

## DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MURCIÉLAGOS EN UN BORDE DE BOSQUE MONTANO

### SEED DISPERSAL BY BATS IN A MOUNTAIN FOREST EDGE

*Sergio Estrada-Villegas<sup>1,2</sup>, Jairo Pérez-Torres<sup>1</sup> y Pablo Stevenson<sup>2</sup>*

*<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Funcional, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, D.C., Colombia.*

*<sup>2</sup> Laboratorio de Ecología de Vertebrados, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes. Bogotá, D.C., Colombia.  
E-mail: estradavillegassergio@yahoo.com*

#### RESUMEN

La dispersión de semillas por murciélagos ha sido poco estudiada y los efectos que tienen diferentes coberturas vegetales en este proceso son aún desconocidos. Se midió abundancia y riqueza de semillas dispersadas por murciélagos y otros vectores en un borde de bosque adyacente a un cultivo joven de eucaliptos en el Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia. Se comparó la dispersión por murciélagos y aves teniendo en cuenta el esfuerzo de muestreo realizado. Se encontró que la dispersión de semillas varía entre los hábitats alrededor del borde. La dispersión fue más abundante y diversa en el bosque maduro respecto a los primeros metros del cultivo y al interior del cultivo. A pesar de las pocas semillas dispersadas por los murciélagos fuera del bosque, estas son de especies pioneras, que tienen mayor probabilidad de establecerse. La ornitocoria fuera del bosque fue prácticamente nula. Creemos que los murciélagos se enfrentan a una decisión costo-beneficio: sobrevolar áreas desprovistas de vegetación e incrementar el riesgo a ser depredados, o sobrevolar áreas con follaje denso y reducir el riesgo a ser depredado. En definitiva, ambas dediciones afectan el proceso de dispersión en estos hábitats.

**Palabras clave:** *Cecropia*, Chiropterocoria, Colombia, Phyllostomidae, Piperaceae, Ornitocoria, Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Solanaceae

#### ABSTRACT

Seed dispersal by bats has been overlooked and the effects of different vegetation types in this process are still unknown. We measured abundance and diversity of seeds dispersed by bats and other dispersal agents in a forest edge next to a young eucalyptus plantation in the Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia. We compared seed shadows generated by bats and birds. We found that the habitats in the edge have significant effects on seed dispersal. Dispersal was more abundant and diverse in the mature forest compared to the first meters of the plantation and inside the plantation. Even though few seeds were dispersed by bats outside the forest, these are pioneer species with a higher probability of establishment. Ornithochory outside the forest was almost absent. We believe that bats face a cost-benefit choice: to fly over areas without plant cover and increase their risk of predation, or to fly through dense plant cover and reduce their predation risk. Any choice ultimately has an influence in the seed dispersal processes in these habitats.

**Key words:** *Cecropia*, Chiropterocory, Colombia, Phyllostomidae, Piperaceae, Ornithochory, Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Solanaceae

## INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son reconocidos por su alta diversidad en el neotrópico, su variedad de gremios tróficos y su amplia variación morfológica como respuesta a dicha diversificación (Bernard y Fenton 2002, Norberg y Rayner 1987). Estas características les permiten ser importantes polinizadores y dispersores de semillas de un número elevado de plantas (Fleming *et al.* 1977, Duncan y Chapman 1999, Wunderle 1997, Kearns *et al.* 1998, Ingle 2003, Molina-Freaner y Eguiarte 2003). Se ha reconocido su efectividad en la dispersión de semillas desde el punto de vista cuantitativo gracias al elevado consumo de frutos noche a noche (Charles Dominique y Cockle 2001, Galindo-González *et al.* 2000, Duncan y Chapman 1999, Gorchoy *et al.* 1993, Ingle 2003, Kalko *et al.* 1996). Dicha efectividad también se ha reconocido desde el punto de vista de la regeneración, puesto que dispersan plantas de distintos hábitos: trepadoras (*Gurania*), arbustos pioneros (*Piper*) o árboles y palmas de bosque primario (*Quararibea*, *Dipteryx*, *Socratea*) (Kalko *et al.* 1998, Bizerril y Raw 1998, Rojas *et al.* 2004). Más aún, los murciélagos pueden dispersar semillas al defecar mientras vuelan o al estar perchados en refugios nocturnos (Vázquez-Yáñez *et al.* 1975, Charles Dominique y Cockle 2001, Heithaus *et al.* 1975, Galindo-González *et al.* 2000, Bizerril y Raw 1998, Thies *et al.* 2004).

Además de estas características, son importantes dispersores, dada su baja resistencia a sobrevolar hábitats intervenidos y diseminar las semillas consumidas en estos lugares (Gorchoy *et al.* 1993, Da Silva *et al.* 1996, Galindo-González *et al.* 2000, Ingle 2003, Martínez-Garza y González-Montagut 2002). De este modo, los murciélagos promueven la sucesión con una cantidad de semillas considerable y con plantas de distintos hábitos (Korine *et al.* 2005). La capacidad que tienen los murciélagos de sobrevolar zonas aledañas a los bordes de los bosques y dispersar semillas allí, parece no ser propia de otros importantes dispersores de semillas, como aves y primates (Gorchoy *et al.* 1993, Da Silva *et al.* 1996, Galindo-González *et al.* 2000, Stevenson 2000). Gracias a esta característica, los murciélagos dispersan más semillas que las aves en hábitats que han sufrido intervención antrópica (Martínez-Garza y González-Montagut 2002).

Una consecuencia de la deforestación y fragmentación del hábitat es la creación de

transiciones abruptas entre ambientes dispares (p. e. bosques y cultivos) (Laurance y Bierregaard 1997, Lovejoy *et al.* 1986). La presencia de estas transiciones o bordes, generan por su parte, cambios en las condiciones microambientales en el bosque contiguo. A estos cambios a lo largo de un gradiente entre los hábitats adyacentes, se les ha denominado efecto de borde (Murcia 1995). Por consiguiente, las condiciones ambientales que se encuentran en el borde son diferentes a las condiciones de los hábitats que él separa. Esto se ha evidenciado con diferencias significativas en las condiciones bióticas y abióticas halladas en el borde, en el interior del bosque y fuera de él (Kapos *et al.* 1997, Williams-Linera *et al.* 1998, Malcom 1997, Laurance *et al.* 2002). Como resultado de estas transformaciones, las interacciones ecológicas también se modifican y la dispersión de semillas no es una excepción. La cantidad y el tipo de semillas dispersadas en los bordes es diferente respecto a lo que es dispersado en otros sectores del bosque, lo que conlleva a una alteración de la futura composición florística del borde y sus alrededores (Schupp *et al.* 1989, Wunderle 1997, Willson y Crome 1989, Murcia 1995, Cubiña y Aide 2001, Ingle 2003, Chapman *et al.* 2003).

Aunque se ha reconocido la alteración de los procesos de dispersión alrededor de los bordes, no se ha indagado de manera comparativa sobre los cambios cualitativos y cuantitativos de la dispersión de semillas en el borde, en los primeros metros de los hábitats intervenidos y lejos de los fragmentos de bosque. Es sabido que la ornitocoria se ve disminuida por la renuencia de las aves a sobrevolar el borde y sectores desprovistos de vegetación (Da Silva *et al.* 1996, Galindo-González *et al.* 2000, Ingle 2003) así como por la ausencia de sitios de percha en estos hábitats, donde puedan defecar (McClanahan y Wolfe 1993). La chiropterocoria por su parte, ha sido menos estudiada a pesar de su reconocida importancia (Medellín y Gaona 1999, Charles-Dominique y Cockle 2001) y contados estudios han indagado de manera directa si se presenta alguna modificación en el proceso de dispersión realizado por murciélagos en bordes de bosques y sus posibles repercusiones en la regeneración.

