Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 21(1): 83-94 (2005)

ANÁLISIS DE NICHO ALIMENTARIO EN LA COMUNIDAD DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS DE YAXHÁ, PETÉN, GUATEMALA

Salvador LOU & Carmen L. YURRITA
Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad San Carlos de Guatemala, Edificio T-10, 2do. nivel, Ciudad Universitaria Zona 12, Guatemala, GUATEMALA.

RESUMEN

En este estudio se analizaron los hábitos alimenticios de la comunidad de murciélagos frugívoros del bosque subtropical húmedo de Yaxhá, Petén, mediante el análisis de heces. Para tal efecto, se realizaron capturas mensuales de murciélagos en sitios con tres diferentes tipos de cobertura vegetal (bosque alto, bosque inundable y áreas sucesionales) a lo largo de 11 meses (febrero a diciembre 1999). El objetivo del estudio fue determinar las relaciones funcionales entre los murciélagos mediante un análisis de nicho alimentario, además de proveer una lista de las plantas que utilizan como alimento. Los resultados mostraron que existe una selectividad de los géneros de murciélago por cierto género o familia de planta. Existe una repartición de recursos con base a la ecología y morfología de los murciélagos, y es entre las especies ecológica y morfológicamente similares donde se da un mayor solapamiento de nicho alimentario.
Palabras Claves: Murciélagos frugívoros, estructura de la comunidad, nicho alimentario, Yaxhá, Petén.

ABSTRACT

We analyzed the food habits of the frugivore bat community of the subtropical rainforest of Yaxhá, Petén, Guatemala, by fecal analysis. We captured bats in three different plant communities (mature forest, flooded forest and early sucesional stages) over 11 months (february to december 1999). The purpose of the study was to determine de functional relationship between frugivore bats, through a food niche analysis. We developed a list of plants that the bats use as food. The results suggest that there is a selectivity in food choice by the bats. A clear resource partitioning exists based on the ecology and morphology of the frugivore bats. A major niche overlap exists between ecologically and morphologically similar bats.
Key Words: frugivore bats, community structure, food niche, Yaxhá, Petén.

INTRODUCCIÓN

Una de las dimensiones más importantes del nicho es el recurso alimenticio (Schoener 1974, Krebs 1985). La competencia por el recurso alimenticio ha sido considerado como un factor clave en la estructura de las comunidades de murciélagos frugívoros (McNab 1971, Fleming *et al.* 1972, Fleming 1979). Sin embargo, Fleming (1986) considera que las relaciones mutualistas son más importantes en estructurar las comunidades de murciélagos frugívoros. Según Findley (1993), aún es necesario encontrar evidencia que apoye o descarte la competencia por alimento como factor determinante en la estructuración de las comunidades de murciélagos frugívoros.

El propósito de esta investigación es analizar la estructura de una comunidad de murciélagos frugívoros en un bosque subtropical húmedo, mediante un análisis del nicho alimentario. Se espera que las especies estén relacionadas según lo establecido por los principios de Gause (1934 en Whittaker 1975) y, el cual afirma que las especies que

coexisten en una comunidad, no ocupan el mismo nicho Hutchinson (1959) y que las especies más emparentadas debían diferir más en su nicho, que las especies menos emparentadas, con el fin de poder coexistir en la comunidad. Además aportamos un listado de las especies de plantas que consumen y que potencialmente dispersan de los murciélagos.

MÉTODOS

Área de estudio: El estudio lo realizamos en el bosque subtropical húmedo de Yaxhá, Petén, Guatemala. Yaxhá se ubica al noreste del departamento de Petén (17º 04' 10" LN y 89º 24' 00" LO, Fig. 1). Esta zona de vida presenta una precipitación promedio anual de 1500 mm y una temperatura promedio de 25º C (de la Cruz 1981). La vegetación del lugar incluye "guamiles" (etapas sucesionales de aprox. 2 a 5 años), bosque alto y bosque inundables temporalmente (zonas de bosque inundable durante época lluviosa) (ver Shulze y Whittaker 1999).

