

# Sobreposición de dieta y variación de la estructura de las comunidades de aves y murciélagos frugívoros en fragmentos de bosque de la Estación Biológica del Beni

## Dietary overlap and variation of the communities structure of frugivorous birds and bats in forest fragments at Beni Biological Station

Luis L. Arteaga<sup>1,2,3\*</sup> & M. Isabel Moya<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> Universidad Mayor de San Andrés, Carrera de Biología

<sup>2</sup> Programa para la Conservación de los Murciélagos de Bolivia (PCMB)

<sup>3</sup> Dirección actual: Estación Biológica Tunquini. Casilla 10077, Correo Central, Instituto de Ecología, UMSA, La Paz, Bolivia.

\* autor de correspondencia: e-mail: luisart@mixmail.com

### Resumen

Evaluamos la sobreposición de dietas entre aves y murciélagos en los remanentes naturales de bosque de la Estación Biológica del Beni (Bolivia). Aplicamos el coeficiente comunitario y el de similitud comunitaria a los registros de especies de semillas en las heces. Los resultados de la sobreposición de dieta entre aves y murciélagos en las islas de bosque estudiadas muestran valores bajos según los índices utilizados ( $CC = 0,15$  y  $PS = 0,09$ ). Sin embargo, al analizar la sobreposición de dietas a nivel especie obtuvimos que los valores entre muchos murciélagos y aves son elevados para ambos índices. También comparamos la variación de la estructura de las comunidades de aves y murciélagos entre el mes de abril y julio, encontrando que la presencia y abundancia de la mayoría de las especies varía estacionalmente, siendo predominante en ambos meses el gremio de los frugívoros. Tanto la sobreposición de dietas como la estructura de la comunidad de aves y murciélagos podrían estar determinadas por la disponibilidad del recurso fruto en las islas de bosque estudiadas.

**Palabras clave:** Sobreposición de dieta, aves y murciélagos frugívoros, fragmentos de bosque, trópico.

### Abstract

We evaluated the overlap of diets between birds and bats in natural forest fragments of the Beni Biological Station (Bolivia). We applied the community coefficient (CC) and the community similarity coefficient (PS) to the different species of seeds found in fecal samples. Diet overlapping between birds and bats in the studied forest fragments showed low values in all used indexes ( $CC = 0,15$  and  $PS = 0,09$ ). However, the overlapping indexes between several species of bats and birds are very high. At the variation of the community structure of birds and bats in April and July, we found that the major part of the species exists at a high seasonal variation in their presence and abundance, constantly dominating the frugivorous species. Both, diet overlapping and community

structure of birds and bats might be determined by the availability of fruits within the studied forest fragments.

**Keywords:** Dietary overlap, fruit-eating birds and bats, community structure, forest fragments, tropical.

## Introducción

La frugivoría aparece como un modo de forrajeo en muchos tipos de animales (Jordano 1992). La pulpa de frutos carnosos es el recurso alimenticio más importante para muchos vertebrados, principalmente mamíferos y aves (Howe 1986). Según Jordano (1992) existen tres tipos básicos de frugívoros que pueden ser definidos por su potencial papel como dispersores de semillas. Primero, los dispersores legítimos son aquellos frugívoros que ingieren frutos y defecan o regurgitan semillas intactas. Luego, los depredadores de pulpa manipulan el fruto y descartan las semillas ingiriendo solamente la pulpa. Finalmente, los depredadores de semillas descartan la pulpa e ingieren las semillas o consumen el fruto entero digiriendo tanto la pulpa como las semillas. Los frugívoros que transportan semillas son llamados dispersores y aquellos que destruyen semillas son denominados granívoros, pero no existe un límite claro entre ambos grupos (Jordano 1992).

De los vertebrados frugívoros, las aves y murciélagos son considerados como los mejores dispersores de semillas en términos de cantidad, distancia de transporte de semillas (Molinari 1993, Ortiz-Pulido et al. 2000) y por ser dispersores legítimos de la mayoría de las especies de semillas que ellos ingieren (Fleming & Sosa 1994). En los ambientes tropicales y en algunos subtropicales, las aves y murciélagos suelen estar presentes todo el año (Eisenberg 1981, Bell 1982) y ser abundantes: así, las especies dominantes de las comunidades de aves y murciélagos pertenecen, por regla general, al grupo trófico de los frugívoros (Molinari 1993). Los frugívoros son atraídos por frutos con determinadas características

denominadas síndromes de dispersión, que representan respuestas adaptativas a la selección por estos animales que ingieren frutos y descartan las semillas (Howe & Westley 1987). Los frutos adaptados para consumo por murciélagos son usualmente de colores amarillo pálido, verde o blanco; muchas veces son aromáticos y contienen recompensas ricas en carbohidratos o lípidos (Murray et al. 2000). En el caso de las aves, éstas buscan frutos de colores llamativos y palatables con semillas bien resistentes (Moraes 1994). Sin embargo, en muchos frutos se tienen características que permiten el consumo tanto por aves como por murciélagos, presentando esquemas combinados de dispersión (Molinari 1993, Gorchov et al. 1995).

Como el sistema planta – dispersor es un mutualismo facultativo (Jaksic 2000, Restrepo 2002), permite la interacción de varias especies tanto animales como vegetales produciendo una matriz entre especies por recursos, permitiendo computar índices de sobreposición (Jaksic 2000). En el presente estudio, analizamos la sobreposición de dietas entre murciélagos y aves, además de determinar el grado de sobreposición de dietas entre las distintas especies frugívoras dentro de cada grupo. El estudio de sobreposición de dietas permite enfatizar las dicotomías de los patrones de frugivoría y características de frutos que presumiblemente se originan por interacciones coevolutivas (Howe & Estabrook 1977).

La mayoría de los análisis cuantitativos de sobreposición de la dieta entre aves y murciélagos frugívoros ha consistido en comparaciones de listas de especies o géneros de frutos consumidos por aves y murciélagos compilados por diferentes investigadores (Fleming 1979). En la presente investigación

incluimos en el análisis tanto la sobreposición del número de especies de plantas consumidas como del número de heces que contiene semillas de cada especie vegetal.

