

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA**

**LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**



**“RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS  
FRUGÍVOROS EN EL BOSQUE SECUNDARIO DEL FUNDO SANTA  
TERESA, SATIPO-PERÚ”**

Presentada por:

**JUAN JESÚS PELLÓN PALACIOS**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGO**

Lima – Perú

2019

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA**

**LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**“RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS  
FRUGÍVOROS EN EL BOSQUE SECUNDARIO DEL FUNDO SANTA  
TERESA, SATIPO-PERÚ”**

Presentada por:

**JUAN JESÚS PELLÓN PALACIOS**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGO**

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

---

Mg.Sc. Diana Zulema Quinteros Carlos  
**PRESIDENTE**

---

Ing. Luis Antonio Tovar Narváez  
**MIEMBRO**

---

Ing. Pedro Gonzalo Vásquez Ruesta  
**MIEMBRO**

---

Dra. Marta Williams León de Castro  
**ASESORA**

## **DEDICATORIA**

*A mis padres,  
Juan Carlos Pellón y Edith Palacios,  
y mi hermano, Josué Pellón,  
por todo su apoyo*

## AGRADECIMIENTOS

A Jorge Rivero, colaborador de este estudio y amigo, porque pudimos terminar ambas nuestras tesis a pesar de las dificultades. A Orlando Zegarra quien me permitió realizar el pre-muestreo durante su tesis, lo que fue el punto de partida de este proyecto. A mi profesora Mercedes Flores, una de mis principales guías académicos, con quien se planteó la idea de este estudio en un primer momento y me apoyó constantemente brindándome asesoría y permitiéndome usar las instalaciones del Herbario MOL - Weberbauer para el análisis de muestras. Mencionar también a Robín Fernández-Hilario, Ítalo Revilla, Luis Pillaca y Jose Alegría por su apoyo en todo lo correspondiente a botánica. De igual manera, al Dr. Carlos Reynel y la Dra. Marty Condo por la ayuda en la identificación de las plantas consumidas por murciélagos. A Klauss Cervantes por la ayuda en la identificación de semillas.

Agradezco a mi asesora, la profesora Marta Williams, quien no solo me ha apoyado en este estudio, sino en la mayoría de proyectos científicos que he realizado y otros temas académicos.

A todas las personas que apoyaron durante el trabajo de campo: Valery Barrera, Manuel Quispe, Karla Ramos, Maura Fernández, Jhoselyn Castro, María Claudia Alvarado, Stefania Sibille, David Carrasco, Micaela Tipo, Erick Roque, Damián Villagra, Hugo Vila, Maria Josefa Carrión, Natalie Chahua, Oscar Sumari Diego Gálvez, Gonzalo Chávez, María Claudia Alvarado, Gabriela García, Gino Rivera, Alejandra Chumbimune, Martina Kapitza; especialmente a Mily Valle, Amanda Vílchez, Leonardo Gaspar, Gianluca Monteverde, Franco Fernández, Williams Vílchez, Luis Janampa, Luis Ttito y Oscar Quispe. También quiero mencionar a parte a Sofía Tucto, Pamela Espinoza, Franco Fernández y Oscar Quispe, con quienes tuve la oportunidad de guiar su interés en la mastozoología y me motivaron a seguir aprendiendo sobre murciélagos y otros mamíferos.

Agradezco a mis amigos Eduardo Almora y Gonzalo Chávez, con quienes compartí diversas experiencias a lo largo de nuestra carrera. A Nayelli Rivera por su apoyo en la elaboración de este manuscrito. Quiero agradecer especialmente a Michela Olaya Chira por todo su apoyo durante toda la carrera, tanto desde el ámbito académico como personal.

Finalmente añadir a los artistas que compusieron las canciones que me acompañaron durante la redacción de esta tesis: Gustavo Cerati, Pedro Aznar, Luis Spinetta, Soda Stereo, Serú Girán y Sui Generis; importante factor que me permitió culminar este proyecto.

# ÍNDICE GENERAL

RESUMEN .....	VI
ABSTRACT .....	VII
I. INTRODUCCIÓN .....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA .....	3
2.1. MARCO TEÓRICO .....	3
2.1.1. Ecología trófica .....	3
2.1.2. Murciélagos frugívoros neotropicales y sus relaciones tróficas.....	4
2.1.3. Bosques secundarios: su importancia y situación en Perú .....	6
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
3.1. ÁREA DE ESTUDIO .....	8
3.2. MATERIALES Y EQUIPOS .....	10
3.2.1. Materiales .....	10
3.2.2. Equipos.....	10
3.3. MÉTODOS DE RECOLECCIÓN DE DATOS .....	11
3.3.1. Captura y determinación de murciélagos .....	11
3.3.2. Obtención y procesamiento de muestras fecales.....	11
3.4. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE DATOS .....	12
3.4.1. Cuantificación del esfuerzo de muestreo de murciélagos .....	12
3.4.2. Análisis del ensamblaje de murciélagos frugívoros .....	12
3.4.3. Suficiencia del muestreo de dieta.....	12
3.4.4. Análisis de las relaciones tróficas .....	12
3.4.4.1. Análisis de nicho alimenticio .....	12
3.4.4.2. Estructura trófica .....	14

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	15
4.1. RESULTADOS .....	15
4.1.1. Comunidad de murciélagos.....	15
4.1.1.1. Riqueza y abundancia de murciélagos.....	15
4.1.1.2. Composición del ensamblaje de murciélagos frugívoros.....	15
4.1.2. Dieta de los murciélagos frugívoros.....	16
4.1.3. Suficiencia del muestreo de dieta.....	20
4.1.4. Relaciones tróficas .....	22
4.1.4.1. Análisis de nicho alimenticio .....	22
4.1.4.2. Estructura trófica .....	22
4.2. DISCUSIÓN .....	27
4.2.1. Dieta .....	27
4.2.2. Análisis de nicho alimenticio .....	32
4.2.3. Estructura trófica.....	33
4.2.3.1. Relaciones tróficas de las especies del género <i>Carollia</i> .....	34
4.2.4. Potencial influencia en la dispersión de semillas.....	37
V. CONCLUSIONES.....	38
VI. RECOMENDACIONES .....	39
VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	40
VII. ANEXOS .....	53

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Abundancia, frecuencia relativa y abundancia relativa de las especies de murciélagos en el IRD - Fundo Santa Teresa .....	17
Tabla 2. Ocurrencias de ítems alimenticios en las muestras fecales de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa .....	19
Tabla 3. Ocurrencias de semillas en muestras fecales y amplitud de nicho alimenticio de Levins estandarizada de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa .....	24
Tabla 4. Valores de solapamiento de nicho alimenticio de Morisita simplificado entre los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa.....	25
Tabla 5. Compilación de estudios sobre la ocurrencia de frutos de sotobosque y subdosel/dosel en la dieta de <i>Carollia benkeithi</i> y <i>Carollia castanea</i> .....	36

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Modelo de los factores intrínsecos y extrínsecos que determinan la selección de recursos y la estructura trófica en un ensamblaje de murciélagos frugívoros neotropicales .....	5
Figura 2. Mapa de ubicación del IRD - Fundo Santa Teresa .....	9
Figura 3. Ubicación de los puntos de evaluación en el bosque del IRD - Fundo Santa Teresa.....	9
Figura 4. Curva de rango-abundancia de las especies de murciélagos en el IRD - Fundo Santa Teresa .....	16
Figura 5. Porcentajes de semillas en la dieta de: todo el ensamblaje de murciélagos frugívoros, <i>Ectophyllini</i> , <i>Sturnira</i> spp. y <i>Carollia</i> spp. en el IRD - Fundo Santa Teresa .....	20
Figura 6. Porcentajes de semillas en la dieta de: <i>Carollia perspicillata</i> , <i>Carollia brevicauda</i> y <i>Carollia benkeithi</i> en el IRD - Fundo Santa Teresa .....	21
Figura 7. Análisis de modularidad entre especies de murciélagos frugívoros y especies de plantas consumidas en el IRD - Fundo Santa Teresa.....	26

## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Abundancia, frecuencia relativa, abundancia relativa y gremios tróficos de las especies de murciélagos del IRD - Fundo Santa Teresa en los periodos de Enero-Marzo 2015 y Mayo 2015-Setiembre 2016 .....	53
Anexo 2. Curvas de rango-abundancia de las especies de murciélagos en el IRD - Fundo Santa Teresa en los periodos de Enero - Marzo 2015, Mayo 2015 - Setiembre 2016 y en ambos periodos .....	54
Anexo 3. Análisis de modularidad entre especies de murciélagos frugívoros y especies de plantas consumidas en el IRD - Fundo Santa Teresa en los periodos de Enero - Marzo 2015, Mayo 2015 - Setiembre 2016 y en ambos periodos .....	56
Anexo 4. Morfoespecies de semillas identificadas en las muestras fecales de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa .....	57
Anexo 5. Restos de <i>Cissampelos</i> sp. hallados en una muestra fecal de <i>Artibeus lituratus</i> y semilla de <i>Cissampelos andromorpha</i> de la colección de semillas del herbario MOL-FCF .....	60
Anexo 6. Algunos frutos de las especies consumidas por el ensamblaje de murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa. ....	61

## RESUMEN

Actualmente, Perú posee una considerable extensión territorial deforestada y de bosques en regeneración debido a actividades antropogénicas. No obstante, los mecanismos para la regeneración natural de ecosistemas, como la dispersión de semillas, son aún poco estudiados. En este contexto, los murciélagos son vertebrados importantes para el proceso de sucesión secundaria como dispersores de semillas de especies pioneras. Esta investigación analizó las relaciones tróficas del ensamblaje de murciélagos frugívoros presente en un bosque secundario perteneciente al IRD - Fundo Santa Teresa entre Enero del 2015 y Setiembre del 2016. Se capturó un total de 418 murciélagos, siendo *Carollia*, *Artibeus* y *Sturnira* los géneros de murciélagos frugívoros más abundantes; a nivel de especie, las especies de *Carollia* fueron dominantes, especialmente *Carollia perspicillata*. La dieta de los murciélagos frugívoros consistió principalmente en al menos 33 especies de plantas, siendo *Piper*, *Cecropia*, *Solanum* y *Ficus* los géneros más frecuentes en su dieta. El solapamiento de nicho alimenticio fue alto entre los murciélagos filogenéticamente cercanos; sin embargo, fue bajo entre murciélagos no emparentados, lo cual sugiere una posible exclusión competitiva por recursos a nivel de género y tribu. La estructura trófica del ensamblaje de murciélagos frugívoros presentó tres módulos principales: [*Sturnira* - Solanaceae], [Ectophyllini - *Cecropia/Ficus*] y [*Carollia* - *Piper*/Otros]; y dos sub-módulos dentro del último módulo: [*C. perspicillata/C. brevicauda* - *Piper*/Otros] y [*C. benkeithi* - *Piper/Banara/Cyclanthaceae*]; sugiriendo la existencia de una organización basada en su alimentación. Así, también se observa que las relaciones tróficas definen la importancia relativa de las especies dentro de un ensamblaje de murciélagos frugívoros, aspecto que debe ser considerado al analizar la función de los murciélagos en los ecosistemas.

**Palabras clave:** Estructura trófica, dieta, dispersión de semillas, competencia.

## ABSTRACT

Currently, Peru has a great extension of deforested and regenerating forests due to anthropogenic activities. However, natural regeneration mechanisms of ecosystems, such as seed dispersal, are still little studied. In this context, bats are important vertebrates for the secondary succession due to their role as seed dispersers of pioneer species. This research analyzed the trophic relationships of the frugivorous bat assemblage in a secondary forest of the “IRD - Fundo Santa Teresa” between January 2015 and September 2016. A total of 418 bats were captured, the most abundant genera of frugivorous bats were *Carollia*, *Artibeus* and *Sturnira*, regarding to the species level, species of *Carollia* were more frequent, especially *Carollia perspicillata*. Frugivorous bats’ diet consisted mainly on, at least, 33 species of plants, the most frequent genera were *Piper*, *Cecropia*, *Solanum* and *Ficus*. Trophic niche overlapping for resource was high between closely related bats, however, it was low between non-related species, suggesting a possible competitive exclusion for resources at genus and tribe level. The trophic structure of the frugivorous bat assemblage presented three modules: [*Sturnira* - Solanaceae], [Ectophyllini - *Cecropia/Ficus*] and [*Carollia* - *Piper/Others*]; and two submodules within the [*Carollia* - *Piper/Others*] module: [*C. perspicillata/C. brevicauda* - *Piper/Others*] and [*C. benkeithi* - *Piper/Banara/Cyclanthaceae*]; suggesting an organization based on their diet. Thus, it is also shown that trophic relationships define the relative importance of the species within a frugivorous bat assemblage, an aspect that must be considered in the assessments of bats functions in ecosystems.

**Key words:** Trophic structure, diet, seed dispersal, competition.

## I. INTRODUCCIÓN

La mayor parte de los paisajes degradados en las regiones tropicales se ha generado a raíz de actividades antropogénicas como la agricultura, minería, extracción de madera y ganadería (Fahrig, 2003). En este contexto, la dispersión de semillas, un proceso relevante en la reproducción de las plantas, es determinante para la manutención y la regeneración de ecosistemas debido a su rol fundamental durante la sucesión secundaria (proceso de regeneración natural) (De la Peña-Domene et al., 2013; Finegan, 1996; Gorchov et al., 1993; Trakhtenbrot et al., 2005; Wunderle, 1997). Los murciélagos frugívoros son justamente los principales dispersores de semillas en los primeros estadios de dicha sucesión porque consumen preferentemente frutos de especies clave para la estructura vegetal de dichas etapas tempranas; tales especies son conocidas como plantas pioneras (De la Peña-Domene et al., 2014; Muscarella & Fleming, 2007). De esta manera, los murciélagos frugívoros se convierten en agentes importantes durante la regeneración de los ecosistemas tropicales y el entendimiento de las funciones ecológicas desempeñadas por estos mamíferos requiere un estudio de sus relaciones tróficas.

Las relaciones tróficas son un aspecto particularmente importante para los murciélagos frugívoros neotropicales debido a que frecuentemente muchas especies coexisten en un mismo lugar (Aguirre, 2002; Arias et al., 2016; Hice et al., 2004; Novoa et al., 2011). En esta situación, la interacción entre estas especies define un ordenamiento con base en su alimentación, el cual es conocido como la estructura trófica; dicha organización está definida por las relaciones de competencia entre las especies de murciélagos y los patrones de alimentación generalistas o especialistas de las especies (Sanchez & Giannini, 2018). La estructura trófica tiene influencia directa sobre las funciones ecológicas que desempeñan los murciélagos frugívoros, siendo la dispersión de semillas la más importante (Muscarella & Fleming, 2007).

Las relaciones tróficas también permiten comprender los diferentes requerimientos ecológicos de los murciélagos frugívoros en un determinado ensamblaje, principalmente los requerimientos nutricionales (Garvey & Whiles, 2016). Por otro lado, nos permiten

identificar qué función desempeña cada una de las especies dentro del ensamblaje y determinar cuáles son las especies más importantes (Mello et al., 2015).

Según MINAM & MINAGRI (2015), en el periodo 2000-2011 se registró en promedio 106 890 hectáreas de deforestación anual. De esta manera, Perú tiene una extensión considerable de pastizales y bosques en proceso de regeneración, correspondientes a las zonas abandonadas por el agotamiento del recurso de interés o el desgaste de la tierra por su uso. A pesar de la demostrada importancia de los estudios sobre las relaciones tróficas de los murciélagos frugívoros debido a su estrecha relación con la regeneración de bosques, la información sobre este tema en Perú aún es escasa (Arias & Pacheco, 2019; Ascorra et al., 1996; Gorchov et al., 1995; Michuy & Tananta, 2013; Novoa et al., 2011). La mayoría de estos estudios se ha realizado en bosques con poca o nula intervención y en áreas naturales protegidas; sin embargo, la función de los murciélagos frugívoros adquiere una mayor relevancia en los ecosistemas que han sido impactados y se encuentran en proceso de regeneración, como bosques secundarios.

El área correspondiente al Instituto Regional de Desarrollo Selva (IRD) - Fundo Santa Teresa ha sido afectada por tala selectiva por más de 90 años y actualmente se usa principalmente para el cultivo de piña “Golden” (*Ananas comosus*). En consecuencia, los bosques aledaños a los cultivos son bosques secundarios que aún continúan en proceso de regeneración (Marcelo-Peña & Reynel, 2014). Por otro lado, una investigación sobre la diversidad de murciélagos en el bosque de estudio, registró 24 especies, siendo dominantes las especies de los géneros *Sturnira* y *Carollia* (Zegarra, 2019). De esta manera, el bosque secundario del IRD - Fundo Santa Teresa representa un lugar adecuado para analizar la función de los murciélagos frugívoros en zonas intervenidas del Perú. Entonces, esta tesis buscó determinar las relaciones tróficas del ensamblaje de murciélagos frugívoros presente en un bosque secundario perteneciente al IRD - Fundo Santa Teresa. Dicho objetivo general se disgregó en los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la dieta de los murciélagos frugívoros.
- Identificar el grado de especialización dietaria de las especies de murciélagos frugívoros.
- Analizar las relaciones de competencia por recursos entre las especies de murciélagos frugívoros.
- Determinar la estructura trófica del ensamblaje de murciélagos frugívoros.

## **II. REVISIÓN DE LITERATURA**

### **2.1. MARCO TEÓRICO**

#### **2.1.1. Ecología trófica**

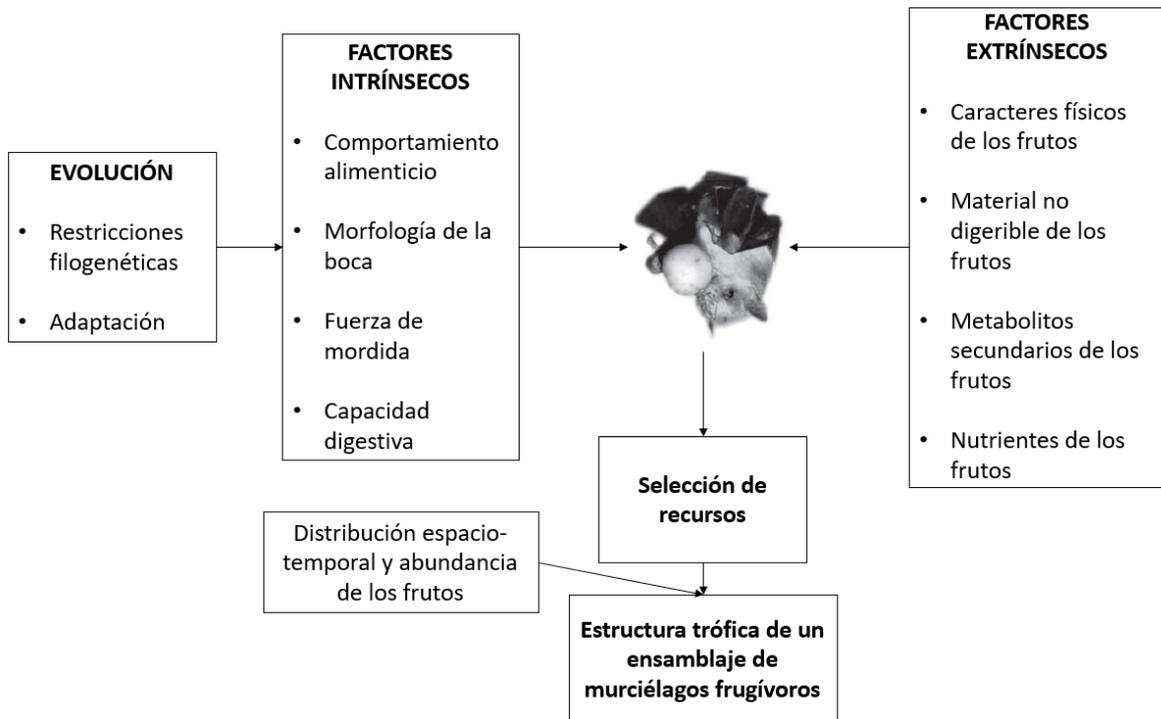
La palabra “trófico” refiere a la alimentación de parte de cualquier organismo. Entonces, la ecología trófica es, en términos simples, la ecología de la alimentación, siendo equivalente a otras sub-disciplinas como la ecología de forrajeo o la evaluación de los hábitos alimenticios (Garvey & Whiles, 2016). Este concepto aparentemente simple es clave dentro de los diferentes niveles de organización de los organismos en los biomas, desde individuos hasta ecosistemas. Por ejemplo, a nivel de individuo los requerimientos nutricionales son fundamentales para su aptitud reproductiva (Lihoreau et al., 2015). Asimismo, la ecología trófica tiene una influencia directa en las propiedades emergentes de las poblaciones como la densidad, tasas de mortalidad y natalidad, etc. (Starkweather, 1980). El nivel siguiente a población corresponde a un ensamblaje, el cual es definido, según Fauth et al. (1996), como una parte de una comunidad seleccionada a partir de determinados aspectos biológicos, principalmente taxonómicos. Para estudios de ecología, Ramírez & Gutiérrez-Fonseca (2016) recomiendan el uso del término “ensamblaje” debido a que transmite la idea de interacción entre sus partes, no simplemente refiere a una agrupación, como lo da a entender la palabra “asamblea” y otras empleadas en la literatura científica. A nivel de ensamblaje la ecología trófica adquiere una importancia organizacional, los patrones de alimentación generalistas o especialistas de las diferentes especies y las interacciones de competencia entre estas definen una organización basada en su alimentación, la cual es conocida como estructura trófica (Sanchez & Giannini, 2018). De esta manera, las interacciones de competencia y los patrones de alimentación (generalista o especialista) son consideradas relaciones tróficas de un determinado ensamblaje de organismos, ya que son aspectos vinculados a la alimentación que definen su estructura trófica. De igual manera, a niveles superiores como comunidades o ecosistemas, la ecología trófica se mantiene como un aspecto fundamental para poder entender su funcionamiento (Garvey & Whiles, 2016).

