



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MURCIÉLAGOS EN ZONAS ABIERTAS HETEROGENEAS ADYACENTES A FRAGMENTOS DE BOSQUE DE LA ORINOQUÍA COLOMBIANA

Andrés Felipe Suárez Castro

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia
2012

DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MURCIÉLAGOS EN ZONAS ABIERTAS HETEROGENEAS ADYACENTES A FRAGMENTOS DE BOSQUE DE LA ORINOQUÍA COLOMBIANA.

Andrés Felipe Suárez Castro

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias-Biología

Directora:
Ph.D. Olga Lucia Montenegro Díaz

Línea de Investigación
Manejo y Conservación de Vida Silvestre
Grupo de Investigación
Conservación y Manejo de Vida Silvestre

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia
2012

A mi familia, quienes me han acompañado en los momentos más difíciles y han entendido el sacrificio y la pasión que la biología ha despertado en mí.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a Colciencias y al programa Jóvenes Investigadores e innovadores “Virginia Gutiérrez de Pineda”, el cual financió la pasantía de investigación del joven investigador Andrés Felipe Suárez Castro. Además, agradecemos el apoyo económico otorgado por la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá (DIB) (Proyecto 14341), y la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia sede Orinoquía (Proyecto 13782). La fundación IDEA WILD aportó equipos que permitieron el desarrollo de la fase de campo. Agradecemos a Jorge Enrique Contreras, Doña Amparo, Jorge Luis Contreras Herrera, a Pacho y a todas las personas que nos ofrecieron su hospitalidad y apoyo durante la fase de campo. A Darwin Manuel Morales Martínez y Diana Sofía López Cubillos quienes apoyaron incondicionalmente el trabajo en campo y en el laboratorio. Diego Mauricio Cabrera apoyó el componente botánico del proyecto y Miguel Rodríguez-Posada y Gonzalo Pinilla-Buitrago acompañaron y facilitaron el desarrollo del trabajo en la fase de campo. Finalmente el estudiante agradece al programa de Maestría en Ciencias-Biología de la Universidad Nacional y a los grupos de “Mastozoología” y de “Conservación y Manejo de Vida Silvestre” por apoyar el desarrollo de todo este proceso.

El estudiante desea dar un especial y emotivo agradecimiento a la profesora Olga Montenegro por el acompañamiento, dedicación y sus valiosos aportes durante el desarrollo de la tesis.

Resumen

Ante el efecto negativo de la creación de zonas de pastoreo y cultivo sobre la biodiversidad, existe una necesidad para restaurar áreas degradadas, mediante la facilitación de procesos como la lluvia de semillas. Los murciélagos juegan un papel principal en este proceso, al consumir plantas involucradas en diferentes estadios de la sucesión. Sin embargo, existen pocos estudios publicados que evalúen el aporte de esta fauna en la dispersión de semillas en áreas abiertas, y su relación con los patrones de consumo de plantas por parte de los murciélagos. Analizamos la estructura trófica de un ensamble de murciélagos frugívoros en una localidad de la Orinoquia colombiana, y evaluamos su relación con los patrones de fructificación de seis especies de plantas: *Cecropia peltata*, *Cecropia sciadophylla*, *Piper arboreum*, *Piper obliquum*, *Ficus pseudoradula* y *Ficus gomelleira*. Adicionalmente, evaluamos los patrones de deposición de semillas consumidas por este grupo de fauna en áreas abiertas adyacentes a fragmentos de bosque. Recolectamos las semillas provenientes de heces de murciélagos capturados y de trampas de semillas ubicadas a distintas distancias desde el interior del bosque hacia la zona abierta. Los murciélagos centran su dieta en grupos particulares de especies de plantas, y los patrones de consumo son independientes de los picos de fructificación de las especies de plantas evaluadas. Existe un efecto negativo de la distancia contada a partir del borde del bosque sobre la cantidad de semillas dispersadas, y la dispersión tiende a darse en áreas que tienen una estructura boscosa definida. La separación en la dieta entre especies está directamente relacionada con el patrón de dispersión encontrado, y este patrón es consecuencia de las estrategias de forrajeo de las especies de murciélagos. Debido a que los murciélagos concentraron la dispersión de semillas en áreas boscosas, el aporte de este grupo en los primeros estadios de la sucesión en áreas abiertas más allá del borde sería mínimo.

Palabras clave: Dietas, Fragmentación, Lluvia de semillas, Plantas pioneras

Abstract

Creation of degraded landscapes product of conversion of forests into pastures has a negative effect on the carbon cycle, hydrological cycles and global biodiversity. Therefore, there is an urgent need to restore degraded areas, and in this context, seed dispersal is a limiting factor in the restoration of disturbed areas. In the Neotropics, bat species consume plants involved in different stages of succession, therefore, this fauna is directly related to seed dispersal. However, there are few published studies that allow us to understand the real contribution of this fauna in the seed dispersal process in open areas. Additionally, data about diet patterns are unknown for many Neotropical localities. We analyze trophic structure of a fruit bat ensemble in one locality of Colombian Orinoco. Additionally, we evaluated seed deposition patterns consumed by bats in open areas adjacent to forest fragments. Since August 2011 to February 2012, we collected seeds from feces of bats captured with mist nets, and from 100 seed traps located at different distances from the forest to the open zone. Our study shows that there is a negative effect of distance, counted from the edge of the forest, on the number of seeds dispersed. Furthermore, seed dispersal tends to occur in areas that have a defined forest structure. Bats focus their diet on particular groups of plant species, and consumption patterns are independent on season. However, an increased fruit availability can influence foraging strategies of some species. The separation in the diet between species is directly related to the seed dispersal pattern both within forested and open areas, and this pattern is a consequence of bats foraging strategies. Because bats concentrated seed dispersal in forested areas, we believe that the contribution of this group in early stages of succession in open areas beyond the edge would be minimal.

Keywords: Diets, Fragmentation, Open Areas, Pioneer Plants, Seed Rain

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Lista de figuras.....	XIII
Lista de tablas	XIV
Introducción	1
1. Patrones de consumo de plantas pioneras por parte de murciélagos frugívoros en una localidad de la Orinoquía colombiana	5
1.1 Resumen	5
1.2 Abstract	6
1.3 Introducción	7
1.4 Materiales y Métodos.....	9
1.4.1 Área de Estudio.....	9
1.4.2 Captura de murciélagos	10
1.4.3 Patrones de Fructificación.....	11
1.4.4 Análisis de datos	12
1.5 Resultados.....	14
1.5.1 Representatividad del Muestreo.....	14
1.5.2 Estructura trófica	15
1.5.3 Fenología de la fructificación.....	16
1.5.4 Variación de patrones de consumo con la época	17
1.6 Discusión	17
1.6.1 Estructura trófica	17
1.6.2 Fenología y variación en los patrones de consumo	19
1.7 Conclusiones	22
1.8 Agradecimientos	22
2. Patrones de deposición de semillas dispersadas por murciélagos en áreas abiertas adyacentes a fragmentos de bosque de la Orinoquía colombiana	33
2.1 Resumen	33
2.2 Abstract	34
2.3 Introducción	35
2.4 Materiales y métodos.....	37
2.4.1 Área de estudio.....	37
2.4.2 Captura de murciélagos	38
2.4.3 Registro y cuantificación de la lluvia de semillas	39
2.4.4 Análisis de datos	40

2.5	Resultados	41
2.6	Discusión.....	42
2.6.1	Patrones de deposición de semillas en el área abierta y efecto de la heterogeneidad espacial.....	42
2.6.2	Patrones de deposición de las especies consumidas por el ensamble de murciélagos frugívoros.....	44
2.7	Conclusiones.....	45
2.8	Agradecimientos.....	46
3.	Síntesis.....	54
4.	Bibliografía.....	58
5.	Anexos.....	69

Lista de figuras

	Pág.
1-1 Localización del área de estudio y representación de la matriz del paisaje del área de estudio.....	26
1-2 Distribución de las plantas sobre la matriz del paisaje del área de estudio.....	27
1-3 Curva de acumulación de especies para a: el ensamble de murciélagos frugívoros, b: los registros dietarios en las heces.....	28
1-4 Diagrama de ordenamiento del análisis de correspondencia, donde se muestra la asociación de las especies de murciélagos y los principales ítems alimenticios.....	29
1-5 Proporción de individuos con frutos para las seis especies de plantas evaluadas durante agosto de 2011 y febrero de 2012.....	30
1-6 proporción de consumo de las plantas encontradas en las heces de a: <i>C. perspicillata</i> y b: <i>A. lituratus</i> para las dos épocas estudiadas.....	31
2-1 Representación diagramática del diseño experimental utilizado para medir la cantidad de semillas dispersadas por murciélagos en un área abierta adyacente a fragmentos de bosque.....	51
2-2 : Modelo Linear Generalizado con una distribución de Poisson para la relación entre la distancia contada a partir del borde del bosque y la abundancia de semillas dispersadas en el área abierta.....	52
Anexo 2 Semillas obtenidas de las heces de los murciélagos.....	72

Lista de tablas

	Pág.
1-1 Especies de murciélagos frugívoros registrados por época, número de heces examinadas y proporción de consumo de los frutos encontrados en las muestras para cada especie.....	23
1-2 Especies de plantas encontradas en las heces de los murciélagos capturados, indicando el número de registros por época.....	24
1-3 Categorías de fructificación máximas registradas por mes para las especies de plantas evaluadas en este estudio.....	25
2-1 Esfuerzo de muestreo y densidad de semillas (semillas/m ² *No días) dispersadas por especie en las distintas zonas de muestreo.....	51
2-2 Composición y abundancia del ensamblaje de murciélagos capturados en el municipio de Vista Hermosa (Meta, Colombia), 2011.....	52
2-3 Abundancia de semillas de especies de plantas consumidas por murciélagos que fueron encontradas en las trampas de semillas en las diferentes distancias.....	54
Anexo 1 Murciélagos capturados durante julio de 2011 hasta febrero de 2012.....	68

Introducción

La generación de paisajes degradados debido a la conversión de bosques en zonas de pastoreo y cultivo, es un fenómeno ampliamente extendido en las regiones tropicales (Galindo-González 1998, Duncan & Chapman 1999, Galindo-González *et al.* 2000, Fahrig 2003). En muchos casos, las áreas abiertas generadas se vuelven improductivas y son abandonadas (Holl 1999, Cubiña & Aide 2001), debido a la reducción en los nutrientes del suelo y la disminución en la capacidad de germinación del banco de semillas (Howe & Smallwood 1982, Dalling, Swaine & Garwood 1998, Galindo-González *et al.*, 2000, Cubiña & Aide 2001). En Colombia, este fenómeno se encuentra relacionado con problemas de colonización y ampliación de la frontera agrícola, el establecimiento de cultivos ilícitos, la construcción de megaproyectos, la actividad minera y los incendios de ecosistemas naturales. Debido a que estas transformaciones generalmente tienen un efecto negativo sobre el ciclo de carbono, los ciclos hidrológicos y la biodiversidad global (Achard *et al.* 2002, Laurance *et al.* 2002), existe una necesidad urgente para restaurar áreas degradadas. En este contexto, la lluvia de semillas, entendida como el flujo de semillas dispersadas por elementos bióticos o abióticos, constituye uno de los principales factores que limita la regeneración en áreas intervenidas (Levins 2003), y la principal vía en la que los animales contribuyen a procesos de sucesión en los ecosistemas tropicales (Holl 1999, Cubiña & Aide 2001, Muscarella & Fleming 2007).

En el Neotrópico, los ensambles de murciélagos frugívoros incluyen muchas especies localmente abundantes (Bernard & Fenton 2002, Giannini & Kalko 2004), las cuales consumen plantas involucradas en diferentes estadios de la sucesión (Duncan & Chapman 1999, Muscarella & Fleming 2007). Varios autores han propuesto que este grupo de fauna está directamente relacionado con la dispersión de semillas en zonas abiertas, debido a su capacidad para defecar mientras vuelan (Galindo-González 1998, Arteaga *et al.* 2006, Muscarella & Fleming 2007, Estrada-Villegas *et al.* 2007, Kelm *et al.*

2008). Sin embargo, aunque algunos trabajos se han enfocado en evaluar los patrones de deposición de semillas entre diferentes áreas con una estructura boscosa definida (Estrada-Villegas *et al.* 2007, Kelm *et al.* 2008), son pocos los estudios que han cuantificado el flujo de semillas en áreas abiertas (Fleming & Heithaus 1981, Gorchoy *et al.* 1993, Nepstad *et al.* 1996, Arteaga *et al.* 2006). Además, varios autores han demostrado que en bosques tropicales, prácticamente no existe dispersión de especies con frutos carnosos más allá de 10 m del borde de la vegetación (Holl 1999, Cubiña & Aide 2001), y no se ha analizado cuantitativamente si la cantidad de semillas dispersadas por murciélagos en las áreas abiertas, es significativa para incrementar la regeneración de coberturas naturales.

Diferentes factores impiden la regeneración de la cobertura boscosa en áreas abiertas. La escasez de recursos alimenticios, el incremento en los riesgos de depredación y la falta de sitios de percha, ocasionan que los vertebrados eviten las zonas que han sido transformadas en potreros (Vasquez-Yanes *et al.* 1975, Nepstad *et al.* 1996, Kelm *et al.* 2008), lo que reduce la probabilidad de dispersión de semillas (Aide & Cavelier 1994, Nepstad *et al.* 1996, Holl 1999). En este sentido, elementos del paisaje tales como los corredores y la vegetación arbustiva, pueden jugar un papel esencial en el proceso de reclutamiento de semillas en zonas intervenidas (Janzen *et al.* 1976, Medellín & Gaona 1999, Galindo-González *et al.* 2000, Herrera & García 2009), pues facilitan el movimiento de los dispersores en áreas fragmentadas (Franklin *et al.* 2000, Manning *et al.* 2006, Herrera & García 2009). Entender cómo la heterogeneidad producida por estos elementos puede ser aprovechada para facilitar procesos de dispersión, constituye una fuente de información esencial para plantear planes de restauración a nivel de paisaje en áreas fragmentadas.

Adicionalmente, estudiar los hábitos de consumo de los dispersores y su relación con las estrategias reproductivas de las plantas, es fundamental para asociar los patrones de forrajeo de los frugívoros con su capacidad para dispersar semillas en diferentes áreas del paisaje. A partir del análisis de las dietas para varias especies en distintas localidades del Neotrópico, los murciélagos frugívoros han sido clasificados en distintos grupos que se basan en las estrategias de forrajeo (Kalko *et al.* 1996, Soriano 2000) y la forma de procesamiento del alimento (Bonnacorso 1987, Dumont 2003). Estas clasificaciones guardan una relación estrecha con la hipótesis de Fleming (1986), posteriormente

evaluada por Giannini y Kalko (2004), la cual sostiene que la evolución de los hábitos de consumo en frugívoros filostómidos involucra la especialización en grupos “núcleo” de especies (e.g *Carollia* spp. en *Piper* spp., *Artibeus* spp. en *Ficus* spp.). Además de patrones filogenéticos relacionados con la historia evolutiva de los diferentes grupos de frugívoros, esta especialización puede reflejar una relación entre los patrones de forrajeo de las especies de frugívoros y las estrategias reproductivas de las plantas (Kalko et al. 1996, Soriano 2000). Sin embargo, y a pesar de los estudios realizados para diferentes localidades del Neotrópico (e.g Lobo *et al.* 2009), aún falta mucho por conocer sobre el papel de los patrones de fructificación como mecanismo de partición de recursos dentro de diferentes comunidades (Thies & Kalko 2004, Burns 2005), y su relación con las estrategias de forrajeo de los consumidores (Milton 1991, Thies & Kalko 2004, Bonaccorso *et al.* 2007).

En Colombia, existe una escasez de estudios publicados sobre las dietas de los murciélagos frugívoros en la mayoría de localidades del país. Además, aunque se ha evaluado la importancia de este grupo de fauna en la dispersión de semillas en diferentes tipos de coberturas (Medellín & Gaona 1999, Estrada-Villegas et al. 2007, Kelm et al. 2008), son pocos los registros que diferencian cuantitativamente las probabilidades de dispersión de semillas en áreas abiertas, considerando de manera conjunta la heterogeneidad espacial (entendida como la presencia de diferentes elementos de paisaje) y la distancia al borde del bosque (Gorchov et al. 1993, Nepstad et al. 1996, Galindo-González 1998). Sin esta información, no es posible entender cómo los murciélagos favorecen la regeneración de los ecosistemas cuando se han creado bordes abruptos y áreas abiertas, lo que dificulta la implementación de programas de restauración a escala de paisaje (Holland et al. 2004).

Aplicar estos estudios en zonas que han sido transformadas y que presentan un gran valor biológico y cultural, es indispensable ante las altas tasas de deforestación que se presentan en el país (Etter *et al.* 2006). Una de áreas con alta riqueza biológica y paisajística, pero con fuertes alteraciones antrópicas en Colombia es la Serranía de la Macarena. Esta zona constituye un hábitat único y altamente diverso, con características transicionales de la Amazonía, el Orinoco, los Andes, y un sistema montañoso perteneciente al escudo guayanés. Esta región ha sufrido un fuerte proceso de colonización y los bosques de origen amazónico allí presentes, han sido transformados

paulatinamente en potreros destinados a ganadería y cultivos ilícitos, lo que ha generado diferentes grados de fragmentación.

En este trabajo evaluamos cómo la dispersión de semillas por parte de murciélagos se asocia con la ecología trófica de los mismos y con aspectos del paisaje, en bosques del piedemonte de la Serranía de La Macarena, en el departamento del Meta, Colombia.

En el capítulo 1 analizamos la dieta de las especies de murciélagos frugívoros presentes en el área de estudio y evaluamos su relación con los patrones de fructificación de algunas especies de plantas centrales en la dieta de los murciélagos frugívoros neotropicales, según la hipótesis de Fleming (1986). En particular, abordamos las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la estructura trófica del ensamble de murciélagos frugívoros de la localidad estudiada?, 2) ¿cómo varían los patrones de fructificación de seis especies de plantas pioneras consumidas por murciélagos y 3) ¿cuál es la influencia de estos patrones sobre el comportamiento alimentario de especies clasificadas por poseer diferentes estrategias de forrajeo?

Posteriormente, en el capítulo 2, evaluamos los patrones de deposición de semillas producidos por este grupo de fauna en áreas abiertas inmersas en la matriz de bosque. Específicamente discutiremos las siguientes preguntas: ¿cómo varía la abundancia y la composición de la lluvia de semillas generada por murciélagos, a medida que aumenta la distancia contada a partir del borde del bosque?, ¿cómo varía la densidad y la composición de la lluvia de semillas entre el interior de las áreas boscosas, el borde y las áreas abiertas adyacentes? y ¿cómo varían los patrones de abundancia y composición de la lluvia de semillas entre áreas abiertas con poca heterogeneidad (sin cobertura de vegetación arbustiva o arbórea) y áreas abiertas con alta heterogeneidad (con presencia de vegetación arbustiva)?.

Este estudio constituye una base para integrar el conocimiento sobre la proporción de consumo de plantas con diferentes patrones de fructificación, con los patrones espaciales de deposición de semillas en áreas abiertas. En Colombia, existen pocos estudios en el tema, y ninguno de ellos ha tratado estos temas en conjunto. Esta información es fundamental para proponer programas de manejo flexibles que aprovechen al máximo los procesos ecológicos naturales, y que estimulen la conservación de los hábitats de las especies de fauna y flora silvestre.

