



**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA**  
**DIRECCIÓN GENERAL DE INVESTIGACIÓN –DIGI–**  
**FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**  
**ESCUELA DE BIOLOGÍA**



Informe Final de Investigación  
**“Aves y Murciélagos como Dispersores de Semillas en Tres Etapas Sucesionales  
de la Ecorregión Lachuá, Alta Verapaz, Guatemala”**

**Enero-Diciembre 2005**

**INVESTIGADORES**

**Lic. Rafael C. Ávila S.C.**  
**Lic. José O. Cajas C.**  
**M. Sc. Ana Lucia Grajeda**  
**Br. Oscar H. Machuca C.**  
**Br. Laura Benitez**

**Guatemala, diciembre de 2005**

## INDICE

Pags.

<b>2.1 Resumen .....</b>	
<b>2.2 Introducción .....</b>	
<b>2.3 Objetivos .....</b>	
<b>2.4 Antecedentes .....</b>	
<b>2.4.1 Marco teórico</b>	
<b>2.4.2 Marco Referencial</b>	
<b>2.4.2.1 Ubicación geográfica del área</b>	
<b>2.4.2.2 Clima</b>	
<b>2.4.2.3 Vegetación característica</b>	
<b>2.4.3 Marco Conceptual</b>	
<b>2.4.3.1 Dispersión de semillas por aves y murciélagos</b>	
<b>2.4.3.2 Trabajos de comparación del aporte en la dispersión</b>	
<b>2.4.3.3 Trabajos realizados con murciélagos como dispersores de semillas en Guatemala</b>	
<b>2.5 Metodología .....</b>	
<b>2.5.1 Sitio de estudio</b>	
<b>2.5.2 Aves y murciélagos como dispersores</b>	
<b>2.5.3 Evaluación general de la vegetación</b>	
<b>2.5.4 Análisis de resultados</b>	
<b>2.6 Resultados y Discusión</b>	
<b>2.6.1 Riqueza y diversidad por tipo de hábitat</b>	
<b>2.6.2 Variación temporal en la abundancia de murciélagos</b>	
<b>2.6.3 Evidencia reproductiva de murciélagos frugívoros</b>	
<b>2.6.4 Dispersión de semillas</b>	
<b>2.6.4.1 Dispersión de semillas por murciélagos</b>	
<b>2.6.4.1.1 Variación temporal en el uso de recursos frutales</b>	
<b>2.6.4.2 Dispersión de semillas por aves</b>	
<b>2.6.4.3 Dispersión de semillas por aves y murciélagos</b>	
<b>2.6.5 Descripción general de la investigación</b>	
<b>2.7 Bibliografía .....</b>	
<b>2.8 Anexos .....</b>	

## 2.1 RESUMEN

Se estudió la dispersión de semillas por aves y por murciélagos en tres diferentes estadios sucesionales del área nor-este del Parque Nacional Laguna Lachuá y su área de influencia. Los tipos de vegetación estudiada fueron: Guamiles bajos (2-3 años), Guamiles altos (6-15 años) y bosques maduros. Para estudiar el aporte de cada grupo se utilizaron dos métodos: a-colecta directa de muestras fecales de individuos capturados de aves y de murciélagos (con énfasis en murciélagos) y b- trampas de semillas. Se encontró en las muestras obtenidas de capturas de murciélagos 33 especies de semillas. Se registraron ocho piperaceas, seis moraceas, cuatro solanaceas, cinco melastomaceas y otras. Por captura de aves se obtuvo quince especies y de las trampas de semillas se obtuvo 41 entre los dos grupos. En total se encontraron 61 especies de plantas dispersadas por ambos grupos. 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.

Se encontraron 29 especies de murciélagos de las cuales 17 tienen hábitos frugívoros o complementan sus dietas con frutos. La especie *Carollia brevicauda* fue la más abundante en todos los tipos de vegetación. De igual modo fue la que aportó mayor cantidad de muestras con semillas. Esta especie además fue la que contribuyó con la mayor diversidad de semillas con 19 especies. Otras especies abundantes y que aportaron mas semillas fueron: *C. perspicillata*, *Sturnira lillium*, *Artibeus lituratus*, *A. jamaicensis*, *Dermanura phaeotis*, *D. watsoni* y *Glossophaga soricina*

De los resultados de las trampas de semillas, se encontró que en dos tipos de vegetación estudiados, los murciélagos dispersan mayor cantidad de especies de semillas. En los bosques los murciélagos dispersaron 15 especies de semillas contra 11 de las aves. En guamiles altos fueron 15 y 14 respectivamente y en los guamiles bajos fue 15 y 10. En total se encontró que los murciélagos dispersan 29 especies y las aves 27. De estas 15 son compartidas por ambos grupos.

## 2.2 Introducción

La desaparición acelerada de los bosques como hábitats naturales a causa del cambio del uso de la tierra hacia actividades diferentes a las soportadas por su capacidad de uso, tiene como consecuencias: insostenibilidad agropecuaria, forestal e hidrobiológica, al mismo tiempo que pone en riesgo la existencia de las especies nativas de los ecosistemas del país. Esta pérdida de biodiversidad supone el desperdicio de un potencial de desarrollo para las sociedades que habitan las zonas, así como para la economía y el bienestar general de la población guatemalteca (INAB 1999).

Dado el acelerado deterioro de los ecosistemas, se hace necesario y urgente, conocer los procesos naturales de restauración del bosque. La colonización de la vegetación hacia áreas perturbadas, depende de distintos factores, siendo uno de los principales las estrategias que utilizan las plantas para la dispersión de sus semillas. Debido a que cada especie de la flora tiene distintos requerimientos de humedad, luz, suelos, etc., son diferentes las especies que habitan cada uno de los estadios de la sucesión (o regeneración) del bosque.

Diversos estudios han demostrado que los procesos de dispersión son fundamentales en el mantenimiento del bosque y su recuperación. Cada grupo de plantas posee diferentes estrategias para dispersarse. Las aves y murciélagos son quizá los dos grupos más importantes de dispersores en los bosques tropicales, fundamentalmente en el aporte de semillas de plantas pioneras en la regeneración.

En el país se ha avanzado poco con respecto al conocimiento de la biodiversidad, en menor medida en relación a la comprensión de los procesos ecológicos, especialmente en las interacciones animal-planta que representan altos grados de coevolución y que se han desarrollado a lo largo de cientos de miles de años y que permiten la biodiversidad tal como la conocemos. Se han hecho algunos avances en cuanto al conocimiento de la dispersión, principalmente trabajos con murciélagos. En estos se ha encontrado que estos animales dispersan distintas especies de plantas, tanto pioneras de la regeneración como de bosques maduros, en especial son dispersores de los géneros *Piper* sp., *Solanum* sp., *Vismia* sp., *Ficus* sp., *Stenocereus* sp., *Pilosocereus* sp., *Spondias* sp., *Brosimum* sp., entre otros. En muchos casos dispersan plantas específicas de diferentes ecosistemas. Se ha encontrado también que existe poco traslape entre los recursos utilizados por las especies de murciélagos.

Con la realización de este estudio, se pudo profundizar en el conocimiento de las interacciones aves y murciélagos-plantas y permite ampliar el conocimiento en relación a la comprensión de los procesos ecológicos básicos de dispersión y regeneración natural. Así mismo esta investigación enriquece el conocimiento en cuanto al conocimiento de tres grupos importantes de la biodiversidad: Vegetación, Ornitofauna, Quiropteroфаuna.

La ejecución de este tipo de investigación se constituye como parte de los estudios multitaxonómicos implementados por la Escuela de Biología a través del programa PIMEL, los cuales permitirán proponer formas participativas de manejo de la Ecorregión Lachuá que consideren los procesos ecológicos en la región.

## **2.3 Objetivos:**

### 1. General

Evaluar el aporte de aves y murciélagos en la dispersión de semillas en tres etapas sucesionales del bosque en la Ecorregión Lachuá.

### 2. Específicos

1. Determinar las especies de plantas dispersadas por aves y por murciélagos en tres etapas sucesionales del bosque.
2. Determinar la composición y estructura de la comunidad de murciélagos frugívoros en la ecorregión Lachuá.
3. Identificar las semillas endozoocoras dispersadas por murciélagos frugívoros en tres etapas sucesionales del bosque.

## **2.4 Revisión Bibliográfica**

### **2.4.1 Marco teórico**

Guatemala, al igual que otras regiones ricas en recursos naturales y con altos valores en su biodiversidad, se encuentra bajo graves problemas de destrucción y acelerada pérdida de dichos recursos. Centro América, ha perdido en los últimos 10 años una gran proporción de los bosques originales. Guatemala, según la FAO (1997), perdió en los durante 1990 y 1995, un 10% (412,000 hectáreas) de la cobertura forestal. Estas áreas son transformadas en campos para la agricultura a pequeña escala, grandes extensiones de monocultivos, pastizales para ganado, asentamientos humanos, etc., esto conlleva a otra serie de problemas, entre los que se encuentra por supuesto la irreparable pérdida de la biodiversidad.

Con el acelerado ritmo en la pérdida de las grandes masas boscosas. El futuro plantea dentro de sus grandes retos, la restauración de cierta cantidad de áreas, que permitan mantener poblaciones animales y vegetales sanas, aumentar el tamaño de las áreas protegidas o crear corredores que permitan la interconexión de áreas naturales fragmentadas. Para acelerar los procesos de restauración de áreas degradadas, es necesario generar información específica que permita conocer a fondo los procesos que ocurren en la naturaleza, entre estos son de especial importancia los de dispersión de semillas. Estas son las diferentes estrategias que las especies vegetales han desarrollado para colonizar nuevas áreas.

### **2.4.2 Marco Referencial**

#### **2.4.2.1 Ubicación Geográfica del Área de Estudio**

La investigación fue desarrollada en el área que conforma El Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia –Ecorregión Lachuá–, Guatemala. Esta Ecorregión se encuentra ubicada en el municipio de Cobán, Alta Verapaz, y limita con la Franja Transversal del Norte, región de aproximadamente 90,000 hectáreas y que abarca porciones de los departamentos de Izabal, Alta Verapaz, Quiché y Huehuetenango. (DIGEBOS, 1992).