### **2.1.2. Murciélagos frugívoros neotropicales y sus relaciones tróficas**

Los murciélagos son el segundo grupo de mamíferos más diverso en cuanto a número de especies y poseen la mayor diversidad de hábitos alimenticios dentro de los vertebrados (Nowack, 1999). La familia Phyllostomidae es la familia de murciélagos más diversa (en especies y hábitos alimenticios) y la única en el continente americano que incluye murciélagos frugívoros (Emmons, 1990). Dentro de esta familia, existen tres subfamilias adaptadas principalmente a la frugívora: Carollinae, Stenodermatinae y Rhinophyllinae; y algunos miembros de las subfamilias Glossophaginae, Lonchophyllinae y Phyllostominae pueden desempeñarse como frugívoros facultativos/oportunistas (Giannini & Kalko, 2004); entonces, la diversidad de murciélagos frugívoros en la familia Phyllostomidae es muy alta. En Perú existen 51 especies dentro de las primeras tres subfamilias mencionadas (Díaz et al., 2016).

Consecuencia de los procesos evolutivos que han conllevado a su amplia diversidad, los murciélagos han generado una variedad de estrategias en cuanto a su selección de recursos y alimentación. Las especies de murciélagos frugívoros poseen características intrínsecas como anatómicas (ej. tamaño de la boca) y fisiológicas (ej. capacidades digestivas), y existen factores extrínsecos correspondientes a los frutos (ej. composición nutricional de los frutos), ambos factores (intrínsecos y extrínsecos) influyen en la selección de recursos de cada especie de murciélago frugívoro (Dumont, 2003; Saldaña-Vásquez, 2014; Santana et al., 2012). Además, la presencia y abundancia espacio-temporal de los recursos también afectan las diferencias dietarias de los murciélagos (Saldaña-Vásquez, 2014). Todos los elementos mencionados definen una organización en los ensamblajes de murciélagos frugívoros (Figura 1).

La coexistencia de murciélagos frugívoros dentro de un mismo hábitat muchas veces es explicada a través de su alimentación analizando la repartición de nicho trófico y la estructura trófica en los ensamblajes de estos murciélagos, dichos análisis han demostrado empíricamente la existencia de diferencias en cuanto a la selección de recursos entre las especies de murciélagos frugívoros y sugieren la existencia de cierta organización para evitar la competencia por recurso (Lou & Yurrita, 2005; Sanchez & Giannini, 2018), organización determinada por los factores presentados en la Figura 1.



**Figura 1.** Modelo de los factores intrínsecos y extrínsecos que determinan la selección de recursos y la estructura trófica de un ensamblaje de murciélagos frugívoros neotropicales. La especie mostrada es el murciélago frugívoro *Sturnira lilium*.

FUENTE: Saldaña-Vázquez (2014)

Existe evidencia de que los murciélagos del género *Carollia*, a pesar de ser generalistas en diversas localidades, tienen una preferencia por plantas del género *Piper* (Fleming, 1988); los murciélagos del género *Sturnira* por frutos de la familia Solanaceae (Mello et al., 2008); y la tribu Ectophyllini (*Artibeus* y géneros cercanos filogenéticamente como *Platyrrhinus*, *Vampyriscus*, etc.) por las plantas del género *Ficus* y *Cecropia* (Da Silva et al., 2008). Dentro de estas relaciones relativamente amplias (a nivel de género o superior) se han determinado algunas diferencias a nivel específico; tal es el caso del género *Carollia*, dentro del cual se sugieren diferencias alimenticias entre las especies de tamaño grande y las de tamaño pequeño (Fleming, 1991); sin embargo, aún es necesario realizar más estudios para hallar diferencias significativas a nivel de especie dentro de este y otros géneros de murciélagos. Esta repartición de recursos influye directamente en la dispersión de semillas por los murciélagos, debido a que permite que la lluvia de semillas que genera un ensamblaje de murciélagos frugívoros sea muy diversa en términos específicos.

### 2.1.3. Bosques secundarios: su importancia y situación en Perú

Chokkalingam & De Jong (2001) definen los bosques secundarios como bosques que, después de sufrir una perturbación humana y/o natural significativa en su vegetación, se han regenerado a través de procesos naturales; y, en consecuencia, presentan una estructura vegetal y composición de especies diferente a los bosques no intervenidos de naturaleza similar. Estos bosques se originan mediante un proceso ecológico denominado sucesión secundaria, el cual es entendido como los cambios progresivos en la vegetación (estructura y composición de especies) que se dan en lugares libres para colonizar producto de una perturbación natural o antrópica en un ecosistema, hasta llegar a ser un bosque maduro (Horn, 1974). Smith (1997) señala que este tipo de bosques es de gran interés desde hace unas décadas debido a su aumento en extensión (directamente relacionado al aumento de las actividades antrópicas) y a la creciente preocupación por el rol que cumplen los bosques en la conservación del ambiente, interés que ha permitido identificar su importancia desde tres enfoques de estudio:

- **Económico:** La característica más resaltada en este aspecto corresponde a su elevada productividad; se ha comprobado que las tasas de incremento de madera en bosques secundarios pueden ser similares a las observadas en plantaciones de especies de rápido crecimiento (Wadsworth, 1987). Además de este potencial para la extracción forestal, también son fuente de alimento, plantas medicinales y forraje para animales (Brown & Lugo, 1990). Este tipo de bosques además ofrece cobertura vegetal para fauna que desempeña procesos ecosistémicos importantes para nuestras actividades económicas, como el control natural de plagas agrícolas realizado por murciélagos insectívoros (Maas et al., 2013). Los bosques secundarios también median la restauración de la productividad del ecosistema gracias a la renovación de los ciclos biogeoquímicos (Keller & Reiners, 1994).
- **Ecológico:** La importancia ecológica de los bosques secundarios es el enfoque más documentado, se mencionarán solo algunos de sus beneficios a manera de ejemplo. Estos bosques acumulan biomasa rápidamente, convirtiéndose en reservorios importantes de carbono atmosférico; entonces, mediante un adecuado manejo pueden llegar a ser claves para contrarrestar el efecto invernadero (Brancalion et al., 2018; Fearnside & Guimaraes, 1996). Por otro lado, la biodiversidad de estos bosques es característica y necesaria (tanto de flora como fauna) para continuar la

sucesión secundaria hasta bosque maduro (Guariguata & Ostertag, 2001). De esta manera, también se les confiere una importancia clave para la conservación de la biodiversidad (Ohwaki et al., 2007).

- **Social:** Los bosques secundarios ofrecen un beneficio social importante, principalmente para las comunidades rurales, gracias al aprovechamiento local de sus recursos mediante planes de manejo para realizar actividades de producción (ej. agricultura) o actividades de menor impacto (ej. ecoturismo) (Whitmore, 1999).

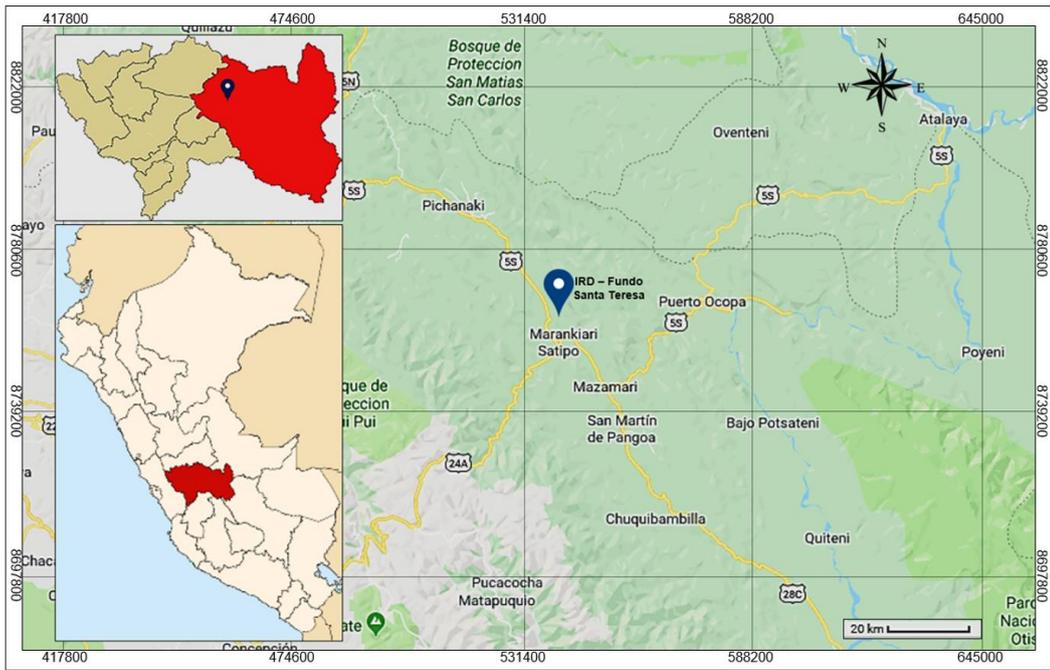
El 2012, Perú poseía deforestada más del 15 por ciento de su área correspondiente anteriormente a bosques, con pérdidas de hasta 150 mil hectáreas anuales (Marapi, 2013). Por otro lado, se conoce que en el año 2017 la regeneración natural en los bosques de selva baja estaba representada por 257 898 tallos/ha (FAO & SERFOR, 2017); es posible que en otros ecosistemas la regeneración natural tenga cifras igual de considerables, pero hasta el momento los estudios de regeneración natural en el Perú son pocos. Estas cifras nos indican que en el Perú existe una extensión considerable de bosques en proceso de regeneración natural, y otra extensión correspondiente a las zonas deforestadas, las cuales darán origen a nuevos ecosistemas con vegetación secundaria. Añadido a esto, la creciente demanda de zonas para agricultura, ganadería y otras actividades, ocasionará la aparición de nuevos bosques secundarios o un retroceso en el proceso de regeneración de los ya existentes. Por esta razón, además de la importancia de aprovechar este tipo de bosques para el desarrollo económico y social del Perú, se debe buscar la conservación de los bosques primarios que aún existen mediante el adecuado manejo y es necesario conocer la dinámica de los bosques secundarios para solucionar futuras problemáticas relacionadas con perturbaciones antropogénicas o, en el mejor de los casos, evitarlas.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. ÁREA DE ESTUDIO

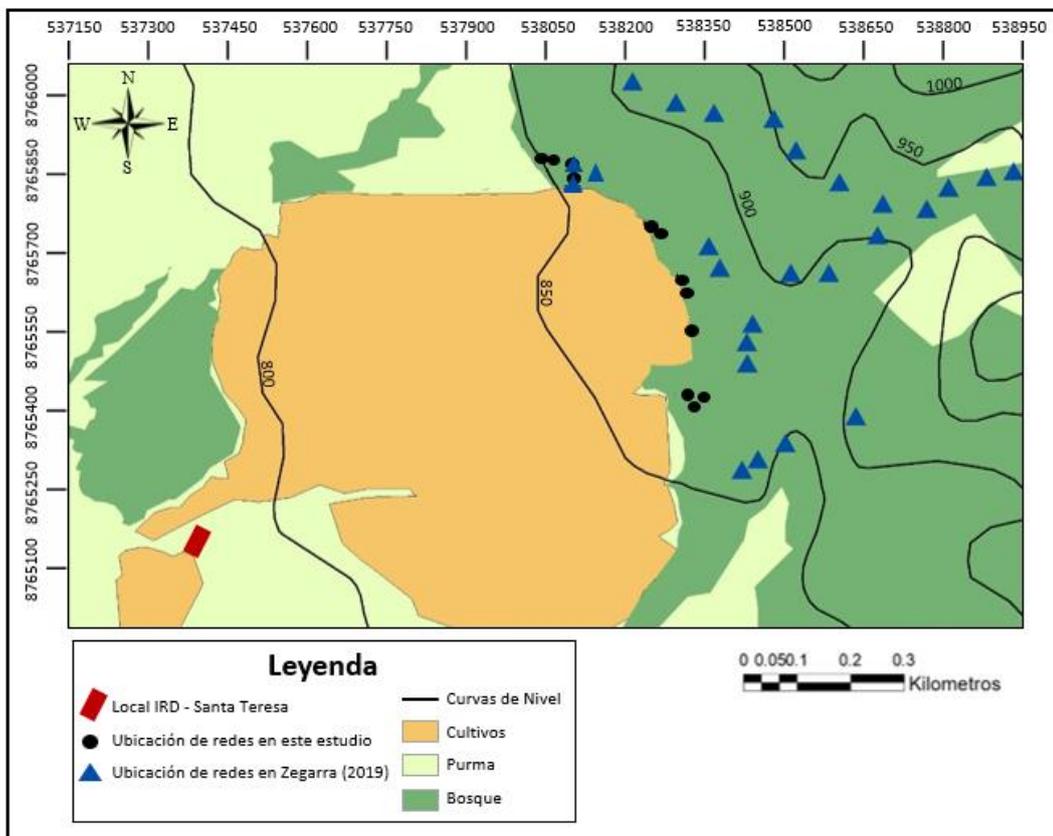
El Instituto Regional de Desarrollo Selva (IRD) - Fundo Santa Teresa se ubica en el distrito de Río Negro, en la provincia de Satipo, departamento de Junín, Perú (S 11°12'30" , O 74°41'15" / 800 - 1000 m.s.n.m.) (Figura 2). El IRD posee una extensión aproximada de 203 hectáreas. Esta área se divide principalmente en una zona para actividades agropecuarias, basadas principalmente en el cultivo de piña "Golden" (*Ananas comosus*); y un bosque secundario que, según la clasificación de Holdridge (1978), pertenece a la zona de vida Bosque Húmedo pre-montano Tropical (bh-PM) (Marcelo-Peña & Reynel, 2014) (Figura 3). Las especies vegetales dominantes en el bosque son: *Guatteria hyposericea*, *Pourouma minor*, *Alchornea glandulosa*, *Vochysia venulosa*, *Henrietella sylvestris*, *Miconia splendens* y *Jacaranda glabra*, especies que pertenecen al gremio ecológico de las heliófitas durables, lo cual nos indica que el bosque se encuentra en un estado transicional dentro de la sucesión secundaria (Fernández-Hilario et al., 2012; Marcelo-Peña & Reynel, 2014; Ortiz, 2017; Perales, 2017). En el borde del bosque se observa una dominancia notable de especies heliófitas efímeras como *Piper* spp., *Urera caracasana*, *Cecropia* spp. y *Solanum* spp. (obs. pers.). Además, para el área de estudio se han registrado 10 especies del género *Piper* (Sauñe, 2013), información relevante porque es uno de los principales recursos en la dieta de los murciélagos frugívoros neotropicales (Lobova et al., 2009).

Respecto al clima, la provincia de Satipo presenta temperaturas entre 20 y 28°C, y una precipitación anual entre 1500 a 2000 mm, caracterizándose así con un clima cálido y húmedo (Rodríguez, 2010). Con base en la precipitación, la zona define dos temporadas marcadas: la temporada seca que corresponde al periodo entre los meses de mayo y setiembre, y la estación húmeda entre los meses de diciembre y marzo (CAMS, 2014).



**Figura 2.** Mapa de ubicación del IRD - Fundo Santa Teresa.

FUENTE: Zegarra (2019)



**Figura 3.** Ubicación de los puntos de evaluación en el bosque del IRD - Fundo Santa Teresa.

## **3.2. MATERIALES Y EQUIPOS**

### **3.2.1. Materiales**

- 12 redes de Niebla (12 m x 2.5 m, 30 mm)
- 24 parantes de PVC
- 2 pares de guantes de Cuero
- 30 bolsas de tela
- 500 tubos de microcentrífuga (1.5 mL)
- 5 porta tubos de microcentrífuga
- 10 cinta "masking tape"
- 4 paquetes de driza de 5/32 x 60 m
- 5 atomizadores portátiles
- 4 docenas de pilas Duracell
- 3 rollos de cinta Flagging (5 m)
- Reglas metálicas de 20 cm
- 3 claves taxonómicas de murciélagos
- Placa petri
- Estiletes
- Colección de semillas del Herbario MOL-FCF.
- 500 bolsas de plástico herméticas (2.5 cm x 2.5 cm)
- 5 estilógrafos (0.1 mm)
- 5 marcadores indelebles
- 5 botellas alcohol 70° (1 L)
- 4 pinzas de relojero
- 10 planchas de stickers de precio
- Cinta métrica

### **3.2.2. Equipos**

- Estereoscopio Zeiss Stemi 305
- GPS Garmin Oregon R 600
- 3 linternas de cabeza
- Balanza digital
- Cámara digital
- Lupa de 10x de aumento

### **3.3. MÉTODOS DE RECOLECCIÓN DE DATOS**

#### **3.3.1. Captura y determinación de murciélagos**

Con el fin de obtener la mayor información posible acerca de la comunidad de murciélagos y la variación anual en composición del ensamblaje de murciélagos frugívoros y su dieta, se realizaron evaluaciones durante una noche mensualmente desde Noviembre del 2015 hasta Setiembre del 2016 para considerar los cambios en la disponibilidad de recursos debido a la fenología de las plantas. El muestreo realizó con 12 redes de niebla a nivel de sotobosque a lo largo del borde del bosque secundario en el IRD - Fundo Santa Teresa (Figura 3). Los puntos de evaluación fueron establecidos, con base en el éxito de captura y su accesibilidad, en un pre-muestreo realizado durante la evaluación de la época húmeda del estudio realizado por Zegarra (2019) desde Enero a Marzo del 2015 (Figura 3 - detalles en el respectivo estudio). Después de designar la ubicación de las 12 redes para la evaluación se realizó un piloto en Mayo de 2015. Estas evaluaciones previas al periodo de Noviembre 2015 - Setiembre 2016 también se incluyeron en el análisis de relaciones tróficas debido a que la composición murciélagos frugívoros dominantes y dieta en el ensamblaje resultaron similares (Anexos 1 - 3).

Todos los murciélagos capturados se determinaron taxonómicamente usando claves dicotómicas especializadas (Díaz et al., 2011; Gardner, 2007; Pacheco & Solari 1997). Las especies de murciélagos se presentan en los resultados considerando el cambio taxonómico de *Sturnira lilium* a *Sturnira giannae* sugerido por Velazco & Patterson (2019).

#### **3.3.2. Obtención y procesamiento de muestras fecales**

Los murciélagos frugívoros capturados fueron colocados en bolsas de tela durante 30 minutos para que lograsen defecar. Pasado el tiempo indicado, las muestras fecales fueron depositadas en tubos de microcentrífuga con etanol de 70° para su preservación. Las muestras fecales obtenidas de murciélagos frugívoros se analizaron con un estereoscopio modelo Zeiss Stemi 305 en el Herbario MOL Weberbauer de la Universidad Nacional Agraria La Molina. Los ítems alimenticios presentes se evaluaron mediante sus frecuencias de ocurrencia y fueron los siguientes: artrópodos, semillas y pulpa (solo en caso de ausencia de semillas). Las semillas halladas fueron determinadas hasta la menor categoría taxonómica posible usando la colección de semillas del Herbario MOL-FCF de la

Universidad Nacional Agraria La Molina, la cual posee muestras del bosque en estudio, y consultando bibliografía especializada (Lobova et al., 2009; Cornejo & Janovec, 2010, Linares & Moreno-Mosquera, 2010).

### **3.4. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE DATOS**

#### **3.4.1. Cuantificación del esfuerzo de muestreo de murciélagos**

El esfuerzo de muestreo se cuantificó en redes-noche (RN), unidad que representa una red activa 6 horas durante la noche.

#### **3.4.2. Análisis del ensamblaje de murciélagos frugívoros**

Se calculó la frecuencia relativa de cada especie de murciélago capturada y sus abundancias relativas, las últimas entendidas como la cantidad de individuos que se capturaron por cada 12 redes-noche. Además se realizó una curva de rango-abundancia basada en la abundancia absoluta de cada especie de murciélago; para identificar las especies dominantes y las especies raras en el ensamblaje.

#### **3.4.3. Suficiencia del muestreo de dieta**

Existen diversas maneras de evaluar la suficiencia de un determinado esfuerzo de muestro para un taxón específico, una de las más usadas son las curvas de acumulación de especies (Jordano, 2016). Un estudio de dieta produce un inventario de las interacciones entre determinados animales y los recursos utilizados, de esta manera nuestra unidad de muestreo son interacciones y no especies en particular (Costa et al., 2016), y las interacciones requieren otro enfoque para evaluar que tan completo es su muestreo (Chacoff et al., 2012, Traveset et al. 2015). En este estudio se usó el estimador  $SC_w2$  propuesto por MacGregor et al. (2017), el cual está basado en el estimador de Chao2 (Colwell & Coddington, 2014).

#### **3.4.4. Análisis de las relaciones tróficas**

##### **3.4.4.1. Análisis de nicho alimenticio**

Se calculó la amplitud de nicho alimenticio mediante el “Índice de amplitud de nicho de Levins estandarizado” (BA) (Hurlbert, 1978), el cual muestra el uso que da una especie de

murciélago a los recursos registrados en la dieta de todos los murciélagos del ensamblaje en estudio. Este índice tiene una expresión mínima de 0, indicador de que la especie hace uso mínimo de los recursos (consume un solo ítem alimenticio), lo cual puede significar que la especie presenta cierto grado de especialización; mientras que el valor máximo de 1 indica que la especie hace uso de todos los recursos registrados en la dieta del ensamblaje, es decir, las especie posee cierto carácter generalista.

$$B_i = \frac{1}{\sum_1^n p_j^2} \quad BA_i = \frac{B_i - 1}{n - 1}$$

$B_i$  = Índice de amplitud de nicho de Levins para la especie de murciélago  $i$ .

$P_j$  = Proporción del recurso  $j$  en la dieta de una especie  $i$ .

$n$  = Total de recursos utilizados por toda la comunidad de murciélagos evaluados.

$BA_i$  = Índice de amplitud de nicho de Levins estandarizado para la especie  $i$ .

También se calculó el solapamiento de nicho alimenticio entre las especies de murciélagos mediante el “Índice de solapamiento de nicho de Morisita simplificado” ( $C$ ) (Horn, 1966), cuyo valor nos aproxima al grado de competencia por recursos alimenticios que existe entre las especies. En este caso 0 significa que las especies no comparten recursos de alimentación y 1 significa que las especies tienen exactamente la misma dieta y solapan totalmente su nicho alimenticio.

$$C_h = \frac{2 \sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sum_i^n p_{ij}^2 + \sum_i^n p_{ik}^2}$$

$C_h$  = Índice de solapamiento de nicho de Morisita simplificado entre las especies  $j$  y  $k$ .

