubica dentro del Santuario Nacional Pampa Hermosa (SNPH) y su zona de amortiguamiento, en la provincia de Chanchamayo del departamento de Junín, Perú. El SNPH se ubica en la ecoregión de Yungas (Brack-Egg 1986), presentan zonas de vida de bosque tropical montano bajo muy húmedo en el Santuario, y bosque premontano tropical muy húmedo en la zona de amortiguamiento (Holdridge 1967, La Torre et al. 2007). Se evaluaron cuatro localidades con diferentes elevaciones. Podocarpus (1900 m) (10°59'49.2" S, 075°25'57.1"W), Los Cedros (1600 m) (10°59'43.1"S, 075°25'37.2"W), Santa Isabel (1450 m) (10°58'54.1"S, 075°25'53.3"W) y Nueva Italia (1370 m) (10°59'18.6"S, 075°25'17.3"W). Estas localidades presentan un clima cálido tropical muy húmedo, la temperatura media anual es entre 16 y 19 C°, con una precipitación pluvial de 1900 a 3000 mm/añal (ver Arias et al. 2016).

Las localidades de Podocarpus y Los Cedros presentan un bosque montano bajo muy húmedo. Podocarpus está dominado por la presencia de las familias Podocarpaceae y Clusiaceae principalmente, otras familias presentes son Lauraceae, Moraceae, Cecropiaceae y Piperaceae, los árboles presentan en promedio 15 m de altura y DAP de 15 cm. El dosel está cubierto en un 50% aproximadamente, se observó gran cantidad de epífitas de las familias Araceae y Bromeliaceae; la vegetación del sotobosque es escasa y está conformado por arbolillos de crecimiento reciente. Los Cedros se caracteriza por la presencia de las familias Meliaceae (*Cedrela* spp.), Moraceae, Lauraceae, Urticaceae, Piperaceae y Bombacaceae, los árboles presentan en promedio 20 m de altura y DAP entre 17 – 25 cm. La cobertura de dosel es de un 75%, el sotobosque es poco denso, se encuentran plántulas de la familia, Araceae, Piperaceae y helechos arbóreos. Las localidades de Santa Isabel y Nueva Italia presentan un bosque premontano tropical muy húmedo. Santa Isabel se caracteriza por presentar bosques secundarios; entre las familias más representativas se encuentra Bombacaceae, Fabaceae, Lauraceae, Cecropiaceae y Moraceae, los árboles presentan en promedio una altura de 20 m y DAP de 15 cm, la cobertura de dosel es menor al 50%, presentan un sotobosque bastante denso y cubierto por hierbas y arbustos de las familias Piperaceae y Solanaceae. Nueva Italia presenta bosques secundarios, entre las familias más representativas se encuentran Lauraceae, Cecropiaceae, Fabaceae y Moraceae, los árboles presentan en promedio una altura de 20 m y DAP entre 10 a 30 cm, presentan una cobertura de dosel menor al 50%, con un sotobosque denso conformado por hierbas, arbustos y arbolillos de las familias Solanaceae, Piperaceae y Lauraceae (Arias et al. 2016).

Captura de murciélagos.- La evaluación se realizó en las localidades de Nueva Italia, Los Cedros y Podocarpus durante los meses de mayo y octubre (2011) y para Santa Isabel en mayo-junio y setiembre (2012). En cada localidad se utilizaron 10 redes de neblina de 12 x 2.5 m, cada localidad fue evaluada por 14 noches durante dos temporadas resultando un esfuerzo de 560 redes-noche (ver Arias et al. 2016). Todas las redes fueron ubicadas a nivel del sotobosque en sitios óptimos para la captura de murciélagos: cerca de plantas en fructificación y floración, en cursos de quebradas, en claros de bosques, vías de vuelo y cerca a posibles refugios (Simmons & Voss 1998); permanecieron abiertas desde las 18:00 h hasta las 24:30 h y fueron revisadas por intervalos de 40 minutos. La identificación se realizó en campo con ayuda de claves taxonómicas (Pacheco & Solari 1997, Tirira 2007, Díaz et al. 2011). Algunos especímenes fueron preparados como ejemplares de referencia y fueron depositados en la colección del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de San Marcos (MUSM), Lima, Perú.

Dieta y ensambles.- Se colectaron las fecas de los murciélagos de las redes al momento de la captura y de las bolsas de tela donde los ejemplares fueron colocados; las fecas fueron colectadas en bolsas de papel. A los especímenes que presentaban polen en su pelaje, antes de colocarlos en las bolsas de tela se le extrajo una muestra de polen del rostro, cabeza, alas y cuerpo, con una cinta adhesiva transparente que contenía un gel de glicerogelatina (solución de glicerina y colapez en una proporción de 3:1), las cintas con gel fueron colocadas en tubos de plástico de tapa rosca (marca Vacutainer) para evitar la contaminación con hongos. En el laboratorio se procesaron las muestras fecales; primero se secaron en una estufa, luego se colocaron en unas placas Petri y con un estereoscopio se separaron las semillas y restos de artrópodos; los residuos de fecas se reservaron para el procesamiento de polen. Las semillas se limpiaron con agua destilada y se colocaron en sobres de papel aluminio; los restos de artrópodos se separaron en viales con alcohol 70°. Las muestras que contenían polen: los geles de glicerogelatina y residuos de fecas, fueron sometidas a un proceso de acetólisis (Erdtman 1986) y posteriormente se colocaron en láminas portaobjetos, considerando dos láminas por muestra.

Para la identificación de semillas y polen se utilizaron claves taxonómicas; las semillas fueron observadas en un estereoscopio con objetivos de 10X y 40X, se fotografiaron y compararon con catálogos de semillas y claves taxonómicas de Lobo et al. (2009), Cornejo y Janovec (2010), Linares y Moreno-Mosquera (2010). El polen fue observado en un microscopio con objetivos de 40X y 100X, se fotografiaron y compararon con claves taxonómicas de Erdtman (1986), Bush y Weng (2006). Adicionalmente las muestras de semillas y polen se compararon con algunas plantas de la zona de estudio las que fueron identificadas en el Herbario Forestal de la Universidad La Molina (MOL, Lima, Perú). Para la identificación de artrópodos solo se utilizó claves taxonómicas (Whitaker 1988, McGavin 2002). Las muestras de semillas, polen y artrópodos fueron analizadas y depositadas en el Departamento de Mastozoología del MUSM.

Las semillas, polen y restos de artrópodos fueron considerados como ítems alimenticios; cada ítem identificado fue considerado como una morfoespecie de semilla, polen o artrópodo. Se determinaron los ensambles (frugívoro, insectívoro, nectarívoro) en base a los ítems encontrados en la dieta de cada murciélago, posteriormente dentro de los ensambles se clasificaron grupos funcionales siguiendo las consideraciones de Soriano (2000), quien toma en cuenta las diferentes estrategias de forrajeo que presentan los murciélagos.

Análisis de datos.- La especialización de los murciélagos hacia sus recursos se determinó mediante un análisis de componentes principales (Giannini & Kalko 2004, Gonçalves da Silva et al. 2008, Castro-Luna & Galindo-González 2012); para obtener una mejor representación del diagrama de ordenación, se consideraron a los murciélagos que presentaron un mayor número de muestras. El análisis se realizó dependiendo del nivel de identificación de los ítems alimenticios, a nivel de familias en las plantas y órdenes en los artrópodos; se utilizó el número de ocurrencia de eventos (familias u orden) en la dieta de los murciélagos analizados, esto es, el número de veces que cierta familia u orden estuvo presente (Castro-Luna & Galindo-González 2012). Para este fin se utilizó el paquete estadístico de Infostat V. 2015 (Di Rienzo et al. 2013).

Por otro lado, se calculó la amplitud de nicho alimentario para cada especie utilizando la medida de Levins estandarizada (Krebs 1998) usado en el estudio de Nova et al. (2011). Este índice es independiente del número de recursos disponibles o reconocidos; se expresa en una escala entre 0 y 1, el valor es máximo cuando la proporción de utilización de los recursos consumidos por una especie son los mismos, mientras que el valor es mínimo cuando la proporción de un recurso es mayor a los otros recursos consumidos. Los valores de amplitud de nicho alimentario (Ba) fueron calculados dependiendo de los ítems alimenticios que se hallaron en la dieta de cada murciélago.

El solapamiento de dieta entre las especies, se calculó utilizando el índice de Morisita-Horn (Horn 1966), aplicado en estudios dietarios (Gorchov et al. 1995, Giannini & Kalko 2004). Se expresa en un rango de 0 a 1, en donde 0 indica que no hay solapamiento mientras que 1 indica un solapamiento total de la dieta. Por último, para representar las relaciones tróficas entre los murciélagos y en base a los valores de solapamiento de dieta, se realizó un análisis de *cluster* y UPGMA (Unweighted Paired Group Method with Arithmetic Mean) con un dendrograma resultante; se utilizó el programa PAST V 3.0 (Hammer et al. 2001).