La Ecorregión se encuentra localizada dentro de las coordenadas 15°46'54", 15°49'16", 15°59'11", 15°57'19" latitud norte y 90°45'14", 90°34'48", 90°29'56", 90°45'26" longitud oeste, limitadas por los ríos Chixoy e Icbolay y la parte alta de las montañas de La Sultana y el Peyán. (DIGEBOS, 1995)

#### 2.4.2.2 Clima.

La precipitación promedio anual es de 3300 mm, con una humedad relativa de 91.02% y una temperatura promedio anual de 25.3°C. La época lluviosa está extendida durante todo el año, sin embargo los meses de mayor precipitación corresponden de junio a octubre, existiendo solamente cuatro meses de baja precipitación (época seca) que van de febrero a mayo, siendo el mes de abril el que presenta la menor precipitación (Monzón, 1997).

Según la clasificación de Holdridge, la zona corresponde a Bosque Muy Húmedo Subtropical Cálido, siendo esta la zona más extensa en nuestro país y Bosque Subtropical Pluvial, en la cual la topografía es accidentada con elevaciones de hasta 1,200 m.s.n.m. en el sur del Parque, en la región que ocupan los remanentes de la Sierra de Chamá (La Sultana y El Peyán) ( De la Cruz, 1982). Según la clasificación de biomas, corresponde al grupo de Selva Tropical Lluviosa. (Villar, 1998).

#### 2.4.2.3 Vegetación característica

El área boscosa de la región está cubierta por un tipo de vegetación latifoliada, que es característica de regiones ubicadas a latitudes bajas y está formado por especies de hojas anchas como el cedro (*Cedrela odorata* L.), caoba (*Swietenia macrophylla* G. Ring in Hook), danto (*Vateria* sp.), zapote (*Achras zapota* L.), pimienta (*Pimenta dioica* (L.) Merrill), entre otros. Según el inventario forestal del Parque realizado en 1980 se lograron determinar 78 géneros de especies forestales, siendo de las más sobresalientes: tamarindo (*Dialium guianensis* (Aubl.) Stand.), santa maría (*Calophyllum brasiliense* var. Reko Stand.), canshan (*Terminalia amazonia* (J. F. Gmell.) Exell in Pulle.), san juan (*Vochysia guatemalensis* Donn. Smith.); y de menor frecuencia pero indicadoras de la zona de vida característica de la región: ceiba (*Ceiba pentandra* (L.) Gateen.), caoba (*Swietenia macrophylla* G. Ring in Hook), corozo (*Orbignya cohune* (Mart.) Dahelgren) (Castañeda, 1997), entre otras. Además, Castañeda en 1997, caracteriza las comunidades vegetales dentro del Parque, identificándolas como: Chicozapote, bosque heterogéneo, zapoton-pucté, bosque con izote, canshan-palo sangre, caoba, canshan-caoba, ceiba, bosque bajo en el bajo, antiguo cardamomal, reciente cardamomal, la pista, antigua siembra, zapotón con lirio, bajo herbáceo, márgenes del Peyán.

Sin embargo, debido a los distintos usos de la tierra la vegetación en la denominada zona de influencia es variable y presenta caracteres de presencia, distribución y abundancia particulares que pueden usarse para diferenciar y agrupar los distintos tipos de vegetación formados. Así el cultivo limpio presenta plantaciones principalmente de maíz (*Zea mays* L.), y el bosque intervenido lo representa el sistema agroforestal de cardamomo (*Elettaria cardamomum* L.), con extracción selectiva de árboles tales como la caoba (*Swietenia macrophylla* G. Ring), rosul (*Dalbergia* sp.), santa maría (*Calophyllum brasiliense* var. Reko Standl.), canshan (*Terminalia amazonia* (Gmell) Exell), palo sangre (*Virola koschnyi* Warb.), entre otros. En los potreros la vegetación se reduce a herbáceas y en mayor grado a la siembra de pastos. Estos tipos de vegetación formados han sido caracterizados con anterioridad (Ávila, 2004) y conforma el sistema utilizado en la presente investigación. Esta clasificación reconoce ocho tipos de vegetación (Cuadro no.1) que son resultado del uso y manejo cultural de la tierra. Los tipos de vegetación identificados son reconocidos por los pobladores de las distintas comunidades, asimismo fueron confirmados por guardarrrecursos del PNLL. El reconocimiento de estos tipos de vegetación por los pobladores esta regido por el tiempo a través de características estructurales de las especies que componen determinada clase.

**Cuadro No.1** Tipos de Vegetación identificados en la zona de influencia del PNLL

No.	Clase Vegetal	Nombre Q'eqchi'	Características
1.	Bosque –Montaña–	Ninqi che' K'iche'-Montaña-	Domina el estrato arbóreo, escaso sotobosque Incluye las regiones de bosque quemadas por incendios y que poseen árboles de crecimiento secundario.
2.	Bosque con cardamomo	Ninru	Presencia de árboles altos y gruesos que brindan sombra a plantaciones de cardamomo. Sotobosque ausente.
3.	Guamil rango I (0 – 2.9 años)	Kalemb'il, aara'an naka aaw	Incluye tapiscado (milpa luego de ser cosechada) presencia de herbáceas y algunos arbustos, altura entre 0.1 a 3 metros.
4.	Guamil rango II (3 - 5.9 años)	Alkaa'l, nin ri	Dominancia de árboles delgados como el <i>Cecropia</i> , <i>Schizolobium</i> y arbustos de 4 a 6 metros de altura.
5.	Guamil rango III (6 – 15 años)	Alkaa'l. K'ich'e	Dominancia de árboles y arbustos con mayor altura y diámetro. Altura mayor a los 7 metros. Presencia de pocas herbáceas.
6.	Cultivos	Awinq Maíz -ixim- Frijol -keenq- Ayote -k'um- Chile -ik- Arroz –aros-	Complejo de cultivos de maíz, frijoll, ayote y con menor frecuencia el chile, arroz, sandía. Ausencia de árboles, escasos o ningún arbusto, presencia de herbáceas pioneras
7.	Potrero	Alamb'r	Con o sin la presencia de árboles dispersos, los cuales son utilizados para sombra del ganado, presencia de palmas, como <i>Orbignya</i> . Presenta algunos arbustos pequeños, algunos con zonas inundables; predominancia de gramíneas
8	Potrero enguamilado		Se caracteriza por tener por lo menos un año de abandono. Presenta herbáceas y algunos arbustos altos.

El informe que presenta esta clasificación vegetal muestra que la familia vegetal con mayor número de géneros fue Asteráceae, seguida en su orden por Rubiaceae, Euphorbiaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Melastomáceae, Lamiaceae, Lauraceae, Arecaceae, Clusiaceae, Moraceae y Mimosaceae (Ávila, 2004). La mayoría de estas familias produce frutos capaces de ser consumidos y dispersados por los grupos animales evaluados en el presente estudio. Por otro lado, los géneros más abundantes y compartidos entre las distintas formaciones vegetales (*Aspidosperma* sp., *Blepharidium* sp., *Calathea* sp., *Cecropia* sp., *Cephaelis* sp., *Costus* sp., *Desmodium* sp., *Inga* sp., *Orbignya* sp. y *Solanum* sp.), representan en base a otros estudios, una fuente importante en la dieta de los organismos bajo estudio.

Esta riqueza vegetal de la zona, dicta el informe que fue determinada en base al aporte de géneros al sistema. Los tratamientos evaluados en la presente investigación incluyen los sistemas boscosos, reportados con índices mayores de abundancia: dentro de estos

parámetros la clase vegetal bosque aporta la mayor cantidad de individuos con 70 géneros, de los cuales 12 son exclusivos. La mayor de la veces se presenta en asociación con la clase cardamomo y en menor medida con guamil rango tres –guamil alto-. La clase denominada cardamomo presenta 58 géneros siendo la segunda clase con mayor diversidad y riqueza. Estos resultados se complementan con lo expuesto por Morales (1999) en su estudio de comparación entre paisajes de bosque y mosaico en el PNLL, en donde el primer tratamiento en mención presenta mayor diversidad de especies y además reporta para sí 22 especies exclusivas.

### **2.4.3 Marco Conceptual**

Los mamíferos y las aves constituyen los grupos que mayoritariamente actúan como agentes dispersores. Ambos grupos cuentan con un total de 135 y 107 familias respectivamente. Las aves son predominantemente frugívoras en comparación con los mamíferos. En cuanto a las familias que combinan frutas e insectos en su dieta, ambos grupos son proporcionalmente similares y los hábitos insectívoros son dominantes en ambos grupos (Hill y Smith 1984; Fleming 1991).

Como consumidores, los mamíferos interactúan de dos modos con las plantas: actúan de manera antagónica, con efectos negativos, cuando estos son herbívoros o depredadores de semillas. También pueden ser mutualistas, con efectos positivos, cuando actúan como polinizadores o dispersores. Un tercio de todos los mamíferos consumen partes verdes de las plantas, y solamente 8 familias con aproximadamente 460 especies son primariamente frugívoros. Los mamíferos influyen en los procesos reproductivos de la vegetación determinando el volumen de semillas producidas, cuando actúan como polinizadores. De manera similar los frugívoros ayudan a las semillas a escapar (dispersarse) de los depredadores de semillas, y de ellos depende la colonización hacia nuevos hábitats.

La dispersión de semillas por vertebrados (zoocoría) ha sido identificada como un mecanismo clave en los ciclos reproductivos de muchas plantas tropicales (Howe y Smallwood 1982). En los bosques tropicales entre el 50% y el 90% de las plantas producen semillas que son dispersadas por vertebrados (Charles-Dominique 1991, Frankie *et al.* 1974, Janzen 1978, Opler *et al.* 1980).

En algunos bosques tropicales se ha determinado que de los murciélagos frugívoros dispersan mas semillas que las aves (Medellin y Gaona 1999), principalmente hacia sitios perturbados y en su mayoría de especies pioneras (Medellin y Gaona 1999, Lara 2000, López *et al.* 2003).