Para estudiar la dispersión de semillas por murciélagos en un borde nos preguntamos si se presenta un cambio en la estructura y en la composición de la lluvia de las semillas generada por estos dispersores. Específicamente,

determinamos si dichos cambios se presentan a través de cuatro hábitats ubicados en un borde entre un bosque secundario y un cultivo joven de eucaliptos. Si esta modificación en la dispersión se llevara a cabo, sería detectada por diferencias en la cantidad total de semillas dispersadas y en la cantidad de especies y/o morfoespecies de semillas dispersadas. Predecimos que la variación estará representada en una mayor lluvia de semillas en el interior del bosque y en los primeros metros del cultivo, así como una menor lluvia de semillas en el borde del bosque y en el interior del cultivo. Esta predicción supone una mayor dispersión en el interior del bosque, donde existe mayor disponibilidad de recursos, al igual que en los primeros metros del cultivo en donde se presenta una menor obstrucción al vuelo. Además, el borde puede ser usado a manera de ruta de vuelo para acceder a otras zonas del bosque con una menor inversión energética.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Este estudio fue realizado entre los meses de noviembre de 2004 a mayo de 2005 en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (SFFOQ). El Santuario se encuentra ubicado en la vertiente occidental de la Cordillera Central Colombiana, en la cuenca del río Otún, localizado específicamente en la vereda La Suiza, corregimiento de La Florida, municipio de Pereira, departamento de Risaralda, Colombia (4° 45' N 75° 46' W) (Rangel 1994). El santuario posee un rango altitudinal comprendido entre los 1800 y los 2200 metros de elevación y presenta un régimen pluviométrico bimodal, con picos de precipitación de marzo a julio y de septiembre a noviembre. Según el sistema de Holdridge el SFFOQ se encuentra en una zona natural de vida bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB) (Rangel 1994). El santuario se caracteriza por ser una matriz de bosque secundario adulto y bosque maduro rodeado por plantaciones de roble (*Quercus humboldtii*), pino ciprés (*Cupressus lusitanica*), urapán (*Fraxinus chinensis*), cultivos de eucaliptos (*Eucalyptus globulus*) así como potreros en uso y en sucesión primaria.

### Sitio de muestreo para cuantificar la dispersión de semillas

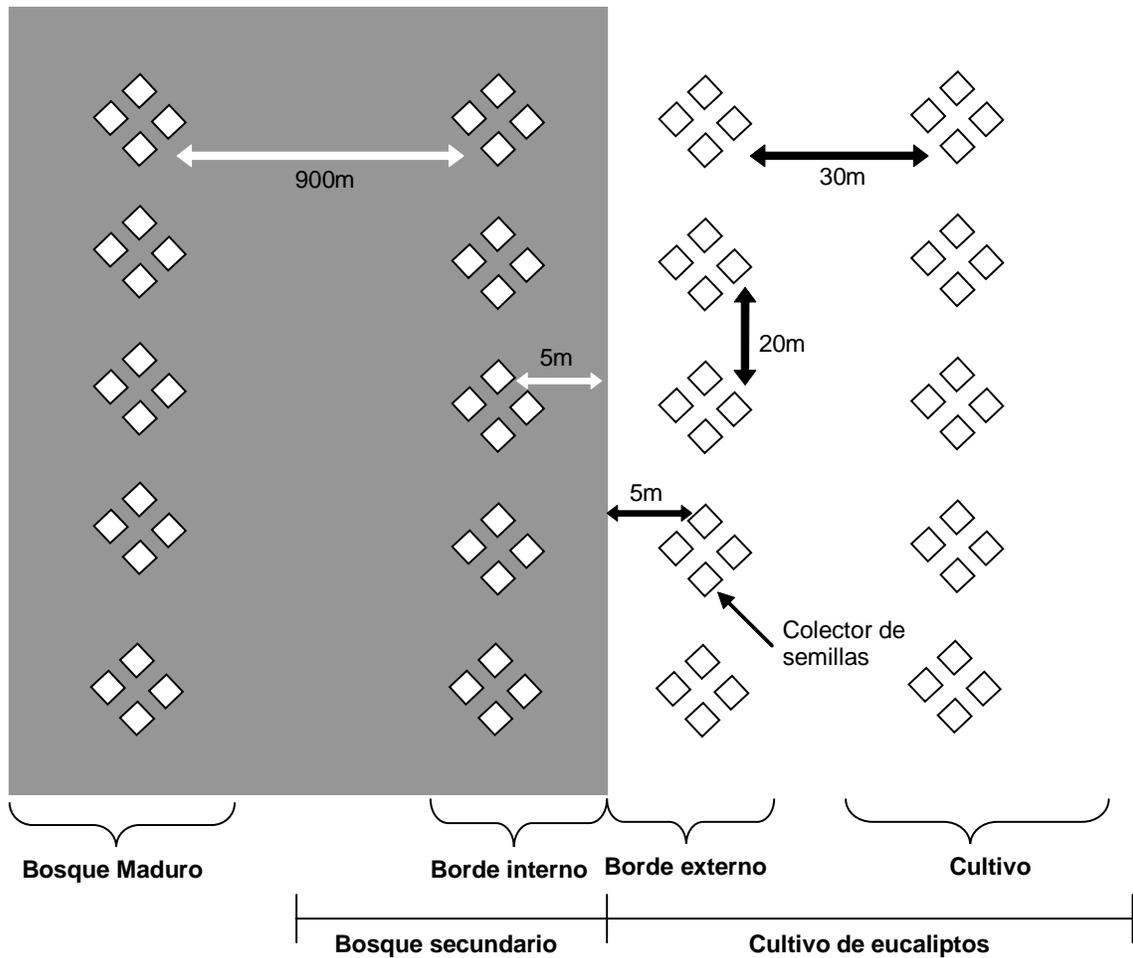
Seleccionamos 160m del borde occidental

del SFFOQ, adyacentes a un cultivo de eucaliptos con 10 meses de edad al comenzar el estudio. El bosque que colinda con el cultivo es una sucesión secundaria de 40 años aproximadamente. En la transición entre este bosque y el cultivo se forma un borde abrupto entre las coberturas vegetales, tanto por la altura de los árboles como por la densidad en la cobertura del sotobosque y del dosel. A lo largo de la transición diferenciamos 3 hábitats: (1) Los primeros 15m de bosque secundario, paralelos a un alambrado que separa al SFFOQ de la plantación de eucaliptos y a lo largo de los 160m de borde. (2) Los primeros 10m de cultivo, partiendo del borde del bosque y paralelo al alambrado que separa el SFFOQ del cultivo. (3) Una franja de 5m de ancho dentro del cultivo de eucaliptos y paralela al borde del bosque, a 30m de distancia del mismo. Denominamos los hábitats como Borde Interno, Borde Externo y Cultivo, respectivamente. A manera de control, delimitamos un transecto de 160m dentro de una zona conservada de bosque maduro, aproximadamente a 900m del borde estudiado al que se le denominó Bosque Maduro (Figura 1). Realizamos la determinación de estos hábitats y sus distancias respectivas, según los resultados del Biological Dynamics of Forest Fragment Project (BDFFP) (Laurance *et al.* 2002).