Resultados

Dieta y descripción de grupos funcionales.- Se analizó la dieta de las 36 especies de murciélagos registrados en el Santuario Nacional Pampa Hermosa (Arias et al. 2016). Se colectaron 208 muestras de heces y 40 muestras de geles con polen; en total 193 muestras fueron positivas, es decir presentaron algún ítem alimenticio reconocible (semillas, polen y restos de artrópodos) (Tabla 1). Las 36 especies se agruparon en seis grupos funcionales: frugívoros sedentarios, frugívoros nómades,

insectívoros aéreos, insectívoros recolectores, nectarívoros y hematófago (Tabla 1). *Carollia brevicauda* y *Carollia perspicillata* se agruparon en los frugívoros sedentarios e insectívoros recolectores, *Anoura caudifer*, *Anoura cultrata*, *Anoura peruana*, *Glossophaga soricina* y *Lonchophylla handleyi* se agruparon como nectarívoros e insectívoros recolectores; las demás especies conformaron solo un grupo funcional. En las especies: *Eptesicus andinus*, *Phylloderma stenops*, *Sturnira oporaphilum* y *Vampyroides caraccioli*, los restos de semillas y artrópodos fueron irreconocibles, pero su hallazgo fue de importancia para clasificar a dichas especies dentro de algún grupo funcional (Tabla 1)

Se identificaron 79 morfoespecies de las cuales, 50 son de semillas, 20 son de polen y nueve corresponden a restos de artrópodos. Las semillas y polen pertenecieron a 21 familias: Annonaceae, Araceae, Asteraceae, Bombacaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Cecropiaceae, Cyclanthaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Flacourtiaceae, Malvaceae, Marcgraviaceae, Melastomataceae, Moraceae, Piperaceae, Proteaceae, Rubiaceae, Solanaceae y Urticaceae; se siguió el sistema de clasificación clásica de Cronquist (1981). Los artrópodos pertenecieron a nueve órdenes: Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera y Araneae. De las semillas y polen, 10 morfoespecies fueron identificados hasta especie, 39 hasta género, 13 hasta familia y una hasta subfamilia, las restantes no se determinaron a ningún nivel taxonómico por lo que se consideró como indeterminadas. Los restos de artrópodos solo fueron identificados hasta Orden (Apéndice 1).

En la dieta de los murciélagos que consumen frutos o polen, las familias que presentaron un mayor porcentaje de ocurrencia fueron: Solanaceae (29%), Piperaceae (21%), Cecropiaceae (8%), Moraceae (8%) y Fabaceae (7%) (Fig. 1). Dentro de la dieta de los murciélagos que consumen artrópodos, Coleoptera (42%) Lepidoptera (25%), Diptera (10%) e Hymenoptera (8%) presentaron un mayor porcentaje de ocurrencia dentro de sus dietas (Fig. 2).

Estructura trófica.- El análisis de componentes principales para dieta de los murciélagos *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *Sturnira lilium*, *Sturnira magna*, *Platyrrhinus masu*, *Platyrrhinus infuscus*, *Vampyressa melissa*, *Anoura peruana*, *Anoura cultrata*, *Myotis riparius*, *Myotis keaysi* y *Lophostoma silvicolum* (que presentaron un mayor número de heces analizadas), muestran que los tres primeros componentes explicaron el 66.6% de la variación de la dieta. El primer componente (eje X) explicó el 31.4% de la variación y separó la dieta de *C. brevicauda* de los demás murciélagos, ya que en su dieta frugívora la familia Piperaceae (*Piper* spp.) presentó un porcentaje de ocurrencia del 50% (Fig. 3, Apéndice 1). En la dieta de *C. brevicauda*, la familia Solanaceae fue la segunda más consumida (21%) y las familias Clusiaceae, Annonaceae y Marcgraviaceae fueron exclusivas en su dieta (Fig. 3, Apéndice 1), en cuanto a su dieta insectívora de *C. brevicauda*, los órdenes Coleoptera y Lepidoptera fueron los más consumidos (Fig. 3, Apéndice 1). El segundo componente (eje

Tabla 1. Número total de fecas y geles, total de ocurrencia de eventos de cada ítem (%), grupos funcionales y valores de amplitud de nicho alimentario de Levins (*Ba*) para el ensamblaje de murciélagos del SNPH. En las especies con un asterisco (*) solo se encontró una morfoespecie con un solo evento de ocurrencia. En las especies *Phylloderma stenops*, *Sturnira oporaphilum*, *Vampyrodes caraccioli* y *Eptesicus andinus*, los restos semillas y artrópodos, respectivamente, fueron reconocidos como ítems alimenticios, pero fueron irreconocibles como alguna morfoespecie. FS: frugívoro sedentario, FN: frugívoro nómada, N: nectarívoro, IA: insectívoro aéreo, IR: insectívoro recolector. *Desmodus rotundus*, murciélago hematófago, no se consideró en el análisis de dieta.

Taxones	N° muestras fecales y/o geles	Total de ocurrencia de eventos de cada ítem (%)			Grupo funcional	Ba
		frutos	polen	artrópodos		
Familia Phyllostomidae						
Subfamilia Glossophaginae						
<i>Anoura aequatoris</i>	2	-	5(100%)	-	N	0.21
<i>Anoura caudifer</i>	4	-	3(60%)	2(40%)	N, IR	0.14
<i>Anoura cultrata</i>	10	-	15(78.9%)	4(21.1%)	N, IR	0.26
<i>Anoura peruana</i>	12	-	27(84.4%)	5(15.6%)	N, IR	0.22
<i>Glossophaga soricina</i>	3	-	1(25%)	3(75%)	N, IR	0.07
Subfamilia Lonchophyllinae						
<i>Lonchophylla handleyi</i>	2	-	3(75%)	1(25%)	N, IR	0.11
Subfamilia Phyllostominae						
<i>Lophostoma silvicolum</i>	4	-	-	6(100%)	IR	0.13
<i>Micronycteris megalotis</i>	1	-	-	2(100%)	IR	0.13
<i>Micronycteris minuta</i> *	1	-	-	1(100%)	IR	-
<i>Gardnerycteris koepckeae</i> *	1	-	-	1(100%)	IR	-
<i>Phylloderma stenops</i>	1	-	-	-	FS	-
<i>Phyllostomus hastatus</i> *	1	1(100%)	-	-	FS	-
Subfamilia Carolliinae						
<i>Carollia brevicauda</i>	73	85(81.7%)	-	19(18.3%)	FS, IR	0.14
<i>Carollia perspicillata</i>	8	9(60%)	-	6(40%)	FS, IR	0.09
Subfamilia Sternodermatinae						
<i>Artibeus glaucus</i>	2	3(100%)	-	-	FN	0.04
<i>Artibeus planirostris</i>	2	2(100%)	-	-	FN	0.02
<i>Chiroderma salvini</i> *	1	1(100%)	-	-	FN	-
<i>Enchisthenes hartii</i> *	1	1(100%)	-	-	FN	-
<i>Mesophylla macconnelli</i> *	1	1(100%)	-	-	FN	-
Familia Phyllostomidae						
<i>Platyrrhinus incarum</i> *	1	1(100%)	-	-	FN	-
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	5	6(100%)	-	-	FN	0.10
<i>Platyrrhinus masu</i>	5	7(100%)	-	-	FN	0.12
<i>Uroderma bilobatum</i>	3	3(100%)	-	-	FN	0.04
<i>Sturnira erythromus</i> *	1	1(100%)	-	-	FS	-
<i>Sturnira lilium</i>	32	37(100%)	-	-	FS	0.11
<i>Sturnira magna</i>	4	5(100%)	-	-	FS	0.05
<i>Sturnira oporaphilum</i>	1	-	-	-	FS	-
<i>Vampyressa melissa</i>	10	12(100%)	-	-	FN	0.10
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	1	-	-	-	FN	-
Familia Vespertilionidae						
<i>Eptesicus andinus</i>	1	-	-	-	IA	-
<i>Histiotus velatus</i> *	1	-	-	1(100%)	IA	-
<i>Myotis keaysi</i>	7	-	-	18(100%)	IA	0.41
<i>Myotis nigricans</i>	1	-	-	3(100%)	IA	0.25
<i>Myotis riparius</i>	9	-	-	16(100%)	IA	0.25
Familia Molossidae						
<i>Molossus molossus</i>	1	-	-	5(100%)	IA	0.5

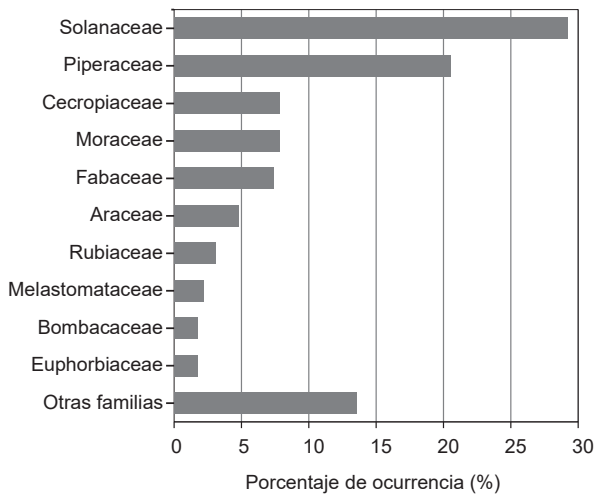


Figura 1. Porcentaje de ocurrencia de las familias de plantas consumidas por los frugívoros nómades, frugívoros sedentarios y nectarívoros del SNPH. Otras familias están representadas por Annonaceae, Araceae, Asteraceae, Bombacaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Clusiaceae, Cyclanthaceae, Euphorbiaceae, Flaucortiaceae, Malvaceae, Malvaceae, Proteaceae, Urticaceae y las morfoespecies “indeterminadas”.

