

DISPERSION DE SEMILLAS POR MURCIÉLAGOS: SU IMPORTANCIA EN LA CONSERVACION Y REGENERACION DEL BOSQUE TROPICAL

Jorge GALINDO-GONZÁLEZ
Instituto de Ecología A. C.
Departamento de Ecología Vegetal
Apartado Postal 63, 91000, Xalapa, Ver., MEXICO

RESUMEN

El objetivo de esta revisión es responder a dos preguntas básicas: (1) ¿contribuyen los murciélagos frugívoros neotropicales como agentes dispersores de semillas, a la regeneración de selvas? y (2) ¿cuáles podrían ser las consecuencias ecológicas si los murciélagos frugívoros desaparecieran de los potreros del trópico húmedo? Se revisó la información existente sobre: a) los patrones de movimientos, forrajeo y utilización de recursos por los murciélagos, b) la dispersión de las semillas por murciélagos y el efecto de sombra de semillas en las selvas tropicales del Nuevo Mundo, y c) se compararon las especies consumidas por los murciélagos con la lluvia de semillas y la composición y estructura de la vegetación bajo árboles aislados en potreros de Los Tuxtlas, México. Los hábitos de forrajeo y distancias abarcadas durante los vuelos nocturnos de algunos de los murciélagos de la familia Phyllostomidae van desde 1 hasta 20 km. Estos murciélagos dispersan principalmente semillas de los géneros *Brosimum alicastrum*, *Coccoloba* sp., *Eugenia* sp., *Ficus* sp., *Piper* sp., *Solanum* sp. y *Spondias* sp., la mayoría de ellas abundan en la lluvia de semillas en potreros. Se concluye que los murciélagos frugívoros son trascendentales en el proceso de regeneración de la selva en potreros abandonados, en el trópico mexicano, y en el mantenimiento de la diversidad vegetal dentro y alrededor de los potreros.

Palabras Clave: Árboles aislados, bosque neotropical, frugívoros, lluvia de semillas, murciélagos, potreros, Phyllostomidae, quiropterocoria, regeneración de selva.

ABSTRACT

The aim of this work is to answer two basic questions: (1) Do neotropical frugivorous bats, as seed dispersers, contribute to tropical rain forest regeneration? and (2) What could be the ecological consequences if frugivorous bats disappear from the humid tropics pastures? I reviewed information on a) movement patterns, foraging and resource utilization by bats, b) seed dispersal by bats and seed shadows created by them in the New World tropical rain forest, and c) compare species eaten by bats with seed rain and vegetation composition and structure under isolated trees in pastures from Los Tuxtlas, Mexico. The foraging habits and distances achieved during nocturnal flights of some Phyllostomidae bats are 1-20 km depending on species and environmental conditions. The main seeds dispersed by bats are: *Brosimum alicastrum*, *Coccoloba* sp., *Eugenia* sp., *Ficus* sp., *Piper* sp., *Solanum* sp. and *Spondias* sp. Most of them are very abundant in seed rain in pastures. I conclude that frugivorous bats are important agents in the regeneration of the tropical forest in and around abandoned pastures in Mexican tropics.

Key Words: Bats, chiropterochory, forest regeneration, frugivorous, isolated trees, neotropical rain forest, pastures, Phyllostomidae, seed rain.

INTRODUCCION

La regeneración de las plantas depende en gran medida de su capacidad para dispersar sus propágulos y colonizar o recolonizar algún sitio. Los animales como dispersores de semillas son muy importantes en la reproducción, colonización y establecimiento de especies de plantas. En las selvas húmedas neotropicales al menos el 80 % de las especies leñosas dependen de vertebrados frugívoros para la dispersión de sus semillas (Howe & Smallwood, 1982). Entre los mamíferos, los murciélagos son los dispersores más importantes (Bonaccorso & Humphrey, 1984; Fleming & Heithaus, 1981; Fleming & Sosa, 1994; Gorchoy *et al.*, 1993; Heithaus *et al.*, 1975; Jones, 1976; van der Pijl, 1957, 1972; Villa-Ramírez, 1966). Al parecer, la quiropterocoría se ha desarrollado independientemente en varias familias con al menos 180 especies de plantas de todo el mundo (Janzen *et al.*, 1976; Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes, 1982; van der Pijl, 1957, 1972; Vázquez-Yanes *et al.*, 1975). Pero es más frecuente en ciertas familias de plantas como Moraceae, Piperaceae, Arecaceae, Anacardiaceae, Sapotaceae, Solanaceae y Meliaceae.

La importancia de este mutualismo (murciélagos-planta) para la biología reproductiva de algunas plantas en ambientes naturales ya ha sido analizada (Fleming, 1981; Fleming & Williams, 1990; Vázquez-Yanes *et al.*, 1975), sin embargo, no se ha investigado su importancia en la regeneración de selvas húmedas en áreas desprovistas de vegetación, como es el caso de los potreros abandonados.

El trópico húmedo mexicano, al igual que en centro y sudamérica, se caracteriza por la tremenda transformación de su cubierta vegetal a un mosaico heterogéneo de potreros para la ganadería, fragmentos de selva, vegetación secundaria y áreas de cultivo (Guevara *et al.*, 1997). Actualmente, los potreros cubren la mayor extensión de terreno en donde antes había bosque tropical, entonces ¿qué sucede con la regeneración de la vegetación en potreros abandonados? Esta revisión tiene por objeto responder a las preguntas ¿contribuyen los murciélagos frugívoros, como agentes dispersores de semillas, a la regeneración de selvas?, ¿cuáles podrían ser las consecuencias ecológicas si los murciélagos frugívoros desaparecieran de los potreros del neotrópico húmedo? Para ello se analiza la información publicada referente a: a) patrones y movimientos de forrajeo y utilización de recursos por los murciélagos frugívoros neotropicales; b) dispersión de semillas por murciélagos neotropicales y el efecto de sombra de semillas; c) lluvia de semillas en potreros de Los Tuxtlas, México y d) composición y estructura de la vegetación en potreros de Los Tuxtlas.

La hipótesis de este análisis es que los murciélagos frugívoros tienen un papel preponderante en la regeneración de la selva, así como en la rápida colonización de la vegetación en potreros abandonados.

Para apoyar la hipótesis es necesario analizar ciertos aspectos del comportamiento de los murciélagos frugívoros. El potencial de dispersión de semillas por murciélagos está en función de sus hábitos de forrajeo, movimientos y distancias que abarcan

durante sus vuelos nocturnos (Cuadro 1), así como de los tiempos de permanencia y cambios de áreas de alimentación, sus hábitos alimentarios y de manipulación de semillas. Otro aspecto importante a considerar, son los tiempos de tránsito intestinal de las semillas ingeridas o tasas de defecación y el efecto de la digestión sobre la germinación de estas semillas. El tránsito de semillas a través de los intestinos de los murciélagos tiene implicaciones importantes en las distancias a las que son dispersadas las semillas.