### Dispersión de semillas

Dentro de cada uno de los hábitats seleccionamos 5 áreas separadas entre sí por 20m. Allí ubicamos 4 colectores de semillas, dispuestos de manera equidistante, y elevados del suelo entre 1 y 1,5m. Los colectores de semillas fueron fabricados en tela permeable en forma de pirámide invertida con un área de colección de 0,5m<sup>2</sup> y una profundidad de 0,5m. Como unidad de muestreo tomamos cada grupo de 4 colectores, con 5 réplicas en cada hábitat. Revisamos los colectores diariamente al amanecer durante 54 días y al atardecer durante 43 días, a intervalos irregulares entre el tiempo de estudio. Cuando los colectores no habían sido revisados durante varios días, los limpiamos al atardecer o al amanecer previo a la colecta de las muestras y sólo usamos estos datos para el análisis. Este procedimiento nos ayudó a separar lo que fue dispersado por animales o que cayó de los árboles en fruto encima del colector entre el día y la noche. Adicionalmente, diferenciamos las deposiciones de los murciélagos de otros animales nocturnos por la forma y el aroma

## CHIROPTEROCORIA EN BORDE DE BOSQUE



**Figura 1.** Disposición espacial de los colectores de semillas en un borde de bosque montano y un cultivo joven de eucaliptos en el Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya. Risaralda, Colombia. Cada diamante corresponde a un colector de semillas.

de las heces. Sólo cuantificamos y analizamos lo que consideramos dispersado por murciélagos y por aves. Excretas de monos aulladores (*Alouatta seniculus*) y de mamíferos fuera de su horario crepuscular no fueron incluidas en el análisis. Las semillas provenientes de árboles encima de los colectores fueron extraídas de los análisis por no corresponder a la lluvia de semillas dispersadas. Colectamos las semillas en bolsas plásticas y las llevamos al laboratorio, donde las limpiamos, secamos, separamos, contamos e identificamos hasta el nivel taxonómico que se pudiera obtener. La nomenclatura de las plantas está basada en una guía de frutos de la zona (Ríos *et al.* 2004).

### Muestreo de los murciélagos

Realizamos un estudio de la estructura y composición del ensamblaje de murciélagos en el SFFOQ (Estrada-Villegas *et al.* en preparación) durante 22 noches completas durante la misma época del 2004 y 2005. Empleamos 6 redes de niebla: una de 12X2,5m y cinco de 6X2,5m, una de ellas elevada a una altura >10m en 15 noches de muestreo en sitios apropiados para dicho fin. No repetimos los sitios de muestreo. De cada murciélago capturado anotamos sus medidas, sexo, peso y condición reproductiva, siguiendo metodologías estándar (Kunz 1988, Jones *et al.* 1996). Los murciélagos frugívoros fueron mantenidos en bolsas de tela por un tiempo máximo

de dos horas, para obtener y conservar sus muestras fecales. También colectamos las muestras fecales obtenidas de la red y del suelo, inmediatamente debajo del murciélago atrapado. Las semillas presentes en las muestras fecales fueron separadas, secadas al aire libre y posteriormente almacenadas. Las identificaciones de campo de los murciélagos se corroboraron en la Pontificia Universidad Javeriana con la ayuda del Dr. Michael Alberico q.e.p.d.. De los 353 murciélagos capturados, se colectaron 54 individuos para conformar una colección *voucher* de referencia, depositada posteriormente en el Museo de Historia Natural de la Pontificia Universidad Javeriana (MUJ 1101-1153). Se preservaron pieles en seco y cráneos.

### **Colección de referencia.**

Para identificar las semillas halladas en las muestras fecales y en los colectores de semillas colectamos muestras botánicas de plantas en fruto. Cuando las semillas colectadas en las muestras fecales y en los colectores de semillas no pudieron ser identificadas, fueron separadas por morfoespecies. Excluimos del análisis aquellas semillas que no logramos identificar hasta familia o morfoespecie. La colección de referencia fue depositada en el Museo de Historia Natural de la Pontificia Universidad Javeriana y en el Museo de Historia Natural de la Universidad de los Andes (HPUJ 16810-16828 y SEV001-068).

### **Análisis estadístico**

Corrección por esfuerzo. Dado que la cantidad de visitas a los colectores de semillas al amanecer, respecto a las visitas al atardecer fue diferente, formulamos y calculamos un Índice de Semillas Colectadas ( $ISC = N / \Sigma A * H$ ) donde  $N$  es igual a la cantidad de semillas colectadas por colector de semillas,  $A$  equivale al área en  $m^2$  de cada colector y  $H$  a la cantidad de horas que estuvo en uso cada colector. La misma corrección por esfuerzo se hizo para la cantidad de especies y morfoespecies, para las cuales creamos el Índice de Especies Colectadas ( $ISpC = Sp / \Sigma A * H$ ) en donde  $Sp$  equivale a la cantidad de especies halladas en cada colector de semillas.  $A$  y  $H$  tienen la misma equivalencia en el  $ISC$ . Definimos el esfuerzo para cada colector de semillas como  $A = 1$ ;  $H = 54$  días X 12 horas y  $H = 43$  días X 12 horas para las noches y los días que duró el muestreo, respectivamente. Promediamos cada grupo de cuatro colectores en cada hábitat, para obtener los índices por metro

cuadrado. Realizamos pruebas de análisis de varianza con los índices, para determinar 4 aspectos: diferencias en la dispersión entre los cuatro hábitats, diferencias entre la ornitocoria y la chiropterocoria para cada hábitat, diferencias entre cada una de las 5 réplicas a través del borde y diferencias para cada tipo de dispersor en cada uno de los cuatro hábitats (Duncan y Chapman 1999, Cubiña y Aide 2001). Realizamos las mismas comparaciones, tanto para la cantidad de semillas como para la cantidad de especies y/o morfoespecies de la lluvia de semillas. También realizamos pruebas *a posteriori* de Tukey cuando fue necesario. Adicionalmente realizamos curvas de acumulación de especies por medio del software EstimateS 7.51 (Colwell 2005) para determinar si se alcanzó la saturación de especies en los hábitats estudiados. Esto con el fin de comparar las dos medidas de esfuerzo, área y horas *versus* días.

Calculamos los porcentajes de similitud con análisis de agrupamiento con los coeficientes de similitud de Jaccard y Bray-Curtis para las semillas dispersadas en cada hábitat alrededor del borde (Krebs 1989). Para el primero, usamos datos de presencia/ausencia de las especies y morfoespecies de plantas dispersadas por aves y murciélagos. Para el segundo, empleamos los resultados del  $ISC$  por cada especie de planta. También calculamos este coeficiente para las aves y los murciélagos por separado y para ambos dispersores agrupados.