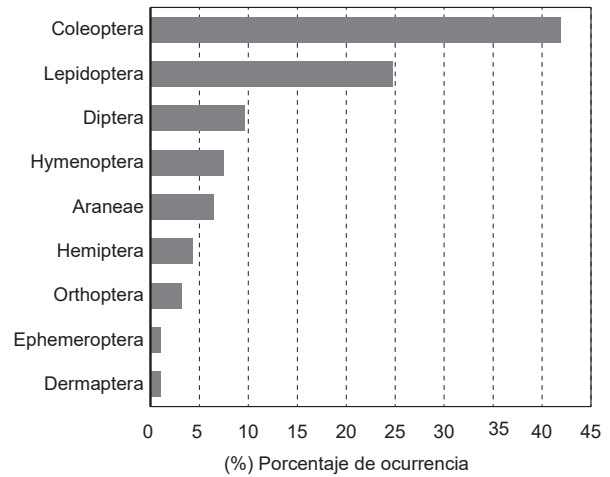


Figura 2. Porcentaje de ocurrencia de los órdenes de artrópodos consumidos por los murciélagos insectívoros recolectores e insectívoros aéreos del SNPH.

Y) explicó el 21.7% de la varianza y separó la dieta de *A. peruana* y *A. cultrata* (Fig. 3). En el extremo superior del eje Y se muestra a *A. peruana* con la familia Fabaceae como principal recurso de su dieta (39%), así mismo las familias Bromeliaceae, Melastomataceae, Proteaceae, entre otros, fueron propias de su dieta. En el extremo opuesto del eje Y se muestra a *A. cultrata* que consumió principalmente a la familia Rubiaceae (33%) y otras familias como Bombacaceae y Cactaceae (Fig. 3, Apéndice 1).

En el gráfico del primer componente versus el tercer componente, este último (eje Y) explicó el 13.5% de la varianza, se observó en un extremo del eje Y a *Myotis keaysi*, que consumió principalmente Coleoptera (39%) e Hymenoptera (22%), separado se encuentra *Myotis riparius* quien consumió principalmente a Coleoptera (50%) y Lepidoptera (25%). Ambos recursos se encuentran entre el plano del eje Y y X, ya que son consumidos por otros murciélagos como *C. brevicauda* (Fig. 4, Apéndice 1). El Orden Ephemeroptera fue un recurso exclusivo para *M. riparius*, y Diptera fue un recurso compartido con *M. keaysi*. Se observa además en eje Y a *Anoura* spp. debido a que comparten su dieta insectívora con *Myotis* spp.; el Orden Hymenoptera fue un recurso compartido entre *A. cultrata* y *M. keaysi*, así como Lepidoptera entre *A. peruana* y *M. riparius*. El Orden Araneae fue un recurso común entre *Anoura* spp. y *M. riparius*. Por otro parte, en la dieta insectívora de *C. brevicauda* los órdenes Araneae, Coleoptera, Hemiptera y Lepidoptera fueron compartidos con *Myotis* spp. y *Anoura* spp. (Fig. 4). En el eje X se observa a los frugívoros *Vampyressa melissa*, *Platyrrhinus masu* y *P. infuscus*, agrupados por el consumo de la Moraceae (*Ficus* spp.), en donde *V. melissa* presentó un mayor porcentaje de ocurrencia de *Ficus* spp. (75%). En *S. lilium*, la familia Solanaceae fue su principal recurso (>80%). Solanaceae se encontró a lo largo del eje X, ya que fue un recurso

común para *C. brevicauda*, *P. infuscus*, *C. perspicillata* y *S. lilium*. *Sturnira magna* compartió el consumo de las familias Araceae y Cecropiaceae con *C. brevicauda*. La dieta insectívora de *C. perspicillata* representó el 40%, por lo que se muestra más agrupada a los insectívoros (*Myotis* spp.) y a *L. silvicolum*, este último con el consumo exclusivo de Orthoptera (Fig. 4, Apéndice 1).

Amplitud de nicho alimentario.- Los valores de amplitud de nicho alimentario (*Ba*) en general fueron bajos. En los murciélagos nectarívoros-insectívoros recolectores como *Anoura* spp., los *Ba* fueron ligeramente mayores que los frugívoros sedentarios-insectívoros recolectores: *Carollia* spp., los frugívoros nómades: *S. lilium*, *V. melissa*, *Platyrrhinus* spp., entre otros, y los insectívoros recolectores como *L. silvicolum*. Por otro lado, en los insectívoros aéreos: *Myotis* spp. y *Molossus molossus* los *Ba* fueron más altos que en los murciélagos citados (Tabla 1).

Solapamiento de dieta.- Entre insectívoros aéreos los valores de solapamiento de dieta por lo general fueron altos: *M. keaysi*-*M. molossus* (0.80) y *M. keaysi*-*M. riparius* (0.70); así también entre los insectívoros recolectores: *Histiotus velatus*-*Micronycteris minuta* (1.00). Entre los frugívoros nómades los valores fueron moderadamente altos como entre *P. masu*-*V. melissa* (0.62), y en los frugívoros sedentarios fueron bajos: *S. lilium*-*S. erythromos* (0.42). Entre *S. lilium*-*S. magna* el valor de solapamiento de dieta fue nulo. Los frugívoros sedentarios-insectívoros recolectores: *C. brevicauda*-*C. perspicillata*, presentaron un solapamiento de dieta bajo (0.47). En los nectarívoros-insectívoros recolectores, se presentaron valores bajos de solapamiento, con excepción de *A. caudifer*-*A. cultrata* (0.59) (Apéndice 2).

Los valores de solapamiento de dieta entre murciélagos que conformaron más de un grupo funcional o dife-

