

**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**

**Comparación de nicho entre dos especies simpátricas de murciélagos del
género *Carollia* (Mammalia: Chiroptera) en Guatemala**

Cristian Kraker Castañeda

Biólogo

Guatemala, abril del año 2008

Junta Directiva

Oscar Manuel Cobar Pinto, Ph. D.	Decano
Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto	Secretario
Licda. Lillian Raquel Irving Antillón	Vocal I
Licda. Liliana Magaly Vides de Urizar	Vocal II
Licda. Beatriz Eugenia Batres de Jiménez	Vocal III
Br. Mariesmeralda Arriaga Monterroso	Vocal IV
Br. José Juan Vega Pérez	Vocal V

Agradecimientos

A mi familia; a mis compañeros de estudios; a Salvador Lou, José Cajas y Sergio Pérez por el tiempo invertido en esta investigación; al personal docente, administrativo e investigadores de la Escuela de Biología; a la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

Dedicatoria

A mis abuelos Carlos y Silvia, por el ejemplo que me dejó su vida; a Alenka, por que este fruto es parte su esfuerzo; a Carlos, Sergio, Silvia y Raúl, quienes han sido guías en mi educación; a mi hermano Carlos, para quien espero esto sea una motivación en sus estudios; a Elizabeth, por su apoyo incondicional.

INDICE

1. Resumen	7
2. Introducción	8
3. Antecedentes	9
3.1. <i>El concepto de nicho ecológico</i>	9
3.2. <i>La competencia entre las especies</i>	10
3.3. <i>Análisis de nicho e interpretación de competencia</i>	12
3.4. <i>El género Carollia (Phyllostomidae)</i>	14
3.5. <i>Morfometría en Carollia</i>	16
3.6. <i>Estudios ecológicos con Carollia</i>	18
3.7. <i>Datos contemplados en los análisis</i>	19
4. Justificación	21
5. Objetivos	22
6. Materiales y Métodos	23
6.1. <i>Método de estudio</i>	23
6.2. <i>Universo de estudio</i>	24
6.3. <i>Muestra de estudio</i>	24
6.4. <i>Análisis estadístico</i>	24
6.4.1. <i>Dimensiones trófica y espacial</i>	24
6.4.1.1. <i>Traslape de nicho</i>	24
6.4.1.2. <i>Amplitud de nicho</i>	25
6.4.2. <i>Dimensión temporal</i>	26
6.4.2.1 <i>Correlaciones estadísticas</i>	26
7. Hipótesis	27
8. Resultados	28
8.1. <i>Análisis de la dimensión trófica</i>	28

8.1.1. <i>Traslape de nicho trófico</i>	31
8.1.2. <i>Amplitud de nicho trófico</i>	31
8.2. <i>Análisis de la dimensión espacial</i>	32
8.2.1. <i>Traslape de nicho espacial</i>	33
8.2.2. <i>Amplitud de nicho espacial</i>	33
8.3. <i>Análisis de la dimensión temporal</i>	34
8.4. <i>Ocurrencia de los recursos frutales en la dieta</i>	35
8.5. <i>Eventos reproductivos y su correspondencia con la dieta</i>	35
9. <i>Discusión</i>	37
9.1. <i>Dimensión trófica</i>	37
9.2. <i>Dimensión espacial</i>	39
9.3. <i>Dimensión temporal</i>	40
9.4. <i>Ocurrencia de los recursos frutales y los eventos reproductivos</i>	40
9.5. <i>Interpretación de la competencia entre especies de <i>Carollia</i></i>	42
10. <i>Conclusiones</i>	44
11. <i>Recomendaciones</i>	45
12. <i>Referencias</i>	46
13. <i>Anexos</i>	52

1. Resumen

Carollia sowelli (Baker *et al.* 2002) y *Carollia perspicillata* (Linnaeus 1758) son murciélagos frugívoros que en Centro América se traslapan en distribución geográfica. En este estudio se analizó la competencia por recursos entre dichas especies a través de la comparación de sus nichos ecológicos. Se utilizaron datos de investigaciones previas llevadas a cabo simultáneamente en selvas tropicales de Alta Verapaz e Izabal. Se partió de la hipótesis de que diferencias en el nicho trófico, espacial y/o temporal de dichas especies, son el mecanismo para evitar la exclusión competitiva.

Aparentemente *C. sowelli* y *C. perspicillata* mantienen una interacción competitiva. La similitud de la dieta y uso del espacio entre estas especies es mayor a un 90%. Así mismo la abundancia de los principales frutos maduros de plantas de la dieta de *Carollia*, aparentemente limita la abundancia poblacional de dichos murciélagos. El alimento está representado principalmente por especies de *Piper* y *Vismia* asociadas a hábitat avanzados en la sucesión vegetal. *Vismia camparaguey* es consumida estacionalmente en mayor proporción que cualquier especie de *Piper*. A pesar de la alta similitud en el nicho trófico, la diversidad de la dieta de *C. sowelli* resultó significativamente mayor ($p < 0.05$) a la de *C. perspicillata*, siendo este el potencial mecanismo para evitar la competencia interespecífica intensa, que consecuentemente resultaría en la extinción de la especie con desventaja numérica. *Sturnira lilium*, la tercer especie más abundante en ambos estudios cuya talla corporal es similar a la de las especies de *Carollia*, se alimentó principalmente de *Solanum umbellatum* en Izabal, y de *Piper aduncum* en Alta Verapaz, ambas plantas asociadas a hábitat tempranos en la sucesión vegetal.

En el nicho temporal aparentemente no existen mecanismos para evitar la competencia entre las especies de *Carollia*, ya que las abundancias de ambas especies fluctúan de la misma forma en ambas localidades. La fluctuación de *V. camparaguey* en la alimentación coincide con la abundancia poblacional de ambas especies de *Carollia*, coincidentemente con picos de hembras preñadas y lactando. Probables movimientos entre los sitios estudiados estarían determinados por la variación temporal y espacial de dicha fuente de alimento.

2. INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies de murciélagos es mayor en los Trópicos, y se incrementa a medida que la latitud decrece. El conocimiento de la alimentación de los murciélagos es importante para interpretar el papel ecológico que desempeñan. Se sabe que los murciélagos frugívoros dispersan semillas de plantas pioneras, contribuyendo de esta manera a la regeneración vegetal. En Guatemala se han llevado a cabo análisis de comunidades de murciélagos frugívoros junto con su alimentación, sin embargo estos no profundizan en las relaciones interespecíficas e interacciones competitivas.

La estructura de una comunidad está influida por las distintas formas en que sus miembros interactúan. La interacción se puede dar a través de la alimentación, uso del espacio y tiempo. Se ha demostrado que el patrón de explotación de recursos por murciélagos frugívoros es diferencial a nivel genérico, y que existe una mayor similitud entre congéneres, sin embargo aún es difícil generalizar patrones acerca de estos últimos. En este estudio se analizaron las interacciones competitivas entre *Carollia sowelli* y *Carollia perspicillata*, mediante la comparación del uso de los recursos o nichos trófico, espacial y temporal.

El método de estudio contempló contrastar los datos de dos investigaciones previas con diseños experimentales similares, ejecutados en la misma época en selvas tropicales del “Biotopo Universitario Chocón Machacas” en Izabal, y en la zona de influencia del “Parque Nacional Laguna Lachuá” en Alta Verapaz (Lou 2007 y Cajas *et al.* 2006 respectivamente). Se partió de la hipótesis de que existen diferencias en el nicho trófico, espacial y/o temporal entre las especies simpátricas de murciélagos frugívoros *C. sowelli* y *C. perspicillata*, como mecanismo para evitar la exclusión competitiva.

Se evaluaron los siguientes aspectos: (1) Los tipos de hábitat en donde fueron capturados los murciélagos y sus abundancias relativas en el espacio y en el tiempo; (2) El consumo diferencial de elementos que componen su dieta y su frecuencia en muestras de heces como inferencia de la abundancia relativa de alimento; (3) La similitud de la dieta entre ambas investigaciones haciendo uso de estandarizaciones de datos; y (4) La abundancia relativa de frutos maduros de algunas plantas de Izabal.

3. ANTECEDENTES

3.1. *El concepto de nicho ecológico*

Es posible encontrar referencias de conceptos similares al nicho ecológico en los escritos de Darwin y Wallace y otros naturalistas pioneros, y cabe suponer que estos escritos son significativos para las actuales ideas populares sobre la teoría de nicho (Vandermeer 1972). Sin embargo muchos autores concuerdan que su primera definición y el uso formal de la palabra surgen con Grinnell (1917).

Grinnell (1917), describe al nicho como las condiciones ambientales que delimitan la distribución de una especie. Este autor introduce un concepto importante, el que “dos especies establecidas en una misma fauna regularmente no tienen las mismas relaciones de nicho”.

Posteriormente Elton (1927), define al nicho como el lugar que ocupa un animal en su comunidad, y sus relaciones con el alimento. Para este autor el nicho de un animal puede ser definido en gran parte por su tamaño y hábitos alimenticios.

La siguiente contribución significativa fue de Gause (1934), quien desarrolla un teorema que postula que si las características del nicho de dos especies son muy similares, estas especies no pueden ocurrir en el mismo lugar. Los principios de este autor conducen a estudios que persisten hasta la actualidad, y que demuestran que para un par particular de especies cercanamente relacionadas, existen diferencias ecológicas sutiles de algún tipo, aún cuando no aparenten inicialmente que ambas eran ecológicamente distintas (Vandermeer 1972).

Hutchinson (1957) formaliza el concepto de nicho ecológico. Este autor sugiere que el nicho es un hipervolumen compuesto por una serie de variables ambientales, ecológicas e históricas, que permiten la sobrevivencia de una especie, lo cual corresponde al nicho fundamental, y que es reducido por espacios donde las interacciones con otras especies no permiten su sobrevivencia, lo cual corresponde al nicho real.

Pianka (1973), discute que los animales reparten los recursos en el ambiente en tres formas básicas: trófica, espacial y temporalmente. A estas formas dicho autor se refiere como distintas dimensiones de nicho.

A pesar de que varios autores se han interesado en el concepto de nicho ecológico en los años subsiguientes, hasta la actualidad no ha existido un concepto unificador.

3.2. *La competencia entre las especies*

Darwin en el año de 1859 ya discutía acerca del concepto de competencia: “como las especies del mismo género suelen tener, aunque no invariablemente, mucha semejanza en hábitos, constitución y siempre en estructura, la lucha será generalmente más severa entre ellas si llegan a estar en competencia unas con otras, que si se trata de géneros distintos”.

Así mismo Gause (1934), postula que “dos especies en el mismo territorio general no pueden ocupar por mucho tiempo idénticos nichos ecológicos”, y que “dos especies con aproximadamente los mismos hábitos alimenticios se espera que no mantengan números balanceados en la misma región”.

Pianka (1973), sugiere que pares de potenciales competidores con alto traslape en alguna de las dimensiones de nicho analizadas, se traslapan relativamente poco o nada en otra dimensión, presumiblemente reduciendo o eliminando la competencia entre ellos.

La competencia es un concepto en ecología vinculado con distintas ramas, principalmente con la teoría de nicho y evolución (Brower *et al.* 1989). Este concepto puede ser definido como una interacción poblacional en la cual dos o más individuos tienen simultáneas demandas por un tipo o calidad de recurso, potencialmente o actualmente en insuficiente cantidad para satisfacer las necesidades de todos los individuos (MacNaughton y Wolf 1973). La competencia influencia la habilidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse, y puede ser modelada como cambios en el tamaño de la población con el tiempo (MacNaughton y Wolf 1973).

La competencia interespecífica resulta potencialmente ya sea en la extinción local de alguno de los competidores, o en la continuidad de su coexistencia (MacNaughton y Wolf 1973). La coexistencia puede ser mantenida en varias formas si el competidor menos efectivo explota un recurso alternativo eficientemente (MacNaughton y Wolf 1973). Una conclusión principal sugiere que especies que son completamente competidoras no pueden existir indefinidamente, teoría conocida como el principio de exclusión competitiva (en MacNaughton y Wolf 1973).

Cuatro posibles escenarios de competencia interespecífica son posibles en un sistema simple de dos especies (MacNaughton y Wolf 1973): a. Una especie es mejor competidora que la otra; b. Hay un equilibrio inestable, aunque eventualmente una especie es mejor competidora que la otra; c. Las especies coexisten indefinidamente en equilibrio estable; d. Ambas especies compiten mejor con otras especies que con individuos de su misma especie. El eventual ganador depende en que especie alcanza superioridad numérica primero (MacNaughton y Wolf 1973).