$P_{ij}$  = Proporción de uso del recurso  $i$  por la especie  $j$ .

$P_{ik}$  = Proporción de uso del recurso  $i$  por la especie  $k$

$n$  = Total de recursos utilizados por toda la comunidad de murciélagos evaluados.

#### **3.4.4.2. Estructura trófica**

Se empleó el análisis de modularidad en una red de interacciones, el cual identifica asociaciones entre dos grupos interactuantes con base en su afinidad (Newman, 2006), en este caso los grupos son los murciélagos y las plantas. En este estudio, para dicho agrupamiento se empleó el algoritmo DIRTLPAwb+ sugerido por Beckett (2016). Además, dicho procedimiento también indica el grado de consistencia de la formación de los agrupamientos mediante el “índice de modularidad” (Q), el cual toma valores de -1 a 1, mientras mayor es el valor, mayor es la consistencia del agrupamiento. Este análisis se realizó en el software R usando el paquete “bipartite” (Dormann et al., 2008).

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 4.1. RESULTADOS

#### 4.1.1. Comunidad de murciélagos

##### 4.1.1.1. Riqueza y abundancia de murciélagos

Con un esfuerzo de muestro de 240 redes-noche, se capturó un total de 418 individuos pertenecientes a 32 especies agrupadas en 19 géneros y 3 familias: Phyllostomidae (29), Emballonuridae (1) y Vespertilionidae (1) (Tabla 1). Del total, 27 especies fueron frugívoras: 23 frugívoros estrictos (su dieta consiste principalmente en frutos) y 4 frugívoros facultativos (consumen frutos ocasionalmente); 4 especies insectívoras y una hematófaga (Tabla 1). A nivel de comunidad las especies más abundantes correspondieron a los géneros *Carollia*, *Sturnira*, *Artibeus* y *Platyrrhinus* (Figura 4), en los cuales se enfocó el análisis de relaciones tróficas. Se decidió analizar en conjunto los datos obtenidos del pre-muestreo realizado en la evaluación de la época húmeda de Zagarra (2019) y la evaluación propiamente de este estudio (Mayo 2015 – Setiembre 2016), porque los resultados a nivel de comunidad fueron similares, especies de los cuatro géneros de murciélagos frugívoros mencionados dominaron la comunidad en términos de abundancia y frecuencia relativa en ambos periodos de estudio (Detalles - Anexo 1 y 2).

Para los siguientes resultados solo se consideraron las especies frugívoras (incluyendo las facultativas), debido a que el estudio se centra en el ensamblaje de murciélagos frugívoros. De esta manera, se excluyeron los murciélagos insectívoros (*Myotis* spp., *Micronycteris* cf. *megalotis*, *Lophostoma silvicolum* y *Saccopteryx bilineata*) y hematófagos (*Desmodus rotundus*).

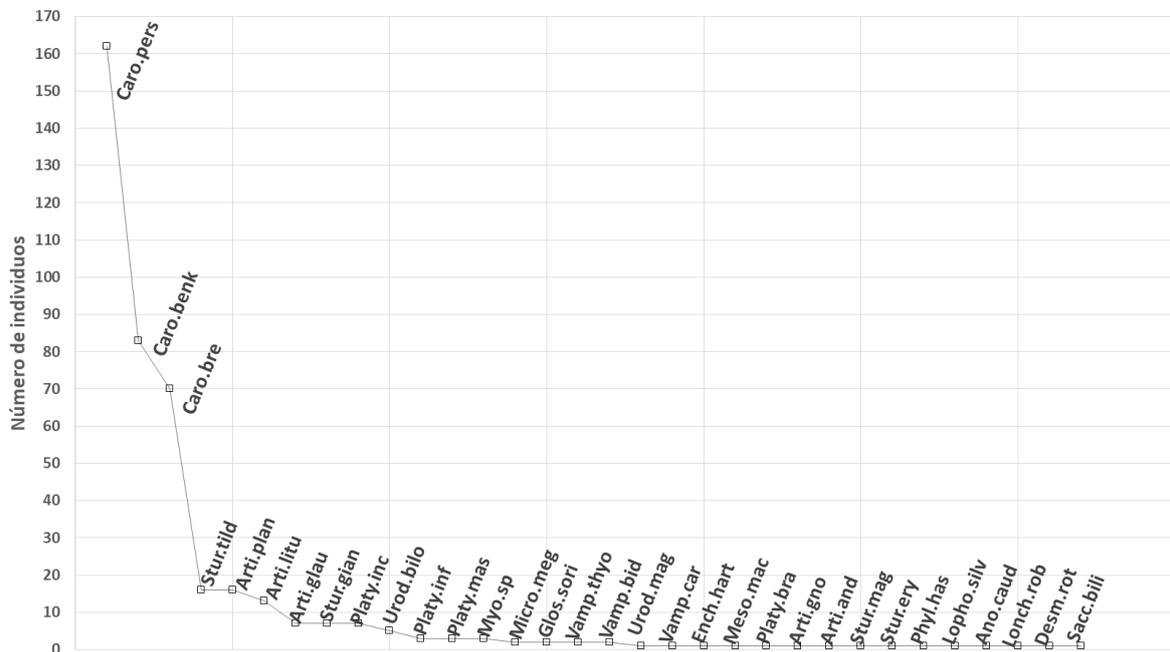
##### 4.1.1.2. Composición del ensamblaje de murciélagos frugívoros

El ensamblaje de murciélagos estuvo conformado por 23 especies frugívoras estrictas y 4 frugívoras facultativas (3 nectarívoros y 1 omnívoro) (Tabla 1). Existen registros de frutos en la dieta de *Anoura* (Barros et al., 2013), *Lonchophylla* (Coelho & Marinho-Filho, 2002),

*Glossophaga* (Sosa & Soriano, 1996) y *Phyllostomus* (Santos et al., 2003). La especie frugívora con mayor número de capturas fue *Carollia perspicillata* (FR: 38.85), seguida por sus congéneres *Carollia benkeithi* (FR: 19.90) y *Carollia brevicauda* (FR: 16.79); la siguiente especie frugívora en términos de frecuencia relativa presentó un valor mucho menor (*Artibeus planirostris*, FR: 3.84) (Tabla 1). Los géneros *Sturnira*, *Artibeus* y *Platyrrhinus* fueron capturados con una frecuencia baja en comparación a las especies del género *Carollia*; sin embargo, presentan una frecuencia relativa moderada en comparación a las especies raras correspondientes a los otros stenodermatinos y a las subfamilias frugívoras facultativas (Glossophaginae, Lonchophyllinae y Phyllostominae).

#### 4.1.2. Dieta de los murciélagos frugívoros

De los 410 murciélagos frugívoros capturados se obtuvieron 245 heces (59.7 por ciento) pertenecientes a 20 especies de murciélagos. En las 245 muestras fecales se registraron 20 hallazgos de artrópodos, 198 hallazgos de semillas, y 27 hallazgos de solo pulpa. Los hallazgos de semillas solo correspondieron a las muestras fecales de 14 especies de murciélagos (Tabla 2).



**Figura 4.** Curva de rango-abundancia de las especies de murciélagos en el IRD - Fundo Santa Teresa (Detalles: Anexo 2).

**Tabla 1.** Abundancia (N), frecuencia relativa (FR) y abundancia relativa (AR) de las especies de murciélagos en el IRD - Fundo Santa Teresa (Detalles: Anexo 1).

TAXONES	N° de individuos	FR (Ind/Total) *100	AR (Ind/12 RN)	Gremio trófico (Kalko 1997)
<b>FAMILIA EMBALLONURIDAE</b>				
<i>Saccopteryx bilineata</i> *	1	0.24	0.05	Insectívoro
<b>FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE</b>				
<b>Subfamilia Desmodontinae</b>				
<i>Desmodus rotundus</i> *	1	0.24	0.05	Hematófago
<b>Subfamilia Glossophaginae</b>				
<i>Anoura caudifer</i> ▼	1	0.24	0.05	Nectarívoro
<i>Glossophaga soricina</i> ▼	2	0.48	0.10	Nectarívoro
<b>Subfamilia Lonchophyllinae</b>				
<i>Lonchophylla robusta</i> ▼	1	0.24	0.05	Nectarívoro
<b>Subfamilia Phyllostominae</b>				
<i>Lophostoma silvicolum</i> *	1	0.24	0.05	Insectívoro
<i>Micronycteris cf. megalotis</i> *	2	0.48	0.10	Insectívoro
<i>Phyllostomus hastatus</i> ▼	1	0.24	0.05	Omnívoro
<b>Subfamilia Carollinae</b>				
<i>Carollia benkeithi</i>	83	19.90	4.15	Frugívoro
<i>Carollia brevicauda</i>	70	16.79	3.50	Frugívoro
<i>Carollia perspicillata</i>	162	38.85	8.10	Frugívoro
<b>Subfamilia Stenodermatinae</b>				
<b>Tribu Ectophyllini</b>				
<i>Artibeus anderseni</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Artibeus glaucus</i>	7	1.68	0.35	Frugívoro
<i>Artibeus gnomus</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Artibeus lituratus</i>	13	3.12	0.65	Frugívoro
<i>Artibeus planirostris</i>	16	3.84	0.80	Frugívoro
<i>Enchisthenes hartii</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Mesophylla macconnelli</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Platyrrhinus incarum</i>	7	1.68	0.35	Frugívoro
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	3	0.72	0.15	Frugívoro
<i>Platyrrhinus masu</i>	3	0.72	0.15	Frugívoro
<i>Uroderma bilobatum</i>	5	1.20	0.25	Frugívoro
<i>Uroderma magnirostrum</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Vampyressa thuyone</i>	2	0.48	0.10	Frugívoro
<i>Vampyriscus bidens</i>	2	0.48	0.10	Frugívoro
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<b>Tribu Sturnirini</b>				
<i>Sturnira erythromos</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Sturnira giannae</i>	7	1.68	0.35	Frugívoro
<i>Sturnira magna</i>	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Sturnira tildae</i>	16	3.84	0.80	Frugívoro
<b>FAMILIA VESPERTILIONIDAE</b>				
<i>Myotis spp.</i> *	3	0.72	0.15	Insectívoro
<b>Total</b>	418	-	-	

▼ Especies frugívoras facultativas que fueron incluidas en el análisis de dieta.

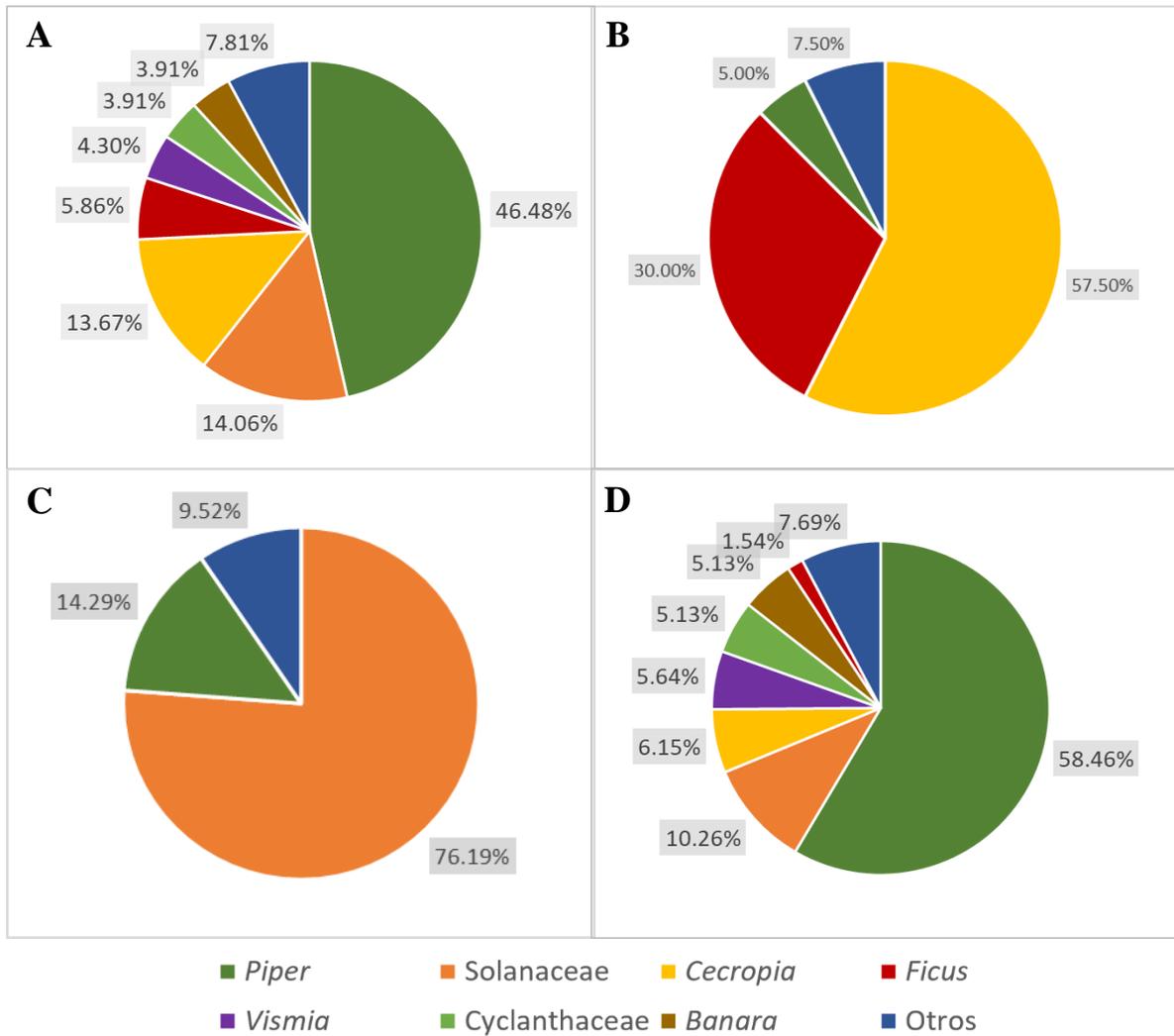
\* Especies insectívoras o hematófagas excluidas del análisis de dieta.

Las semillas pertenecieron a 33 morfotipos: 6 determinados a nivel de familia, 6 a nivel de género, 20 a nivel de especie y uno no se logró identificar a ningún nivel taxonómico (Tabla 3). Todos los registros de semillas correspondieron a semillas completas halladas en las heces, con excepción del registro de *Cissampelos* sp., cuya evidencia fueron restos de una o más semillas (Anexo 5). Para un análisis general de los registros de semillas se agrupó los taxones específicos en géneros o familias según su abundancia en la dieta del ensamblaje para conformar un porcentaje representativo respecto al total; la agrupación también se realizó basada en estudios anteriores sobre dieta de murciélagos neotropicales, considerando los taxones frecuentes en la mayoría de estudios como grupos representativos dentro de su dieta (Sánchez & Giannini, 2018; Castaño et al., 2018).

El taxón más frecuente en la dieta del ensamblaje de murciélagos frugívoros fue *Piper*, representó casi la mitad de los registros; Solanaceae y *Cecropia* presentaron una frecuencia moderada, mientras que los demás taxones individualmente representaron menos del 6 por ciento de los registros (Figura 5.A). Los murciélagos del género *Artibeus* presentaron mayor frecuencia de *Cecropia* y *Ficus* en su dieta, pero también consumieron *Piper* y otras plantas en mucha menor medida (Figura 5.B); sin embargo, los demás miembros de la tribu Ectophyllini (*Platyrrhinus*, *Uroderma* y *Mesophylla*) solo consumieron *Cecropia* y *Ficus* (Tabla 3). Los murciélagos del género *Sturnira* presentaron una abundancia muy marcada de solanáceas en su dieta ya que representaron más de tres cuartos de sus frutos consumidos (Figura 5.C). En el caso de *Carollia* spp., *Piper* representó el taxón más frecuente en su dieta; sin embargo, también consumió una mayor variedad de frutos en comparación a otros géneros de murciélagos (Figura 5.D). A un nivel específico, *Carollia perspicillata* y *Carollia brevicauda* presentaron una composición de semillas similar en su dieta compuesta por una variedad de semillas, pero manteniendo un mayor consumo de *Piper*; sin embargo, la dieta de *C. benkeithi* presentó una diversidad menor de semillas en comparación a sus congéneres y se centró principalmente en *Piper*, Cyclanthaceae y *Banara*, y no presentó semillas de *Cecropia* y *Ficus* (Figura 6).

**Tabla 2.** Ocurrencias de ítems alimenticios en las muestras fecales de los murciélagos frugívoros del IRD - Fundo Santa Teresa.

TAXONES	Muestras fecales	Total de eventos de ocurrencia de cada ítem		
		Semillas	Pulpa	Artrópodos
<b>Subfamilia Glossophaginae</b>				
<i>Anoura caudifer</i>	-	-	-	-
<i>Glossophaga soricina</i>	1	-	-	1
<b>Subfamilia Lonchophyllinae</b>				
<i>Lonchophylla robusta</i>	1	-	-	1
<b>Subfamilia Phyllostominae</b>				
<i>Phyllostomus hastatus</i>	-	-	-	-
<b>Subfamilia Carollinae</b>				
<i>Carollia benkeithi</i>	46	41	3	1
<i>Carollia brevicauda</i>	52	39	6	7
<i>Carollia perspicillata</i>	84	71	5	5
<b>Subfamilia Stenodermatinae</b>				
<b>Tribu Ectophyllini</b>				
<i>Artibeus anderseni</i>	-	-	-	-
<i>Artibeus glaucus</i>	5	4	1	-
<i>Artibeus gnomus</i>	1	-	1	-
<i>Artibeus lituratus</i>	9	9	-	2
<i>Artibeus planirostris</i>	11	10	1	2
<i>Enchisthenes hartii</i>	-	-	-	-
<i>Mesophylla macconnelli</i>	1	1	-	-
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	-	-	-	-
<i>Platyrrhinus incarum</i>	6	4	2	-
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	1	-	1	-
<i>Platyrrhinus masu</i>	2	1	1	-
<i>Uroderma bilobatum</i>	3	1	2	-
<i>Uroderma magnirostrum</i>	1	1	-	-
<i>Vampyressa thylene</i>	2	-	2	-
<i>Vampyriscus bidens</i>	1	-	1	-
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	-	-	-	-
<b>Tribu Sturnirini</b>				
<i>Sturnira erythromos</i>	-	-	-	-
<i>Sturnira giannae</i>	5	5	-	-
<i>Sturnira magna</i>	1	1	-	-
<i>Sturnira tildae</i>	12	10	1	1
<b>Total</b>	245	198	27	20

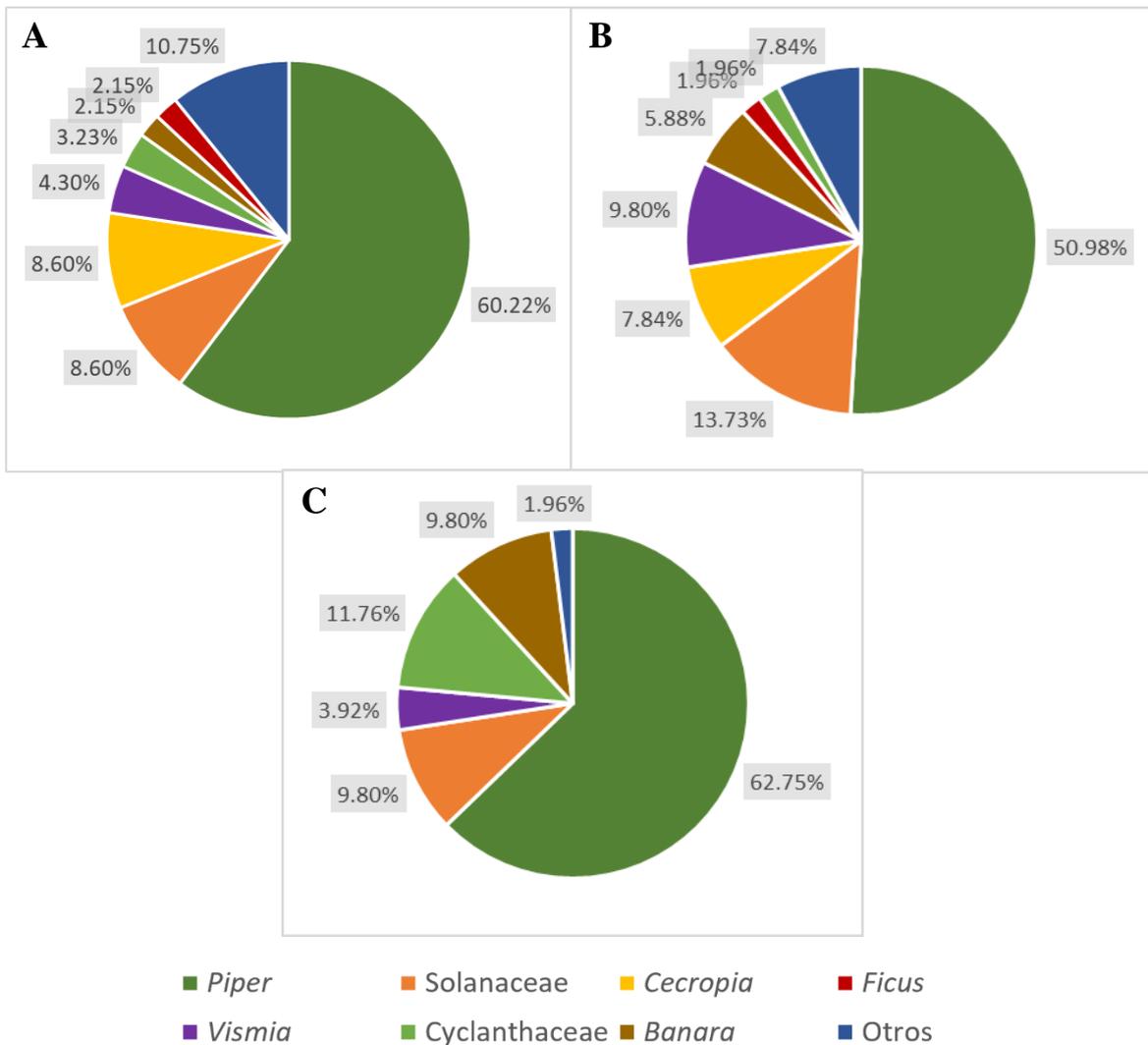


**Figura 5.** Porcentajes de semillas en la dieta de: todo el ensamblaje de murciélagos frugívoros (A), Ectophyllini (B), *Sturnira* spp. (C) *Carollia* spp. (D), en el IRD - Fundo Santa Teresa.