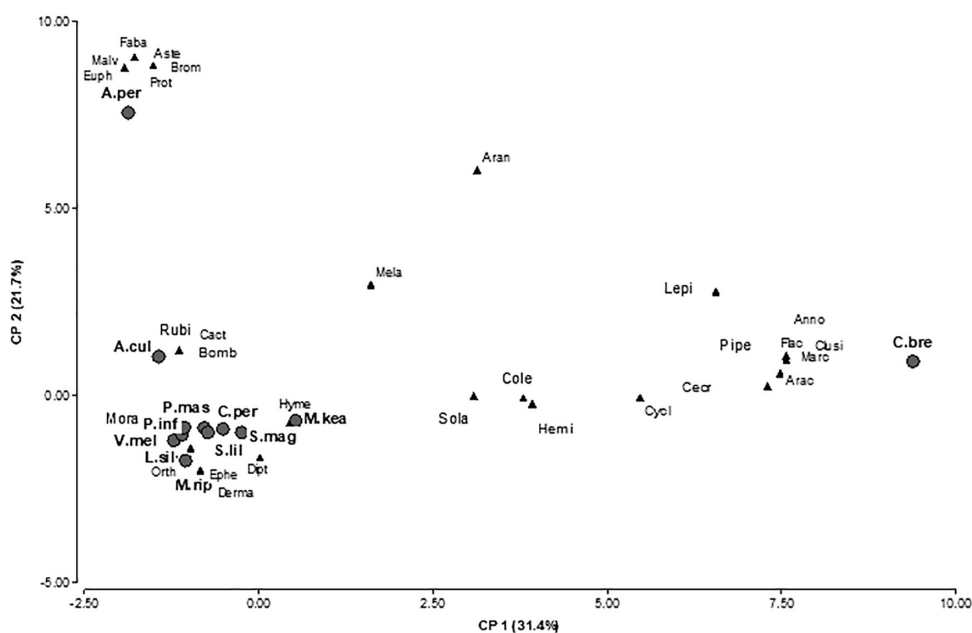


Figura 3. Análisis de componentes principales para los componentes 1 y 2 del análisis de dieta de los murciélagos del SNPH. Se observa que *C. brevicauda* separó su dieta de los demás murciélagos por el consumo de Piperaceae, principalmente. Las dietas de *Anoura* spp. fueron separadas por el consumo de polen. Los ejes muestran en paréntesis el porcentaje de variación para cada componente. Los círculos representan a los murciélagos analizados; *Carollia brevicauda* (C. bre), *C. perspicillata* (C. per), *Sturnira lilium* (S. lil), *S. magna* (S. mag), *Platyrrhinus infuscus* (P. inf), *P. masu* (P. mas), *Vampyressa melissa* (V. mel), *Anoura peruana* (A. per), *A. cultrata* (A. cul), *Myotis riparius* (M. rip), *M. keaysi* (M. kea), *Lophostoma silvicolum* (L. sil), los triángulos representan los recursos consumidos. Bomb: Bombacaceae, Arac: Araceae, Anno: Annonaceae, Aste: Asteraceae, Brom: Bromeliaceae, Cact: Cactaceae, Clusi: Clusiaceae, Cecr: Cecropiaceae, Cycl: Cyclanthaceae, Euph: Euphorbiaceae, Faba: Fabaceae, Flac: Flaucortiaceae, Malv: Malvaceae, Marc: Marcgraviaceae, Mela: Melastomataceae, Mora: Moraceae, Pipe: Piperaceae, Prot: Proteaceae, Sola: Solanaceae, Rubi: Rubiaceae, Aran: Aranea, Cole: Coleoptera, Lepi: Lepidoptera. Derma: Dermaptera, Dipt: Diptera, Ephe: Ephemeroptera, Hemi: Hemiptera, Hyme: Hymenoptera y Orth: Orthoptera.

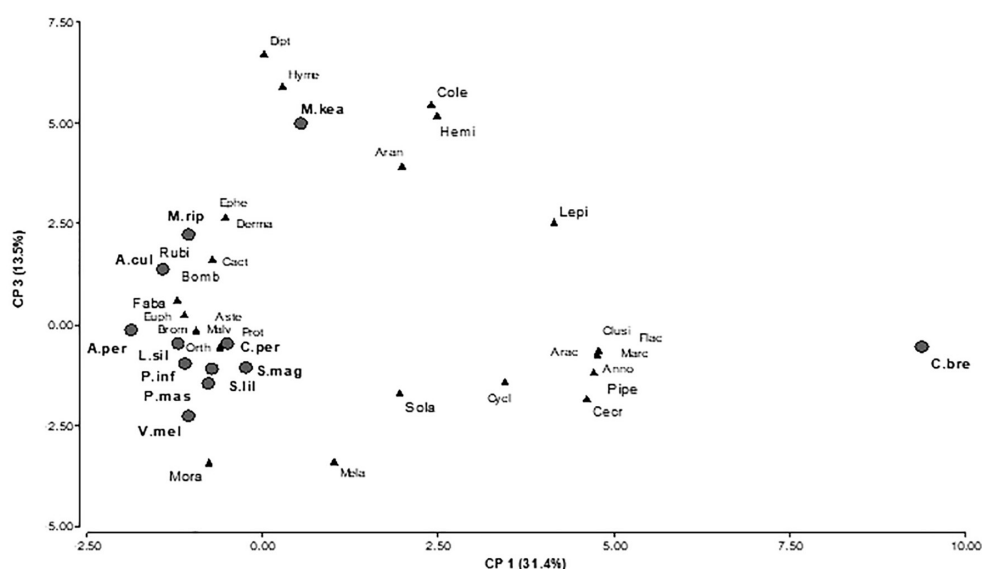


Figura 4. Análisis de componentes principales para los componentes 1 y 3 del análisis de dieta de los murciélagos del SNPH. Se observa que *V. melissa*, *P. infuscus*, *P. masu* se encuentran agrupados por el consumo de Moraceae, *Myotis* spp., se separó de los demás murciélagos por el consumo de artrópodos, *S. lilium* se separó de *C. brevicauda* por el consumo de Solanaceae, siendo este recurso consumido por *Carollia* spp., *S. magna*, y *Platyrrhinus* spp. Los círculos representan a los murciélagos analizados, los triángulos representan los recursos consumidos, se citan los acrónimos en la figura 3.

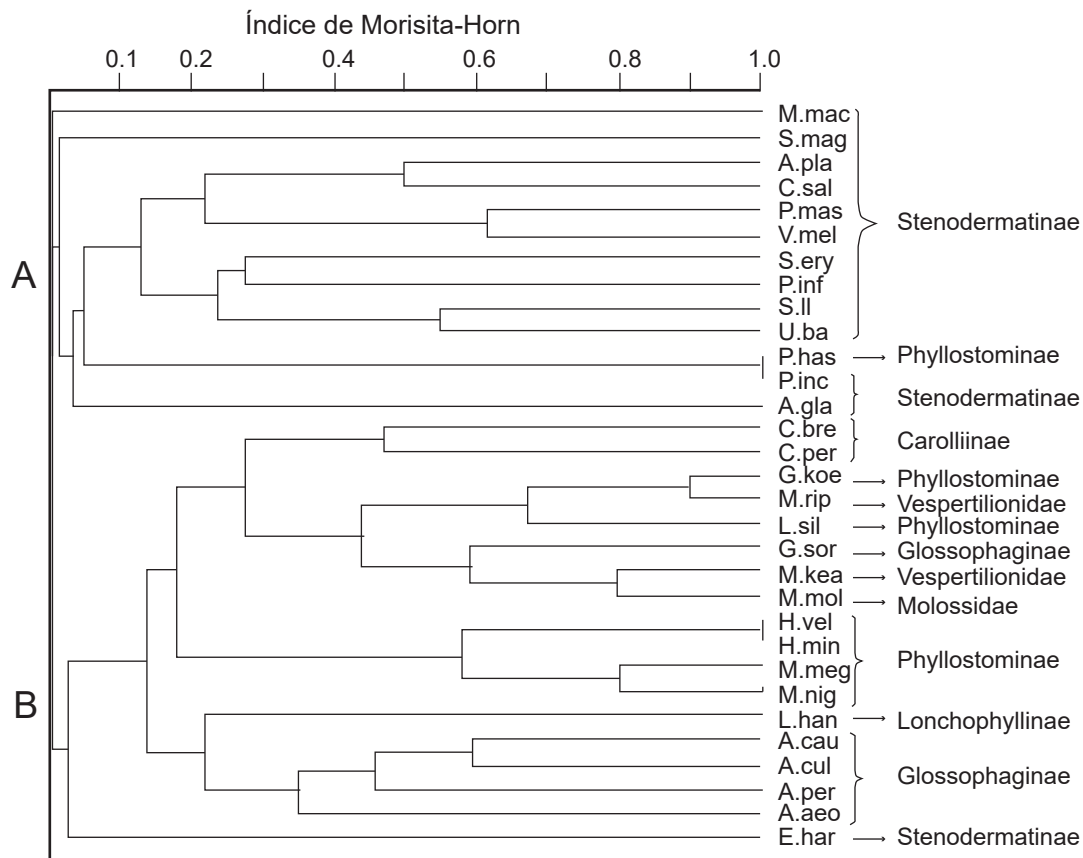


Figura 5. Dendrograma resultante del análisis de *cluster* utilizando el índice de Morisita-Horn (1966) de los murciélagos del SNPH. Se tomó en cuenta los murciélagos en los que se determinó las morfoespecies de sus dietas. A. aeq: *Anoura aequatoris*, A. cul: *A. cultrata*, A. per: *A. peruana*, A. cau: *A. caudifer*, A. gla: *Artibeus glaucus*, A. pla: *A. planirostris*, C. brev: *Carollia brevicauda*, C. per: *C. perspicillata*, C. sal: *Chiroderma salvini*, E. har: *Enchisthenes hartii*, G. sor: *Glossophaga soricina*, H. vel: *Histiotus velatus*, L. han: *Lonchophylla handleyi*, L. sil: *Lophostoma silvicolium*, G. koe: *Gardnerycteris koepckeae*, M. mac: *Mesophylla macconnelli*, M. kea: *Myotis keaysi*, M. rip: *M. riparius*, M. nig: *M. nigricans*, M. meg: *Micronycteris megalotis*, M. min: *M. minuta*, M. mol: *Molossus molossus*, P. mas: *Platyrrhinus masu*, P. inf: *P. infuscus*, P. inc: *P. incarum*, P. has: *Phyllostomus hastatus*, S. lil: *Sturnira lilium*, S. ery: *S. erythromos*, S. ope: *S. oporaphilum*, S. mag: *S. magna*, U. bil: *Uroderma bilobatum*, V. mel: *Vampyressa melissa*.

rentes grupos funcionales fueron de bajos a muy bajos, como en *C. brevicauda*-*S. lilium* (0.31) y *C. brevicauda*-*V. melissa* (0.01), respectivamente, entre otros. Entre los insectívoros aéreos-insectívoros recolectores los valores de solapamiento fueron mayores a 0.50, como entre *L. silvicolium*-*M. riparius* (0.68). No se presentó solapamiento de dieta entre los nectarívoros-insectívoros recolectores y los frugívoros nómades (Apéndice 2).