Los dos grandes tipos de interacción competitiva, explotación e interferencia, son caracterizados por mecanismos específicos que influyen el uso de recursos; los competidores explotadores simplemente usan el recurso, mientras que los competidores que interfieren restringen el acceso al recurso (MacNaughton y Wolf 1973).

La competencia interespecífica intensa, representada por una situación en que especies similares ocurren juntas, favorece la especialización de cada especie en el uso de recursos y hábitat (Collier *et al.* 1973). Estos patrones resultan de presiones selectivas favoreciendo caracteres que permiten explotar más eficientemente recursos particulares que el competidor interespecífico (Collier *et al.* 1973). En casos de competencia interespecífica intensa, la selección lleva a la divergencia en características de las especies involucradas (Collier *et al.* 1973). El desplazamiento de caracteres representa una etapa en la perfección de mecanismo de aislamiento ecológico por especies que han entrado en contacto una con otra relativamente recientemente (Collier *et al.* 1973).

Los mecanismos de competencia individual pueden ser considerados en dos categorías (MacNaughton y Wolf 1973): a. Los mecanismos intrínsecos que actúan en

el organismo para incrementar su probabilidad de sobrevivir y reproducirse; b. Los mecanismos extrínsecos que resultan de la actividad de los individuos y operan reduciendo la habilidad competitiva de otro individuo. Existe dicotomía, y una respuesta intrínseca puede llevar a una interacción extrínseca (MacNaughton y Wolf 1973).

Según autores como McNab (1971), Fleming (1979), Findley (1993), López (1996), y Lou y Yurrita (2005), la competencia por recursos entre los murciélagos frugívoros aparentemente es uno de los principales factores en la estructuración de sus comunidades.

3.3. Análisis de nicho e interpretación de competencia

Una especie generalmente hace uso de solamente algunos de los recursos disponibles para ella (Krebs 1980). Por ejemplo, una especie en particular puede ocurrir solamente en alguno de los varios hábitat disponibles en su rango geográfico, o puede solamente comer un pequeño rango de tamaño de alimento disponible para ella. Las medidas de la amplitud de nicho a través de dimensiones como el alimento y el tipo de hábitat muestran el grado de especialización de una especie (Sale 1974).

Cuando dos especies coexisten, puede que presenten o no similitudes en las formas que utilizan los recursos. Las medidas del traslape de nicho a través de dimensiones como el alimento y el tipo de hábitat presentan el grado de similitud entre dos especies coexistentes (Sale 1974).

Los análisis de nicho han sido utilizados con la creencia que el grado de traslape para un par de especies puede ser utilizado como una relación directa con la competencia entre ellas (Sale 1974). Algunos autores toman como implícita esta suposición, sin embargo como han sugerido Colwell y Futuyma (en Sale 1974), existe la necesidad de tener cuidado cuando se interpretan los valores medidos de traslape. Ellos explícitamente discuten que la directa equivalencia del porcentaje de traslape y grado de competencia no necesariamente existe (en Sale 1974). En otras palabras “simplemente demostrando traslape en el uso de recursos por dos especies en la naturaleza puede ser evidencia ya sea a favor o en contra de la competencia entre ellas” (Colwell y Futuyma 1971). Las especies pueden traslaparse completamente a través de algunas dimensiones

de nicho sin que ocurran interacciones competitivas. Por otro lado, recursos como el alimento y tipos de hábitat pueden estar presentes en cantidades limitadas, y la competencia entre las especies puede ocurrir.

Como un ejemplo, consideremos dos especies que se traslapan en sus requerimientos alimenticios, dos situaciones pueden presentarse (Sale 1974):

1. El alimento puede ser muy abundante, o la producción de alimento puede ser muy rápida con relación a la tasa en que este pueda ser consumido. Las poblaciones de dos especies están determinadas por otros factores además de la cantidad de alimento, y puede que no exista competencia por alimento. En esta situación el traslape observado es simplemente una medida de la similitud en los hábitos alimenticios de dos especies. Pueden ser muy similares y mostrar un alto grado de traslape, o pueden ser diferentes traslapándose sutilmente. Pero en cualquiera de los casos, no existe competencia por alimento.
2. La comida se encuentra en pequeñas cantidades en el ambiente y los tamaños de las poblaciones de dos especies están limitados por la cantidad de alimento disponible para ellos. En esta situación la competencia existe, y el grado de competencia y traslape están directamente relacionados.

Claramente según Sale (1974), si se van a utilizar medidas del traslape de nicho para inferir acerca de la competencia entre dos especies es necesario distinguir entre las situaciones expuestas anteriormente. Para este autor un acercamiento parcial a este problema de interpretación puede ser abordado de la siguiente manera: consideremos una comunidad en donde la competencia por alimento es un evento frecuente entre las especies. Durante el desarrollo de dicha comunidad, las especies que invadan exitosamente se espera que tengan diferentes patrones en el uso de recursos. Si la competencia existe, significa que las especies fueron sujetas a presiones selectivas para reducir aún más el grado en el que sus requerimientos de recursos se traslapan. Una especie puede reducir el traslape de sus requerimientos con las de otra especie limitando estos y volviéndose más especializado, cambiando así el rango de recursos utilizados. Estos ajustes de requerimientos deben empezar a ocurrir en el momento que una especie invade durante el desarrollo de una comunidad. Estas suposiciones son centrales en el

concepto del empaquetamiento de especies (Schoener 1965, MacArthur y Levins 1967 y MacArthur 1969 y 1970 en Sale 1974).

En contraste, consideremos una comunidad en la cual la competencia interespecífica por recursos es un evento raro o inexistente (Sale 1974): El éxito de una especie invadiendo esta comunidad no estará influenciada por su patrón de utilización de los recursos comparada con los de las especies ya presentes. Las especies ya presentes en la comunidad no necesariamente interaccionarán en formas que tiendan a reducir el traslape en la utilización de recursos. En esta comunidad los requerimientos de distintas especies estarán distribuidos al azar a través de los recursos disponibles. Debido a esto, el traslape en la utilización de recursos se esperará sea mayor que si la competencia hubiera influenciado el empaquetamiento de especies durante el desarrollo de la comunidad (Sale 1974).

Para Colwell y Futuyma (1971), inferir competencia requiere un concepto importante, los nichos “actual” y “virtual”, términos aproximadamente equivalentes al nicho fundamental y real de Hutchinson (1957 en Colwell y Futuyma 1971), pero operacionalmente y específicamente definidos para los efectos de competencia a nivel de poblaciones locales. Para estos autores el traslape de nicho cuando es medido en condiciones naturales son mediciones “actuales”, mientras que si son medidos en ausencia de competencia son mediciones “virtuales”. La exclusión competitiva tiende a reducir el traslape de nicho entre especies competidoras, de modo que el actual nicho es propiamente una parte del nicho virtual. La competencia puede estar operando, pero la exclusión puede ser incompleta. En este caso el traslape de nicho observado es evidencia de la existencia de competencia. Sin embargo el traslape puede ser evidencia de la ausencia de competencia si el recurso en consideración es muy abundante o irrelevante para una o ambas especies.

Para Pianka (1974), consideraciones importantes son que el traslape de nicho decrece con una mayor variabilidad ambiental y con un mayor número de especies. Este autor sugiere un traslape tolerable relacionado con el número de potenciales competidores interespecíficos, y que el traslape entre pares de especies varía con la intensidad de la competencia.

Según Abrams (1980), si los recursos no son limitados en cantidad, no hay competencia a pesar del grado de traslape. Alternativamente, si hay territorialidad o si las especies activamente alteran la utilización de recursos para evitar a su competidor, la competencia puede ocurrir a pesar del hecho que haya poco traslape. Aún cuando las especies cambian sus conductas de utilización, si se puede inferir este cambio, puede ser posible utilizar datos de traslape para estimar competencia interespecífica.

Según Lawlor (1980), la abundancia relativa de los recursos en mediciones de traslape de nicho afectan el tipo de cuestionamientos que pueden ser planteados. Valores bajos de traslape de nicho pueden reflejar la intensidad de presiones competitivas en el pasado, ya que la coevolución de consumidores en competencia se piensa resulta en la divergencia de sus patrones de utilización de recursos (Lawlor y Smith 1976 en Lawlor 1980). Este autor explica que las mediciones de traslape de nicho son reconocidos por no ser verdaderas mediciones de competencia, sin embargo son regularmente utilizadas como una primera aproximación para su estudio, ya que medidas directas de competencia son raramente disponibles para la mayoría de estudios.

Varios análisis de amplitud y traslape de nicho han sido desarrollados y discutidos por distintos autores. Estos autores presentan las ventajas, desventajas, y las inferencias posibles con cada aproximación. Entre las publicaciones relacionadas puedo referir a Horn (1966), Levins, (1968), Sale (1974), Schoener (1974), Colwell y Futuyma (1971), Pielou (1972), Sabath y Jones (1972), Hanski (1978), Hurlbert (1978), Petraitis (1979), Lawlor (1980), Abrams (1980), Krebs (1980), Thomson y Rusterholz (1982), Smith y Zaret (1982), y Smith (1982).

3.4. *El género Carollia (Phyllostomidae)*

La familia Phyllostomidae es una de las más grandes familias de murciélagos del Nuevo Mundo (Giannini y Kalko 2004). Comúnmente son denominados murciélagos con hoja nasal. La importancia de esta familia va más allá de su contribución en cuanto a composición, ya que estos murciélagos juegan un papel crucial principalmente en la dispersión de semillas (Giannini y Kalko 2004).

Esta familia se subdivide en seis subfamilias, entre las cuales se encuentra la subfamilia Carolliinae (Fleming 1988). Fleming (1988) supone que esta subfamilia es un grupo derivado en términos de morfología y cariotipo, y que sus afinidades parecen ser con miembros de la subfamilia Glossophaginae con base a morfología dental, anatomía lingual, cariotipo, e inmunología, pero que comparten similitudes con los miembros de la subfamilia Stenodermatinae en anatomía postcraneal, reproductiva en hembras, y en la ocurrencia de múltiples cromosomas sexuales en los machos.

La subfamilia Carolliinae posee dos géneros, *Carollia* y *Rhinophylla* (Fleming 1988). Para el género *Carollia* se reconocían cuatro especies hasta el año 2002, *C. brevicauda*, *C. perspicillata*, *C. subrufa* y *C. castanea*, sin embargo con base a análisis morfológicos y genéticos detallados se distinguió una nueva especie cuya distribución incluye Guatemala, y que previamente era reconocida como *C. brevicauda*, cuya distribución en realidad se limita a la parte sur de Centro América. Esta nueva especie es *C. sowellii* (Baker *et al.* 2002).

Según York y Papes (2007) se pueden distinguir tres categorías de tamaño para el género *Carollia* por medio de morfometría. *C. sowellii* se encuentra en la categoría de miembros pequeños, mientras que *C. perspicillata* en la categoría de miembros grandes. *C. perspicillata* y *C. sowellii* son especies muy similares que se traslapan en distribución geográfica, término conocido como simpatria, por lo cual deben coexistir compartiendo recursos.

3.5. Morfometría en *Carollia*

Según York y Papes (2007), en un artículo publicado recientemente, las diferencias morfométricas corresponden a la repartición de recursos frutales o diferenciación de los suplementos de una dieta común con elementos adicionales. La forma de la boca está fuertemente ligado a las preferencias de la dieta, y por lo tanto diferencias en morfometría de la boca entre taxa simpátridos corresponde a esta repartición (York y Papes 2007).

Diferencias morfológicas pueden ser atribuidas al desplazamiento de caracteres, situación en la cual períodos extensos de simpatria entre especies que reparten recursos,

resulta en la acumulación de distinciones morfológicas que reducen o resuelven la competencia (York y Papes 2007). Por otro lado, puede que dichas diferencias hayan aparecido antes y facilitado la coexistencia en sus etapas iniciales (York y Papes 2007).

York y Papes (2007) encontraron para las especies del género *Carollia*, consistentemente con la hipótesis de similitud limitante, que la morfología aparentemente tiene función en estructurar la composición de sus comunidades, y que taxa alopátricos muestran similitud morfológica en cuanto a medidas de tamaño y forma del cráneo y boca, mientras que taxa simpátricos diferencias. La composición de especies y reemplazo entre ensambles depende de un número de factores biogeográficos, incluyendo el tiempo y orden del establecimiento de especies, y barreras actuales e históricas en la dispersión (York y Papes 2007).