La composición y la estructura de la vegetación, se ve fuertemente influenciada por distintos factores, entre ellos los tipos de dispersión que tengan las plantas, sus hábitos, la posición geográfica, estacionalidad, etc. Muchos dispersores mayores o muy especializados, como los monos, los micoleones, ardillas, etc. Se ven seriamente limitados en su desplazamiento al perderse la cobertura boscosa. Por lo que las especies dispersadas por estos, requieren de bosque primario, o la existencia de corredores que permitan la movilidad. La mayoría de aves y murciélagos no encuentran estas dificultades, y son dispersores de una gran variedad de árboles, arbustos, hierbas y epifitas (Medellín y Gaona 1999; Fleming 1988). Por su amplia capacidad de desplazamiento, representan un grupo de especial importancia en la dispersión de plantas presentes en los diferentes estadios de la sucesión vegetal en los procesos regenerativos de los bosques (Medellín y Gaona 1999; Fleming 1988)

Las hipótesis que se han propuesto como factores ecológicos que favorecen la dispersión de semillas son: a) escape de una alta mortalidad de las plántulas cercanas a la planta madre, b) colonización de sitios en regeneración, c) dispersión hacia sitios adecuados para el establecimiento de plántulas de especies con requerimientos inusuales (Howe y Smallwood 1982). Mckey (1975) propuso cuatro criterios para evaluar la calidad en la dispersión que un

frugívoro puede proveer a una planta y de esta manera determinar que especies de animales pueden ser mejores dispersores de una determinada planta. Los criterios son:

- a) probabilidad de que una semilla germina después de ser digerida,
- b) tamaño de las semillas que pueden ingerir o transportar,
- c) probabilidad de que las semillas sean depositadas en un sitio favorable para la germinación y sub - seciente establecimiento de una planta,
- d) fiabilidad de visitas hacia una planta con frutos maduros.

#### 2.4.3.1 Dispersión de semillas por Aves y Murciélagos:

Las aves y los murciélagos son dos grupos que coexisten en los mismos sitios en distintos horarios, por lo que ocupan nichos similares. Apenas el 2.5% del total de las especies de aves son nocturnas y en su mayoría son insectívoras y predatoras. Los murciélagos, ocupan los mismos nichos durante la noche (Fenton y Fleming 1976). En diversas investigaciones, se ha determinado la importancia que tienen ambos grupos como dispersores de gran cantidad de semillas. Algunas plantas son distribuidas exclusivamente por aves y otras por murciélagos. Sin embargo, existen especies que pueden ser dispersadas por ambos grupos.

Las interacciones ecológicas entre plantas y sus dispersores de semillas son de tipo mutualista, ya que conllevan una ganancia directa por parte de ambos miembros en la relación -animales y plantas- (Howe y Smallwood 1982). Por un lado, los animales obtienen recursos para su nutrición y por el otro lado, las plantas ganan movilidad de sus semillas. Desde el punto de vista de la relación planta- animal, la frugívora se ha propuesto como un mecanismo que mantiene una alta diversidad de plantas en los bosques tropicales (Jansen 1970).

En los procesos de regeneración natural de los ecosistemas intervenidos de los trópicos los murciélagos y las aves representan dos de los grupos sobresalientes por su alta diversidad y su participación en diferentes procesos ecológicos como dispersores de semillas, polinizadores, consumidores de insectos, constituyen presas y predadores de otras especies. (Hill y Smith 1984; Fleming 1988). Se ha demostrado que los murciélagos frugívoros, participan activamente aportando semillas de especies pioneras en las primeros estadios de la regeneración de los bosques (Flemming 1988, Galindo-González *et al.* 2000, Thomas 1982). Los murciélagos nectarívoros, son importantes polinizadores de una gran cantidad de plantas, hasta el 1% de las especies tropicales (Fleming y Sosa 1994). Entre las especies importantes que los murciélagos polinizan, se encuentran: especies de importancia como el caso de la Ceiba (*Ceiba pentandra*), Agaves (*Agave spp.*) tocomates (*Crescentia spp.*) y otras. Estas características especiales de los murciélagos y las aves, los hacen un grupo importante a considerar, en programas de regeneración y restauración ambiental de hábitats altamente degradados (Galindo-González *et al.* 2000, Thomas 1982).

Las aves por su parte también realizan importantes aportes en la regeneración del bosque e influyen en la composición y la estructura del bosque. Participan como polinizadores y dispersores de una gran variedad de plantas, pertenecientes principalmente a las familias Lauraceae, Melastomataceae y Burseraceae (Fleming y Sosa 1994). Los quetzales por ejemplo, son importantes dispersores de distintas especies de aguacates en los bosques de niebla de Guatemala. Los tucanes y tucanetas son otro grupo de gran impacto en la dispersión de semillas, los Psitacidos, Crácidos y otros grupos participan como dispersores. De igual modo los colibris participan como polinizadores.

En un estudio realizado en Costa de Marfil se determinó que el 95 % de las semillas de ocho especies de árboles de bosques secundarios fueron dispersadas por murciélagos (Thomas 1991). López y colaboradores (2003) reportan semillas de al menos dos especies de cactus columnares (*Pilosocereus leucocephalus* y *Stenocereus pruinosus.*) en las heces de murciélagos, siendo el

mayor consumidor de estos el murciélago magueyero *Leptonycteris curasoae*. Los murciélagos frugívoros probablemente juegan un rol determinante en los procesos sucesionales en los bosques secos, sin embargo se cuenta con escasa información sobre el papel de los murciélagos frugívoros en la dispersión de semillas en el bosque seco en Guatemala.

Según estudios realizados en los trópicos los murciélagos y aves frugívoros son los grupos de vertebrados más importantes en la dispersión de semillas, sobre todo de especies pioneras de la sucesión vegetal (Medellín y Gaona 1999).

En un bosque tropical en Costa Rica se ha estimado que más del 90% de los arbustos y árboles producen frutos que son dispersados por animales (Frankie *et al.* 1974, Opler *et al.* 1980). Entre los murciélagos neotropicales, las especies de las sub-familias Caroliinae y Stenoderminae son primariamente frugívoras y generalmente abundantes en los bosques tropicales (Gardner, 1977, Howell y Burch 1974, Levey *et al.* 1994). Estas especies parecen haber establecido un sistema mutualista con las plantas de las cuales se alimentan.

#### 2.4.3.2 Trabajos de comparación del aporte en la dispersión por aves y murciélagos.

Medellín y Gaona (1999), estudiaron la lluvia de semillas generadas por aves y murciélagos en 4 tipos de hábitat de la selva lacandona: maizales, bosque maduro, campos antiguamente abandonados y plantaciones de cacao. Encontraron que en todos los hábitats, los murciélagos dispersaron más semillas que las aves, tanto en diversidad como abundancia. Sin embargo muchas de las plantas pioneras en la regeneración del bosque, como es el caso de *Cecropia*, fueron igualmente dispersadas por ambos grupos. Encontraron también especies vegetales dispersadas específicamente por aves o murciélagos. Otro aporte importante de este trabajo, es que las semillas del bosque fueron las más comunes en la dieta de ambos grupos. Lo cual supone entonces, que la fuente de las semillas es el bosque, algunas plantas introducidas y otras oportunistas.

Guevara y Laborde (1993), trabajaron en una selva tropical lluviosa en los Tuxtlas en Veracruz México estudiando la dinámica de la dispersión en árboles aislados en pastizales de paisajes fragmentados, encontrando que las semillas dispersadas por murciélagos o aves, fueron abundantes bajo la sombra de estos árboles. Encontraron 56 especies zoochoras. Encontraron también que los murciélagos son dispersores principales de áreas abiertas mientras que las aves dispersan plantas bajo la sombra de árboles aislados en áreas abiertas. Esto demuestra los diferentes niveles de participación que tienen ambos grupos en los diferentes estadios de regeneración del bosque.

Galindo *et al.* (1998), realizaron un estudio similar al de Guevara y Laborde (1993), en la misma localidad. Encontraron que los murciélagos depositan un total de 19 especies de semillas bajo árboles aislados y no hubo mucha diferencia entre la diversidad aportada por aves y murciélagos. Sin embargo sí se mostró la importancia de cada grupo en diferentes épocas del año.

#### 2.4.3.3 Trabajos realizados con murciélagos como dispersores de semillas en Guatemala

Los murciélagos tienden a consumir frecuentemente un taxón y complementar su dieta con otras especies (Howell 1974). Congéneres simpátricos usualmente difieren en sus requerimientos tróficos (Hutchinson 1958 cit. Por Lou y Yurrita 2000). Existe mayor solapamiento de nicho entre congéneres (López 1996).

Especies que se alimentan de frutos de alta calidad nutricional presentan dietas más amplias, pues estos abundan poco. Los que se alimentan de frutos de baja calidad nutricional, son más especializados, pues estos frutos abundan y requieren de mayor consumo para satisfacer las necesidades nutricionales de los individuos (Fleming 1986).

Existe relación entre el patrón de la defecación de semillas y el patrón espacial de la distribución de especies. Los comportamientos de forrajeo, así como la especialización, selectividad y preferencia de los murciélagos frugívoros por las especies de frutas y la repartición de estos entre ellos, tiene una gran repercusión en los mecanismos de dispersión de las plantas y por ende los procesos de regeneración de los bosques tropicales y en la heterogeneidad espacial de estos.

En Guatemala, se han realizado ya en distintas regiones del país, algunos esfuerzos para conocer de que manera participan los murciélagos en los procesos de dispersión de semillas: Lou y Yurrita (2000), trabajaron en el departamento del Petén, en la selva húmeda de Yaxha. Encontraron 12 especies de murciélagos frugívoros. De estos *Artibeus jamaicensis*, resultó ser la especie dominante. Encontraron diferencias en la composición de las especies en distintos fragmentos de bosque, así como especies generalistas. Determinaron que los insectos constituyen únicamente el 3% de las muestras analizadas, mientras que plantas como *Cecropia*, *Ficus*, *Solanum*, y otras Moráceas, constituyen las plantas más abundantes. Además encontraron otros géneros como *Trichilia*, *Brosimum*, *Mastichodendron* *Chrissophyla* y 8 especies desconocidas.

Valle *et al.* (2001), encontraron en bosques de niebla, los mismos géneros de plantas abundantes. Esto sugieren que los géneros reportados constituyen el soporte de la dieta de los murciélagos frugívoros, que son las plantas que dominan los estratos primarios en la regeneración del bosque. Además, constituyen importantes dispersores de especies específicas para los diferentes ecosistemas del país.

López y colaboradores (2003) encontraron en 4 bosques secos que pertenecen al corredor subhúmedo propuesto por Stuart (1954), mucha similitud en cuanto a los géneros más abundantes consumidos por murciélagos, sin embargo, también encontraron que son importantes dispersores de géneros como *Nopalea*, *Psidium*, *Pilosocereus*, *Stenocereus*, *Malpighi*, y 8 especies desconocidas.