Finalmente, las especies de plantas de las que se alimentan los murciélagos frugívoros, se comparan con las especies de plantas registradas en la lluvia de semillas y las establecidas bajo árboles aislados en potreros del trópico húmedo mexicano.

HÁBITOS DE FORRAJE DE LOS MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS

Entre todos los murciélagos, los dispersores de semillas en el Nuevo Mundo pertenecen a la familia Phyllostomidae (Jones, 1976). Antes de analizar sus hábitos de forrajeo, es importante mencionar que esta familia se caracteriza por la presencia de un apéndice cutáneo, de tamaño variable, en forma de punta de lanza, localizado en el extremo anterior de la nariz, conocido con el nombre de hoja nasal (Arita, 1990). A través de ella, los murciélagos pueden emitir y dirigir los sonidos de alta frecuencia con el objeto de orientarse y encontrar su alimento (Arita & Fenton, 1997); ésto les da oportunidad de transportar un fruto en la boca mientras vuelan entre las áreas de alimentación y los refugios nocturnos. A diferencia de los murciélagos de otras familias que no presentan hoja nasal, tienen que emitir los sonidos de alta frecuencia por la boca, así que no pueden tenerla ocupada mientras vuelan. Como consecuencia, esta característica facilita la dispersión de semillas a grandes distancias.

El comportamiento de forrajeo de los murciélagos frugívoros se puede resumir de la siguiente manera. Durante el día los murciélagos se resguardan en muy diversos sitios. En zonas templadas la gran mayoría utilizan cuevas, sin embargo, en los trópicos aprovechan huecos en los árboles, o se refugian debajo de hojas de palmas y plátanos o entre el follaje; a menudo, estos refugios son distintos cada día, algunas especies también utilizan construcciones como casas, alcantarillas y puentes (Kunz, 1982; Morrison, 1980a; Tuttle, 1976). Al anochecer (30-45 minutos después de la puesta del sol), cuando los murciélagos frugívoros comienzan sus actividades, abandonan sus refugios y se dirigen a las áreas de alimentación, en busca de frutos maduros. Los frutos que los murciélagos colectan durante la noche, generalmente no son consumidos en el mismo árbol, sino que son llevados a "refugios nocturnos", donde se cuelgan. Una vez ahí, consumen y digieren el fruto, descansan y frecuentemente defecan (Janzen *et al.*, 1976; Morrison, 1978a; Vázquez-Yanes *et al.*, 1975). Los refugios nocturnos son sitios cercanos a las áreas de alimentación, en la mayoría de los casos son árboles o palmeras vecinos al árbol del que arrancaron el fruto (August, 1981; Charles-Dominique, 1991).

Cuadro 1

Distancias de vuelo y comportamiento de forrajeo de algunos murciélagos filostómidos. Estos datos varían de acuerdo a la época del año (lluvias-secas), especie de planta o tipo de fruto, densidad y distribución de árboles con frutos, fragmentación del habitat, fase lunar, sexo del murciélago y comportamiento para evitar a los depredadores.

| Especie | D.F.N. (km) | #A.n | D.A. (m) | D.A.R. (m) | #V.a.R. | gr.fr.n | T.t.i. (min) | Ref. |
|---|------------------------|------|-------------|-------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|-----------------|----------------|
| <i>Artibeus jamaicensis</i> 35 - 60 gr | 1 (IBC) 8 ± 2(Ch.J) | 2-5 | 60-800 | 5000-8000 d 60-550 n | 4-7 (IBC) 7 ± 2- 10 ± 1(Ch.J) | 49-85 gr 9 ± 2 <i>Ficus</i> | 15-35 | 5, 6, 7, 9. |
| <i>Artibeus lituratus</i> 44 - 87 gr | | 2-7 | 150-800 | 350-1700 d 100-350 n | 5-10 | 134 + 6- 146 ± 6 gr | 20-40 | 8. |
| <i>Carollia perspicillata</i> 10 - 20 gr | 6.4 13.2 | 2-4 | 280-3000 | 550-3700 d 20-55 n | 4-10 | 19 gr 35 <i>Piper</i> | 20-40 | 1, 2, 3, 4. |
| <i>Vampyroides</i> <i>caraccioli</i> 30 - 45 gr | | 2-4 | 200-800 | 150-2300 d 50-100 n | 4-7 | 35-65 gr | 20-40 | 8. |

D.F.N. = Distancia promedio de forrajeo durante una noche. IBC = Isla Barro Colorado, Panamá. Ch.J = Chamela, Jalisco, México.

#A.n. = Número de áreas de alimentación visitadas cada noche.

D.A. = Distancia promedio entre diferentes áreas de alimentación.

D.A.R. = Distancia promedio entre el área de alimentación y refugio (d = diurno, n = nocturno).

#V.a.R. = Número de vuelos entre el árbol con frutos y el refugio nocturno, en cada área de alimentación.

gr.fr.n = gramos de frutos y semillas consumidos por noche.

T.t.i. = Tiempo de tránsito intestinal.

Ref. = Referencias: 1 (Charles-Dominique, 1991); 2 (Fleming, 1988); 3 (Fleming & Heithaus, 1981); 4 (Heithaus & Fleming, 1978); 5 (Janzen *et al.*, 1976); 6 (Morrison, 1978a); 7 (Morrison, 1978c); 8 (Morrison, 1980a); 9 (Morrison, 1980b).

Los refugios nocturnos de *Carollia perspicillata* se encuentran a menos de 50 m (37.5 ± 17.5) del recurso alimenticio, mientras que *Artibeus jamaicensis* viaja distancias de 60-550 m (305.75 ± 245) entre los árboles con frutos y los refugios nocturnos. Después de un pequeño descanso, los murciélagos regresan al árbol, cosechan otro fruto y lo comen en el refugio nocturno. Este patrón lo repiten varias veces durante la noche, cambiando de áreas de alimentación y aproximadamente 30 minutos antes del amanecer, vuelven a su refugio diurno o localizan uno nuevo (Cuadro 1).