Debido a que las evidencias sugieren que la estacionalidad de patrones de fructificación puede tener un gran efecto en el ciclo anual de muchos frugívoros (Jordano 1992), estudiamos la variación de la estructura de la comunidad de aves y murciélagos en las islas de bosque basado en el estudio de los patrones de uso del alimento, comparando entre los meses de abril y julio. Además, se debe considerar que las islas de bosque se encuentran inmersas en una matriz de sabana por lo que las comunidades se ven afectadas por el fenómeno de fragmentación, el cual puede modificar la estructura de las comunidades tanto de murciélagos (Sampaio et al. 1998) como de aves (Andren 1994). El conocimiento de la sobreposición de dieta y variación de la estructura de las comunidades de aves y murciélagos frugívoros en islas de bosque es importante ya que la fragmentación puede afectar la intensidad y calidad de las interacciones biológicas tales como la dispersión de semillas (Murcia 1995).

### Área de estudio

Trabajamos en el centro de operaciones “El Porvenir”, en la Estación Biológica del Beni-EBB (14°30′-14°50′S y 66°40′-65°50′O; a una altitud entre los 190 y 220 m) (Miranda 2000). La región presenta un clima cálido, con una marcada estacionalidad de las precipitaciones. Las lluvias se concentran entre los meses de noviembre a abril – mayo y el período seco desde junio a octubre (Sarmiento 2000).

Seleccionamos seis islas de bosque siempreverde, las cuales se encuentran inmersas en una matriz de sabana. Las islas de bosque elegidas tienen una superficie entre 1 y 2 ha, y están ubicadas en el rancho próximo al bosque ribereño donde no se permite el ingreso del ganado, ya que existe un impacto evidente

por el pisoteo y ramoneo del ganado sobre la vegetación (Menacho 1997).

Estas islas de bosque se caracterizan por presentar un dosel bajo que raramente sobrepasa los 15 metros (Miranda et al. 1991); sin embargo en algunos casos, la altura máxima del dosel de las islas puede alcanzar 30 metros, con especies propias de masas de bosque mayores (Moraes 2000). Los ensamblajes comunitarios son mixtos, con especies del bosque y leñosas especializadas en la sabana. La parte exterior de las islas es rica en especies heliófilas que aprovechan la mayor disponibilidad de luz (Miranda et al. 1991) y especies tolerantes al fuego (Hanagarth 1993).

Las islas de bosque cobijan aproximadamente 100 especies de aves (Brace 1996) y en la EBB se tienen registradas 37 especies de murciélagos (Wilson & Salazar 1989). Salazar (1996) sugiere que la estructura de la comunidad de murciélagos en la Reserva de la Biosfera de la Estación Biológica del Beni es representativa de otras regiones en el neotrópico y que los patrones generales para otras regiones también son observados en la EBB.

### Metodología

Trabajamos en los meses de abril y julio del 2000. Según Sarmiento (2000), el primer mes está incluido en la época lluviosa y el segundo en el período seco; por lo tanto tenemos muestras de dos meses con diferencias en la precipitación. En ambos meses, realizamos la captura de aves y murciélagos para obtener un inventario de animales y de plantas de las cuales éstos consumen sus frutos; esto se logró mediante análisis de las heces de los especímenes capturados. Para la captura de aves y murciélagos colocamos redes niebla en distintos lugares de los fragmentos, utilizamos 4 redes pequeñas (2.60 x 6 m) y 1 grande (2.60 x 12 m).

Para el trabajo con murciélagos, las redes se abrieron a las 18:30 horas y para aves a las 5:30,

revisándolas cada 30 minutos. Una vez capturados los especímenes, los colocamos en bolsas de tela. Identificamos los murciélagos en el campo utilizando la clave de Aguirre & Anderson (1997), verificando con la lista de murciélagos de Wilson & Salazar (1989). La clasificación de las aves la realizamos por comparación con las figuras de la guía de aves de Colombia (Hilty & Brown 1986) y la guía de aves de Sud América (Meyer de Schauensee 1971), verificando con la lista de aves de la Estación Biológica del Beni de Miranda et al. (1991). Una vez identificados, dejamos los animales capturados en bolsas durante 20 ó 30 minutos para que defequen debido al estrés (según Galindo-González et al. 2000). Estas muestras de heces las colocamos en bolsas de polietileno con papel secante, para cuantificar e identificar las semillas en laboratorio.

Para el estudio de sobreposición de dietas entre aves y murciélagos y entre las distintas especies frugívoras dentro de cada grupo, calculamos el valor del índice de coeficiente comunitario y el de similitud comunitaria (Feinsinger 2001). El índice de coeficiente comunitario (CC) se calcula a partir de la siguiente fórmula:

$$CC = 2C / (A+B)$$

Donde: A = número de especies de semillas encontradas en las heces de un grupo (por Ejemplo, murciélagos o aves).

B = número de especies de semillas encontradas en las heces del otro grupo.

C = número total de especies de semillas repetidas entre ambos grupos.

El valor del índice varía entre 0 (ninguna especie de semillas en común) y 1 (todas las especies de semillas en común entre los dos grupos de consumidores).

También aplicamos el índice de similitud comunitaria (PS), utilizando la fórmula  $PS = \sum \min (P_{ia}, P_{ib})$  (Feinsinger 2001) que trabaja en base a proporciones de las muestras encontradas. Este índice también fluctúa entre 0 (sobreposición nula) y 1 (sobreposición completa) (Jaksic 2000).

Para el cálculo de sobreposición de dietas con PS, se debe introducir en el análisis el número de frutos consumidos por cada especie de frugívoro. Sin embargo, la estimación del número de frutos a partir del número de semillas subestima el cálculo del número mínimo de frutos consumidos, debido a que los frugívoros no necesariamente consumen toda la infrutescencia. Además, el método empleado en la obtención de las muestras no asegura que todas las semillas consumidas por un individuo sean expulsadas en las heces. Por esto, decidimos utilizar el procedimiento empleado por Gorchoy et al. (1995), donde considera el número de muestras fecales que contenía dicha especie.