#### 4.1.3. Suficiencia del muestreo de dieta

El valor de  $SC_w2$  fue 77.16 por ciento, esto significa que el muestreo registró aproximadamente tres cuartos de las interacciones potenciales. Actualmente, no hay manera de afirmar si un esfuerzo de muestreo para interacciones fue o no suficiente debido a que, a diferencia de los inventarios taxonómicos, el muestreo de interacciones presenta más limitaciones. Existen “interacciones prohibidas” determinadas por factores como el desacoplamiento fenológico de las especies de plantas, limitaciones morfológicas, especializaciones fisiológicas o simplemente la rareza de las especies interactuantes; de esta manera algunas interacciones nunca se darán o es muy difícil que algunas especies confluyan para interactuar (Jordano, 2016). Bajo esta premisa, los estudios que evalúan el

muestreo de interacciones no sugieren un método totalmente adecuado ni un umbral para determinar qué tan completo es un inventario de interacciones; sin embargo, si señalan que es pertinente emplear indicadores en los nuevos estudios para promover su uso, además de que es una aproximación a la suficiencia del esfuerzo de muestreo de las interacciones evaluadas (Chacoff et al., 2012; Costa et al., 2016; Henriksen et al., 2018; Jordano, 2016; Traveset et al., 2015).



**Figura 6.** Porcentajes de semillas en la dieta de: *Carollia perspicillata* (A), *Carollia brevicauda* (B) y *Carollia benkeithi* (C) en el IRD - Fundo Santa Teresa.

En este estudio las especies de *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyriscus* y *Artibeus* de tamaño pequeño (subgénero *Dermanura*) presentaron un alto porcentaje de muestras fecales que contenían solamente pulpa en comparación a los otros murciélagos (Tabla 2), esto se debe al ya documentado hábito alimenticio de muchos murciélagos de la

tribu Ectophyllini (principalmente los que poseen el hábito de armar tiendas con hojas) de comer muy frecuentemente frutos muy carnosos de los cuales no ingieren sus semillas (Melo et al., 2009; Dumont, 2003; Suárez-Castro & Montenegro 2015). Por otro lado, existen murciélagos de los cuales se posee muy pocos registros de dieta a pesar de ser comunes en varios ecosistemas, disminuyendo así considerablemente las posibilidades de registrar su dieta, tal es el caso de *Sturnira magna*, *Enchisthenes hartii*, *Mesophylla macconnelli*, entre otros (Arguero et al., 2012; Arias & Pacheco, 2019; Suárez-Castro & Montenegro, 2015; Tamsitt, & Häuser 1985). Finalmente los murciélagos, si bien no restringen su selección de recursos, tienen ciertas preferencias, por ejemplo la probabilidad de registrar una interacción de una especie de *Carollia* con una especie de *Piper* es mucho mayor a la probabilidad de registrar una interacción entre una especie de *Artibeus* y una especie de *Piper* (Andrade et al., 2013). De este modo, consideramos 77.16 por ciento de suficiencia de muestreo como un valor adecuado para tener una idea general de la dieta de los murciélagos frugívoros en el bosque de estudio.

#### **4.1.4. Relaciones tróficas**

##### **4.1.4.1. Análisis de nicho alimenticio**

Los valores del índice de Levins estandarizado variaron desde 0 hasta 0.34 (Tabla 3), a pesar de ser un valor bajo (menor a 0.5) en este estudio se consideró como un valor que indica cierto grado de carácter generalista. Las especies con mayor amplitud de nicho fueron *C. perspicillata* (0.34) y *C. brevicauda* (0.28), tres especies tuvieron amplitudes medias: *C. benkeithi* (0.17), *A. lituratus* (0.17) y *A. planirostris* (0.15), y las demás especies presentaron amplitudes muy bajas o nulas.

En cuanto al solapamiento de nicho, se excluyeron del análisis las especies con solo una ocurrencia de semillas. Los valores más altos se presentaron entre congéneres o especies de una misma tribu, mientras que entre especies no emparentadas a nivel de género o tribu se obtuvo un bajo o nulo índice de solapamiento (Tabla 4). Los mayores índices se obtuvieron entre las especies *C. perspicillata/C. brevicauda* (0.92) y *S. giannae/S. tildae* (0.76).

##### **4.1.4.2. Estructura trófica**

El análisis de modularidad evidenció la formación de cuatro módulos que separaron a los murciélagos de la siguiente manera: (1) *Sturnira* spp., (2) Ectophyllini, (3) *Carollia*

*perspicillata/Carollia brevicauda* y (4) *Carollia benkeithi* (Figura 7); y presento un índice de modularidad (Q) de 0.35. Si bien los módulos relacionan a las especies de murciélagos con muchas o pocas especies de plantas emparentadas taxonómicamente o no, cada módulo presenta especies vegetales más frecuentes, las cuales usualmente definen de manera general el módulo. El módulo de *Sturnira* estuvo definido por Solanaceae, mientras que el módulo de Ectophyllini estuvo definido por *Cecropia/Ficus*. En el caso de los *Carollia*, *Carollia perspicillata* y *Carollia brevicauda* se relacionaron principalmente con parte de las especies de *Piper*, además de *Vismia* y la mayoría de taxones poco frecuentes en la dieta del ensamblaje de murciélagos (*Bellucia*, *Psychotria*, etc). En el caso de *Carollia benkeithi* su módulo estuvo conformado por dos especies de *Piper*, *Banara guianensis* y Cyclanthaceae sp. En este estudio, consideraremos a los módulos de *C. perspicillata/C. brevicauda* y *C. benkeithi* como sub-módulos de un módulo denominado [*Carollia – Piper/Otros*] (Figura 7).

**Tabla 3.** Ocurrencias de semillas en muestras fecales y amplitud de nicho alimenticio de Levins estandarizada (BA) de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa.

Taxones vegetales	Especies de murciélagos														Total
	A.g	A.l	A.p	C.be	C.br	C.p	M.m	P.i	P.m	S.g	S.m	S.t	U.b	U.m	
<b>ARACEAE</b>															
Araceae sp. 1												1			1
Araceae sp. 2					1	2									3
Araceae sp. 3						1									1
<b>CYCLANTHACEAE</b>															
Cyclanthaceae sp.				6	1	3									10
<b>HYPERICACEAE</b>															
<i>Vismia</i> sp.				2	5	4									11
<b>MELASTOMATACEAE</b>															
<i>Bellucia pentamera</i>					1	2									3
Melastomataceae sp.						1									1
<b>MENISPERMACEAE</b>															
<i>Cissampelos</i> sp.			1												1
<b>MORACEAE</b>															
<i>Ficus</i> cf. <i>americana</i>			1			1		2							4
<i>Ficus obtusifolia</i>	1	2			1										4
<i>Ficus paraensis</i>			3												3
<i>Ficus trigona</i>		1	1			1							1		4
<b>PIPERACEAE</b>															
<i>Piper arboreum</i>				8	2	6						1			17
<i>Piper calvescentinerve</i>						2									2
<i>Piper glabribaccum</i>					2	8									10
<i>Piper heterophyllum</i>				4	5	11									20
<i>Piper hispidum</i>			2	6	11	17									36
<i>Piper scabridulicaule</i>				14	5	9				1		1			30
<i>Piper</i> sp. 1						1									1
<i>Piper</i> sp. 2					1	2									3
<b>RUBIACEAE</b>															
<i>Psychotria luteoviriscens</i>				1	1	2									4
<b>SALICACEAE</b>															
<i>Banara guianensis</i>				5	3	2									10
<b>SOLANACEAE</b>															
<i>Cestrum megalophyllum</i>											1				1
<i>Cestrum racemosum</i>												2			2
<i>Solanum grandiflorum</i>						1						2			3
<i>Solanum riparium</i>				5	5	6				5		6			27
Solanaceae sp. 1					2	1									3
<b>URTICACEAE</b>															
<i>Cecropia polystachya</i>	2	2	4		4	7	1	2	1					1	24
<i>Cecropia sciadophylla</i>	1	1	2												4
<i>Cecropia</i> sp. 1		3	1			1		1							6
<i>Cecropia</i> sp. 2		1													1
<i>Urera caracasana</i>					1	2									3
<b>INDETERMINADO</b>															
Indeterminado 1			2									1			3
<b>Total</b>	4	12	15	51	51	93	1	5	1	6	1	14	1	1	
<b>BA</b>	0.05	0.17	0.15	0.17	0.28	0.34	0.00	0.06	0.00	0.01	0.00	0.10	0.00	0.00	

Abreviaciones; A.g: *Artibeus glaucus*, A.l: *Artibeus lituratus*, A.p: *Artibeus planirostris*, C.be: *Carollia benkeithi*, C.br: *Carollia brevicauda*, C.p: *Carollia perspicillata*, M.m: *Mesophylla macconnelli*, P.i: *Platyrrhinus incarum*, P.m: *Platyrrhinus masu*, S.g: *Sturnira giannae*, S.m: *Sturnira magna*, S.t: *Sturnira tildae*, U.b: *Uroderma bilobatum*, U.m: *Uroderma magnirostrum*.

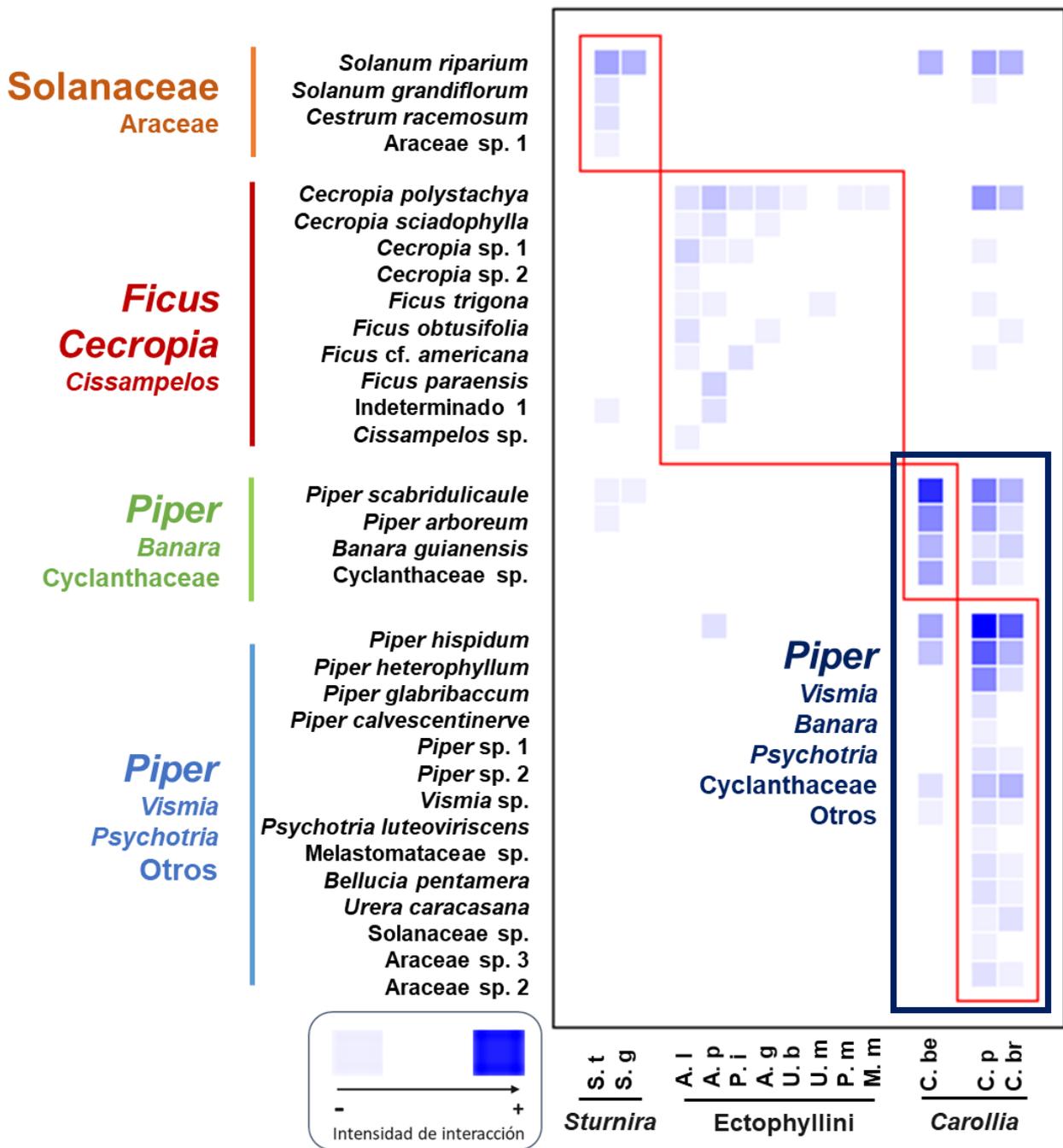
**Tabla 4.** Valores de solapamiento de nicho alimenticio de Morisita simplificado entre los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa.

	A.g	A.l	A.p	Pi	C.be	C.br	C.p	S.g	S.t
A.g		0.55	0.61	0.54	-	0.19	0.16	-	-
A.l			0.48	0.59	-	0.13	0.14	-	-
A.p				0.45	0.10	0.36	0.35	-	0.05
Pi					-	0.14	0.16	-	-
C.be						0.69	0.68	0.29	0.36
C.br							0.90	0.24	0.30
C.p								0.17	0.25
S.g									0.76
S.t									

Los colores de tonalidad rojiza evidencian un solapamiento mayor a 0.5, mientras que los de tonalidad azul evidencian un solapamiento menor a 0.5; la intensidad del color depende directamente del valor.

Abreviaciones: A.g: *Artibeus glaucus*, A.l: *Artibeus lituratus*, A.p: *Artibeus planirostris*, C.be: *Carollia benkeithi*, C.br: *Carollia brevicauda*, C.p: *Carollia perspicillata*, P.i: *Platyrrhinus incarum*, S.g: *Sturnira giannae*, S.t: *Sturnira tildae*.

Para el análisis de modularidad no se incluyó la interacción entre *Sturnira magna* y *Cestrum megalophyllum* porque representó el único registro para ambas especies, esto genera la formación de un módulo diferente entre ambas especies, el cual carece de consistencia debido a que se basaría en una interacción única. Los casos de *M. macconnelli*, *P. masu*, *U. bilobatum* y *U. magnirostrum* no son interacciones únicas porque interactuaron con *Cecropia polystachya* o *Ficus trigona*, especies que fueron consumidas por otras especies de murciélagos en este estudio y definen el módulo [*Cecropia/Ficus* – Ectophyllini].



**Figura 7.** Análisis de modularidad entre especies de murciélagos frugívoros y especies de plantas consumidas en el IRD - Fundo Santa Teresa. Abreviaciones: A.g: *Artibeus glaucus*, A.l: *Artibeus lituratus*, A.p: *Artibeus planirostris*, C.be: *Carollia benkeithi*, C.br: *Carollia brevicauda*, C.p: *Carollia perspicillata*, M.m: *Mesophylla macconnelli*, P.i: *Platyrrhinus incarum*, P.m: *Platyrrhinus masu*, S.g: *Sturnira giannae*, S.t: *Sturnira tildae*, U.b: *Uroderma bilobatum*, U.m: *Uroderma magnirostrum*

## 4.2. DISCUSIÓN

### 4.2.1. Dieta

Diversos meta-análisis realizados sobre los recursos más consumidos por murciélagos frugívoros neotropicales señalan que consumen principalmente frutos de las familias Piperaceae, Solanaceae, Urticaceae (*Cecropia*), Moraceae e Hypericaceae (*Vismia*); tal como se observó también en este estudio (Castaño et al., 2018; Muscarella & Fleming, 2007; Sánchez & Giannini, 2018). Además, de estas familias principales es usual registrar familias como Cyclanthaceae, Muntingiaceae, Araceae, Myrtaceae, entre otras, las cuales adquieren cierto grado de importancia según el ecosistema (Arguero et al., 2012; Charles-Dominique & Cockle, 2001; Fleming, 1991; García et al., 2000). Por ejemplo, en algunos bosques montanos la familia Ericaceae representa un recurso de moderada frecuencia en la dieta de los murciélagos frugívoros (Castaño et al., 2018). En este estudio, los recursos de frecuencia moderada pertenecieron a las familias Hypericaceae (*Vismia*), Salicaceae (*Banara*) y Cyclanthaceae. Las especies de las familias mencionadas anteriormente en este parrafo poseen frutos que cumplen muchas de las características quiropterocóricas (síndrome de quiropterocoria): exocarpos de color verdoso, amarillento, o alguna tonalidad de color inconspicua; mesocarpos carnosos y jugosos, olores fuertes, sabores astringentes, numerosas semillas y ubicación fuera del follaje (van der Pijl, 1982). Sin embargo, estos síndromes no significan una regla por lo que los murciélagos se alimentan también de especies con frutos “no quiropterocóricos” como los de la familia Melastomataceae, cuyos frutos presentan características más atractivas para aves (Levey, 1994). En este estudio las familias poco frecuentes en la dieta fueron Araceae, Melastomataceae, Rubiaceae y Menispermaceae. La familia Araceae suele estar presente en la dieta de los murciélagos en frecuencias moderadas (Sánchez & Giannini, 2018); sin embargo, las otras tres familias han sido poco registradas en la dieta de murciélagos neotropicales, especialmente Rubiaceae y Menispermaceae que suelen ser consumidas principalmente por aves o mamíferos medianos (Bremer & Eriksson, 1991; Ellison et al., 1993; Wang et al., 2012).

La dieta de las especies de *Sturnira* consistió principalmente de especies de Solanaceae. *Solanum* es un recurso ampliamente consumido por todos los murciélagos en general, pero la mayoría de veces representa el porcentaje más alto en la dieta de los *Sturnira* (Mello et al., 2008; Saldaña-Vázquez et al., 2013). El género *Cestrum* ha sido registrado en menor medida en la dieta de murciélagos (Da Silva et al., 2008), probablemente porque es un

género principalmente consumido por aves debido al color morado o rojo que adoptan sus frutos al madurar (Albuquerque et al., 2012). Respecto a *Sturnira magna*, se ha registrado que se alimenta de frutos de *Cecropia*, *Asplundia*, *Anthurium*, *Piper* y *Marcgravia*; sin embargo, dichos ítems fueron registrados 1 o máximo 2 veces (Arguero et al., 2012; Arias & Pacheco, 2019), por lo que el registro de *Cestrum megalophyllum* en su dieta representa una adenda importante a su historia natural.

Respecto a la tribu Ectophyllini (*Artibeus* y emparentados), estos consumieron principalmente frutos de *Cecropia* y *Ficus*. Históricamente, en un primer momento se relacionó a *Artibeus* únicamente con los frutos del género *Ficus* (Fleming, 1986; August, 1981), pero posteriores estudios evidenciaron también su preferencia por *Cecropia*, por lo que ahora se relaciona a ambos géneros; incluso, la relación se extendió a toda la tribu Ectophyllini (Giannini & Kalko 2004; Da Silva et al., 2008). Los murciélagos grandes del género *Artibeus* suelen alimentarse con mayor frecuencia de *Cecropia* y *Ficus*, mientras que, en comparación, los *Artibeus* pequeños (subgénero *Dermanura*) presentan un porcentaje menor de esas plantas en su dieta (Saldaña-Vázquez, 2014); pero en general todas las especies de *Artibeus* tienden a consumir mayor cantidad de *Cecropia* y *Ficus* respecto a otros murciélagos (Andrade et al., 2013). Por otro lado, las heces generadas por los miembros de la tribu Ectophyllini muchas veces no presentan semillas debido a que manipulan los frutos de tal forma que solo se alimentan del mesocarpo (usualmente exprimiendo el fruto) y no engullen la semilla, principalmente cuando se trata de frutos con semillas grandes (Melo et al., 2009; Morrison, 1980). De esta manera, al analizar las muestras fecales solo se observan restos vegetales que difícilmente se pueden determinar hasta algún nivel taxonómico por medio de observación directa. Para estos casos es necesario usar otras técnicas moleculares como isotopos estables o códigos de barras de ADN (Hayward, 2013; Rex et al., 2011; York & Billings, 2009). Dentro de este grupo (Ectophyllini), se obtuvo un registro peculiar, un individuo de *A. lituratus* que se alimentó de un fruto de *Cissampelos* sp., pero la evidencia de alimentación en este caso fueron restos de semillas. Se ha registrado que *Centurio senex* y *Chiroderma* spp. se alimentan frecuentemente de semillas (Nogueira & Peracchi, 2003; Villalobos-Chaves et al., 2016) siendo estas un complemento en su dieta (Wagner et al., 2015). Estos murciélagos tienen en común poseer una mordida muy fuerte que les permite triturar las semillas, *A. lituratus* también posee una potente mordida, gracias principalmente a su tamaño (Freeman & Lemen, 2010). Por otro lado, este hallazgo es raro debido a que se trata de una especie de

Menispermaceae, una familia que se relaciona principalmente con aves y mamíferos medianos (Wang et al., 2012). Los registros de Menispermaceae en la dieta de murciélagos neotropicales son casi nulos, en Costa Rica se halló semillas de *Abuta panamensis* debajo de unas “tiendas” construidas por *Artibeus watsoni* (Melo et al., 2009). Por estas razones, este hallazgo de depredación de semillas por *Artibeus lituratus* se consideró anecdótico.