Los patrones de movimiento y forrajeo, así como la distribución espacial de las actividades de algunos murciélagos frugívoros (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Dermanura phaeotis*, *Sturnira lilium*, *Vampyroides caraccioli* y *Glossophaga soricina*), han sido estudiados mediante el uso de radiotelemetría. Estos murciélagos pueden visitar varios sitios de alimentación durante una noche. *C. perspicillata* forrajea, cuando menos, en dos distintas áreas las cuales pueden estar separadas 280-3,000 m, cambiando cada 1.5 horas. Las diferentes áreas, contienen dos o más especies de plantas de las que se alimentan (Charles-Dominique, 1991; Fleming & Heithaus, 1986; Heithaus & Fleming, 1978). En la isla de Barro Colorado, Panamá, *Artibeus jamaicensis* y *Vampyroides caraccioli* vuelan directamente de sus refugios diurnos hacia los árboles en fructificación localizados a 150-2,300 m de su refugio; durante la noche visitan tres y hasta cuatro diferentes árboles distanciados entre 200-800 m, alternando las visitas a estos árboles entre cuatro y siete veces durante la noche (Morrison, 1978a, 1980a). En Chamela, Jalisco (México), *A. jamaicensis* se mueve de 5 a 8 km y en algunos casos hasta 10 km, desde su refugio diurno a las áreas de alimentación. Estas distancias de forrajeo varían mucho dependiendo de la época del año y las condiciones del habitat, y parecen estar relacionadas con la densidad y distribución de los árboles con frutos maduros (Morrison, 1978c).

Los murciélagos frugívoros generalmente tienen dietas diversas. Durante la noche y las distintas épocas del año, seleccionan frutos maduros de varias especies alternando su consumo. Esto responde a factores de la calidad de nutrientes de cada fruto y debido a requerimientos fisiológicos de los murciélagos (Carvalho, 1961), por lo tanto, en algunas ocasiones estos frugívoros aumentan su área de actividad en busca de ciertas especies de plantas, cuyos frutos presenten determinados nutrientes.

Por su capacidad de vuelo y las características del comportamiento de forrajeo, los murciélagos frugívoros son agentes de dispersión idóneos para la diseminación de semillas a grandes distancias.

HÁBITOS ALIMENTARIOS Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS

Los hábitos alimentarios de los murciélagos frugívoros son muy diversos, dispersan semillas de frutos de varios tamaños, y básicamente lo hacen de dos maneras

distintas, de acuerdo con el tamaño de las semillas del fruto. Las semillas grandes, que por su tamaño no pueden ser ingeridas por los murciélagos, las dejan caer directamente de la boca en los refugios nocturnos, después de comer la pulpa del fruto. Por ejemplo las semillas de *Brosimum alicastrum*, *Spondias* sp., *Casimiroa* sp., *Pouteria* sp. y otros árboles. Mientras que las semillas pequeñas, son ingeridas junto con la pulpa del fruto, pasan a través del tracto digestivo y son defecadas en algún otro lugar. Estas semillas son transportadas no solo a los refugios nocturnos, sino que además las llevan durante sus vuelos de forrajeo, por lo que son depositadas en sitios más lejanos que los refugios nocturnos, como es el caso de *Cecropia* sp., *Ficus* sp., *Piper* sp., *Solanum* sp. (Fleming & Heithaus, 1981; Charles-Dominique, 1986; Gorchov *et al.*, 1993; Heithaus *et al.*, 1975; Morrison, 1978c; Vázquez-Yanes *et al.*, 1975).

Este patrón de dispersión de semillas corresponde con el descrito por Foster & Janson (1985) para las especies de plantas pioneras o colonizadoras de claros en la selva, las cuales producen anualmente una enorme cantidad de semillas pequeñas con una dispersión muy eficiente, mientras que las semillas más grandes y con una producción mucho menor, de especies arbóreas de selva madura, no tienen una dispersión tan eficiente.

A pesar de la gran cantidad de semillas que los murciélagos depositan en los refugios nocturnos, éstos se consideran efectivos y legítimos dispersores de las plantas en ambientes naturales, lo que puede traer un efecto positivo en el éxito reproductivo de las plantas (Fleming & Sosa, 1994). Incluso, los refugios diurnos también pueden ser importantes en los procesos de dispersión de semillas: en la isla de Barro Colorado, el 63% de los refugios diurnos de *Artibeus lituratus* y el 71% de los de *Vampyroides caraccioli* son visibles desde el suelo de la selva, localizados entre la vegetación (Morrison, 1978a). Las semillas que estos murciélagos transportan y digieren en estos refugios durante el día, tienen posibilidades de caer en lugares óptimos para la germinación. En el cuadro 2 se muestran varias especies o géneros cuyas semillas frecuentemente son consumidas y dispersadas por murciélagos neotropicales; algunas de éstas son dispersadas hasta por 11 especies de murciélagos como es el caso de *Ficus* sp., *Piper* sp., *Solanum* sp. y *Cecropia* sp.

Se han realizado varios estudios en los que se muestra la relevancia de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas (Cuadro 2). En los Tuxtles, Veracruz, México, *Artibeus jamaicensis* se alimenta principalmente de *Cecropia obtusifolia*, *Spondias mombin*, *Brosimum alicastrum* y tres especies más de *Ficus*, dispersando sus semillas, ya sea por la cantidad consumida durante una época o por fructificar a lo largo de todo el año (Vázquez-Yanes *et al.*, 1975; Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes, 1982). En Costa Rica, destaca la importancia de *A. jamaicensis* como dispersor de *Andira inermis* (Janzen *et al.*, 1976). Asimismo, otros murciélagos (*Carollia* sp., *Artibeus lituratus*, *Sturnira lilium*, *Phyllostomus discolor*, *Vampyroides caraccioli*) producen una sombra de semillas de *Ficus* sp., *Piper* sp., *Solanum* spp. y

otras especies (August, 1981; Fleming, 1988; Fleming *et al.*, 1977; Heithaus & Fleming, 1978).

Cuadro 2

Algunas especies de plantas más importantes cuyas semillas son frecuentemente dispersadas por murciélagos frugívoros neotropicales. Para cada especie se indica la familia, la frecuencia de consumo por los murciélagos (Fc), y las especies de murciélagos. La lista está ordenada de acuerdo con la frecuencia de consumo por los murciélagos.