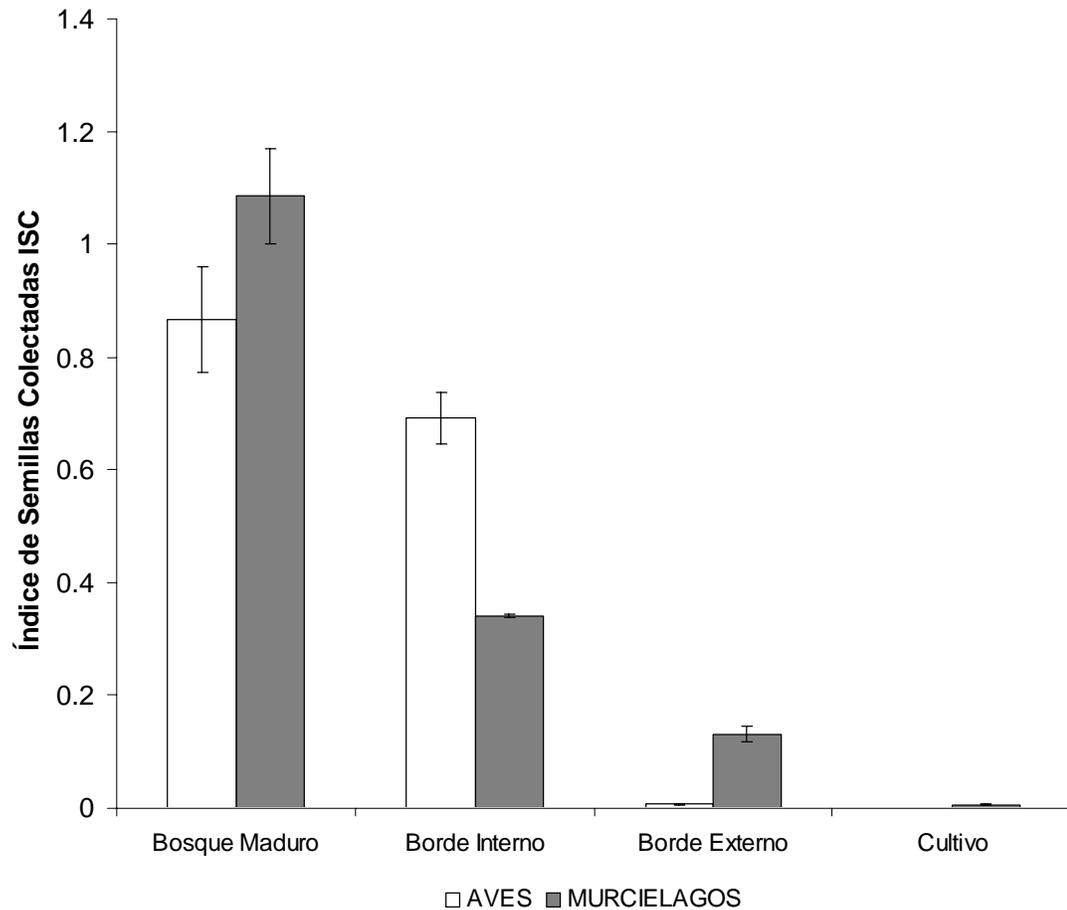
Para determinar la semejanza entre la lluvia de semillas a lo largo del borde y las muestras fecales de murciélagos capturados, determinamos el porcentaje de especies presentes en las muestras obtenidas de los colectores, que fueran halladas al mismo tiempo en las muestras fecales.

## **RESULTADOS**

### **Cantidad de semillas dispersadas**

La cantidad total de semillas halladas en los colectores fue de 5129, de las cuales el 37,6% fue dispersada por murciélagos y aves, lo que equivale a 1926 semillas. De este porcentaje, el 64,5% fue dispersado en el bosque maduro, 30,6% en el borde interno, 4,6% en el borde externo y 0,2% en el cultivo de eucaliptos. Al realizar la corrección según el esfuerzo de muestreo con el Índice de Semillas Colectadas ( $ISC$ ), la cantidad de semillas difiere de manera significativa entre los hábitats alrededor del borde (ANOVA,  $F=7,70$ ,  $n=40$ ,  $gl=3$ ,  $P=0,0004$ ) (Figura 2). La prueba *a posteriori* mostró que el

## CHIROPTEROCORIA EN BORDE DE BOSQUE



**Figura 2.** Índice de Semillas Colectadas (ISC) según el dispersor para cada hábitat, alrededor de un borde entre un bosque montano y un cultivo joven de eucaliptos, Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia. Barras grises corresponden a murciélagos, barras blancas corresponden a aves. Se muestra las barras del error estándar.

hábitat en donde se encontraron más semillas dispersadas, fue en el bosque maduro y que dicha cantidad difiere significativamente respecto a lo hallado en el borde externo y en el cultivo. Sin embargo, la cantidad de semillas dispersadas en el borde interno no difiere de manera significativa de lo encontrado en el bosque maduro (HDS de Tukey:  $Q=3,8$ . Valor crítico de comparación=12,4). Además, se encontró que la cantidad de semillas dispersadas por murciélagos, no difiere de la dispersada por aves, juntando los cuatro hábitats (ANOVA,  $F=0,00$ ,  $n=40$ ,  $gl=1$ ,  $P=0,99$ ). Por otro lado, no encontramos interacción entre hábitat y dispersor para la cantidad total de semillas dispersadas (ANOVA dos vías:  $F=0,551$ ,  $n=40$ ,  $gl=3$ ,  $P=0,23$ ).

Al analizar de manera independiente la lluvia

de semillas según el dispersor, se encontró que para los murciélagos y para las aves, existen diferencias significativas entre los cuatro hábitats (Murciélagos: ANOVA,  $F=5,08$ ,  $n=20$ ,  $gl=3$ ,  $P=0,01$ ; Aves: Kruskal-Wallis (K-W),  $H=15,29$ ,  $n=20$ ,  $gl=3$ ,  $P=0,002$ ). Los ambientes en que murciélagos y aves dispersaron más semillas fueron el Bosque Maduro, seguido del borde interno, el borde externo y por último el cultivo (Figura 2). La prueba *a posteriori* para la lluvia de semillas por murciélagos, mostró que una mayor cantidad de semillas fueron dispersadas en el bosque maduro y que dicha cantidad difiere significativamente de las halladas en el borde externo y el cultivo. Sin embargo, la cantidad de semillas dispersadas en el borde interno, no es diferente a la del bosque maduro (HSD de Tukey:  $Q=4,0$ . Valor crítico de comparación=0,17).

**Tabla 1.** Porcentajes de similitud de las especies y morfoespecies dispersadas por murciélagos y aves entre cuatro hábitats de un borde de bosque montano y un cultivo joven de eucaliptos, en el Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia. El análisis de agrupamiento fue calculado con los coeficientes de similitud de Bray-Curtis y Jaccard y usamos los resultados del Índice de Semillas Colectadas (ISC) por cada especie de planta.

	<b>Borde externo</b>		<b>Borde Interno</b>		<b>Cultivo</b>	
	Bray Curtis	Jaccard	Bray Curtis	Jaccard	Bray Curtis	Jaccard
<b>Bosque maduro</b>	1,01	7,69	34,27	30,56	0,38	4,17
<b>Borde externo</b>	•	•	1,75	7,41	6,23	40
<b>Borde Interno</b>	•	•	•	•	1,49	8,33

La prueba *a posteriori* para las aves mostró un patrón diferente, las aves dispersaron más semillas en el bosque maduro y esta cantidad difiere significativamente, únicamente respecto a lo hallado en el cultivo (prueba *a posteriori* de K-W:  $Z = 2,6$ . Valor crítico de comparación=9,9) (Figura 2). Observamos una alta variación en la cantidad de semillas dispersadas en las 5 réplicas; no obstante, esas diferencias no fueron significativas (ANOVA:  $F=1,14$ ,  $n=20$ ,  $gl=4$ ,  $P=0,35$ ).

La similitud entre la abundancia de semillas dispersadas según la especie o morfoespecie, mostró dos grupos diferenciables. El primero, conformado por el bosque maduro y el borde interno y el segundo, por el borde externo y el cultivo. El primer grupo ( $C_N=34,3\%$ ) tiene una mayor similitud que el segundo ( $C_N=6,2\%$ ) (Tabla 1). Al realizar los mismos análisis, pero para cada dispersor de manera independiente, la similitud en las abundancias fueron diferentes

entre dispersores. Para la cantidad de semillas dispersadas únicamente por los murciélagos en los cuatro hábitats, la similitud entre el bosque maduro y el borde interno fue mayor ( $C_N=25,9\%$ ) que entre el borde externo y el cultivo ( $C_N=12,8\%$ ), para las aves se halló una similitud del 30,7% (Tabla 2).