Relaciones tróficas.- El dendrograma generado a través del análisis de *cluster* con los valores de solapamiento de Morisita-Horn (Horn 1966), muestra la separación principalmente de dos grupos: el grupo A conformado por los frugívoros estrictos (Stenodermatinae); y el grupo B conformado por los frugívoros-insectívoros (Carolliinae), nectarívoros-insectívoros (Glossophaginae y Lonchophyllinae), nectarívoros (*A. aequatoris*) y los insectívoros estrictos (Vespertilionidae, Molossidae y Phyllostominae, con excepción de *Phyllostomus hastatus*). *Enchisthenes hartii* presentó una dieta 100% frugívora pero fue segregada del grupo A debido al solapamiento de su dieta con *C. brevicauda* y *C. perspicillata*, que se encuentran en el grupo B. *Mesophylla macconnelli* considerado frugívoro estricto, consumió una morfoespecie exclusiva en su dieta, por lo que fue separada de ambos grupos (Fig. 5).

Discusión

Este estudio documenta por primera vez la dieta total de un ensamblaje de murciélagos en bosques montañosos del Perú, utilizando las 36 especies de murciélagos documentados en el Santuario Nacional Pampa Hermosa (Arias et al. 2016). El ensamblaje de los murciélagos se encuentra agrupado en seis grupos funcionales, en donde la insectivoría de *Carollia* spp. y los murciélagos: *Anoura* spp., *Glossophaga soricina* y *Lonchophylla handleyi*, ha sido subestimada en estudios de composición de ensamblajes de murciélagos en bosques tropicales del Perú, en donde se les considera solo como frugívoros y nectarívoros, respectivamente (Klingbeil & Willig 2009, Mena 2010, Carrasco 2011). Este hecho resalta la impor-

tancia de los estudios dietarios en el reconocimiento de recursos (ítems alimenticios) para la clasificación de los murciélagos en ensambles ya que se podría subestimar o sobreestimar el nicho alimentario de los murciélagos dentro de sus ensamblajes.

En *Carollia brevicauda* que presentó una dieta frugívora-insectívora, los análisis de componentes principales muestran que dentro de su dieta frugívora, fue especialista en el consumo de la familia Piperaceae (*Piper* spp.) presentando un porcentaje de ocurrencia del 50%, congruente con los estudios de Giannini y Kalko (2004) y Gonçalves da Silva et al. (2008) en bosques tropicales de tierras bajas, en donde se reportó la especialización de *Carollia* spp. hacia *Piper* spp. ($\geq 50\%$). El consumo de la familia Solanaceae (21%) y otras familias en menor proporción como Araceae, Cecropiaceae, Clusiaceae, Annonaceae, Marcgraviaceae ya documentadas para hábitats montanos (Lindner & Morawetz 2006, Loayza et al. 2006, Estrada-Villegas et al. 2010), tomarían importancia en bosques montanos, en donde *Piper* spp. decrece en cuanto a riqueza y densidad (Fleming 1986, Giannini 1999). La insectivoría de *C. brevicauda* (18% de ocurrencia), indica que la especie complementaría su dieta frugívora con el consumo principalmente de lepidópteros y coleópteros (Fig. 3, Apéndice 1). Estudios de dieta por técnicas convencionales, subestiman la insectívora de los murciélagos frugívoros como *Carollia* spp. (Gorchov et al. 1995, Novoa et al. 2011). En un estudio de la dieta insectívora de *Carollia* spp. realizado por medio de isótopos estables, se reportó que presentan una posición intermedia entre la fitofagia e insectivoría, consumiendo 24 familias de artrópodos entre larvas y adultos (York & Billings 2009). Un análisis de dieta en frugívoros a nivel molecular; mencionan que los artrópodos de cuerpos blandos (incluida el estado larval), pueden ser deteriorados en su totalidad en el proceso de digestión, o incluso la masticación puede disgregar partes de exoesqueleto haciéndolos irreconocibles (Hayward et al. 2013). Técnicas a nivel molecular o isótopos se hacen necesarios para analizar a más detalle la importancia de los artrópodos en la dieta de *C. brevicauda*.

Así mismo en la dieta de *Carollia perspicillata* se evidencia una dieta frugívora-insectívora; si bien los componentes principales no muestran la especialización hacia ciertos recursos, la especie presentó mayor preferencia por solanáceas y artrópodos (40% ocurrencia, en ambos). El estudio de Fleming (1991) en hábitats de bosques tropicales, reportó que el tamaño corporal de *Carollia* spp. influye en la selección de sus recursos; las especies simpátricas *C. perspicillata* y *C. brevicauda*, prefiere frutos grandes (tamaño, peso) como *Vismia* spp. (Clusiaceae), y frutos de menor tamaño como *Piper* spp., respectivamente; selección que reduce la competencia. Algunos estudios en hábitats tropicales evidencian que *C. perspicillata* en simpatría con *C. brevicauda* y otros murciélagos de tamaño similar, presentaron mayor preferencia por frutos de solanáceas, clusiáceas, cecropiáceas entre otros, en presencia de piperáceas (*Piper* spp.). (Ríos-Blanco & Pérez-Torres 2015, Novoa et al. 2011), lo que difiere de lo argumentado por Giannini & Kalko (2004) y Gonçalves da Silva et al. (2008), en cuanto a la

especialización de *C. perspicillata* hacia las piperáceas. Por lo tanto, deducimos que *C. perspicillata* no sería especialista de *Piper* spp., la especie podría cambiar sus hábitos alimenticios como estrategia para evitar la competencia por frutos con *C. brevicauda* y otros murciélagos. Por otro parte, los artrópodos son tan importantes para su dieta como los frutos, incluso podrían ser de mayor importancia comparada con la dieta *C. brevicauda*; un mayor número de muestras y análisis más profundos evidenciarían lo argumentado.

Por otro lado, a través de la interpretación de los componentes principales consideramos a *Vampyressa melissa* como especialista de la familia Moraceae (*Ficus* spp.), con 70% de ocurrencia de eventos en su dieta. Nuestros resultados son respaldados por el estudio de Giannini y Kalko (2004) en hábitats de tierras bajas, en donde reportaron la especialización de especies del género *Vampyressa* hacia *Ficus* spp. ($\geq 85\%$). Se conoce que el género *Ficus* spp. presenta una amplia distribución, desde tierras bajas hasta hábitats montanos (González-Castañeda et al. 2010, Heer et al. 2015), por tanto debido a la disponibilidad y a los resultados aquí presentados, consideramos que *Vampyressa* spp. conservaría su especialización en diferentes altitudes, aunque son necesarios mayores estudios que incluyan la dieta en hábitats premontanos. En cuanto a *Platyrrhinus masu* y *Platyrrhinus infuscus*, si bien la ocurrencia de moráceas fue menor (<50%) comparado a *V. melissa*, se espera que un mayor número de muestras resolvería la especialización de *Platyrrhinus* hacia las moráceas, considerando la preferencia de los frugívoros nómades hacia moráceas en los bosques montanos del SNPH (Fig. 1).

En *Stunira liliun* se evidenció su preferencia por la familia Solanaceae (80% de ocurrencia) (Apéndice 1), pero los componentes principales no mostraron una clara separación de su dieta, esto debido a que Solanaceae estuvo representada en la dieta de otros murciélagos y fue la familia más consumida (Fig. 1, Apéndice 1). Diversos estudios en bosques tropicales muestran que *S. liliun* prefiere frutos de solanáceas por encima de las piperáceas, que también suelen ser frecuentes en su dieta (Giannini 1999, Mello et al. 2008, Novoa et al. 2011, Suárez & Montenegro 2015). En el estudio de Giannini (1999) en una gradiente altitudinal de hábitats montanos, se observó *S. liliun* consume solanáceas en toda la gradiente siendo mayor en tierras altas; en otro estudio en hábitats montanos si bien las piperáceas conformaron parte importante en la dieta anual de *S. liliun*, las solanáceas están presentes en todos los meses del año (Mello et al. 2008). Por lo tanto, sustentado con los trabajos citados, concluimos que *S. liliun* se presenta como especialista de solanáceas.

Sturnira magna a diferencia de *S. liliun* no consumió solanáceas; las aráceas, ciclantáceas y cecropiáceas fueron sus principales recursos. Un estudio realizado en bosques tropicales de tierras medias, reporta el consumo de frutos de aráceas y marcgraviáceas por parte de *S. magna* (ocho muestras) (Arguero et al. 2012). Estas diferencias en la dieta *Sturnira* spp. al igual que en *Carollia*

spp. podrían atribuirse a los diferentes tamaños de los murciélagos que influiría en la selección de sus recursos. Las familias Araceae, Cyclanthaceae y Marcgraviaceae son generalmente plantas epífitas y Cecropiaceae son árboles de ≥ 15 m de altura aproximadamente (Arguero et al. 2012, Arias et al. 2016); por lo que *S. magna* podría forrajear principalmente en estratos altos. La estratificación vertical en el forrajeo permite una partición de los recursos, que sirve como estrategia para evitar la competencia entre congéneres y permitir su coexistencia (Thies & Kalko 2004, Suárez-Castro & Montenegro 2015). Un estudio de disponibilidad de recursos, sería necesario para confirmar las diferencias de forrajeo y segregación de la dieta de ambas especies.