Para calcular el valor de PS previamente obtuvimos los resultados de la frecuencia de ocurrencia de cada especie en las heces (número de heces con la especie *i* entre el número total de heces, incluyendo registros de heces sin ninguna semilla). En caso de encontrar semillas de varias especies de plantas en una muestra fecal, a cada especie la consideramos como un evento independiente como sugieren Gorchoy et al. (1995). Si bien, este procedimiento presenta menor significancia biológica que considerar el número de frutos, resulta ser más adecuado para los datos obtenidos.

Para observar los cambios en la estructura de las comunidades de aves y murciélagos entre abril y julio, desarrollamos curvas de rango – abundancia que consisten en obtener los logaritmos de los  $P_i$  (abundancia relativa) para cada especie. Dichos datos son representados en una gráfica que permite observar los cambios de abundancia y presencia de especies en ambos meses (Feinsinger 2001).

## Resultados

El esfuerzo total en la captura de aves y murciélagos fue de 7.684 hora-metros de red para los dos períodos. Los murciélagos tuvieron 3.184 h-m de red y las aves 4.500 h-m de red. Capturamos en total 392 murciélagos y 127 aves (Tabla 1).

**Tabla 1:** Aves y murciélagos capturados en las islas de bosque de la Estación Biológica del Beni, indicando el gremio trófico, abreviación de especie, número de capturas, abundancia relativa y número de heces colectadas por especie (\* el gremio trófico se basó en Gorchov et al. (1995), quienes obtuvieron los datos de Gardner (1977) para Phyllostomidae, Wilson (1973) para no Phyllostomidae y de Terborgh et al. (1990) para aves: I = insectívoros, F = frugívoros, N = nectarívoros, C = carnívoros, G = granívoros, H = hematófago).

| Familia y Especies                | Abreviación | Gremio Trófico * | Capturas | Abundancia Relativa (%) |
|-----------------------------------|-------------|------------------|----------|-------------------------|
| <b>AVES</b>                       |             |                  |          |                         |
| <b>Cracidae</b>                   |             |                  |          |                         |
| <i>Ortalis guttata</i>            | ORGU        | F                | 1        | 0,8                     |
| <b>Columbidae</b>                 |             |                  |          |                         |
| <i>Columbina sp.</i>              | COSP        | F,G              | 2        | 1,6                     |
| <i>Leptotila verreauxi</i>        | LEVE        | F,G              | 4        | 3,1                     |
| <b>Cuculidae</b>                  |             |                  |          |                         |
| <i>Piaya cayana</i>               | PICA        | I                | 1        | 0,8                     |
| <b>Caprimulgidae</b>              |             |                  |          |                         |
| <i>Nyctidromus albicollis</i>     | NYAL        | I                | 4        | 3,1                     |
| <i>Caprimulgus maculicaudus</i>   | CAMA        | I                | 2        | 1,6                     |
| <b>Trochilidae</b>                |             |                  |          |                         |
| <i>Phaethornis ruber</i>          | PHRU        | N                | 2        | 1,6                     |
| <i>Hylocharis sapphirina</i>      | HYSA        | N                | 2        | 1,6                     |
| <i>Amazilia lactea</i>            | AMLA        | N                | 2        | 1,6                     |
| <b>Galbulidae</b>                 |             |                  |          |                         |
| <i>Galbula ruficauda</i>          | GARU        | I                | 6        | 4,7                     |
| <b>Ramphastidae</b>               |             |                  |          |                         |
| <i>Pteroglossus castanotis</i>    | PTCA        | F                | 1        | 0,8                     |
| <b>Furnariidae</b>                |             |                  |          |                         |
| <i>Upucerthia certhioides</i>     | UPCE        | I                | 2        | 1,6                     |
| <b>Tyrannidae</b>                 |             |                  |          |                         |
| <i>Myiopagis gaimardii</i>        | MYGA        | I                | 2        | 1,6                     |
| <i>Cnemotriccus fuscatus</i>      | CNFU        | I                | 2        | 1,6                     |
| <i>Myiarchus ferox</i>            | MYFE        | I                | 8        | 6,3                     |
| <i>Megarhynchus pitangua</i>      | MEPI        | I                | 5        | 3,9                     |
| <i>Tyrannus melancholicus</i>     | TYME        | I                | 2        | 1,6                     |
| <i>Pachyramphus polychopterus</i> | PAPO        | I                | 2        | 1,6                     |
| <b>Pipridae</b>                   |             |                  |          |                         |
| <i>Tyrannneutes stolzmanni</i>    | TYST        | F,I              | 10       | 7,9                     |
| <b>Troglodytidae</b>              |             |                  |          |                         |
| No identificado                   | NI          | I                | 1        | 0,8                     |

**Emberizidae****Turdinae**

|                              |      |   |   |     |
|------------------------------|------|---|---|-----|
| <i>Turdus amourochalymus</i> | TUAM | O | 2 | 1,6 |
| <i>Turdus hauxwelli</i>      | TUHA | O | 2 | 1,6 |

**Emberizinae**

|                              |      |   |    |     |
|------------------------------|------|---|----|-----|
| <i>Volatinia jacarina</i>    | VOJA | G | 1  | 0,8 |
| <i>Sporophila leucoptera</i> | SPLE | G | 2  | 1,6 |
| <i>Oryzoborus angolensis</i> | ORAN | G | 12 | 9,4 |

**Thraupinae**

|                                 |      |   |    |      |
|---------------------------------|------|---|----|------|
| <i>Schistochlamys melanopis</i> | SCME | F | 17 | 13,4 |
| <i>Thlipopsis sordida</i>       | THSO | F | 8  | 6,3  |
| <i>Ramphocelus carbo</i>        | RACA | F | 8  | 6,3  |
| <i>Thraupis cf. episcopus</i>   | THEP | F | 8  | 6,3  |

**Parulidae**

|                                  |      |   |   |     |
|----------------------------------|------|---|---|-----|
| <i>Geothlypis aequinoctialis</i> | GEAE | I | 6 | 4,7 |
|----------------------------------|------|---|---|-----|

---

|              |  |  |            |            |
|--------------|--|--|------------|------------|
| <b>TOTAL</b> |  |  | <b>127</b> | <b>100</b> |
|--------------|--|--|------------|------------|