## 2.5 Metodología

### 2.5.1 Sitio de Estudio

El estudio fue realizado en la Ecorregión Lachuá, que se caracteriza por presentar un mosaico de hábitats determinados por el uso local de la tierra. Los tratamientos evaluados durante el estudio representan a cada una de las etapas sucesionales del bosque: guamil bajo, guamil alto y bosque maduro. Para su determinación se seleccionaron las formaciones vegetales reconocidas ecológicamente e identificadas por el conocimiento local Q'eqchi' (Ávila, 2004) de la región: a) guamil de rango II –bajo- (3-5.9 años), b) guamil de rango III –alto- (6-15 años) y c) bosque maduro. (Anexo 1)

Para cada tratamiento, se elaboraron tres réplicas ubicadas dentro del mosaico de hábitats de la Ecorregión. Estas réplicas fueron constituidas por parches vegetales de diferentes dimensiones y diferentes edades (tiempo de abandono). El estudio se realizó en un polígono de aproximadamente 36 Km<sup>2</sup>, con una distancia mínima entre cada réplica de al menos 500 m y alrededor de 7 km para los puntos más lejanos. Los muestreos en dos de las réplicas fueron suspendidos. El guamil alto de San Benito fue abandonado en la investigación porque no presentaba condiciones adecuadas a los objetivos del estudio, dejó de muestrearse en el mes de abril. El guamil bajo de Santa Cruz fue quemado en el mes de agosto, este fue sustituido por el guamil bajo tzetoc, que únicamente se muestreó durante los meses de octubre y noviembre.

Para la colecta de los datos, se realizaron viajes mensuales programados de febrero a noviembre.

### 2.5.2 Aves y murciélagos como dispersores

Los registros obtenidos durante los muestreos en los tres tratamientos evaluados, fueron tabulados en una base de datos elaborada en el programa Excel (Microsoft, 2000), en donde fue registrada la información taxonómica de cada especie.

Para comparar el aporte en diversidad y abundancia de las semillas dispersadas por aves y murciélagos, se colocaron durante nueve meses (marzo a noviembre) 20 trampas de 1 m<sup>2</sup> durante tres días y tres noches, en dos réplicas de los tres estados sucesionales estudiados. En el caso de las aves, las trampas fueron activadas en horario de 6:00 a 17:30 hrs. y para murciélagos fueron activadas de 18:00 a 5:00 hrs. Las semillas colectadas, fueron almacenadas en sobres de papel identificados con fecha, sitio y hora de colecta (Medellín y Gaona 1999; Guevara y Laborde 1993; Galindo *et al.* 1998).

Los murciélagos se capturaron utilizando redes de niebla, fueron colocados en bolsas de manta durante dos horas, para obtener muestras de semillas en las heces. Estas se retiran de las bolsas de manta y se almacenan en sobres de papel debidamente rotulado. Cuando las muestras están secas, se analizan y separan las semillas presentes para ser identificadas. Los muestreos se realizaron de manera alterna en los distintos tratamientos evaluados. De cada individuo capturado se registro identidad, sexo, edad, estado reproductivo, peso y longitud de antebrazo. La identificación de los especímenes fue realizada mediante la utilización de guías de campo.

Se realizó un esfuerzo por mes de 60 mt lineales de redes de niebla durante cuatro horas cada noche en cada réplica. Esto hace un esfuerzo total de 3864 mts/noche y 15456 mts/hr. No se realizó el mismo esfuerzo en todos los meses ni en todos los sitios, razón por la cual fue necesario estandarizar los datos para realizar algunos análisis estadísticos. Para los análisis mensuales de abundancias relativas de murciélagos y semillas, se sacó el promedio entre el mes de mayor esfuerzo dentro del mes con menor esfuerzo. Este número se utilizó para transformar los datos (Medellín 1993; Moreno y Halftter 2000). De igual modo se hizo para estandarizar el esfuerzo en cada tipo de hábitat.

### 2.5.3 Evaluación general de la Vegetación

Para elaborar la descripción general de la vegetación se realizaron caminatas por distintos tipos de hábitat. Durante las caminatas se procedió al reconocimiento y colecta de especímenes. Dicha colecta permitió elaborar la colección de referencia, para la identificación de semillas separadas de las muestras fecales de aves y murciélagos, por el método de comparación (Medellín y Gaona 1999; Guevara y Laborde 1993; Galindo *et al.* 1998).

Las muestras colectadas fueron herborizadas con la metodología estándar de herbario y su determinación botánica fue realizada en el herbario USCG del Centro de Estudios Conservacionistas, USAC.

### 2.5.4 Análisis de Resultados.

Para comparar la similitud en la riqueza de especies de murciélagos entre tratamientos y réplicas, las semillas dispersadas por las diferentes especies de murciélagos, se utilizó el índice de Sorensen (So):

$$So = 2a / (2a+b+c)$$

Donde: *a* es el número de especies en la muestra A y B (suma),  
*b* es el número de especies en B pero no en A  
*c* es el número de especies en A pero no en B (Krebs 1989)

Este índice descrito es uno de los más ampliamente utilizados y únicamente proporcionan datos cualitativos binarios de presencia ausencia dando importancia a las especies raras.

Se realizaron análisis de agrupamiento utilizando diferentes índices que dan valor a las abundancias de las variables utilizadas. Todos estos dendrogramas, se realizaron utilizando el programa "past" ([http:// folk.uio.no/ohammer/past](http://folk.uio.no/ohammer/past)).

Para realizar los diferentes análisis de agrupamiento (réplicas en base a la comunidad de murciélagos, réplicas en base a las semillas dispersadas por murciélagos, y de murciélagos en base a las semillas dispersadas) se utilizó el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis, la escala va de 0-1 donde cero representa dos comunidades iguales (Krebs 1989).

$$B = \frac{\sum(x_{ij} - x_{ik})}{\sum(x_{ij} + x_{ik})}$$

Donde: B es el índice de Bray-Curtis

$x_{ij}$  es el número de individuos de especies i en cada muestra j y k

n es el número de especies en las muestras.

Los dos coeficientes descritos arriba, dan peso a la abundancia de las especies, por lo que las especies raras tienen menos influencia (Krebs 1989).

Se realizaron análisis de amplitud de nicho utilizando el índice de amplitud de Levins (Krebs 1989; López *et al.*, 2003; Cajas 2005), aquí los valores más cercanos al cero significan mayor especialización hacia un recurso específico, tiende al infinito. Se analizaron los recursos florales visitados (tabla 3) y de otros componentes de la dieta como polen, semillas e insectos (tabla 6).

$$B = 1 / \sum p^2_j$$

Donde: B, es la amplitud de nicho

p es la proporción de individuos encontrados utilizando el recurso j

Para convertir los valores de este índice en un rango de 0-1 se realiza una estandarización de la siguiente manera:

$$B'a = B' - 1 / n - 1$$

Donde B'a es el valor de rango 0-1

B' es el valor obtenido de B

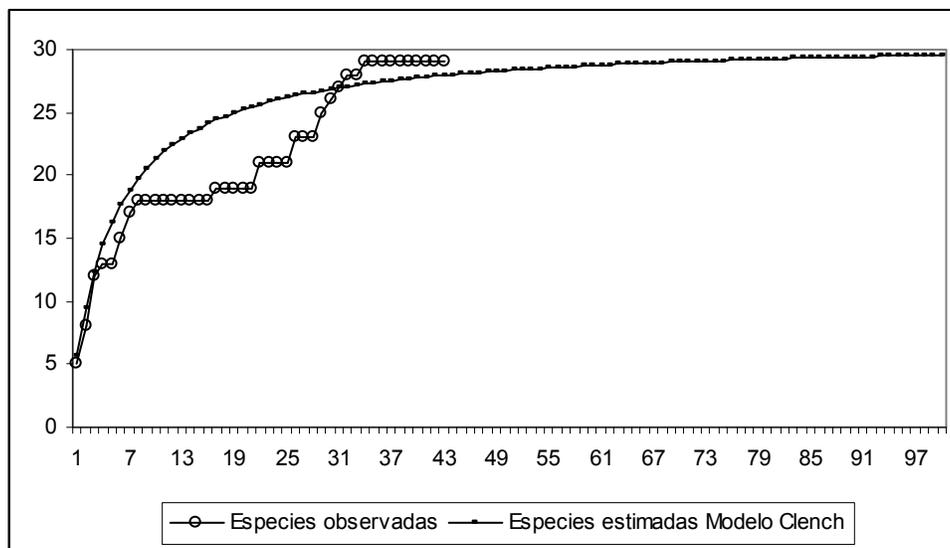
n es el número de recursos disponibles.

La proporción de especies capturadas respecto a las especies esperadas fue determinada mediante el modelo de Clench (Soberon & Llorente, 1993; Moreno y Halffter 2000; Medellín *et al.* 2000). Este calcula la proporción basándose en el número de especies capturadas en una unidad de muestreo. Los resultados de los muestreos fueron aleatorizados 100 veces con el programa EstimateS (Colwell, 2000).

## 2.6 Resultados y Discusión.

### 2.6.1 Riqueza y Diversidad por tipo de hábitat

Durante los meses de febrero a noviembre del año 2005, se registraron un total de 1138 individuos pertenecientes a 29 especies de murciélagos. De estas, cinco fueron catalogadas como muy comunes (entre 115–278 capturas), siendo la más frecuente *Carollia brevicauda*, seguida de *Sturnira lilium*. Esta última fue superada por la primera en más del doble de capturas. *Carollia perspicillata*, *Artibeus lituratus* y *Pteronotus parnellii*, también fueron muy abundantes. Se capturaron cuatro especies comunes (entre 47-74 capturas), *Dermanura watsoni*, *D. phaeotis*, *A. lituratus* y *Glossophaga soricina*. Así mismo, cinco especies fueron frecuentes (entre 8-23 capturas): *Platyrrhinus helleri*, *Uroderma bilobatum*, *Glossophaga commissarisi*, *Centurio senex* y *Desmodus rotundus*. Se registraron cuatro especies raras (entre 4-7 capturas), *Lonchorrhina aurita*, *Lichonycteris obscura*, *Tonatia saurophila*, *Micronycteris microtis* y *Vampyressa pusilla*. Por último, se encontraron siete especies muy raras con únicamente 1 ó 2 capturas: *Vampyrum spectrum*, *Mimon bennettii*, *Tonatia brasiliense*, *T. evotis*, *Natalus stramineus*, *Chiroderma villosum* y *Pteronotus personatus* (Cuadro 1).