**Cantidad de especies y/o morfoespecies dispersadas**

Encontramos en total 21 especies y morfoespecies dispersadas en los cuatro hábitats alrededor del borde, de las cuales 13 se encontraron en el bosque maduro, 11 en el borde interno, 5 en el borde externo y sólo 3 en el cultivo. Siete y 5 especies fueron exclusivamente dispersadas en el bosque maduro y en borde interno, respectivamente. Dos especies fueron dispersadas exclusivamente en el borde externo, mientras que en cultivo hubo una especie dispersada exclusivamente allí. La

**Tabla 2.** Porcentajes de similitud de la cantidad de semillas por especies y morfoespecies dispersadas por murciélagos y aves entre cuatro hábitats de un borde de bosque montano y un cultivo joven de eucaliptos, Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia. Se discrimina entre las especies dispersadas por murciélagos (Murci/) y por aves. El análisis de agrupamiento fue calculado con los coeficientes de similitud de Bray-Curtis y usamos los resultados del Índice de Semillas Colectadas (ISC) por cada especie de planta.

	<b>Borde externo</b>		<b>Borde interno</b>		<b>Cultivo</b>	
	Murci/	Aves	Murci/	Aves	Murci/	Aves
<b>Bosque maduro</b>	2,17	0,69	25,97	30,69	0,9	•
<b>Borde externo</b>	•	•	4,95	1,82	12,76	•
<b>Borde interno</b>	•	•	•	•	5,03	•

mayoría de las especies son de arbustos y árboles de estados de sucesión primaria (Tabla 3).

Al corregir la cantidad de especies dispersadas por el esfuerzo de muestreo, encontramos diferencias significativas entre los cuatro hábitats (K-W:  $H=29,28$ ,  $n=40$ ,  $gl=3$ ,  $P=0,00$ ). La prueba *a posteriori* mostró que la cantidad de especies dispersadas en el bosque maduro y en el borde interno no difieren entre si y que la cantidad de especies en el borde externo y el cultivo tampoco difieren entre si. Por el contrario, el bosque maduro y el borde interno difieren significativamente en la cantidad de especies dispersadas respecto al borde externo y el cultivo (Figura 3. Prueba *a posteriori* de K-W:  $Z=2,6$ . Valor crítico de comparación=13,8). Por otro lado, no encontramos una interacción entre el hábitat y el tipo de dispersor para la cantidad de especies o morfoespecies de semillas dispersadas (ANOVA dos vías:  $F=1,47$ ,  $n=40$ ,  $gl=3$ ,  $P=0,006$ ).

La cantidad de especies dispersadas por murciélagos no difiere de la cantidad dispersada por aves (K-W:  $H=0,03$ ,  $n=40$ ,  $gl=1$ ,  $P=0,87$ ). Tampoco detectamos diferencias en la cantidad especies dispersadas entre las repeticiones a lo largo del borde estudiado (K-W,  $H=1,18$ ,  $n=40$ ,  $gl=4$ ,  $P=0,88$ ).

La curva de acumulación de especies para cada hábitat, tanto para murciélagos como para aves, no alcanzó la saturación de especies con el esfuerzo realizado.

La similitud entre la riqueza de semillas dispersadas también mostró dos grupos diferenciados. El primero, conformado por el bosque maduro y el borde interno y el segundo, por el borde externo junto al cultivo. El primer grupo ( $S_j=30,6\%$ ) tiene una mayor similitud que el segundo ( $S_j=40\%$ ) (Tabla 1). La similitud en el número de especies dispersadas únicamente por murciélagos en los cuatro hábitats alrededor del borde, fue menor entre el bosque maduro y el borde interno ( $S_j=26,3\%$ ) respecto a lo hallado entre el borde externo y el cultivo ( $S_j=50\%$ ) (Tabla 4). Por su parte, las aves mostraron una baja similitud en los tres hábitats de donde obtuvimos muestras (Tabla 4).

Las especies presentes en la lluvia de semillas fueron semejantes a las especies halladas en las muestras fecales de los murciélagos capturados. El 42% y el 47% de las especies halladas en el bosque maduro y en borde interno fueron encontradas en las deposiciones de los murciélagos, respectivamente. Por su parte, el 80% de las

especies halladas en el borde interno y el 66,6% del cultivo fueron halladas en las muestras fecales.

## DISCUSIÓN

### Cantidad de semillas dispersadas

Los murciélagos y las aves dispersaron más semillas en el bosque maduro que en los demás hábitats del borde estudiado (Figura 2 y 3). Estas diferencias se pueden deber fundamentalmente a dos factores: a una mayor disponibilidad de recursos en el bosque maduro o a la ausencia de condiciones favorables para los dispersores en la transición bosque-hábitat intervenido. Para sistemas semejantes al estudiado en el SFFOQ, otros autores han reportado que las aves son mejores dispersoras que los murciélagos (Da Silva 1996) y viceversa (Gorchov *et al.* 1993, Medellín y Gaona 1999). Sin embargo, los resultados de este estudio muestran que, por lo menos desde el punto de vista cuantitativo, la chiropterocoria es más eficiente tanto en el bosque como fuera de él.

La lluvia de semillas en el borde interno fue más abundante que en el externo lo cual contradice las predicciones hechas para estos dos hábitat (Figura 2). Lo anterior podría explicarse por el incremento en la productividad en los primeros metros del borde originada por una mayor penetración de luz (Kapos *et al.* 1997) y por el aumento en el número de plantas pioneras. Estas al fructificar pueden favorecer el incremento en la tasa de sobrevuelos de los murciélagos frugívoros en el borde interno (Laurance *et al.* 2002, Benitez-Malvido 1998, Sampaio *et al.* 2003, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1986). Así mismo, la ausencia total de recursos alimentarios en el borde externo hace que esta zona sea poco atractiva para que se realicen sobrevuelos y por lo tanto se dispersen muchas semillas.

El incremento en la probabilidad de depredación por aves rapaces puede contribuir a la reducción de la chiropterocoria en el borde externo (Sampaio *et al.* 2003, Heithaus 1982). La ausencia de vegetación hace que los búhos y halcones tengan un mayor campo de visión y por ende una mayor probabilidad de captura. Mientras realizábamos la descripción del ensamblaje de murciélagos en el SFFOQ (Estrada-Villegas *et al.* en preparación) capturamos de 2 búhos en los bordes del bosque y avistamos un búho perchado en un colector de semillas ubicado en el cultivo. En los demás muestreos dentro del bosque no

**Tabla 3.** Especies y morfoespecies halladas en los colectores de semillas y dispersadas por murciélagos y aves en cuatro hábitats de un borde de bosque montano y un cultivo joven de eucaliptos, Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia.