1. Patrones de consumo de plantas pioneras por parte de murciélagos frugívoros en una localidad de la Orinoquía colombiana

Suárez-Castro, AF^{1,2}. & Montenegro OL^{1,3}

1. Grupo Conservación y Manejo de vida silvestre, Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá D.C.
2. Grupo de Mastozoología, Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá D.C.
3. Profesora Asociada, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá D.C.

1.1 Resumen

El comportamiento alimentario cumple un papel principal en la estrategia de partición de recursos dentro de los ensambles de murciélagos frugívoros. A pesar de esto, no existen registros de dieta para los murciélagos en la mayoría de localidades de Colombia, y falta mucho por conocer sobre los mecanismos que permiten la partición de recursos de los ensambles locales. En este capítulo analizamos la estructura trófica de un ensamble de murciélagos frugívoros en una localidad de la Orinoquía colombiana, y evaluamos su relación con los patrones de fructificación de seis especies de plantas: *Cecropia peltata*, *Cecropia sciadophylla*, *Piper arboreum*, *Piper obliquum*, *Ficus pseudoradula* y *Ficus gomelleira*, las cuales pertenecen a grupos considerados focales en la dieta de los murciélagos frugívoros neotropicales. El análisis de 165 registros dietarios mediante un análisis de correspondencia, muestra que las especies del género *Carollia* prefieren los frutos de *Piper* spp. y *Vismia baccifera*, mientras que las especies de la subfamilia Stenodermatinae, las cuales han sido reconocidas por especializarse en el consumo de

Ficus spp., presentan una mayor tendencia hacia el consumo de frutos de *Cecropia* spp. Aunque las plantas estudiadas ofrecieron frutos durante todo el periodo de estudio, se encontró una tendencia a tener picos de fructificación en la época de lluvias. Los patrones de consumo encontrados fueron independientes de los picos de fructificación de las especies de plantas evaluadas. Debido a que los murciélagos recurrieron en el uso de plantas que producen frutos de manera continua (e.g *Piper* spp. *Cecropia* spp.), consideramos que la estratificación vertical consiste en el principal mecanismo de partición de recursos entre los grupos de murciélagos frugívoros estudiados, con relación a otros factores como la capacidad para buscar plantas que presentan distribuciones espaciales más dispersas (e.g *Ficus* spp.).

1.2 Abstract

Feeding behavior plays a major role as a resource partitioning strategy within ensembles of fruit bats. However, there are no records of bats diets for most localities in Colombia, and there is a lack of knowledge about mechanisms that allow resource partitioning in local ensembles. In this chapter we analyze trophic structure of a fruit bat ensemble in a locality of Colombian Orinoco, and evaluate its relationship with fruiting patterns of six plant species: *Cecropia peltata*, *Cecropia sciadophylla*, *Piper arboreum*, *Piper obliquum*, *Ficus pseudoradula* y *Ficus gomelleira*, which represent focal groups on the diet of neotropical fruit bats. Correspondence analysis using 165 dietary records of 15 species showed a structure supporting traditional classifications of frugivorous bats. The genus *Carollia* prefers fruits of *Piper* spp. and *Vismia baccifera*, while species of the subfamily Stenodermatinae, which have been recognized for specializing in feeding on *Ficus*spp., have a greater tendency towards consumption of *Cecropia* spp. Although studied plants species offered fruits throughout the study period, there was a tendency to fruiting in the rainy season. Consumption patterns found were independent on climate season, however, some bats species chose between plants with different fructification and distribution patterns, which depended on their availability in the environment. Therefore, there is an influence of seasonal changes in resource availability over foraging strategies of fruit bats.

1.3 Introducción

En el Neotrópico, los murciélagos representan hasta el 50 % de la fauna de mamíferos asociada a los bosques de tierras bajas, en donde coexisten hasta 110 especies en algunas localidades (Voss & Emmons 1996, Lim & Ergmstron 2001). Factores como el tamaño corporal (Willig *et al.* 2003), las especializaciones fisiológicas y morfológicas (Swartz *et al.* 2003), las estrategias de forrajeo (Soriano 2000, Dumont 2003) y las diferencias en el uso de refugios (Kunz & Lumsden 2003), han permitido a este grupo de fauna alcanzar tal diversidad. En este contexto, se ha propuesto que el comportamiento alimentario cumple un papel principal en la estrategia de partición de recursos (Fleming 1986, Patterson *et al.* 2003, Giannini & Kalko 2004).

Para los ensambles de murciélagos frugívoros, factores como la distribución espaciotemporal de las fuentes de alimento (Marinho-Filho 1991, Soriano 2000), las propiedades físicas y nutricionales del fruto (Kalko *et al.* 1996, Aguirre *et al.* 2003), la forma de procesamiento del alimento (Dumont 2003) y las estrategias de forrajeo (Bonaccorso 1979, Kalko *et al.* 1996, Soriano 2000), influyen en la capacidad de los murciélagos para seleccionar y consumir ciertas especies de plantas (Fleming & Heithaus 1981, Gorchov *et al.* 1995). De esta manera, los murciélagos frugívoros se pueden dividir en dos categorías generales (Dumont 2003): Los frugívoros del sotobosque y los del dosel. Los frugívoros del sotobosque (Subfamilia Carollinae, *Glossophaga*), consumen de manera rápida (1-2 minutos) frutos pequeños y no fibrosos, para luego defecar las semillas en tiempos relativamente cortos, cercanos a los 30 minutos. Por otro lado, los frugívoros de dosel (Subfamilia Stenodermatinae), consumen frutas fibrosas que mastican lentamente mientras absorben la parte líquida, por lo que forman masas que son escupidas sin tragar la mayor parte del contenido (Bonaccorso & Gush, 1987, Dumont 2003).

Adicionalmente, los patrones de forrajeo de las especies de frugívoros pueden tener una relación estrecha con las estrategias reproductivas de las plantas (Snow 1965). En general, podemos reconocer dos estrategias de forrajeo básicas: frugívoros nómadas y frugívoros sedentarios (Soriano 2000). Las especies de la subfamilia Stenodermatinae son consideradas nómadas, debido a que migran localmente para buscar plantas que presentan picos de fructificación asincrónicos en periodos cortos de tiempo, y que además, se distribuyen de manera agregada dentro de los bosques (e.g. *Ficus* spp.;

estrategia “*Big Bang*”). En contraste, especies de la subfamilia Carollinae y el género *Sturnira* centran su consumo en especies que fructifican de manera continua durante un periodo del año (*Piper* spp., *Cecropia* spp., *Solanum* spp.), lo que provee un volumen pequeño pero constante de recursos para la fauna (Estrategia “*Steady State*”). Debido a que los recursos se encuentran disponibles continuamente, las rutas de forrajeo de estas especies son generalmente las mismas, por lo que son consideradas frugívoros sedentarios.

Estas clasificaciones guardan una relación estrecha con la hipótesis de Fleming (1986), quien propuso que la evolución de los hábitos de consumo en frugívoros filostómidos involucra la especialización en grupos núcleo de plantas. De esta manera, las especies de *Artibeus* se especializan en plantas de la familia Moraceae *sensu lato* (*Ficus* y *Cecropia*), *Carollia* en *Piper* (Piperaceae), y *Sturnira* en *Solanum* (Solanaceae) y *Piper*. Basados en una gran cantidad de datos de un ensamblaje de filostómidos en la Isla de Barro Colorado en Panamá, Giannini y Kalko (2004) confirmaron esta hipótesis y demostraron que existía una fuerte asociación filogenética dentro de la estructura trófica del ensamble de murciélagos frugívoros en esta localidad.

Diferentes autores han investigado la estructura trófica de varios ensamblajes de murciélagos (Fleming 1986, Fleming 1986, Marinho-Filho 1991, Gorchov et al. 1995, Hernández-Conrique et al. 1997, Giannini & Kalko, 2004, Silveira *et al.* 2011, Sánchez *et al.* 2012). Aunque la proporción de consumo de los diferentes ítems alimenticios puede depender en gran medida de la abundancia relativa de los recursos y por lo tanto es variable temporal y geográficamente, estos estudios han demostrado que los murciélagos son fieles a los patrones descritos por Fleming (1986) y Giannini y Kalko (2004). A pesar de esto, aún falta mucho por conocer sobre la incidencia de la época y la diversidad florística sobre los mecanismos que influyen en la organización de los ensamblajes locales (Moraes *et al.* 2011). La evidencia es mixta sobre el papel de los patrones de fructificación como mecanismo de partición de recursos dentro de diferentes comunidades (Thies & Kalko 2004, Burns 2005), y los análisis que relacionan esta información con las estrategias de forrajeo de los consumidores son escasos (Milton 1991, Thies & Kalko 2004, Bonaccorso *et al.* 2006). Adicionalmente, se desconoce la fenología de fructificación para la mayoría de las especies de plantas consumidas por murciélagos en escalas locales.

En este capítulo analizamos la dieta de las especies de murciélagos frugívoros en un ensamble de una localidad de la Orinoquía colombiana, y evaluamos su relación con los patrones de fructificación de algunas especies de plantas centrales en la dieta de los murciélagos frugívoros neotropicales, según la hipótesis de Fleming (1986). En particular, abordamos las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la estructura trófica del ensamble de murciélagos frugívoros de la localidad estudiada?, 2) ¿cómo varían los patrones de fructificación de seis especies de plantas pioneras consumidas por murciélagos y 3) ¿cuál es la influencia de estos patrones sobre el comportamiento alimentario de especies clasificadas por poseer diferentes estrategias de forrajeo? Esperamos que los murciélagos frugívoros mantengan una fidelidad hacia el consumo de plantas que han sido reconocidas por constituir una parte central de su dieta en varias localidades del Neotrópico (e.g. *Carollia* spp. en *Piper* spp., *Artibeus* spp. en *Ficus* spp.). Sin embargo, evaluaremos si la variación temporal en la disponibilidad de frutos de estas especies, puede afectar la preferencia hacia plantas con diferentes patrones de fructificación, lo que tendría fuertes implicaciones en los patrones de forrajeo de los dispersores.

1.4 Materiales y Métodos

1.4.1 Área de Estudio

El estudio se realizó en el municipio de Vista Hermosa, vereda La Reforma, al suroccidente del departamento del Meta (Figura 1-1.). Específicamente, trabajamos dentro de los predios de la Finca Los Moriches (2°43'41.7''y 73°45'2.5''W), los cuales comprenden un intervalo altitudinal que varía entre 230 y 280 msnm. El clima es húmedo, con precipitaciones promedio mensuales de 196.2 mm y temperatura promedio de 25°C (IGAC 2004). El régimen de distribución de las lluvias es unimodal, con un periodo de muy baja precipitación (<5 mm diarios en promedio), comprendido entre diciembre y marzo. La temporada de mayores precipitaciones (10-20 mm diarios en promedio) se presenta entre abril y noviembre (IDEAM 2010).

La zona hace parte de la región suroriental del piedemonte y las zonas bajas de la serranía de La Macarena, área transicional con características de los ecosistemas

andino, amazónico y orinocense, y que incluye un sistema montañoso perteneciente al escudo Guayanés. La Serranía de la Macarena fue la primera Reserva Natural Nacional establecida por ley de la República en 1948 y fue constituida como Parque Natural en 1971. Mediante diferentes actos normativos, durante las siguientes tres décadas se realizaron varios cambios en la delimitación de los linderos del área protegida, y en la actualidad, la zona estudiada hace parte del área de amortiguación del parque (Zarate Bottia *et al.* 2005). La región ha sufrido un fuerte proceso de colonización y los bosques de origen amazónico allí presentes, fueron transformados paulatinamente en potreros destinados a ganadería y cultivos de marihuana y coca, lo que generó diferentes grados de fragmentación. La finca donde desarrollamos la investigación abarca una extensión aproximada de 250 hectáreas, y corresponde a una matriz de bosques con diferentes grados de intervención, en donde se encuentran inmersas zonas de pastizales dedicadas principalmente a la ganadería y algunos cultivos de subsistencia. Entre los tipos de vegetación natural se encuentran bosques de origen amazónico, y otros ambientes orinocenses como bosques de galería y morichales, típicos de la zona de transición existente entre la Orinoquía y la Amazonía (Contreras-Herrera 2011).

1.4.2 Captura de murciélagos

Con el fin de recolectar las heces y conocer las especies de plantas que eran consumidas por los murciélagos, realizamos capturas mensuales con ayuda de redes de niebla. Seleccionamos tres sitios de muestreo dentro del área, en donde ubicamos las redes por nueve noches consecutivas cada mes (julio de 2011 a febrero de 2012), tres noches por cada sitio. Ubicamos entre seis y ocho redes por noche entre los 0,5 m y los 8 m de altura desde el suelo. Calculamos el esfuerzo de muestreo como el número de horas * m² red/hora (Straube y Bianconi 2002). Muestreamos 4742 m²/h entre los 0 y los 4 m, y 4330 m²/h entre los 4 y los 8 m, para un esfuerzo total de 9072 m²/h. Las redes fueron ubicadas teniendo en cuenta los siguientes criterios: (1) presencia de zonas de transición (ecotono y borde), (2) sitios potenciales de paso para los murciélagos entre diferentes fragmentos, y (3) presencia de plantas en periodo de fructificación y floración. Los murciélagos capturados fueron depositados en bolsas de tela con el fin de obtener las heces y recolectar las semillas consumidas. Obtuvimos información sobre el sexo, el estado reproductivo y la categoría de edad de todos los individuos capturados (Kunz *et al* 2009) y recolectamos mínimo un espécimen de referencia por cada morfotipo capturado,

con el fin de confirmar las identificaciones realizadas en campo. Los ejemplares fueron depositados en la colección del Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia (FSC 243 – FSC 307).

Las semillas fueron identificadas mediante comparaciones con una colección de referencia y con ejemplares del Herbario Nacional Colombiano (COL). Para la identificación de las especies de murciélagos seguimos a Davis (1968) para el género *Uroderma*, Hollis 2005 para el género *Artibeus*, Velazco & Patterson (2010) para el género *Platyrrhinus*, Zurc *et al.* (2010) para el género *Carollia* y Rodríguez-Posada & Sánchez-Palomino (2009) para el género *Phyllostomus*. Para los demás géneros seguimos a Gardner (2008).

1.4.3 Patrones de Fructificación

Especies examinadas: Para evaluar como diferían los patrones de fructificación de plantas consumidas por murciélagos, escogimos las siguientes especies: *Cecropia peltata*, *Cecropia sciadophylla*, *Piper arboreum*, *Piper obliquum*, *Ficus pseudoradula* y *Ficus gomelleira*. Estas especies pertenecen a familias que hacen parte central de la dieta de los frugívoros filostómidos (Fleming 1986, Giannini & Kalko 2004, Muscarella & Fleming 2007), y que además han sido clasificadas dentro de géneros que poseen diferentes estrategias de fructificación. Para la escogencia de estas especies, realizamos seis transectos aleatorios de 200 m cada uno, y contamos todos los individuos de los géneros *Cecropia*, *Piper* y *Ficus*, con el fin de seleccionar aquellas especies más abundantes en la zona.

Las plantas del género *Piper* producen pocos amentos en tiempos predecibles durante periodos de varias semanas o meses, un fenómeno conocido como “*Steady state*”. *P. arboreum* y *P. obliquum* son arbustos o árboles pequeños de 2 -8 m de alto, los cuales viven principalmente en el interior del bosque. En *P. arboreum*, los amentos son erectos y en *P. obliquum* son péndulos. Por su parte, las plantas de *Cecropia* son árboles dioicos que se caracterizan por presentar infrutescencias múltiples estrobiliformes, axilares, péndulas, digitadas, carnosas, con cientos de frutiolos libres entre sí (Linares & Moreno 2010). *C. peltata* y *C. sciadophylla*, son árboles pioneros que pueden alcanzar 30 m de altura, y son comúnmente encontrados en bosques secundarios, desde el nivel del mar hasta los 1300 m. s. n. m. (Berg & Franco 2005). Finalmente, *F. pseudoradula* y *F.*

gomelleira son árboles que pueden alcanzar los 30 m de altura, y que fructifican de manera asincrónica en periodos cortos de tiempo (estrategia *Big Bang*). Ambas especies presentan siconos axilares, de 1 a 2,5 cm de diámetro, y de color verdusco al madurar.

Seguimiento fenológico: El número de individuos muestreados por especie sigue las recomendaciones para la realización de estudios fenológicos presentados por Fournier y Charpantier (1975). Para cada una de las especies escogidas, marcamos tantos individuos adultos como pudimos encontrar. Al inicio del estudio, no fue posible diferenciar el sexo de varios individuos de *Cecropia* spp, debido a que no tenían flores o frutos. Marcamos quince individuos para *C. sciadophylla* y quince para *C. peltata*, sin embargo, para los análisis posteriores, únicamente tomamos en cuenta los individuos hembra que fueron confirmados mediante el seguimiento fenológico: seis para *C. sciadophylla* y cuatro para *C. peltata*. Para cada una de las especies de *Piper* spp marcamos quince individuos, mientras que para *F. pseudoradula* y *F. gomelleira*, encontramos cinco individuos por especie. En total registramos los datos de fructificación cada mes para 50 individuos de las seis especies.

Para estimar el porcentaje de fructificación, contamos el número total de frutos maduros e inmaduros de los individuos de *Piper* spp. y *Cecropia* spp., mientras que para los individuos de *Ficus* spp. realizamos una estimación del porcentaje de fructificación dividiendo la copa del árbol en cuadrantes y estimando el número de frutos en cada cuadrante. Clasificamos el porcentaje de fructificación en “ninguno” (0 %), “bajo” (1-25%), “medio” (25-50 %), “medio alto” (50-75 %) o “alto” (75- 100 %).

1.4.4 Análisis de datos

Representatividad del muestreo: Calculamos la representatividad del muestreo tanto para la captura de murciélagos como para los registros dietarios, mediante curvas de acumulación de especies. La unidad de muestreo consistió en cada noche, y los estimadores utilizados fueron Jack 1, Jack 2 y CHAO 2, los cuales no asumen homogeneidad ambiental en la muestra (Heltshe & Forrester 1983) y no necesitan que exista una distribución estadística conocida (Villarreal et al. 2004). Para realizar los cálculos utilizamos el Software EstimateS 8.2 (Colwell 2009). Con base en los valores máximos de riqueza estimada por los índices y asumiendo este valor como el 100%,

determinamos el porcentaje de representatividad de especies registradas durante la fase de campo (Urbina-Cardona & Londoño-Murcia 2008).

Estructura trófica: Usamos un análisis de correspondencia para describir la estructura de los patrones de dieta entre los murciélagos frugívoros. De esta manera, producimos una representación gráfica de las filas y las columnas de una matriz, en nuestro caso especies de murciélagos y especies de plantas, lo que permite la interpretación conjunta de sus co-ocurrencias (Giannini & Kalko 2004). Calculamos la concordancia de las especies de murciélagos con los ítems alimenticios como la fracción de variación de murciélagos e ítems explicada por los ejes examinados. En un principio incluimos todas las especies para las cuales existía al menos un registro dietario. Posteriormente revisamos los resultados para evaluar la influencia de las especies de murciélagos o los registros dietarios con los tamaños de muestra más pequeños. Estos registros fueron eliminados del análisis si se comportaban como valores extremos en los diagramas de ordenación, o retenidos si no existía tal efecto. Para los análisis, juntamos los datos de todas las especies de planta por género, con el fin de identificar los patrones de consumo generales dentro del ensamble de murciélagos frugívoros.