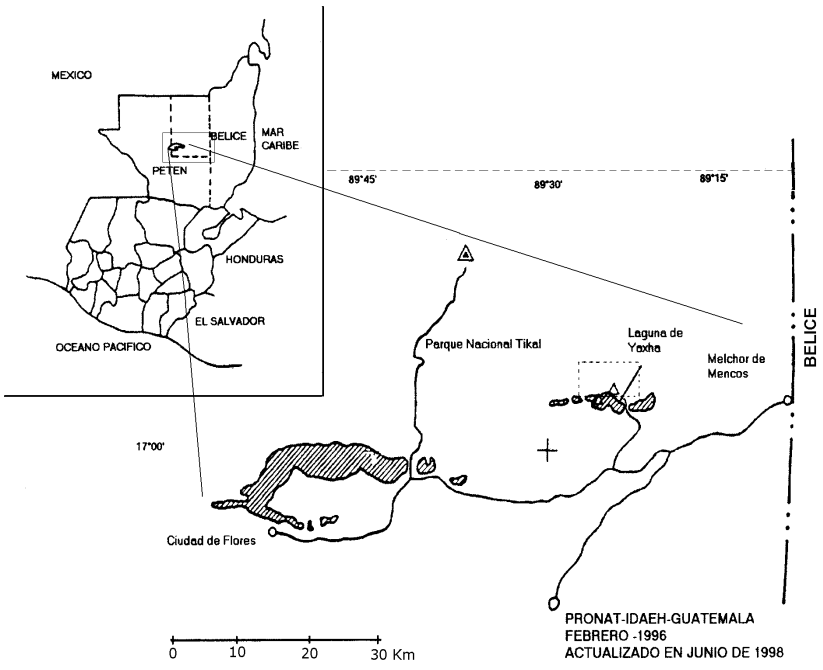


Figura 1
Mapa de ubicación del sitio de estudio. Laguna de Yaxhá, Flores, Petén, Guatemala.

Capturas: Realizamos muestreos mensuales de murciélagos frugívoros durante 11 meses (febrero a diciembre 1999) en tres tipos de vegetación: a) estado sucesional temprano (guamiles entre 2 a 5 años de abandono post-agricultura), b) bosque inundable y c) bosque

alto. Se muestrearon dos sitios en cada tipo de vegetación. La distancia entre sitios vario entre 0.5 a 1 km. Los muestreos por tipo de vegetación consistió en cuatro noches de captura (2 noches por sitio) utilizando 6 redes de niebla (6 m de largo por 2.5 m de altura)y por un período de 5 horas (19:00 a 24:00 horas). Los muestreos se efectuaron durante el período de cuarto menguante a cuarto creciente. Los ejemplares capturados fueron determinados y luego depositados en bolsas de manta por un período de 2 a 4 horas para que defecaran.

Análisis de los hábitos alimenticios: El contenido de las heces depositadas en las bolsas se analizó y clasificó en tres categorías: a) pulpa (fragmentos de frutos digeridos sin presencia de semilla), b) semillas (presencia de semillas de plantas) y c) insectos (partes de insectos).Una hez podía contener una o varias especies de semillas, cada especie de semilla representó una muestra diferente.

Identificación de semillas: Elaboramos una colección de referencia de semillas de la región que utilizamos para determinar las semillas encontradas en las heces de los murciélagos. Realizamos, durante todo el año, caminatas de colecta de plantas con flor y fruto.

Análisis de distribución espacial de murciélagos: Analizamos la distribución espacial de los murciélagos frugívoros mediante las frecuencias totales recabadas para los sitios de bosque alto, bosque inundable y guamil. Se realizó una prueba de X^2 para determinar si la distribución de las abundancias de cada especie de murciélago difería entre hábitats, y por medio de un X^2 sobre la tabla de contingencia de frecuencias se determinó si la distribución de ocurrencia de los de murciélagos era independiente del hábitat.

Análisis del nicho y repartición de recursos: Los análisis estadísticos se efectuaron solamente con los datos recabados por el análisis de heces (excluimos los datos de los comederos). Para la estimación del índice de amplitud de nicho alimentario, utilizamos la medida de Levins estandarizada (Krebs 1999), Ba = (B-1)/(n-1), donde Ba = medida de Levins estandarizada, B = medida de Levins, y N = número de recursos posibles que consume la especie.

Para estimar el solapamiento de nicho alimentario utilizamos el índice de MacArthur y Levins modificado por Pianka, que da una medida simétrica de solapamiento (Krebs 1998). Este índice varía entre 0 (ningún solapamiento) y 1 (solapamiento completo).

Por medio de una prueba de X^2, determinamos si la distribución de frecuencias de ocurrencia de las especies de semilla en la dieta de los murciélagos difería de una distribución esperada que calculamos como x/n (x = número total de ocurrencia de semillas, n = número de especies de semilla en las heces de cada especies de murciélago). Utilizamos una prueba de X^2 sobre la tabla de contingencia de frecuencias, para determinar si la distribución de las plantas en la dieta de los murciélagos era independiente de la especie.

Sometimos los valores de solapamiento de nicho alimentario a un análisis de agrupamiento jerárquico, utilizando la unión por promedios con el programa SYSTAT.