---

**MURCIÉLAGOS****Noctilionidae**

|                             |      |     |   |     |
|-----------------------------|------|-----|---|-----|
| <i>Noctilio albiventris</i> | NOAL | C,I | 6 | 1,5 |
|-----------------------------|------|-----|---|-----|

**Phyllostomidae****Phyllostominae**

|                              |      |       |   |     |
|------------------------------|------|-------|---|-----|
| <i>Phyllostomus hastatus</i> | PHHA | F,I,N | 2 | 0,5 |
|------------------------------|------|-------|---|-----|

**Glossophaginae**

|                             |      |       |    |      |
|-----------------------------|------|-------|----|------|
| <i>Glossophaga soricina</i> | GLSO | F,I,N | 48 | 12,2 |
|-----------------------------|------|-------|----|------|

**Carollinae**

|                               |      |   |     |      |
|-------------------------------|------|---|-----|------|
| <i>Carollia perspicillata</i> | CAPE | F | 102 | 26,1 |
| <i>Carollia brevicauda</i>    | CABR | F | 42  | 10,7 |

**Sturnirinae**

|                        |      |   |    |      |
|------------------------|------|---|----|------|
| <i>Sturnira lilium</i> | STLI | F | 84 | 21,4 |
|------------------------|------|---|----|------|

**Stenoderminae**

|                             |      |   |    |      |
|-----------------------------|------|---|----|------|
| <i>Uroderma bilobatum</i>   | URBI | F | 22 | 5,6  |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | ARJA | F | 16 | 4,1  |
| <i>Artibeus lituratus</i>   | ARLI | F | 16 | 4,1  |
| <i>Artibeus obscurus</i>    | AROB | F | 50 | 12,8 |

**Desmodontinae**

|                          |      |   |   |     |
|--------------------------|------|---|---|-----|
| <i>Desmodus rotundus</i> | DERO | H | 2 | 0,5 |
|--------------------------|------|---|---|-----|

**Molossidae**

|                          |      |   |   |     |
|--------------------------|------|---|---|-----|
| <i>Molossus molossus</i> | MOMO | I | 2 | 0,5 |
|--------------------------|------|---|---|-----|

---

|              |  |  |            |            |
|--------------|--|--|------------|------------|
| <b>TOTAL</b> |  |  | <b>392</b> | <b>100</b> |
|--------------|--|--|------------|------------|

---

Las muestras fecales obtenidas se analizaron para determinar las especies de plantas a las que pertenecían las semillas. De los 392 murciélagos capturados, obtuvimos muestras de heces de 268 individuos, de las cuales 199 contenían semillas. De las 127 aves obtuvimos 52 muestras de heces, de las cuales 24 contenían semillas. En total, contabilizamos 17.902 semillas en el análisis de heces, de éstas 16.259, pertenecientes a 15 especies de plantas, encontramos en las heces de murciélagos y 1.643, pertenecientes a 11 especies de plantas, registramos en las heces de aves.

Analizando la variación de la estructura de la comunidad de aves entre ambos meses, determinamos que en julio capturamos más especies pertenecientes al gremio de los frugívoros que en abril. *Schistochlamys melanopsis* estuvo bien representada en ambos meses. En el caso de *Tyrannetes stolzmanni*, ésta no fue registrada en abril, pero en julio fue la especie más abundante (Fig. 1a).

Al estudiar la estructura de la comunidad de murciélagos, observamos que existe un predominio claro del gremio frugívoro en ambos meses. Sin embargo, la abundancia de las especies pertenecientes a este gremio varía entre abril y julio. Los casos más claros son las especies del género *Artibeus* que no se encuentran en los registros de julio y sin embargo fueron abundantes en abril, de manera contraria *Carollia perspicillata*, *C. brevicauda* y *Sturnira lilium* fueron abundantes en ambos meses. En el mes de abril capturamos 11 especies de murciélagos, mientras que en julio solamente registramos 6 especies (Fig. 1b).

Con la identificación de las especies de plantas que son consumidas por aves o murciélagos o ambos grupos, obtenemos que la sobreposición de dieta mediante el coeficiente comunitario entre estos grupos es 0.15. Analizando el índice entre las distintas especies de murciélagos y aves el valor de sobreposición de dietas mayor se encuentra entre *Carollia perspicillata* y *C. brevicauda* (CC = 0.84), además ambas especies presentan alta sobreposición

con la dieta de *Sturnira lilium*. También se registra sobreposición de dietas entre especies de murciélagos y aves, como ser *Carollia brevicauda* y *Thraupis episcopus* (CC = 0.50) entre otras (Tabla 2).

Para el análisis de sobreposición de dieta con el índice PS, procedimos a analizar el número de heces que contenían las semillas de las diferentes especies de plantas que fueron consumidas por aves, murciélagos o por ambos. En varias ocasiones registramos varias especies de semillas en una sola muestra fecal y las consideramos como muestras independientes para cada especie de planta. Los registros de varias especies en una muestra fecal con la metodología empleada puede ser común tanto en aves (Herrera 1985, Loiselle 1990), como en murciélagos (Fleming & Heithaus 1981). También puede ser común el determinar que los frutos de una especie sean consumidos por varios frugívoros (Jordano 1987), como es el caso de las especies de *Piper* que son consumidas tanto por murciélagos como por aves.

Empleando el índice de similitud comunitaria, obtenemos que la sobreposición de dieta entre aves y murciélagos es 0.09. Al igual que en el índice CC, la sobreposición de dieta más alta se encuentra entre *Carollia perspicillata* y *C. brevicauda*, sin embargo en este índice el valor más alto de sobreposición entre especies de aves y murciélagos se encuentra entre *Thraupis episcopus* y *C. perspicillata* (PS = 0.39) (Tabla 2). Estos valores incluyen, de una manera indirecta, la frecuencia de consumo de las distintas especies de plantas por cada especie de ave y murciélago. Sin embargo, el uso no estándar de este índice imposibilita interpretar con mayor profundidad el significado biológico de los resultados.