<b>Especie o morfoespecie</b>	<b>Bosque Maduro</b>	<b>Borde Interno</b>	<b>Borde Externo</b>	<b>Cultivo</b>	<b>Total</b>
<i>Cecropia telealba</i>	592	296	8	1	897
<i>Ficus cf. cuatrecasana</i>	240	3			243
<i>Miconia</i> sp.3	155				155
<i>Miconia theasans</i>	35	62			97
<i>Burmeistera</i> sp.1	18	76			94
<i>Piper crassinervium</i>	15	60			75
<i>Psamissia</i> sp.			43		43
<i>Piper imperialis</i>	41				41
<i>Piper umbellatum</i>	32	3			35
<i>Miconia acuminifera</i>		28			28
<i>Saurauia brachybothrys</i>		28			28
<i>Vismia guyanensis</i>			27		27
<i>Cuatresia riparia</i>	24				24
<i>Anthurium</i> sp.1	19	2			21
<i>Miconia aeruginosa</i>	16				16
<i>Miconia</i> sp.2	15				15
<i>Tournefortia maculata</i>	12	3			15
<i>Ficus</i> sp.1	11				11
<i>Solanaceae</i> sp.6		2	7	2	11
<i>Peperomia</i> sp.	8				8
<i>Solanaceae</i> sp.2		8			8
<i>Piper pesaresanum</i>		5			5
<i>Solanaceae</i> sp.3	1		4		5
<i>Solanum sycophanta</i>	3	2			5
<i>Miconia notabilis</i>	3	1			4
<i>Solanaceae</i> sp.4		3			3
<i>Alchornea grandiflora</i>		2			2
<i>Anthurium</i> sp.2		1			1
<i>Araceae</i> sp.1		1			1
<i>Ficus andicola</i>	1				1
<i>Henriettella trachyphylla</i>		1			1
<i>Piper aduncum</i>		1			1
<i>Prestoea acuminata</i>	1				1
<i>Sapium stylare</i>	1				1
<i>Solanaceae</i> sp.1		1			1
<i>Solanaceae</i> sp.5		1			1
<i>Solanaceae</i> sp.7				1	1
<b>Total</b>	1243	590	89	4	1926

## CHIROPTEROCORIA EN BORDE DE BOSQUE

capturamos ni avistamos aves rapaces vespertinas.

Los resultados obtenidos no nos permiten confirmar la predicción de una dispersión más abundante en el borde externo. Aunque sobrevolar por una zona desprovista de vegetación implica un menor gasto energético, se incrementa el riesgo a la depredación. Esto enfrenta al murciélago a una decisión costo-beneficio: Invertir más energía al moverse a través de un hábitat con muchos obstáculos (p.e. borde interno) para reducir la probabilidad de ser depredado, o reducir el gasto energético movilizándose por un espacio libre de obstáculos (p.e. borde externo o cultivo) pero aumentar la probabilidad de ser depredados. Norberg y Rayner (1987) indicaron que desde un punto de vista ecomorfológico los filostómidos han evolucionado a un vuelo sostenido, maniobrable y efectivo. Si pueden volar por áreas donde el follaje es denso y acceder a los recursos en el borde interno entonces podrían dispersar semillas en este tipo de hábitat. Dependiendo de la decisión que tome el murciélago cuando se enfrente a transiciones muy abruptas entre el bosque y zonas abiertas, los patrones de vuelo cambiarán y en consecuencia la cantidad de semillas dispersadas.

La dispersión de semillas por murciélagos fue significativamente menor en los hábitats fuera del bosque pero alcanzó los 30 m dentro del cultivo. Aunque pocas, las semillas dispersadas fuera del bosque son importantes para los procesos de regeneración (Wunderle 1997, Ingle 2003, Gorchoy *et al.* 1993, Cubiña y Aide 2001). Las aves por su parte dispersaron muy pocas semillas en los primeros metros del cultivo y no se encontró ninguna a los 30 m dentro de este. La ausencia de perchas o de recursos en estos lugares, puede ser la causa por la cual las aves no dispersaron en

estos hábitats (Wunderle 1997, McClanahan y Wolfe 1993, McDonnell y Stiles 1983). Observamos el caso opuesto en el borde interno, lo cual puede estar asociado al aumento en la densidad de plantas pioneras en fruto que pueden consumir las aves, y/o a la disponibilidad de perchas desde donde puedan defecar (Wunderle 1997, McClanahan y Wolfe 1993).

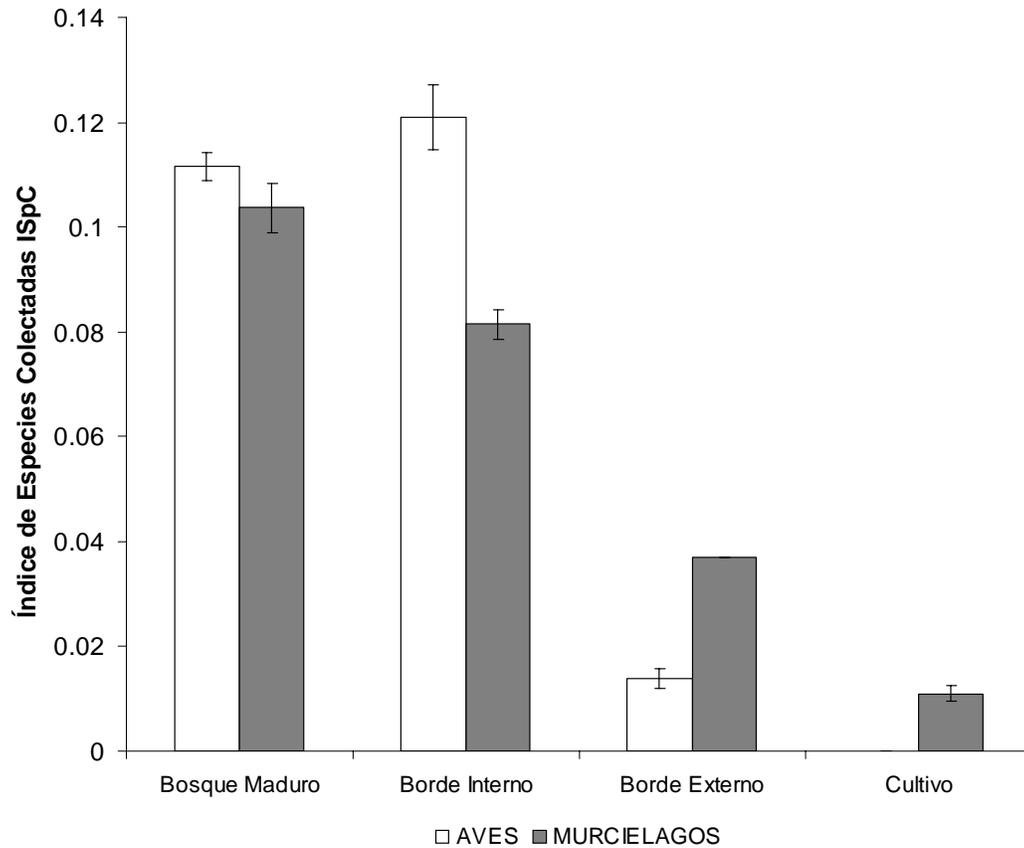
La baja similitud entre la abundancia de semillas dispersadas en los cuatro hábitats (Tabla 1 y 2) junto a la variación en la dispersión a lo largo del borde estudiado indica que la dispersión de semillas es un proceso muy variable en el espacio. Por ejemplo, mientras en un colector del borde externo encontramos una muestra de 43 semillas, en un colector contiguo no se halló ninguna semilla. Esta alta variación puede producir una regeneración más lenta al incrementar la probabilidad de depredación de las semillas cuando están aglomeradas (Wunderle 1997, Cubiña y Aide 2001). Si observáramos el proceso a una escala espacial mayor, las semillas que logran sobrevivir a depredadores y patógenos, emergen como plantas aisladas o forman parches de plantas que sirven de nodrizas que pueden facilitar y acelerar la regeneración (Heithaus 1982, Wunderle 1997, Duncan y Chapman 1999, Valiente-Banuet *et al.* 1991).