Patrones fenológicos: definimos la fenología de la fructificación como los cambios temporales en la disponibilidad de frutos de cada especie de planta (Fleming & Williams 1990, Milton 1991, Thies & Kalko 2004, Burns 2005). Para cada especie, calculamos la proporción de individuos con presencia de frutos durante cada mes (número de individuos por especie con frutos/número de individuos por especie). Adicionalmente, asignamos una categoría para los porcentajes de fructificación en cada individuo. De esta manera, los porcentajes obtenidos en la fase de campo (ninguno, bajo, medio, medio-alto y alto), fueron transformados en 0, 1, 2, 3 y 4 respectivamente. Para determinar si existían diferencias significativas en la actividad de fructificación para las especies monitoreadas durante la época de lluvias (Agosto – Noviembre) y la época seca (Diciembre – Febrero), utilizamos una prueba de intervalos de Wilcoxon. Debido a la cantidad reducida de individuos por especie para los géneros *Cecropia* y *Ficus*, juntamos los datos de las dos especies evaluadas para cada uno de los géneros. Escogimos $p < 0.05$ como el nivel de significancia para todas las pruebas.

Los patrones temporales en la disponibilidad de frutos de las seis especies de plantas fueron evaluados a partir de un modelo nulo. Este modelo puede ser utilizado para

evaluar si los tiempos de fructificación de las especies estudiadas se encuentran segregados en el tiempo. Para ello, utilizamos un índice basado en la varianza entre los tiempos de fructificación promedio de dos especies de plantas con picos de fructificación adyacentes. La superposición media de estas combinaciones fue comparada con 99 valores de un test de aleatorización como describen Gotelli and Entsminger (2001). Consideramos que había una tendencia a la agregación en los tiempos de fructificación cuando el índice observado fue mayor en más del 95 % de los 99 valores simulados. En caso contrario, es decir, el valor observado era menor en el 95 % de los casos, consideramos que el patrón era escalonado. Todos los cálculos fueron desarrollados en el programa EcoSim 7.0 (Gotelli and Entsminger 2001). Aunque los patrones de fructificación de las especies de plantas evaluadas se encuentran en categorías distintas (big-bang para *Ficus* y steady-state para *Cecropia* y *Piper*), aplicar este modelo es de suma importancia para evidenciar patrones de oferta de los recursos consumidos por los murciélagos frugívoros de la zona.

Variación temporal en los patrones de consumo: Con el fin de identificar como las variaciones en la producción de frutos afectaban los patrones de consumo de murciélagos clasificados por poseer distintos patrones de forrajeo, escogimos a *C. perspicillata* y *A. lituratus*, las especies con la mayor cantidad de registros dietarios en el muestreo. Para cada época, calculamos el índice normalizado de Levins (BA) como una estadística descriptiva de la amplitud de nicho en cada época (Krebs 1999): $BA = (B - 1)/(n - 1)$, donde n es el número de ítems dietarios disponibles y $B = 1/\sum p_i^2$, donde p_i es la proporción del recurso i en la dieta. BA varía entre 0 (solo un recurso utilizado) y 1 (todos los recursos disponibles usados equitativamente).

1.5 Resultados

1.5.1 Representatividad del Muestreo

Capturamos un total de 544 murciélagos pertenecientes a 34 especies (anexo 1), de las cuales 20 incluyen en su dieta el consumo de frutos (Tabla 1-1), y representan el 93 % (513) de los individuos capturados. La representatividad del muestreo para los estimadores utilizados varió entre el 77 y el 87 % (Figura 1-2). *Carollia* spp. y *Artibeus* spp. fueron los géneros que aportaron la mayor cantidad de individuos con el 37,04 % y

el 43,6 % de las capturas respectivamente. La abundancia de las especies dominantes varió dependiendo de la época (Tabla 1-1). Para la época de lluvias, *C. perspicillata* aportó la mayor cantidad de individuos y representó el 50,49 % de las capturas, mientras que para la época seca, *A. lituratus* fue la especie dominante con el 45,98 % de las capturas.

En cuanto a los registros de dietas, revisamos un total de 188 heces, de las cuales 165 contenían semillas pertenecientes a 19 especies (Tabla 1.2). El número de heces con semillas fue mayor en la época seca que en la época de lluvias (97 vs 68 respectivamente). Para la época de lluvias, encontramos catorce morfotipos de semillas, mientras que para la época seca 16. La cantidad de muestras de heces con semillas varió bastante entre las especies de murciélagos registrados (tabla 1-1). La mayoría de las heces provinieron de *C. perspicillata* (39,39 %) y *A. lituratus* (24,85 %). Para ocho especies obtuvimos entre seis y diez registros dietarios, mientras que encontramos semillas en menos de cinco heces para nueve especies de murciélagos, y no obtuvimos ningún registro dietario para tres de ellas. En cuanto a la representatividad del muestreo para los registros de dieta, este varió entre el 60 % y el 75 % dependiendo del estimador utilizado (Figura 1-2).

1.5.2 Estructura trófica

Las especies de plantas consumidas por los murciélagos de la zona se detallan en la tabla 1-2. El análisis de correspondencia para los registros dietarios de las dos épocas, muestra que los dos primeros ejes explican el 79.2 % de la variación en la dieta de las especies evaluadas (Figura 1-3). El eje 1 muestra un gradiente de separación entre grupos de especies que centran su dieta en grupos particulares de plantas. Por un lado, los murciélagos del género *Carollia* prefieren los frutos de *Piper* spp. y *Vismia baccifera*, mientras que especies como *Dermanura phaeotis*, *A. lituratus* y *Uroderma bilobatum*, que se especializan en el consumo de *Ficus* spp., complementan su dieta en mayor medida con frutos de *Cecropia* spp. Tanto *Mesophylla macconelli* como *Artibeus planirostris* presentan una posición intermedia y consumen frutos de los dos grupos mencionados anteriormente. Finalmente, las especies del género *Phyllostomus* se separan claramente en el eje dos, y presentan una asociación más cercana al consumo de una especie de la familia Araceae, posiblemente *Philodendron* sp.

Dentro del género *Artibeus*, *A. planirostris* parece ser más flexible que *A. lituratus* e incluye en su dieta frutos de especies de los géneros *Piper*, *Cecropia*, *Solanum*, *Vismia* y *Ficus* (Tabla 1-1). Para la época seca, *Philodendron* sp. se convirtió en un recurso utilizado por especies con diferentes estrategias de forrajeo, como es el caso de *A. lituratus*, *C. perspicillata* y *P. hastatus*. En total, ocho especies de plantas fueron encontradas en una ocasión, mientras que *Piper* spp. (23.66 %), *Cecropia peltata* (19.84 %), *Vismia baccifera* (13.74 %), *Ficus* spp. (12.98 %), *Philodendron* sp. (10.68 %) y *Solanum* sp. (7.63 %), constituyeron los taxones que aportaron la mayor cantidad de registros dietarios.

1.5.3 Fenología de la fructificación

Los patrones de fructificación variaron dependiendo la especie de planta evaluada (Figura 1-4). Para *P. arboreum*, la proporción de individuos con frutos fue pequeña (promedio 0.2) pero constante durante todo el periodo de estudio, con un pico de fructificación en octubre. La producción de frutos de *P. obliquum* siguió el mismo patrón, sin embargo, esta no fue constante y se presentó principalmente durante la época de lluvias, con un descenso en el mes de noviembre y un pequeño pico en diciembre. Tanto *C. peltata* como *C. sciadophylla* tuvieron su pico de fructificación en la época de lluvias, aunque para *C. peltata* solo encontramos individuos con frutos hasta noviembre, mientras que el periodo de fructificación de *C. sciadophylla* se extendió hasta la época seca. Finalmente, las especies de *Ficus* mostraron un patrón de fructificación discontinuo, con dos periodos únicos de producción de frutos, uno en septiembre, durante la época de lluvias, y otro en febrero durante la época seca. Los patrones descritos también se mantienen cuando analizamos las categorías de fructificación (tabla 1-3).

Tanto para *P. arboreum* ($n = 15$, $z=2.236$, $p = 0,02537$) como para las especies de *Cecropia* ($n = 9$, $z=2.121$, $p = 0,03339$), encontramos una diferencia significativa entre la cantidad de frutos producidos en las dos épocas evaluadas. En contraste, ni *P. obliquum* ($n = 15$, $z = 1.857$, $p = 0,067$), ni las especies de *Ficus* ($n = 10$, $z=0.1374$, $p = 0,8907$), mostraron diferencias estadísticamente significativas en los patrones de fructificación entre las dos épocas. Al evaluar los resultados del modelo nulo, el índice observado (0.200) fue menor que los valores obtenidos en 88 simulaciones, aunque no significativamente diferente ($p=0.09$). Lo anterior indica que aunque no todas las

especies fructifican en el mismo momento, existe una tendencia hacia la agregación de los picos de fructificación en una época del periodo estudiado.

1.5.4 Variación de patrones de consumo con la época

Al comparar los patrones de consumo de *A. lituratus* y *C. perspicillata* para las dos épocas, encontramos que *C. perspicillata* consume una mayor variedad de plantas, mientras que *A. lituratus* centra su dieta en menos especies (Tabla 1-1, Figura 1-5). Adicionalmente, sin importar la época estudiada, los murciélagos centraron su consumo en el mismo tipo de plantas (Tabla 1-1, Figura 1-5) y esto fue independiente de los picos de fructificación de las especies focales estudiadas (ver sección anterior). La amplitud de nicho para *C. perspicillata* fue muy similar en las dos épocas evaluadas (época de lluvias: 0.034; época seca 0.036), mientras que para *A. lituratus*, fue mayor durante la época seca (época de lluvias: 0.024; época seca 0.031).

1.6 Discusión

1.6.1 Estructura trófica

En el área de estudio existe una clara separación entre el tipo de frutos que son consumidos por las diferentes especies de murciélagos. Las especies del género *Carollia* prefieren los frutos de *Piper* spp. y *Vismia baccifera*, mientras que las especies de la subfamilia Stenodermatinae, las cuales han sido reconocidas por especializarse en el consumo de *Ficus* spp., presentan una mayor tendencia hacia el consumo de frutos de *Cecropia* spp. Las especies de plantas encontradas representan una gran variedad de hábitos e incluyen hierbas (*Solanum* spp.), arbustos (*Piper* spp. *Vismia baccifera*.) y árboles (*Ficus* spp.). Aunque la diversidad florística de la zona es relativamente alta y presenta bosques con un buen estado de conservación a nivel estructural (Contreras Herrera 2011), lo que implicaría una oferta de recursos variada para los murciélagos, estos se centran principalmente en tres familias (Piperaceae, Moraceae, Cecropiaceae), y la representación de otras especies de plantas en la dieta es circunstancial (Tabla 1-2). Este patrón es similar al de otras localidades del Neotropico y confirma la hipótesis previa sobre la especialización de los murciélagos frugívoros en “grupos núcleo” de especies de

plantas (Fleming 1986), situación atribuible al componente histórico, en donde las especies de murciélagos han retenido los patrones de consumo de sus antecesores, lo que se ve reflejado en la estructura trófica de los ensamblajes actuales (Giannini & Kalko 2004, Sánchez *et al.* 2012).

A pesar de que el número de muestras fecales obtenidas para cada especie de murciélago varió entre meses y épocas (Tabla 1-1), los patrones de consumo se mantuvieron para las dos épocas estudiadas, por lo que es claro que los murciélagos son fieles a ciertos grupos de especies de plantas, independientemente de su disponibilidad en el ambiente. Nuestro análisis provee además una hipótesis sólida sobre las relaciones tróficas de algunas especies pobremente representadas en nuestras muestras. Ejemplo de ello lo constituyen *Carollia brevicauda* y *Uroderma bilobatum*, especies cuya dieta es conocida únicamente por seis muestras cada una, pero que se ajustan claramente entre las especies consumidoras de *Piper* spp. y *Cecropia* spp., respectivamente. Para otras especies como *Phylloderma stenops*, *Chiroderma villosum*, *Vampyressa thylene* y *Mesophylla macconelli*, se requiere una documentación mucho mayor de la dieta y los hábitos de consumo para establecer conclusiones más robustas. Los sesgos en el número de datos pueden deberse a dos factores principales. En primer lugar, en el neotrópico la abundancia de las especies de murciélagos frugívoros es dominada por representantes de los géneros *Artibeus*, *Carollia* y *Sturnira* (Kalko *et al.* 1996, Simmons & Voss 1998, Bernard 2001, Aguirre 2002, Bernard & Fenton 2002, Giannini & Kalko 2004). Por otro lado, la forma de procesamiento del alimento en muchas especies hace que no traguen las semillas, ya que se limitan a absorber la parte líquida del fruto (Dumont 2003), por lo que la metodología empleada no permite identificar las especies de plantas consumidas.

Es interesante observar el comportamiento de *A. planirostris*, una especie que consume en proporciones similares frutos de los géneros *Piper*, *Cecropia*, *Solanum* y *Vismia*. Dentro de la familia Stenodermatinae, las especies complementan su dieta en mayor medida con plantas que presentan una textura fibrosa y picos de fructificación asincrónicos. Sin embargo, tanto en nuestros resultados como en estudios anteriores (Sánchez *et al.* 2012), se observa que *A. planirostris* es más flexible que especies del mismo género como *A. lituratus*. Esto puede deberse a que especies simpátricas que presentan tamaños y requerimientos de hábitat muy similares, tienden a consumir

diferentes especies de plantas, a pesar del componente histórico que limita el tipo de recursos al que acceden (Dumont 2003, Giannini & Kalko 2004, Sanchez *et al.* 2012). Por lo tanto, aunque los patrones analizados se mantienen muy bien a nivel de género, es importante investigar los patrones de dieta a nivel específico para taxones simpátricos. Diferentes autores han documentado la dieta de algunas especies del género *Artibeus* (Handley *et al.* 1991, Galleti & Morellato 1994, Charles-Dominique *et al.* 2001), sin embargo, aún faltan estudios que permitan entender los mecanismos que facilitan la coexistencia de las especies de este género en una localidad específica.

1.6.2 Fenología y variación en los patrones de consumo

El análisis del modelo nulo permitió evidenciar que aunque existe una tendencia hacia la agregación de los picos de fructificación, la producción de frutos no se da en el mismo momento para las especies estudiadas. Como consecuencia, los recursos alimenticios se vuelven disponibles de manera secuencial para algunas especies de murciélagos. En el área de estudio, todas las plantas estudiadas fructificaron en mayor proporción durante la época de lluvias, probablemente debido a que las condiciones para la germinación son mejores allí (Garwood 1983). A pesar de esto, la época seca no limitó completamente el recurso y permitió a los murciélagos alimentarse de las plantas evaluadas durante todo el periodo de estudio.

La fenología de las plantas estudiadas refleja distintos tipos de patrones de fructificación. *P. arboreum* y *C. sciadophylla* constituyeron un recurso continuo, disponible durante todo el periodo de estudio, mientras que las plantas del género *Ficus* presentaron dos picos claros y fructificaron únicamente en los meses de octubre y febrero. El hecho de que no encontráramos individuos de *C. peltata* fructificando en la época seca, a pesar de que aparecieron semillas en las heces de los murciélagos, indica que los murciélagos se alimentaron de individuos que se encuentran fuera del área abordada en nuestros censos. En cuanto a *P. obliquum*, esta especie fructificó principalmente en la época de lluvias y tuvo un pequeño pico durante diciembre, lo que se ve reflejado en el aporte de esta planta en los registros dietarios (Tablas 1-1, 1-2).

Nuestros resultados muestran que las especies de *Cecropia* presentan una sincronización en la producción de frutos, como han encontrado otros autores para

diferentes localidades (Fleming and Williams 1990, Milton 1991, Cortés 2005). En todos estos casos, la producción de flores y frutos se extiende hasta la época seca, tal como sucede con *C. sciadophylla* en el área de estudio. Por lo tanto, tanto *C. sciadophylla* como *C. peltata* (evidenciado por los registros dietarios encontrados en las heces), constituyen un recurso que aunque no fructifica durante todo el año, está disponible en periodos relativamente amplios para los murciélagos. Adicionalmente, es importante anotar el hecho de que en varios individuos de estas especies (cuatro de *C. sciadophylla* y ocho de *C. peltata*), no se encontraron flores ni frutos durante la época de estudio. Esto puede deberse a varios factores, como la edad, el estado de ramificación y la fecundidad de los individuos, los cuales afectan la cantidad de frutos que un individuo puede producir (Zalamea *et al.* 2008). Entre más joven es un árbol, menos ramificado es y por lo tanto no posee suficiente espacio para albergar las infrutescencias. Además, Fleming & Williams (1990), encontraron una relación negativa entre el DAP y la fecundidad. En nuestro estudio, varios de los individuos censados presentaban DAPs pequeños (15 cm en promedio) y eran poco ramificados.

Nuestros resultados muestran además que *A. lituratus* consume una alta proporción de frutos de *Cecropia* spp. durante la época seca (figura 1-5), por lo que este murciélago es una especie que centra su dieta en un recurso que estaría disponible de manera continua en áreas relativamente pequeñas. Las especies del género *Ficus* han sido reconocidas como un componente principal en la dieta de *Artibeus* spp., sin embargo, diferentes estudios han documentado que las especies de *Cecropia* dominan la dieta de *A. lituratus*, *A. jamaicensis* y *A. planirostris* para varias localidades del neotrópico (Handley *et al.* 1991, Galleti & Morellato 1994, Lobova *et al.* 2002). Por ejemplo, *A. lituratus*, el murciélago frugívoro más grande de Sur América, consume hasta 144 g de *Cecropia obtusa* por noche, es decir, casi el doble de su masa corporal (Charles-Dominique *et al.* 2001).

Es importante anotar las consecuencias que tiene el hecho de que las especies del género *Artibeus* se alimenten en mayor medida de plantas que fructifican en pequeños parches y constituyen un recurso predecible. Varias especies del género *Ficus* muestran asincronía intraespecífica con intervalos cortos en la producción de frutos entre individuos, lo que les permite fructificar de manera continua durante todo el año (Milton *et al.* 1991); esto permite además que varios árboles puedan fructificar más de dos veces

al año (Newton & Lomo 1979, este estudio). Sin embargo, estos árboles generalmente se encuentran muy dispersos en los bosques, por lo que en una noche, los murciélagos deben desplazarse distancias de hasta 10 Km para encontrarlos (Galindo-Gonzales 1998). En nuestra área de estudio, los individuos de *Ficus* presentan densidades pequeñas (5 individuos en 1 Km² = 0.04 ind*hectárea), mientras que los de *Cecropia* son más abundantes (7.5 ind*hectárea). Nosotros censamos todos los individuos de *Ficus* spp. para un área de 3 Km², y ninguno de ellos tenía frutos para los meses de diciembre y enero. A pesar de esto, los murciélagos capturados consumieron tanto los frutos de *F. pseudoradula* como de *F. gomelleira* durante estos meses, por lo que es probable que las áreas de acción de estos mamíferos sean mayores a las abarcadas en los censos. Sin embargo, tanto para la época de lluvias, como para la época seca, *A. lituratus* consumió en mayor proporción las especies de *Cecropia* spp. (Figura 1-5). Si los murciélagos consumen en mayor proporción plantas como *C. peltata* durante las épocas en que este recurso es más abundante, no tendrían que modificar en gran medida las áreas de forrajeo y éstas serían más pequeñas (debido a la distribución más agregadas de estas plantas), lo que tendría grandes implicaciones sobre los patrones de deposición de las semillas dispersadas. En este sentido, aunque las especies de *Artibeus* han sido catalogadas como nómadas (Kalko *et al.* 1996, Soriano 2000), estos murciélagos presentarían un patrón mixto, y dependiendo de la época, tratarían de buscar aquellas especies de plantas con patrones de fructificación predecible y distribución agregada. Por lo tanto, debido a que los murciélagos recurrieron en el uso de plantas que producen frutos de manera continua (e.g *Piper* spp. *Cecropia* spp.), consideramos que la estratificación vertical consiste en el principal mecanismo de partición de recursos entre los grupos de murciélagos frugívoros estudiados, con relación a otros factores como las estrategias de forrajeo nómadas y sedentarias.