Gráfica 1. curvas de acumulación de especies de murciélagos.

Según la curva de acumulación de especies (Gráfica 1) de murciélagos y al ajuste realizado con el modelo de Clench ( $r^2 > 0.95$ ), en este trabajo se alcanzó un 94% de la asíntota registrada. El número de tipos de especies que se estima encontrar (e.i. la asíntota,  $a/b$ ) es de 31, dos más de las registradas.

De las especies detectadas, 25 pertenecen a la familia Phyllostomidae y cuatro a otras tres (Natalidae, Mormoopidae y Vespertilionidae). Catorce especies poseen hábitos principalmente frugívoros (Subfamilias Stenodermatinae con 12 especies y Carollinae con dos especies). El grupo de insectívoros cuenta con 10 especies (un natalido, dos mormoopidos, un vespertilionido y seis filostómicos). Se registraron también tres nectarívoros (Glossophaginae), un carnívoro (Phyllostominae) y un hematófago (Desmodontinae) (Cuadro 1).

Dentro de las especies capturadas, es importante mencionar la captura de 6 individuos de *L. obscura*, un murciélagos nectarívoro que no había sido capturado en Guatemala desde la década de los sesenta en el departamento de Izabal y de los cuales no se tenía especímenes en las colecciones nacionales (Pérez 2005 comun. Pers.). También se capturó un individuo de

*V. spectrum*, que es el murciélago de mayor masa en el continente americano, y habita principalmente en bosques maduros.

El tipo de hábitat con mayores capturas y mayor riqueza de especies, fueron los bosques, seguidos de los guamiles bajos y los que presentaron menor riqueza y abundancias fueron los guamiles altos (Cuadro 2). La especie más abundante en todos los hábitats, fue *C. brevicauda*. Seguida de esta, en los bosques *C. perspicillata* y *A. lituratus* fueron las más abundantes. En los guamiles altos *C. perspicillata* y *S. lillium* fueron las siguientes de las que se obtuvo mayores capturas. En los guamiles bajos *S. lillium* y *A. lituratus*.

Se encontró también, que las especies más abundantes o exclusivas en bosques y guamiles altos son: *A. intermedius*, *A. jamaicensis*, *C. perspicillata*, *D. watsoni*, *L. obscura*, *M. microtis*, *T. saurophila*, *T. evotis*, *V. spectrum*, *V. pusilla* y *Vampyroides caraccioli*. Mientras que las encontradas más abundantes o exclusivas de guamiles bajos son: *C. brevicauda*, *D. rotundus*, *G. commissarisi*, *G. soricina*, *L. aurita*, *M. bennettii*, *P. parnelli*, *P. personatus*, *S. lillium*, *U. billobatum* y *Chiroderma villosum*. Las especies que se encontraron igualmente abundantes en todos los hábitat, fueron: *A. lituratus*, *C. perspicillata*, *D. phaeotis*, *P. helleri* y *T. brasilense* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Especies de murciélagos capturados en los diferentes hábitats muestreados. (Anexo 2).

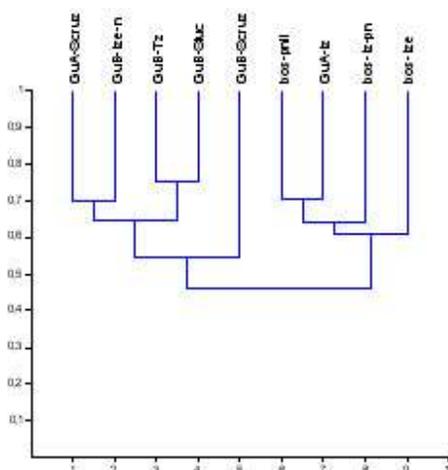
	Guamil			total	Familia: subfamilia	Grupo trófico
	Bosque	Alto	Bajo			
<i>Artibeus intermedius</i>	19	4	3	26	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Artibeus jamaicensis</i>	23	14	12	49	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Artibeus lituratus</i>	60	21	37	118	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Artibeus sp.</i>	1	2		3	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Carollia brevicauda</i>	110	76	92	278	Phyllostomidae: Carollinae	Frugívoro
<i>Carollia perspicillata</i>	62	21	32	115	Phyllostomidae: Carollinae	Frugívoro
<i>Centurio senex</i>	6	1	1	8	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Omnívoro
<i>Chiroderma villosum</i>			1	1	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Carollia sp.</i>	2	1	1	4	Phyllostomidae: Carollinae	Frugívoro
<i>Dermanura phaeotis</i>	34	10	23	67	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Hematófago
<i>Desmodus rotundus</i>	2	1	5	8	Phyllostomidae: Desmodontinae	Frugívoro
<i>Dermanura watsoni</i>	54	9	11	74	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Dermanura sp.</i>	2	4	1	7	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Glossophaga commissarisi</i>	1	2	12	15	Phyllostomidae: Glossophaginae	Nectarívoro, Frugívoro
<i>Glossophaga soricina</i>	6	10	31	47	Phyllostomidae: Glossophaginae	Nectarívoro
<i>Glossophaga sp.</i>			2	2	Phyllostomidae: Glossophaginae	Nectarívoro
<i>Lonchorhina aurita</i>		1	6	7	Phyllostomidae: Phyllostominae	Insectívoro
<i>Lichonycteris obscura</i>	4	2		6	Phyllostomidae: Glossophaginae	Nectarívoro, Frugívoro
<i>Mimon bennettii</i>	1		1	2	Phyllostomidae: Phyllostominae	Insectívoro
<i>Micronycteris microtis</i>	3		1	4	Phyllostomidae: Phyllostominae	Insectívoro
<i>Micronycteris sp.</i>			1	1	Phyllostomidae: Phyllostominae	Insectívoro
<i>Myotis sp.</i>	1			1	Vespertilionidae	Insectívoro
<i>Natalus stramineus</i>			2	2	Natalidae	Insectívoro
<i>Platyrrhinus helleri</i>	9	5	9	23	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Pteronotus parnelli</i>	31	23	52	106	Mormoopidae	Insectívoro
<i>Pteronotus personatus</i>			1	1	Mormoopidae	Insectívoro
<i>Pteronotus sp.</i>		4		4	Mormoopidae	Insectívoro
<i>Sturnira lillium</i>	7	27	90	124	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Tonatia brasilense</i>	1		1	2	Phyllostomidae: Phyllostominae	Insectívoro
<i>Tonatia evotis</i>	1	1		2	Phyllostomidae: Phyllostominae	Insectívoro
<i>Tonatia saurophila</i>	6			6	Phyllostomidae: Phyllostominae	Insectívoro

<i>Uroderma billobatum</i>	4	3	11	18	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Vampyrum spectrum</i>		1		1	Phyllostomidae: Phyllostominae	Carnívoro
<i>Vampyroides caraccioli</i>	1			1	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<i>Vampyressa pusilla</i>	4		1	5	Phyllostomidae: Stenodermatinae	Frugívoro
<b>Total</b>	<b>455</b>	<b>243</b>	<b>440</b>	<b>1138</b>		

Para discriminar cuáles especies fueron las más abundantes, se tomaron en cuenta los datos estandarizados de abundancias por réplica y no se tomaron en cuenta *N. stramineus* y *Myotis* sp., por ser de familias que no son frecuentemente capturadas con redes de niebla, por lo que su captura podría deberse más bien a un evento del azar.

Cuadro 2. Diversidad de murciélagos por tipo de hábitat utilizando datos estandarizados por el esfuerzo de muestreo

	Bosq	G-alto	G-bajo
<b>Especies</b>	23	19	21
<b>Individuos</b>	369	290	612
<b>Índice de Shannon</b>	2,468	2,352	2,306
<b>Índice de Equitatividad</b>	0,7872	0,7989	0,7573



Gráfica 2. Dendrograma de agrupamiento de hábitats por su comunidad de murciélagos (Bray Curtis)

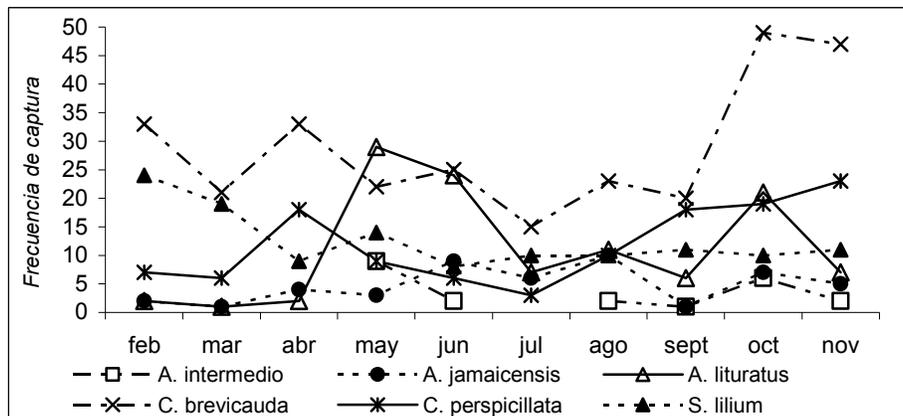
Con base en el análisis de Bray-Curtis las comunidades de murciélagos se separan en dos grupos principales, el de bosques y el de guamiles bajos. El Guamil Alto de Santa Cruz apareció entre los guamiles bajos y el guamil alto de Tzetoc apareció en los bosques. (Gráfica 2).