Los murciélagos del género *Carollia* presentaron una mayor proporción del género *Piper* en su dieta, pero en general también consumen muchas especies de diferentes familias. La relación de *Carollia* con *Piper* está ampliamente documentada en todos los ecosistemas donde habitan (Fleming, 1988; Sánchez & Giannini, 2018; Thies & Kalko, 2004). Además de su relación con *Piper*, también es común que *Carollia perspicillata* presente una alimentación generalista en muchos de los ecosistemas donde habita debido principalmente a su abundancia (Cloutier & Thomas, 1992; Olea-Wagner et al. 2007), de igual manera *C. brevicauda* suele incluir variedad de frutos en su dieta (Arias & Pacheco, 2019, Castaño et al. 2018). Por estas razones, ambas especies pueden llegar a alimentarse de plantas poco predecibles en la dieta de murciélagos debido a que no poseen características quiropterocóricas, como en este caso que *C. perspicillata* y *C. brevicauda* se alimentaron de *Psychotria luteoviriscens*, planta que posee frutos tipo drupa de color morado, el cual principalmente atrae aves (Levey, 1986), por lo que los registros ocasionales existentes de Rubiaceae en la dieta de murciélagos son raros (Novaes et al., 2010). Otra razón por la que probablemente los murciélagos se alimentaron de *P. luteoviriscens* es su abundancia cerca de los puntos de evaluación, además de que los arbustos de *P. luteoviriscens* tuvieron una fructificación constante a lo largo de todo el periodo de evaluación (obs. pers.). *C. perspicillata* y *C. brevicauda* también se alimentaron de Melastomataceae, familia cuyas especies producen frutos para atraer diversos dispersores; los frutos de *Bellucia pentamera* presentan caracteres quiropterocóricos (Renner, 1986); sin embargo, en el caso de la especie de Melastomataceae indeterminada no es posible saber las características de su fruto.

A nivel específico dentro del género *Carollia*, existió una diferencia entre *C. perspicillata* y *C. brevicauda*, especies de *Carollia* de tamaño grande dentro del género, y *C. benkeithi*, una especie de tamaño pequeño. Esta diferencia se explica en la sección de estructura trófica.

Entonces, de manera general se obtuvo el patrón alimentación ampliamente documentado para los ensamblajes de murciélagos frugívoros neotropicales: *Sturnira* - Solanaceae, *Carollia* - *Piper*, *Artibeus* y emparentados (Ectophyllini) - *Cecropia/Ficus* (Andrade et al., 2013; Castaño et al., 2018; Da Silva et al., 2008; Fleming, 1986; Giannini & Kalko 2004; Mello et al., 2011; Parolin et al., 2016; Sánchez & Giannini, 2018). Este patrón está relacionado con factores extrínsecos de los frutos e intrínsecos de los murciélagos (Figura 1). Saldaña-Vázquez (2014) sugiere dos factores claves para la selección de recursos por los géneros *Carollia*, *Sturnira* y *Artibeus*. El primero corresponde a un factor intrínseco: la capacidad digestiva. Los frutos que consumen principalmente los murciélagos (*Piper*, *Solanum*, *Cecropia* y *Ficus*) poseen baja cantidad de nutrientes en comparación a los frutos consumidos por otros animales frugívoros (McKey, 1975); sin embargo, su composición es variable entre ellos y por lo tanto la capacidad digestiva para asimilar adecuadamente el contenido cada uno de los frutos es diferente (Batista et al., 2017; Dinerstein, 1986).

Los murciélagos del género *Carollia* y *Sturnira* poseen capacidades digestivas bajas por lo que tienden a alimentarse de frutos con altos contenidos de azúcares y bajo contenido de fibras (*Piper* y *Solanum*); mientras que *Artibeus* se alimenta de frutos con contenidos de azúcares variables y con alto contenido de fibras (*Ficus*) debido a que poseen una capacidad digestiva mayor (Saldaña-Vázquez, 2014). También se ha hallado que los frutos consumidos por *Artibeus* poseen mayor cantidad de lípidos, mientras que los frutos consumidos por *Carollia* y *Sturnira* presentan mayores cantidades de azúcares, sugiriendo de esta manera que los murciélagos del género *Artibeus* seleccionan recursos con una mayor proporción de lípidos (Batista et al., 2017). Respecto a las proteínas, los alimentos consumidos por murciélagos poseen bajas cantidades de aminoácidos en general, pero algunos estudios han revelado una cantidad de nitrógeno considerable en frutos de *Piper* en comparación a los otros frutos consumidos por murciélagos, lo que sugiere que el nitrógeno es un factor importante en la relación *Carollia* - *Piper* (Herbst, 1986). No existe mucha información sobre la preferencia de *Sturnira* por frutos de *Solanum*, pero se sugiere que han desarrollado adaptaciones fisiológicas para digerir más fácilmente los metabolitos secundarios perjudiciales comunes en las plantas de la familia Solanaceae (Mello et al., 2008). En el caso de *Cecropia*, es un recurso consumido en general por todos los murciélagos frugívoros, su composición nutricional es pobre al igual que todos los frutos preferidos por murciélagos; sin embargo, es un recurso muy abundante a nivel de dosel, compensando su bajo contenido nutricional; es probable que la preferencia de Ectophyllini

por *Cecropia* se deba principalmente a dicha abundancia más que a su contenido nutricional (Charles-Dominique, 1986). Otros elementos nutricionales de los frutos consumidos por murciélagos han sido poco estudiados; por ejemplo, se conoce que minerales como el calcio y el potasio están presentes en cantidades considerables en los frutos de *Ficus* (Bravo et al., 2012); por otro lado los metabolitos secundarios de los frutos consumidos por murciélagos hasta ahora son desconocidos, pero puede que sean importantes, como lo son para la dieta de otros vertebrados (Dearing et al., 2005). En síntesis, *Carollia*, *Sturnira* y *Artibeus*, a nivel de género, aparentemente cubren sus requerimientos nutricionales alimentándose principalmente de determinadas plantas, evitando así, en cierto grado, una posible competencia dentro de un mismo ecosistema y definiendo la organización que observamos en la estructura trófica.

El otro factor clave en la selección/preferencia de recursos de los murciélagos frugívoros sugerido por Saldaña-Vázquez (2014), corresponde a la disponibilidad de recursos quiropterocóricos en la zona; es decir, si un recurso es muy abundante es más probable que los murciélagos mantengan su preferencia en dicho recurso, en caso contrario tenderán más a alimentarse de otros recursos diferentes a los que usualmente prefiere. Este factor está directamente relacionado también con la abundancia de los géneros de murciélagos en cada ecosistema. Por ejemplo, dada la preferencia de *Artibeus* por frutos de dosel, en ecosistemas con gran cantidad de claros o cultivos (dosel abierto) estos serán mucho menos abundantes y probablemente tiendan a alimentarse de otros recursos (Saldaña-Vázquez, 2014). También podemos mencionar como ejemplo que en ciertos ecosistemas *Sturnira* suele tener una dieta con mayor porcentaje de *Piper* en comparación a las Solanaceas, probablemente debido a que la abundancia de *Piper* era mucho mayor durante el periodo de estudio (Da Silva et al., 2008). A pesar del posible efecto de este factor, se ha comprobado que algunos murciélagos mantienen sus preferencias alimenticias incluso cuando otros recursos son más abundantes (Dumont, 2003; Morrison, 1978); sin embargo, aún es necesario realizar más estudios sobre la influencia de la abundancia de frutos en la selección de recursos por murciélagos.

Otro factor importante de mencionar debido a que puede explicar la alimentación generalista de ciertos murciélagos corresponde a un enfoque del análisis de redes de interacción, el cual sugiere que la abundancia de las especies es uno de los principales determinantes de la topología de la red (Burns, 2006; Stang et al., 2006). De esta manera, los caracteres particulares de las especies no serían la causa principal de su alimentación

generalista; en cambio su abundancia es la que determina que tanto interaccionan con la otra parte (en este caso, murciélagos interactuando con plantas). Es decir, la abundancia de *Carollia perspicillata* y *Carollia brevicauda* explicaría su cierto grado de carácter generalista hallado en este estudio. En ecosistemas donde las especies de *Carollia* no son las especies más abundantes no suelen presentar dicho carácter generalista y se alimentan principalmente de *Piper* y Solanaceas (Giannini & Kalko, 2004; Lou & Yurrita, 2005; Novoa et al., 2011). *Carollia benkeithi* a pesar de su abundancia no presentó el mismo grado de carácter generalista que sus congéneres, probablemente debido a su tamaño (Fleming, 1991), factor que se discute más adelante.

#### **4.2.2. Análisis de nicho alimenticio**

Como ya se comentó, *Carollia perspicillata* y *Carollia brevicauda* suelen desempeñarse como generalistas dentro de los ensamblajes de murciélagos frugívoros donde son abundantes (Castaño et al. 2018; Cloutier & Thomas, 1992), lo cual se evidencia en sus valores de amplitud de nicho en este estudio. Esto probablemente se debe principalmente a su abundancia en el bosque de estudio (Burns, 2006; Stang et al., 2006). *Carollia benkeithi*, a pesar de su abundancia, presentó una amplitud de nicho menor ya que las especies de las que se alimentó fueron pocas en comparación a sus congéneres. Las demás especies presentaron amplitudes de nicho moderadas o bajas, probablemente debido a su menor número de registros dietarios en comparación a las especies de *Carollia*, por lo que no podemos afirmar si realmente son especialistas debido a la baja cantidad de muestras; sin embargo, con base en nuestros resultados podemos sugerir que poseen un cierto grado de especialización dirigido a la selección de determinados recursos, contrario a *C. perspicillata* y *C. brevicauda*, especies que, a pesar de alimentarse principalmente de *Piper*, incluyeron muchas otras especies en su dieta.

Respecto a la competencia entre las especies frugívoras, los altos índices de solapamiento de nicho entre congéneres o miembros de una misma tribu, son un resultado común en la mayoría de estudios (Lou & Yurrita, 2005; Maguiña et al., 2012; Novoa et al., 2011). De esta manera, este resultado sugiere que existe un grado de exclusión competitiva entre *Carollia*, *Sturnira* y la tribu Ectophyllini (*Artibeus* y *Platyrrhinus*), la cual también se observa en la estructura trófica del ensamblaje discutida en la siguiente sección. Estos bajos índices de solapamiento de nicho alimenticio observados entre los murciélagos no emparentados (a nivel de género o tribu) probablemente se deben a los factores intrínsecos

y extrínsecos que explican su selección de recurso, los cuales fueron mencionados en la sección de discusión de dieta. Sin embargo, con la información cuantitativa que nos brinda el índice de solapamiento de nicho, en este caso, no es posible determinar si existen diferencias a nivel de especie dentro de los tres grupos posiblemente definidos por una exclusión competitiva.

#### 4.2.3. Estructura trófica

La estructura trófica también sugiere la exclusión competitiva entre *Carollia*, *Sturnira* y la tribu Ectophyllini hallada en el análisis de solapamiento de nicho. Adicionalmente, este análisis muestra que las especies del género *Carollia* se dividieron en dos módulos, uno correspondiente a *C. perspicillata*/*C. brevicauda* y otro a *C. benkeithi*. La organización obtenida posee una modularidad de 0.35, lo cual representa una compartimentalización moderada y es lo esperado para las redes de interacción de murciélagos frugívoros (Mello et al., 2011). Esta modularidad moderada se debe a que no existen fuertes restricciones de parte de los frutos sobre sus consumidores/dispersores; el tamaño de los frutos, la composición nutricional, el color, y otros factores generan ciertas preferencias en la selección de recursos mas no restringen (Saldaña-Vázquez, 2014), como puede suceder en las interacciones de polinización, mirmecofilia y otras, las cuales suelen presentar modularidades más altas (Dáttilo et al., 2011; Olesen et al., 2007).

El módulo de la tribu Ectophyllini estuvo definido principalmente por los géneros *Cecropia* y *Ficus*, como se esperaba debido a su alto consumo de estos frutos, pero también incluyó a *Cissampelos*, debido a que fue únicamente consumido por *A. lituratus*; y a la especie “Inderterminado 1” que fue consumida dos veces por *A. planirostris*. De igual manera, se formó el módulo entre *Sturnira* y Solanaceae, con la presencia de Araceae sp. 1 en el módulo; sin embargo, esta no es determinante debido a la alta frecuencia de las solanáceas. No es posible realizar un análisis más detallado dentro de estos dos módulos ([Ectophyllini-*Cecropia/Ficus*] y [*Sturnira*-Solanaceae]) debido a la baja frecuencia de registros dietarios de las especies que conforman dichos módulos, pero es suficiente para corroborar su existencia en el ensamblaje de murciélagos evaluado en este estudio. Si bien *Carollia* formó dos módulos, ambos módulos estuvieron definidos por especies de *Piper*, confirmando que la tendencia de *Carollia* a alimentarse de *Piper* es observable en la organización del ensamblaje. Por esta razón, se consideró la existencia de un módulo (con dos sub-módulos) denominado [*Carollia-Piper/Otros*], definido por *Piper*, pero que

también incluye una variedad de especies poco frecuentes en la dieta del ensamblaje de murciélagos frugívoros.

#### **4.2.3.1. Relaciones tróficas de las especies del género *Carollia***

Dentro del módulo [*Carollia-Piper/Otros*], *Carollia benkeithi* formó un sub-módulo separado de sus congéneres con dos especies de *Piper*, *Banara guianensis* y *Cyclanthaceae* sp., el cual es definido principalmente por las dos especies de *Piper*. En el caso de *C. perspicillata/C. brevicauda*, su sub-módulo consistió en las especies de *Piper* restantes, *Vismia* y todas las demás especies poco frecuentes en la dieta del ensamblaje, debido a que ambos *Carollia* fueron los principales o los únicos murciélagos en alimentarse de dichas plantas poco frecuentes.

Fleming (1991) sugirió que las especies pequeñas de *Carollia* (*C. castanea* y *C. benkeithi*) presentan una amplitud de nicho alimenticio menor y centran su alimentación principalmente en *Piper*, mientras que las especies grandes poseen una amplitud de dieta mayor, pero mantienen su preferencia por *Piper*. Por otro lado, Bonaccorso et al., (2007) hallaron diferencias en los hábitos de forrajeo de *C. castanea* y *C. perspicillata*, *C. castanea* se moviliza mayormente en parches de *Piper hispidum*, mientras que *C. perspicillata* frecuenta tanto parches de *Piper hispidum* como de *Cecropia sciadophylla*; no obstante, en épocas en que la disponibilidad de frutos de *Piper* disminuye, *C. castanea* se moviliza por los parches de *C. sciadophylla*, a pesar de eso su alimentación en dicho árbol es muy baja. Además Bonaccorso et al. (2007) también hallaron diferencias en los refugios usados por ambas especies y en su velocidad de alimentación (*C. perspicillata* se alimenta más rápido que *C. castanea*). Las diferencias en alimentación también han sido comprobadas anteriormente por Thies & Kalko (2004), quienes hallaron que el 92% de la dieta de *C. castanea* fue *Piper*, mientras que en *C. perspicillata* solo fue un 58.3%. Incluso, dicho estudio halló que las especies de *Piper* de espacios abiertos eran mayormente consumidas por *C. perspicillata*, mientras que *C. castanea* consumió especies de *Piper* de bosque y de espacios abiertos en proporciones similares. Esta diferencia entre especies de *Piper* preferidas por *C. perspicillata* y *C. castanea* también ha sido comprobada por Andrade et al. (2013) mediante experimentos de selección de recursos; sin embargo, Maynard et al. (2019) sugieren que las diferencias son menores. Entonces, existen ciertas evidencias de que *C. perspicillata* y *C. castanea* tienen diferencias en cuanto a hábitos alimenticios, forrajeo y selección de recursos.

En este estudio, *C. benkeithi* presentó mayor frecuencia de *P. scabridulicaule* y *P. arboreum* en comparación con las otras especies de *Piper*. *C. benkeithi* no se alimentó de *P. glabribaccum* ni *P. calvescentinerve*, especies que poseen espigas grandes (Sauñe, 2011), posiblemente por esa razón a *Carollia benkeithi* se le dificulta alimentarse de esas especies de *Piper*. Por otro lado, *C. perspicillata* y *C. brevicauda* en conjunto se alimentaron de todas las especies de *Piper* registradas en este estudio, pero el porcentaje de *P. scabridulicaule* y *P. arboreum* en su dieta fue menor al de *C. benkeithi*. Además de estas diferencias, *C. benkeithi* no se alimentó de *Cecropia* ni *Ficus*, géneros cuyas especies fructifican a nivel de subdosel o dosel (con excepción de algunos *Ficus*) (Cáceres, 2004); *C. benkeithi* solo se alimentó de arbustos de sotobosque. En contraste, *C. brevicauda* y *C. perspicillata* si se alimentaron de *Cecropia* y *Ficus*.

La frecuencia de frutos de subdosel y dosel es muy baja (8.54 por ciento) en la dieta de *C. benkeithi* y *C. castañea* (Tabla 5), mientras *C. perspicillata* si incluye frecuentemente frutos de subdosel/dosel en su dieta (Andrade et al., 2013; Bonaccorso et al., 1979; Castaño et al.; 2018; Gorchoy et al. 1995). Es probable que el porcentaje sea incluso menor, ya que en algunos estudios consideraron a las especies epifitas como recursos de dosel; sin embargo, las epifitas también pueden crecer en estratos verticales más bajos, como es el caso de *Philodendron*; además algunas especies que alcanzan un porte arbóreo como las especies de *Ficus*, se consideraron como frutos de dosel pero, algunos *Ficus* fructifican a nivel de sotobosque (Cáceres, 2004), como *Ficus paraensis*, especie registrada en este estudio. Por otro lado, las capturas a nivel de dosel de *C. castanea* y *C. benkeithi* son muy bajas en estudios anteriores: Pereira et al. (2010) registraron solo un 10% de individuos de *C. castanea* en el dosel; mientras que Ascorra et al. (1996) capturaron solo un 1% de los individuos de *C. benkeithi* a nivel de dosel. Además, un estudio realizado con isotopos estables de carbono halló que *C. castanea* es una especie que forrajea principalmente en el sotobosque, mientras que *C. perspicillata* potencialmente podría alcanzar estratos verticales más altos, aunque los recursos de subdosel/dosel no sean dominantes en su dieta (Rex et al., 2011). Asimismo, Bonaccorso et al. (2007) sugieren también que *Carollia castanea* puede explotar los recursos de sotobosque mejor que *Carollia perspicillata* debido a su pequeño tamaño y baja carga alar.

**Tabla 5.** Compilación de estudios sobre la ocurrencia de frutos de sotobosque y subdosel/dosel en la dieta de *Carollia benkeithi* y *Carollia castanea*.

<b>Especie (Muestras analizadas)</b>	<b>Fuente</b>	<b>Lugar</b>	<b>Frutos de sotobosque</b>	<b>Frutos de subdosel/dosel</b>
<i>C. castanea</i> (203)	López & Vaughan (2007)	Costa Rica, Heredia	238	0
<i>C. castanea</i> (51)	Palmerein et al. (1989)	Costa Rica, Heredia	45	1
<i>C. castanea</i> (335)	Giannini & Kalko (2004)	Panamá, Barro Colorado	274	60*
<i>C. castanea</i> (150)	Andrade et al. (2013)	Panamá, Barro Colorado	179	2
<i>C. castanea</i> (60)	Bonaccorso (1979)	Panamá, Barro Colorado	49	15
<i>C. castanea</i> (13)	Moreno-Mosquera (2011)	Colombia, Cauca	12	1
<i>C. castanea</i> (2)	Aroca et al. (2016)	Colombia, Caldas	1	1
<i>C. castanea</i> (1)	Suarez-Castro & Montenegro (2015)	Colombia, Meta	1	0
<i>C. castanea</i> (10)	Bonaccorso et al. (2007)	Ecuador, Orellana	9	1
<i>C. benkeithi</i> (3)	Michuy & Tananta (2013)	Perú, Iquitos	2	1
<i>C. benkeithi</i> (49)	Ascorra et al. (1996)	Perú, Madre de Dios	35	0
<i>C. benkeithi</i> (48)	Gorchov et al. (1995)	Perú, Iquitos	43	4
<i>C. benkeithi</i> (5)	Zavala (2018)	Perú, Madre de Dios	4	2
<i>C. benkeithi</i> (43)	Este estudio	Perú, Junín	51	0
<b>Total</b>			943	88
<b>Porcentaje</b>			91.46%	8.54%

\*Giannini & Kalko (2004) no dan detalles respecto a algunas especies consumidas, los 60 registros de frutos de subdosel/dosel pueden estar sobrestimados.

La descripción realizada sobre el uso del subdosel/dosel por *Carollia* pequeños y grandes no nos permite explicar los procesos involucrados en la posible diferenciación de ambos grupos de *Carollia*; sin embargo, nos da una aproximación al respecto. Entonces, con base en la información disponible, y la generada en este estudio, es posible que las especies de *Carollia* pequeñas estén restringidas en cierto grado a movilizarse y alimentarse en el sotobosque, mientras que las especies grandes pueden usar con mayor libertad los estratos verticales tanto de sotobosque como de subdosel y dosel. Corroborar esta idea nos permitiría entender mejor la coexistencia de las especies de *Carollia* en un mismo hábitat.

Sin embargo, son pocos los estudios que realizan un muestreo a nivel subdosel/dosel con igual intensidad que en el sotobosque debido a la dificultad logística; por lo que es necesario desarrollar más estudios específicos que pongan a prueba dicha hipótesis.

#### **4.2.4. Potencial influencia en la dispersión de semillas**

El ensamblaje de murciélagos frugívoros estudiado está dispersando al menos 32 especies de plantas (excluyendo *Cissampelos*). La mayoría de las plantas dispersadas por murciélagos en este estudio corresponden a plantas pioneras: *Piper*, *Solanum*, *Cecropia*, *Vismia*, *Ficus* y *Banara*. Esto coincide con la ampliamente documentada función de los murciélagos como importantes dispersores de semillas durante las primeras etapas de la regeneración de los bosques. Esto es particularmente importante para el bosque en estudio, pues existe una alta propensión a perturbaciones debido a las actividades agrícolas que se realizan colindantes al bosque. Justamente el ensamblaje de murciélagos evaluado corresponde al borde y zonas cercanas al borde del bosque, lo que significa que estos murciélagos posiblemente están cumpliendo una función activa constante enriqueciendo el banco de semillas en la zona y continuarán dispersando semillas en caso se realice alguna perturbación en el borde del bosque.