Entre las explicaciones para los patrones observados en la alimentación de murciélagos frugívoros, Aguirre *et al.* (2003) discuten que diferencias en la dureza de los distintos elementos determinan lo que consumen las distintas especies. Estos autores discuten que la dureza limita directa o indirectamente la diversidad de la dieta, y que los frutos de *Solanum* son más duros que los de *Piper*, además de que la dureza del alimento se incrementa con el tamaño del fruto, y que se necesitan diferencias en la fuerza de la mordida para consumirlos. Estas variaciones en la fuerza de la mordida pueden estar relacionadas con las variaciones que reportan York y Papes (2007) en la morfología del cráneo y el aparato bucal de las especies de *Carollia*.

Dumont y Herrel (2003) encontraron que la fuerza de la mordida decrece significativamente con el incremento del ángulo de apertura de la boca. El ángulo de apertura de la boca de *C. perspicillata* es de 42.3 grados, y la fuerza de su mordida es de 4.4 +/- 1.06 N, diferente a las de otros murciélagos frugívoros de distinta talla corporal como *Artibeus jamaicensis* (11.2 grados y 19.2 +/- 6.37 N) y *Glossophaga soricina* (46.5 grados y 1.37 +/- 0.39 N). La variación de la arquitectura craneofacial determina la fuerza de la mordida (Dumont y Herrel 2003).

3.6. Estudios ecológicos con *Carollia*

Los murciélagos frugívoros, como ha sido demostrado por Bonaccorso (1979), forman dos agrupaciones tróficas que corresponden a aquellas especies de talla corporal grande y especies de talla corporal pequeña. Esta división de nicho trófico sugiere que en cada uno de estos grupos es donde existe un potencial de competencia interespecífica (López 1996). Se ha demostrado que el patrón de explotación de recursos por murciélagos frugívoros es diferencial a nivel genérico, y que existe una mayor similitud entre congéneres (López 1996), lo cual sugiere que debe existir algún mecanismo entre especies congéneres que reduzca la competencia y permita su coexistencia. El género *Carollia* ha sido objeto de interés en numerosas ocasiones para la aplicación de las teorías expuestas anteriormente.

Herbst (1986), estudió la alimentación de *Carollia perspicillata*. Este autor encuentra que a pesar de que varias especies de frutos son adecuados para el mantenimiento del metabolismo de este murciélago, los individuos lactando se especializan en frutos ricos en nitrógeno, o cambian a otras fuentes de nitrógeno como los insectos. Según este autor, el hecho de que picos de nacimientos usualmente coincidan con picos en la disponibilidad de frutos, es consistente con la idea de que los frutos provean nitrógeno así como energía para la lactancia. Las diferencias nutricionales en los frutos pueden ayudar a explicar patrones en las dietas de frugívoros, y ciertos frutos permiten a estos murciélagos sobrevivir y posiblemente reproducirse sin recurrir a una sobreingestión de energía, y sin recurrir a la insectivoría (Herbst 1986).

Fleming (1988), observó alto traslape de la dieta entre *Carollia perspicillata* y *Carollia castanea*, sin embargo encontró algunos elementos particulares en la dieta de cada uno de estos murciélagos. Este mismo autor, en el año de 1986, propuso que en función del incremento en el tamaño corporal de los murciélagos frugívoros se presenta una amplitud en la dieta. Su hipótesis fue la siguiente: el tamaño del fruto establece un límite en el rango de frutos que una especie particular puede consumir, por lo tanto la amplitud de nicho esta positivamente correlacionada con el tamaño corporal del murciélago.

Marinho-Filho (1991), encontró diferencias en el nicho alimentario de las especies *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium*, en una investigación llevada a cabo en Brasil. Las diferencias estaban basadas en la especialización de la alimentación en ambas especies.

López (1996), estudió el gremio de murciélagos frugívoros en Costa Rica. Este autor reportó mayor traslape de nicho alimentario entre especies de este género, sugiriendo que valores altos de traslape de nicho significa que o bien existe un potencial para competencia, o que las especies coexisten en aparente equilibrio. Este autor sugiere que es en otras dimensiones de nicho en donde se pueden detectar diferencias en los mecanismos de repartición de recursos.

Thies y Kalko (2004), encontraron diferencias entre la dieta de *Carollia perspicillata* y *Carollia castanea* en Costa Rica. Las diferencias estaban relacionadas con la distribución de las plantas que componen su dieta en un paisaje fragmentado.

Lou y Yurrita (2005), en una investigación con murciélagos frugívoros en Guatemala, encontraron una leve segregación en el nicho alimentario de especies del género *Carollia*. Estos autores encontraron mayor traslape con otras especies de talla corporal pequeña que con ellas mismas.

3.7. Datos contemplados en los análisis

Cajas *et al.* (2006), estudiaron la dispersión de semillas por murciélagos en tres diferentes estadios sucesionales del área nor-este del Parque Nacional Laguna Lachuá y su área de influencia (de ahora en adelante referida como la Eco-Región Lachuá), de Febrero a Noviembre del año 2005. Los tipos de vegetación estudiada fueron: Guamiles bajos (2-3 años), Guamiles altos (6-15 años) y Bosques maduros. Se encontró en las muestras obtenidas de capturas de murciélagos 33 especies de semillas. Entre las familias de plantas más frecuentes en la alimentación de los murciélagos se encontraron Piperaceae, Moraceae y Solanaceae. Por otro lado, se observó que las réplicas en donde se realizaron los muestreos de murciélagos se agruparon según las especies y sus respectivas abundancias en dos grandes grupos: Bosques y sitios perturbados. Encontraron 29 especies de murciélagos de las cuales 17 tienen hábitos frugívoros o

complementan sus dietas con frutos. La especie *Carollia sowelli* fue la más abundante en todos los tipos de vegetación. De igual modo fue la que aportó mayor cantidad de muestras con semillas, y la que contribuyó con la mayor diversidad de semillas. Otras especies abundantes y que aportaron semillas fueron: *C. Perspicillata*, *Sturnira lillium*, *Artibeus lituratus*, *A. jamaicensis*, *Dermanura phaeotis*, *D. watsoni* y *Glossophaga soricina*.

Lou (2007), analizó la dinámica de dispersión de semillas por murciélagos en un paisaje fragmentado en la región del Biotopo Chocón Machacas y su área de influencia durante 13 meses (Septiembre 2004 a Octubre 2005). Para el efecto analizó en tres tipos de hábitat (2 comunidades vegetales en diferente etapa sucesional y bosque primario): a) La dieta de las especies de murciélagos frugívoros; b) El efecto espacio-temporal de la abundancia de frutos y la abundancia de murciélagos frugívoros; c) La lluvia de semillas. A lo largo del estudio se capturaron 15 especies de murciélagos frugívoros de las cuales las más abundantes fueron *Dermanura spp*, *Carollia sowelli* y *Carollia perspicillata*. *C. sowelli* fue la especie que aportó mayor número de muestras de semillas. Las especies de murciélagos capturadas en el Biotopo Chocón Machacas utilizaron por lo menos 22 especies de plantas como alimento, siendo en su mayoría especies arbustivas y de estados sucesionales tempranos de la vegetación tales como plantas del género *Piper* y *Solanum*.

4. JUSTIFICACIÓN

El nicho es un concepto central en ecología, y algunos autores discuten que si no fuera porque este concepto ha sido usado de tantas maneras distintas, la ecología podría ser definida como el estudio de los nichos. Uno de los problemas a los que se han tenido que enfrentar los ecólogos al estudiar el nicho ecológico que ocupan las especies, es definir los recursos que serán evaluados. Hasta ahora la evidencia acerca de patrones de coexistencia de especies con tamaño corporal y patrones de utilización de recursos similares, ha resultado difícil de generalizar.

Estudios previos de comunidades de murciélagos frugívoros en Guatemala se han enfocado en el análisis de la alimentación a escala de gremio funcional, enfatizando en el papel de los murciélagos como dispersores de semillas. Sin embargo estos autores no abordan con detalle los análisis de interacción competitiva entre un mismo género, o géneros similares en cuanto a talla corporal. No se ha documentado la forma en que especies cercanamente emparentadas difieren en sus requerimientos, principalmente en como congéneres reparten los recursos con el fin de evitar la exclusión competitiva. Así mismo estos estudios solamente han demostrado traslape de nicho entre las especies coexistentes de *Carollia*, sin embargo como ha sido discutido por otros autores, simplemente demostrar esto no es evidencia de la presencia de competencia, y hay que tomar en cuenta otro tipo de interpretaciones.

5. OBJETIVOS

5.1 General

5.1.1 Determinar si existe segregación en el nicho trófico, espacial y/o temporal entre los murciélagos frugívoros simpátridos *Carollia sowelli* (Baker *et al.* 2002) y *Carollia perspicillata* (Linnaeus 1758), en dos selvas tropicales del norte de Guatemala

5.2 Específicos

5.2.1 Determinar si especies simpátridas del género *Carollia* muestran diferencias tróficas relacionadas con el consumo de los recursos frutales en dos selvas tropicales del norte de Guatemala

5.2.2 Determinar si especies simpátridas del género *Carollia* muestran diferencias espaciales relacionadas con el uso de hábitats disponibles en dos selvas tropicales del norte de Guatemala

5.2.3 Determinar si especies simpátridas del género *Carollia* muestran segregación temporal en dos selvas tropicales del norte de Guatemala

5.2.4 Comparar los resultados de las dimensiones de nicho propuestas con *Sturnira lilium*, especie con hábitos y talla corporal similar a la de *Carollia*

6. MATERIALES Y METODOS

6.1. Método de estudio

Este trabajo constituye un meta análisis, es decir que los datos que se utilizaron provienen de investigaciones llevadas a cabo anteriormente en selvas tropicales de la Eco-Región Lachuá en Alta Verapaz, y del Biotopo Universitario Chocón Machacas en Izabal por Cajas *et al.* (2006) y Lou (2007) respectivamente (Anexo no. 1, página 53).

La Eco-Región Lachuá (ERL) se localiza en el municipio de Cobán. Sus selvas son consideradas según las Zonas de Vida de Holdridge como Bosque muy húmedo subtropical. El área se caracteriza por una altitud promedio de 180 m.s.n.m., precipitación y temperatura promedio anual de 3000 mm y 25.3 grados centígrados respectivamente, evapotranspiración promedio de 1000 mm, y humedad relativa media anual de 91.03 % (IGN 1999). Coordenadas 15°55'00'' lat. y 90°40'30'' long. a nivel de la Laguna Lachuá.

El Biotopo Universitario Chocón Machacas (BUKM) se localiza en el municipio de Livingston. Sus selvas son consideradas según las Zonas de Vida de Holdridge como Bosque muy húmedo tropical. El área se caracteriza por una altitud promedio de 15 m.s.n.m., humedad relativa del 84 %, promedio máximo de temperatura anual de 32 grados centígrados, y mínimo de 24.3 (IGN 1999). Coordenadas 15°47'00'' lat. y 88°50'55'' long. a nivel del río Chocón Machacas.

Dichas investigaciones fueron desarrolladas con diseños experimentales similares. En cada investigación se tomaron en cuenta tres sitios de muestreo correspondientes a tratamientos de vegetación en distinto estado sucesional. La forma de estudio de los hábitos alimentarios de los murciélagos en ambos casos, se llevó a cabo mediante la captura de individuos con redes de niebla, su colocación en bolsas de manta para obtener semillas en las heces, y la posterior identificación de las semillas por comparación con colecciones de referencia creadas para cada estudio en particular (Cajas *et al.* 2006 y Lou 2007). Los análisis también se llevaron a cabo con *S. lilium*, que representa a la tercer especie más abundante de similar tamaño corporal.

Para el Biotopo Universitario Chocón Machacas (BUCM) se analizaron un total de 299 capturas de *C. sowellii* con 182 semillas, 97 capturas de *C. perspicillata* con 63 semillas, y 84 capturas de *S. liliium* con 38 semillas. Para la Eco-Región Lachuá (ERL) se analizaron un total de 243 capturas de *C. sowellii* con 135 semillas, 98 capturas de *C. perspicillata* con 67 semillas, y 121 capturas de *S. liliium* con 75 semillas.