El hecho de que el índice de Levins fuese similar para *C. perspicillata* en las dos épocas (época de lluvias: 0.034; época seca 0.036), mientras que para *A. lituratus*, fuese mayor durante la época seca (época de lluvias: 0.024; época seca 0.031), es también un reflejo de sus patrones de forrajeo. Las especies de *Piper* spp. siempre aportaron la mayor proporción en la dieta de *C. perspicillata*, aun cuando este recurso no era tan abundante en la época seca. Debido a que esta especie de murciélago centra su dieta en un recurso de oferta continua, no tiene que emplear mucha energía en complementar su dieta con otras especies de plantas, por lo que su amplitud de nicho es relativamente constante.

Por su parte, *A. lituratus* presenta una mayor amplitud de nicho para la época seca, periodo en el que complementa su dieta con otras especies, lo que puede estar relacionado con el descenso registrado en la producción de frutos para las especies de *Cecropia*. Por lo tanto, aunque los murciélagos se especializan en ciertas especies de plantas independientemente de su disponibilidad en el ambiente, el cambio en los patrones de forrajeo y el uso de recursos que no son consumidos continuamente, constituyen estrategias que permiten el mantenimiento de poblaciones viables en áreas heterogéneas espaciotemporalmente como la estudiada.

1.7 Conclusiones

Nuestro estudio apoya la idea de que los frugívoros filostómidos centran su dieta en un grupo reducido de especies de plantas. Adicionalmente, los picos de fructificación de las plantas estudiadas no influyen directamente sobre la proporción de consumo de los murciélagos en diferentes épocas. Sin embargo, es posible inferir que los cambios estacionales en la disponibilidad de frutos pueden influir sobre las estrategias de forrajeo de los murciélagos, quienes modifican la manera como buscan el alimento con el fin de consumir los grupos de plantas con los que mantienen una relación histórica. Realizar estudios de telemetría para identificar como varían los patrones de movimiento en diferentes épocas, y relacionarlos con los patrones de fructificación de las plantas centrales en la dieta de los murciélagos, constituye un campo poco explorado que permitirá explicar los factores que influyen en la manera como esta fauna dispersa las semillas en el ambiente.

1.8 Agradecimientos

Los autores agradecemos a Colciencias y al programa Jóvenes Investigadores e innovadores “Virginia Gutiérrez de Pineda”, el cual financió la pasantía de investigación del joven investigador Andrés Felipe Suárez Castro. Además, agradecemos el apoyo económico otorgado por la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá (DIB) (Proyecto 14341), y la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia sede Orinoquía (Proyecto 13782). La fundación IDEA WILD aportó equipos que permitieron el desarrollo de la fase de campo. Agradecemos a Jorge Enrique Contreras, Doña Amparo, Jorge Luis Contreras Herrera, a Pacho y a todas

las personas que nos ofrecieron su hospitalidad y apoyo durante la fase de campo. A Darwin Manuel Morales Martínez y Diana Sofía López Cubillos quienes apoyaron incondicionalmente el trabajo en campo y en el laboratorio. Diego Mauricio Cabrera apoyó el componente botánico del proyecto y Miguel Rodríguez-Posada y Gonzalo Pinilla-Buitrago acompañaron y facilitaron el desarrollo del trabajo en la fase de campo. Finalmente el estudiante agradece al programa de Maestría en Ciencias-Biología de la Universidad Nacional y a los grupos de “Mastozoología” y de “Conservación y Manejo de Vida Silvestre” por apoyar el desarrollo de todo este proceso.

Tabla 1-1: Especies de murciélagos frugívoros registrados por época, número de heces examinadas y proporción de consumo de los frutos encontrados en las muestras para cada especie.

Especie	n		Proporción Frutos Consumidos							
	Época seca	Época lluvias	Heces							
			examinadas con semillas	<i>Piper</i>	<i>Cecropia</i>	<i>Ficus</i>	<i>Vismia</i>	<i>Solanum</i>	Otros	
<i>Artibeus lituratus</i>	143	36	41	0,03	0,48	0,29				0,19
<i>Artibeus planirostris</i>	25	20	10	0,29	0,14	0,29	0,14	0,14		-
<i>Carollia breviceauda</i>	7	12	6	0,33	-	-	0,50	0,17		-
<i>Carollia castanea</i>	2	0	1	1,00	-	-	-	-		-
<i>Carollia perspicillata</i>	67	102	65	0,40	0,07	0,02	0,22	0,11		0,18
<i>Chiroderma villosum</i>	2	1	1	-	1,00	-	-	-		-
<i>Dermanura gnomus</i>	7	3	6	0,33	0,33	0,33	-	-		-
<i>Dermanura phaeotis</i>	10	4	4	-	-	1,00	-	-		-
<i>Mesophylla macconnelli</i>	12	2	6	-	0,50	-	0,50	-		-
<i>Phylloderma stenops</i>	2	0	2	-	-	-	-	-		1,00
<i>Phyllostomus discolor</i>	4	3	1	-	-	-	-	-		1,00
<i>Phyllostomus hastatus</i>	5	2	6	-	-	-	-	-		1,00
<i>Platyrrhinus helleri</i>	2	0	0	-	-	-	-	-		-
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	2	6	2	-	-	-	-	-		1,00
<i>Rhinophylla pumilio</i>	4	5	4	-	-	-	-	-		1,00
<i>Sturnira lilium</i>	4	3	5	0,20	-	-	-	0,60		0,20
<i>Uroderma bilobatum</i>	8	3	6	-	0,50	-	-	-		0,50
<i>Uroderma magnirostrum</i>	4	0	0	-	-	-	-	-		-
<i>Vampyressa thuyone</i>	1	0	0	-	-	-	-	-		-
<i>Glossophaga soricina</i>			1	-	1,00	-	-	-		-
TOTAL	311	202	165							

Tabla 1-2: Especies de plantas encontradas en las heces de los murciélagos capturados, indicando el número de registros por época.

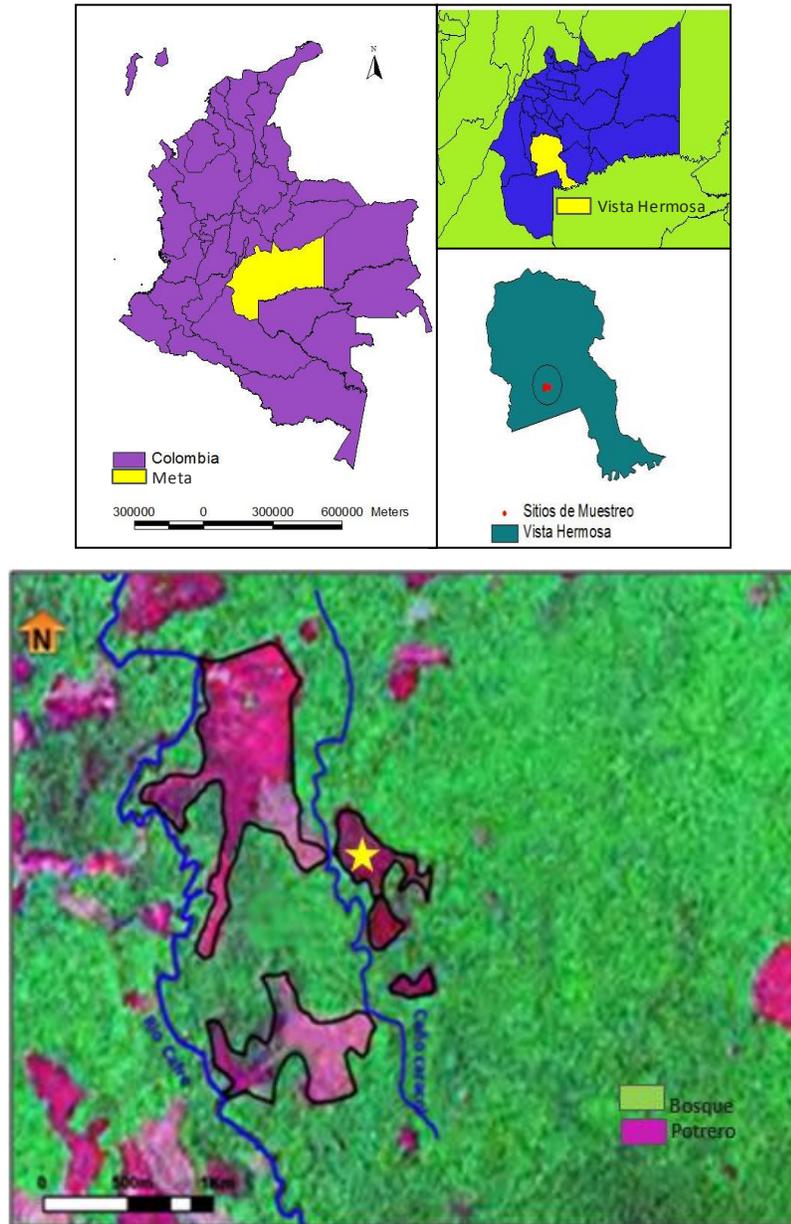
Familia	Especie	Número de registros		Murciélagos con registros
		Época lluvias	Época seca	
Piperaceae	<i>Piper peltatum</i>	3	5	Cp, Dg
	<i>Piper arboreum</i>	3	3	Cp
	<i>Piper obliquum</i>	8	4	Cp,Cb, Al, Ap
	<i>Piper sp.</i>	1	5	Cc, Cp, Sl
Moraceae	<i>Ficus pseudoradula</i>	2	4	Al, Cp
	<i>Ficus gomelleira</i>	3	8	Al, Dp, Dg
Solanaceae	<i>Solanum jamaicense</i>	4	6	Cp, Ap, Cb, Sl
	<i>Solanum cyatophorum</i>	1	0	Rf
Clusaceae	<i>Vismia baccifera</i>	11	7	Cp, Ap, Mm
	<i>Vismia sp 1</i>	0	1	Rf
Cecropiaceae	<i>Cecropia peltata</i>	7	19	Al, Ap, Cp, Dg, Mm, Gs, Sl
	<i>Cecropia angustifolia</i>	0	2	Al, Ub
Cucurbitaceae	<i>Gurania sp</i>	0	2	Ps
Araceae	<i>Philodendron sp 1.</i>	1	0	Ub
	<i>Philodendron sp 2</i>	0	14	Al, Cp, Ph, Pd, Rp
Passifloraceae	<i>Passiflora sp.</i>	0	1	Al
Fabaceae	<i>Senna bacillaris</i>	0	1	Cp
Sin identificar	Morfo 1	3	1	Cp
TOTAL		49	82	

Al: *A. lituratus* Ap: *A. planirostris*, Cb: *C. brevicauda*, Cc: *C. castanea*, Cp: *C. perspicillata*, Dg: *D. gnomus*, Dp: *D. phaeotis*, Gs: *G. soricina*, Mm: *M. macconnelli*, Pd: *P. discolor*, Ph: *P. hastatus*, Ps: *P. stenops*, Rf: *R. fischeriae*, Rp: *R. pumilio*, Sl: *S. liliun* Ub: *U. bilobatum*

Tabla 1- 3: Categorías de fructificación máximas registradas por mes para las especies de plantas evaluadas en este estudio. 0: ninguno, 1: bajo, 2: medio, 3: medio alto, 4:alto

	<i>Cecropia peltata</i>	<i>Cecropia sciadophylla</i>	<i>Ficus gomelleira</i>	<i>Ficus pseudoradula</i>	<i>Piper arboreum</i>	<i>Piper obliquum</i>
<i>n</i>	4	6	5	5	15	15
Agosto	0	0	0	1	1	2
Septiembre	0	4	3	3	1	2
Octubre	1	2	0	0	2	2
Noviembre	1	1	0	0	2	0
Diciembre	0	1	0	0	1	1
Enero	0	1	0	0	1	0
Febrero	0	1	4	3	1	0

Figura 1-1. Localización del área de estudio y representación de la matriz del paisaje del área de estudio. La estrella marca la zona de muestreo.



1-2 Distribución de las plantas evaluadas sobre la matriz del paisaje del área de estudio. Azul oscuro: *Cecropia sciadophylla*, naranja: *Cecropia peltata*, verde: *Ficus schultesii*, azul claro: *Ficus insípida*, rojo: *Ficus gomelleira*, amarillo: *Ficus máxima*, rosado: *Piper arboreum*, morado: *Piper obliquum*. Barra: 500 metros.

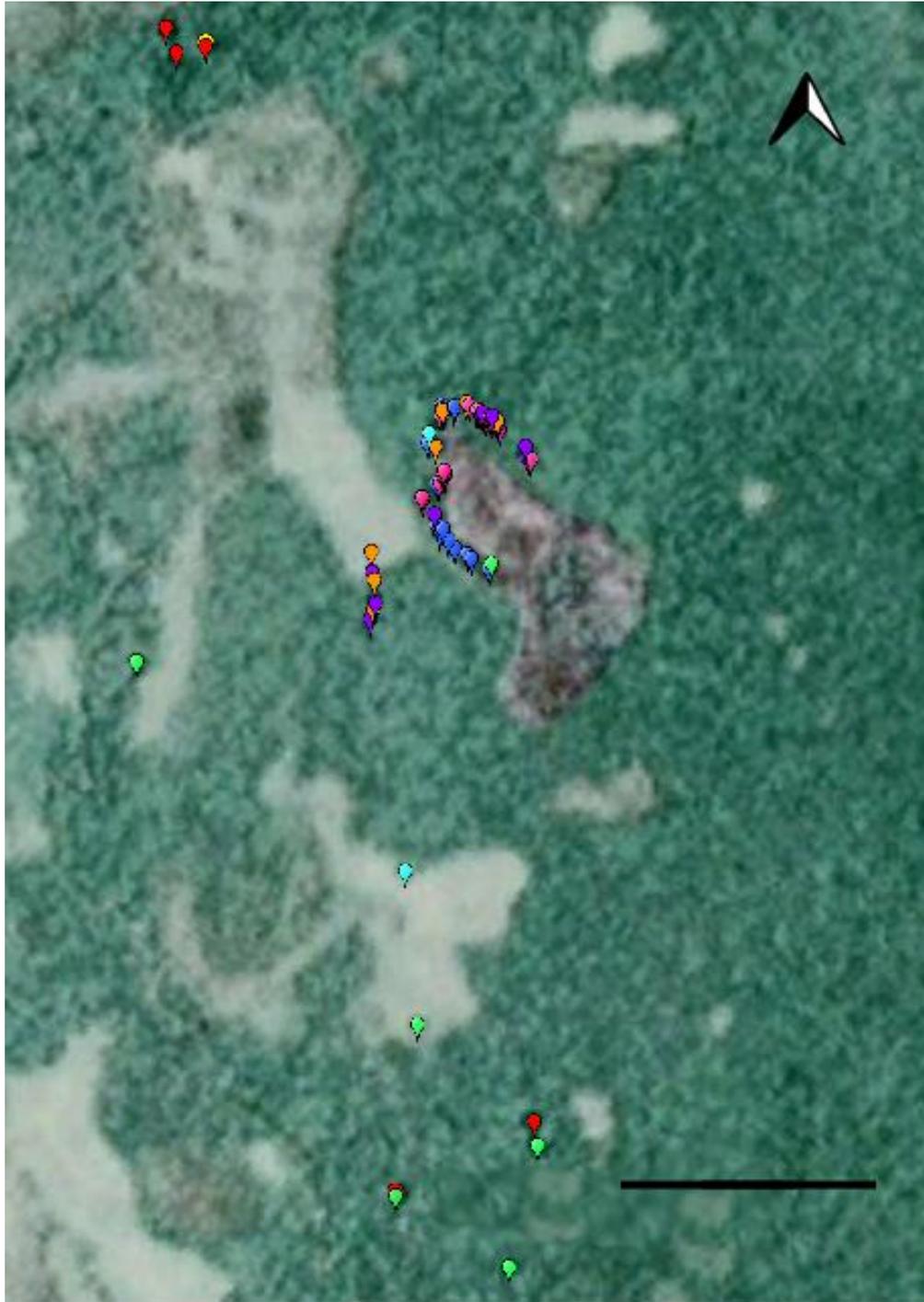


Figura 1-3: Curva de acumulación de especies para a: el ensamble de murciélagos frugívoros, b: los registros dietarios en las heces

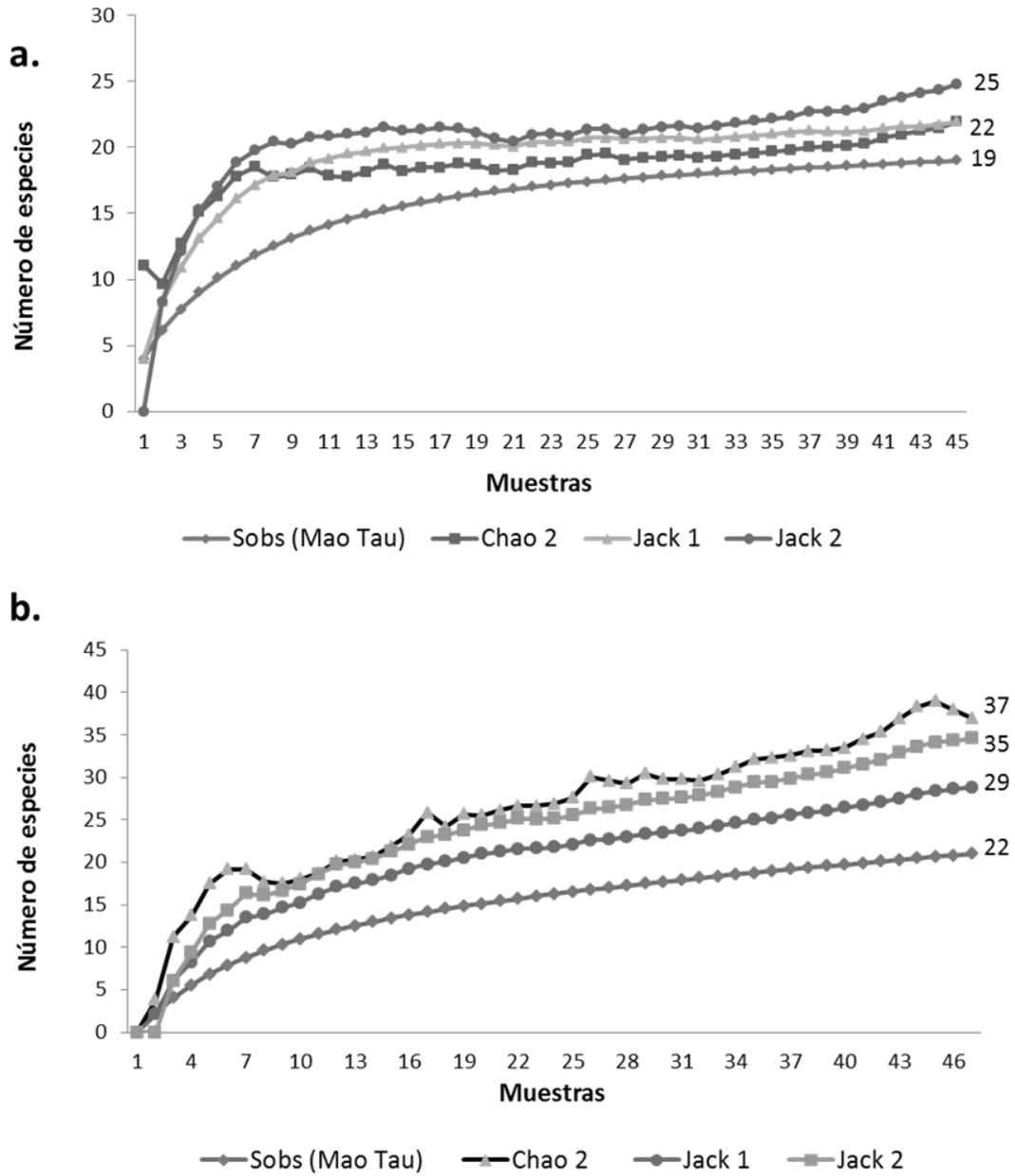


Figura 1-4: Diagrama de ordenamiento del análisis de correspondencia, donde se muestra la asociación de las especies de murciélagos y los principales ítems alimenticios. Al: *A. lituratus* Ap: *A. planirostris*, Cb: *C. brevicauda*, Cc: *C. castanea*, Cp: *C.perspicillata*, Dg: *D. gnomus*, Dp: *D. phaeotis*, Mm: *M. macconnelli*, Pd: *P. discolor*, Ph: *P. hastatus*, Sl: *S. lilium*, Ub: *U. bilobatum*