## Discusión

Los animales capturados utilizando las redes niebla en las islas de bosque pertenecen principalmente al gremio de los frugívoros. En el trabajo de Sampaio et al. (1998) encontraron

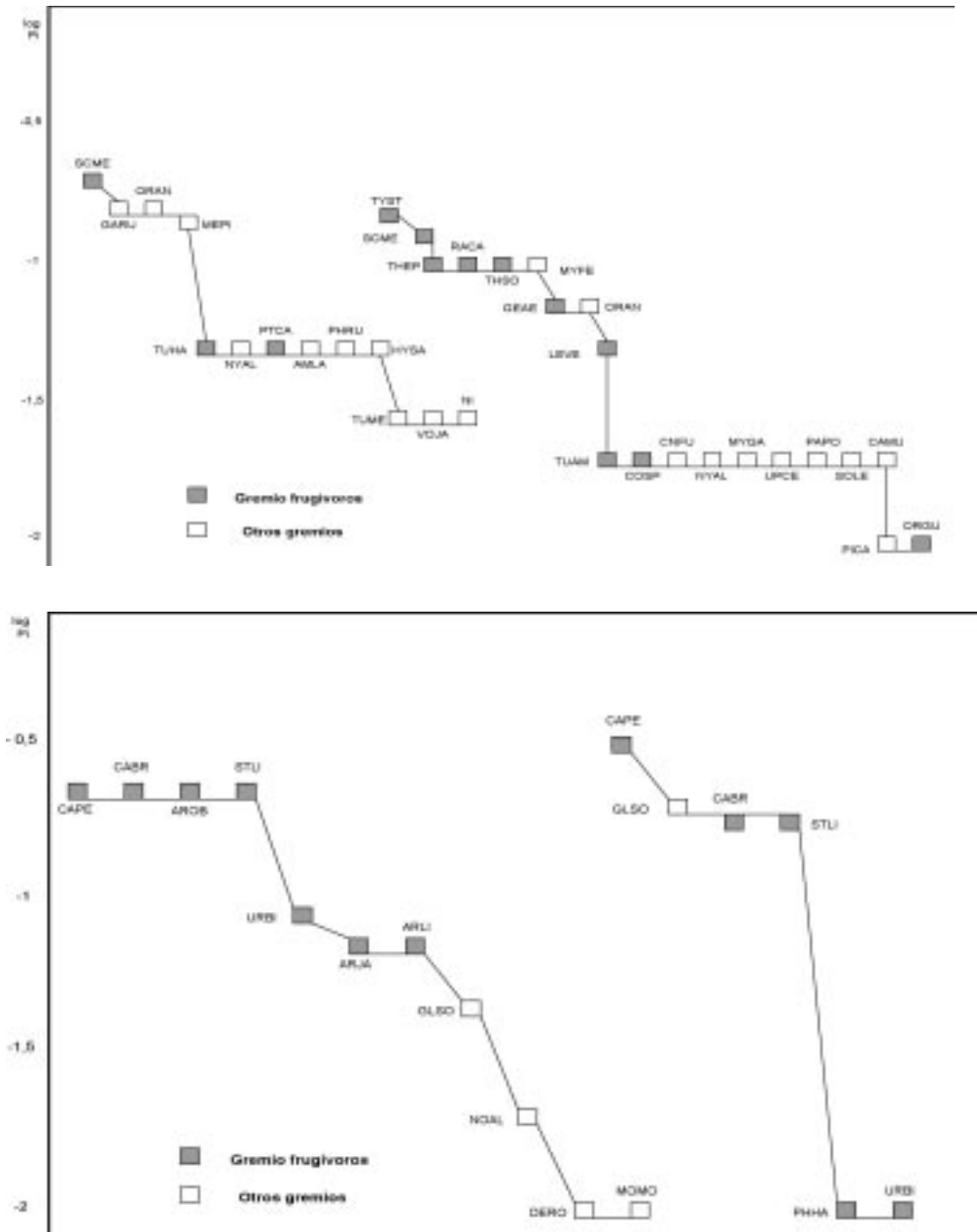


Fig. 1: Curvas de rango abundancia (a) Comparación de las aves capturadas en las redes entre los meses de abril y julio (abril N = 40; julio N = 87); (b) comparación de los murciélagos capturados en las redes entre los meses de abril y julio (Abril N = 222; julio N = 170). Las abreviaciones son referenciadas en la tabla 1.



**Tabla 2: Valores de los índices de similitud comunitaria y coeficiente comunitario utilizados para analizar la sobreposición de dietas de las distintas especies de aves y murciélagos capturados (las abreviaciones de las especies de animales son detalladas en la tabla 1, los números en negrilla indican valores de CC). Las abreviaciones son referenciadas en la tabla 1.**

| Sp.  | CA<br>PE | CA<br>BR | ST<br>LI | AR<br>JA | AR<br>OB | UR<br>BI | GL<br>SO | SC<br>ME | TY<br>ST | PT<br>CA | ME<br>PI | RA<br>CA | TH<br>SO | TH<br>EP | MY<br>FE |
|------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| CAPE | —        | 0,69     | 0,36     | 0,00     | 0,02     | 0,09     | 0,07     | 0,09     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,09     | 0,00     | 0,39     | 0,00     |
| CABR | 0,84     | —        | 0,34     | 0,00     | 0,02     | 0,04     | 0,07     | 0,04     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,04     | 0,00     | 0,36     | 0,00     |
| STLI | 0,61     | 0,53     | —        | 0,03     | 0,03     | 0,09     | 0,07     | 0,06     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,06     | 0,00     | 0,21     | 0,00     |
| ARJA | 0,00     | 0,00     | 0,05     | —        | 0,35     | 0,09     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     |
| AROB | 0,05     | 0,05     | 0,05     | 0,75     | —        | 0,16     | 0,00     | 0,03     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,03     | 0,00     | 0,03     | 0,00     |
| URBI | 0,11     | 0,06     | 0,10     | 0,33     | 0,49     | —        | 0,00     | 0,09     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,09     | 0,00     | 0,09     | 0,00     |
| GLSO | 0,34     | 0,44     | 0,26     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | —        | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,07     | 0,00     |
| SCME | 0,11     | 0,11     | 0,10     | 0,00     | 0,05     | 0,33     | 0,00     | —        | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,20     | 0,00     | 0,20     | 0,00     |
| TYST | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | —        | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,20     | 0,00     | 0,20     |
| PTCA | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | —        | 0,50     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     |
| MEPI | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,50     | —        | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     |
| RACA | 0,11     | 0,11     | 0,10     | 0,00     | 0,05     | 0,33     | 0,00     | 0,33     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | —        | 0,00     | 0,25     | 0,00     |
| THSO | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,20     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | —        | 0,00     | 0,70     |
| THEP | 0,48     | 0,50     | 0,37     | 0,00     | 0,05     | 0,33     | 0,50     | 0,33     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,50     | 0,00     | —        | 0,00     |
| MYFE | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,20     | 0,00     | 0,00     | 0,00     | 0,67     | 0,00     | —        |

que en fragmentos de bosque la estructura de la comunidad de murciélagos varía respecto a la de bosque continuo, predominando en los fragmentos el gremio de los frugívoros. En el caso de las islas de bosque estudiadas, el 97.4% de los murciélagos capturados eran frugívoros.