### 2.6.2 Variación Temporal en la Abundancia De Murciélagos

Durante los meses de muestreo, encontramos que los murciélagos presentaron diversos picos de abundancia. El mes con mayor número de capturas fue mayo (173). Sin embargo más de un cuarto de estas (50) correspondieron a *P. parnellii*, que en dicho mes registró hasta el doble o el triple de otros meses altos en capturas. El mes con menores capturas fue marzo (67). Los meses que registraron mayor número de especies fueron mayo y agosto (18 y 20 especies, respectivamente), mientras que el mes con menor número de especies fue julio (11). El promedio mensual de capturas fue de 110.3 y el promedio mensual de especies fue de 14.6. El

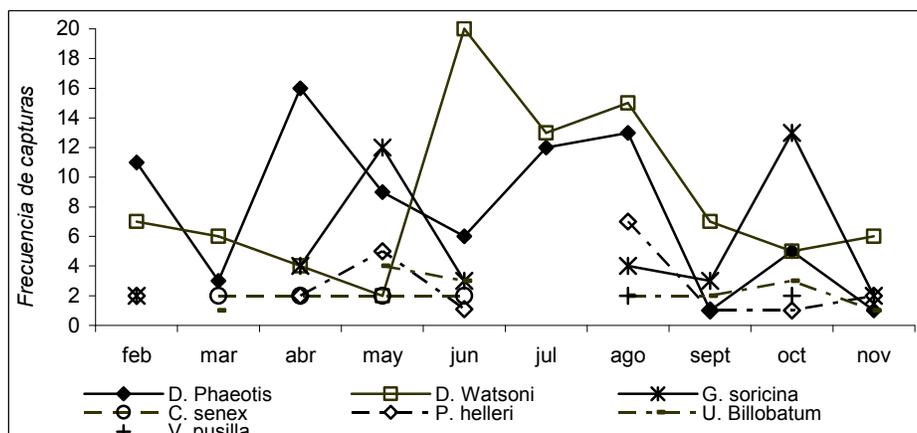
comportamiento de abundancias fue distinto durante la primera y segunda mitad del año (Gráficas 3 y 4).

Entre de las especies que tuvieron su pico de abundancia entre febrero y junio, o que únicamente estuvieron presentes en dicho lapso, se encuentran: *D. rotundus*, *M. myotis*, *N. stramineus*, *P. personatus* (mayo, única captura), *V. spectrum* (marzo, única captura) y *C. senex* (marzo-junio; Gráfica 2). *Sturinira lilium* fue capturado a lo largo de todo el año, sin embargo sus picos fueron entre febrero y marzo) (Gráfica 3). Otras especies que registraron sus mayores abundancias entre los meses centrales del año fueron: *P. parnelli* (mayo-julio), *D. watsoni* (julio-agosto) *G. commissarisi* (mayo-julio) y *D. phaeotis* (abril-agosto) (Gráfica 4 ).



Gráfica 3. Abundancia relativa de especies de murciélagos ,estandarizada al esfuerzo mensual

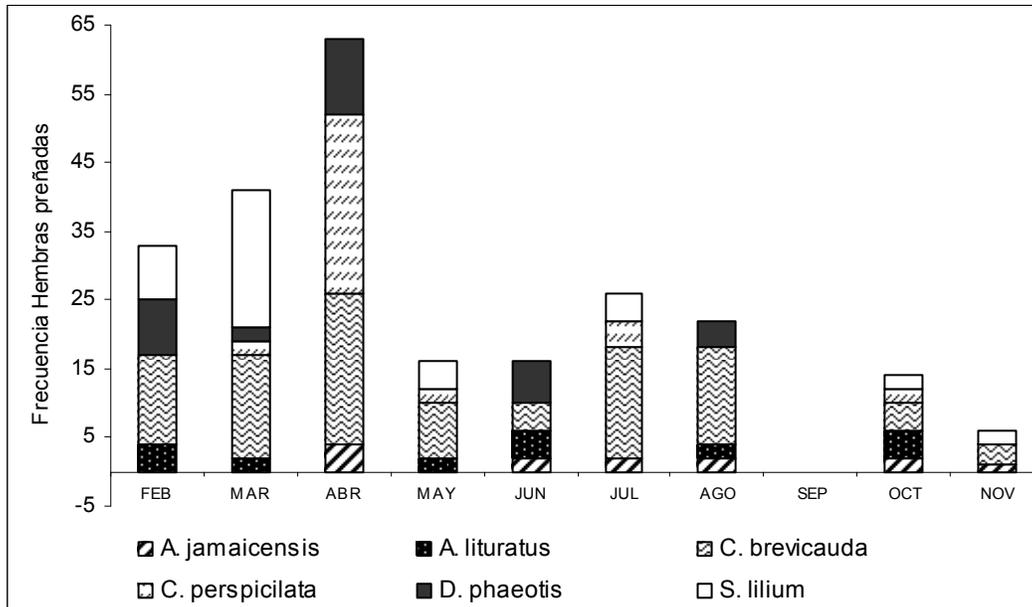
Las especies que únicamente tuvieron alto picos de abundancia, o que únicamente fueron capturadas durante la segunda mitad del año, fueron: *C. brevicauda* (octubre-noviembre), esta especie estuvo presente durante todos los meses de muestreo, *T. saurophila* y *V. pusilla* *Myotis* sp., *L. obscura*, *V. caraccioli* (única captura), *T. brasilense*, *T. evotis* y *Ch.villosum* (única captura). Hubo otras especies que presentaron dos picos de abundancia a lo largo del año: *A. intermedius*, *C. perspicillata*, y *G. soricina*, las tres especies presentaron picos entre abril-junio y septiembre-noviembre (Gráfica 3 y 4).



Gráfica 4. Abundancia relativa de especies de murciélagos ,estandarizada al esfuerzo mensual

### 2.6.3 Evidencia reproductiva de murciélagos frugívoros

Los datos reunidos durante la investigación sugieren que las épocas reproductivas de las seis especies de murciélagos frugívoros más abundantes presentan una distribución bimodal (con base en hembras preñadas). El primer pico se presenta durante los meses de marzo y abril y el segundo en julio y agosto. Este segundo registró una intensidad más baja que el primero. Septiembre fue el único mes en el que no se registró evidencia de preñez (Gráfica 5).

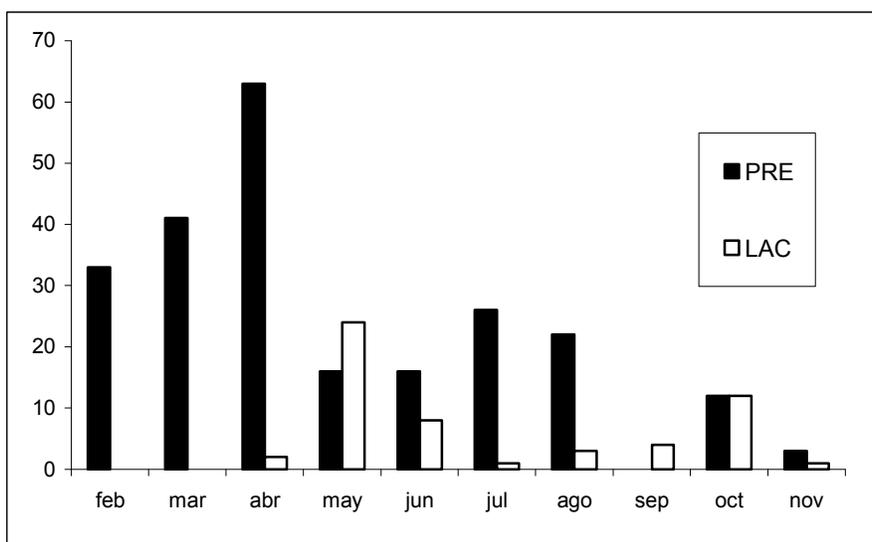


Gráfica 5. Hembras preñadas de las seis especies más abundantes de murciélagos frugívoros

Las hembras de otras especies ausentes en la gráfica 3, como *C. senex*, presentaron evidencia de preñez durante abril y mayo. *Lonchorina aurita*, en mayo y julio, *U. billobatum* en junio, *N. stramineus* en febrero, *P. helleri* en febrero y agosto y *V. pusilla* en agosto. La especie *G. soricina*, mostró evidencia de preñez de febrero-mayo y en septiembre. *L. obscura*, registró estados de preñez entre julio y septiembre.

La mayoría de juveniles de todas las edades, se capturaron durante los meses de mayo-junio y de octubre-noviembre.

Las hembras lactantes aparecieron casi sincrónicamente después de los meses de preñez. Mientras disminuyó la proporción de preñadas, aumentó la proporción de lactantes. En mayo se reportó mayor actividad en lactancia que en preñez y durante el mes de septiembre únicamente se registraron hembras lactantes (Gráfica 6).



Gráfica 6. proporción de hembras preñadas y lactantes a lo largo del año

En cuanto a la relación machos:hembras, esta estuvo dominada por tres rangos: a) 0.8 - 1, en las que se encuentra *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *D. watsoni*, *D. phaeotis*, *C. brevicauda* y *U. billobatum* (de mayor a menor), b) 0.7 - . 0.74, *S. lillium* y *P. helleri* (de mayor a menor), c) 0.2 – 0.5, *G. commissarisi*, *G. soricina* y *L. obscura* (de mayor a menor). Se encontró que los meses de mayo, septiembre y octubre, que fueron los de mayor lactancia coincidieron también con el mayor consumo de insectos. De 58 muestras con insectos, 32 corresponden a hembras, de las cuales 21 presentaron condiciones reproductivas.

## 2.6.4 Dispersión de Semillas

### 2.6.4.1 Dispersión de semillas por Murciélagos

De los 1138 murciélagos capturados, 991 de 17 especies corresponden a murciélagos con hábitos frugívoros primarios y complementarios (Stenodermatinae, Carollinae y Glossophaginae; Cuadro 1). De estos quirópteros se obtuvieron 396 muestras fecales con 448 registros de semillas pertenecientes a 33 especies de plantas, principalmente de las familias Piperaceae (8), Moraceae (8), y Solanaceae (4). Dichas semillas son dispersadas de manera endozoócora por al menos 15 especies de murciélagos. Del total de muestras, únicamente en 60 se obtuvo dos especies de semillas y únicamente ocho con tres (con tres muestras: dos *C. brevicauda*, dos *C. perspicillata*, dos *G. soricina* y un *D. phaeotis*).

Las especies que aportaron el mayor número de especies de semillas fueron: *C. brevicauda*, seguida de *C. perspicillata* y *A. lituratus*, en tercer lugar *S. lillium* y *D. phaeotis*. Las especies que más muestras proporcionaron fueron *C. perspicillata*, *C. brevicauda* y *S. lillium*. Las demás especies aportaron menos de 40 registros de semillas (Cuadro 3).