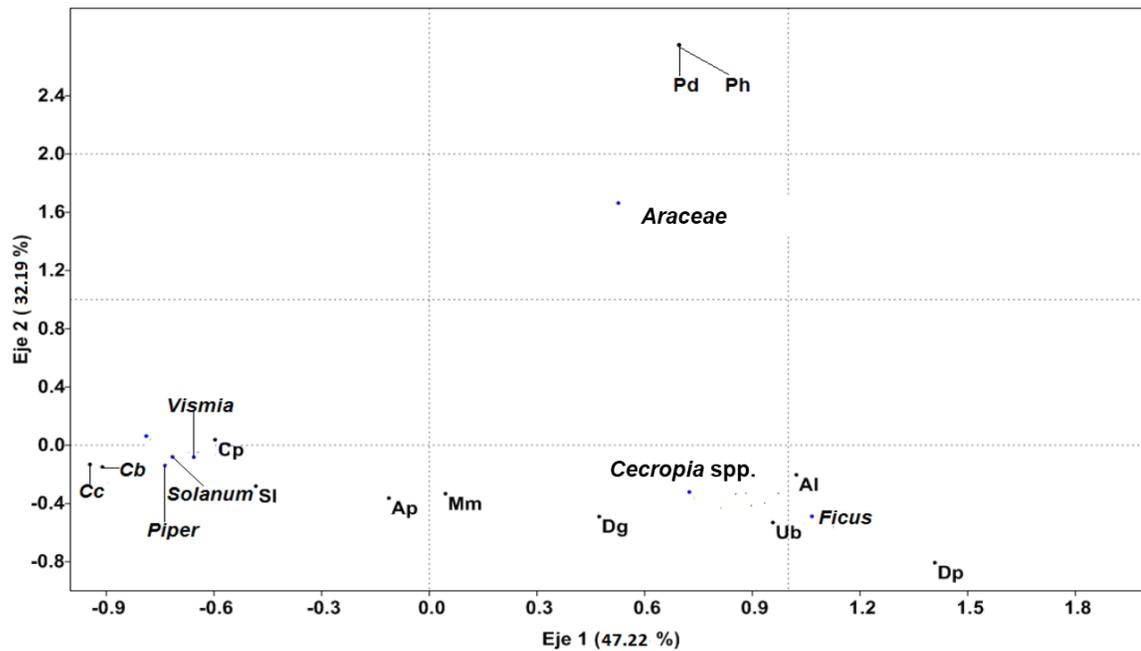


Figura 1-5: Proporción de individuos con frutos para las seis especies de plantas evaluadas durante la agosto de 2011 y febrero de 2012.

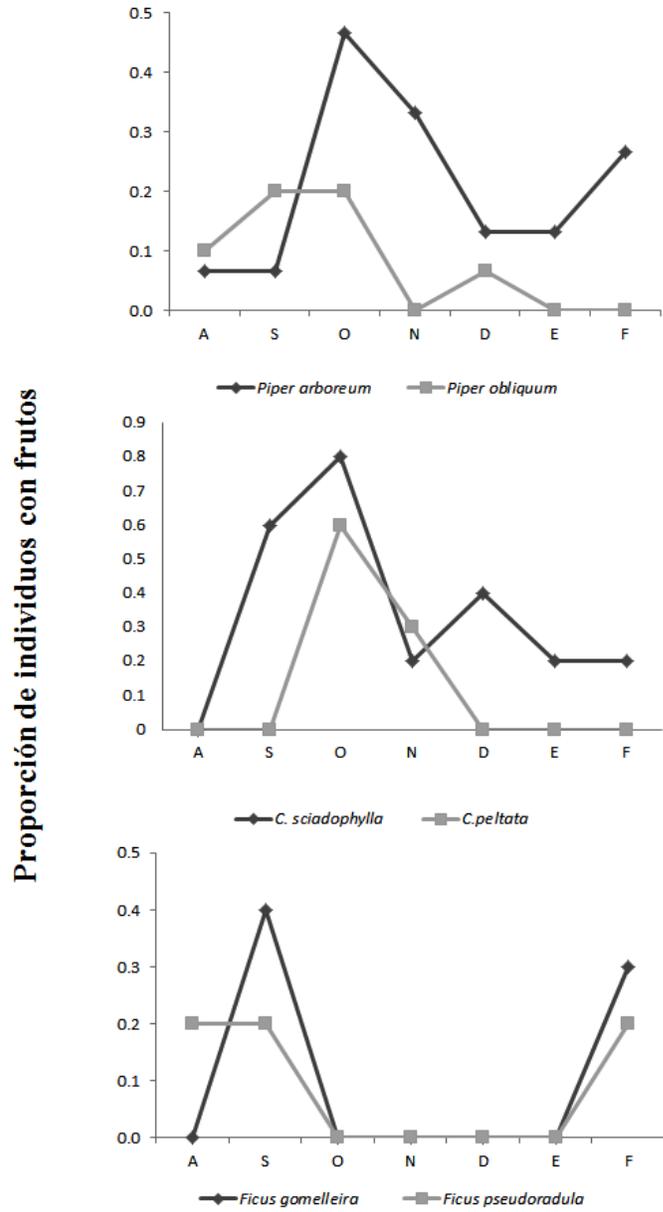
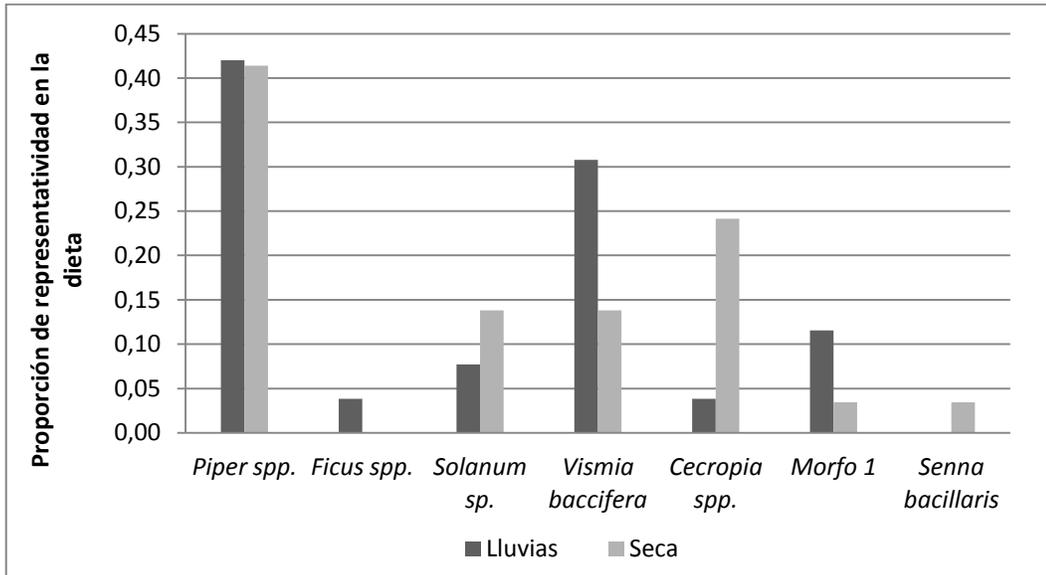
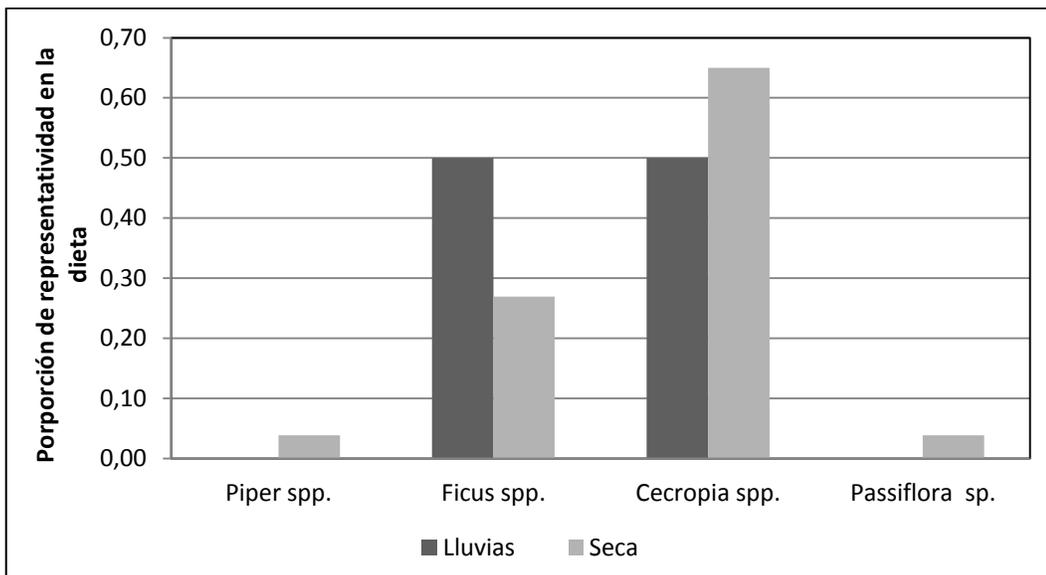


Figura 1-6: proporción de consumo de las plantas encontradas en las heces de a: *C. perspicillata* y b: *A. lituratus* para las dos épocas estudiadas.

a.



b.



2. Patrones de deposición de semillas dispersadas por murciélagos en áreas abiertas adyacentes a fragmentos de bosque de la Orinoquía colombiana

Suárez-Castro, AF^{1,2}. & Montenegro OL^{1,3}

4. Grupo Conservación y Manejo de vida silvestre, Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá D.C.
5. Grupo de Mastozoología, Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá D.C.
6. Profesora Asociada, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá D.C.

2.1 Resumen

Aunque los murciélagos han sido reconocidos como importantes dispersores de semillas, existen pocos estudios publicados que permitan entender el aporte real de este grupo en el proceso de dispersión en áreas degradadas. Evaluamos los patrones de dispersión de plantas pioneras consumidas por murciélagos frugívoros en una zona abierta adyacente a fragmentos de bosque en una localidad de la Orinoquía colombiana. Durante agosto de 2011 y febrero de 2012, recolectamos las semillas provenientes de heces de murciélagos capturados con redes de niebla y de cien trampas de semillas ubicadas a distintas distancias desde el interior del bosque hacia la zona abierta. Capturamos 545 murciélagos frugívoros de 19 especies y obtuvimos 160 heces que contenían semillas de 18 especies. Murciélagos de los géneros *Carollia* (36,5 %) y *Artibeus* (42,6 %) aportaron la mayor cantidad de heces con semillas. Contamos un total de 658 semillas de especies encontradas en las heces de los murciélagos. El 55,5 % de las semillas fueron encontradas en el interior del bosque, el 34,6 % entre los 0 y los 10 m y el 9,9 % entre los

10 y los 50 m. Las semillas del género *Ficus* sólo se encontraron al interior del bosque, mientras que semillas de los géneros *Cecropia*, *Piper*, *Vismia* y *Solanum* también fueron dispersadas en el área abierta, lo que probablemente es un reflejo de los patrones de forrajeo de sus principales consumidores. La distancia tuvo un efecto negativo sobre la densidad de semillas dispersadas y la mayoría de éstas (80 %) se concentraron entre los 0 y los 10 m. Los murciélagos concentraron la dispersión de semillas en áreas boscosas, por lo que el aporte de este grupo en los primeros estadios de la sucesión en áreas abiertas más allá del borde sería mínimo.

2.2 Abstract

Although bats have been recognized as important seed dispersers, few published studies allow us to understand how is the real contribution of this group to seed dispersal in degraded areas. We evaluated seed dispersal patterns of pioneer plants consumed by bats in an open area adjacent to forest fragments in one Colombian Orinoco locality. Since August 2011 to February 2012, we collected seeds from feces of bats captured with mist nets, and from one hundred seed traps located at different distances from the forest to the open zone. We captured 545 frugivorous bats and obtained 185 feces, from which 160 contained seeds of 18 morphotypes. Bats of genera *Carollia* (36,5 %) and *Artibeus* (42,6 %) contributed with the largest amount of feces. We found a total of 2493 seeds in all the traps, and 658 (26,5 %) were dispersed by bats. 55.5% of seeds were found in forest interior, 34,6% between 0 and 10 meters, and 9,9 % between 10 and 50 meters. *Ficus* seeds were found only in the forest's interior, while *Cecropia*, *Piper*, *Vismia* y *Solanum* seeds were dispersed into the open area, which probably reflects foraging patterns of their principal consumers. Distance had a negative effect on the density of the dispersed seeds and most (80%) were dispersed between 0 and 10 m. Bats dispersed most seeds in areas with tree cover, so we hypothesized that contribution of this group to the regeneration process in open areas beyond the edge would be minimal.

Key Words: Bats, Distance, Seed rain, Pioneer plants.

2.3 Introducción

La generación de paisajes degradados debido a la conversión de bosques en zonas de pastoreo y cultivo, es un fenómeno ampliamente extendido en las regiones tropicales (Galindo-González 1998, Duncan & Chapman 1999, Galindo-González *et al.* 2000, Fahrig 2003). Estas transformaciones generalmente reducen los nutrientes del suelo y disminuyen la capacidad de germinación del banco de semillas, por lo que las áreas abiertas se vuelven improductivas y son abandonadas (Holl 1999, Cubiña & Aide 2001). Ante esta situación, existe una necesidad urgente para restaurar áreas degradadas, debido a los efectos negativos de la deforestación en el ciclo de carbono, los ciclos hidrológicos y la biodiversidad global (Achard *et al.* 2002, Laurance *et al.* 2002). La lluvia de semillas constituye un factor limitante de la restauración de áreas transformadas, y la principal vía en la que los animales contribuyen a procesos de regeneración en los ecosistemas tropicales (Howe & Smallwood 1982, Holl 1999, Cubiña & Aide 2001, Levine & Murrel 2003, Muscarella & Fleming 2007). En el Neotrópico, los ensambles de murciélagos frugívoros incluyen muchas especies localmente abundantes (Bernard & Fenton 2002, Giannini & Kalko 2004), las cuales consumen plantas involucradas en diferentes estadios de la sucesión (Dumont 2003, Muscarella & Fleming 2007, Olea-Wagner *et al.* 2007). La capacidad para volar grandes distancias y la tendencia a defecar mientras vuelan, convierte a este grupo de fauna en dispersores de semillas potenciales en áreas degradadas (Galindo-González 1998, Medellín & Gaona 1999, Estrada-Villegas *et al.* 2007, Kelm *et al.* 2008). Sin embargo, investigaciones llevadas a cabo en bosques tropicales han demostrado que prácticamente no existe dispersión de especies con frutos carnosos más allá de 10 m del borde de la vegetación (Holl 1999, Cubiña & Aide 2001). Aunque algunos trabajos se han enfocado en cuantificar los patrones de deposición de semillas entre áreas boscosas (Estrada-Villegas *et al.* 2007, Kelm *et al.* 2008), son pocos los estudios que han demostrado flujo de semillas en áreas abiertas (Fleming & Heithaus 1981, Gorchov *et al.* 1993, Nepstad *et al.* 1996, Arteaga *et al.* 2006). Además, las comparaciones son difíciles debido a que las metodologías difieren en gran medida y las investigaciones se han llevado a cabo bajo condiciones de paisaje diferentes. Por lo tanto, existe poca información sobre la variación entre la cantidad de semillas dispersadas por murciélagos entre los fragmentos de bosque y las áreas abiertas adyacentes, y no existen datos cuantitativos que permitan inferir si la cantidad de

semillas dispersadas por murciélagos en las áreas abiertas es significativa para incrementar la regeneración de la cobertura boscosa. De hecho, los estudios que documentan patrones de deposición de plantas dispersadas por murciélagos, han demostrado que una gran proporción de las semillas son depositadas bajo los refugios, y la densidad de semillas en algunas especies desciende abruptamente a distancias mayores de 30 m de los árboles parentales (Fleming and Heithaus 1981).

En este contexto, los elementos del paisaje como los corredores y la vegetación aislada pueden jugar un papel esencial en el proceso de reclutamiento de semillas en zonas intervenidas (Galindo-González *et al.* 2000, Guevara *et al.* 2004, Manning *et al.* 2006, Herrera & García 2009), pues facilitan el movimiento de los dispersores en áreas fragmentadas (Franklin *et al.* 2000, Westcott & Graham 2000). Factores como la escasez de comida, el incremento en los riesgos de depredación y la falta de sitios de percha, convierten las zonas abiertas en lugares menos atractivos para los vertebrados (Vasquez-Yanes *et al.* 1975, August 1981), lo que reduce la probabilidad de dispersión de semillas (Aide & Cavellier 1994, Holl 1999). La utilización de corredores de vegetación que permitan la restauración de áreas deforestadas es un mecanismo que se ha propuesto en varias ocasiones (Chetkiewicz *et al.* 2006). Además, diferentes estudios han enfatizado la importancia de los arbustos como fuente de heterogeneidad espacial en el proceso de dispersión (Charles-Dominique 1986, Duncan & Chapman 1999). En estas zonas, sin embargo, existen procesos como el efecto de borde, los cuales alteran los patrones ecológicos que se dan en el interior de los fragmentos de bosque (Ries *et al.* 2004). El movimiento de los murciélagos puede ser perturbado dependiendo del tipo de hábitat y la configuración de los fragmentos adyacentes a los bordes, y por lo tanto, puede constituir un factor limitante para la dispersión de ciertas especies dentro del paisaje (López-Barrera *et al.* 2007, Cortés-Delgado & Pérez-Torres 2011). Ante esta situación, es prioritario entender como la heterogeneidad espacial afecta el flujo de semillas en las zonas abiertas, información indispensable para desarrollar planes de manejo y restauración a una escala de paisaje.