Se analizó la siguiente información: (1) Tipos de hábitat en donde fueron capturados los murciélagos y sus abundancias relativas en el espacio y en el tiempo; (2) Consumo diferencial de elementos que componen su dieta y su frecuencia en muestras de heces como inferencia de la abundancia relativa de alimento; (3) Similitud de la dieta de ambas especies entre localidades, haciendo uso de estandarizaciones de los datos para eliminar el efecto de posibles diferencias en el esfuerzo de muestreo; y (4) La abundancia relativa de frutos maduros de algunas plantas de Izabal.

6.2. *Universo de estudio*

Corresponde a los datos de murciélagos frugívoros simpátridos de selvas tropicales del norte de Guatemala, recabados a través de los estudios llevados a cabo por Cajas *et al.* (2006) y Lou (2007).

6.3. *Muestra de estudio*

Numero de murciélagos capturados, semillas obtenidas en muestras de heces, y número de frutos maduros de plantas con frutos carnosos monitoreados cada mes. El total de semillas es utilizado como muestra en el análisis estadístico de las dimensiones trófica y espacial.

6.4. *Análisis estadístico*

6.4.1 *Dimensión trófica y espacial*

6.4.1.1. *Traslape de nicho.* Este análisis se utilizó para determinar la similitud en la alimentación (dimensión trófica) y uso de hábitat (dimensión espacial) entre *C. sowellii*, *C. perspicillata* y *S. liliium*. Se utilizó la medida de Morisita-Horn (Krebs 1980), la cual está formulada para el caso de conteo de

individuos, y que es la única medida libre de sesgo sobre el mayor rango posible de traslape. Este índice es simétrico y va de una escala de 0 a 1, 0 cuando no hay traslape de los recursos utilizados, y 1 cuando el traslape de los recursos utilizados es completo. Se utilizó la frecuencia total de elementos consumidos por cada especie en el caso del análisis de traslape de nicho alimentario, y de frecuencia de capturas en cada hábitat en el caso del análisis de traslape de nicho espacial. La comparación entre las especies se hizo para cada estudio por separado, y entre estudios en el caso de la dieta. Se utilizó el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001, 2007). La fórmula del índice de Morisita-Horn es la siguiente (Moreno 2001):

$$I_{M-H} = \frac{2 \sum (an_i \times bn_j)}{(da + db) aN \times bN}$$

Donde

an_i = número de recursos utilizados por el murciélago A

an_j = número de recursos utilizados por el murciélago B

da = sumatoria de an_i^2 / aN^2

db = sumatoria de bn_j^2 / bN^2

6.4.1.2. *Amplitud de nicho.* Este análisis se utilizó para determinar el grado de especialización de la alimentación (dimensión trófica) o uso de hábitat (dimensión espacial), entre *C. sowelli*, *C. perspicillata* y *S. liliium*. Este índice permite inferir que tan generalista o especialista es cada una de las especies contrastándolas entre ellas. La amplitud de nicho según Krebs (1980) puede ser medida a través de la observación de la distribución de organismos individuales de determinada especie en un conjunto de múltiples recursos en la misma dimensión. Se utilizó la riqueza y abundancia relativa de elementos consumidos y hábitat utilizados para establecer el grado de especialización a través del índice de diversidad de Shannon-Wiener (Krebs 1980), el cual toma en cuenta la riqueza y equidad en este caso de recursos utilizados (Krebs 1980). A los datos utilizados para el índice se les calculó varianza y se contrastaron por medio de

una prueba de t para establecer diferencias estadísticamente significativas entre los valores de la diversidad. La diversidad de la dieta se calculó para cada especie en cada estudio por separado. Se utilizó el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001, 2007). La fórmula del índice de Shannon-Wiener es la siguiente (Moreno 2001):

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

Donde p_i es la abundancia proporcional de cada recurso utilizado

6.4.2. *Dimensión temporal.*

6.4.1. *Correlaciones estadísticas.* Para establecer diferencias en el nicho temporal de los murciélagos del género *Carollia*, se contrastaron las abundancias relativas de ambas especies en el tiempo. Así mismo se calcularon correlaciones entre la abundancia relativa de frutos maduros de *Piper aeruginosibacum*, planta proporcionalmente importante en la dieta de estos murciélagos, con la abundancia de estos últimos. Se utilizó el coeficiente paramétrico de Pearson en el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001, 2007). Las correlaciones estadísticas van de un rango de -1 cuando no existe correlación, a $+1$ cuando la correlación es completa. Una correlación positiva implica una relación directa entre las variables, una correlación negativa una relación inversa entre las variables (Brower *et al.* 1989).

7. HIPÓTESIS

Las especies en zonas de contacto o simpátricas suelen competir por los recursos presentes en el área que ocupan. Para que dichas especies puedan coexistir deben presentar diferencias en alguno de los nichos disponibles como mecanismo para reducir la competencia interespecífica intensa, y evitar la exclusión competitiva. Existen diferencias en el nicho trófico, espacial y/o temporal entre las especies simpátricas *Carollia sowellii* y *Carollia perspicillata*, como un mecanismo para reducir la competencia interespecífica intensa y permitir su coexistencia.

Dimensión trófica

Ho: No existen diferencias significativas en la diversidad de la dieta entre *Carollia sowellii* y *Carollia perspicillata*.

Ha: Existen diferencias significativas en la diversidad de la dieta entre *Carollia sowellii* y *Carollia perspicillata*.

Dimensión espacial

Ho: No existen diferencias significativas en el uso de hábitat disponibles entre *Carollia sowellii* y *Carollia perspicillata*.

Ha: Existen diferencias significativas en el uso de hábitat disponibles entre *Carollia sowellii* y *Carollia perspicillata*.

Dimensión temporal

Ho: No existen correlaciones negativas entre la abundancia poblacional de *Carollia sowellii* y *Carollia perspicillata*

Ha: Existen correlaciones negativas entre la abundancia poblacional de *Carollia sowellii* y *Carollia perspicillata*

8. RESULTADOS

8.1. Análisis de la dimensión trófica

En total se documentaron 30 elementos en la dieta de *C. sowellii*, *C. perspicillata* y *S. lilium*, repartidos en las siguientes familias de plantas: Piperaceae (*Piper*), Clusiaceae (*Vismia*), Solanaceae (*Solanum*), Cecropiaceae (*Cecropia*), Moraceae (*Ficus*), Melastomataceae (*Leandra*) y Annonaceae.

En la tabla no. 1 se observa que a nivel de género en ambos sitios de estudio, *Piper* resultó proporcionalmente importante en la dieta de *Carollia*. *Vismia* representó el segundo género de planta de importancia en la dieta de *Carollia* en cuanto a proporción, a excepción del caso de *C. perspicillata* en la ERL para la cual fue primero en importancia. Además se observa que en ambos estudios *Solanum* está presente en la dieta de *Sturnira*. Este género de planta es el más importante en cuanto a proporción en la dieta de *Sturnira* en el BUCM, y el segundo de mayor importancia en la ERL. *Piper* resultó ser el género de planta de mayor importancia en cuanto a proporción en la dieta de *Sturnira* en la ERL. *Vismia* fue consumida proporcionalmente poco por *Sturnira*.

Tabla no. 1. Consumo diferencial de las especies *C. sowellii*, *C. perspicillata* y *S. lilium* en el Biotopo Universitario Chocón Machacas (BUCM) y la Eco-región Lachuá (ERL). Se presentan las proporciones de los principales elementos consumidos a nivel genérico.

	BUCM			ERL		
	<i>C. sowellii</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>S. lilium</i>	<i>C. sowellii</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>S. lilium</i>
<i>Piper</i>	0.63	0.50	0.34	0.47	0.38	0.69
<i>Solanum</i>	0.08	0.20	0.57	0.05	0.05	0.21
<i>Vismia</i>	0.18	0.26	0.02	0.34	0.49	0.00
Otros	0.11	0.04	0.07	0.14	0.08	0.09

En la tabla no. 2 se puede observar que de los elementos comunes, aunque en distintas proporciones entre la dieta de *C. sowellii* y *C. perspicillata*, están en orden de importancia: *Vismia campareguey* con mayor proporción en la ERL, *Piper aeroginosibacum* con mayor proporción en el BUCM, y *V. campareguey* y *P. aduncum* segundo en proporción en el BUCM y la ERL respectivamente. Con base a las tablas no. 1 y 2 en Anexos (pág. 54), se puede observar que el consumo de las plantas puede variar bastante, ya que las desviaciones estándar calculadas son cercanas al valor de la media.

C. sowellii presentó cinco elementos como particulares en su dieta en el BUCM, y ocho en la ERL. *C. perspicillata* presentó solamente un elemento particular en su dieta en la ERL. *S. lilium* presentó tres elementos como particulares en su dieta en la ERL (Tabla no. 2). 5 plantas fueron exclusivas del BUCM y 17 de la ERL.

En cuanto a proporciones del alimento a nivel específico en la dieta de *Carollia*, se observa en la tabla no. 2 que las especies de *Piper* son consumidas de forma similar por las dos especies de murciélago. *V. campareguey* es consumido en mayor proporción que la mayoría de las especies del género *Piper* por ambas especies de *Carollia*, con excepción del caso de *C. sowellii* en el BUCM que se alimenta en mayor proporción de *P. aeroginosibacum*.

Para *Sturnira* en el caso del BUCM, la mayor proporción del alimento resultó principalmente de la especie *S. umbellatum*, y segundos en importancia *S. torvum* y *P. aduncum*. En el caso de la ERL la mayor proporción del alimento resultó principalmente con la especie *P. aduncum*, y segundo en importancia *S. umbellatum*.

Tabla no. 2. Consumo total de las especies *C. sowellii*, *C. perspicillata* y *S. lilium* en el Biotopo Universitario Chocón Machacas (BUCM) y la Eco-región Lachuá (ERL). Se clasifican las plantas según su hábito, y se presenta entre paréntesis la proporción que representa cada planta del total consumido por cada especie.

	BUCM			ERL		
	<i>C. sowellii</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>S. lilium</i>	<i>C. sowellii</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>S. lilium</i>
ARBUSTOS						
<i>Piper aduncum</i>	18 (0.09)	6 (0.09)	5 (0.13)	27 (0.2)	9 (0.13)	32 (0.42)
<i>P. aeruginosibacum</i>	46 (0.25)	11 (0.17)	5 (0.13)	16 (0.11)	3 (0.04)	9 (0.12)
<i>P. auritum</i>	28 (0.15)	10 (0.15)	1 (0.02)	14 (0.1)	9 (0.13)	9 (0.12)
<i>P. scabrum</i>	14 (0.07)	5 (0.07)	2 (0.05)			
<i>P. amalago</i>				1 (0.007)	2 (0.02)	1 (0.01)
<i>Piper sp 1</i>	8 (0.04)					
<i>Piper sp 2</i>	1 (0.005)					
<i>Piper sp 3</i>				5 (0.03)	2 (0.02)	1 (0.01)
<i>Piper sp 4</i>					1 (0.01)	
<i>Piper sp 5</i>				1 (0.007)		
<i>Solanum torvum</i>	3 (0.01)	3 (0.04)	5 (0.13)			5 (0.06)
<i>S. umbellatum</i>	12 (0.06)	10 (0.15)	17 (0.44)	2 (0.01)	3 (0.04)	11 (0.14)
<i>S. schlechtendalianum</i>				4 (0.02)	1 (0.01)	1 (0.01)
<i>S. cordovense</i>				2 (0.01)		
<i>Leandra mexicana</i>				1 (0.007)	1 (0.01)	
ARBOLES						
<i>Vismia camparaguey</i>	34 (0.18)	17 (0.26)	1 (0.02)	46 (0.34)	33 (0.49)	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	15 (0.08)	1 (0.01)	2 (0.05)	5 (0.03)	1 (0.01)	1 (0.01)
<i>C. peltata</i>				3 (0.02)	1 (0.01)	1 (0.01)
<i>Ficus padifolia</i>						1 (0.01)
<i>Ficus sp 1</i>						1 (0.01)
<i>Ficus sp 2</i>				1 (0.007)		
Annonaceae				3 (0.02)	1 (0.01)	
OTROS						
Morfoespecie 1	1 (0.005)					
Morfoespecie 2	1 (0.005)					
Morfoespecie 3	1 (0.005)					
Morfoespecie 4						1 (0.01)
Morfoespecie 5				1 (0.007)		
Morfoespecie 6				1 (0.007)		
Morfoespecie 7				1 (0.007)		
Morfoespecie 8				1 (0.007)		
TOTAL	182	63	38	135	67	75

8.1.1. *Traslape de nicho trófico*

Se determinó que existe mayor traslape de la alimentación entre las especies del género *Carollia* al contrastarlas entre sí, que con *Sturnira lilium*, la tercer especie más abundante. Los traslapes de nicho trófico entre especies del género *Carollia* resultaron por arriba de un 90% en cada sitio de estudio (Tabla no. 3). Comparando entre estudios la similitud de una misma especie la dieta también resultó alta, así mismo entre especies distintas del mismo género. La similitud de la dieta entre *C. perspicillata* del BUCM y *C. sowelli* de la ERL resultó mayor que entre la misma especie entre sitios.