| Especie | Familia | Fc | Especies de murciélagos | Referencias |
|----------------------------------|---------|----|--|--------------------------------|
| <i>Brosimum alicastrum</i> | MORA | 4 | Aj, Al, Cp. | 5, 6, 9, 11, 12. |
| <i>Cecropia</i> spp. | CECRO | 4 | Aj, Al, Cp, Dp, Dt, Gs, Cv, Sl, Slu, Vc, Vh. | 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 11, 12 |
| <i>Eugenia</i> spp. | MYRT | 4 | Aj, Al, Cp, Dt. | 4, 5, 11. |
| <i>Ficus</i> spp. | MORA | 4 | Aj, Al, Cp, Cv, Dp, Dt, Gs, Slu, Ub, Vc, Vh. | 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 12 |
| <i>Piper</i> spp. | PIPER | 4 | Aj, Al, Cp, Dp, Gs, Sl, Slu. | 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 12. |
| <i>Solanum</i> spp. | SOLA | 4 | Aj, Cp, Slu, Dp, Dt, Sl. | 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 12 |
| <i>Spondias mombin</i> | ANAC | 4 | Aj, Al, Cp, Dp, Gs, Sl. | 1, 2, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13 |
| <i>Clarisia biflora</i> | MORA | 3 | Aj, Al, Ao, Pb. | 6, 10 |
| <i>Dipteryx alata</i> | FABA | 3 | Aj, Al, Ao, Cp, Vb. | 1, 2, 5, 10, 11 |
| <i>Muntingia calabura</i> | ELAEO | 3 | Aj, Cp, Gs, Sl. | 5, 6, 7, 11, 12 |
| <i>Vismia</i> spp. | GUTTI | 3 | Aj, Cp, Sl. | 1, 2, 5, 6 |
| <i>Andira inermis</i> | LEGUM | 2 | Aj, Al. | 6, 8, 11 |
| <i>Coccoloba</i> spp. | POLYG | 2 | Aj, Al, Cp. | 5, 10, 11 |
| <i>Diospyros digyna</i> | EBENA | 2 | Aj, Al. | 6, 9, 10, 11, 13 |
| <i>Psidium</i> spp. | MYRT | 2 | Aj, Al, Cp. | 3, 5, 11 |
| <i>Quararibea asterolepsis</i> | BOMB | 2 | Aj, Cp. | 1, 2, 5, 6, 9, 12 |
| <i>Anthurium</i> sp. | ARACE | 1 | Aj. | 9, 12 |
| <i>Coussapoa</i> sp. | MORA | 1 | - | 6. |
| <i>Cordia</i> spp. | BORAG | 1 | Aj, Al. | 10. |
| <i>Conostegia</i> spp. | MELA | 1 | Dt. | 4, 10. |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | ARALI | 1 | Aj. | 12. |
| <i>Drymonia</i> sp. | GESNE | 1 | Dt. | 4. |
| <i>Epiphyllum</i> sp. | CACTA | 1 | - | 11. |
| <i>Nectandra ambigens</i> | LAURA | 1 | Aj. | 9. |
| <i>Pothomorphe umbellata</i> | PIPER | 1 | Slu. | 4. |
| <i>Pouteria</i> spp. | SAPOT | 1 | Aj. | 1, 9, 11 |
| <i>Pseudalmedia oxyphyllaria</i> | MORA | 1 | Aj. | 9, 12. |
| <i>Rollinia</i> sp. | ANNON | 1 | - | 6. |
| <i>Senna</i> sp. | LEGUM | 1 | Al. | 6, 10. |
| <i>Trema micrantha</i> | ULMAC | 1 | Aj. | 9. |
| <i>Ureca caracasana</i> | URTIC | 1 | Aj. | 6, 9. |

Fc = Frecuencia de consumo: 1 = poco; 2 = regular; 3 = frecuente; 4 = muy frecuente.

Especies de murciélagos: Aj, *Artibeus jamaicensis*; Al, *Artibeus lituratus*; Ao, *Artibeus obscurus*; Cp, *Carollia perspicillata*; Cv, *Chiroderma villosum*; Dp, *Dermanura phaeotis*; Dt, *Dermanura tolteca*; Gs, *Glossophaga soricina*; Pb, *Platyrrhinus brachycephalus*; Sl, *Sturnira lilium*; Slu, *Sturnira ludovici*; Ub, *Uroderma bilobatum*; Vb, *Vampyressa bidens*; Vc, *Vampyroides caraccioli*; Vh, *Vampyrops helleri*. - = especie no reportada.

Referencias: 1 (Bonaccorso, 1979); 2 (Bonaccorso & Humphrey, 1984); 3 (Carvalho, 1961); 4 (Dinerstein, 1986); 5 (Fleming, 1986); 6 (Foster *et al.*, 1985); 7 (Heithaus *et al.*, 1975); 8 (Janzen *et al.*, 1975); 9 (Ortega-Segovia & Vázquez-Yanes, 1982); 10 (Romo, 1993); 11 (van der Pijl, 1957); 12 (Vázquez-Yanes *et al.*, 1975); 13 (Villa-Ramírez, 1966).

En una zona de vegetación no perturbada, se reportó un área de 2,500 m² con gran cantidad de manchones dispersos de guano de murciélago, el cual contenía únicamente semillas de *Ficus* sp., con una densidad de casi 10 manchones por m². Esto significa que los murciélagos habían depositado cerca de 367,500 semillas en esa área (Janzen, 1978).

En la Isla de Barro Colorado, *A. jamaicensis* se lleva de cinco a siete frutos de *Ficus* sp. por noche, y las observaciones sugieren que se alimentan de esta especie durante todo el año, y cerca del 70% de su tiempo, así que cada murciélago se lleva aproximadamente 2,300 frutos por año, dispersando sus semillas. Además de dispersar semillas de *Cecropia obtusifolia*, *Spondias mombin* y *Quararibea asterolepsis*, entre otras (Morrison, 1978a, 1980b).

En la selva Amazónica de Perú, 16 especies de murciélagos (destacando *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus obscurus*, *Artibeus lituratus*) dispersaron semillas de *Ficus* spp., *Dipteryx alata* y *Clarisia biflora* (Romo, 1993). Otros murciélagos dispersan semillas de *Cecropia ficifolia* y *Piper aduncum* en forma muy eficiente, dentro de la selva y a través de un área desforestada de 30 m de ancho (Gorchov *et al.*, 1993).

Los patrones de forrajeo de los murciélagos frugívoros y la intensidad de competencia por los recursos alimenticios, dependen de la estacionalidad de los eventos reproductivos en las plantas (fenología de floración y fructificación) (Bonaccorso, 1979; Charles-Dominique, 1991; Dinerstein, 1986). Los procesos de dispersión de semillas llevado a cabo por los murciélagos, dependen en gran medida de estos patrones de forrajeo (Fleming, 1982), así como de diversos comportamientos, por ejemplo en el manejo de los frutos o para eludir a los depredadores. El transporte del fruto desde el árbol a un refugio nocturno para ahí consumirlo tranquilamente, responde a la presencia de depredadores que esperan a los frugívoros en un lugar predecible (Howe, 1979). Los murciélagos también evitan volar o reducen su forrajeo al mínimo indispensable cuando hay luz de luna ("fobia a la luna"), lo que los hace más evidentes a los depredadores (Morrison, 1978b).

Los hábitos alimentarios de los murciélagos frugívoros, ponen de manifiesto su importancia como dispersores de semillas de varias especies de plantas en el interior de la selva húmeda tropical y en pequeñas aberturas naturales.

Tránsito intestinal.