En este trabajo evaluamos la lluvia de semillas producida por murciélagos en áreas abiertas heterogéneas adyacentes a fragmentos de bosque en una localidad de la Orinoquia colombiana. En particular, abordamos las siguientes preguntas: 1) ¿cómo varía la abundancia y la composición de la lluvia de semillas generada a medida que aumenta la distancia contada a partir del borde de las áreas boscosas; 2) ¿cómo varía la densidad

y la composición de la lluvia de semillas entre el interior de las áreas boscosas, el borde y las áreas abiertas adyacentes?; 3) ¿cómo varía la composición de la lluvia de semillas entre el interior del bosque y un corredor de vegetación? y 4) ¿cómo varían los patrones de abundancia y composición de la lluvia de semillas entre áreas abiertas con poca heterogeneidad (sin cobertura de vegetación arbustiva o arbórea) y áreas abiertas con alta heterogeneidad (con presencia de vegetación arbustiva)?. Esperamos que en las áreas abiertas, la abundancia y diversidad de semillas disminuya a medida que aumente la distancia al borde del bosque. Sin embargo, consideramos que la heterogeneidad espacial generada por la presencia de arbustos y corredores de vegetación, favorecerá una mayor deposición de semillas dispersadas por murciélagos en las zonas que han sido deforestadas. Adicionalmente, debido a que los corredores de vegetación constituyen franjas estrechas con un alto efecto de borde, es probable que los patrones de dispersión de semillas sean diferentes con respecto a los fragmentos de bosque más grandes. Al comparar los patrones de deposición de semillas entre diferentes elementos del paisaje, generaremos información que permita establecer cuáles zonas favorecen la dispersión de plantas pioneras en áreas degradadas.

2.4 Materiales y métodos

2.4.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el municipio de Vista Hermosa, vereda La Reforma, al sur-occidente del departamento del Meta (Figura 1-1). Específicamente, trabajamos dentro de los predios de la Finca Los Moriches ($2^{\circ}43'41.7''$ y $73^{\circ}45'2.5''$ W), los cuales comprenden un intervalo altitudinal que varía entre 230 y 280 msnm. El clima es húmedo, con precipitaciones promedio mensual de 196.2 mm y temperatura promedio de 25°C (IGAC 2004). El régimen de distribución de las lluvias es unimodal, con un periodo de muy baja precipitación (<5 mm diarios en promedio), comprendido entre diciembre y marzo. La temporada de mayores precipitaciones (10-20mm diarios en promedio) se presenta entre abril y noviembre (IDEAM 2010).

La zona hace parte de la región suroriental del piedemonte y las zonas bajas de la serranía de La Macarena, área transicional con características de los ecosistemas andino, amazónico y orinocense, y que incluye un sistema montañoso perteneciente al escudo Guayanés. La Serranía de la Macarena fue la primera Reserva Natural Nacional establecida por ley de la República en 1948 y fue constituida como Parque Natural en 1971. Mediante diferentes actos normativos, durante las siguientes tres décadas se realizaron varios cambios en la delimitación de los linderos del área protegida, y en la actualidad, la zona estudiada hace parte del área de amortiguación del parque (Zarate Bottia *et al.* 2005). La región ha sufrido un fuerte proceso de colonización, por lo que las coberturas vegetales fueron transformadas paulatinamente en potreros destinados a ganadería y cultivos de marihuana y coca, lo que generó diferentes grados de fragmentación. La finca abarca una extensión aproximada de 250 hectáreas, y corresponde a una matriz de bosques en donde se encuentran inmersas zonas de pastizales dedicadas principalmente a la ganadería. Entre los tipos de vegetación natural se encuentran bosques de origen amazónico, y ambientes orinocenses como bosques de galería y morichales, típicos de la zona de transición existente entre la Orinoquía y la Amazonía (Contreras-Herrera 2011).

2.4.2 Captura de murciélagos

Con el fin de recolectar las heces y conocer las especies de plantas que eran consumidas por los murciélagos, realizamos capturas mensuales con ayuda de redes de niebla. Seleccionamos tres sitios de muestreo dentro de área, en donde ubicamos las redes por nueve noches consecutivas cada mes (julio 2011 a febrero de 2012), tres noches por cada sitio. Ubicamos entre seis y ocho redes por noche entre los 0,5 m y los 8 m de altura desde el suelo. Calculamos el esfuerzo de muestreo como el número de horas * m² red/hora (Straube y Bianconi 2002). Muestreamos 4742 m²/h entre los 0 y los 4 m, y 4330 m²/h entre los 4 y los 8 m, para un esfuerzo total de 9072 m²/h. Las redes fueron ubicadas teniendo en cuenta los siguientes criterios: (1) presencia de zonas de transición (ecotono y borde), (2) sitios potenciales de paso para los murciélagos entre diferentes fragmentos, y (3) presencia de plantas en periodo de fructificación y floración. Los murciélagos capturados fueron depositados en bolsas de tela con el fin de obtener las heces y recolectar las semillas consumidas. Obtuvimos información sobre el sexo, el estado reproductivo y la categoría de edad de todos los individuos capturados (Kunz

2009) y recolectamos mínimo un espécimen de referencia por cada morfotipo capturado, con el fin de confirmar las identificaciones realizadas en campo. El material fue depositado en la colección del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (FSC 343– FSC 407).

2.4.3 Registro y cuantificación de la lluvia de semillas

Ubicación y monitoreo de las trampas de semillas: La evaluación de la lluvia de semillas se realizó en un potrero de 20 hectáreas usado para ganadería, en donde se encuentran arbustos aislados que oscilan entre 1 y 4 m de altura, y que está rodeado por fragmentos de bosque de diferentes tamaños. El potrero se encuentra separado de un potrero contiguo por un corredor de vegetación de 50 m de ancho, el cual conecta estructuralmente dos de los fragmentos de mayor tamaño (Fig 2-1a). El registro de la lluvia de semillas estuvo comprendido desde agosto de 2011 hasta febrero de 2012, y abordó las dos épocas de mayor y menor precipitación en la zona. Para evaluar los patrones de dispersión de semillas, utilizamos trampas de semillas elaboradas con tela semipermeable en forma de pirámide invertida. Cada trampa tenía un área de colección de 0,5 m² y estaba ubicada a 50 cm de altura para evitar que las semillas fueran depredadas.

En total utilizamos 102 trampas para toda el área y las activamos durante doce días por mes entre las 1800 y las 0600 horas, con el fin de recolectar únicamente las semillas que eran dispersadas en la noche. Calculamos el esfuerzo de muestreo como número de trampas*área*horas/día, para un total de 3430 m² x día (Tabla 1). Recogimos el contenido de las trampas al final de cada periodo de muestreo mensual, y lo ubicamos en bolsas de papel para ser examinado posteriormente en el laboratorio. Una vez allí, separamos las semillas, las contamos bajo un estereoscopio y las identificamos mediante comparaciones con una colección de referencia de la zona y con especímenes del Herbario Nacional Colombiano (COL).

Efecto de la distancia: Para medir el efecto de la distancia, dispusimos 72 trampas en transectos paralelos separados 10 metros entre sí, los cuales fueron ubicados en áreas abiertas adyacentes a un corredor de vegetación y a un fragmento de bosque conectado estructuralmente con la matriz boscosa del área. Cada transecto consistía en

seis trampas que cubrían distancias desde los 0 m desde el borde hasta los 50 m en el área abierta. En total, ubicamos seis transectos que partían del borde del corredor y seis del borde del fragmento de bosque (Figura 2-1b).

Comparación de los patrones de deposición de semillas entre diferentes elementos del paisaje: Con el fin de comparar cómo variaba la cantidad de semillas dispersadas entre el interior, el borde y el área abierta, ubicamos 15 trampas dentro del fragmento de bosque y 15 dentro del corredor, además de las trampas situadas en el área abierta. Tanto para el fragmento de bosque como para el corredor, consideramos trampas de borde aquellas ubicadas entre los 0 y los 10 m. Finalmente, para analizar la heterogeneidad del área abierta, utilizamos las trampas ubicadas a más de 10 m del borde de las áreas boscosas, y las clasificamos según su ubicación con respecto a la presencia de arbustos que generaran una mayor estratificación vertical. En total, ubicamos 30 trampas de semillas en áreas con una cobertura reducida de arbustos (< 40 % de cobertura) y 30 en áreas con mayor presencia de esta vegetación (> 40 % de cobertura) (Figura 2-1).

2.4.4 Análisis de datos

Para determinar la proporción de especies de semillas que fueron dispersadas por murciélagos en el área abierta, calculamos el porcentaje de especies registradas en las muestras fecales que fueron halladas en las trampas. Cuantificamos la densidad de las semillas dispersadas como el número total de semillas dividido por el área de colección de las trampas, multiplicado por el número de días que las trampas fueron activadas (número de semillas/área X número de días) (tabla 2-1). Además, contamos los encuentros de semillas dispersadas en las trampas. Consideramos un encuentro como un evento independiente de revisión donde aparecieron restos de heces de semillas dispersadas por murciélagos. El efecto de la distancia sobre la abundancia de las especies de semillas dispersadas, fue evaluado mediante un modelo lineal generalizado con distribución de Poisson (Zuur 2007). Basados en el total de semillas dispersadas por murciélagos que fueron encontradas en las trampas, calculamos el porcentaje de semillas dispersadas en el interior de las áreas boscosas, el borde (0-10 m) y el exterior (20-50 m). Con ayuda de un análisis de Kruskal Wallis, establecimos si existían diferencias en la cantidad de semillas dispersadas entre el interior del bosque y el corredor, y entre las zonas con presencia y ausencia de arbustos.

2.5 Resultados

Capturamos un total de 545 murciélagos, de los cuales 521 (95 %) incluyen frutos en su dieta. Especies de los géneros *Carollia* (36,5 %) y *Artibeus* (42,6 %) fueron las más abundantes y aportaron la mayor cantidad de heces con semillas (Tabla 2-2). Obtuvimos 185 heces, de las cuales 160 contenían semillas clasificadas en 19 morfotipos (Anexo 2).

Cuantificación de la lluvia de semillas y efecto de la distancia: Contamos un total de 658 semillas dispersadas por murciélagos, producto de 110 encuentros en las trampas. El número de especies dispersadas declinó significativamente con la distancia contada a partir del borde del bosque (Figura 2-2). En total encontramos seis especies dispersadas por murciélagos en las trampas de semillas. De éstas, cinco especies fueron dispersadas en el área abierta (*Piper obliquum*, *Piper peltatum*, *Cecropia peltata*, *Solanum jamaicense*, *Vismia baccifera*), en donde la lluvia de semillas estuvo dominada por *Piper obliquum* (38 %) y *Vismia baccifera* (26 %). Además de estas especies, en el interior del bosque también encontramos las semillas de *Ficus* sp. El 58,6 % de las semillas fueron encontradas en el interior del bosque, el 31,4 % entre los 0 y los 10 m de distancia, y 10,05 % entre los 20 y los 50 m.

Comparación de los patrones de deposición de semillas entre diferentes elementos del paisaje: no encontramos diferencias significativas entre el interior del bosque y del corredor con respecto a la cantidad de semillas dispersadas ($H_{c_1} = 0,00174$; $p = 0,9667$), ni entre el área abierta adyacente al bosque y el área abierta adyacente al corredor ($H_{c_2} = 0,01039$; $p = 0,9188$). La densidad de las semillas dispersadas en el interior fue mayor (0,51 semillas/m² X días) a la del borde (0,35 semillas/m² X días), mientras que a más de 10 m, la densidad de semillas dispersadas disminuyó drásticamente (0,06 semillas/m² X días) (Tabla 1-1). Con respecto al papel de la heterogeneidad producida por la presencia de vegetación arbustiva, no se encontró que existiera un efecto positivo sobre la cantidad de semillas dispersadas a más de 20 m, y la cantidad de semillas encontradas no fue significativamente distinta entre las zonas desprovistas de arbustos y las áreas con presencia de esta vegetación ($H_{c_3} = 1,361$; $p = 0,2423$).

2.6 Discusión

2.6.1 Patrones de deposición de semillas en el área abierta y efecto de la heterogeneidad espacial

El mayor porcentaje de plantas consumidas por murciélagos en la zona está relacionado con especies pioneras de diversos hábitos (árboles, hierbas y arbustos), lo que conferiría una base para el establecimiento de una comunidad estructuralmente heterogénea en zonas que han sido transformadas para agricultura y ganadería. Sin embargo, nuestros resultados muestran que la lluvia de semillas parece estar limitada principalmente al interior y al borde de las áreas boscosas, mientras que la abundancia de las especies dispersadas es menor a medida que aumenta la distancia contada a partir del borde del bosque (Figura 2-2). La capacidad de los murciélagos para consumir plantas de diversos hábitos, desplazarse grandes distancias y defecar mientras vuelan, ha llevado a muchos autores a proponer a las especies de este grupo de fauna como dispersores potenciales de semillas en áreas degradadas (August 1981, Galindo-González 1998, Medellín & Gaona 1999, Estrada-Villegas *et al.* 2007, Muscarella & Fleming 2007, Kelm *et al.* 2008). Sin embargo, los estudios previos demuestran que los murciélagos depositan la mayor parte de las semillas en zonas que les proporcionan algún tipo de refugio, y han documentado un descenso abrupto en la densidad de semillas a distancias mayores de 30 m de los árboles parentales (Fleming and Heithaus 1981, Laman 1996) y del borde de la vegetación nativa (Gorchov *et al.* 1993, Estrada Villegas *et al.* 2007). A pesar de que la quiropterocoria ha generado un gran interés en varios investigadores, son pocos los estudios que han indagado de manera directa cómo difiere el proceso de dispersión de semillas entre bordes de bosques y áreas abiertas, además de sus posibles repercusiones en la regeneración de bosques.

En el área de estudio, el corredor de vegetación juega un papel importante en el proceso de dispersión. Nuestros resultados muestran que el corredor se comporta de manera muy similar a la del fragmento de bosque en términos de la cantidad de semillas dispersadas. Aunque presenta un área estrecha con un alto efecto de borde, los murciélagos utilizan esta zona activamente y depositan cantidades similares de semillas tanto en el interior como en el borde (Tabla 1-1). De esta manera, la conectividad

estructural de este elemento a nivel de paisaje favorece también la conectividad funcional no solo en términos de las posibilidades de desplazamiento para los murciélagos, sino también en el mantenimiento de los procesos de dispersión de semillas entre diferentes fragmentos. El mantenimiento de corredores estructurales es una aproximación sugerida para mantener la heterogeneidad en paisajes fragmentados (Beier y Noss 2008). Aunque los bordes pueden ser muy cerrados y ofrecer menor cantidad de recursos o sitios de percha, estudios previos han identificado asociaciones positivas entre el movimiento de los murciélagos y las características lineales del paisaje (cercas vivas, caños, corredores boscosos), ya que varias especies prefieren volar a través de estos elementos en lugar de cruzar directamente las áreas abiertas (Estrada & Coates-Estrada 2001). De esta manera, los corredores de vegetación juegan un papel importante sobre el movimiento de los dispersores en áreas fragmentadas, y por consiguiente, favorecen un mayor flujo de semillas en áreas fragmentadas.

El potrero estudiado corresponde a una zona en la que no existen árboles aislados que funcionen como sitios de percha y alimentación, por lo que es probable que los dispersores eviten estas áreas, lo que se ve reflejado en el poco flujo de semillas. Cubina y Aide (2001), reportan la habilidad de varias especies de arbustos para rebrotar en áreas intervenidas una vez han sido cortados por los campesinos. Si existen eventos de dispersión en arbustos que pueden resistir el corte, estas plantas podrían jugar un papel importante en el proceso de regeneración. Sin embargo, nuestros resultados muestran que en el área de estudio los arbustos no incrementan la dispersión de semillas en la zona abierta. Aunque la vegetación leñosa dispersa en áreas dominadas por vegetación herbácea causa heterogeneidad espacial dentro del paisaje, estudios previos han encontrado que en promedio, la vegetación de porte pequeño recibe menos cantidad de semillas por día que la vegetación con grandes alturas (Duncan & Chapman 1999). Este tipo de vegetación ofrece menos refugio para la fauna, por lo que su influencia como atrayente para los dispersores puede ser reducida. Sin embargo, los arbustos pueden generar variación en los patrones de deposición de semillas al actuar como trampas que capturan las semillas que caen y son direccionadas por el viento (Bullock & Moy 2004, Li 2008). Por lo tanto, aunque estos elementos no funcionen como atrayentes efectivos para los murciélagos, es necesario realizar estudios que evalúen el efecto de la dirección

del viento y la posición de las trampas (barlovento o sotavento) sobre las probabilidades de deposición de semillas en áreas las áreas abiertas.

La instalación de perchas artificiales para que funcionen como núcleo de regeneración, tal como lo hacen los árboles aislados que favorecen la dispersión de semillas (Medellín & Gaona 1999, Galindo-González et al. 2000, Clark *et al.* 2004, Herrera & García 2009) ha sido propuesta como un mecanismo de restauración en áreas degradadas (Kelm *et al.* 2008). Sin embargo, la ubicación de los refugios artificiales en áreas abiertas aún no ha sido probada como estrategia efectiva de restauración. Reid *et al.* (2011) demuestran que aunque los refugios artificiales pueden servir para incrementar la lluvia de semillas en algunos hábitats que presentan dosel cerrado, los refugios en áreas abiertas tienen poca probabilidad de ser usados por los murciélagos. Por lo tanto, trabajos como el de Kelm *et al.* (2008), en donde se ubican refugios artificiales en áreas con alguna estructura boscosa, no proveen evidencia de la capacidad de los murciélagos para permitir la regeneración de bosques en potreros degradados. Factores como el microclima, la disponibilidad de recursos y el riesgo de depredación en las áreas abiertas son muy diferentes a las de los remanentes boscosos, por lo que afectan de manera distinta la capacidad de los dispersores para colonizarlas (Holl 2002, 2008).

2.6.2 Patrones de deposición de las especies consumidas por el ensamble de murciélagos frugívoros

Existe una diferencia en el tipo de plantas que son dispersadas cuando comparamos los resultados del área abierta y los del interior de las áreas boscosas. El hecho de que sólo se encontraron semillas de los géneros *Cecropia*, *Solanum*, *Vismia* y *Piper* en las trampas ubicadas en el área abierta, mientras que las semillas de *Ficus* solo aparecieron en el interior del bosque (Tabla 2-3), puede estar directamente relacionado con las estrategias de forrajeo de los principales dispersores de estos géneros de plantas. Basada en la forma en que los murciélagos frugívoros procesan el alimento, Dumont (2003) propone dos categorías básicas. Los frugívoros del sotobosque (Subfamilia Carrollinae, *Glossophaga*), quienes consumen frutos relativamente pequeños y no fibrosos, los cuales tragan de manera rápida (1-2 minutos), para luego defecar las semillas en cerca de 30 minutos. Por otro lado, los frugívoros de dosel (Subfamilia Stenodermatinae), tienen tiempos de tránsito intestinal más largos, consumen frutas fibrosas que mastican lentamente mientras absorben la parte líquida, y posteriormente

escupen el resto del contenido (Bonaccorso & Gush, 1987). Por lo tanto, las especies que consumen en mayor proporción los frutos de *Ficus* spp. (subfamilia Stenodermatinae) tienden a defecar las semillas en lugares que les permiten percharse (Duncan & Chapman 1999), mientras que murciélagos del género *Carollia*, los cuales tienen tiempos de tránsito intestinal cortos, son más propensos a defecar semillas en el área abierta. Nuestros resultados son similares a los de Arteaga *et al.* (2006), que aunque trabajaron en un ecosistema diferente (bosques rodeados de sabanas naturales), encontraron que la dispersión de plantas en áreas abiertas adyacentes a matas de monte en un bosque de Bolivia estuvo dominada por plantas del género *Piper*, mientras que las semillas del género *Ficus* fueron dispersadas con mayor intensidad en las partes centrales de las matas de monte. La identificación de los patrones de deposición de las especies de plantas y su relación con sus principales consumidores, constituye una fuente potencial para identificar el potencial de los ensambles de murciélagos frugívoros sobre la generación de comunidades estructuralmente heterogéneas en áreas abiertas.