Tabla no. 3. Traslape de nicho trófico. Se utilizó el índice de Morisita-Horn (Krebs 1980) calculado en el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001, 2007). Este índice tiene un valor de 0 cuando no existe traslape y 1 cuando el traslape es completo. Las especies del género *Carollia* presentan arriba de un 90 % de similitud de la dieta en cada estudio por separado. Así mismo la dieta de las especies comparando ambas investigaciones tiene alta similitud. *C.s.*=*Carollia sowelli*, *C.p.*=*Carollia perspicillata*, *S.l.*=*Sturnira lilium*, BUCM=Biotopo Universitario Chocón Machacas, ERL=Eco-Región Lachuá.

	<i>C.s.</i> (BUCM)	<i>C.p.</i> (BUCM)	<i>S.l.</i> (BUCM)	<i>C.s.</i> (ERL)	<i>C.p.</i> (ERL)	<i>S.l.</i> (ERL)
<i>C.s.</i> (BUCM)	1	0.92452	0.45994	0.79257	0.66765	0.54044
<i>C.p.</i> (BUCM)		1	0.59953	0.84413	0.79663	0.52345
<i>S.l.</i> (BUCM)			1	0.27923	0.22349	0.60384
<i>C.s.</i> (ERL)				1	0.92202	0.54592
<i>C.p.</i> (ERL)					1	0.33104
<i>S.l.</i> (ERL)						1

8.1.2. *Amplitud de nicho trófico*

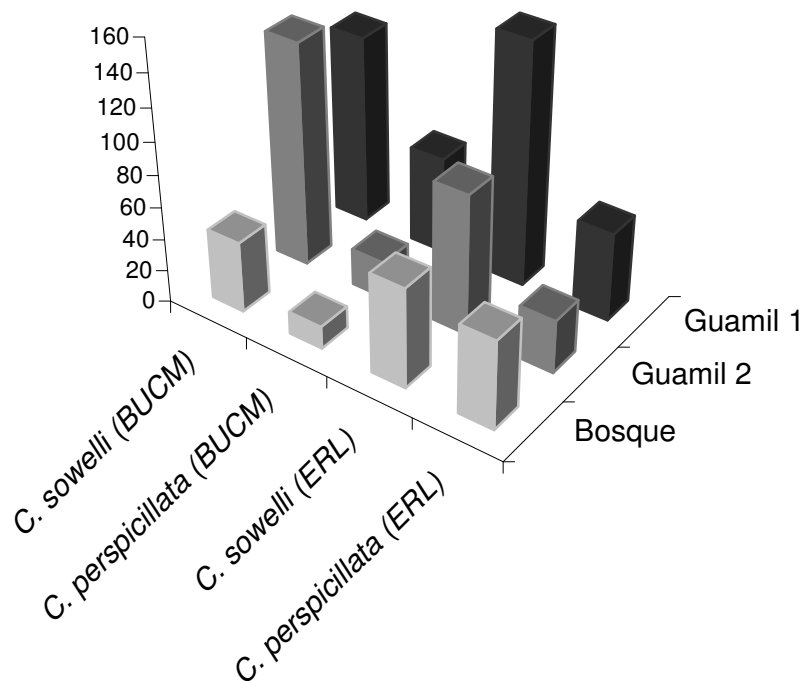
Los resultados de amplitud de nicho trófico (Tabla no. 4) sugieren que *C. sowelli*, la especie de menor tamaño corporal, presenta una mayor diversidad de dieta en ambos sitios de estudio, por lo cual se podría considerar una especie más generalista en comparación con *C. perspicillata* y *S. lilium*. Para ambos sitios de estudio la diversidad de la dieta varió significativamente ($p < 0.05$) entre *C. sowelli* y las otras dos especies, pero no fué significativamente diferente ($p > 0.05$) entre *C. perspicillata* y *S. lilium*.

Tabla no. 4. Diversidad total de la dieta de *C. sowellii*, *C. perspicillata* y *S. liliium* calculada con el índice de Shannon-Wiener (H') (Krebs 1980) en el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001, 2007). Este índice toma en cuenta la riqueza y equidad de los recursos utilizados, y expresa un valor de 0 cuando se trata de un solo recurso, y se incrementa a medida que se agregan recursos y la distribución de sus frecuencias es más equitativa. Mientras mayor el valor del índice se considera una especie más generalista. S=número de recursos utilizados.

BUCM			ERL		
	S	H'		S	H'
<i>C. sowellii</i>	13	2.0465	<i>C. sowellii</i>	19	2.0429
<i>C. perspicillata</i>	8	1.8227	<i>C. perspicillata</i>	13	1.6629
<i>S. liliium</i>	8	1.56	<i>S. liliium</i>	14	1.7658

8.2. Análisis de la dimensión espacial

La distribución espacial de las especies de *Carollia* es similar en ambos sitios de estudio (Gráfica no. 1). En el caso del BUCM la mayoría de capturas de *C. sowellii* y *C. perspicillata* se dieron en el Guamil 2 y en el Guamil 1 respectivamente. *C. sowellii* utilizó más el Bosque que *C. perspicillata*. En el caso de la ERL, el Guamil 1 fué el más frecuentado por ambas especies, y los bosques en igual proporción.



Gráfica no. 1. Frecuencia de *C. sowellii*, *C. perspicillata* y *S. liliium* en los distintos hábitat de cada sitio de estudio. BUCM=Biotopo Universitario Chocón Machacas, ERL=Eco-Región Lachuá.

8.2.1. *Traslape de nicho espacial*

A través del análisis de la ocurrencia de los murciélagos en los hábitat disponibles de cada sitio de estudio, se determinó un alto traslape de nicho espacial. Los traslapes resultaron por arriba de 90% para las especies de *Carollia*, y más similar entre las especies de *Carollia*, que entre estas y *S. lilium* (Tabla no. 5).

Tabla no. 5. Traslape de nicho espacial calculado con el índice de Morisita (Krebs 1980), utilizando el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001, 2007). Se analizó la ocurrencia de cada especie de murciélago en un total de nueve hábitat para el Biotopo Universitario Chocón Machacas y la Eco-Región Lachuá. El traslape espacial se da por arriba de un 90 % para las especies del género *Carollia*, lo cual sugiere que éstas se abastecen en los mismos hábitat.

BUCM				ERL			
	<i>C. sowelli</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>S. lilium</i>		<i>C. sowelli</i>	<i>C. perspicillata</i>	<i>S. lilium</i>
<i>C. sowelli</i>	1	0.91634	0.80754	<i>C. sowelli</i>	1	0.97463	0.8631
<i>C. perspicillata</i>		1	0.76095	<i>C. perspicillata</i>		1	0.77765
<i>S. lilium</i>			1	<i>S. lilium</i>			1

8.2.2. *Amplitud de nicho espacial*

La amplitud de nicho espacial fue mayor en ambos estudios para *C. sowelli* (Tabla no. 6). En el caso de BUCM existen diferencias significativas ($p < 0.05$) en la amplitud de hábitats entre *C. sowelli* y las otras dos especies, por lo cual se podría considerar como la especie más generalista en cuanto a la gama de hábitat utilizados.

Tabla no. 6. Amplitud de nicho espacial, analizado como la diversidad de hábitat utilizados por *C. sowelli*, *C. perspicillata* y *S. lilium* en el Biotopo Universitario Chocón Machacas y la Eco-región Lachuá.

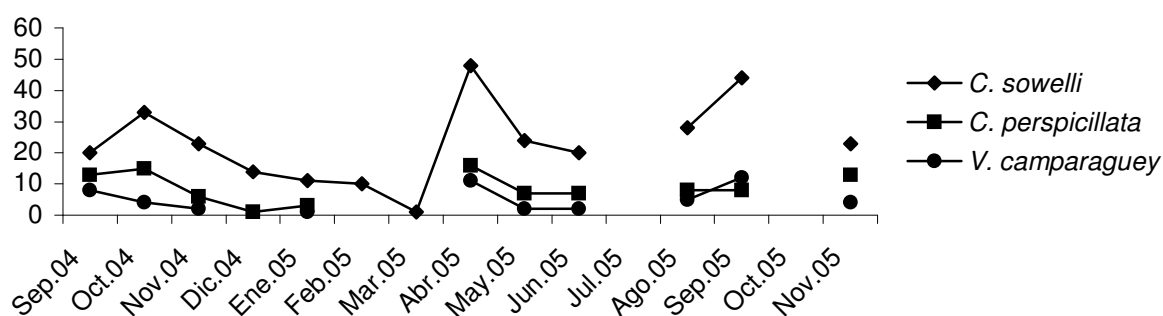
La diversidad se calculó con el índice de Shannon-Wiener (H') (Krebs 1980) en el programa Past ver.

1.71 (Hammer *et al.* 2001, 2007). Este índice toma en cuenta la riqueza y equidad de los recursos utilizados, y expresa un valor de 0 cuando se trata de un solo recurso, y se incrementa a medida que se agregan recursos y la distribución de sus frecuencias es más equitativa. Mientras mayor el valor del índice se considera una especie más generalista.

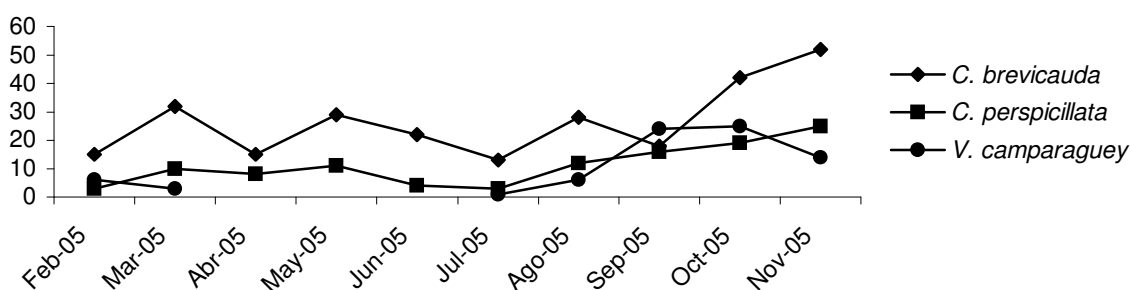
	BUCM	ERL
	H'	H'
<i>C. sowelli</i>	2.013	2.2372
<i>C. perspicillata</i>	1.7297	2.1269
<i>S. lilium</i>	1.6208	2.0244

8.3. Análisis de la dimensión temporal

Las abundancias de *C. sowelli* y *C. perspicillata* fluctúan de forma similar en ambos sitios de estudio (Gráficas no. 2 y 3). Cuando *C. sowelli* experimenta aumentos en su abundancia poblacional, *C. perspicillata* también, y viceversa. *C. sowelli* superó en número en ambos estudios. Se observó el mayor pico de abundancia de ambas especies en el caso de BUCM en los meses de Abril a Junio del 2005. En el caso de la ERL se observaron los mayores picos de abundancia a partir de Julio a Noviembre del 2005. Las abundancias de ambas especies de *Carollia* resultaron correlacionadas positivamente con valores de 0.81 para el BUCM y 0.84 para la ERL. En el caso del BUCM no se cuenta con datos correspondientes a los meses de Julio y Octubre del año 2005.



Gráfica no. 2. Fluctuación de las abundancias relativas de *C. sowelli* y *C. perspicillata* en el Biotopo Universitario Chocón Machacas. También se grafica la abundancia de *V. camparaguey* en la dieta de *Carollia*. Los meses de Julio y Octubre del 2005 no cuentan con muestras.