Comparando los meses de abril y julio, observamos que existe variación de la estructura de ambos grupos en los dos meses. Si bien, reconocemos que comparar dos períodos puntuales del año no permite asignar mayor significado a la variación temporal intra anual, es interesante observar que durante el mes de abril las especies de murciélagos pertenecientes al género *Artibeus* estaban bien representadas, mientras que en julio no capturamos ningún individuo de este género. Al analizar las heces, determinamos que los individuos de *Artibeus*

estaban alimentándose fundamentalmente de frutos de *Ficus*. Se debe considerar que la fenología asincrónica de *Ficus* tiene implicaciones importantes para sus interacciones con los dispersores de semillas y los eventos en la historia de vida de los murciélagos frugívoros (Bronstein 2000). Por lo tanto, al haber concluido el período de fructificación de los árboles del género *Ficus* en las islas de bosque estudiadas, es probable que esas especies se hayan trasladado a nuevos lugares donde los árboles de *Ficus* estaban fructificando.

Por el contrario, los murciélagos que se alimentan fundamentalmente de *Piper*, como *Carollia perspicillata*, *C. brevicauda* y *Sturnira lilium* permanecieron bien representados ambos meses, debido probablemente a que las especies

del género *Piper* fructificaron durante todo el período muestreado.

En el caso de las aves, también observamos un cambio en la estructura de la comunidad entre los meses de abril y julio, donde *Schistochlamys melanopsis* es la más abundante en el primer mes y *Tyranneutes stolzmanni* en el segundo. Esta última no fue registrada para el mes de abril, sin embargo en el mes de julio es la principal consumidora de *Psychotria* sp. y frutos de otras especies de plantas.

Se debe considerar también que la variación de la intensidad de luz y otros factores abióticos que son modificados por el efecto de borde (Forman & Godron 1986) pueden influir en los patrones fenológicos, modificando de esta manera los períodos de disponibilidad de frutos. Restrepo et al. (1999) registraron mayor producción de frutos en el borde que en el interior de fragmentos de bosque. Por esto, consideramos que variaciones fenológicas entre borde y centro, y entre islas y bosque continuo deben ser estudiadas detalladamente, ya que podrían influir en la dinámica de las comunidades de aves y murciélagos frugívoros.

Considerando que el cambio de la estructura de las comunidades de aves y de murciélagos podría estar condicionado por la disponibilidad del recurso presente en los fragmentos, será fundamental analizar el uso y oferta de las distintas especies de plantas en base a datos de disponibilidad relativa o absoluta de las especies de plantas consumidas por los frugívoros. Además, tomando en cuenta que las islas de bosque albergan especies frugívoras y nectarívoras, pueden ser una fuente importante de dispersores y polinizadores que permitirán el flujo genético vegetal entre islas y entre fragmentos y bosque. Igualmente, aportar en la polinización y dispersión de semillas de árboles aislados inmersos en la matriz (Guevara & Laborde 1993, Galindo-González et al. 2000).

No solamente las especies frugívoras son atraídas por los frutos hacia las islas de bosque, ya que registramos semillas en heces de aves

insectívoras y murciélagos nectarívoros. En el caso de *Phyllostomus hastatus* probablemente las semillas encontradas en sus heces pertenezcan a algún otro murciélago que pudo haber sido devorado por éste. *Phyllostomus hastatus* – un murciélago omnívoro – puede incluir en su dieta a murciélagos pequeños (Kalko 1997). Es así, que en el análisis de las heces de *P. hastatus* se cuantificó muy pocas semillas de piperáceas además de restos de pelos; por lo que no fue incluido en el análisis de sobreposición de dietas.

En el caso de las aves, muchas familias como los tiránidos consumen frutos de manera esporádica (Jordano 1981). Sin embargo, en los fragmentos de bosque se encontró que *Myiarchus ferox*, un tiránido, consumió frutos de manera constante, igualmente registramos semillas de *Guettarda viburnoides* (Rubiaceae) en las heces de *Megarhynchus pitangua*.

Debido a que existen muy pocas especies de plantas que tengan solamente un dispersor conocido (Jordano 1987), registramos varias especies que están siendo consumidas por distintos frugívoros. Es así que entre *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium*, las especies más abundantes de murciélagos en el estudio, existe una sobreposición de dieta de 0.61 según el índice CC y 0.36 para PS. Este tipo de sobreposición trófica observamos al comparar muchos de los resultados obtenidos en los registros de las heces, tanto de aves como de murciélagos.

Si bien algunos frugívoros defecan muchas semillas y de muchas especies, otras plantas pueden tener pocos frugívoros que las consuman. Así los resultados de los frutos de *Smilax* sp., *Psychotria* sp. y otros que son consumidos por aves, presentan baja densidad en la lluvia de semillas en las islas de bosque estudiadas (Arteaga 2001) y en las heces, de manera que la presencia de las aves frugívoras que las consumen puede ser fundamental para su dispersión.

Se debe considerar que la metodología empleada introduce un sesgo en los valores de

los índices empleados al perder datos de aquellas especies vegetales cuyos frutos no son ingeridos y solo es consumida la pulpa (Gorchov et al. 1995) y también aquellas aves que manipulan los frutos con el pico (Levey 1987). Sin embargo, el análisis de heces de animales capturados provee el mejor método no letal para cuantificar dietas de aves y murciélagos frugívoros (Wheelwright et al. 1984, Thomas 1988). De igual manera, el análisis de sobreposición de dieta y estructura trófica consideró solamente el componente fruto de la dieta y no así los recursos florales y artrópodos. Néctar y/o polen no fue detectado por nuestros métodos, pero son componentes estacionalmente significantes de las dietas de *Phyllostomus hastatus*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *Sturnira lilium* (Heithaus et al. 1975, Gardner 1977).