Cuadro 3. frecuencias de semillas encontradas en las diferentes especies de murciélagos frugívoros

Cuadro 3	Arin	Arja	Arli	Cabr	Cape	Cese	Deph	Dewa	Glco	Glsd	Stli	Liob	Urbi	Plhe	Vapu
Annon				4	2										
Blac							1	1		1		4		1	
CeObt	3	7	12	5	3		1	2		3	1		1	4	
Cepel	2	1	6	3	2				1	6		1	2	3	
CorSpin							1								
ConXal									1						
DescA1				2	1										
DescBx				1											
DescR19			1	1											
FiPad											1				2
FicSp											1				
FicSp2			1	2			1						1	1	1
FicSp3															
FicSp4			1										1		
FicObt	2	3	1											2	
FicSp6			1												
HenFas									1						
LeaMex				1	1										
Melas1											1				
NoDet				1											
PipAd		1	1	29	11	1	4	4		5	36		1	1	
PipAer	1		1	21	3		3	5		3					
PipAma				1	0										
PipAur			1	17	11					1	10				1
PipSp											0				
PipSp1			1	5	2			1			1				
PipSp2					1										
PipSp3				1											
SolSchl				4	2		1				2				
Soltor											6				
SolUmb			1	4	3		1	1		2	11		2		
SolCord				2											
VisCam			4	52	43		1	2							
<b>Total</b>	<b>8</b>	<b>13</b>	<b>32</b>	<b>156</b>	<b>85</b>	<b>1</b>	<b>14</b>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>21</b>	<b>70</b>	<b>5</b>	<b>8</b>	<b>12</b>	<b>4</b>

Se observó que de las nueve especies de murciélagos que aportaron mayor número de muestras (aquellas de las que se obtuvo más de 10 registros), únicamente en tres, una especie de semilla constituyó más del 0.5 de la proporción de todas las muestras registradas para esa especie. En *A. jamaicensis*, estas semillas correspondieron a *Cecropia obtusifolia*. En *C. perspicillata* fue *V. camparagüey* y en *S. lillium* fue *P. aduncum* (Cuadro 3). De estas mismas especies, en el resto dos especies de semillas constituyeron el 0.5 de la proporción de registros de semillas y cuatro semillas más del 0.75.

Desde la perspectiva de las plantas *C. obtusifolia* y *P. aduncum*, fueron dispersadas por 11 especies de murciélagos, *Cecropia peltata* fue dispersada por 10 especies. *Solanum umbellatum* por ocho, *Ficus sp2* y *Piper aeruginocibaccum* por siete, *Piper auritum* por seis, y *V. camparagüey* por 5 (Cuadro 3).

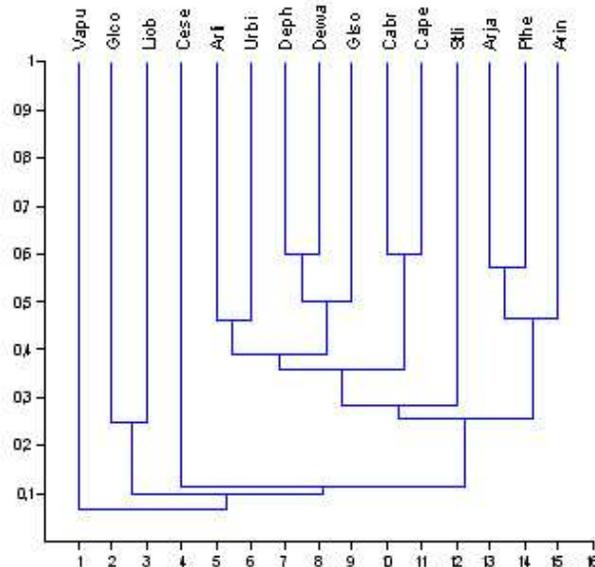
Cuadro 4. Amplitud de nicho de las diferentes especies de murciélagos frugívoros

	Arin	Arja	Arli	Cabr	Cape	Deph	Dewa	Glco	Glso	Stli	Liob	Urbi	Plhe	Vapu
<b>Semillas Spp</b>	4.00	5.00	13.00	19.00	13.00	9.00	7.00	3.00	7.00	10.00	2.00	6.00	6.00	3.00
<b>Registros</b>	8.00	13.00	32.00	156.00	85.00	14.00	16.00	3.00	21.00	70.00	5.00	8.00	12.00	4.00
<b>I. Levins</b>	0.85	0.44	0.33	0.25	0.20	0.64	0.65	0.33	0.70	0.24	0.24	0.87	0.70	0.83
<b>I. Equidad</b>	0,9528	0,7851	0,7894	0,7236	0,6775	0,9137	0,8992	1.00	0,9093	0,6629	0,7219	0,9671	0,9112	0,9464

Una especie de Anonaceae y Desconocida A1, fueron dispersadas únicamente por las dos especies de *Carollia* con una proporción menor de 0.3. Un tipo de semillas de la familia *Melastomataceae*, que puede ser del género *Blackea* o *Topoboea*, fue dispersada principalmente por *L. obscura*., en cuyas muestras obtuvo una proporción de 0.8.

Las dos especies de *Cecropia*, fueron dispersadas por la mayor cantidad de murciélagos, sin embargo representó una proporción importante en las muestras de *Artibeus sp.* y *G. soricina*. En *A. jamaicensis* y *A. lituratus* *C. obtusifolia* fue la especie con mayor proporción (0.54 - 0.38 respectivamente). Mientras que *C. peltata* fue más importante en *G. soricina* (0.29). *P. aduncum*, fue otra de las plantas dispersadas por un gran número de especies de murciélagos. En las especies de murciélagos *S. liliium*, *D. phaeotis* y *D. watsoni* estas mismas semillas representaron las mayores proporciones en relación a las demás semillas (0.51, 0.29 y 0.25 respectivamente).

Entre las especies con hábitos más generalistas, según el índice de amplitud de nicho de Levins, se pueden mencionar a *U. bilobatum* (0.87), *A. intermedius* (0.85), *V. pusilla* (0.83). Por el contrario, las más especialistas fueron *C. perspicillata* (0.20), *C. brevicauda* (0.25) y *S. liliium* y *L. obscura* (0.24; Cuadro 4).



Gráfica 7. Dendrograma de agrupamiento de murciélagos por las semillas encontradas en las muestras fecales.

Según las semillas encontradas en las muestras, se encontró que se forman distintas asociaciones entre los murciélagos (Gráfica 7). Los principales grupos de especies de murciélagos con un mayor traslape en su dieta (similitud) evaluado con el índice de similitud de Sorensen son cuatro. El primero está formado por *A. lituratus* y *U. bilobatum* (0.45), el segundo por *A. intermedius*, *A. jamaicensis* y *P. helleri* (0.46). El tercero y el cuarto incluyen a *D. phaeotis*, *D. watsoni* y *G. soricina* y a *C. brevicauda* y *C. perspicillata* (ambos con 0.60).

En *C. brevicauda* y *C. perspicillata* fue la segunda con mayores proporciones de las semillas encontradas (0.19 y 0.13 respectivamente). Las solanaceas *Solanum torvum* y *S. umbellatum* fueron dispersadas principalmente por *S. lillium*. Sin embargo *S. schlechtendalianum* y *S. cordovense*, fueron dispersadas principalmente por *C. brevicauda* (Cuadro 3).

Cuadro 5. Diversidad de semillas dispersadas por murciélagos en cada tipo de hábitat

	Bosq	GuAl	GuBa
<b>Taxa</b>	22	16	24
<b>Individuals</b>	172	111	266
<b>Índice de Shannon</b>	2,336	1,727	2,292

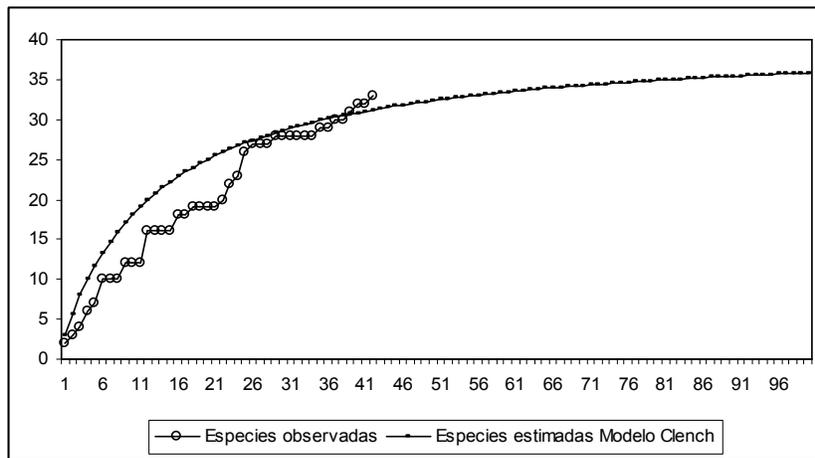
Cuadro 6. Similitud de hábitat en base a las semillas encontradas en muestras de murciélagos

SIMPSON			
	bosque	Guamil alto	guamil bajo
<b>Bosque</b>	1	0	0
<b>guamil alto</b>	0,615385	1	0
<b>guamil bajo</b>	0,705882	0,692308	1

Como lo muestra el índice de Simpson, el bosque y el guamil bajo así como el guamil bajo y el alto son bastante similares entre sí (0.706 y 0.692), mientras que la pareja menos semejante es el guamil alto y el bosque (Cuadro 6).

#### 2.6.4.1.1 Variación temporal en el uso de los recursos frutales por murciélagos frugívoros.

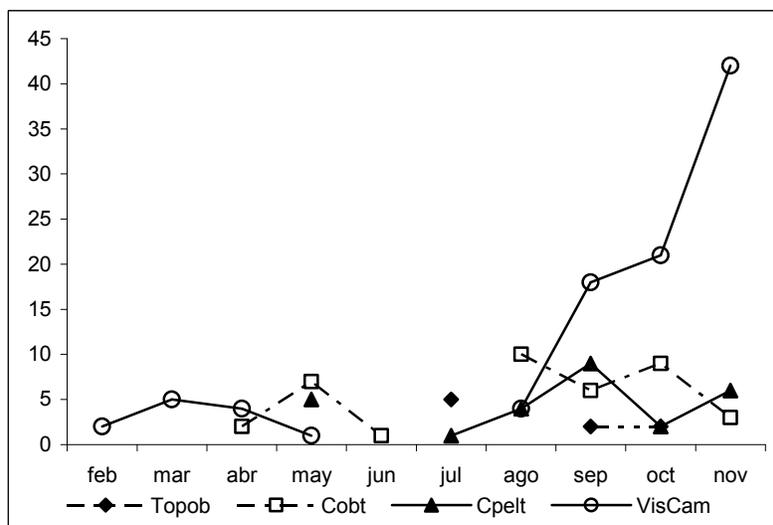
De acuerdo a la curva de acumulación de tipos de semillas en excretas de murciélagos y al ajuste realizado con el modelo de Clench ( $r^2 > 0.95$ ), en este trabajo se alcanzó el 82% de la asíntota registrada con el esfuerzo realizado (43 noches de colecta de heces) (Gráfica 8). El número de tipos de semillas que se estima encontrar (e.i. la asíntota; a/b) es de 40, seis más de las registradas.