Por otra parte, en murciélagos como *Anoura* spp., la dieta fue principalmente nectarívora-insectívora; los componentes principales mostraron variación entre la dieta de *Anoura cultrata* y *A. peruana* (Fig. 3). Considerando las características quiropterofílicas de las familias descritas por Tschapka y Dressler (2002), se observó que *A. cultrata* prefirió plantas quiropterofílicas como Bombacaceae, Cactaceae y Rubiaceae que fueron exclusivas para su dieta, mientras que *A. peruana* consumió plantas quiropterofílicas como Fabaceae, Euphorbiaceae, Bromeliaceae y otras con pocas características quiropterofílicas como Malvaceae, Melastomataceae, y otras como Asteraceae; siendo *A. peruana* menos selectiva en su dieta. En ambas especies se observó que la preferencia por alguna familia fue baja: *A. cultrata* por rubiaceae (26%) y *A. peruana* por fabáceae (34%); dentro de este contexto consideramos que ambas especies son generalistas, lo que concuerda con los estudios a través del análisis del polen de Muchhala y Jarrín (2002), Caballero-Martínez et al. (2009), Barros et al. (2013), quienes concluyen que *Anoura* spp. son generalistas en el consumo de sus recursos.

Las diferencias de la dieta de *Anoura* spp. podrían estar relacionadas a la disponibilidad del recurso y las diferencias morfológicas de las especies. Según el estudio de Muchhala y Jarrín (2002), diferencias de tamaño entre *A. caudifer* y *A. geoffroyi* se relacionan significativamente con las preferencias por sus recursos, lo que permite la coexistencia y reduce la competencia. La presencia de artrópodos en la dieta de *A. cultrata* (21%) y *A. peruana* (16%) muestran que podrían complementar su dieta nectarívora, predicción que es soportada con los estudios de Zortea (2003) y Barros et al. (2013) para dos especies del género *Anoura* en bosques tropicales, en donde documentan que la insectivoría fue parte importante en varias estaciones del año.

Los componentes principales muestran la segregación de las dietas de *Myotis* spp., por algunos recursos exclusivos para cada especie, como Hymenoptera y Araneae para *M. keaysi*, y Dermaptera y Ephemeroptera para *M. riparius*, aunque mostraron preferencia por Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera (Apéndice 1), pero no se disgregaron sus dietas por ser recursos de importancia para *Carollia* spp. y *Anoura* spp. La preferencia por coleópteros y lepidópteros ha sido reportado

para *Myotis* spp. en hábitats tropicales (Machado 2002, Aguiar & Antonini 2008); por otro lado, estudios de dieta con análisis moleculares muestran que especies del género *Myotis*, pueden consumir un alto porcentaje de dípteros, efemerópteros y arácnidos además de coleópteros y lepidópteros (Clare et al. 2011, Gonsalves et al. 2013, Galan et al. 2017). En el estudio de Galan et al. (2017) a través del análisis de componentes principales se observa que *Myotis* spp. segrega sus dietas por el consumo de arácnidos, dípteros, himenópteros y hemípteros, siendo los arácnidos y dípteros los que presentaron una mayor ocurrencia de eventos ($>45\%$); así mismo en el estudio Clare et al. (2011) para una especie de *Myotis*, los dípteros y efemerópteros presentaron una ocurrencia $> 35\%$, mientras que los coleópteros y lepidópteros $<10\%$. En contraste, en nuestros resultados los arácnidos, dípteros y efemerópteros presentaron una baja ocurrencia de eventos ($<15\%$), mientras que los coleópteros para *Myotis* spp. presentaron una ocurrencia $\geq 40\%$, lepidópteros $>20\%$, y los himenópteros un 22%. Por tanto, deducimos que *Myotis* spp. presenta una dieta generalista, en donde dípteros y arácnidos podrían ser utilizados con mucha más frecuencia por los murciélagos. La metodología utilizada en el presente estudio solo detecta restos visibles en fecas, por lo que presas de cuerpos blandos deteriorados en el proceso de masticación y digestión, podrían estar subrepresentadas. Análisis de dieta a nivel molecular serían necesarios para tener datos más precisos en la determinación de artrópodos.

Los valores bajos de amplitud de nicho alimentario (*Ba*) indican que los recursos no son utilizados de manera uniforme, lo que evidencia las preferencias de los murciélagos por algunos recursos: como *C. brevicauda* hacia *Piper aduncum* (Piperaceae), *S. lilium* hacia *Solanum* spp. (Solanaceae) y *V. melissa* hacia *Ficus* spp. (Moraceae); resultados que concuerda con los estudios de Gorchoy et al. (1995), Mello et al. (2008) y Giannini y Kalko (2004). Así mismo se observó la preferencia de *A. peruana* hacia *Inga* sp. (Fabaceae) y *A. cultrata* hacia *Condamynea corymbosa* (Rubiaceae). En *Sturnira magna* la amplitud de nicho alimentario fue muy baja (0.05), debido a que consumieron pocos recursos (Tabla 1). En los insectívoros estrictos la amplitud de nicho fueron más altos en comparación a los murciélagos que consumen plantas, como en *M. keaysi* (*Ba*=0.41); esto debido a que están influenciados por el bajo número de artrópodos identificados (nueve morfoespecies artrópodos).

En cuanto al solapamiento de la dieta de los murciélagos, los valores de solapamiento (> 0.50) indican que en la dieta de los murciélagos existiría un nivel de competencia por el alimento. *Vampyressa melissa* y *Platyrrhinus masu*, estarían compitiendo por frutos de *Ficus* spp., resultados congruentes con los estudios de Ríos-Blanco y Pérez-Torres (2015) en donde se observa competencia por *Ficus* spp. dentro de los frugívoros nómades reportados. Los murciélagos *S. lilium* y *Uroderma bilobatum*, competirían por frutos de solanáceas, resultado similar al estudio de Novoa et al. (2011) en

donde murciélagos del grupo de los frugívoros sedentarios y los nómades estarían compitiendo por solanáceas. Por otro lado, *Anoura cultrata* y *Anoura caudifer*, competirían por plantas y artrópodos: *Inga* sp. y coleópteros. Los valores bajos de solapamiento de dieta (<0.50) presentes en murciélagos como *Glossophaga soricina-Anoura* spp., son similares a lo encontrado por Muñoz-Saba et al. (1997), en donde se presentan también la dieta insectívora de algunos nectarívoros. Los valores de *Ba* para *Myotis keaysi-M. riparius* (0.56), sugieren que solaparían sus dietas dentro del consumo de coleópteros y lepidópteros, similar al estudio de Machado (2002) quien sugiere que *Myotis* spp. presentan dietas similares. Estos resultados muestran un nivel de competencia por el recurso, aunque conocer la demanda de plantas y artrópodos en relación a su disponibilidad permitiría afirmar la competencia por los recursos mencionados.

Con respecto a las relaciones tróficas en base a los valores de solapamiento de dieta, se presentaron dos grupos: murciélagos que tienen una dieta totalmente frugívora (frugívoros estrictos) conformada por la subfamilia Stenodermatinae, y murciélagos que tienen dietas insectívoras ya sea de manera parcial como las subfamilias Carollinae, Glossophaginae, Lonchophyllinae, o total como las familias Molossidae, Vespertilionidae y la subfamilia Phyllostominae (con excepción de *Phyllostomus hastatus*). Estos resultados concuerdan con un estudio previo de Giannini y Kalko (2004) quienes observaron mediante un análisis de agrupamiento de las dietas de los murciélagos, que la conformación de grupos resultantes se correlacionan con su posición filogenética. En dicho estudio los autores reconocieron dos grupos: fitófagos (Stenodermatinae, Carollinae, Glossophaginae, principalmente) y animalívoros (Phyllostominae principalmente). Nuestros resultados concuerdan con lo documentado por Giannini y Kalko (2004) en cuanto a la frugivoría estricta de Stenodermatinae; pero difieren con la posición de *Carollia* spp. (Carollinae) y *Glossophaga* spp. (Glossophaginae) que han sido consideradas dentro de los fitófagos.

Estudios filogenéticos-moleculares relacionados a la diversificación de los hábitos dietarios de Phyllostomidae, señalan que la insectivoría en dicha familia es un hábito primitivo compartido con familias que tienen insectivoría estricta, como Vespertilionidae (Ferrarezzi & Gimenez 1996, Baker et al. 2012). Baker et al. (2012) consideran que dentro de la filogenia de los Phyllostomidae, el género *Carollia*, *Lonchophylla*, *Glossophaga* y *Anoura*, se ubican dentro de un ancestro primariamente insectívoro. Por tanto en nuestros análisis, la insectívora encontrada en los murciélagos citados es un resultado esperado. Por otro lado, nuestros resultados difieren con el estudio de Giannini y Kalko (2004) respecto a la posición de *Carollia* y *Glossophaga*, esto podría tener relación con las diferencias en la disponibilidad de recursos, estacionalidad y el estudio de las muestras analizadas. Resaltando este último punto, es necesario tomar en cuenta el análisis de polen y artrópodos ya que podrían ser componentes representativos en la dieta de

algunos murciélagos, como se menciona en el estudio Gorchoy et al. (1995), en donde se limitaron solo al análisis de semillas, a pesar de la presencia de restos de artrópodos en las fecas de los murciélagos.