Es importante mencionar que en el trabajo con redes niebla se capturan principalmente aves de sotobosque y no así las de dosel. Por lo tanto, los valores de curvas de rango abundancia, CC y PS son resultados para este estrato en las islas de bosque y no para toda la avifauna presente, que incluye además especies de las familias Cracidae, Ramphastidae y Columbidae, principalmente. Esto influye en los resultados, ya que las aves frugívoras grandes de dosel incluyen en su dieta frutos de semillas grandes que no son consumidas por aves pequeñas (Wheelwright 1985), modificando la estructura trófica (Gorchov et al. 1995), los valores de sobreposición de dietas y las curvas de rango abundancia en aves.

Analizando los resultados de sobreposición de dietas, obtuvimos que para el índice de similitud comunitaria la sobreposición entre aves y murciélagos es de 0.09 mientras que para el coeficiente comunitario es 0.15, ambos índices sugieren que la sobreposición de dieta entre ambos grupos es baja, respaldando los trabajos de Dinerstein (1986), Palmeirim et al. (1989) y Gorchov et al. (1995). Al utilizar el índice de similitud comunitaria, considerando la frecuencia de individuos que consumen

frutos de una determinada especie vegetal, observamos que en todos los casos los valores son más bajos que al analizar las sobreposiciones dietarias mediante el coeficiente comunitario donde se analiza presencia o ausencia de especies vegetales en las heces.

La sobreposición de dietas podría estar influenciada por la disponibilidad de frutos de vegetación de sucesión secundaria en los bordes de las islas, donde las especies que habitan este tipo de ambiente son atraídas. Es así, que en estos fragmentos capturamos individuos de *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium* entre los murciélagos y *Schistochlamys melanopsis* entre las aves, que habitan generalmente bordes de bosque (Hilty & Brown 1986, Gorchov et al. 1993); estas especies presentan elevados índices de sobreposición entre sus dietas independientemente del grupo taxonómico al que pertenecen (aves o murciélagos).

En algunos casos existe mayor similitud en la dieta entre especies de aves y murciélagos, como ser *Carollia brevicauda* y *Thraupis episcopus*, que entre especies de murciélagos, como *Carollia perspicillata* y *Artibeus jamaicensis*.

A partir de estos resultados, proponemos que en los fragmentos de bosque, al existir densidades altas de plantas típicas de crecimiento sucesional temprano (Hanagarth 1993), algunas especies de aves frugívoras típicas de este tipo de ambiente podrían estar respondiendo fundamentalmente a las características de la vegetación que se estructura por el efecto de borde y en menor grado a los síndromes de la ornitocoria. Es así que varias especies de aves presentes en las islas se alimentan comúnmente de *Piper*, género con características netamente quiropterocóricas -según los síndromes de la dispersión- permitiendo que exista sobreposición de dietas entre aves y murciélagos, ya que las especies de este género están siendo consumidas por ambos grupos. Esto hace reflexionar sobre la división radical de los síndromes en la frugivoría. Además, considerando que en la teoría de la polinización este concepto está siendo debatido

(Herrera 1996) y tomando en cuenta que la teoría de la dispersión se basa en la de polinización (Wheelwright & Orians 1982) es necesario ser cautelosos en el uso del concepto de síndromes, ya que en la naturaleza es poco real dividir el universo en categorías estrictamente diferenciadas.

Tanto la sobreposición de dietas como la estructura de las comunidades de aves y murciélagos pueden estar influenciadas por la disponibilidad de frutos de las distintas especies de plantas presentes, éstas al estar en un ambiente fragmentado podrían presentar variaciones en su fenología y abundancia relativa, ocasionando que la presencia y abundancia de las distintas especies de aves y murciélagos en las islas de bosque pueda variar estacionalmente.

### Agradecimientos

Agradecemos a Luis Pacheco por la revisión del manuscrito aportando importantes sugerencias y comentarios, a Luis Aguirre por la colaboración en la traducción del resumen. Para el presente trabajo se utilizaron datos tomados en campo durante la elaboración de la tesis de Luis Arteaga, apoyada económicamente por el Instituto de Ecología mediante el Fondo Contravalor I y la Fundación Liz Claiborne and Art Ortenberg. Agradecemos a Idea Wild por la donación de redes niebla; a Kazuya Naoki de Louisiana State University por la identificación de aves de las cuales no se tienen especímenes en la CBF. Los comentarios de Javier Simonetti y dos revisores anónimos nos permitieron estructurar de una mejor manera el presente artículo.

### Referencias

Aguirre, L. F. & S. Anderson. 1997. Clave de campo para la identificación de los murciélagos en Bolivia. Documentos Ecología en Bolivia, Serie Zoología N°5, La Paz. 38 p.

- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat. *Oikos* 71: 355-366.
- Arteaga, L. L. 2001. Efecto de borde sobre la densidad y riqueza de la lluvia de semillas producida por aves y murciélagos en islas de bosque al noreste de Bolivia. Tesis de Grado para optar al título de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 62 p.
- Bell, H. L. 1982. A bird community of lowland rainforest in New Guinea. Composition and density of the avifauna. *Emu* 82: 24-41.
- Brace, R. 1996. Ecology, biogeography and conservation of the forest island fauna. pp. 71-73. En: *Memorias I Congreso Internacional Estación Biológica del Beni*. Trinidad. Bolivia.
- Bronstein, J. 2000. Fig pollination and seed-dispersal mutualisms. pp. 271-273. En: N. Nakdarni & N. Wheelwright (eds.). *Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest*. Oxford University Press, Nueva York.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18: 307-318.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The mammalian radiations – an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. University of Chicago, Chicago Press, Chicago. 54 p.
- Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press, Washington, D.C. 212 p.
- Fleming, T. H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *American Zoologist* 19: 1157-1172.
- Fleming, T. H. & E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45-53.
- Fleming, T. H. & V. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of