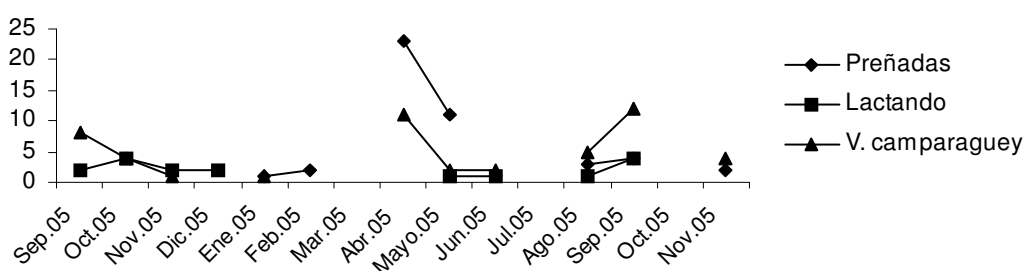
Gráfica no. 3. Fluctuación de las abundancias relativas de *C. sowelli* y *C. perspicillata* en la Eco-Región Lachuá. También se grafica la abundancia de *V. camparaguey* en la dieta de *Carollia*.

8.4. Ocurrencia de los recursos frutales en la dieta

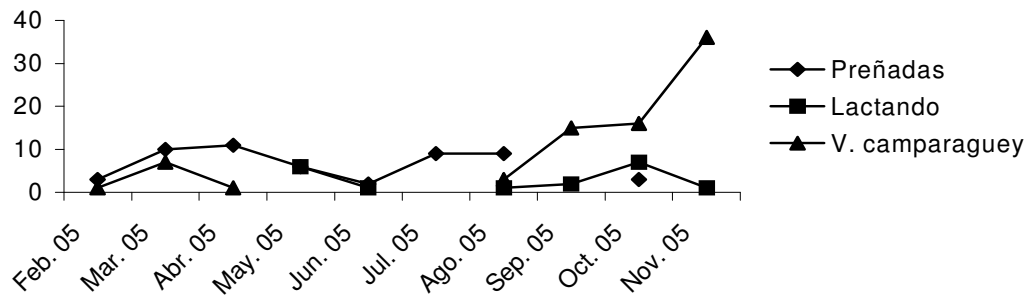
Se determinó que *Piper* suele estar presente en la dieta de *C. sowellii* y *C. perspicillata* durante casi todos los meses en ambos sitios de estudio (Tablas 1 y 2 en Anexos, pág. 54). Con *Vismia* sucede lo contrario, esta especie ocurre repentinamente en el BUCM con mayor frecuencia en la dieta de *Carollia* a partir de Abril a Junio del 2005, y en la ERL con mayor frecuencia a partir del mes de Julio a Noviembre del 2005, sugiriendo una fuente estacional de alimento que corresponde directamente con picos en la abundancia de ambas especies de murciélagos (Gráficas no. 2 y 3). Los picos de abundancia relativa de *C. sowellii* y *C. perspicillata* coinciden con la aparición de *Vismia camparaguey* en la alimentación.

8.5. Eventos reproductivos y su correspondencia con la dieta

Se graficaron las abundancias relativas de *Carollia* hembra preñadas y lactando en ambos sitios de estudio, junto con la ocurrencia de *V. camparaguey* en la dieta. En las gráficas no. 4 y 5 se observa que existe correspondencia de esta planta con dichos estados reproductivos tanto en el BUCM como en la ERL. En el caso del BUCM las abundancias relativas de hembras preñadas y lactando coincidieron con *V. camparaguey*, mientras que en el caso de la ERL solamente con hembras lactando.



Gráfica no. 4. Coincidencia de hembras preñadas y lactando de *Carollia*, con la ocurrencia de *V. camparaguey* en la dieta en el BUCM.



Gráfica no. 5. Coincidencia de hembras preñadas y lactando de *Carollia*, con la ocurrencia de *V. camparaguey* en la dieta en la ERL.

9. DISCUSION

9.1. Dimensión trófica

La similitud de la dieta entre *C. sowellii* y *C. perspicillata* resultó por arriba del 90% en ambos sitios de estudio, y por arriba de 70% entre estudios, lo cual significa que las diferencias en la dieta entre ambas especies es bajo. El BUCM presentó menor número de especies de plantas en la dieta de *Carollia* en comparación con la ERL, lo cual puede estar relacionado con el estado de conservación de este último lugar. Que ambos estudios presentarán el mismo patrón en cuanto a este resultado, a pesar de la gran cantidad de especies distintas en la ERL, significa que *Carollia* replica patrones de sus relaciones funcionales en una amplia escala geográfica. Aún así existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) en la dimensión trófica, inferida a través del cálculo de la diversidad de la dieta entre *C. sowellii* y *C. perspicillata* en ambos estudios.

En la ERL se encontró que ambas especies de *Carollia* dispersan semillas de Annonaceae, cuyos frutos superan la talla corporal del murciélago, por lo tanto la amplitud de la dieta no está necesariamente relacionada con la talla corporal del animal y las dimensiones del fruto. Aún así la hipótesis de Fleming (1986) puede que no sea tan inconsistente del todo. Dicha hipótesis se aplica adecuadamente a aquellas semillas de frutos carnosos que por sus dimensiones no pueden ser consumidas y dispersadas por murciélagos frugívoros, ya que la talla corporal sí determina la amplitud de la riqueza de plantas que un murciélago puede dispersar a través de un proceso digestivo completo.

C. perspicillata y *S. liliium* no presentaron diferencias significativas en cuanto a la amplitud de su nicho trófico, lo cual significa que ambas tienen el mismo grado de especialización aunque con distintas plantas. Marinho-Filho (1991), quién obtuvo resultados similares, considera a estas especies en la misma clase de tamaño con base a medidas corporales. Este autor discute que *C. perspicillata* es generalista en cuanto a su dieta cuando ésta es analizada a nivel específico, pero a nivel genérico, la dieta de ambas especies es especialista.

Al visualizar el alimento de *Carollia* a nivel de género, existe un pequeño margen en orden de importancia en cuanto a la proporción de *Piper* y *Vismia*. Al visualizar el alimento a nivel de especie es mayor el consumo de *Vismia camparaguey* en comparación con cualquier especie de *Piper*. Sin embargo *Piper* representa una fuente constante de alimento para *Carollia*, relegado estacionalmente en importancia por *Vismia*.

Diferencias en el consumo de los frutos entre ambas especies le confieren una mayor diversidad a la dieta de *C. sowelli* en comparación con *C. perspicillata*, siendo este el principal mecanismo para evitar la competencia intensa. Aún existiendo traslape de los recursos utilizados por estos murciélagos, la abundancia relativa de los distintos elementos en común proporcionan diferencias, por lo que la especialización de la alimentación aún puede variar cuando se traslapan todos los recursos pero en distintas proporciones.

S. liliium, la tercer especie más abundante en ambos sitios de estudio, resultó con un traslape de nicho trófico más bajo en comparación con el de las especies del género *Carollia*. Esta especie es más parecida a *C. perspicillata* en cuanto a especialización, pero con distintas plantas. Así mismo la diversidad de la dieta o amplitud de nicho trófico de *S. liliium* resultó ser menor a la de las especies del género *Carollia*.

Fleming (1988) discute que esta diferencia en la dieta puede estar relacionada con la poca especialización del cráneo en *Carollia*, lo cuál le permite explotar una mayor gama de recursos en comparación con *S. liliium*, que incluye en su dieta elementos más específicos como lo son frutos del género *Solanum*, lo cual está relacionado con la especialización de su cráneo.

S. liliium se alimentó principalmente de *Solanum umbellatum* en el Biotopo Universitario Chocón Machacas (BUCM), y de *Piper aduncum* en la Eco-Región Lachuá (ERL). En un estudio en la selva lacandona, Olea-Wagner *et al* (2007) reportan a *Piper hispidum* como la especie consumida en mayor frecuencia por *S. liliium*.

P. aduncum es un arbusto dominante asociado a hábitat perturbados, y reconocido como una maleza con cobertura densa (Leps 2002). Es nativo de América

tropical y probablemente es la especie más invasora de este género, ya que se reporta que ha ampliado su distribución hasta Papúa Nueva Guinea. *V. camparaguey* y *P. aeroginosibacum* están más asociadas a bosques, y esta variación en la ubicación espacial de las plantas evita la competencia por el alimento entre *Carollia* y *Sturnira* en las áreas estudiadas.

9.2. Dimensión espacial

Según Fleming (1986), la distribución geográfica y abundancias de los murciélagos corresponden a aquellas especies de plantas involucradas en su alimentación. Las especies de *Carollia* básicamente son de tierras bajas coincidentemente con *Piper*, mientras que las especies de *Sturnira* tienen picos en elevaciones intermedias, coincidiendo con la diversidad de plantas del género *Solanum* (Fleming 1986). En ambos estudios *Carollia* presentó una mayor abundancia.

Los resultados del análisis de traslape de nicho espacial sugieren una similitud arriba del 90% en cuanto al uso de hábitat disponibles en cada sitio de estudio por las especies de *Carollia*. Los valores altos de traslape de nicho espacial sugieren que estas especies se abastecen en los mismos hábitat.

Piper, el elemento de mayor importancia en la dieta de las especies de *Carollia*, es una planta cuyos representantes varían su distribución en el paisaje, de manera que se presentan distintas especies de esta planta en hábitat con distinto grado de perturbación. Este género de planta según Fleming (1988) y Thies y Kalko (2004) tiene baja productividad de frutos, lo cual obliga a los murciélagos a frecuentar distintos parches con el objetivo de abastecerse y complementar su alimentación.

Se determinó que son los hábitat con cierto avance en la regeneración de la vegetación los más frecuentados por las especies de *Carollia*. Este resultado es dependiente de la ubicación espacial del alimento, principalmente de *Piper aeroginosibacum* y *Vismia camparaguey*, plantas cuya asociación en los sitios estudiados es con bosques maduros.

C. sowellii varía un poco más los hábitat que utiliza, representando a la especie más generalista en cuanto a uso de hábitat. Thies y Kalko (2004) asocian a *C. perspicillata* con bosques con base a un estudio en el cual determinaron la ubicación espacial de las plantas que encontraron en su dieta.

S. lilium resultó ser la especie más especialista en cuanto a uso de hábitat. Así mismo esta especie posee una dieta más específica asociada al consumo particular de *S. umbellatum* y *P. aduncum*, plantas cuya afinidad es con estados tempranos de la regeneración de la vegetación. La ubicación espacial del alimento es el principal mecanismo de diferenciación en el nicho espacial entre las especies de *Carollia* y *Sturnira lilium*.

9.3. Dimensión temporal

Según Fleming (1988), la relación de las abundancias entre dos especies coexistentes puede ser reflejo de la competencia directa existente entre ellas. En ambos estudios *C. sowellii* superó en abundancia relativa a *C. perspicillata*, indicando presumiblemente ventaja en el caso de una interacción competitiva.

Las fluctuaciones temporales de la abundancia de las poblaciones de *Carollia* se comportaron de manera similar en ambos sitios de estudio. Cuando *C. sowellii* experimentaba aumentos en su abundancia poblacional, *C. perspicillata* también, y viceversa.

9.4. Ocurrencia de los recursos frutales y los eventos reproductivos

La estrategia reproductiva de *Piper* resulta en la disponibilidad de frutos para murciélagos durante casi todo el año (Marinho-Filho 1991 y Thies y Kalko 2004). Para Thies y Kalko (2004), *Piper* está considerada en un sistema de dispersión especialista, en el cual la planta produce bajo número de frutos ricos en nutrientes, asociados a dispersores especializados.

En el caso de *V. camparaguey*, aparentemente su fluctuación determina cambios en las abundancias de *C. sowellii* y *C. perspicillata*. Esta planta tiene grandes

producciones de frutos por períodos relativamente breves. Fleming (1986) discute que una forma en que la alimentación selectiva en dietas generalistas puede evolucionar es vía especialización secuencial, por ejemplo, especializándose en distintas especies mientras se vuelven estacionalmente disponibles.

Fleming (1986) concluyó que la evolución de la selección de alimento por parte de los murciélagos frugívoros involucra: 1. Especialización en una gama de plantas cuyos frutos están disponibles durante todo el año, y 2. La adición oportunista de otros frutos en la gama de dieta. Según Burns (2005), desde el punto de vista de las plantas, diferenciar el tiempo de producción entre plantas que comparten dispersores puede reducir la competencia por dispersores.