Probablemente, desde un enfoque cuantitativo los murciélagos del género *Carollia* puedan desempeñarse como los dispersores más importantes debido a su abundancia y alimentación, en cierto grado, generalista. Sin embargo, las otras especies poseen una importancia cualitativa, debido a que su aporte a la lluvia de semillas es más dirigido a ciertas especies de plantas en particular que las especies de *Carollia* no consumen o lo hacen en baja frecuencia, como se puede observar en la estructura trófica. Por ejemplo, las especies del género *Sturnira* son las únicas que consumieron *Cestrum*; las especies de *Artibeus* son las que se alimentan principalmente las especies de *Ficus*, mientras que para *Carollia*, *Ficus* es un recurso raro en su dieta. De esta manera, la lluvia de semillas generada por el ensamblaje de murciélagos frugívoros en el bosque del IRD - Fundo Santa Teresa es diversa y depende, en diferentes grados, de todas las especies de murciélagos.

## V. CONCLUSIONES

- Las relaciones tróficas en el ensamblaje de murciélagos frugívoros del bosque del IRD - Fundo Santa Teresa, durante los años 2015 y 2016, sugieren la existencia de especies de murciélagos generalistas y especialistas, competencia por recursos alimenticios entre diferentes especies y una estructura trófica que permite la coexistencia de dichas especies de murciélagos.
- La dieta del ensamblaje de murciélagos frugívoros consistió en frutos de al menos 33 especies de plantas, y artrópodos.
- *Carollia perspicillata* y *Carollia brevicauda* presentaron bajos grados de especialización en su alimentación, sugiriendo su desempeño como generalistas en el ecosistema a pesar de la alta frecuencia de *Piper* en su dieta; las demás especies si presentaron una dominancia más marcada de ciertos recursos en sus dietas
- Los valores de solapamiento de nicho alimenticio fueron altos entre los murciélagos filogenéticamente cercanos; sin embargo, fueron bajos entre especies no emparentadas (género/tribu), sugiriendo una posible exclusión competitiva por recurso a nivel de género y tribu.
- La estructura trófica del ensamblaje de murciélagos frugívoros presentó tres módulos: [*Carollia* – *Piper*/Otros], [*Sturnira* – Solanaceae], [Ectophyllini - *Cecropia/Ficus*]; y dos sub-módulos dentro del módulo de [*Carollia* – *Piper*/Otros]: uno definido por *C. perspicillata* y *C. brevicauda*, y el otro por *C. benkeithi*; sugiriendo la existencia de una organización en el ensamblaje de murciélagos frugívoros estudiado con base en su alimentación.
- La separación de *Carollia benkeithi* en un módulo definido por *Piper*, *Banara* y *Cyclanthaceae*, sugiere que presenta un mayor grado de especialización en su alimentación respecto a sus congéneres, y la ausencia de frutos de subdosel/dosel en su dieta sugiere un posible grado de restricción al sotobosque.

## VI. RECOMENDACIONES

- Continuar el estudio de dieta con otros métodos como el uso de isotopos estables o código de barras de ADN, para documentar ítems alimenticios que no podemos determinar a nivel de especie mediante observación directa.
- Realizar estudios que evalúen el acceso de *Carollia benkeithi* al subdosel/dosel y su alimentación en frutos en ese estrato vertical.
- Evaluar la abundancia de plantas de las especies consumidas y la oferta de frutos en la comunidad vegetal del bosque estudiado, ya que son factores que pueden influir en las relaciones tróficas.
- Estudiar aspectos específicos de la dispersión de semillas por murciélagos frugívoros: distancia de desplazamiento de las semillas del árbol madre, influencia sobre la germinación y establecimiento de la planta dispersada, entre otros.
- Evaluar ensamblajes de murciélagos de otros gremios tróficos como insectívoros y nectarívoros.
- Emplear la información generada en este estudio para el desarrollo de planes de regeneración de bosques y para la conservación de la fauna silvestre, en especial de murciélagos.

## VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Aguirre, L.F. (2002). Structure of a Neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy*, 83(3): 775-784. doi: 10.1644/1545-1542(2002)083<0775:soansb>2.0.co;2
2. Albuquerque, L.B.; Velázquez, A.; Mayorga-Saucedo, R. (2006). Solanaceae composition, pollination and seed dispersal syndromes in Mexican Mountain Cloud Forest. *Acta Botanica Brasilica*, 20(3): 599-613. doi: 10.1590/S0102-33062006000300010
3. Andrade, T.Y.; Thies, W.; Rogeri, P.K.; Kalko, E.K.; Mello, M.A. (2013). Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 94(5): 1094-1101. doi: 10.1644/12-MAMM-A-244.1
4. Arguero, A.; Jiménez-Robles, O.; Sánchez-Karste, F.; Baile, A.; de la Cadena, G.; Barboza, M.K. (2012). Observaciones sobre dispersión de semillas por murciélagos en la alta Amazonía del sur de Ecuador. En DG. Tirira; SF, Burneo (Eds), *Investigación y conservación sobre murciélagos en el Ecuador* (p. 37-46). Quito, Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Fundación Mamíferos y Conservación Asociación Ecuatoriana de Mastozoología.
5. Arias, E.; Pacheco, V.; Cervantes, K.; Aguilar, A.; Álvarez, J. (2016). Diversidad y composición de murciélagos en los bosques montanos del Santuario Nacional Pampa Hermosa, Junín, Perú. *Revista peruana de biología*, 23(2): 103-116. doi: 10.15381/rpb.v23i2.12381
6. Arias, E. & Pacheco, V. (2019). Dieta y estructura trófica de un ensamblaje de murciélagos en los bosques montanos del Santuario Nacional Pampa Hermosa, Junín, Perú. *Revista peruana de biología*, 26(2): 169 - 182. doi: <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v26i2.16375>
7. Aroca, A.K.; Hurtado, M.A.; Murillo-García, O.E. (2016). Diet Preference in Frugivorous Bats (Phyllostomidae) within a Fragment of Dry Tropical Forest. *Revista de Ciencias*, 20(SPE): 139-146.

8. Ascorra, C.F.; Solari, S.; Wilson, D.E. (1996). Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza En DE, Wilson; A. Sandoval (Eds). *Manu: The Biodiversity of southeastern Peru* (p. 585-604). Washington, Estados Unidos: Smithsonian Institution.
9. August, P.V. (1981). Fig Fruit Consumption and Seed Dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the Llanos of Venezuela. *Biotropica*, 13(2): 70. doi: 10.2307/2388073
10. Barros, M.A.; Rui, A.M.; Fabian, M.E. (2013). Seasonal variation in the diet of the bat *Anoura caudifer* (Phyllostomidae: Glossophaginae) at the southern limit of its geographic range. *Acta Chiropterologica*, 15(1): 77-84. doi: 10.3161/150811013X667876
11. Batista, C.B.; Reis, N.R.; Rezende, M.I. (2017). Nutritional content of bat-consumed fruits in a forest fragment in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 77(2): 244-250. doi: 10.1590/1519-6984.10115
12. Beckett, S.J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society open science*, 3(1): 140536. doi: 10.1098/rsos.140536
13. Bonaccorso, F.J. (1979). Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin Fla State Museum Biol Survey*, 24: 359-408.
14. Bonaccorso, F.J.; Winkelmann, J.R.; Shin, D.; Agrawal, C.I.; Aslami, N.; Bonney, C.; Jennings, T.D. (2007). Evidence for exploitative competition: comparative foraging behavior and roosting ecology of short-tailed fruit bats (Phyllostomidae). *Biotropica*, 39(2): 249-256. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00251.x
15. Brancalion, P.H.; Bello, C.; Chazdon, R.L.; Galetti, M.; Jordano, P.; Lima, R.A.; Medina, M.;... Reid, J.L. (2018). Maximizing biodiversity conservation and carbon stocking in restored tropical forests. *Conservation Letters*, 11(4): e12454. doi: 10.1111/conl.12454
16. Bravo, A.; Harms, K.E.; Emmons, L.H. (2012). Keystone resource (*Ficus*) chemistry explains lick visitation by frugivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 93(4): 1099-1109. doi: 10.1644/11-MAMM-A-333.1
17. Bremer, B. & Eriksson, O. (1992). Evolution of fruit characters and dispersal modes in the tropical family Rubiaceae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 47(1): 79-95. doi: 10.1111/j.1095-8312.1992.tb00657.x
18. Brown, S. & Lugo, A.E. (1990). Tropical secondary forests. *Journal of tropical ecology*, 6(1): 1-32.

19. Burns, K.C. (2006). A simple null model predicts fruit-frugivore interactions in a temperate rainforest. *Oikos*, 115: 427-432. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.15068.x
20. Cáceres, P. (2002). Caracterización dendrológica de las especies de los géneros *Ficus* y *Cecropia* (Moraceae) en el valle de Chanchamayo (Junín-Perú) (Tesis Ingeniero Forestal). Universidad Nacional Agraria la Molina. Lima, Perú.
21. Comisión Ambiental Municipal Satipo, Perú (CAMS). (2014). Diagnóstico Ambiental Local de la Provincia de Satipo. Municipalidad Provincial de Satipo, Perú. Satipo, Perú: Municipalidad Provincial de Satipo.
22. Castaño, J.H.; Carranza, J.A.; Pérez-Torres, J. (2018). Diet and trophic structure in assemblages of montane frugivorous phyllostomid bats. *Acta Oecologica*, 91: 81–90. doi:10.1016/j.actao.2018.06.005
23. Chacoff, N.P.; Vázquez, D.P.; Lomáscolo, S.B.; Stevani, E.L.; Dorado, J.; Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81(1): 190-200. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01883.x
24. Charles-Dominique, P. (1986). Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. En A. Estrada; TH, Fleming (Eds), *Frugivores and seed dispersal* (p. 119-135). Dordrecht, Holanda: Springer.
25. Charles-Dominique, P. & Cockle, A. (2001). Frugivory and seed dispersal by bats. En F; Bongers; P; Charles-Dominique; PM, Forget; M, Thery (Eds), *Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest* (p. 207-216). Dordrecht. Holanda: Springer.
26. Chokkalingam, U. & De Jong, W. (2001). Secondary forest: a working definition and typology. *The International Forestry Review*, 3: 19-26.
27. Cloutier, D. & Thomas, D.W. (1992). *Carollia perspicillata*. *Mammalian species*, 417: 1-9. doi: 10.2307/3504157
28. Coelho, D.C. & Marinho-Filho, J. (2002). Diet and activity of *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Federal District, Brazil. *Mammalia*, 66(3): 319-330.
29. Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 345: 101-118. doi: 10.1515/mamm.2002.66.3.319

30. Cornejo, F. & Janovec, J. (2010). *Seeds of Amazonian plants*. Oxfordshire, Reino Unido. Princeton University Press.
31. Costa, J.M.; da Silva, L.P.; Ramos, J.A.; Heleno, R.H. (2016). Sampling completeness in seed dispersal networks: when enough is enough. *Basic and Applied Ecology*, 17(2): 155-164. doi: 10.1016/j.baae.2015.09.008
32. Da Silva, A.G.; Gaona, O.; Medellín, R.A. (2008). Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 89(1): 43-49. doi: 10.1644/06-MAMM-A-300.1
33. Dáttilo, W.; Izzo, T.J.; Vasconcelos, H.L.; Rico-Gray, V. (2013). Strength of the modular pattern in Amazonian symbiotic ant–plant networks. *Arthropod-Plant Interactions*, 7(4): 455-461. doi: 10.1007/s11829-013-9256-1
34. De la Peña-Domene, M.; Martínez-Garza, C.; Howe, H.F. (2013). Early recruitment dynamics in tropical restoration. *Ecol. Appl.*, 23: 1124–1134. doi: 10.1890/12-1728.1
35. De la Peña-Domene, M.; Martínez-Garza, C.; Palmas-Pérez, S.; Rivas-Alonso, E.; Howe, H.F. (2014). Roles of birds and bats in early tropical-forest restoration. *PLoS One*, 9: e104656. doi: 10.1371/journal.pone.0104656
36. Dearing, M.D.; Foley, W.J.; McLean, S. (2005). The influence of plant secondary metabolites on the nutritional ecology of herbivorous terrestrial vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36: 169-189. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152617
37. Díaz, M.M.; Aguirre, L.F.; Barquez, R.M. (2011). *Clave de Identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica*. Cochabamba, Bolivia. Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada.
38. Díaz, M.M.; Solari, S.; Aguirre, L.F.; Aguiar, L.M.S.; Barquez, R.M. (2016). *Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica*. Córdoba, Argentina. PCMA.
39. Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18: 307-318. doi: 10.2307/2388574
40. Dormann, C.F.; Gruber, B.; Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, 8(2): 8-11.
41. Dumont, E.R. (2003). Bats and fruit: an ecomorphological approach. En TH, Kunz; MB, Fenton (Eds.), *Bat Ecology* (p. 398–429). Chicago, Estados Unidos. University of Chicago Press.

42. Ellison, A.M.; Denslow, J.S.; Loiselle, B.A. (1993). Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology*, 74(6): 1733-1749. doi: 10.2307/1939932
43. Emmons, L. (1990). *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. Chicago, Estados Unidos. University of Chicago Press.
44. Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
45. Food and Agriculture Organization (FAO) & Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR). (2017). *Nuestros bosques en números. Primer reporte del Inventario Nacional Forestal y de Fauna Silvestre*. Lima. Perú.
46. Fauth, J.E.; Bernardo, J.; Camara, M.; Resetarits, W.J.; Van Buskirk, J.; McCollum, S.A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist*, 147(2): 282-286.
47. Fearnside, P.M. & Guimarães, W.M. (1996). Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest ecology and management*, 80(1-3): 35-46. doi: 10.1016/0378-1127(95)03648-2
48. Fernández-Hilario, R.; Aybar, D.; Marcelo-Peña, J.L. (2012). Composición y estructura de un bosque secundario en el Fundo Santa Teresa, Satipo, Perú. *Xilema*. 25(1): 43-49.
49. Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 119-124. doi: 10.1016/0169-5347(96)81090-1
50. Fleming, T.H. (1986). Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. En A. Estrada; TH, Fleming (Eds), *Frugivores and seed dispersal* (p. 105-118). Dordrecht. Holanda: Springer.
51. Fleming, T.H. (1988). *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. Chicago, Estados Unidos. University of Chicago Press.
52. Fleming, T.H. (1991). The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72(3): 493-501. doi: 10.2307/1382132
53. Freeman, P.W. & Lemen, C.A. (2010). Simple predictors of bite force in bats: the good, the better and the better still. *Journal of Zoology*, 282(4): 284-290. doi: 10.1111/j.1469-7998.2010.00741.x

54. Garcia, Q.S.; Rezende, J.L.; Aguiar, L.M. (2000). Seed dispersal by bats in a disturbed area of Southeastern Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 48(1): 125-129.
55. Gardner, A.L. (2007). *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. Chicago, Estados Unidos. The University of Chicago Press.
56. Garvey, J.E & Whiles, M. (2016). *Trophic ecology*. Florida, Estados Unidos. CRC Press.
57. Giannini, N.P. & Kalko, E.K. (2004). Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 105(2): 209-220. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.12690.x
58. Gorchov, D.L.; Cornejo, L.F.; Ascorra, A.; Jaramillo, M. (1993). The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio*, 107(1): 339-349.
59. Gorchov, D.L.; Cornejo, L.F.; Ascorra, C.F.; Jamarillo, M. (1995). Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos*, 74: 235-250. doi: 10.2307/3545653
60. Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*, 148(1-3): 185-206. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00535-1
61. Hayward, C.E. (2013). DNA barcoding expands dietary identification and reveals dietary similarity in Jamaican frugivorous bats (Tesis Magister en Ciencias). University of Western Ontario. Ontario, Canada.
62. Henriksen, M.V.; Chapple, D.G.; Chown, S.L.; McGeoch, M.A. (2018). The effect of network size and sampling completeness in depauperate networks. *Journal of Animal Ecology*, 88(2): 211-222. doi: 10.1111/1365-2656.12912
63. Herbst, L.H. (1986). The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica*, 18(1): 39-44. doi: 10.2307/2388360
64. Hice, C.L.; Velazco, P.M.; Willig, M.R. (2004). Bats of the Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, northeastern Peru, with notes on community structure. *Acta Chiropterologica*, 6(2): 319-334. doi: 10.3161/001.006.0210
65. Holdridge, L.R. (1978). *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.

66. Horn, H.S. (1966). Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100: 419-424.
67. Horn, H.S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 25-37. doi: 10.1146/annurev.es.05.110174.000325
68. Hurlbert, S.H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1): 67-77. doi: 10.2307/1936632
69. Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30(12): 1883-1893. doi: 10.1111/1365-2435.12763
70. Kalko, E.K. (1997). Diversity in tropical bats. En: H, Ulrich (Ed.) *Tropical biodiversity and systematics* (p. 13-43). Bonn, Alemania: Proceedings of the international symposium on biodiversity and systematic in tropical ecosystems.
71. Keller, M. & Reiners, W.A. (1994). Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, nitric oxide, and methane under secondary succession of pasture to forest in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Global Biogeochemical Cycles*, 8(4): 399-409. doi: 10.1029/94GB01660
72. Levey, D.J. (1986). Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. En A. Estrada; TH, Fleming (Eds), *Frugivores and seed dispersal* (p. 147-158). Dordrecht. Holanda: Springer.
73. Levey, D.J.; Moermond, T.C.; Denslow, J.S. (1994). Frugivory: an overview. LA, McDade; KS, Bawa; HA; GS, Hartshorne (Eds.), *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical Rain Forest* (p. 282-294). Chicago. Estados Unidos: The University of Chicago Press.
74. Lihoreau, M.; Buhl, J., Charleston, M.A., Sword, G.A., Raubenheimer, D.; Simpson, S.J. (2015). Nutritional ecology beyond the individual: a conceptual framework for integrating nutrition and social interactions. *Ecology letters*, 18(3): 273-286. doi: 10.1111/ele.12406
75. Linares, E.L. & Moreno-Mosquera, E.D. (2010). Morfología de los frutiolos de *Cecropia* (Cecropiaceae) del Pacífico colombiano y su valor taxonómico en el estudio de dietas de murciélagos. *Caldasia*, 32: 275-287. doi: 10.15446/caldasia
76. Lobova, T.A.; Geiselman, C.K.; Mori, S.A. (2009). *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. New York, Estados Unidos: New York Botanical Garden.
77. Lopez, J.E. & Vaughan, C. (2007). Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de biología tropical*, 55, 301–313.

78. Lou, S. & Yurrita, C.L. (2005). Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta zoológica Mexicana*, 21(1): 83-94.
79. Maas, B.; Clough, Y.; Tschardtke, T. (2013). Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecology letters* 16(12): 1480-1487.
80. MacGregor, C.J.; Evans, D.M.; Pocock, M.J. (2017). Estimating sampling completeness of interactions in quantitative bipartite ecological networks: incorporating variation in species specialisation. *bioRxiv*, 195917. doi: 10.1101/195917
81. Marapi, R. (2013). La deforestación de los bosques: un proceso indetenible. *La Revista Agraria*, 157: 6-7.
82. Marcelo-Peña, J.L. & Reynel, C. (2014). Diversity patterns and floristic composition of permanent evaluative plots in the Peruvian central forest. *Rodriguésia*, 65(1): 35-47. doi: 10.1590/S2175-78602014000100003
83. Maynard, L.D.; Ananda, A.; Sides, M.F.; Burk, H.; Whitehead, S.R. (2019). Dietary resource overlap among three species of frugivorous bat in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 35: 165–172. doi: 10.1017/S0266467419000129
84. McKey, D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersal systems. En L.E. Gilbert & P. H. Raven (Eds.), *Coevolution of animals and plants* (p. 155-191). Austin, Estados Unidos: University of Texas Press.
85. Mello, M.A.R.; Kalko, E.K.; Silva, W.R. (2008). Movements of the bat *Sturnira lilium* and its role as a seed disperser of Solanaceae in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*, 24(2): 225-228. doi: 10.1017/S026646740800480X
86. Mello, M.A.R.; Marquitti, F.M.D.; Guimaraes Jr, P.R.; Kalko, E.K.; Jordano, P.; de Aguiar, M.A. (2011). The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS One*, 6(2): e17395. doi: 10.1371/journal.pone.0017395
87. Mello, M.A.R.; Rodrigues, F.A.; Costa, L.D.F; Kissling, W.D.; Şekercioğlu, Ç.H.; Marquitti, F.M.D.; Kalko, E.K. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124(8): 1031-1039. doi: 10.1111/oik.01613
88. Melo, F.P.; Rodriguez-Herrera, B.; Chazdon, R.L.; Medellin, R.A.; Ceballos, G.G. (2009). Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a

- Neotropical forest. *Biotropica*, 41(6): 737-743. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00528.x
89. Michuy, N.E. & Tananta, L.G. (2013). Estructura comunitaria de la Familia Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera) en bosque inundable y no inundable de la Estación Biológica Madre Selva – Rio Orosa, Loreto – Perú (Tesis biólogo). Loreto, Perú. Universidad Nacional de la Amazonia Peruana.
90. Ministerio del Ambiente (MINAM) & Ministerio de Agricultura y Riego (MINAGRI). (2015). Memoria Descriptiva del Mapa de Bosque/No Bosque año 2000 y Mapa de pérdida de los Bosques Húmedos Amazónicos del Perú 2000-2011. Lima, Perú: Programa Nacional de Conservación de Bosques para la Mitigación del Cambio Climático.
91. Moreno-Mosquera, E.A. (2011). Papel de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en la reserva forestal natural de Yotoco, municipio de Yotoco, Colombia (Tesis Magister en Ciencias-Biología). Universidad Nacional de Colombia.
92. Morrison, D. (1978). Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *J Mammal*, 59: 622-624
93. Morrison, D. (1980). Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*, 45: 270–273. doi: 10.1007/bf00346469
94. Newman, M.E. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 103(23): 8577-8582. doi: 10.1073/pnas.0601602103
95. Nogueira, M.R. & Peracchi, A.L. (2003). Fig-seed predation by 2 species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats. *Journal of Mammalogy*, 84(1): 225-233. doi: 10.1644/1545-1542(2003)084<0225:FSPBSO>2.0.CO;2
96. Novaes, R.L.M.; Menezes Jr, L.F.; Duarte, A.C.; Façanha, A.C.S. (2010). Consumo de *Psychotria suterella* Muell. Arg.(Rubiaceae) por morcegos no sudeste do Brasil. *Chiroptera Neotropical*, 16(1): 535-538.
97. Novoa, S.; Cadenillas, R.; Pacheco, V. (2011). Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en bosques del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú. *Mastozoología Neotropical*, 18(1): 81-93.
98. Nowack, R.M. (1999). *Walker's Mammals of the World*. Baltimore, Estados Unidos: John Hopkins University Press.