2.7 Conclusiones

Los resultados de nuestra investigación muestran que existe un efecto negativo de la distancia sobre la cantidad de semillas dispersadas. Además, el corredor favorece la deposición de semillas en áreas degradadas, y finalmente, el patrón de dispersión de semillas es diferencial dependiendo de la especie de murciélago que la consuma. Por lo tanto, la utilización de este grupo de fauna dentro de los planes de restauración mediante mecanismos como la instalación de refugios artificiales u otros atractivos en las áreas degradadas, debe ir acompañado de una evaluación de la configuración de los elementos del paisaje y su influencia sobre los patrones de forrajeo de los principales dispersores. La dispersión de semillas es solo el primero de los múltiples pasos que generan el establecimiento de vegetación en áreas degradadas. Aunque la lluvia de semillas es un factor limitante en el proceso de regeneración, este proceso es solo uno de los muchos obstáculos para la restauración de los bosques tropicales (Holl 2002). Por lo tanto, además de relacionar la incidencia de los factores bióticos y abióticos sobre las estrategias de forrajeo de los dispersores, es indispensable medir procesos claves como el establecimiento y la supervivencia de las plántulas. Solo de esta manera es posible

generar modelos que predigan el efecto de la lluvia de semillas sobre la recuperación de ecosistemas naturales en áreas degradadas.

2.8 Agradecimientos

Los autores agradecemos a Colciencias y al programa Jóvenes Investigadores e innovadores “Virginia Gutiérrez de Pineda”, el cual financió la pasantía de investigación del joven investigador Andrés Felipe Suárez Castro. Además, agradecemos el apoyo económico otorgado por la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá (DIB) (Proyecto 14341), y la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia sede Orinoquía (Proyecto 13782). La fundación IDEA WILD aportó equipos que permitieron el desarrollo de la fase de campo. Agradecemos a Jorge Enrique Contreras, Doña Amparo, Jorge Luis Contreras Herrera, a Pacho y a todas las personas que nos ofrecieron su hospitalidad y apoyo durante la fase de campo. A Darwin Manuel Morales Martínez y Diana Sofía López Cubillos quienes apoyaron incondicionalmente el trabajo en campo y en el laboratorio. Diego Mauricio Cabrera apoyó el componente botánico del proyecto y Miguel Rodríguez-Posada y Gonzalo Pinilla-Buitrago acompañaron y facilitaron el desarrollo del trabajo en la fase de campo. Finalmente el estudiante agradece al programa de Maestría en Ciencias-Biología de la Universidad Nacional y a los grupos de “Mastozoología” y de “Conservación y Manejo de Vida Silvestre” por apoyar el desarrollo de todo este proceso.

Tabla 2-1: Esfuerzo de muestreo (EM) y densidad de semillas (D) (semillas/m²*No días) dispersadas por especie en las distintas zonas de muestreo.

	Bosque			Corredor			TOTAL			KW	P
	EM	D	Total semillas	EM	D	Total semillas	EM	D	Total semillas		
Interior	630	0,22	136	630	0,31	198	1260	0,27	334	0,0017	0,966
Borde	504	0,26	133	504	0,25	127	1008	0,26	260		
Área abierta	1008	0,03	34	1008	0,03	30	2016	0,03	64	0,0104	0,918
TOTAL	2142	0,13	303	2142	0,16	355	4284	0,29	658		

Tabla 2-2. Composición y abundancia del ensamblaje de murciélagos capturados en el municipio de Vista Hermosa (Meta, Colombia), 2011. El porcentaje de muestras fecales se encuentra calculado sobre 165. Categorías alimenticias siguiendo a Soriano (2000): C= Carnívoro; IF= Insectívoro de follaje FN= Frugívoro nómada; FS= Frugívoro sedentario; H: Hemátofago; IA= Insectívoro aéreo; N= Nectarívoro. DDI: índice de importancia del dispersor.

Especie	Abundancia	% Muestras fecales	No especies semillas encontradas	DDI	Categoría alimenticia
Phyllostomidae					
Carolliinae					
<i>Carollia perspicillata</i>	169	45	9	1,48	FS –IF
<i>Carollia brevicauda</i>	14	4	4	0,01	FS
<i>Carollia castanea</i>	4	1	1	0,00	FS
<i>Rhinophylla pumilio</i>	9	2	2	0,00	FS
<i>Rhinophylla fischerae</i>	8	1	1	0,00	FS
Stenodermatinae				0,00	
<i>Sturnira lilium</i>	7	2	2	0,00	FS
<i>Artibeus planirostris</i>	46	5	4	0,04	FN
<i>Artibeus lituratus</i>	179	26	6	0,88	FN
<i>Dermanura gnomus</i>	16	4	1	0,00	FN
<i>Dermanura phaeotis</i>	8	1	1	0,02	FN
<i>Mesophylla macconnelli</i>	13	1		0,00	FN
Platyrrhinus					
<i>brachycephalus</i>	2	0		0,00	FN
<i>Uroderma bilobatum</i>	11	4	3	0,01	FN
<i>Uroderma magnirostrum</i>	4	0		0,00	FN
<i>Chiroderma villosum</i>	3	1	1	0,00	FN
<i>Vampyressa thyone</i>	2	0		0,00	FN
Phyllostominae				0,00	
<i>Phyllostomus elongatus</i>	11	0		0,00	C, IF, F, N
<i>Phyllostomus hastatus</i>	7	0		0,00	C, IF, F, N
<i>Phyllostomus discolor</i>	8	1	1	0,00	C, IF, F, N

Especie	Abundancia	% Muestras		No especies semillas encontradas	DDI	Categoría alimenticia
		fecales				
<i>Lophostoma silvicolum</i>	2	0			-	IF
<i>Tonatia saurophila</i>	1	0			-	IF
<i>Trachops cirrhosus</i>	1	0			-	IF
<i>Trinycteris nicefori</i>	4	0			-	IF
<i>Micronycteris megalotis</i>	1	0			-	IF
<i>Mimon crenulatum</i>	1	0			-	IF
<i>Phylloderma stenops</i>	2	1		1	0,00	IF, F
Desmodontinae					-	
<i>Desmodus rotundus</i>	1	0			-	H
Glossophaginae					-	
<i>Anoura geoffroyi</i>	1	0			-	N
<i>Glossophaga soricina</i>	2	0			0,00	N, FS
Lonchophyllinae						
<i>Lonchophylla thomasi</i>	1	0			-	N
Emballonuridae					-	
<i>Saccopteryx bilineata</i>	2	0			-	IA
<i>Saccopteryx canescens</i>	2	0			-	IA
<i>Saccopteryx leptura</i>	2	0			-	IA
TOTAL	32	544		100		

Tabla 2-3: Abundancia de semillas de especies de plantas consumidas por murciélagos que fueron encontradas en las trampas de semillas en las diferentes distancias.

Especie	Interior del bosque	0 -10 m	20 m	30 m - 50 m	Total
<i>Piper obliquum</i>	99	92	27	11	229
<i>Piper peltatum</i>	55	12	10	3	80
<i>Solanum jamaicense</i>	28	18	7	0	53
<i>Vismia baccifera</i>	59	125	0	0	184
<i>Cecropia peltata</i>	40	13	3	3	59
<i>Ficus sp</i>	53	0	0	0	53
<i>Total</i>	334	260	47	17	658

Figura 2-1. Representación diagramática del diseño experimental utilizado para medir la cantidad de semillas dispersadas por murciélagos en un área abierta adyacente a fragmentos de bosque. Las líneas representan transectos de seis trampas separadas cada 10 m. Puntos negros: trampas dentro del bosque. Áreas blancas: potrero; área gris claro: corredor; área gris oscuro: fragmentos de bosque.

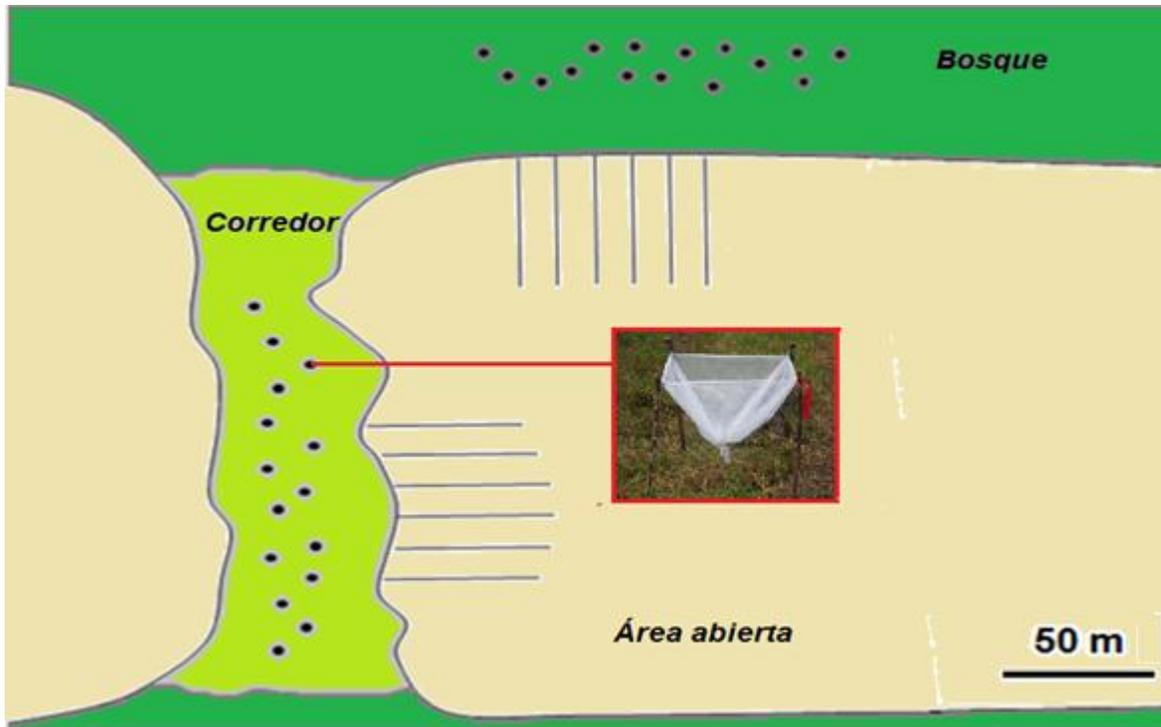
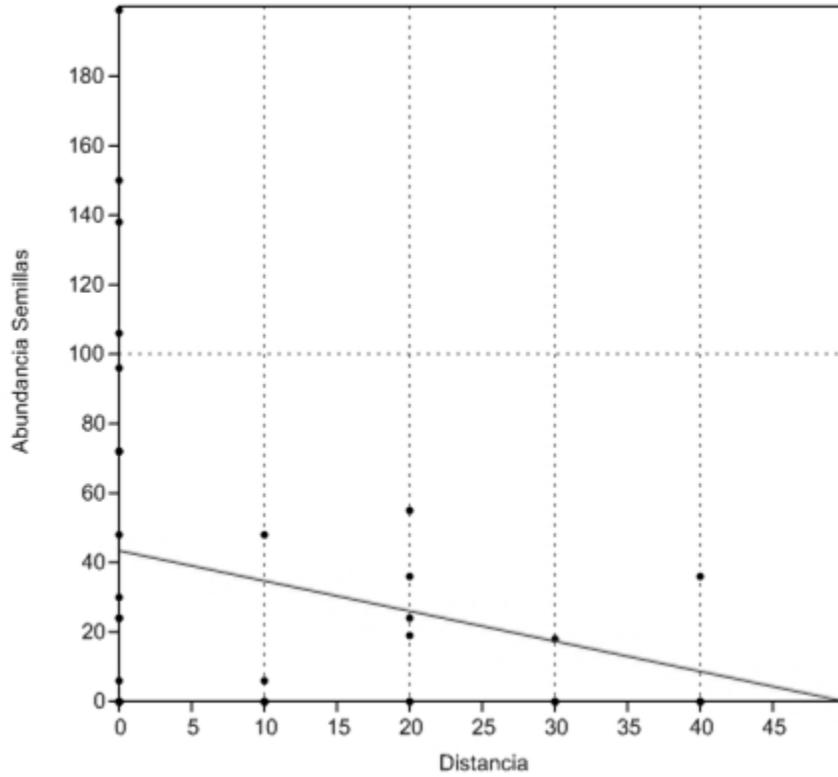


Figura 2-2: Modelo Lineal Generalizado con una distribución de Poisson para la relación entre la distancia contada a partir del borde del bosque y la abundancia de semillas dispersadas en el área abierta.



3. Síntesis

La quiropterocoria ha recibido gran atención durante las últimas décadas, y las investigaciones llevadas a cabo por diferentes autores han resaltado la importancia de los murciélagos, no solo en términos de su diversidad dentro de los ecosistemas tropicales, sino en su capacidad para proveer diferentes servicios ecosistémicos (Kunz *et al.* 2011). Gracias a los grandes avances en términos del conocimiento de la dieta y las relaciones de los ensamblajes locales, así como de los mecanismos que facilitan la partición de recursos, nos encontramos en una etapa de síntesis que permite evidenciar el alcance real de estas investigaciones.

Nuestro trabajo abordó de manera concreta dos hipótesis claras con respecto a los hábitos de consumo y la capacidad de dispersión de semillas del ensamble de murciélagos del área estudiada. En primer lugar, evaluamos la relación entre los patrones de consumo de los murciélagos frugívoros del neotrópico y los patrones de fructificación de algunas especies de plantas, las cuales han sido consideradas como centrales en la dieta de este grupo de fauna. En segundo lugar, evaluamos la capacidad de los murciélagos para dispersar semillas en áreas abiertas, uno de las características que ha sido utilizada por varios autores para resaltar la importancia de los murciélagos en el mantenimiento de los ecosistemas fragmentados.

Nuestro estudio apoya la idea de que los frugívoros filostómidos centran su dieta en un grupo reducido de especies de plantas, y que además, existe una clara separación entre el tipo de frutos que son consumidos por las diferentes especies de murciélagos. Las especies del género *Carollia* prefieren los frutos de *Piper* spp. y *Vismia baccifera*, mientras que las especies de la subfamilia Stenodermatinae, las cuales han sido reconocidas por especializarse en el consumo de *Ficus* spp., presentan una mayor tendencia hacia el consumo de frutos de *Cecropia* spp. Esta separación es independiente de la estacionalidad, y es mantenida a través de mecanismos como los cambios en los

patrones de forrajeo y la recurrencia en el uso de plantas que producen frutos de manera continua (e.g *Piper* spp. *Cecropia* spp.).

En nuestro trabajo, la proporción de consumo de las plantas registradas en la dieta de los murciélagos no fue directamente influenciada por los picos de fructificación de las especies de plantas evaluadas. Por lo tanto, una variación temporal en la disponibilidad de frutos, no implica necesariamente que estos recursos se conviertan en un factor limitante para los murciélagos frugívoros. A pesar de esto, los picos de fructificación si pueden influenciar los patrones de movimiento y las áreas de acción en las especies de frugívoros que dependen de un grupo reducido de especies de plantas. Tal es el caso de murciélagos como *A. lituratus*, quienes centran su dieta en plantas con distintos patrones de fructificación y distribuciones en el ambiente, tales como *C. peltata* y *F. gomelleira*. Debido a que los cambios en la disponibilidad de frutos influyen sobre las estrategias de forrajeo de los murciélagos, se afecta también la manera como esta fauna dispersa las semillas en los ambientes degradados. En el área de estudio, la mayor proporción de plantas dispersadas en el área abierta consistió en aquellas especies que eran consumidas por murciélagos que tienden a consumir el fruto completo, y que presentan tiempos de tránsito intestinal más cortos.

Debido a la capacidad de los murciélagos para defecar mientras vuelan, la alta movilidad que presentan y la tendencia a cruzar entre distintos fragmentos, diferentes autores han resaltado la importancia de este grupo de fauna en el proceso de dispersión de semillas en áreas abiertas (Galindo-González 1998, Arteaga et al. 2006, Muscarella & Fleming 2007, Estrada-Villegas et al. 2007, Kelm et al. 2008). Sin embargo, nuestro estudio muestra que existe un efecto negativo de la distancia contada a partir del borde del bosque sobre la cantidad de semillas dispersadas, y que además, la dispersión tiende a darse en áreas que tienen una estructura boscosa definida. Adicionalmente, es claro que el corredor de vegetación funciona como un área que facilita el movimiento de los dispersores y por lo tanto favorece la deposición de semillas en áreas degradadas. A partir de nuestros datos y los trabajos realizados en otras localidades (Estrada & Coates-Estrada 2001), es posible inferir que más allá que cruzar directamente las áreas abiertas, los murciélagos tienden a utilizar los elementos del paisaje que les sirven como pistas de paso, tales como las cercas vivas y los corredores de vegetación, lo que influencia los

patrones de deposición de semillas en áreas degradadas. Los árboles aislados pueden jugar un papel importante en los procesos de reclutamiento de semillas (Medellín & Gaona 1999, Galindo-González et al. 2000, Herrera & García 2009), sin embargo, es necesario cuantificar la influencia real de estos elementos dentro de los procesos de regeneración de la cobertura boscosa en áreas degradadas. En áreas como la estudiada, donde no existen atrayentes como los árboles aislados, la dispersión de semillas es mínima. Sin embargo, a pesar de que estos elementos existieran, no se puede asegurar la regeneración de la cobertura boscosa. Duncan & Chapman (2002) discuten este problema, y mencionan que aun cuando los murciélagos dispersaran semillas bajo árboles aislados, la dispersión alrededor de estos focos de regeneración estaría limitada a unos pocos metros, y el tiempo necesario para que hubiera el surgimiento de una cobertura boscosa continua sería muy largo. Reid *et al.* (2011), desarrollaron refugios artificiales para tratar de restaurar poblaciones de murciélagos frugívoros y los servicios ecosistémicos relacionados (i.e., dispersión de semillas, deposición de nutrientes) en potreros abandonados del sur de Costa Rica. Los resultados iniciales muestran que los refugios artificiales pueden ayudar a incrementar la lluvia de semillas en hábitats con el dosel cerrado, sin embargo, es improbable que los murciélagos utilicen los refugios en áreas abiertas, lo que puede constituir una barrera para la dispersión de semillas.

La expansión de la frontera agrícola y otras actividades generadas por el hombre están ocasionando la destrucción de los bosques tropicales, y debido a las implicaciones que esto tiene sobre la capacidad de los ecosistemas para proveer servicios ecosistémicos, es necesario buscar mecanismos que permitan la regeneración de estos ecosistemas. El mantenimiento de corredores en áreas que serán fragmentadas puede ser de gran importancia para aumentar el potencial de regeneración una vez las áreas abiertas sean destinadas a planes de restauración. Aunque la ubicación de perchas artificiales y el mantenimiento de árboles aislados pueden favorecer el mantenimiento de poblaciones de dispersores viables, estas estrategias pueden ser costosas e inviables en el largo plazo en términos de la regeneración de los ecosistemas. En este sentido, generar varias áreas abiertas pequeñas que tengan una separación inferior a 80 m entre los bordes opuestos, sería preferible a generar un área abierta grande, y constituiría una mejor estrategia para mantener el potencial de regeneración de los ecosistemas deforestados.