A través del análisis de las gráficas de ocurrencia temporal de elementos en la dieta de *Carollia*, y de fluctuación temporal de las abundancias relativas de los murciélagos, es posible especular sobre movimientos estacionales de las poblaciones de ambas especies, asociada a la fenología de *V. camparaguey*. En ambos estudios se observó que *V. camparaguey*, planta cuyos frutos presentan disponibilidad estacional, aparece abundantemente en la dieta de *Carollia* en distintas épocas del año. En la gráfica no. 2 se puede observar en el BUCM abundante presencia de *V. camparaguey* en los meses de Abril, Mayo y Junio del 2005, coincidentemente con mayor abundancia poblacional de *Carollia*. Cuando decrece esta tendencia, al observar la gráfica no. 3 correspondiente a la ERL, se puede visualizar de nuevo abundante presencia de *V. camparaguey* a partir de Junio a Noviembre del 2005, coincidentemente con mayor abundancia poblacional de *Carollia*.

Con base datos analizados para el BUCM y la ERL (Gráficas no. 4 y 5), se ha determinado que la ocurrencia de *V. camparaguey* también coincide con eventos reproductivos como la gestación y lactancia en hembras de *Carollia*, por lo cual la especialización estacional para esta planta puede ser producto de la calidad nutricional que brindan los frutos, y sería necesario en estudios posteriores analizar si el contenido nutricional es relevante para estos eventos reproductivos, y por ende influyentes en los movimientos poblacionales de estos murciélagos.

Según Kunz (1980) la lactancia y preñez tienen altas demandas energéticas para los murciélagos frugívoros. Además, la selección debería favorecer la sincronización de picos de actividad reproductiva con disponibilidad de alimento nutritivo debido a que la reproducción es energéticamente costosa, especialmente en mamíferos para los cuales la lactancia puede incrementar las demandas de energía entre 66 y 133% (en Dinerstein 1986).

López y Vaughan (2007) encontraron correspondencia de eventos reproductivos en hembras de murciélagos frugívoros, con el consumo de *V. panamensis* en Costa Rica. Estos autores sugieren a esta especie de planta como un recurso crítico para dichos murciélagos durante la reproducción.

Dinerstein (1986), encontró que picos de hembras lactando de *Artibeus toltecus* y *Sturnira ludovici* coincidieron con picos estacionales de abundancia de frutos y disponibilidad de nutrientes. Observó dos picos, el primero en la época seca (Abril-Mayo), y el segundo en la época lluviosa (Septiembre-Octubre), coincidentemente con lo observado para *Carollia* en el BUCM con relación a la preñez y lactancia. Dinerstein (1986), sugiere que la variación en precipitación afecta los patrones de fructificación de las plantas, por lo que existe la posibilidad de que frutos que eran consumidos de forma rara en la dieta de los murciélagos un año, se vuelvan más importantes el siguiente año. Además este autor determinó que los frutos consumidos por murciélagos durante la lactancia eran ricos en carbohidratos solubles y pobres en proteína, en comparación con otros frutos disponibles al mismo tiempo.

9.5. Interpretación de la competencia entre especies de *Carollia*

Según Lawlor (1980), la abundancia relativa de los recursos en mediciones de traslape de nicho afectan el tipo de cuestionamientos que pueden ser planteados, ya que como discuten Colwell y Futuyma (1971), demostrar traslape de nicho puede ser evidencia ya sea a favor o en contra de la competencia. Sale (1974) plantea dos posibles escenarios. En el primero no hay competencia ya que el alimento es abundante y las poblaciones de dos especies no están limitadas por este. En el segundo la competencia está presente ya que el alimento es poco abundante y las poblaciones de dos especies están limitadas por este.

A pesar de que estas aproximaciones fueron consideradas al proponer este estudio, no fue posible inferir con exactitud el efecto de la disponibilidad de los recursos. Solamente se contaba con datos de fenología de frutos maduros monitoreados en el BUCM, y con excepción de *P. aeroginosibacum*, se contaba con datos de las plantas proporcionalmente menos importantes en la dieta de *Carollia*.

P. aeroginosibacum es proporcionalmente importante en la dieta de las especies de *Carollia* en el BUCM. La fluctuación de los frutos maduros de esta planta en Izabal (Gráfica no. 1 en Anexos, pág. 56), resultó correlacionada con la abundancia *C. sowelli* y *C. perspicillata* con valores de 0.34 y 0.37 respectivamente, lo cual sugiere que dicha planta aparentemente limita la abundancia poblacional de estos murciélagos. Así mismo la abundancia poblacional de ambas especies de *Carollia* sufrió cambios estacionales, los cuales coinciden con la aparición de *V. camparaguey* en las muestras del alimento.

Si se toma en cuenta el efecto la limitación que provoca la abundancia de frutos maduros de *P. aeroginosibacum* sobre la abundancia poblacional de *Carollia*, y si se considera la aparición de *V. camparaguey* en la alimentación como inferencia indirecta de la abundancia de frutos maduros en el ambiente, se podría especular que los cambios poblacionales sí están limitados por la cantidad de alimento, específicamente de las dos plantas más importantes en la dieta, y esto sería evidencia directa de la existencia de competencia.

Así mismo *C. sowelli* y *C. perspicillata* mostraron alto traslape en las dimensiones de nicho analizadas. Según Sale (1974), si la competencia existe, significa que las especies fueron sujetas a presiones selectivas para reducir el grado en el que sus requerimientos de recursos se traslapan, de manera que una de las especies resultaría más especializada. Con base al análisis de amplitud de nicho se estableció una diferencia estadísticamente significativa ($p < 0.05$) entre la dieta de las especies del género *Carollia*. El cambio en los requerimientos de recursos entre estas especies es de nuevo evidencia de que la competencia existe. Este cambio sería el mecanismo actual y/o potencial para evitar la exclusión competitiva, lo cual tendría como consecuencia la extinción de la especie con desventaja numérica.

10. CONCLUSIONES

10.1 Existe similitud por arriba del 90 % en la alimentación de *C. sowellii* y *C. perspicillata*, sin embargo la dieta de *C. sowellii* es significativamente más diversa.

10.2 La similitud espacial entre especies de *Carollia* es alta, lo cual sugiere que estas se abastecen en las mismas áreas. *Carollia* incluye en su dieta plantas asociadas a hábitat avanzados en la sucesión vegetal como *Piper aeroginosibacum* y *Vismia camparaguey*.

10.3 *S. lilium* resultó ser más especializada en cuanto a alimentación y uso de hábitat. Esta especie se alimentó principalmente de *Solanum umbellatum* en el Biotopo Universitario Chocón Machacas (BUCM), y de *Piper aduncum* en la Eco-Región Lachuá (ERL), plantas cuya afinidad es con hábitat tempranos en la sucesión vegetal.

10.4 Los distintos recursos de la dieta entre *Carollia* y *Sturnira*, y la ubicación espacial de estos en el paisaje, es el principal mecanismo de diferenciación de nicho ecológico.

10.5 No se observaron mecanismos en el nicho temporal para evitar la competencia entre especies de *Carollia*. Las fluctuaciones temporales de la abundancia de las poblaciones de *Carollia* resultaron correlacionadas positivamente.

10.6 Las abundancias poblacionales de *C. sowellii* y *C. perspicillata* aparentemente están limitadas por la abundancia del alimento, evidencia de una interacción competitiva. Así mismo la amplitud de la dieta entre estos murciélagos varía significativamente, y esta diferencia en sus requerimientos es el potencial mecanismo para resolver la exclusión competitiva.

10.7 La ocurrencia de semillas de *V. camparaguey* en la alimentación de *Carollia*, coincide con eventos reproductivos como la preñez y lactancia en hembras de ambas especies de murciélago.

10.8 Se visualizaron probables movimientos de las poblaciones de los murciélagos del género *Carollia* entre los sitios estudiados, determinado por la variación temporal y espacial de *V. camparaguey*.

11. RECOMENDACIONES

11.1 Entre algunas de las fuentes de error en este tipo de estudios están según Fleming (1988) que las muestras de heces subestiman el consumo de frutos grandes que no pasan por el tracto digestivo del animal, y que los frutos consumidos por las especies de *Carollia* son consumidos no al azar durante la noche. Heiathus y Fleming (1978) establecieron con radio telemetría que hay tres picos de actividad para *C. perspicillata*, pero que aún así se detecta actividad de estos murciélagos toda la noche. Según comunicación personal con Cajas (2008), esta variación en la actividad de los murciélagos se puede deber a horarios específicos de maduración de las plantas nocturnas. Por dichas razones en futuros estudios se recomienda llevar a cabo muestreos durante toda la noche, y si es posible detectar y monitorear comederos de los murciélagos.

11.2 Es necesario llevar a cabo estudios que contemplen movimientos de las poblaciones de murciélagos de este y otros géneros, determinado por cambios estacionales en la abundancia de sus fuentes de alimento. Algunas de las aproximaciones y herramientas adecuadas para el estudio de este fenómeno son: 1. El anillamiento de los murciélagos para recapturar individuos marcados en distintas localidades que representen potenciales áreas funcionales para el movimiento a distintas escalas geográficas; 2. Estudios de genética de poblaciones para establecer distancias y flujos genéticos, y diferenciar poblaciones; y 3. Morfometría como herramienta complementaria para establecer variaciones morfológicas entre las poblaciones, producto de aislamientos genéticos.

11.3 En este caso fue una limitante contar con estudios detallados de la fenología de las plantas con frutos carnosos en ambos sitios de estudio. Es necesario contar con datos de disponibilidad, remoción y calidad nutricional de los frutos, para tener un mejor alcance en los análisis de las interacciones entre plantas y animales.

12. REFERENCIAS

- Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61(1):44-49.
- Aguirre, L., A. Herrel, R. Van Damme y L. Matthysen. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *The Royal Society*, 1271-1278.
- Aguirre, L. A. Herrel, R. Van Damme, E. Mathysen. 2003. The implications of food hardness in bats. *Functional Ecology*, 17:201-212.
- Baker, R., S., Solari, y F., Hoffman. 2002. A new Central American bat species from the *Carollia brevicauda* complex. *Occasional papers, Museum of Texas Tech University*, 217:1-12
- Bonaccorso, F. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin Florida State Museum, Biological Science*, 24:359-408.
- Brower, J., J. Zar y C. von Ende. 1989. *Field and laboratory methods for general ecology*. Tercera edición, Wm. C. Brown Publishers. 237 pp.
- Burns, K. 2005. Is there limiting similarity in the phenology of fleshy fruits? *Journal of Vegetation Science*, 16:617-624.
- Cajas, J., R. Avila, A., Grajeda, O., Machuca, y L., Benítez. 2006. Aves y murciélagos como dispersores de semillas en tres etapas sucesionales de la regeneración del bosque en la ecorregión Lachuá. Informe final de investigación. Dirección General de Investigación, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala. 39 pp.
- Colwell, R. Y J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4):567-576.
- Collier, B. G. Cox, A. Johnson y P. Miller. 1973. *Dynamic Ecology*. Prentice-Hall Inc. USA. 563 pp.

Darwin, C. 1859. El origen de las especies. Prólogo y traducción: Marcos Meyer. Editorial Longseller (2005). Argentina. 249 pp.

Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18(4):307-318.

Dumont, E. y A. Herrel. 2003. The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. *The Journal of Experimental Biology*, 206:2117-2123.

Findley, 1993. Bats: a community perspective. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. 167 pp.

Fleming, T. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *American Zoology*, 19:1157-1172.

Fleming, T. 1986. Opportunism versus specialization: The evolution of feeding strategies in frugivorous bats. En Estrada, A. y T. Fleming (eds). *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 105-118.

Fleming, T. 1988. The short tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions. The University of Chicago Press. 365 pp.

Fleming, T. 1991. The relationships between body size, diet and habitat use in frugivores bats genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72(3):493-501.

Gause, G. 1934. The struggle for existence. The Johns Hopkins University. 142 pp.

Giannini, N. y E. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 105:209-220.

Hammer, Ø., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Hammer, Ø., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2007. PAST: PAleontological STatistics, ver. 1.71. 83 pp.

Hanski, I. 1978. Some comments on the measurement of niche metrics. *Ecology*, 59(1):168-174.

Heiathus, R, y T. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Ecological Monographs*, 48:127-143.