- plants. *Journal of Mammalogy* 15(1): 815-854.
- Forman, R. & M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons Press, Nueva York. 619 p.
- Galindo-González, J., S. Guevara & V. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14(6): 1693-1703.
- Gardner, A.L. 1977. Feeding habits. pp. 293-350. En: R. Baker, J.K. Jones & D.C. Carter (eds.). *Biology of the Bats of the New World Family Phyllostomidae, part II*. Special Publications. Museum. Texas Tech Univ. 13, Lubbock.
- Gorchov, D.L., F. Cornejo, C. Ascorra & M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107/108: 339-349.
- Gorchov, D.L., F. Cornejo, C.F. Ascorra & M. Jaramillo. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74: 235-250.
- Guevara, S. & J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Hanagarth, W. 1993. Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz. 186 p.
- Heithaus, E.R., T.H. Fleming & P.A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Herrera, C.M. 1985. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. pp. 341-365. En: M.L. Cody (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, Nueva York.
- Herrera, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. pp. 65-88. En: D. Lloyd & S. Barrett (eds.). *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal Pollinated Plants*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Hilty, S. & W. Brown. 1986. *A guide to the birds of Colombia*. Princeton University, Nueva Jersey. 836 p.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. pp. 123-190. En: D.R. Murray (ed.). *Seed Dispersal*. Academic Press, Sydney.
- Howe, H.F. & G.F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.
- Howe, H.F. & L. Westley. 1987. *Ecological relationships of plant and animals*. Oxford University Press, Nueva York. 273 p.
- Jaksic, F. 2000. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 233 p.
- Jordano, P. 1981. Alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vertebrata* 8: 103-124.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. pp. 105-156. En: M. Fenner (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Redwood Press, Melksham.
- Kalko, E. 1997. Diversity in tropical bats. pp. 13-43. En: H. Ulrich (ed.). *Tropical Biodiversity and Systematics. Proceedings of the international Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems*. Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig Press, Bonn.

- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129: 471-485.
- Loiselle, B.A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- Menacho, M. 1997. Efecto del pastoreo sobre las palmeras *Attalea phalerata* (motacú) y *Acrocomia aculeata* (totalí) en las islas de bosque de la Estancia El Porvenir (EBB) y Villa Dorita. pp. 96-97. En: Memorias I Congreso Internacional Estación Biológica del Beni. Trinidad.
- Meyer de Schauensee, R. 1971. The birds of South America. Oliver Press, Nueva York.
- Miranda, C. 2000. La Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia. pp. 21-25. En: O. Herrera-MacBryde, F. Dallmeier, B. Macbryde, J. Comiskey & D. Miranda (eds.). Biodiversidad, Conservación y Manejo de la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia. SI/MAB, 4 Series, Washington D.C.
- Miranda, C., M. Ribera, J. Sarmiento, E. Salinas & C. Navia. 1991. Plan de manejo de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni. ANCB-LIDEMA-EBB. PL-480, La Paz.
- Molinari, J. 1993. The mutualism between frugivores and plants in tropical forests: paleobiological aspects, autecologies, community role. *Acta Biológica Venezolana* 14(4): 1-44.
- Moraes, M. 1994. Ecología vegetal: Relación planta-animal. Documentos, Serie Botánica N°2, Instituto de Ecología, La Paz. 115 p.
- Moraes, M. 2000. Diversidad de palmeras y su relación con los complejos de vegetación en la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni: Consideraciones sobre las implicaciones biogeográficas. pp. 113-127. En: O. Herrera-MacBryde, F. Dallmeier, B. Macbryde, J. Comiskey & D. Miranda (eds.). Biodiversidad, Conservación y Manejo de la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia. SI/MAB, 4 Series, Washington D.C.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Murray, G., S. Dinsman & J. Bronstein. 2000. Plant-animal interactions. pp. 255-302. En: N. Nadkarni & N. Wheelwright (eds.). Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest. Oxford University, Nueva York.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde & S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32(3): 473-488.
- Palmeirim, J.M., D.L. Gorchoy & S. Stoleson. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats?. *Oecologia* 79: 403-411.
- Restrepo, C. 2002. Frugivoría. pp. 531-557. En: M. Guariguata & G. Kattan (eds.). Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. LUR. Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago.
- Restrepo, C., N. Gómez & S. Heredia. 1999. Anthropogenic edges, trefall gaps, and fruti-frugivore interactions in a Neotropical montane forest. *Ecology* 80: 668-685.
- Salazar, J. 1996. La estructura de la comunidad de murciélagos en la Reserva de la Biosfera de la Estación Biológica del Beni. p. 27. En: Memorias I Congreso Internacional Estación Biológica del Beni. Trinidad.
- Sampaio, E., E. Kalko & C. Handley Jr. 1998. Effects of forest fragmentation on the diversity and structure of bat communities in central amazon. 11<sup>th</sup> International Bat Research Conference: 52-53.

- Sarmiento, J. 2000. Observaciones preliminares sobre la composición y distribución de la ictiofauna de la Estación Biológica del Beni, Bolivia. pp. 129-150. En: O. Herrera-MacBryde, F. Dallmeier, B. Macbryde, J. Comiskey & D. Miranda (eds.). Biodiversidad, Conservación y Manejo de la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia. SI/MAB, 4 Series. Washington D.C.
- Terborgh, J., S. Robinson, T.A. Parker III, C.A. Munn & N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.
- Thomas, D.W. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. pp. 211-220. En: T.H. Kunz (ed.). *Ecological and Behavioral Methods for the study of bats*. Smithsonian Inst. Press. Washington, D.C.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.
- Wheelwright, N.T. & G.H. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist* 119(3): 402-413.
- Wheelwright, N.T., W.A. Haber, K.G. Murray & C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173-192.
- Wilson, D.E. 1973. Bat faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoologist* 22: 14-29.
- Wilson, D. & J. Salazar. 1989. Los murciélagos de la Reserva de la Biosfera "Estación Biológica Beni", Bolivia. *Ecología en Bolivia* 13: 47-56.

Artículo manejado por: Javier Simonetti

Recibido en: Marzo de 2002.

Aceptado en: Julio de 2002.