Las subfamilias, Glossophaginae y Lonchophyllinae formaron dos grupos separados, lo que concuerda con los estudios filogenéticos- moleculares de Datzmann et al. (2010) y Baker et al. (2012) y la filogenia presentada por Parlos et al. (2014) basados en caracteres morfológicos y moleculares. En todos estos estudios ambas subfamilias presentan ancestros diferentes separándolos en clados independientes; lo que tendría relación a sus hábitos alimenticios. Un estudio en la morfología de la lengua y toma de néctar de Glossophaginae y Lonchophyllinae, evidencian que los murciélagos de ambas subfamilias difieren en sus estrategias alimentarias, lo que conllevaría a la partición de sus recursos (Tschapka et al. 2015). Por lo tanto, los resultados presentados en este estudio se corresponderían con las preferencias alimenticias de ambas subfamilias.

Por otro lado, la insectivoría en Phyllostominae es concordante con el estudio de Giannini & Kalko (2004), aunque en nuestros análisis *Phyllostomus hastatus*, fue frugívoro (una muestra fecal) mientras que en el estudio de Giannini y Kalko (2004) se considera principalmente como frugívoro-nectarívoro (37 muestras fecales). Baker et al. (2012) afirma que si bien los Phyllostominae son primariamente insectívoros, la dualidad de hábitos alimenticios (artrópodos y plantas) es probable.

Las familias Vespertilionidae y Molossidae se encontraron agrupadas en general dentro del grupo B (dietas insectívoras), sin separarse por completo de Phyllostomidae (Carollinae, Glossophaginae, Lonchophyllinae); en contraste en el estudio de Simmons y Geisler (1998) ambas familias se resuelven como clados independientes de Phyllostomidae. Análisis de dietas a nivel más específico, especialmente para los murciélagos con dietas insectívoras, tal vez podría separar a Vespertilionidae y Molossidae totalmente de la familia Phyllostomidae, y confirmar los resultados aquí mostrados en cuanto a las relaciones tróficas de los murciélagos.

Los resultados obtenidos aportan al conocimiento de la dieta de los murciélagos y de los servicios ecosistémicos, como polinizadores, dispersores de semillas, y controladores biológicos, que estarían realizando en los bosques montanos del Santuario Nacional Pampa Hermosa. La dieta de las especies *Vampyressa melissa*, *Platyrrhinus masu*, *Anoura peruana* y *Lonchophylla handleyi* son nuevos reportes al conocimiento de la dieta de los murciélagos neotropicales. Así mismo, la dieta insectívora de *Carollia* spp., *Anoura cultrata* y *Glossophaga soricina* son nuevos aportes para hábitats de bosques montanos. Sugerimos que dentro de los estudios de dieta se analice la insectivoría de los frugívoros y nectarívoros, ya que sus hábitos dietarios podrían estar siendo limitados solo a frutos y polen. Análisis de estacionalidad y disponibilidad de los recursos (plantas y artrópodos) en relación a la dieta, son necesarios para tener una mejor interpretación de los recursos consumidos por los murciélagos.

Literatura citada

- Arguero A., O. Jiménez, F. Sánchez, et al. 2012. Observaciones sobre dispersión de semillas por murciélagos en la alta amazonía del sur de Ecuador. Pp. 37–45, en: Investigación y conservación sobre murciélagos en el Ecuador (D. G. Tirira y S. F. Burneo, eds.). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Fundación Mamíferos y Conservación y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 9. Quito.
- Arias E., R. Cadenillas & V. Pacheco. 2009. Dieta de murciélagos nectarívoros del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes. *Revista Peruana de Biología* 16(2):187–190. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v16i2.204>
- Arias E., V. Pacheco, K. Cervantes, A. Aguilar & J. Álvarez. 2016. Diversidad y composición de murciélagos en los bosques montanos del Santuario Nacional Pampa Hermosa. *Revista Peruana de Biología*. *Revista Peruana de Biología* 23(2):103-116. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v23i2.12381>
- Aguilar L.M.S. & Y. Antonini. 2008. Diet of two sympatric insectivores bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25(1):28–31. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752008000100005>
- Ascorra C.F, S. Solari & D.E. Wilson. 1996. Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza. Pp. 585-604, en *Manu: The biodiversity of southeastern Peru* (d.E. Wilson & A. Sandoval, eds.). Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Baker R.J., O.R.P. Bininda-Emonds, H. Mantilla-Meluk, C.A. Porter & R.A. Van Den Bussche. 2012. Molecular timescale of diversification of feeding strategy and morphology in New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae): A phylogenetic perspective. Pp. 385-409, in: *Evolutionary history of bats: Fossils, molecules and morphology* (GF Gunnell and NB Simmons, eds.). Cambridge Studies in Molecules and Morphology-New Evolutionary Paradigms, Cambridge University Press.
- Baker R.J., C.A. Porter, J.C. Patton & R. Van Den Bussche. 2000. Systematics of bats of the family Phyllostomidae based on RAG2 DNA sequences. Occasional papers, The Museum Texas Tech University 202:1-16.
- Barros M.A.S., A.M. Rui & M.E. Fabián. 2013. Seasonal variation in the diet of the bat *Anoura caudifer* (Phyllostomidae: Glossophaginae) at the southern limit of its geographic range. *Acta Chiropterologica* 15(1):77–84. <http://dx.doi.org/10.3161/150811013X667876>
- Bohmann K., A. Monadjem, C. Lehmkuhl Noer, M. Rasmussen, M.R.K. Zeale, et al. 2011. Molecular diet analysis of two african free-tailed bats (Molossidae) using high throughput sequencing. *PLoS ONE* 6(6): e21441. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0021441>
- Brack-Egg E. 1986. Las Ecorregiones del Perú. *Boletín de Lima* 44: 57-70.
- Bush M.B. & M.B. Weng. 2006. Introducing a new (freeware) tool for palynology. *Journal of Biogeography* 34:377-380. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01645.x>
- Caballero-Martínez L.A., I.V. Rivas & L.I. Aguilera. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 25(1):161-175.
- Carrasco F.M. 2011. Diversidad y distribución de especies de quirópteros en relictos de bosque de la provincia de Chanchamayo, Junín. Tesis de Magíster Scientiae en Conservación de Recursos Forestales. Universidad Agraria La Molina. Lima, Perú. 99 pp.
- Castro-Luna A. & J. Galindo-González. 2012. Seed dispersal by Phyllostomid bats in two contrasting vegetation types in a Mesoamerican reserve. *Acta Chiropterologica* 14(1):133–142. <https://doi.org/10.3161/150811012X654349>
- Clare E.L., B.R. Barber, B.W. Sweeney, et al. 2011. Eating local: influences of habitat on the diet of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Molecular Ecology* 20: 1772–1780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05040.x>
- Cornejo F. & J. Janovec. 2010. Seed of Amazonian plants. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nueva York.
- Datzmann T., O. Von Helversen & F. Mayer 2010. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology* 10:165. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-165>
- Díaz M. L.F. Aguirre, R.M. Bárquez. 2011. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada. Cochabamba, Bolivia. 94 pp.
- Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzales M. Tablada, C.W. Robledo. 2015. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba.
- Erdtman G. 1986. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms (An introduction to Palynology). Vol. I. E. J. Brill, Leiden, The Netherlands.
- Estrada-Villegas S., J. Pérez-Torres & P.R. Stevenson. 2010. Ensamblaje de murciélagos en un bosque subandino colombiano y análisis sobre la dieta de algunas especies. *Mastozoología Neotropical* 17(1):31-41.
- Fauth J.E., J. Bernardo, M. Camara, et al. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist* 147(2):282-286. <https://doi.org/10.1086/285850>
- Ferrarezzi H. & E.D.A. Gimenez. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *Journal Comparative Biology* 1:75-94.
- Fleming T.H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp: 105-118. En *Frugivores and seed dispersal*. Estrada A. & T.H. Fleming (eds). Junk Publishers. Dordrecht. Holanda. 392 p.
- Fleming T.H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 72(3):493-501. <https://doi.org/10.2307/1382132>
- Galan M., J.B. Pons, O. Tournayre et al. 2017. Metabarcoding for the parallel identification of several hundred predators and their prey: application to bat species diet analysis. *Molecular Ecology Resources* 18(3):474-489. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12749>
- Geiselman C.K. 2010. Diet and reproduction of sympatric nectar-feeding bat species (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. Thesis Doctor of Philosophy. School of Arts and Sciences, Columbia University, United States.
- Giannini N.P. 1999. Diet and Elevation by Sympatric Species of *Sturnira* in an Andean Rainforest. *Journal of Mammalogy* 80(4):1186-1195. <https://doi.org/10.2307/1383169>