El tiempo promedio de tránsito intestinal de los murciélagos frugívoros varía entre 15-40 minutos (28.75 ± 3.86) (Bonaccorso & Gush, 1987; Fleming, 1988; Morrison, 1978a, 1980b), variando según la especie de murciélago y las especies de plantas de las que se alimentan (Cuadro 1). Mientras más tiempo permanezcan las semillas en los intestinos de los murciélagos y mayor el número de áreas de alimentación visitadas durante la noche, mayor será la probabilidad de que éstas sean dispersadas a mayor distancia. Durante sus vuelos entre las áreas de alimentación y los refugios

diurnos, los murciélagos dispersan semillas de varias especies de plantas, de diferentes sitios y orígenes, a nuevos sitios probables de germinación.

Las semillas que son transportadas cuando menos algunos metros más allá de su origen, tienen mayor probabilidad de escapar de la depredación local (Janzen, 1970). Prácticamente todas las semillas que caen bajo el propio árbol que las produjo, es decir que no fueron dispersadas por algún frugívoro, son destruidas o seriamente dañadas por los depredadores locales (roedores, coleópteros, hemípteros y hormigas), los cuales por lo general, se encuentran muy concentrados en la zona de mayor abundancia de semillas (Fleming & Williams, 1990; Fleming & Heithaus, 1981; Guevara *et al.*, en prensa; Janzen *et al.*, 1976; Nepstad *et al.*, 1996; Perry & Fleming, 1980; Siater, 1972).

Efectos sobre la germinación.

Además del servicio de dispersión, algunas semillas que son tragadas por frugívoros y defecadas intactas, germinan en mayor porcentaje y más rápido que aquellas que no han sido ingeridas por frugívoros (Howe & Smallwood, 1982). Experimentos de germinación realizados con semillas que han transitado a través de murciélagos, muestran que los porcentajes de germinación aumentan significativamente en las semillas de *Cecropia peltata* y *Solanum bazezii*; sin embargo, las semillas de *Piper amalago*, *Chlorophora tinctoria* y *Muntingia calabura* no mostraron efecto positivo en los porcentajes de germinación (Fleming, 1988; Fleming & Williams, 1990). Figueiredo & Perin (1995) encontraron que la digestión de semillas de *Ficus luschnathiana* por aves y murciélagos frugívoros, mejoraron las tasas de germinación en pruebas de laboratorio, más no en las pruebas de campo, debido al efecto de factores ambientales químicos y/o microbiológicos que reducen el establecimiento de las plántulas de *Ficus*. Estos datos sugieren que algunas especies de plantas no se benefician, en términos de mejorar la germinación, cuando sus semillas han pasado a través de los intestinos de algún frugívoro. Entonces, ¿cuál es la ventaja para la planta? La pulpa de los frutos de muchas especies es rápidamente atacada por hongos que pueden matar a la semillas (Janzen, 1977), sin embargo, las semillas que han pasado por los intestinos de algún murciélago, no tienen este destino, ya que el mesocarpo es removido eficientemente de la semillas y los hongos no encuentran sustrato, reduciendo la probabilidad de infección (Fleming, 1988). Así, las semillas de los frutos consumidos por murciélagos y otros frugívoros, evidentemente escapan de ser destruidas por hongos.

La dispersión llevada a cabo por murciélagos frugívoros es muy eficaz, ya que la tasa de germinación puede aumentar y las semillas son depositadas a distancias mucho más grandes que las que produciría cualquier otro mamífero (Fleming, 1988; Fleming & Williams, 1990; Fleming & Heithaus, 1981; Howe & Smallwood, 1982). Las semillas depositadas lejos del árbol madre, pueden escapar de la competencia intra-específica, así como de la herbivoría local. Además, mediante la dispersión, se

promueve el flujo genético entre las poblaciones de plantas (Heithaus, 1982). Estos atributos son factores importantes en la dinámica de población de las plantas dispersadas por murciélagos.

DISCUSION

Murciélagos como regeneradores de selva en Los Tuxtlas.

En los Tuxtlas, Veracruz, México, el paisaje actual está formado por un mosaico heterogéneo de fragmentos e islas de vegetación original (selva alta perennifolia) rodeadas de potreros, caminos, vegetación riparia, áreas de cultivos y vegetación secundaria (Guevara & Laborde, en prensa). En muchas ocasiones la transformación del ecosistema original ha reducido los fragmentos de vegetación a un árbol aislado, que originalmente formaba parte del dosel de la selva (Guevara *et al.*, 1986, 1997). Los potreros en esta zona se caracterizan por la presencia de árboles aislados, que funcionan como sitios de concentración de lluvia de semillas, las cuales pueden ser depositadas principalmente por aves y murciélagos que ahí se perchan y obtienen alimento (Guevara *et al.*, 1986, 1997; Nepstad *et al.*, 1996). Estos árboles marcan en gran medida el movimiento de estos frugívoros y en última instancia, determinan el patrón espacial de disposición de semillas en el paisaje (Guevara & Laborde, 1993).

Como hemos visto, se han llevado a cabo numerosos estudios acerca de la importancia de los murciélagos como dispersores de semillas en ambientes naturales o poco perturbados y de la sombra de semillas que producen, pero solo existen dos registros acerca del posible papel de los murciélagos como regeneradores de selva en áreas abiertas. Gorchov *et al.* (1993) reportan dispersión de semillas por aves y murciélagos en un área de 30 x 150 m talada para el aprovechamiento forestal, mientras que Nepstad *et al.* (1996) destacan el papel de aves y murciélagos en el establecimiento de árboles en potreros abandonados. El único trabajo de murciélagos frugívoros visitando árboles aislados en potreros dedicados a la ganadería es el de Janzen *et al.* (1976), en el que estudian el efecto de sombra de semillas de *Andira inermis* generada por los murciélagos. Sin embargo, al analizar los estudios sobre lluvia de semillas en áreas abiertas y bajo las copas de árboles aislados en potreros de los Tuxtlas, encontré que varias de estas semillas, sobre todo las más abundantes, son semillas dispersadas por murciélagos frugívoros neotropicales. En el cuadro 3 presento algunas de las especies de plantas más importantes reportadas como quíropterócoras, que han sido registradas en potreros y bajo la copa de árboles aislados en los Tuxtlas; estos datos sugieren que los murciélagos frugívoros pueden ser uno de los principales elementos para una rápida regeneración de la vegetación y participar de una manera importante en la sucesión.