RESULTADOS

Estructura y composición de la comunidad de murciélagos: En nuestros muestreos obtuvimos 12 especies. Las especies dominantes fueron: *Sturnira lilium, Dermanura* spp. (incluye *Dermanura watsoni* y *D. Phaeotis*) y el grupo de *Artibeus (A. jamaicensis, A. intermedius* y *A. lituratus*). Entre los *Artibeus*, la especie más frecuentemente capturada fue *A. jamaicensis. Carollia perspicillata* y *C. brevicauda* se capturaron frecuentemente, si bien no tanto como las anteriores. Las capturas de: *Uroderma bilobatum, Platyrrhinus helleri, Glossophaga soricina, Centurio senex* y *Chiroderma villosum* conforman las especies raras (Cuadro 1).

Cuadro 1
Distribución de capturas de murciélagos frugívoros en los diferentes hábitats muestreados en Yaxhá, Petén.

ESPECIE	HABITAT					
	Bosque	Bosque Inundable	Guamil	Total Frec.	fr. Esperadas	X^2,g.l=2
Artibeus jamaicensis	133	63	64	260	86.667	p<0.05
Artibeus lituratus	63	13	70	146	48.667	p<0.05
Artibeus intermedius	57	20	86	163	54.333	p<0.05
Carollia perspicillata	24	20	36	80	26.667	p>0.05
Carollia brevicauda	43	25	45	113	37.667	p<0.05
Centurio senex	11	2	9	22	7.333	p=0.05
Chiroderma villosum	0	0	3	3	1.000	p=0.05
Dermanura spp.	92	56	120	268	89.333	p<0.05
Glossophaga soricina	4	10	44	58	19.333	p<0.05
Platyrrhinus helleri	1	2	5	8	2.667	p>0.05
Sturnira lilium	51	51	162	264	88.000	p<0.05
Uroderma bilobatum	0	5	21	26	8.667	p<0.05
Totales	**479**	**267**	**665**	**1411**		

La comunidad de murciélagos frugívoros presentó también diferencias en su distribución espacial (Cuadro 1). Las especies *A. intermedius, Dermanura* spp., *G. soricina, S. lilium, U. bilobatum* fueron más abundantes en el guamil, mientras que *A. jamaicensis* fue más frecuente en el bosque. Ninguna de las especies fue más abundante en el bosque inundable. El resto de especies (*A. lituratus, C. perspicillata, C. brevicauda, Centurio senex, P. helleri* y *Ch. villosum*) no presentaron diferencia significativa en la distribución de abundancia de individuos entre los sitios (Cuadro 1).

Hábitos alimenticios: La mayoría de las heces de los murciélagos contenían semillas (65%, n= 440), mientras que un 35% (n= 252) de ellas tan sólo se encontró pulpa. El 3% (n= 21) de las heces contenían insectos. Un 52 % (n= 748) de los murciélagos capturados no defecó (Fig. 2).

La metodología aquí empleada, documentó principalmente las especies de plantas con semillas pequeñas, capaces de pasar por el tracto digestivo de los murciélagos. Sin embargo, asumimos que el consumo de especies de fruto con semillas grandes, se evidenció con la presencia de pulpa en las heces. La identificación del fruto consumido no

se pudo evidenciar con la pulpa. Esto afecta el listado total de las especies que consumen los murciélagos en Yaxhá. Este sesgo, se mostró principalmente en las especies de *Artibeus,* que presentaron la mayor frecuencia de pulpa de heces conteniendo únicamente pulpa.

Las especies de *Carollia* y *Glossophaga soricina* fueron las especies que presentaron mayor proporción de heces con restos de insectos (Cuadro 2).

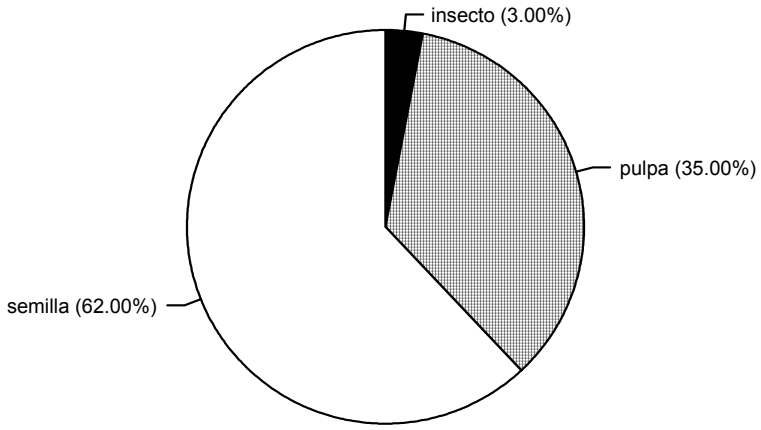


Figura 2
Composición porcentual de las categorías encontradas en las heces de los murciélagos frugívoros del bosque subtropical de Yaxhá, Petén.