A nivel global, los murciélagos frugívoros dispersan más semillas en hábitats intervenidos que otros grupos de organismos. Sin embargo, este potencial ha sido raramente aplicado

a proyectos de restauración. Las especies dispersadas en el área de estudio representan una gran variedad de hábitos (hierbas, arbustos y árboles), por lo que existe un potencial para el establecimiento de una comunidad estructuralmente heterogénea. Sin embargo, la capacidad de los murciélagos para dispersar semillas se da principalmente en áreas boscosas o con un buen grado de estratificación vertical, por lo que su aporte más allá del borde de la vegetación es escaso. Por lo tanto, la utilización de este grupo de fauna dentro de los planes de restauración mediante mecanismos como la instalación de refugios artificiales u otros atractivos en las áreas degradadas, debe ser acompañado por una evaluación de la configuración de los elementos del paisaje y su influencia sobre los patrones de forrajeo de los principales dispersores.

Aunque conocemos los patrones generales de partición de recursos a nivel de ensamble, aún falta mucho por aprender sobre los mecanismos de diferenciación en la dieta para especies simpátricas que se encuentran cercanamente relacionadas a nivel filogenético. Estudiar estos procesos es de suma importancia para entender como las presiones bióticas y abióticas influyen sobre la estructuración de las comunidades a nivel local, y por lo tanto, sobre los rasgos de historia de vida de las poblaciones. Complementar estos estudios a nivel de ensamble con estudios ecológicos a nivel de especies (dietas, patrones de movimiento, etc), permitirá integrar de manera adecuada la información de los procesos naturales en los planes de manejo y conservación.

Finalmente, la dispersión de semillas es solo el primero de los múltiples pasos que generan el establecimiento de vegetación en áreas degradadas. Asumir que una lluvia de semillas elevada resultará en un mayor establecimiento de plantas no es adecuado. Aunque la lluvia de semillas es un factor limitante en el proceso de regeneración, este proceso es solo uno de los muchos obstáculos para la restauración de los bosques tropicales (Holl 2002). Por lo tanto, además de relacionar la incidencia de los factores bióticos y abióticos sobre las estrategias de forrajeo de los dispersores, es indispensable medir procesos claves como el establecimiento y la supervivencia de las plántulas. Solo de esta manera es posible generar modelos que predigan el efecto de la lluvia de semillas sobre la recuperación de ecosistemas naturales en áreas degradadas.

4. Bibliografía

- Achard, F., E. D. Hugh, H.-J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards, and J.P. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297:999–1002.
- Aguirre, L.F., Herrel, A., Van Damme, R., Thysen E.M. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology* 17 (2): 201-212.
- Aide, T. M., and J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219–229.
- Arteaga, L., Aguirre L.F. & Moya, M. 2006 Seed rain produced by bats and birds in forest Islands in a Neotropical Savanna. *Biotropica* 38 (6): 718–724.
- August P.V. 1981. Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the Llanos of Venezuela. *Biotropica* 13 (2): 70-76.
- Baguette, M. & Dyck, H.V. 2007 Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*. 22:1117–1129.
- Beier, P., Noss, R.F. 2008. Do Habitat Corridors Provide Connectivity? *Conservation Biology* 12 (6): 1241–1252.
- Berg, C.C., Franco-Roselli, P. 2005. Cecropiaceae. *Flora Neotropica* 94: 1-230.
- Bernard, E. & B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests, and savannas in central Amazonia, Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 80 (6): 1124-1140.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 24, 359-408.

- Bonaccorso, F.J. & T. J. Gush. 1987. Feeding Behaviour and Foraging Strategies of Captive Phyllostomid Fruit Bats: An Experimental Study. *The Journal of Animal Ecology*. 56:907-920.
- Bonaccorso, F.J., Winkelmann, J.R., Shin, D., Agrawal, C.I., Hsu, A., Jekielek, P. E., Knox, A.K., Kopach *et al.* 2007. Evidence for Exploitative Competition: Comparative Foraging Behavior and Roosting Ecology of Short-Tailed Fruit Bats (Phyllostomidae). *Biotropica* 39 (2): 249–256.
- Bullock J.M., Moy, I.L. 2004. Pants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica* 25 (1-2): 35-41.
- Burns, K.C. 2005. Is there limiting similarity in the phenology of fleshy fruits? *Journal of Vegetation Science* 16: 617-624, 2005
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. Pages 119-135 in A. Estrada and T. H. Fleming, editors. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Boston, Massachusetts, USA.
- Charles-Dominique P., Cockle. A. 2001. Frugivory and seed dispersal by bats. Pp. 207-215, en: *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest* (F Bongor, P Charles-Dominique, PM Forget y M Théry, eds.).
- Chetkiewicz, C.L.B, St. Clair C.C. & Boyce M.S. 2006. Corridors for Conservation: Integrating Pattern and Process. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*. 7:317–42
- Clark, C.J., Poulsen J.R., Connor E.F. & Parker V.T. 2004. Fruiting trees as dispersal foci in a semi-deciduous Tropical Forest. *Oecologia* (139): 66–75.
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS, Version 8.2: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide). Freeware for Windows and Mac OS.
- Contreras-Herrera, JL. 2011. Caracterización florístico estructural de un bosque en el suroriente de la Serranía de la Macarena (Meta, Colombia). Trabajo de Grado.

- Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. 33 pp.
- Cortés A.I. 2005. Análisis de los patrones de floración de las especies del Parque Tinigua, Colombia. B.Sc. thesis, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
- Cortés-Delgado N & Pérez-Torres J. 2011. Habitat edge context and the distribution of phyllostomid bats in the Andean forest and anthropogenic matrix in the Central Andes of Colombia. *Biodiversity Conservation* 20:987–999
- Cubiña, A. & T.M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33 (2): 260-267.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D. & Garwood N.C. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist Tropical Forest. *Ecology* 79: 564-578.
- Davis, W.B. 1968. Review of the genus *Uroderma* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, Lawrence, 49 (4): 676-698.
- Dumont, E.R. 2003. Bats and Fruit: an ecomorphological approach. Págs. 308-428 en: T. Kunz & Fenton H. R. (eds.). *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Duncan, R.S. & Chapman, C.A. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in Tropical Africa. *Ecological Applications* 9 (3): 998-1008.
- Duncan, R.S., Chapman, C.A. 2002. Limitation of Seed Dispersal for Enhancing Forest Succession on Degraded Lands. En: *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. International.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24:94–102.
- Estrada-Villegas, S., J. Pérez-Torres, & P. Stevenson. 2007. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de Bosque Montano. *Ecotrópicos* 20 (1):1-14.

- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn, S., Possingham, H. Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114 (2-4): 369-386.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 34:487–515.
- Fleming, T.H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In A. Estrada and T. H. Fleming (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*, pp. 105-116. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Fleming, T.H. & E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45-53.
- Fleming, T.H. & C.F. Williams. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:163–178.
- Fournier, L., Charpentier, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25: 45-48.
- Franklin, J.F., Lindenmayer, D.B., MacMahon, J.A., McKee, A., Magnusson, D.A., Perry, D.A., Waide, R. & Foster, D.R. 2000. Threads of continuity: ecosystem disturbances, biological legacies and ecosystem recovery. *Conservation Biology in Practice* 1: 6–8.
- Galindo–González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 73: 57-74.
- Galindo–González, J., J. Guevara & V. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a Tropical Rain Forest. *Conservation Biology* 14 (6). 1693– 1703.
- Galetti, M., Morellato, L.P.C., 1994. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brazil. *Journal of Mammalogy*, vol. 58, no. 4, p. 661-665.

- Gardner, A.L. 2008. Mammals of South America, volume 1, Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats.
- Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panamá: a community study. *Ecological monographs* 53 (2): 159-181.
- Giannini, N.P. & Kalko, E. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105: 209: 222
- Gorchov, D. L., Cornejo F., Ascorra C. & Jaramillo M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest alter strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetation* 107/108: 339-349
- Gorchov, D. L., Cornerjo, F., Ascorra, C.F., Jaramillo, M. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74: 235-250.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. 2006. EcoSim: null models software for ecology, Version 7.72. Acquired Intelligence and Keesy-Bear, Jericho, VT05465. Disponible en línea: <<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>>.
- Guevara, S., Laborde, J. & Sánchez-Ríos, G. 2004. Rain Forest Regeneration beneath the Canopy of Fig Trees Isolated in Pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica*, 36:99-108
- Hadley, C.O., Wilson, D.E., Gardner, A.L. 1991. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá. *Smithsonian contributions to zoology*, number 511.
- Harvey, C. A. 2000. Windbreaks Enhance Seed Dispersal into Agricultural Landscapes in Monteverde, Costa Rica. *Ecological Applications*, 10:155-173.
- Heltshel, J. F., Forrester, N. E. 1983. Estimating species richness using the Jackknife procedure. *Biometrics*, 39: 1-11.
- Henry, M. & Jouard, S. 2007. Effect of bat exclusion on patterns of seed rain in Tropical Rain Forest in French Guiana. *Biotropica* 39 (4): 510–518.
- Herrera J.M. & Garcia, D. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149-158

- Herrera J.M. & Garcia, D. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149-158
- Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- Holl, K. 2002 Do Bird Perching Structures Elevate Seed Rain and Seedling Establishment in Abandoned Tropical Pasture? *Restoration Ecology* 6 (3): 253-261.
- Holl, K. 2008. Are There Benefits of Bat Roosts for Tropical Forest Restoration?. *Conservation Biology*, 22:1090–1092
- Holland, J.D., Bert, D.G. & Fahrig, L. 2004 Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *BioScience*, 54:227-233
- Hollis, L. 2005. *Artibeus planirostris*. *American Society of Mammalogists* 775:1-6.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*.13: 201 -28.
- IDEAM 2010. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. <<http://institucional.ideam.gov.co>>.
- IGAC 2004 Instituto Geográfico Agustín Codazzi <<http://www.igac.gov.co/igac>>
- Janzen, D.H., G.A. Miller, J. Hackforth-Jones, C.M. Pond, K. Hooper, & D.P. Janos. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira Inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57 (5): 1068-1075.
- Kalko, K.V., R. Allen Herre & C.O. Handley, Jr. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World Tropics. *Journal of Biogeography* 23 (4): 565-576.
- Kelm, D.H., K.R. Wiesner & O. Von Helversen. 2008. Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a Neotropical Forest pasture mosaic. *Conservation Biology* 22 (3): 733–741.

- Kunz, T. H (ed.) 2009. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA, p.
- Kunz, T., Lumsden, L. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. En: Bat Ecology. Ed. by T. H. Kunz and M. B. Fenton. Chicago: The University of Chicago Press. Pp. 3-89.
- Kunz, T., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Science* 1223: 1-38.
- Laman, T.G. 1996. *Ficus* seed shadows in a Bornean rain forest. *Oecologia* 107 (3): 347-355.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. E. Bierregaard, Laurance, S.G., and E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22 year investigation. *Conservation Biology* 16:605– 618.
- Levine, J.M. & D.J. Murrell. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 34: 549–574.
- Li, F.R., 2008. Presence of shrubs influences the spatial pattern of soil seed banks in desert herbaceous vegetation. *Journal of Vegetation Science* 19, 537–548.
- Lim B.K. & M.D. Engstrom. 2001. Bat community structure at Iwokrama Forest, Guyana and the Guianan subregión: implications for conservation. *Biodiversity Conservation*. 10:613-657.
- Linares, E.L., Moreno-Mosquera, E.D. 2010. Morfología de los frutiolos de *Cecropia* (cecropiaceae) del pacífico colombiano y su valor taxonómico en el estudio de dietas de murciélagos. *Caldasia* 32 (2): 275-287.
- Lobova T.A., Mori, S.A., Blanchard, F., Peckham, Heather, Charles-Dominique, P. 2002. *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 (2): 388-403.

- Lobova TA, Geiselman CK, Mori SA. 2009. Seed dispersal by bats in the Neotropics. New York Botanical Garden Press, New York
- López-Barrera F, Manson RH, González-Espinosa M, Newton AC (2007) Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology* 22:189–203
- Manning, A.D., Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2006. Scattered trees are keystone structures – implications for conservation. *Biological Conservation* 136: 311–321.
- Marinho-Filho, J. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7 (01): 59-67.
- Martinez-Garza, C. & R. Gonzalez-Montagut. 2002. Seed rain of fleshy-fruited species in Tropical Pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 18 (3): 457-462.
- Medellín, R.A. & O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31 (3): 478-485.
- Milton, K. 1991. Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. *Journal of Ecology* 79: 1 – 26.
- Muscarella R & Fleming T.H. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*. 82: 573–590.
- Nathan, R & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278–285
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, & J. M. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25–39.
- Olea-Wagner, A., C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz & L. León-Paniagua. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera:

- Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 191 – 200.
- Patterson, B.D., Willig, M.R., Stevens, R. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecology organization.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. - *Proc. Natl Acad. Sci.* 71:2141-2145.
- Ried, L., Holste, E., Zahawi, R. 2011. Artificial Bat Roosts: A Viable Tool for Tropical Forest Restoration? < <http://people.ucsc.edu/~jlreid/Reid%20SER%202011.pdf>>
- Ries L, Fletcher Jr. RJ, Battin J, & Sisk TD. 2004. Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics.* 35:491–522
- Rodríguez-Posada M. & Sánchez-Palomino P. (2009) Taxonomía del género *Phyllostomus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 16.
- Sánchez M. S., N. P. Giannini, & R. M. Barquez. 2012. Bat frugivory in two subtropical rain forests of Northern Argentina: testing hypotheses of fruit selection in the Neotropics. *Mammalian Biology*, 77 (2012) 22-31
- Silveira, M., Trevelin, L., Port-Carvalho, M., Godoi, S., Mandetta, E., Cruz-Neto, A. 2011. Frugivory by phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera) in a restored area in Southeast Brazil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 37 (1): 31-36.
- Simmons, N. B., Voss, R. S. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna. Part 1 Bats *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237:1-219
- Snow, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- Soriano, J. 2000. Functional Structure of Bat Communities in Tropical Rainforest and Andean Cloud Forest. *Ecotropicos* 13:1-20

- Straube, F. C., & G. V. Bianconi. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*. 8 (1–2): 150–152.
- Swartz, S. M.; Freeman, P. W.; Stockwell, E. F. 2003. Ecomorphology of bats: Comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. En: *Bat Ecology*. Ed. by T. H. Kunz and M. B. Fenton. Chicago: The University of Chicago Press. Pp. 257–300.
- Thies, W. & K.V. Kalko. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104: 362–376.
- Turner M. G. 1989. Landscape Ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review Ecology and Systematics*. 20:171-197
- Urbina-Cardona, J.N. & Londoño-Murcia M.C. 2008. Dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, pacífico colombiano. *Caldasia* 30 (2): 479-493
- Vazquez-Yanes, C., A. Orozco, G. F. & L. Trejo. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a Tropical Humid Region in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 7 (2): 73-76.
- Velazco, P. 2005. Morphological Phylogeny of the Bat Genus *Platyrrhinus* Saussure, 1869 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the Description of Four New Species. *Fieldiana Zoology*. 105, 54.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M., Umaña, A.M. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 2a edición, 236p.
- Voss R.S. & L.H. Emmons. 1996. Mammalian Diversity in Neotropical lowland rainforest: A preliminary assessment. *Bulletin American Museum Natural History*. 230:1-115

- Westcott, D.A. & D.L. Graham. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 22: 249–257.
- Willig, M. R., B. D. Patterson, and R. D. Stevens. 2003. Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera. Pp. 580– 621, en: *Bat Ecology* (T. H. Kunz and M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago
- Wright, S. J. & Calderón, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. - *J. Ecol.* 83: 937- 948.
- Zalamea P-C, Stevenson PR, Madriñán S, Aubert P-M, Heuret P. 2008. Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). *American Journal Botany* 95: 263–275.
- Zarate, C. 2005. Plan de manejo Parque Nacional Natural Sierra la Macarena. Unidad Administrativa del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia, Dirección Territorial Amazonía Orinoquía San Juan de Arama (Meta).
- Zurc, D., Velazco, P. 2010. Análisis morfológico y morfométrico de *Carollia colombiana* Cuartas et al. 2001 y *C. monohernandezii* Muñoz et al. 2004 (Phyllostomidae: Carollinae) en Colombia. *Chiroptera Neotropical* 16 (1): 549-567.
- Zuur, A.K. Ieno, E.N & Smith, G.M. 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer Science. ISBN-10: 0-387-45967-7.

5. Anexos

Anexo 1. Murciélagos capturados en el área de estudio durante agosto de 2011 hasta febrero de 2012. F: Frugívoro, FND: Frugívoro nómada de dosel, FS: Frugívoro sedentario, H: Hematófago IAR: Insectívoro aéreo, IRF: Insectívoro follaje, O: Omnívoro, N: Nectarívoro.

TAXÓN	Total	Hábito
PHYLLOSTOMIDAE (30)	538	-
Phyllostominae (10)	38	-
<i>Lophostoma silvicolum</i>	2	IRF
<i>Micronycteris megalotis</i>	1	IRF
<i>Mimon crenulatum</i>	1	IRF
<i>Phyllostomus discolor</i>	7	O
<i>Phyllostomus elongatus</i>	10	O
<i>Phyllostomus hastatus</i>	7	O
<i>Phylloderma stenops</i>	2	F -IRF
<i>Tonatia saurophila</i>	2	IRF
<i>Trachops cirrhosus</i>	1	O
<i>Trinycteris nicfori</i>	5	I
Stenodermatinae (11)	291	-
<i>Artibeus lituratus</i>	179	FND
<i>Artibeus planirostris</i>	46	FND
<i>Chiroderma villosum</i>	3	FND
<i>Dermanura phaeotis</i>	8	F
<i>Dermanura gnoma</i>	16	F
<i>Mesophylla macconnelli</i>	13	F
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	2	F
<i>Sturnira lilium</i>	7	FS
<i>Uroderma bilobatum</i>	11	FND
<i>Uroderma magnirostrum</i>	4	F
<i>Vampyressa thuyone</i>	2	F

TAXÓN	Total	Hábito
Desmodontinae (1)	1	-
<i>Desmodus rotundus</i>	1	H
Glossophaginae (2)	3	-
<i>Anoura geoffroyi</i>	1	N
<i>Glossophaga soricina</i>	2	O
Lonchophyllinae (1)	1	-
<i>Lonchophylla thomasi</i>	1	N
Carollinae (5)	204	-
<i>Carollia brevicauda</i>	14	FS
<i>Carollia castanea</i>	4	FS
<i>Carollia perspicillata</i>	169	FS
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	8	FS
<i>Rhinophylla pumilio</i>	9	FS
EMBALLONURIDAE (3)	6	-
<i>Saccopteryx bilineata</i>	2	IAF
<i>Saccopteryx canescens</i>	2	IAF
<i>Saccopteryx leptura</i>	2	
TOTAL GENERAL	544	-

Anexo 2. Semillas obtenidas de las heces de los murciélagos. A. *Piper peltatum*. B. *Piper* sp. C. *Piper arboreum*. D. *Ficus* sp1. E. *Ficus* sp 2. F. Morfo 1. G. *Solanum jamaicense*. H. *Vismia baccifera*. I. *Cecropia peltata*. J. *Piper obliquum*. K. *Philodendron* sp. L. *Cecropia angustifolia*. M. Morfo 1. N. Morfo 3. Ñ. *Philodendron* sp 2. O. *Passiflora* sp. P. *Gurania* sp. Q. *Solanum cyathophorum*. R. *Senna bacillaris*. Barra: 0.5 mm A y B. Barra: 1 mm C-R.