99. Ohwaki, A.; Tanabe, S.I.; Nakamura, K. (2007). Butterfly assemblages in a traditional agricultural landscape: importance of secondary forests for conserving diversity, life history specialists and endemics. *Biodivers. Conserv.*, 16: 1521-1539. doi: 10.1007/s10531-006-9042-9
100. Olea-Wagner, A.; Lorenzo, C.; Naranjo, E.; Ortiz, D.; León-Paniagua, L. (2007). Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 78(1): 191-200.
101. Olesen, J.M.; Bascompte, J.; Dupont, Y.L.; Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50): 19891-19896. doi: 10.1073/pnas.0706375104
102. Ortiz, L.N. (2017). Dinámica forestal en un relicto de bosque secundario tardío, sector Santa Teresa, Río Negro, Junín (Tesis Ingeniero Forestal). Lima, Perú. Universidad Nacional Agraria la Molina.
103. Pacheco, V. & Solari, S. (1997). Manual de los murciélagos peruanos con énfasis en las especies hematófagas. Lima, Perú: Organización Panamericana de la Salud/ Organización Mundial de la Salud.
104. Palmeirim, J.M.; Gorchoy, D.L.; Stoleson, S. (1989). Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats?. *Oecologia*, 79(3): 403-411. doi: 10.1007/bf00384321
105. Parolin, L.C.; Bianconi, G.V.; Mikich, S.B. (2016). Consistency in fruit preferences across the geographical range of the frugivorous bats *Artibeus*, *Carollia* and *Sturnira* (Chiroptera). *Iheringia Série Zoologia*, 106: e2016010. doi: 10.1590/1678-4766e2016010
106. Perales, C.E. (2017). Dinámica forestal en un área de bosque húmedo premontano, Fundo Santa Teresa, distrito de Río Negro, Región Junín (Tesis Ingeniero Forestal). Lima, Perú. Universidad Nacional Agraria la Molina.
107. Pereira, M.J.R.; Marques, J.T.; Palmeirim, J.M. (2010). Vertical stratification of bat assemblages in flooded and unflooded Amazonian forests. *Current Zoology*, 56(4), 469-478. doi: 10.1017/S026646741700027X
108. Ramírez, A. & Gutiérrez-Fonseca, P.E. (2016). Sobre ensambles y ensamblajes ecológicos-respuesta a Monge Nájera. *Revista de biología tropical*, 64(2): 817-819. doi: 10.15517/rbt.v64i2.21232.

109. Renner, S.S. (1986). Reproductive biology of *Bellucia* (Melastomataceae). *Acta Amazonica*, 16: 197-218. doi: 10.1590/1809-43921986161208
110. Rex, K.; Michener, R.; Kunz, T.H.; Voigt, C.C. (2011). Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. *Journal of Tropical Ecology*, 27(3): 211–222. doi: 10.1017/S0266467411000022
111. Rodríguez, E. (2010). Clima, informe temático. Proyecto Mesozonificación Ecológica y Económica para el Desarrollo Sostenible de la Provincia de Satipo. Iquitos, Perú: Convenio entre el IIAP, DEVIDA y la Municipalidad Provincial de Satipo.
112. Saldaña-Vázquez, R.A.; Sosa V.J.; Iñiguez-Dávalos L.I.; Schondube, J.E. (2013). The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat-plant interactions. *Journal of Mammalogy*, 94: 632–639.
113. Saldaña-Vázquez, R.A. (2014). Intrinsic and extrinsic factors affecting dietary specialization in Neotropical frugivorous bats. *Mammal Review*, 44(3-4): 215-224. doi: 10.1111/mam.12024
114. Sánchez, M.S & Giannini, N.P. (2018). Trophic structure of frugivorous bats in the Neotropics: emergent patterns in evolutionary history. *Mammal review* 48(2): 90-107. doi: 10.1644/11-MAMM-A-370.1
115. Santana, S.E.; Grosse, I.R.; Dumont, E.R. (2012). Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(8): 2587-2598. doi: 10.1111/j.1558-5646.2012.01615.x
116. Santos, M.; Aguirre, L.F.; Vázquez, L.B.; Ortega, J. (2003). *Phyllostomus hastatus*. *Mammalian species*, 722: 1-6. doi: 10.1644/0.722.1
117. Sauñe, A.S. (2013). Caracterización dendrológica y claves de identificación de las especies del género *Piper* en los valles de Chanchamayo y Satipo-Junín (Tesis Ingeniero Forestal). Lima, Perú. Universidad Nacional Agraria la Molina.
118. Smith, J.; Sabogal, C.; De Jong, W.; Kaimowitz, D. (1997). Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research.
119. Sosa, M. & Soriano, P.J. (1996). Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone

- of the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology*, 12(6): 805-818. doi: 10.1017/S0266467400010063
120. Stang, M.; Klinkhamer, P.G.; van der Meijden, E. (2006). Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos*, 112: 111-121. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14199.x
  121. Starkweather, P.L. (1980). Aspects of the feeding behavior and trophic ecology of suspension-feeding rotifers. En H.J., Dumont & J. Green (Eds.). *Rotatoria, Developments in Hydrobiology* (p. 63 -72). Dordrecht, Holanda: Springer.
  122. Suárez-Castro, A.F. & Montenegro, O.L. (2015). Consumo de plantas pioneras por murciélagos frugívoros en una localidad de la orinoquía colombiana. *Mastozoología neotropical*, 22(1): 125-139.
  123. Tamsitt, J.R. & Häuser, C. (1985). *Sturnira magna*. Mammalian species 240: 1-4. doi: 10.2307/3503853
  124. Thies, W. & Kalko, E.K. (2004). Phenology of Neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos*, 104: 362–376. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.12747.x
  125. Trakhtenbrot, A.; Nathan, R.; Perry, G.; Richardson, D.M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Divers Distrib*, 11: 173-181. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00156.x
  126. Traveset, A.; Olesen, J.M.; Nogales, M.; Vargas, P.; Jaramillo, P.; Antolín, E.; Heleno, R. (2015). Bird–flower visitation networks in the Galápagos unveil a widespread interaction release. *Nature communications*, 6: 6376. doi:10.1038/ncomms7376
  127. Tylianakis, J.M.; Didham, R.K.; Bascompte, J.; Wardie, D.A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett* 11: 1351-1363. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x
  128. van der Pijl, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin. Alemania: Springer.
  129. Velazco, P.M. & Patterson, B.D. (2019). Small Mammals of the Mayo River Basin in Northern Peru, with the Description of a New Species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2019 (429): 1-70. <https://doi.org/10.1206/0003-0090.429.1.1>

130. Villalobos-Chaves, D.; Padilla-Alvarez, S.; Rodriguez-Herrera, B. (2016). Seed predation by the wrinkle-faced bat *Centurio senex*: a new case of this unusual feeding strategy in Chiroptera. *Journal of Mammalogy*, 97(3): 726-733. doi: 10.1093/jmammal/gyv222
131. Wadsworth, F.H. (1987). A time for secondary forestry in tropical America. En J; Figueroa; FH, Wadsworth; S. Branham (Eds.), *Management of the Forests of Tropical America: Prospects and Technologies* (p. 189-198). Rio Piedras, Puerto Rico: Institute of Tropical Forestry.
132. Wagner, I.; Ganzhorn, J.U.; Kalko, E.K.; Tschapka, M. (2015). Cheating on the mutualistic contract: nutritional gain through seed predation in the frugivorous bat *Chiroderma villosum* (Phyllostomidae). *Journal of Experimental Biology*, 218: 1016–1021. doi: 10.1242/jeb.114322
133. Wang, W.; Ortiz, R.D.C; Jacques, F.M.; Xiang, X.G.; Li, H.L.; Lin, L.; Li, R.Q.;... Chen, Z.D. (2012). Menispermaceae and the diversification of tropical rainforests near the Cretaceous–Paleogene boundary. *New Phytologist*, 195(2): 470-478. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04158.x
134. Whitmore, J.L. (1999). The social and environmental importance of forest plantations with emphasis on Latin America. *Journal of Tropical Forest Science*, 11(1): 255-269. doi: 10.2307/43582527
135. 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. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00208-9
136. York, H.A. & Billings, S.A. (2009). Stable-isotope analysis of diets of short-tailed fruit bats (Chiroptera: Phyllostomidae: *Carollia*). *Journal of Mammalogy*, 90(6): 1469-1477. doi: 10.1644/08-MAMM-A-382R.1
137. Zavala, D. (2018). Analisis de la dieta de un ensamble de murcielagos frugivoros, en el departamento de Madre de Dios (Tesis Biologo). Arequipa, Peru. Universidad Nacional de San Agustn de Arequipa.
138. Zegarra, O. (2019). Diversidad y distribucion estacional de los ensambles de quiropteros en el bosque secundario del Fundo Santa Teresa en Satipo, Peru (Tesis Biologo). Lima, Peru. Universidad Nacional Agraria la Molina.

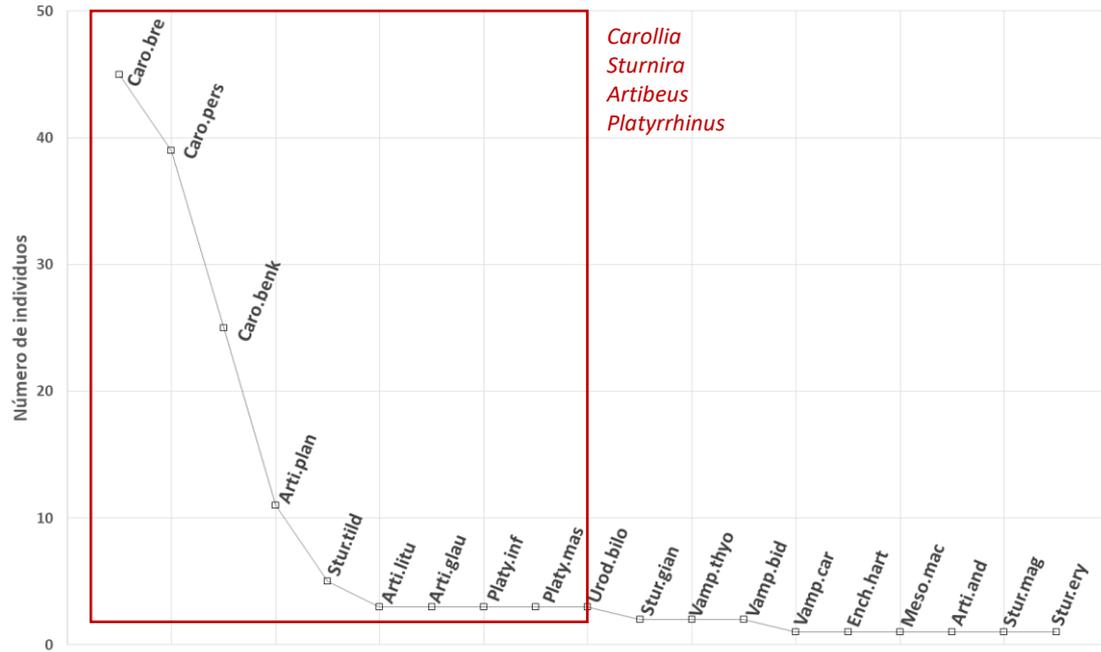
## VII. ANEXOS

**Anexo 1.** Abundancia (N), frecuencia relativa (FR), abundancia relativa (ind/12 redes-noche) (AR) y gremios tróficos (Kalko, 1997) de las especies de murciélagos del IRD-Fundo Santa Teresa en los periodos de Enero-Marzo 2015 y Mayo 2015-Setiembre 2016.

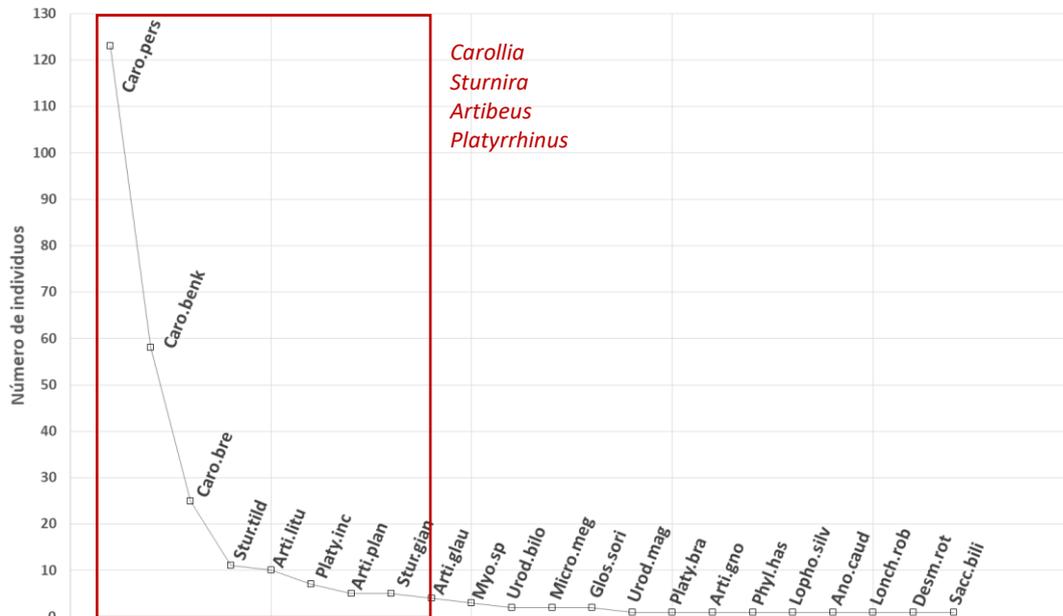
TAXONES	Febrero - Marzo 2015			Mayo 2015 - Setiembre 2016			Total			Gremio trófico
	108 redes-noche			132 redes-noche			240 redes-noche			
	N	FR	AR	N	FR	AR	N	FR	AR	
<b>FAMILIA EMBALLONURIDAE</b>										
<i>Saccopteryx bilineata</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Insectívoro
<b>FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE</b>										
<b>Subfamilia Desmodontinae</b>										
<i>Desmodus rotundus</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Hematófago
<b>Subfamilia Glossophaginae</b>										
<i>Anoura caudifer</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Nectarívoro
<i>Glossophaga soricina</i>	-	-	-	2	0.78	0.18	2	0.48	0.10	Nectarívoro
<b>Subfamilia Lonchophyllinae</b>										
<i>Lonchophylla robusta</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Nectarívoro
<b>Subfamilia Phyllostominae</b>										
<i>Lophostoma silvicolum</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Insectívoro
<i>Micronycteris cf. megalotis</i>	-	-	-	2	0.78	0.18	2	0.48	0.10	Insectívoro
<i>Phyllostomus hastatus</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Omnívoro
<b>Subfamilia Carollinae</b>										
<i>Carollia benkeithi</i>	25	15.43	2.8	58	22.75	5.27	83	19.90	4.15	Frugívoro
<i>Carollia brevicauda</i>	45	27.78	5.0	25	9.80	2.27	70	16.79	3.50	Frugívoro
<i>Carollia perspicillata</i>	39	24.07	4.3	123	48.24	11.18	162	38.85	8.10	Frugívoro
<b>Subfamilia Stenodermatinae</b>										
<b>Tribu Ectophyllini</b>										
<i>Artibeus anderseni</i>	1	0.62	0.1	-	-	-	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Artibeus glaucus</i>	3	1.85	0.3	4	1.57	0.36	7	1.68	0.35	Frugívoro
<i>Artibeus gnomus</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Artibeus lituratus</i>	3	1.85	0.3	10	3.92	0.91	13	3.12	0.65	Frugívoro
<i>Artibeus planirostris</i>	11	6.79	1.2	5	1.96	0.45	16	3.84	0.80	Frugívoro
<i>Enchisthenes hartii</i>	1	0.62	0.1	-	-	-	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Mesophylla macconnelli</i>	1	0.62	0.1	-	-	-	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Platyrrhinus incarum</i>	-	-	-	7	2.75	0.64	7	1.68	0.35	Frugívoro
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	3	1.85	0.3	-	-	-	3	0.72	0.15	Frugívoro
<i>Platyrrhinus masu</i>	3	1.85	0.3	-	-	-	3	0.72	0.15	Frugívoro
<i>Uroderma bilobatum</i>	3	1.85	0.3	2	0.78	0.18	5	1.20	0.25	Frugívoro
<i>Uroderma magnirostrum</i>	-	-	-	1	0.39	0.09	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Vampyressa thuyone</i>	2	1.23	0.2	-	-	-	2	0.48	0.10	Frugívoro
<i>Vampyriscus bidens</i>	2	1.23	0.2	-	-	-	2	0.48	0.10	Frugívoro
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	1	0.62	0.1	-	-	-	1	0.24	0.05	Frugívoro
<b>Tribu Sturniri</b>										
<i>Sturnira erythromos</i>	1	0.62	0.1	-	-	-	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Sturnira giannae</i>	2	1.23	0.2	5	1.96	0.45	7	1.68	0.35	Frugívoro
<i>Sturnira magna</i>	1	0.62	0.1	-	-	-	1	0.24	0.05	Frugívoro
<i>Sturnira tildae</i>	5	3.09	0.6	11	4.31	1.00	16	3.84	0.80	Frugívoro
<b>FAMILIA VESPERTILIONIDAE</b>										
<i>Myotis spp.</i>	-	-	-	3	1.18	0.27	3	0.72	0.15	Insectívoro

**Anexo 2.** Curvas de rango-abundancia de las especies de murciélagos en el IRD - Fundo Santa Teresa en los periodos de Enero-Marzo 2015 (Pre-muestreo) (A), Mayo 2015-Setiembre 2016 (B) y en ambos periodos (muestreo completo) (C).