Cuadro 2
Número de veces conteniendo cada categoría de alimento en las especies de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén.

	H E C E S			
ESPECIE	Pulpa	Semilla	Insecto	Ausencia de Heces
Artibeus intermedius	27	21	1	115
A. jamaciensis	57	36	2	167
A. lituratus	27	19	0	100
Carollia brevicauda	20	65	5	28
C. perspicillata	23	45	6	14
Centurio senex	1	0	0	20
Chiroderma villosum	0	2	0	1
Glossophaga soricina	28	12	5	18
Platyrrhinus helleri	1	3	0	4
Sturnira lilium	33	159	0	72
Uroderma bilobatum	5	8	0	13
TOTAL DE MUESTRAS	**222**	**370**	**19**	**552**

Durante el estudió logramos identificar 29 especies de plantas consumidas por los murciélagos frugívoros (Cuadro 3). Los principales géneros y familias de plantas fueron: *Piper* (Piperaceae) con 8 especies y 40.1% de los hallazgos de semillas, *Solanum* (Solanaceae) con 4 especies y 25% de los hallazgos, *Cecropia* (Cecropiaceae) con 1 especie y 19.8%, *Ficus* (Moraceae) con 7 especies y 9.7% y *Moraceae* sp. (Moraceae) con

Cuadro 3
Listado de plantas e insectos consumidos por los murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén

	Especie de murciélago												Total de
Especie de planta	*A.i*	*A.j*	*A.l*	*C.b*	*C.p*	*C.sp*	*Ch.v*	*Drspp*	*G.s*	*P.h*	*S.l*	*U.b*	hallazgos por planta
ARBOLES													
Ficus radula bm	5	13	3					2				2	25
Ficus involuta bm	4		1				2					7	
Ficus sp1. bm		1											1
Ficus sp2. bm		2										1	3
Ficus sp3. bm								1					1
Ficus sp4. bm		4	3				1						8
Moraceae sp.	1	2	3					1			4	1	12
Cecropia obtusifolia s	11	7	10	7	6	1	2	2	6	2	37	2	92
ARBUSTOS													
Piper auritum s					6			1			3		10
Piper martensianum s	1	1		20	11	5		22	3		43		101
Piper sempervirens bm				12	8	1		1			1		22
Piper aeruginosibaccum s				13				7	1		9		30
Piper psilorachis s				1				1			2		4
Piper amalago s				7	3	2					1		11
Piper patulum s					2	2							2
Piper sp1.				4				2					6
Piper sp2.						1							
Solanum erianthum s	3	3		2	13	5		8		1	45	2	77
Solanum nudum s				4	2	1			2		13		21
Solanum torvum s	1										15		16
Solanum brodgettii s											2		2
DESCONOCIDA													
sp. 1					1								
sp. 2					1								
sp. 3				1									
sp. 4		1											
sp. 5				2									
sp. 6								1					
sp. 7						1							
sp.8						1							
INSECTOS													
Especies desconocidas		2		5	6				5				18
Total de Hallazgos	**22**	**38**	**20**	**74**	**53**	**20**	**3**	**56**	**12**	**3**	**175**	**8**	**464**

bm= bosque naduro
s= estado sucesional temprano

1 especie y 2.6% de los hallazgos. Ocho especies de semillas con frecuencia de ocurrencia muy bajas no pudieron ser determinadas (Cuadro 3). Esto sugiere que los frutos de estas especies no constituyen un componente principal en la dieta de los murciélagos, o bien, que estas especies de plantas no son abundantes en la región; o la interacción de ambas.

De las especies de plantas identificadas en las heces, 9 pertenecen a especies arbóreas de los géneros *Ficus, Cecropia* y a una especie de la familia Moraceae. Todas las especies, a excepción de *Cecropia obtusifolia*, suelen encontrarse en el bosque maduro o en fragmentos de bosque. Por otra parte, se determinaron 14 especies de plantas que pertenecen al estrato arbustivo y corresponden a los géneros *Piper* y *Solanum*. Del primer género, *Piper sempervirens* es un arbusto presente en bosque maduro. En tanto que las demás especies de *Piper* y *Solanum,* se encuentran en etapas sucesionales tempranas.

Las especies de *Artibeus* consumieron en su mayoría especies de la familia Moraceae (p.e.: *Ficus*), las especies de *Carollia* y *Dermanura* spp. consumieron mayormente especies de *Piper* y *S. lilium* ingirió especies de *Solanum , Piper* y *Cecropia* (Cuadro 3).