### Cantidad de especies y/o morfoespecies de semillas dispersadas

Encontramos diferencias significativas en la chiropterocoria y la ornitocoria entre los hábitats que estudiamos (Figura 3). Además, la lluvia de semillas por aves fue más diversa que la lluvia de semillas por murciélagos, tanto en el bosque maduro como en el borde interno (Figura 3). Lo anterior contrasta con lo reportado para La Planada, en el departamento de Nariño (Colombia) donde la

**Tabla 4.** Porcentajes de similitud de la cantidad de especies y morfoespecies dispersadas por murciélagos y aves entre cuatro hábitats de un borde de bosque montano y un cultivo joven de eucaliptos, Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia. El análisis de agrupamiento fue calculado con los coeficientes de similitud de Jaccard, los datos del Índice de Semillas Colectadas fueron transformados a presencias/ausencias.

	Borde externo		Borde interno		Cultivo	
	Murci/	Aves	Murci/	Aves	Murci/	Aves
<b>Bosque maduro</b>	13,33	6,67	26,32	28	7,14	•
<b>Borde externo</b>	•	•	15,38	11,11	50	•
<b>Borde interno</b>	•	•	•	•	18,18	•



**Figura 3.** Índice de Especies Colectadas (*ISpC*) según el dispersor, para cada hábitat alrededor de un borde, entre un bosque montano y un cultivo joven de eucaliptos, Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia. Barras grises corresponden a murciélagos, barras blancas corresponden a aves. Se muestra las barras del error estándar.

dispersión de semillas por aves fue semejante entre los bordes y el interior del bosque (Restrepo *et al.* 1999). Las diferencias que encontramos están posiblemente asociadas a una mayor diversidad de aves frugívoras respecto a la de murciélagos frugívoros y a una mayor diversidad de frutos con síndrome de ornitocoria (Howe y Smallwood 1982, Howe 1990). Los hábitats desprovistos de recursos o que son evadidos de manera activa por los dispersores recibirán una menor lluvia de semillas, lo que hará que su diversidad decrezca. Este patrón se pudo observar para el borde interno, el borde externo y el cultivo. La mayor productividad que se ha reportado en los primeros metros de los bordes (Laurance *et al.* 2002) implica una mayor oferta de frutos para aves que para murciélagos, lo que conlleva a un incremento de la ornitocoria. Observamos varias especies de *Miconia* (Melastomataceae) en fruto a lo largo del borde

estudiado, las cuales eran consumidas copiosamente por aves. En las muestras fecales colectadas de los murciélagos capturados no encontramos ninguna semilla de este género. Sin embargo, este fenómeno podría ser un rasgo particular de las especies involucradas en este sistema (Pérez-Torres 2004 y López-Castañeda comunicación personal).

La regeneración que están promoviendo los murciélagos por fuera del bosque es poco diversa y representa sólo una fracción de lo dispersado en el bosque maduro y en el borde interno (Tabla 1 y 3). No obstante, de las especies de semillas halladas en los colectores del borde externo y del cultivo, el 80% y el 67%, respectivamente, coincidió con las halladas en las deposiciones de los murciélagos. Las especies de semillas encontradas en los colectores fuera del bosque son pioneras y resistentes a las condiciones de alta luminosidad

(p.e. *Cecropia telealba*, *Psammisia* sp., *Vismia guyanensis* y varias morfoespecies de Solanáceas). De esta forma, los murciélagos pueden ser los encargados de permitir el establecimiento de los primeros árboles y arbustos pioneros en los hábitats intervenidos fuera de los bosques subandinos, tal como ha sido reportado para bosques de tierras bajas (Da Silva *et al.* 1996). Una vez se generen perchas para las aves, la lluvia de semillas que ellas generen puede promover una regeneración más diversa (Medellín y Gaona 1999, Galindo-González *et al.* 2000).

La cantidad de semillas dispersadas en hábitats intervenidos y el tipo de semillas que se dispersan tiene un trasfondo significativo en la regeneración. Si la capacidad de germinación que tiene el banco de semillas se ve reducida por la compresión del terreno que genera la ganadería intensiva, la dispersión de semillas se vuelve el único proceso que podría promover la transformación de la cobertura vegetal en estas zonas (Wunderle 1997, Galindo-González *et al.* 2000). De la misma forma, la dispersión endozoocórica puede ser la única fuente de propágulos en hábitat postagrícolas, usualmente colonizados por herbáceas y gramíneas o donde se practican métodos de quema y siembra (Gorchov *et al.* 1993, Uhl *et al.* 1982). Por otro lado, los procesos de regeneración se ven afectados si se presenta un cambio en el comportamiento de los dispersores. La dispersión de semillas que generan los murciélagos a los 5m y a los 30m dentro de los hábitats transformados se convierte entonces en una fuente importante de semillas endozoocóricas, que permitirá algún tipo de regeneración o sucesión primaria.

Es importante anotar que el Índice de Especies Colectadas (*ISpC*) es una herramienta útil para evaluar cuantitativamente este tipo de procesos, siempre y cuando no se llegue a una saturación en la cantidad de especies colectadas. Si esto ocurre, los valores del índice disminuirían al aumentar la cantidad de tiempo y el índice no representaría el fenómeno de manera adecuada. Por lo tanto es recomendable elaborar curvas de acumulación de especies si la densidad de especies es un elemento crítico en los estudios de dispersión de semillas. Dado que no se alcanzó la saturación de especies en ninguno de los hábitats estudiados el Índice de Especies Colectadas (*ISpC*) es efectivo para comparar los datos de la lluvia de semillas.

Otros estudios realizados sobre este tema con metodologías muy semejantes, no son directamente

comparables a los resultados que acá se presentan. En este orden de ideas, los resultados de Medellín y Gaona (1999) provienen de un bosque húmedo de tierras bajas (120m de altitud) donde la composición florística y del ensamble de los murciélagos frugívoros son diferentes a las de nuestra localidad de estudio. Así mismo Ingle (2003) estudió la lluvia de semillas en un bosque paleotropical, en donde los murciélagos presentes son del suborden Megachiroptera, los cuales tienen otros sistemas de percepción y manipulación de los recursos (Kalko *et al.* 1996). A pesar de estas diferencias, nuestro trabajo y los anteriormente citados concuerdan en que la lluvia de semillas por murciélagos, tanto en ecosistemas de tierras bajas como en bosques montanos, es de vital importancia para los procesos de regeneración. Los murciélagos suelen ser los responsables de la lluvia de semillas lejos de los bordes de los bosques (Medellín y Gaona 1999, Gorchov *et al.* 1996, Duncan y Champan 1999), aunque ese papel es frecuentemente desapercibido.

En conclusión, la cantidad total de semillas y la cantidad de especies o morfoespecies dispersadas por murciélagos y aves cambió entre los cuatro hábitats estudiados alrededor del borde. Los murciélagos dispersaron más semillas y más especies o morfoespecies de semillas que las aves en los hábitats contiguos al bosque. Esto convierte a los murciélagos en los dispersores más importantes fuera del bosque y pueden ser los principales responsables de la llegada de las especies vegetales que iniciarán la regeneración natural. Los resultados que encontramos en el SFFOQ son un estudio de caso y sirven para identificar los patrones que pueden ocurrir en otros bordes entre un bosque montano y los hábitats intervenidos aledaños.