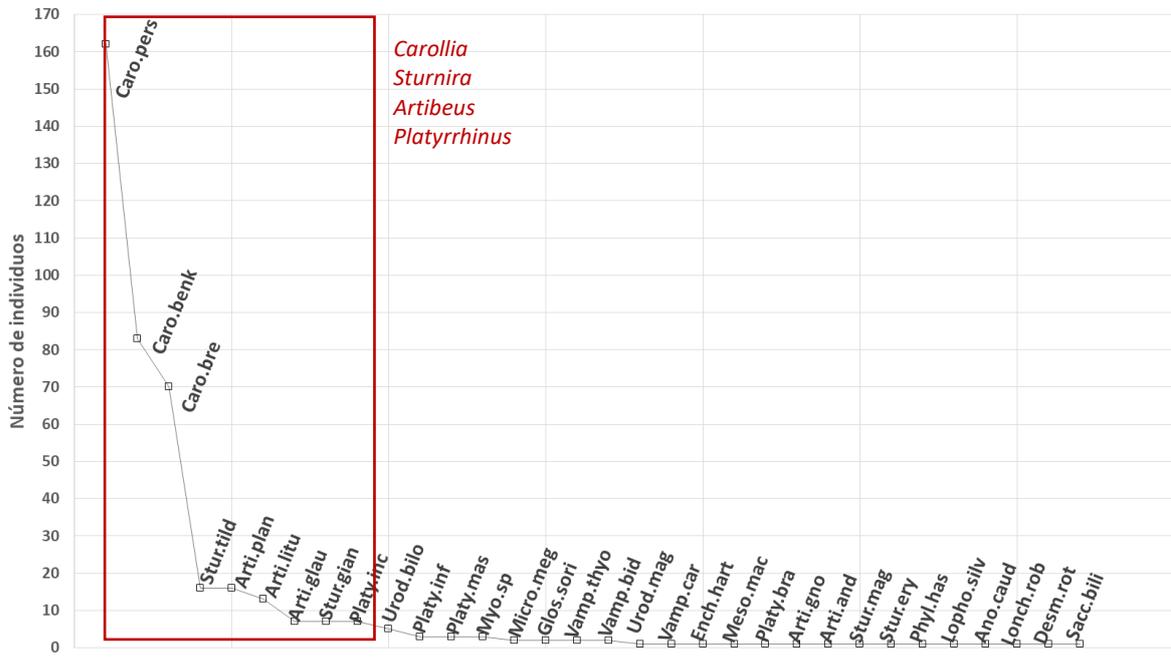
**A**



**B**

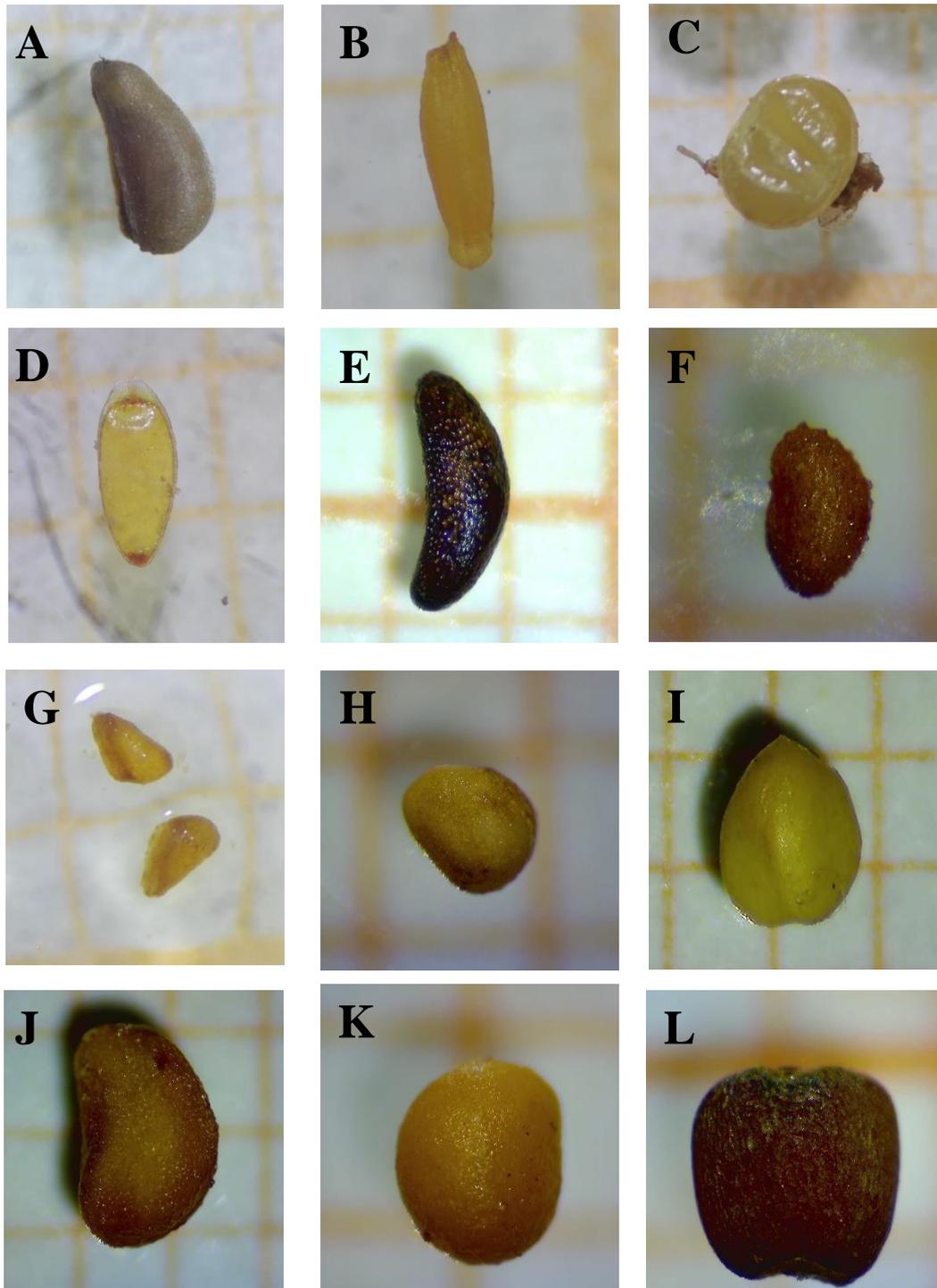


C

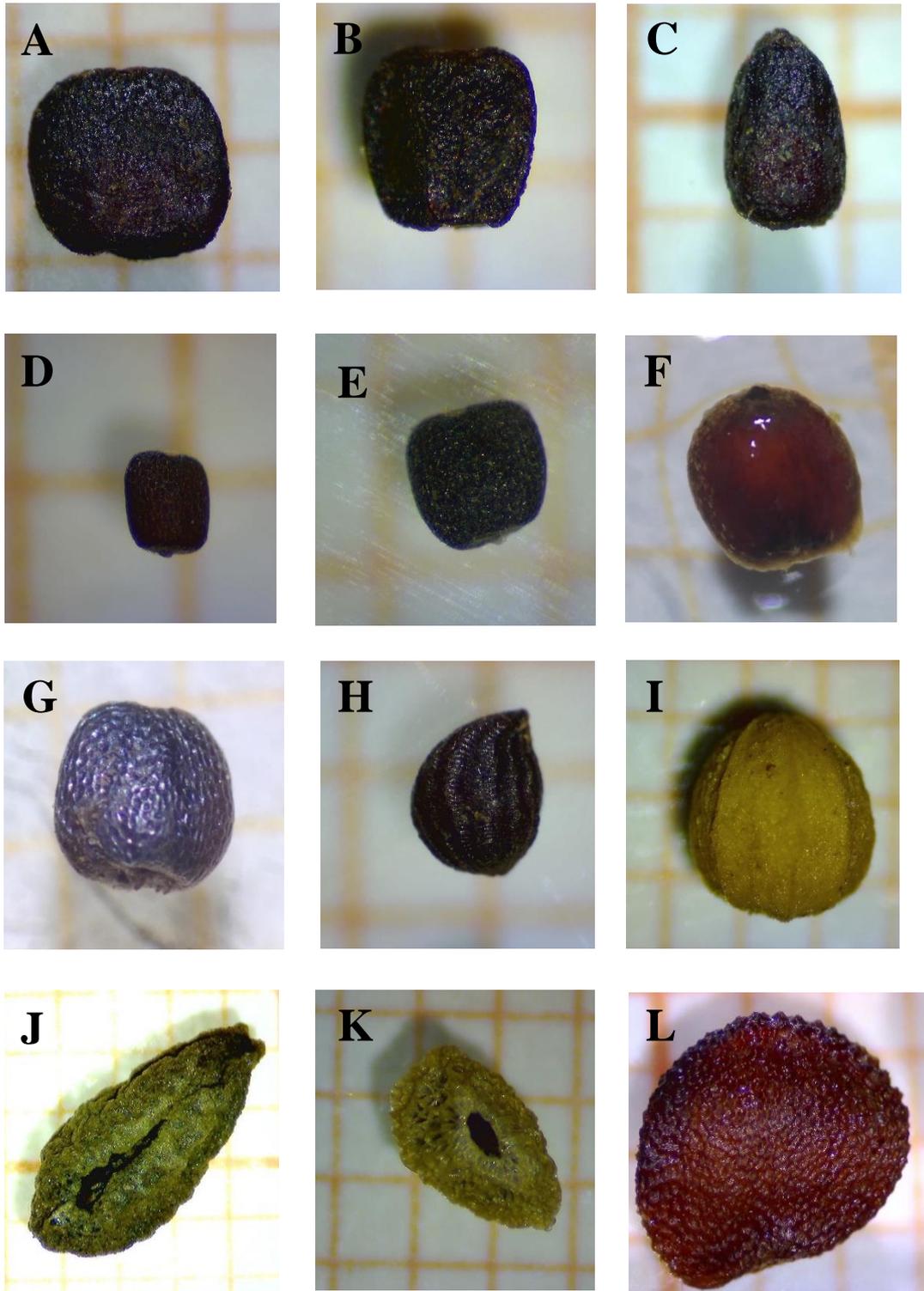




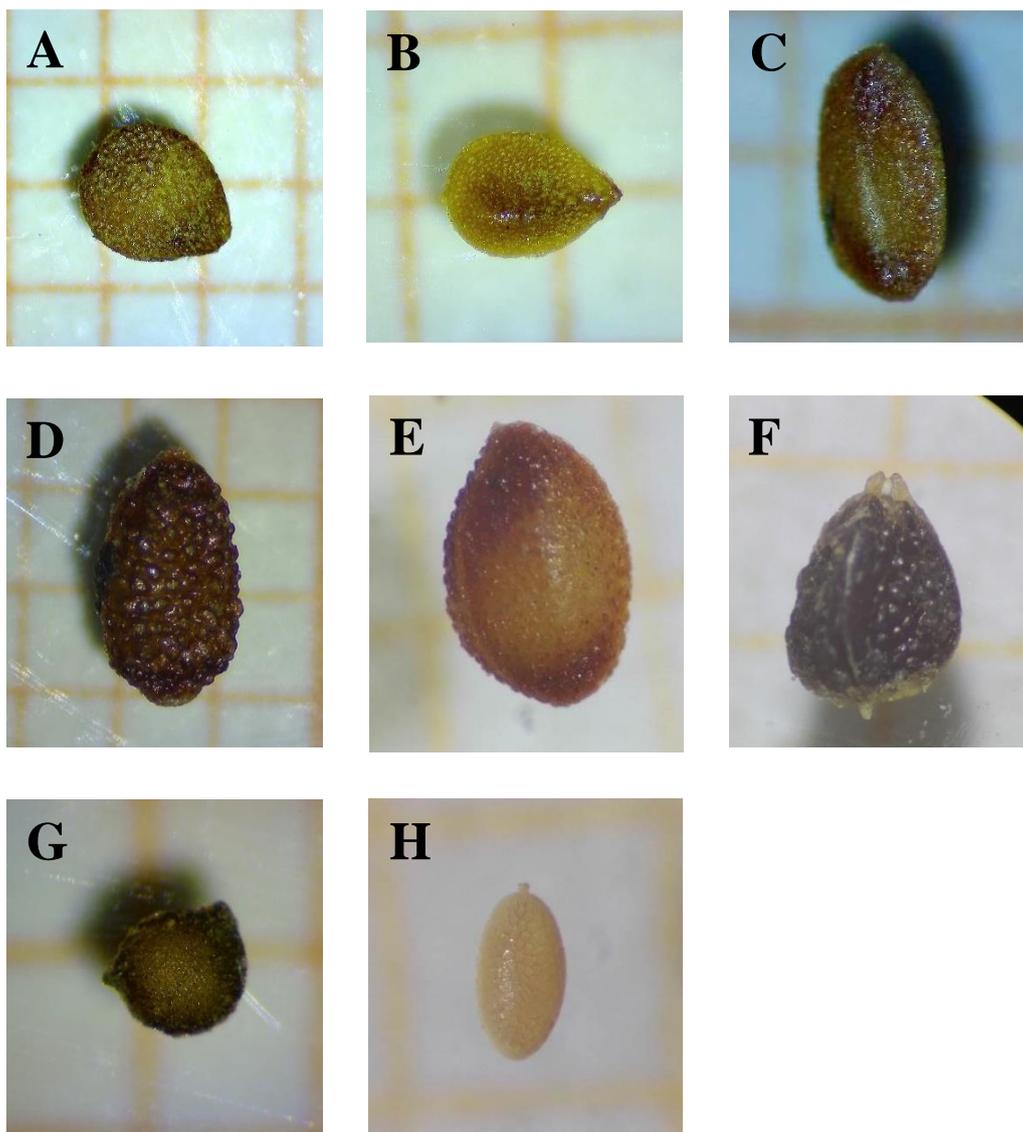
**Anexo 4.** Morfoespecies de semillas identificadas en las muestras fecales de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa.



**Anexo 4.** Morfoespecies de semillas identificadas en las muestras fecales de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa. **Araceae:** Araceae sp. 1 (A), Araceae sp. 2 (B), Araceae sp. 3; **Cyclanthaceae:** Cyclanthaceae sp. (D); **Hypericaceae:** *Vismia* sp. (E); **Melastomataceae:** *Bellucia pentamera* (F), Melastomataceae sp. (G); **Moraceae:** *Ficus* cf. *americana* (H), *Ficus obtusifolia* (I), *Ficus paraensis* (J), *Ficus trigona* (K), **Piperaceae:** *Piper arboreum* (L).

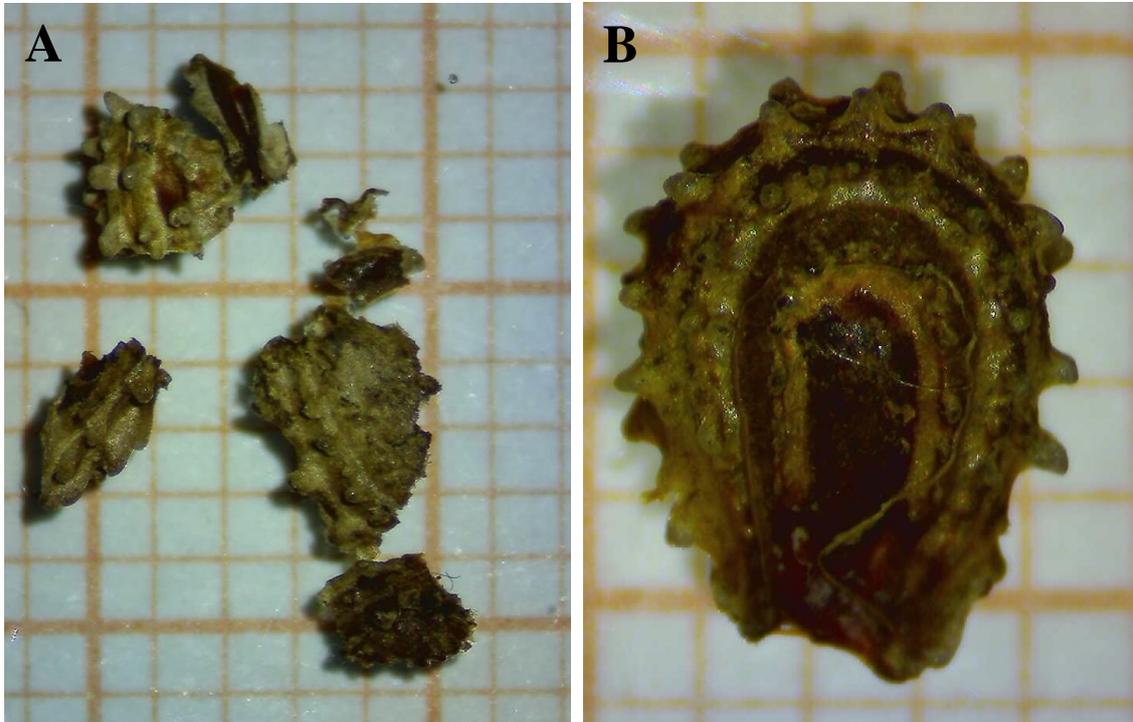


**Anexo 4.** Morfoespecies de semillas identificadas en las muestras fecales de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa. **Piperaceae:** *Piper calvescentinerve* (A), *Piper glabribaccum* (B), *Piper heterophyllum* (C), *Piper hispidum* (D), *Piper scabridulicaule* (E), *Piper* sp. 1 (F), *Piper* sp. 2 (G); **Salicaceae:** *Banara guianensis* (H) **Rubiaceae:** *Psychotria luteoviriscens* (I), **Solanaceae:** *Cestrum megalophyllum* (J), *Cestrum racemosum* (K), *Solanum grandiflorum* (L).

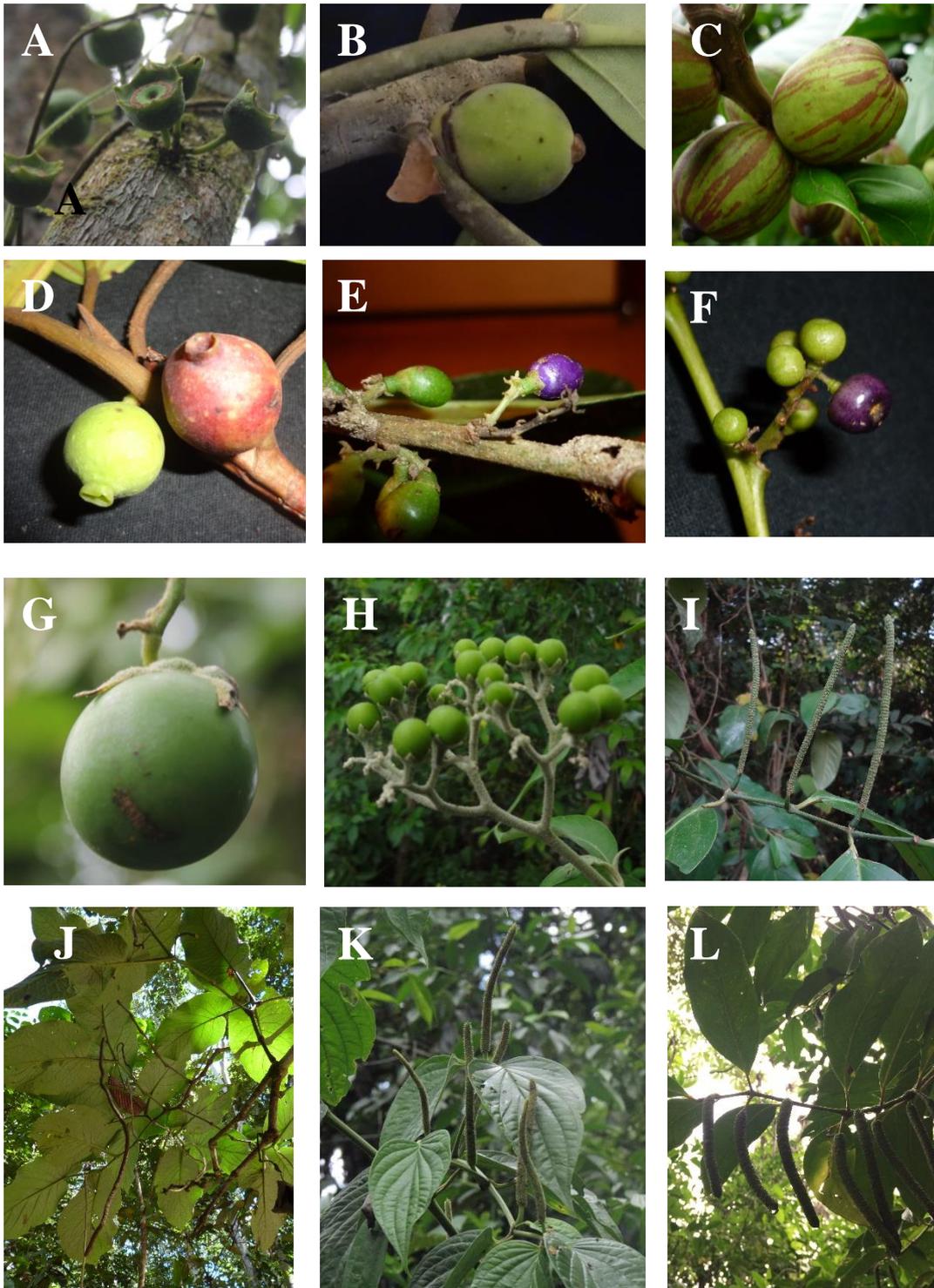


**Anexo 4.** Morfoespecies de semillas identificadas en las muestras fecales de los murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa. **Solanaceae:** *Solanum riparium* (A), Solanaceae sp. (B); **Urticaceae:** *Cecropia polystachya* (C), *Cecropia sciadophylla* (D), *Cecropia* sp. 1 (E), *Cecropia* sp. 2 (F), *Urera caracasana* (G), **Indeterminados:** Indeterminado 1 (H).

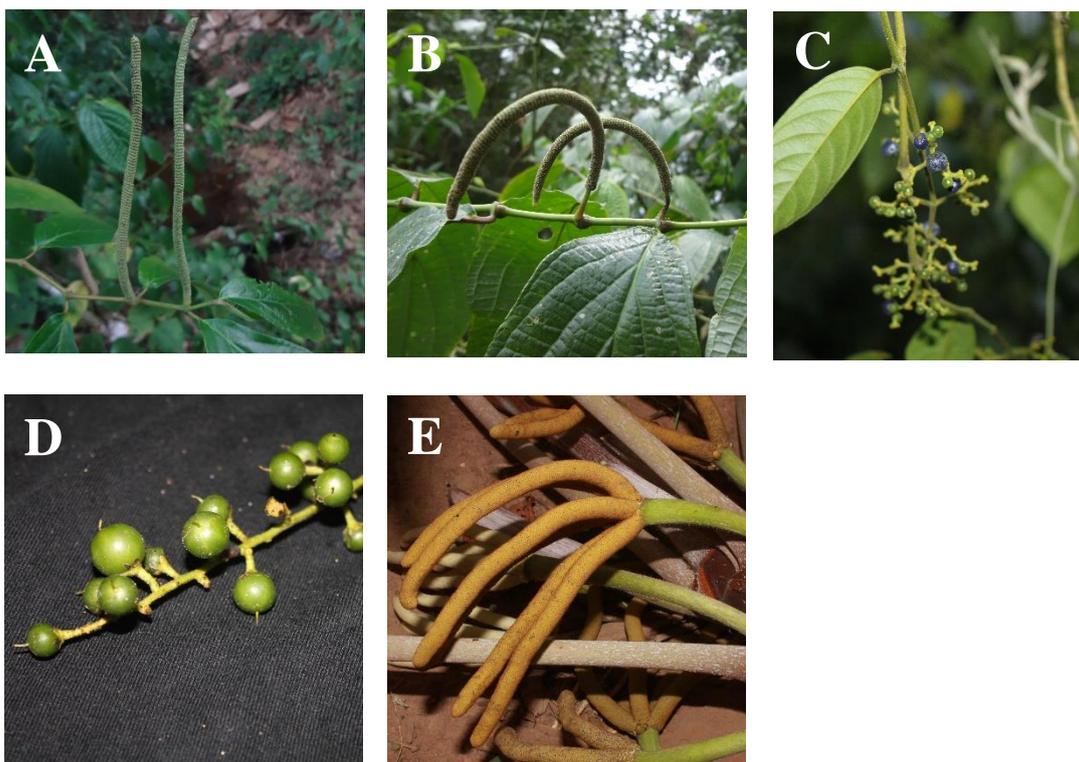
**Anexo 5.** Restos de *Cissampelos* sp. hallados en una muestra fecal de *Artibeus lituratus* (A), Semilla de *Cissampelos andromorpha* de la colección de semillas del herbario MOL-FCF (B).



**Anexo 6.** Algunos frutos de las especies consumidas por el ensamblaje de murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa.



**Anexo 6.** Algunos frutos de las especies consumidas por el ensamblaje de murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa. **Melastomataceae:** *Bellucia pentamera* (A); **Moraceae:** *Ficus obtusifolia* (B), *Ficus paraensis* (C), *Ficus trigona* (D); **Solanaceae:** *Cestrum megalophyllum* (E), *Cestrum racemosum* (F), *Solanum grandiflorum* (G), *Solanum riparium* (H); **Piperaceae:** *Piper arboreum* (I), *Piper calvescentinerve* (J), *Piper glabribaccum* (K), *Piper heterophyllum* (L).



**Anexo 6.** Algunos frutos de las especies consumidas por el ensamblaje de murciélagos frugívoros en el IRD - Fundo Santa Teresa. **Piperaceae:** *Piper hispidum* (A), *Piper scabridulicaule* (B); **Rubiaceae:** *Psychotria luteoviriscens* (C); **Salicaceae:** *Banara guianensis* (D), **Urticaceae:** *Cecropia polystachya* (E).