La selectividad de los murciélagos se refleja también en los resultados de amplitud de nicho y en la prueba de X^2, donde se observa que la distribución de la frecuencia de las especies de semillas en las heces de los murciélagos no es equitativa (Cuadro 4).

Cuadro 4

Amplitud de nicho alimentario, número de especies y diferencia en la distribución de las especies de frutos consumidos por las especies de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén.

Especie	Amplitud De Nicho	No. de Especies	X^2	p=0.05; gl
Artibeus intermedius	0.081	7	12	p>0.05; 4
A. lituratus	0.073	5	25.359	p>0.05; 6
A. jamaicensis	0.179	11	12.978	p<0.05; 10
Carollia brevicauda	0.227	14	69.576	p>0.05; 13
C. perspicillata	0.244	12	30.894	p>0.05; 11
Chiroderma villosum	0.028	2	0.334	p<0.05; 1
Dermanura spp.	0.133	14	105	p>0.05; 13
Glossophaga soricina	0.098	5	0.334	p<0.05; 1
Platyrrhinus helleri	0.028	2	0.75	p<0.05; 4
Sturnira lilium	0.149	12	219.542	p>0.05; 11
Uroderma bilobatum	0.123	5	5.058	p<0.05; 4

Las especies de murciélago frugívoros, mostraron un consumo diferencial de las especies de frutos que utilizan como alimento (X^2= 334.83, g.l.=32, p>0.05) (Cuadro 5). Por medio del análisis de solapamiento de nicho alimentario, se determinaron las relaciones entre las especies de murciélago. El análisis de agrupamiento jerárquico de los índices de solapamiento de nicho muestra estas relaciones (Cuadro 6, Fig. 3). El fenograma muestra la formación de dos grupos, uno formado especialmente por murciélagos de talla corporal grande, y otro por los murciélagos de talla pequeña, que incluye a las especies *Sturnira lilium, Carollia brevicauda, C. perpicillata* y *Dermanura* spp. (Fig. 3).

Las especies con mayor índice de solapamiento son *A. intermedius* y *A. lituratus* (0.897), seguidas de *S. lilium* y *C. perspicillata* (0.809) y *C. brevicauda* con *Dermanura* spp. (0.774) (Cuadro 6).

Cuadro 5
Consumo diferencial entre especies de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén

	Consumo					
Especies	*Cecropia*	*Ficus*	*Piper*	*Solamum*	Insecto	X^2
A. intermedius	11	5	1	4	1	334.831
A. jamaicensis	7	24	1	3	2	p>0.05
A. lituratus	10	7	0	0	0	g.l.=28
C. brevicauda	7	1	60	6	5	
C. perspicillata	5	0	35	15	6	
Dermanura spp.	2	10	34	8	0	
S. lilium	37	0	59	75	0	
U. bilobatum	2	3	0	2	0	

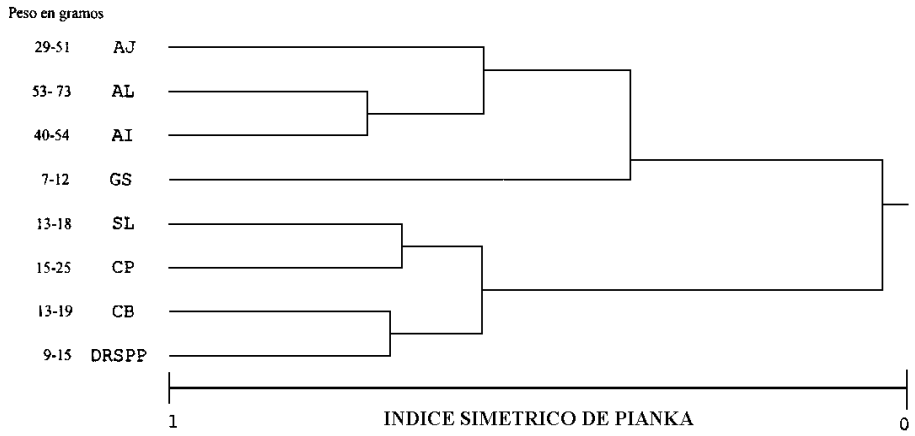


Figura 3
Fenograma sobre solapamiento de nicho trófico de la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén. Especies de talla corporal pequeña (*S.l = Sturnira lilium, G.s = Glossophaga soricina, C.p = Carollia perspicillata, C.b = Carollia brevicauda y Drspp. = Dermanur* spp.). Especies de talla corporal grande *(A.l = Artibeus lituratus, A.j = Artibeus jamaicensis*, y *A.i = Artibeus intermedius*).