Cuadro 3

Plantas reportadas como quiropterócoras, registradas en lluvia de semillas (= 6 meses) y en la vegetación establecida (* = 6 meses, + = 3 años) bajo la copa de árboles aislados en potreros de los Tuxtlas, Ver. Para cada especie se indica la familia (Fam), su forma de crecimiento (FC), tipología (TI), tamaño de la semilla (TS).

| Género o especie | Fam. | FC | TI | TS | Registradas |
|---|-------|------|-------|------|-------------|
| <i>Anthurium</i> sp. | ARACE | h, e | P | q | * |
| <i>Brosimum alicastrum</i> ^{1,2} | MORAC | A | P | G | * |
| <i>Cecropia obtusifolia</i> ^{1,2} | MORAC | A | S | q | * |
| <i>Clarisia hiflora</i> ¹ | MORA | A | P | G | * |
| <i>Coccoloba</i> spp. ^{1,2} | POLYG | A | P | G | * + |
| <i>Conostegia</i> spp. ² | MELA | u | S | q | * + |
| <i>Cordia</i> spp. ^{1,2} | BORAG | A,u | P,S,R | G,q | * + |
| <i>Coussapoa</i> sp. | MORA | A,e | P | q | * |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | ARALI | A | P | G/q | * + |
| <i>Diospyros digyna</i> ¹ | EBENA | A | P | G | * + |
| <i>Drymonia</i> sp. | GESNE | t | | | * |
| <i>Epiphyllum</i> sp. | CACTA | e | P | q | * |
| <i>Eugenia</i> spp. ^{1,2} | MYRTA | A | P, S | G, q | * + |
| <i>Ficus</i> spp. ^{1,2} | MORA | A,Ae | P | q | * + |
| <i>Nectandra ambigens</i> | LAURA | A | P | G | * + |
| <i>Piper</i> spp. ^{1,2} | PIPER | u,A | R | q | * + |
| <i>Pothornorphe umbellata</i> | PIPER | u | S | q | * |
| <i>Pouteria</i> sp. | SAPOT | A | P | G | * |
| <i>Pseudoimédia oxyphyllaria</i> ² | MORA | A | P | G | * |
| <i>Psidium</i> spp. ¹ | MYRT | A | C | q | * |
| <i>Quararibea asterolepsis</i> ¹ | BOMBA | A | P | | * |
| <i>Rollinia</i> sp. | ANNON | A | S | G | * + |
| <i>Saurauia</i> sp. | ACTIN | A | P | q | * |
| <i>Senna</i> sp. | LEGUM | A,h | S | | * + |
| <i>Solanum</i> spp. ^{1,2} | SOLAN | h,u | S,R | q | * + |
| <i>Spondias mombin</i> ¹ | ANACA | A | S,P | G | * |
| <i>Trema micrantha</i> ² | ULMAC | A | | q | * |
| <i>Ureia caracasana</i> | URTC | u | S | q | * + |

¹ Especies más importantes dispersadas por murciélagos.

² Especies registradas con mayor frecuencia en los potreros de los Tuxtlas, Ver.

FC = Forma de crecimiento: h = hierba; t = trepadora; u = arbusto; A = árbol; (pa = parásita; e = epífita o hemiepífita).

TI = Tipología: P = Primaria; S = Secundaria; R = Ruderal; C = Cultivada.

TS = Tamaño de la semilla: G = grande, no pueden ser ingeridas por murciélagos; q = pequeña, sí son ingeridas.

Referencias: Guevara & Laborde, 1993; Guevara *et al.*, 1986; Guevara *et al.*, 1992; Guevara *et al.*, 1994; Guevara *et al.*, 1997. Las referencias de la quiropterocoria corresponden con los del cuadro 2.

La quiropterocoria en los potreros.

Inicialmente, los murciélagos dispersan gran cantidad de semillas de especies pioneras (Cecropiaceae, Piperaceae, Solanaceae), las cuales se establecen con gran éxito en los potreros. En los resultados de lluvia de semillas bajo árboles aislados en potreros de los Tuxtlas, se encontró que *Cecropia obtusifolia*, *Conostegia xalapensis*, *Cordia sapinescens*, *Ficus* spp., *Piper* spp., *Solanum* spp. fueron las especies más abundantes (Guevara & Laborde, 1993), las cuales son muy utilizadas por la comunidad de murciélagos frugívoros (Cuadro 2). Estas especies tienen semillas pequeñas, con una producción muy numerosa y una dispersión a gran distancia. Al poco tiempo de excluir al ganado o tras la última intervención con machete, la vegetación se establece con gran éxito. Bajo la copa de estos árboles, la selva comienza a regenerarse rápidamente, con especies dispersadas principalmente por aves y murciélagos. Esta vegetación ya establecida, sirve de percha para los mismos murciélagos y también para las aves, quienes comienzan a depositar otras semillas de especies primarias tolerantes a la sombra (Fleming, 1988; Guevara *et al.*, en prensa; Martínez-Garza & González, 1995).

A los tres años de abandono del potrero, bajo la copa de estos árboles, se establecen varias especies primarias de selva madura que se consideran dispersadas por murciélagos (*Brosimum alicastrum*, *Clarisia biflora*, *Cocoloba* sp., *Ficus* sp., *Spondias mombin*).

Se registran claramente cerca del tronco de los árboles aislados, los remanentes de un primer evento de colonización con árboles de hasta 5 m de altura, con especies pioneras zoócoras; y hacia el borde de la copa, se forma un anillo de vegetación secundaria bien estructurado con árboles y arbustos de especies secundarias como dominantes, y bajo este dosel se presenta una copiosa regeneración de especies arbóreas de selva. Los árboles primarios cuyas semillas son dispersadas por aves y murciélagos, fueron el grupo mejor representado (Guevara *et al.*, en prensa).

No se ha demostrado la dispersión de semillas pioneras dirigida hacia las aberturas en el interior de la selva, ya que estas son impredecibles espacial y temporalmente (Brokaw, 1986; Charles-Dominique, 1986). Sin embargo, en un ambiente con estructura opuesta, como es un árbol aislado rodeado de pastos, la cuestión es diferente, ya que los murciélagos dispersan semillas en una forma dirigida hacia estas "aberturas" (los potreros), cuando vuelan entre fragmentos de vegetación o hacia los árboles aislados que les ofrecen alimento y cobertura. En este caso los murciélagos actúan como dispersores direccionales, llevando semillas desde fragmentos de selva o vegetación riparia hacia los potreros, donde defecan las semillas en pleno vuelo, directamente sobre áreas desprovistas de vegetación.