- Giannini N.P. & E.V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105:209-220. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12690.x>
- Gonçalves da Silva A.G., O. Gaona & R.A. Medellín. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon forest, México. *Journal of Mammalogy* 89(1):43-49. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1>
- Gonsalves L., B. Bicknell, B. Law, et al. 2013. Mosquito Consumption by Insectivorous Bats: Does Size Matter?. *ONE* 8(10): e77183. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077183>
- González-Castañeda N., G. Cornejo-Tenorio & G. Ibarra-Manríquez. 2010. El género *Ficus* (Moraceae) en la provincia biogeográfica de la Depresión del Balsas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 105-124. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.318>
- Gorchov D.L., F. Cornejo, C.F. Ascorra & M. Jaramillo. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74:235-250. <http://dx.doi.org/10.2307/3545653>
- Hammer Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. Past: Paleontologica Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electrónica* 4: 9p. <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>. Acceso 05/12/2015.
- Hayward C.E. 2013. DNA barcoding expands dietary identification and reveals dietary similarity in Jamaican frugivorous bats. Thesis for the degree in Master of Science. University of Western Ontario.
- Heer K., E. K.V. Kalko, L. Albrecht, et al. 2015. Spatial scales of genetic structure in free-standing and strangler figs (*Ficus*, Moraceae) inhabiting neotropical forests. *Neotropical Forests PLoS ONE* 10(7): e0133581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133581>
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Horn H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist* 100(914):419-424
- Howell D.J. & D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical* 21(2): 281-294. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v21i2.27282>
- Klingbeil B.T. & M.R. Willig. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 46: 203-213. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01594.x>
- Krebs C.J. 1998. *Ecological methodology*. Second edition. Addison Wesley Press. USA.
- Kunz T.H., E. Braun De Torrez, D. Bauer, T. Lobova & T.H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1-38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- La Torre-Cuadros M.A., S. Herrando-Pérez & K.R. Young 2007. Diversity and structural patterns for tropical montane and premontane forest of central Peru, with an assessment of the use of higher-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation* 16:2965-2988. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9155-9>
- Linares E.L. & E.A. Moreno-Mosquera 2010. Morfología de los frutíolos de *Cecropia* (Cecropiaceae) del pacífico colombiano y su valor taxonómico en el estudio de dietas de murciélagos. *Caldasia* 32(2):275-287.
- Lindner A. & W. Morawetz. 2006. Seed dispersal by frugivorous bats on landslides in a montane rain forest in southern Ecuador. *Chiroptera Neotropical* 12(1):232-237.
- Loayza A.P., R.S. Rios & D.M. 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 T.A., C.K. Geiselman & C.K. Mori 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. The New York Botanical Garden Press. New York.
- Machado M.C. 2002. Metabolismo, dieta y patrón reproductivo de dos especies de murciélagos insectívoros del género *Myotis* en los Andes Venezolanos. Tesis para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Maguiña R., J. Amanzo & L. Huamán 2012. Dieta de murciélagos filostómidos del valle de Kosñipata, San Pedro, Cusco - Perú. *Revista peruana de biología* 19(2):159-166. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v19i2.835>
- McGavin G.C. 2002. *Insects: Spiders and others terrestrial arthropods*. Editorial Consultant Louis N. Sorkin. American Museum of Natural History, New York.
- Mello M.A.R., G.M. Schittini, P. Selig & H.G. Bergallo. 2004. Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. *Mammalia* 68(1):49-55. <https://doi.org/10.1515/mamm.2004.006>
- Mello M.A.R., E.K.V. Kalko & W.R. Silva. 2008. Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic forest. *Journal of Mammalogy* 89(2):485-492. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-411R.1>
- Mena J.L. 2010. Respuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. *Revista Peruana de Biología* 17 (3):277 - 284. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v17i3.2>
- Muchhala N. & P. Jarrín-V. 2002. Flower visitation by bats in Cloud Forests of western Ecuador. *Biotropica* 34(3):387-395. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00552.x>
- Novoa S., R. Cadenillas & V. Pacheco. 2011. Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en bosques del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú. *Mastozoología Neotropical* 18(1):81-93.
- Patterson B.D., M.R. Willig & R.D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecology organization, in: *Bat ecology*. Chapter 12 (T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago. Pp. 536-568.
- Pacheco V. & S. Solari. 1997. *Manual de los murciélagos peruanos con énfasis en las especies hematófagas*. Lima - Perú. MHN, UNMSM. Pp 70.
- Ríos-Blanco M.C. & J. Pérez-Torres. 2015. Dieta de las especies dominantes del ensamblaje de murciélagos frugívoros en un bosque seco tropical (Colombia). *Mastozoología Neotropical* 22(1):103-111.
- Rolfe A.K., A. Kurta & D.L. Clemans. 2014. Species-level analysis of diets of two mormoopid bats from Puerto Rico. *Journal of Mammalogy* 95(3):587-596. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-190>
- Sazima M., S. Buzato & I. Sazima 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83:705-712. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0876>

- Simmons N. & R. Voss 1998. The Mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna, Part 1. *Bat. Bulletin of the American Museum of Natural History* 237. Pp 219. <http://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/1634>
- Simmons N.B. & J.H. Geisler 1998. Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archaeonycteris, Hassianycteris and Palaeochiropteryx to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin American Museum of Natural History*. 235. <http://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/1629>
- Soriano P.J. 2000. Estructura funcional de las comunidades de murciélagos en selvas húmedas tropicales y selvas nubladas andinas. *Ecotropicos* 13(1):1-20.
- Suárez-Castro A.F. & O.L. Montenegro 2015. Consumo de plantas pioneras por murciélagos frugívoros en una localidad de la Orinoquía colombiana. *Mastozoología Neotropical* 22(1):125-139.
- Tirira D. 2007. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito.
- Tschapka M. & S. Dressler 2002. Chiropterophily: On bat-flowers and flower bats. *Curtis's Botanical Magazine* 19:114-125. <https://doi.org/10.1111/1467-8748.00340>
- Tschapka M., T.P. Gonzalez-Terrazas, M. Knörnschild. 2015. Nectar uptake in bats using a pumping-tongue mechanism. *Science Advances* 1:1-5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500525>
- Wetterer A.L., M.V. Rockman & N.B. Simmons. 2000. Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 248: 1-200. <http://hdl.handle.net/2246/1595>
- Whitaker J.O.Jr. 1988. Food habits analysis of insectivorous bats. Pp 171-189, in: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (TH Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Willig M.R., G.R. Camilo & S.J. Noble. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy* 74(1):117-128. <https://doi.org/10.2307/1381910>
- York H.A. & S.A. Billings. 2009. Stable-isotope analysis of diets of short-tailed fruit bats (Chiroptera: Phyllostomidae: Carollia). *Journal of Mammalogy*, 90: 1469-1477. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-382R.1>
- Zortea M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal Biology* 63(1):159-168. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842003000100020>

Material complementario:

Apéndice 1. Ocurrencia de eventos de las morfoespecies consumidas por los murciélagos del Santuario Nacional Pampa Hermosa.

Apéndice 2. Valores de sobreposición de nicho Morisita-Horn para los murciélagos del Santuario Nacional Pampa Hermosa.

Agradecimientos:

Agradecemos a la jefatura del Santuario Nacional Pampa Hermosa, a la Ing. Anamelva Zambrano y a la Dirección General de Flora y Fauna Silvestre del Ministerio de Agricultura y Riego por facilitarnos los permisos de investigación. A Adela Aguilar, David Aybar, Alexis Larico, Anthony Almeyda, José Álvarez, Jaime Pacheco, Klaus Cervantes, Melisa Del Alcazar, Angie Uturunco y Ursula Cernaqué, que apoyaron en el trabajo de campo, además a Fernando Aguilar por su colaboración como guía local. A Elena Vivar y Sandra Velazco por la revisión del manuscrito. Proyecto financiado por el Consejo Superior de Investigaciones de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Nuestro agradecimiento también a Idea Wild por la donación de equipos.

Rol de los autores:

EA identificó las muestras, realizó los análisis, la interpretación de datos y se encargó de la redacción del artículo. EA y VP diseñaron el estudio y realizaron el trabajo de campo. VP contribuyó con el manuscrito.

Conflicto de intereses:

Los autores no incurrir en conflictos de intereses.

Fuentes de financiamiento:

Financiado por el Consejo Superior de Investigaciones de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, proyectos N° 111001031, 121001061.

Idea Wild por la donación de equipos.

Aspectos éticos / legales:

Permisos de investigación, N°02-2011 SERNANP-DGANP-J/SNPH y N°0272-2012-AG- DGFFS-DGEFFS