DISCUSIÓN

Estructura de la comunidad de murciélagos frugívoros: La comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, es heterogénea en cuanto a la abundancia de las especies que la conforman. Existen especies abundantes, comunes y otras raras o de baja frecuencia. Esta distribución de abundancia de especies de murciélagos es similar a la encontrada para otras comunidades de murciélagos frugívoros de Centroamérica (Kalko *et al.* 1996). Sin embargo, la representatividad de las especies puede cambiar de lugar a lugar. Algunas de las especies de baja frecuencia en Yaxhá (*U. bilobatum, P. helleri, Ch. villosum*), suelen ser abundantes en otras regiones en el neotrópico (p.e: Isla de Barro Colorado en Panamá,

Cuadro 6

Matriz de solapamiento de nicho trófico. *S.l = Sturnira lilium, A.l = Artibeus lituratus, G.s = Glossophaga soricina, C.p = Carollia perspicillata, Drspp. = Dermanur spp., C.b = Carollia brevicauda, U.b = Uroderma bilobatum, A.j = Artibeus jamaicensis, P.h = Platyhrriunus helleri, A.i = Artibeus intermedius, Ch.v = Chiroderma villosum*.

	S.l	*C.p*	*C.b*	*A.j*	*A.i*	*A.l*	*Drspp.*	*U.b*	*P.h*	*Ch.v*	*G.s*
S. lilium	__	0.809	0.614	0.365	0.63	0.445	0.774	0.592	0.701	0.436	0.587
C. perpicillata		__	0.765	0.288	0.43	0.236	0.713	0.451	0.497	0.239	0.555
C. brevicauda			__	0.18	0.275	0.195	0.774	0.153	0.227	0.198	0.565
A. jamaicensis				__	0.77	0.639	0.236	0.832	0.473	0.401	0.395
A. intermedius					__	0.897	0.247	0.826	0.887	0.781	0.677
A. lituratus						__	0.119	0.685	0.791	0.909	0.613
Dermanura spp.							__	0.264	0.212	0.071	0.386
U. bilobatum								__	0.717	0.478	0.37
P. helleri									__	0.8	0.62
Ch. villosum										__	0.62
G. soricina											__

Kalko *et al.* 1996). Por otro lado, especies dominantes en Yaxhá, como *A. jamaicensis* y *S. lilium*, también dominan en otras comunidades como en Chajúl, México (Medellín 1993) y en Barro Colorado, Panamá (Kalko *et al.* 1996). Otras especies suelen aparecer en baja frecuencia, como *C. senex* en todas las comunidades. Kalko *et al*. (1996) especulan que estas especies que presentan amplia distribución geográfica (ver Reid 1997), pero que son raras dentro de la comunidad de murciélagos, son especies muy especializadas, que se mantienen en bajas frecuencias, debido a la baja disponibilidad de sus recursos alimenticios. En nuestro caso, la dieta especializada de esta especie no se pudo conocer debido a la falta de muestras de heces.

Entre las especies de murciélago de talla corporal mayor *(Artibeus* spp.) (Cuadro 1), solo una especie (*Artibeus jamaicensis*) fue la más abundante, mientras que entre los murciélagos de talla corporal pequeña, dominaron varias especies (*Sturnira lilium, Dermanura* spp.). Esto concuerda con lo encontrado por Kalko *et. al* (1996) para la distribución de las abundancias según el tamaño de murciélago en el bosque de Barro Colorado, Panamá. Podemos concluir que la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá presenta características similares en cuanto a su estructura, a otras comunidades de murciélagos frugívoros de bosques tropicales.

Hábitos alimenticios y repartición de recursos: La dieta de los murciélagos frugívoros de Yaxhá, estuvo representada en su mayoría por las familias y géneros siguientes: Moraceae (*Ficus*), Cecropiaceae (*Cecropia*), Piperaceae (*Piper*) y Solanaceae (*Solanum*). Este grupo de plantas también caracterizan la dieta de comunidades de murciélagos frugívoros de otras localidades del neotrópico (Howell 1974, López 1996).

Entre las especies de murciélagos frugívoros de Yaxhá, se determinó un consumo diferencial de especies de fruto entre ellas. Cada especie mostró un mayor consumo hacia ciertos géneros o especies de plantas. Los resultados mostraron un mayor consumo de

Piper por *Carollia, Piper* y *Solanum* por *Sturnira, Ficus* y *Cecropia* por *Artibeus, Piper* y *Solanum* por *Dermanura* spp. La dieta caracterizada de los murciélagos aquí estudiados, concuerda con lo observado por otros autores para los géneros *Carollia, Sturnira* y *Artibeus* (Howell 1974, Fleming 1986, López 1996). Los murciélagos tienden a consumir frecuentemente un fruto o dos y complementar su dieta con otras especies, lo que concuerda con lo reportado por López (1996) para la comunidad de murciélagos frugívoros en la estación biológica "La Selva", Costa Rica.