Gorchov *et al.* (1995), encontraron que en el Amazonas Peruano las aves y murciélagos son esenciales para la regeneración del bosque tropical, ya que la composición de especies de sus respectivas dietas son diferentes y concluyen que las aves y murciélagos no son redundantes en la dispersión de semillas. En Guyana

Francesa, Charles-Dominique (1986) demuestra diferencias importantes en los patrones de diseminación de semillas de *Cecropia* spp. entre aves y murciélagos. En muestreos de lluvia de semillas en un área deforestada de 30 x 150 m, se encontró que el número de semillas dispersadas por aves desde la orilla del bosque hacia el área talada, descendió hasta en dos órdenes de magnitud al alejarse a 12 m del borde. Las aves en la mayoría de los casos defecan cuando están perchadas (Gorchov *et al.*, 1993; Thomas *et al.*, 1988); mientras que las semillas de *Cecropia ficifolia* y *Piper aduncum*, dispersadas por murciélagos, mostraron pequeñas diferencias entre el interior del bosque y los 12 m hacia el área abierta (Gorchov *et al.*, 1993). Thomas *et al.* (1988), encontraron que las aves depositaron significativamente mayor cantidad de semillas bajo la copa de un árbol en fructificación, en comparación con los murciélagos, quienes depositan una mayor proporción de las semillas ingeridas lejos del árbol.

El patrón de deposición de semillas entre aves y murciélagos es notoriamente distinto. La participación de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en los potreros, sugiere su importancia para una rápida colonización de vegetación de nuevas áreas, en el inicio de una rápida sucesión y finalmente en la regeneración de selva en potreros abandonados y áreas desforestadas.

¿Cuáles podrían ser las consecuencias ecológicas si los murciélagos frugívoros desaparecieran de los potreros del trópico húmedo? Las comunidades de murciélagos frugívoros son determinantes en la definición de la estructura de los bosques tropicales y subtropicales, y su participación es de gran relevancia en el mantenimiento y regeneración de los bosques tropicales. Los murciélagos neotropicales se alimentan de frutos de especies pioneras (intolerantes a la sombra) y primarias (tolerantes a la sombra) durante la misma noche, frecuentemente creando una mezcla de diferentes tipos de semillas en una misma localidad (Fleming & Heithaus, 1981). Con lo que también se incrementa el movimiento de las semillas de especies de árboles de estadios sucesionales tardíos, a sitios apropiados para la colonización (Heithaus, 1982). Las plantas compiten por los agentes dispersores potenciales de sus semillas (Heithaus *et al.*, 1975; Snow, 1966). Las visitas diferenciales de los murciélagos a estas especies vegetales afectan directamente el éxito reproductivo, de colonización y establecimiento de las poblaciones de plantas a través de la sucesión. Como consecuencia final, la estructura y tamaño de la población de plantas puede ser determinada por estos frugívoros (Fleming & Heithaus, 1981). Algunas especies de murciélagos visitan indiscriminadamente la vegetación primaria o secundaria, así, estos animales juegan un papel muy importante en la introducción de semillas de vegetación secundaria en suelos con vegetación primaria y viceversa (Vázquez-Yanes *et al.*, 1975), como también en la colonización de terrenos que por alguna causa estén desprovistos de cubierta vegetal.

Los murciélagos frugívoros proporcionan una dispersión de calidad, ya que sólo consumen frutos maduros con semillas maduras y frecuentemente son depositadas

en áreas abiertas poco visitadas por otros agentes dispersores, como por ejemplo, los potreros. *Carollia perspicillata* deposita la mayoría de las semillas que consume en los refugios nocturnos, sin embargo, debido a la gran cantidad de semillas que ingiere, estos murciélagos dispersan cientos de semillas por noche y miles por temporada de fructificación, por lo que se le considera como un agente dispersor efectivo (Fleming, 1988; Fleming & Sosa, 1994). Los murciélagos frugívoros que visitan los potreros, definen inicialmente las especies (y por tanto la estructura) de la vegetación que se establecen en estas áreas. Su desaparición, ciertamente, cambiaría los procesos de sucesión y regeneración del bosque y muy probablemente el resultado final sería diferente, ya que ni las aves ni el viento sustituyen la dispersión llevada a cabo por los murciélagos.

La fragmentación del habitat puede ser un factor importante que determine las especies de murciélagos que visiten las áreas perturbadas (Galindo-González, obser. pers.), y consecuentemente influir sobre la composición y la estructura de la vegetación que se establezcan en estos terrenos. Es muy factible que la subfamilia Stenodermatinae (familia Phyllostomidae), sea la más abundante en sitios perturbados, mientras la subfamilia Phyllostominae sea escasa en estos sitios (Fenton *et al.*, 1992). Los murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae dispersan semillas de manera muy eficiente en sitios perturbados y áreas desprovistas de cubierta vegetal (Galindo-González obser. pers.). Probablemente la regeneración de la vegetación en potreros dependerá en gran medida, de la participación de los murciélagos frugívoros de la subfamilia Stenodermatinae.

Es necesario realizar investigaciones detalladas que puedan comprobar la hipótesis planteada en esta revisión, particularmente determinar las especies de murciélagos que visitan los potreros, y conocer los patrones de forrajeo en estos sitios abiertos, asimismo es importante determinar las especies de plantas que los murciélagos consumen y dispersan en estos sitios.

Las conclusiones de este análisis son: primero, los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas de varias especies de plantas son ecológicamente importantes en el interior de las selvas. Segundo, son también muy importantes en la dispersión de semillas hacia potreros y otras áreas perturbadas. Y tercero, los murciélagos contribuyen en forma importante al mantenimiento de la diversidad vegetal en áreas perturbadas y durante los distintos estadios del proceso de sucesión vegetal. Los murciélagos frugívoros de la subfamilia Stenodermatinae pueden ser uno de los principales elementos en el inicio de una rápida sucesión secundaria en áreas abiertas desprovistas de vegetación.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Victor Rico-Gray y a Vnicio Sosa por sus comentarios, críticas y sugerencias en distintas etapas de la elaboración del manuscrito, y a dos revisores anónimos. A Javier

Laborde por su ayuda en la caracterización de las semillas. La realización de este trabajo fue posible gracias a la beca del CONACYT 90674 para estudios de doctorado y al constante e incondicional apoyo de Carlos Pulido, Ana Ma. González, Lucía mi esposa y mis hijos.