## AGRADECIMIENTOS

Al Laboratorio de Ecología de Vertebrados de la Universidad de los Andes y al Laboratorio de Ecología Funcional de la Pontificia Universidad Javeriana por su apoyo logístico. A la Fundación IdeaWild por la beca otorgada para la realización de este proyecto. Al Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya por su apoyo logístico y financiero. A Laura Jara por valioso apoyo en campo y comentarios al manuscrito. A Carolina López-Castañeda y a la Fundación EcoAndina por apoyo en campo. Finalmente a Christoph

Meyer, a Carlos García Núñez y a un revisor anónimo por sus comentarios al manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- BENITEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12 (2): 380-389.
- BERNARD, E. y 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.
- BIZERRIL, M. X., y A., RAW. 1998. Feeding behavior of bats and the dispersal of *Piper arboreum* seeds in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14:109-114.
- CHAPMAN C. A., L. J. CHAPMAN, K. VULINEC, A. ZANNE y M. J. LAWES. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35 (3): 382-393.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. y A. COCKLE. 2001. Frugivory and seed dispersal by bats. Pp. 207-215, in Bongor, F., P. Charles-Dominique, P-M. Forget y M. Théry (eds): *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- COLWELL, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7,5. URL <purl.oclc.org/estimates>.
- CUBIÑA, A. y 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.
- DA SILVA, J. M., C. UHL y G. MURRAY. 1996. Plant successions, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10 (2): 491-503.
- DUNCAN, S. R. y C. A. CHAPMAN. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9(3): 998-1008.
- FLEMING, T. H., E. R. HEITHAUS y W. B. SAWYER. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58:619-627.
- GALINDO-GONZÁLEZ J., S. GUEVARA y V. J. SOSA. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14(6): 1693-1703.
- GORCHOV, D. L., F. CORNEJO, C. ASCORRA y M. JARAMILLO. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107/108: 339-349.
- HEITHAUS, R. E., T. H. FLEMING y P. L. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56 (4): 841-854.
- HEITHAUS, R. E. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 327-367, in Kunz, T. H. (ed.): *Ecology of bats*. Plenum Press. New York.
- HOWE, H. F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. Pp. 191-218, in K. S. Bawa and M. Hadley (ed.): *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and the Biosphere Series. Volume 7. UNESCO and Parthenon Publishing Group, Paris.
- HOWE, H. F. y J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- INGLE, N. R. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134:251-261.
- JONES, C., W. J. MCSHEA, M. J. CONROY y T. H. KUNZ. 1996. Capturing Mammals. Pp. 115-155, in D. E. Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran, y M. S. Foster (ed.): *Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington D. C.
- KALKO, E. K. V., E. A. HERRE y CH. 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.
- KALKO, E. K. V. y M. A. CONDON. 1998. Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of flagelliferous cucurbits. *Functional Ecology* 12:364-372.
- KAPOS, V., E. WANDELLI, J. L. CAMARGO. y G. GANADE. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. Pp. 33-44, in W. F Laurance y R. O. Bierregaard (ed.): *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press. Chicago.
- KEARNS, C. A., D. W. INTUYE y N. M. WASER. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- KORINE, C. y E. K. V. KALKO. 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59(1): 12-23
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Addison Wesley Longman, Inc. Menlo Park.
- KUNZ, T. 1988. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- LAURANCE, W.F. y R. O. BIERREGAARD, R. O. 1997. Introduction. edge effects in forest fragments. Pp. 29-3, in W. F Laurance y R. O. Bierregaard (ed.): *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press. Chicago.
- LAURANCE, F. W., T. E. LOVEJOY, H. L. VASCONCELOS, E. M. BRUNA, R. K. DIDHAM, P. C. STOUFFER, C. GASCON, R. O. BIERREGAARD, S. G. LAURANCE y E.

## CHIROPTEROCORIA EN BORDE DE BOSQUE

- SAMPAIO. 2002. Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22year investigation. *Conservation Biology* 16 (3): 605-618.
- LOVEJOY, T. E., R. O. BIERRENGAARD, A. B. RYLANDS, J. R. MALCOM, C. E. QUINTELA, L. H. HARPER, K. S. BROWN, A. H. POWELL, G. V. N. POWELL, H. O. R. SCHUBART y M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation an Amazon forest fragments. Pp. 257-285, in M.E. Soulé (ed.): *Conservation biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Association Press. Sunderland.
- MALCOM, J. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. Pp. 207-221, in W. F Laurance y R. O. Bierregaard (ed.): *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press. Chicago.
- MARTÍNEZ-GARZA C. y R. GONZÁLEZ-MONTAGUT. 2002. Contributions of bats and birds to the seed rain of forest species in tropical pastures in Los Tuxlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 18: 457-462.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. y E. ALVAREZ-BUYLLA. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: The case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. Pp. 333-346, in A. Estrada y T.H. Fleming (ed.): *Frugivores and Seed Dispersal*. Dordrecht. Junk.
- MCCLANAHAN, T. R. y R. W. WOLFE. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7(2): 279-288.
- MCDONNELL, M. J. y E. W. STILES. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56, 1: 109-116.
- MEDELLIN, R. A. y O. GAONA. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31 (3): 478-485.
- MOLINA-FREANERF. y L. E. EGUIARTE. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90: 1016-1024.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology y Evolution* 10(2): 58-62.
- NORBERG U. y J. M. V. RAYNER. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 316: 335-427.
- PÉREZ-TORRES, J. 2004. Dinámica del ensamblaje de murciélagos en respuesta a la fragmentación en bosques nublados: un modelo de ecuaciones estructurales. Tesis doctoral. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá D.C. Colombia.
- RANGEL, J. O. 1994. Ucumarí: un caso típico de la diversidad biótica andina. CARDER. Pereira. Colombia.
- RESTREPO, C., N. GOMEZ y S. HEREDIA. 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80 (2): 668-685.
- RIOS, M., P. GIRALDO y D. CORREA. 2004. Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río otún. Fundación Ecoandina. Cali. Colombia.
- ROJAS, A. M., A. CADENA y P. STEVENSON. 2004. Preliminary study of the bat community at the CIEM, Tinigua National Park, Colombia. *Field Studies of Fauna and Flora La Macarena, Colombia* 14:45-53.
- SAMPAIO, E. M., E. K. V. KALKO, E. BERNARD, B. RODRIGUEZ-HERRERA, y CH. O. HANDLEY JR. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of central amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna y Environment*. 38 (1): 17-31.
- SCHUPP, E. W., H. F. HOWE, C. K. AUGSPURGER y D. J. LEVEY. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70 (3):562-564.
- STEVENSON, P. R. 2000. Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: Dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology* 50(4):275-289.
- THIES, W. y E. K. V. KALKO. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruitbats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104 (2): 362-376.
- UHL, C., H. CLARK, K. CLARK, y P. MAQUIRINO. 1982. Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro region of the amazon basin. *Biotropica* 14 (4): 249-254.
- VALIENTE-BANUET, A., F. VITE y J. A. ZAVALA-HURTADO. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetezo* and the nurse shrub *Mimosa lusiana*. *Journal of Vegetation Science* (2):11-14.
- VAZQUEZ-YANES, C., A. OROZCO, G. FRANÇOIS y L. TREJO. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. *Biotropica* 7(2): 73-76.
- WILLIAMS-LINERA. G., V. DOMINGUEZ-GASTELU y M.E. GARCIA-ZURITA. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12(5): 1091-1102.
- WILLSON, M. F. y F. H. J. CROME. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *Journal of Tropical Biology* (5): 301-308.
- WUNDERLE, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99(1-2): 223-235.

---

Recibido 26 de Septiembre de 2006; revisado 04 de Mayo de 2007; aceptado 25 de Julio de 2007.