En Yaxhá, *Sturnira lilium* fue la especie con mayor hallazgos de semilla en sus heces, seguida de las especies del género *Carollia* y *Dermanura* (Cuadro 2). Las especies de *Artibeus* fueron quienes mostraron mayor presencia de pulpa en relación a la presencia de semillas en las heces. Esto sugiere que estas especies consumen frecuentemente frutos cuyas semillas son muy grandes para pasar por el tracto digestivo de los murciélagos. La baja frecuencia de deposición de heces en las especies capturadas de *Artibeus* y *C. senex* puede estar relacionado con la forma de alimentarse de estos murciélagos, que suelen ingerir solo jugo de los frutos y desechar el pericarpo (Fleming 1986, Reid 1997).

Las especies del género *Carollia* no son estrictamente frugívoras, ya que los insectos aparecieron en cierta frecuencia en sus heces. Suponemos que la ingesta de insectos puede estar asociada con la escasez de frutos, o con mayor demanda de energía y/o proteínas durante la gestación o lactancia, como lo encontrado por López (1996) para las especies de *Carollia* en "La Selva" en Costa Rica. Sin embargo, Dinerstein (1985) no encontró una correlación positiva en la ingesta de insectos con la actividad reproductiva para las especies de *Dermanura toltecus* y *Sturnira ludovici*. La investigación de la correlación entre la ingesta de insectos y la actividad reproductiva en las especies de *Carollia* en Yaxhá, podría revelar el significado del consumo de insectos en estas especies.

Diferenciación de nicho trófico y estructura de la comunidad: La comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá mostró un clara repartición del recurso alimenticio. La matriz de agrupamiento jerárquico divide a la comunidad de murciélagos frugívoros en dos grupos tróficos (Fig. 3). Esta división se basa en una repartición de los recursos según el hábito de la planta y el tamaño del fruto que consumen. Esta repartición de los recursos obedece al mismo tiempo a diferencias morfológicas y ecológicas de los murciélagos. El tamaño de los frutos que consumen los murciélagos, está correlacionado positivamente con el tamaño corporal de éstos (Fleming 1986). Desde el punto de vista morfológico, un grupo trófico lo conforman las especies de talla corporal grande (*Artibeus*). El otro grupo lo conforman las especies de talla pequeña (*Carollia* spp., *Dermanura* spp., *Sturnira lilium*) (Fig. 3).

La dieta de los *Artibeus* se caracterizó por presentar en su mayoría especies arbóreas (*Ficus* sp., *Cecropia., Moraceae* y alto porcentaje de hallazgos de pulpa en las heces) y especies de fruto con semillas grandes como *Brosimum alicastrum, Manilkara achras, Spondias mombin*. Estas especies no fueron identificadas en el estudio pero asumimos que las consumen debido a que se encuentran con frecuencia en el bosque de Yaxhá y que han sido reportadas en la dieta de los *Artibeus* por otros autores como Orozco-Segovia *et al.* (1985), Howell& Burch (1974). Las especies de menor tamaño, consumieron plantas arbustivas de frutos pequeños (*Piper* y *Solanum*). Desde el punto de vista ecológico, estos dos grupos tróficos corresponden con la estratificación propuesta por Bonaccorso (1979),

que divide a las especies de murciélagos en especies del dosel y especies del sotobosque. La división del nicho trófico de la comunidad de murciélagos frugívoros, establece que existe mayor solapamiento entre especies ecológica y morfológicamente similares. Esto sugiere que es dentro de estos dos grupos en donde existe un potencial de competencia interespecífica, y que las relaciones funcionales dentro de estos dos grupos pueden determinar la estructura y composición de una comunidad de quirópteros.

Los resultados sobre las relaciones funcionales dentro del grupo de especies pequeñas muestran una leve segregación en el nicho alimentario entre especies congenéricas. Las especies de *Carollia* se traslapan más con *Dermanura* spp. y *Sturnira lilium* que entre ellas mismas. Sin embargo esta segregación es muy tenue, ya que los índices de solapamiento de nicho son altos entre las especies de talla corporal pequeña. Así mismo el análisis de agrupamiento muestra que este grupo de murciélagos presenta un solapamiento mayor del 50%. Los resultados obtenidos no nos permiten concluir que los murciélagos de talla corporal pequeña se comportan según lo sugerido por Hutchinson (1959) y Gause (1934). Otros autores no han encontrado segregación de nicho alimentario entre congéneres de murciélagos, y sugieren que estos se diferencian en otras dimensiones del nicho. Así, Fleming (1991) sugiere que en algunos bosques de Costa Rica, las especies de *Carollia* se diferencian en el espacio. Por otro lado, López (1996) reporta que en el bosque de La Selva, en Costa Rica, las especies de *Carollia* se traslapan entre ellas en sus hábitos alimenticios, y sugiere que sea en otras dimensiones del nicho donde estas especies se segreguen.