LITERATURA CITADA

- Arita, H.T.** 1990. Noseleaf morphology and ecological correlates in Phyllostomid bats. *J. Mamm.* 71:36-47.
- Arita, H. T. & M.B. Fenton.** 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *TREE* 12:53-58.
- August, P.V.** 1981. Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis*, in the llanos of Venezuela. *Biotropica* 13 (suppl.): 70-76.
- Bonaccorso, F.J.** 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Florida St. Mus., Biol. Sci.* 24:359-408.
- Bonaccorso, F.J. & T.J. Gush.** 1987. Feeding behaviour and foraging strategies of captive Phyllostomid fruit bats: an experimental study. *J. An. Ecol.* 56:907-920.
- Bonaccorso, F.J. & S.R. Humphrey.** 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. In: Chadwick, A.C. & S.L. Sutton. (eds.). *Tropical rain forest*. Spec. Publ. Leeds Phil. Lit. Soc., U.K. pp. 169-183.
- Brokaw, N.V.L.** 1986. Seed dispersal, gap colonization, and the case of *Cecropia inermis*. In: Fleming, T.H. & A. Estrada (eds.). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers, Belgium. pp. 323-331.
- Carvalho, C.T. De.** 1961. Sobre os hábitos alimentares de Phyllostomídeos (Mammalia, Chiroptera). *Rev. Biol. Trop.* 9(1):53-60.
- Charles-Dominique, P.** 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In: Estrada, A. & T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 119-135.
- , 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 7:243-256.
- Dinerstein, E.** 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18:307-318.
- Fenton, M.B., L.D. Acharya, D. Audet, M.B.C. Hickey, C. Merriman, M.K. Obrist, D.M. Syme & B. Adkins.** 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24:440-446.
- Figueiredo, R.A. De & E. Perin.** 1995. Germination ecology of *Ficus luschnathiana* drupelets after bird and bat ingestion. *Acta Oecologica* 16:71-75.
- Fleming, T.H.** 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51:42-46.
- , 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. In: Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York. pp. 287-325.
- , 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago. 365 pp.
- Fleming, T.H. & E.R. Heithaus.** 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of the tropical forest. *Biotropica* 13 (suppl.): 45-53.

- , 1986. Seasonal foraging behaviour of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *J. Mamm.* 67:660-671.
- Fleming, T.H., E.R. Heithaus & W.B. Sawyer.** 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58:619-627.
- Fleming, T.H. & V.J. Sosa.** 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mamm.* 75:845-851.
- Fleming, T.H. & Ch.F. Williams.** 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 6:163-178.
- Foster, R.B., J.B. Arce & T.S. Wachter.** 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonia Peru floodplain. *In:* Estrada, A. & Fleming, T.H. (eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 357-370.
- Foster, S.A. & C.H. Janson.** 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- Gorchov, D.L., F. Cornejo, C. Ascorra & M. Jaramillo.** 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *In:* Fleming, T.H. & A. Estrada (eds.). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers, Belgium. pp. 339-349.
- , 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74:235-250.
- Guevara, S. & J. Laborde.** 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *In:* Fleming, T.H. & A. Estrada (eds.). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers, Belgium. pp. 319-338.
- , (en prensa). Historia del paisaje de la Sierra de los Tuxtlas, Veracruz, México. *In:* F. Díaz Pineda, M.A. Casado & J.M. de Migue (eds.). *La Diversidad Biológica y la Cultura Rural en la Base de la Gestión Ambiental del Desarrollo*. Universidad Complutense, Madrid, España.
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld, & O. Barrera.** 1997. Potreros y Ganadería. *In:* González-Soriano, E., R. Dirzo & R. Vogt. (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 43-58.
- Guevara, S., J. Laborde & G. Sánchez-Ríos.** (en prensa). Regeneración de la Selva a Partir de Relictos Naturales. *In:* Monasterio, M. (ed.). *Biodiversidad en Iberoamérica: Evolución, Ecosistemas y Procesos Sociales*, Edit. Tercer Mundo, Colombia.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola & J. Laborde.** 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *J. Veg. Sci.* 3:655-664.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde & S. Castillo.** 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de los Tuxtlas, México. *Acta Bot. Mex.* 28: 1-27.
- Guevara, S., S. Purata & E. van der Maarel.** 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:74-84.
- Heithaus, E.R.** 1982. Coevolution between bats and plants. *In:* Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York. pp. 327-367.
- Heithaus, E.R., & T.H. Fleming.** 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecol. Mon.* 48:127-143.

- Heithaus, E.R., T.H. Fleming & P.A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854.
- Howe, H.F. 1979. Fear and frugivory. *Am. Nat.* 114:925-931.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. System.* 13:201-228.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- , 1977. Why fruits rot, seed mold, and meat spoils. *Am. Nat.* 111: 691-713.
- , 1978. A bat-generated fig seed shadow in rain-forest. *Biotropica* 10:121.
- 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* 57:1068-1075.
- Jones, C. 1976. Economics and Conservation. In: Baker, R.J., J.K. Jones & D.C. Carter. (eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part I. Special Publications The Museum Texas Tech University 10:133-145.
- Kunz, T.H. 1982. Roosting ecology. In: Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of Bats*. Plenum Press. New York. pp. 1-55.
- Martínez-Garza, C. & R. González. 1995. Lluvia de semillas en potreros: potencial florístico para la regeneración de la selva de Los Tuxtlas. In: *Resúmenes del XIII Congreso Mexicano de Botánica*. Sociedad Botánica de México.
- Morrison, D.W. 1978a. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-723.
- , 1978b. Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anim. Behav.* 26:852-855.
- , 1978c. Influence of habitat on the foraging distance of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *J. Mamm.* 59:622-624.
- , 1980a. Foraging and day roosting dynamics of canopy fruits bats in Panama. *J. Mamm.* 61:20-29.
- , 1980b. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia* 45:270-273.
- Nepstad, D.C., C. Uhl, A. Cassio, S.P. da Cardoso & S.J. da Cardoso. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25-39.
- Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1982. Plants and bats interaction in a tropical rain forest area, southeastern Mexico. *Brenesia* 19/20:137-149.
- Perry, A.E. & T.H. Fleming. 1980. Ant and rodent predation on small animal-dispersed seeds in a dry tropical forest. *Brenesia* 17:11-22.
- Pijl, L. van der. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). *Acta Botanica Neerlandica* 6:291-315.
- , 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, New York.
- Romo, M. 1993. *Seasonal variation in fruit consumption and seed dispersal by canopy frugivorous bats in lowland mature and successional forest of Peru*. Unpubl. Master of Science Thesis. University of Missouri-St Louis. 84 pp.
- Slater, J.A. 1972. Lygaeid bug (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. *Biotropica* 4: 145-151.
- Snow, D.W. 1966. A possible selective factor in the evolution of fruiting season in a tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.

- Thomas, D.W., D. Cloutier, M. Provencher & Ch. Houle. 1988. The shape of bird-and bat-generated seed shadows around a tropical fruiting tree. *Biotropica* 20:348-350.
- Tuttle, M.D. 1975. Collecting Techniques. *In*: Baker, R.J., J.K. Jones & D.C. Carter. (eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part I. Special Publications The Museum Texas Tech University 10:71-88.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, G. François & L. Trejo. 1975. Observations on the seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. *Biotropica* 7:73-76.
- Villa-Ramírez, B. 1966. *Los murciélagos de México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 491 pp.

Recibido: 25 de noviembre 1996

Aceptado: 13 de octubre 1997