Hurlbert, S. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1): 67-77.

Herbst, L. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica*, 18 (1):39-44.

Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks, Cold Spring Harbor, Symposium of Quantitative Biology, 22:415-427.

Krebs, C. 1980. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers. New York, EE.UU. 655 pp.

Kunz, T. 1988. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institute. EE.UU. 533 pp.

Lawlor, L. y J. Smith. 1976. The coevolution and stability of competing species. *American Naturalist*, 110:79-99.

Lawlor, L. 1980. Overlap, similarity and competition coefficients. *Ecology*, 61(2):245-251.

Leps, J., V. Novotny, L. Cizek, K. Molem, B. Isua, W. Boen, R. Kutil, J. Auga, M. Kausbal, M. Manumbar y S. Hiuk. 2002. Succesful invasion of the neotropical species *Piper aduncum* in rain forest in Papua New Guinea. *Applied Vegetation Science*, 5:255-262.

López, J. 1996. Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros y su participación en la dispersión de semillas, en bosques secundarios húmedos, de Costa Rica. Universidad Nacional, Sistema de Posgrado, Programa Regional de Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe. Costa Rica. 73 pp.

López, J. y C. Vaughan. 2007. Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Journal of Tropical Biology*, 55(1):301-313.

Lou, S. y C., Yurrita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*, 21(1): 83-94.

Lou, S. 2007. Dinámica de la dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en el paisaje fragmentado del Biotopo Universitario “Chocón Machacas”. Informe final de investigación. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Guatemala. 56 pp.

MacArthur, R. Y R. Levins. 1967. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101:377-385.

MacNab, B. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52:352-358.

MacArthur, R. 1970. Species packing and competitive equilibria for many species. *Theoretical Population Biology*, 1:1-11.

MacNaughton, S. y L. Wolf. 1973. *General Ecology*. 2nd Edition. Holt, Rinehart and Winston. USA. 702 pp.

Marinho-Filho, J. 1991. The Coexistence of Two Frugivorous Bat Species and the Phenology of Their Food Plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7(1):59-67.

Moreno, E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, volumen 1. Zaragoza. 84 pp.

Olea-Wagner, A. C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz, L. León-Paniagua. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera:Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78:191-200.

Petraitis, P. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology*, 60(4):703-710.

Pianka, E. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 53-74.

Pianka, E. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Science*, 71(5):2141-2145.

Pianka, E. 1988. *Evolutionary Ecology*. Cuarta edición. Harper Collins. 356 pp.

Pielou, E. 1972. Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology*, 53(4):687-692.

Sabath, M. y M. Jones. 1973. Measurement of niche breadth and overlap: the Colwell and Futuyma method. *Ecology*, 54(5):1143-1147.

Sale, P. 1974. Overlap in resource use and interspecific competition. *Oecologia*, 17:245-256.

Schoener, T. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 19:189-213.

Schoener, T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, new series, 185:27-39.

Smith, E. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 63(6): 1675-1681.

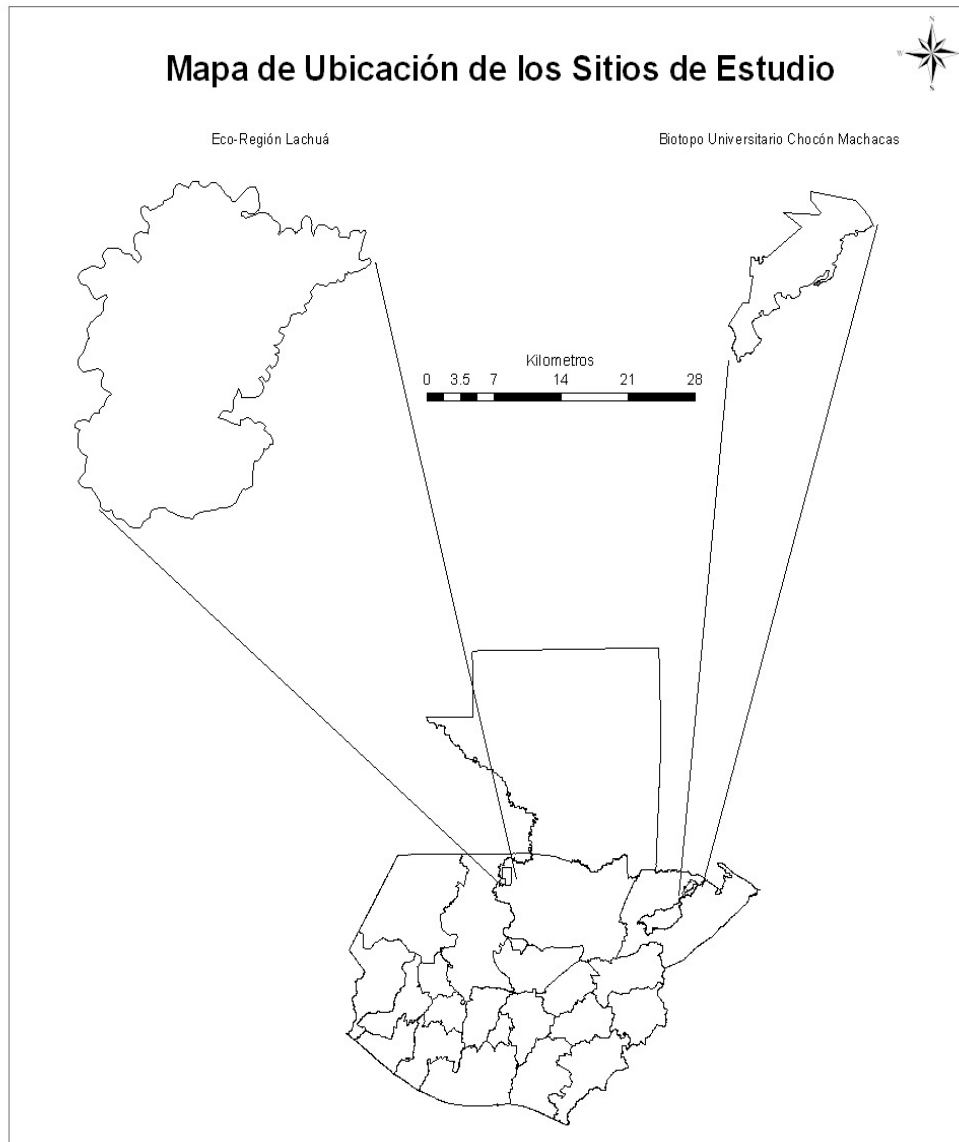
Smith, E. y T. Zaret. 1982. Bias in estimating niche overlap. *Ecology*, 63(5):1248-1253.

Thies, W., y E., Kalko. 2004. Phenology of Neotropical Pepper plants and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit-bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, Phyllostomidae. *Oikos*, 104:362-376.

Thomson, J. y K. Rusterholz. 1982. Overlap summary indices and the detection of community structure. *Ecology*, 63(2):274-277.

York, H. y M. Papes. 2007. Limitng similarity and species assemblages in the short-tailed fruit bats. *Journal of Zoology*. 8 pp.

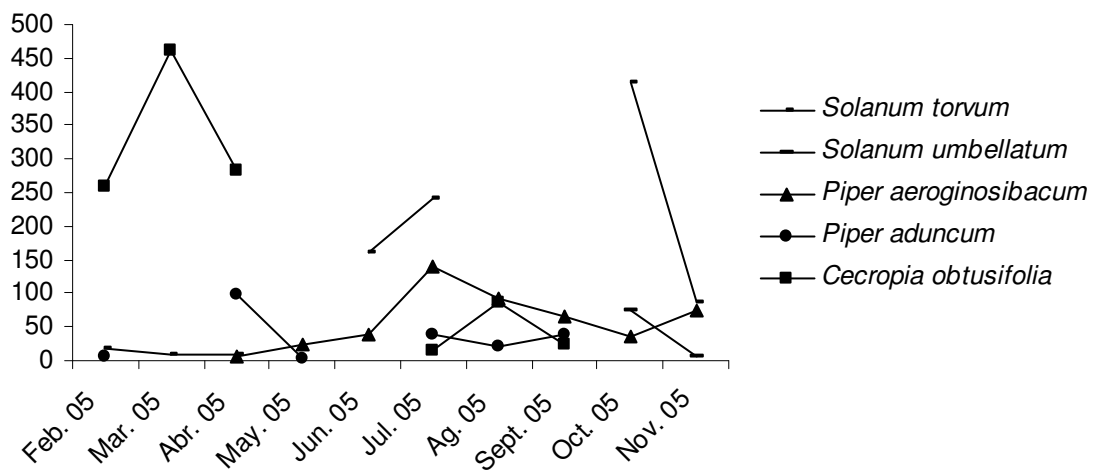
13. ANEXOS



Anexo no. 1. Mapa de Guatemala con la ubicación de los sitios de estudio considerados la investigación. Al noroeste el “Parque Nacional Laguna Lachuá”, y al noreste el “Biotopo Universitario Chocón Machacas”.

Tabla no. 2. Especies de plantas consumidas por *Carollia sowellii*, *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium* en la zona de influencia del “Parque Nacional Laguna Lachuá”. Se presenta el total desglosado por mes/muestra, junto a la media (X) y desviación estándar (s) calculada para cada planta.

Especie murciélago	Especie planta	Feb.05	Mar.05	Abr.05	May.05	Jun.05	Jul.05	Ago.05	Sep.05	Oct.05	Nov.05	X y s	
<i>Carollia sowellii</i>	<i>Piper aduncum</i>	1	6		2	1		10		7		4.5, 3.72	
	<i>P. aeruginosibacum</i>					6		3	4	2	1	3.2, 1.92	
	<i>P. amalago</i>										1		
	<i>P. auritum</i>		3		1	1		1	4		4	2.33, 1.5	
	<i>Piper sp 3</i>	3		1					1			1.66, 1.15	
	<i>Piper sp 5</i>									1			
	<i>Solanum cordovense</i>		1		1							1	
	<i>S. schlechtendalium</i>				1					2	1	1.33, 0.57	
	<i>S. umbellatum</i>						1	1				1	
	<i>Cecropia obtusifolia</i>				3					1	1		1.66, 1.15
	<i>C. peltata</i>							1	1			1	1
	<i>Ficus sp 2</i>							1					
	<i>Leandra mexicana</i>											1	
	<i>Vismia camparaguey</i>		5	1					1	4	13	22	7.66, 8.28
	Annonaceae		2	1									1.5, 0.7
	Morfoespecie 5											1	
	Morfoespecie 6					1							
	Morfoespecie 7							1					
	Morfoespecie 8							1					
	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>P. aduncum</i>		1		1					7		3, 3.46
<i>P. aeruginosibacum</i>								1	1	1		1	
<i>P. auritum</i>			1	1				2	2	1	2	1.5, 0.54	
<i>Piper sp 3</i>				2									
<i>Piper sp 4</i>											1		
<i>Solanum umbellatum</i>								2		1		1.5, 0.7	
<i>S. schlechtendalium</i>											1		
Annonaceae			1										
<i>Cecropia obtusifolia</i>												1	
<i>C. peltata</i>									1				
<i>Leandra mexicana</i>										1			
<i>Vismia camparaguey</i>		1	2					2	11	3	14	5.5, 5.54	
<i>Sturnira lilium</i>		<i>Piper aduncum</i>	6	14		1	1	1	2	5	2	2	4, 4.47
	<i>P. aeruginosibacum</i>	1	2		3				1	1	1	1.5, 0.83	
	<i>P. auritum</i>		7						1		1	3, 3.46	
	<i>Piper sp 3</i>			1									
	<i>Cecropia obtusifolia</i>								1				
	<i>Ficus padifolia</i>						1						
	<i>Ficus sp 1</i>							1					
	<i>Solanum umbellatum</i>		1					4	3	1	2	2.2, 1.3	
	<i>S. schlechtendalium</i>					1							
	<i>S. torvum</i>				5								
	Morfoespecie 4								1				



Gráfica no. 1. Fluctuación de la abundancia de frutos maduros de plantas monitoreadas en el “Biotopo Universitario Chocón Machacas”, Izabal.

Cristian Kraker Castañeda
Autor

Lic. José Octavio Cajas Castillo
Asesor

Lic. Sergio Pérez Consuegra
Revisor

Licda. Rosalito Barrios de Rodas
Directora

Oscar Cobar Pinto. Ph. D.
Decano