Las especies de *Artibeus* también presentaron un traslape de nicho alimentario mayor del 50%, siendo mayor el traslape entre las especies *A. intermedius* y *A. lituratus* (Fig. 3). La coexistencia del grupo de los *Artibeus*, puede explicarse en la diferencia en abundancia entre las especies y/o en la abundancia de las plantas de las cuales ellos consumen. *Artibeus jamaicensis* es la especie dominante en el grupo, la cual por su mejor adaptación es más abundante que las otras especie (*A. lituratus* y *A. intermedius*). La dieta de estos murciélagos esta caracterizada por frutos de la familia Moraceae. Aunque en este estudio no se pudo detectar muchas de las especies con semillas grandes que éstos consumen, se conoce de otros estudios que las especies de plantas como *Brosimum alicastrum* y *Manilkara achras* constituyen gran parte de la dieta de los *Artibeus* (Orozco-Segovia *et al*. 1985). Estas especies son abundantes en Yaxhá, llegando a ser componentes principales del bosque. La abundancia de esta especies con una fructificación durante todo el año (Flores, datos no publicados), puede ser una explicación a la coexistencia de estas especies. Sin embargo, un análisis más detallado de la dieta de estos murciélagos revelaría este supuesto.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por la Dirección General de Investigación de la Universidad San Carlos de Guatemala, por el Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas de la Universidad San Carlos de Guatemala, por el Instituto de Historia y Antropología de Guatemala y por Idea Wild. Queremos agradecer a Ana Verónica González quien colaboró en la determinación de las plantas y a Miguel Flores quien ayudo en el trabajo de campo. También queremos agradecer a Enio Cano y Jorge Vargas por sus comentarios y mejoras al documento, así como a los revisores anónimos que ayudaron a mejorar la calidad del manuscrito.

LITERATURA CITADA

Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Florida St. Mus., Biol. Science* 24:359-408

De la Cruz. 1983. *Clasificación de las Zonas de Vida o Formaciones Vegetales de Guatemala*. INAFOR, Guatemala.

Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18:307-316

Emmons, L.H. 1990. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. University of Chicago Press., Chicago, U.S.A

Findley, J. 1976. The structure of bat communities. *Amer. Natur.* Vol. 110, 129-139.

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

Fleming, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *Am. Zool.* 19:1157-1172.

_____. 1986. Oportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivores bats. Pp. 105-116. *In:* A. Estrada y T.H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dodrecht, The Netherland.

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

Fleming T.H., E. Hooper & E. Wilson. 1972. Three central american bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555-569.

Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Reprint, 1964, New York: Hafner. ix + 163 pp.

Howell, D. & D. Burch.1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.*, 21(2):281-294.

Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalía, or why are so many kinds of animals. *Amer. Nat.*, 93:145-159.

Kalko, E., C.O Handley & D. Handley. 1996. Organization, diversity and long-term dynamics of a Neotropical bat community. *In: Long-term of vertebrate communities*. Academic Press.

Krebs, C.J. 1985. *Ecología: estudio de la distribución y abundancia*. Segunda edición. Editorial Harla, México.

_____. 1998. *Ecological methodology*. Second edition. Addison Wesley Press. U.S.A

López, J. 1996. Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros en la estación biológica "La Selva", Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad de Heredia, Costa Rica.

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

Medellín, R. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo de Mexicano. *In:* Medellín, R y G. Ceballos (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones especiales, Vol. 1. Asociación de Mastozoología, A.C., México, D.F

Orozco-Segovia A. & C. Vásquez-Yanes.1985. Interacción entre una población de murciélagos de la especies *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante en la región de los Tuxlas, Veracruz. *In:* A. Gómez-Pompa y S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* II. 1985. Alhambra Mexicana, S.A. México.

Reid, F. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico.* Oxford University Press.

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

Schulze, M. & D.F. Whithacre. 1999. A classification and ordination of the tree community of Tikal National Park, Petén, Guatemala. *Bull. Florida Mus. Nat. His*. 41(3): 169-297.

Whittaker, R. 1975. *Communities and ecosystems.* MacMillan Publishing Co., Inc. Mew York.

Recibido: 12 de febrero 2003
Aceptado: 22 de octubre 2004