Gráfica 8. Curva de acumulación de semillas dispersadas por murciélagos

Los meses con mayor riqueza de especies fueron: octubre (13), mayo y septiembre (12) y agosto (11), mientras que el más con menos especies fue febrero (6). En cuanto a la cantidad de muestras obtenidas, septiembre fue el que aportó mayor cantidad, (75) seguido de octubre (73), noviembre (69), agosto (58) marzo (37) y el mes más bajo julio (14). Las mayores frecuencias de las diferentes semillas, corresponden también con el mes con el que sus dispersores principales fueron más abundantes (según las proporciones de importancia dentro de la dieta registrada).

Las semillas dispersadas por murciélagos cambiaron tanto en la composición de especies como en la frecuencia en la que fueron obtenidas en los distintos meses. Durante los meses de febrero a mayo (época seca), las semillas más frecuentes o que sólo estuvieron presentes en esta época del año fueron: Anonaceae 1, Desconocida A1, *Cordia spinescens*, *Conostegia xalapensis*, *Piper* sp1., *Solanum torvum* y *S. cordovense* (Gráficas 9 y 10).



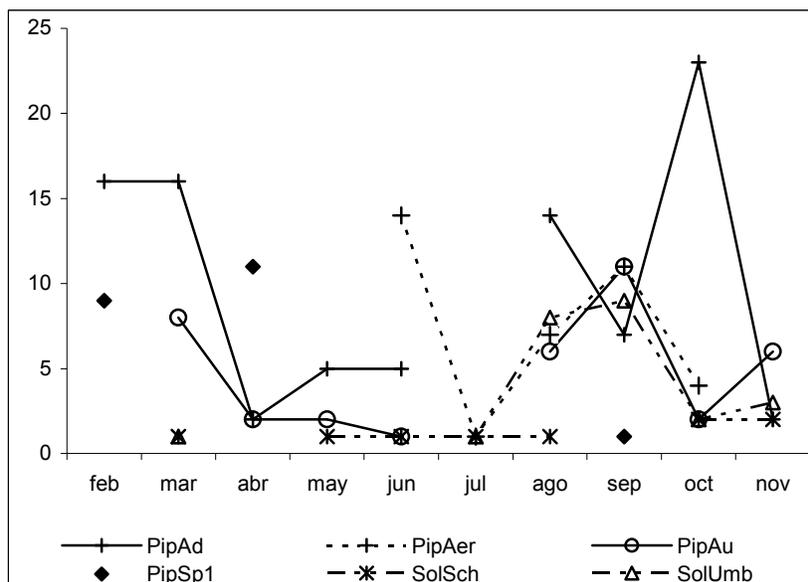
Gráfica 9. Semillas dispersadas por murciélagos frugívoros durante el año

Por el contrario, las semillas que se encontraron con mayor frecuencia o únicamente durante los meses de junio a noviembre (época lluviosa) fueron: una especie que puede ser de los géneros *Topoboaea* o *Blackea*, dos especies de *Cecropia*, *P. aeruginocibaccum*, *P. auritum*, *S. umbellatum*, *V. campargüey* (Gráficas 9 y 10), *Desconocida R. 19*, *Henriettea fascicularis*, *Leandra mexicana* y *Piper amalago*.

Se registraron al menos seis especies del género *Ficus* en las muestras de excretas de murciélagos, pero únicamente dos de estas especies tuvieron más de cinco registros (*Ficus* sp.2 y *Ficus obtusifolia*). Este género estuvo presente en casi todo el año, sin embargo, los meses que presentaron mayor riqueza de especies y número de muestras estuvieron entre: mayo-octubre, principalmente en las muestras obtenidas de *Artibeus*, *D. phaetis*, *P. helleri* y *V. pusilla*, en los que sus proporciones con respecto a otras semillas fueron altas.

Las semillas de especies de la familia Piperaceae, se encontraron en las muestras de casi todo el año, sin embargo fueron utilizadas de diferente manera a lo largo del mismo. La especie *Piper* sp1., fue un recurso importante durante los meses de febrero y abril. Durante el mes de marzo, las especies dominantes fueron *P. aduncum* y *P. auritum*. Estas dos últimas fueron más abundantes durante agosto-octubre. *Piper aeruginocibaccum* fue más frecuente en los meses de junio y septiembre (Gráfica 6). En el mes de noviembre se obtuvo una muestra de *P. amalago*.

Durante los meses de mayor número de hembras preñadas, estas consumieron: entre febrero-abril *Piper* sp1., *P. aduncum* y *P. auritum*. Durante el mes de marzo, las especies dominantes fueron *P. aduncum* y *P. auritum*. De 61 hembras que aportaron muestras de heces con *P. aduncum*, 19 presentaron evidencia de preñez y 9 de lactancia. Durante julio y agosto *P. aduncum*, *P. aeruginocibaccum* y *C. obtusifolia*. De 10 muestras de *S. schlechtendalianum*, siete fueron obtenidas de hembras, de las cuales dos estaban lactando. Todas las muestras de *S. torvum* las aportaron hembras de *S. liliium* en mayo, lapso en el que mostraron mayor evidencia de lactancia (Gráfica 6 y 10).



Gráfica 10. Semillas dispersadas por murciélagos frugívoros durante el año

### 2.6.4.2 Dispersión por Aves

De las pocas capturas que se realizaron de aves (ver metodología; Anexo 3) se logro obtener un total de 14 especies de semillas de 22 especies de aves (Cuadro 8). De estas, la que presentó mayor riqueza de semillas fue *Pipra mentalis*, con cuatro especies de semillas. De todas las demás únicamente se encontró un tipo de semilla. La planta que fue dispersada por la mayor cantidad de especies de aves fue *Miconia glicerina* (6), seguida de *Miconia lasera*. Estas últimas de la familia de las *Melastomataceae*. Además de las especies mencionadas en el Cuadro 4, se obtuvieron *Leandra mexicana*, *Smilax sp.*, *C. spinescens*, *C. xalapensis*, Desconocida 1x y Desc. F.

Cuadro 8. semillas dispersadas por aves ( obtenidas de capturas). *Lantana camara* (Lacam) *Trema micanta* (Tmic), *Cephalis tomentosa* (Ctom), *Miconia lasera* (Mlas), *M. glicerina* (Mgli), *Laciasis procerrima* (Loro), *Semilla no id* (no id) y *Cecropia peltata* (Cpel).

	Lacam	Tmic	Ctom	Mlas	Snic	Mgli	Lpro	no id	Cpel
<i>Pipra mentales</i>	X	X		X		X			
<i>Henicorhina leucosticta</i>									
<i>Manacus candei</i>			X						
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>									
<i>Seiurus noveboracensis</i>									
<i>Sporophila aurita</i>					X				
<i>Ramphocelus passerinni</i>						X			
<i>Turdus grayi</i>									
<i>Cyanerpes cyaneus</i>		X							
<i>Camptostoma inberbe</i>									
<i>Euphonia hirundinacea</i>				X					
<i>Tiaris olivacea</i>									
<i>Vireo olivaceo</i>						X			
<i>Atila spadiceus</i>						X			
<i>Columbina talpacoti</i>							X		
<i>Empidorax difficilis</i>				X					
<i>Columbina minuta</i>						X			
<i>Helmitherus vermicolor</i>						X			
<i>Momotus momota</i>								X	
<i>Catarus guttatus</i>				X					
<i>Penelopina nigra</i>									X
<i>Rhamphastos sulphuratus</i>									X

### 2.6.4.3 Dispersión de semillas por aves y murciélagos

De las trampas de semillas ubicadas en los diferentes estados sucesionales se obtuvieron 41 especies de plantas dispersadas por ambos taxa, siendo que las aves dispersaron 27 y los murciélagos 29. Hay que tomar en cuenta que 15 (37%) de estas especies fueron dispersadas por ambos grupos, mientras que 12 (29%) fueron exclusivas de aves y 14 (34%) de quirópteros. La única planta que fue dispersada en igual proporción por ambos grupos fue *P. aduncum*. Los murciélagos dispersaron 14 tipos de semillas sin identificar, diez de las cuales fueron dispersadas únicamente por ellos. Mientras tanto las aves dispersaron siete plantas sin identificar, cuatro de las cuales solamente fueron dispersadas por ellos. En todos los habitats, los murciélagos dispersaron más semillas que las aves (Cuadro 9).

Cuadro 9. Semillas dispersadas por Murciélagos (M), Aves (A), \* significa que dispersan igual. el que se pone primero fue dispersor principal.

	Bosque	Guamil alto	Guamil bajo
<b>B. globularoides</b>	A		
<b>B. guatemalensis</b>	M	A	
<b>C. obtusifolia</b>	M	M,A	M,A
<b>C. peltata</b>		M,A	M,A
<b>C. spinescens</b>		A,M	A
<b>C. xalapensis</b>		M	M
<b>Clidemia sp?</b>		A	
<b>desconocida 1x</b>	A,M*		A
<b>desconocida 2x</b>		A	
<b>desconocida A?</b>	A		
<b>desconocida AB</b>	A		
<b>desconocida C</b>	M	M	
<b>desconocida R10</b>	M	A	
<b>desconocida R13</b>		M	M
<b>desconocida R14</b>			M
<b>desconocida R15</b>	M		
<b>desconocida R17</b>			
<b>desconocida R18</b>			M
<b>desconocida R1</b>		M	
<b>desconocida R2</b>	M,A		
<b>desconocida R3</b>	A,M*	A,M*	A
<b>desconocida R4</b>		M	
<b>desconocida R5</b>	A		
<b>desconocida R6</b>		M	
<b>desconocida R8</b>	M		
<b>desconocida R9</b>			M
<b>desconocida xyz</b>	M,A	M	
<b>F. padifolia</b>	M	A	
<b>H. fascicularis</b>	M		M
<b>Lysianthes sp1</b>	M		
<b>M. lasera</b>		A	
<b>M. matthaei</b>	M	A,M*	M,A
<b>P. aduncum</b>		M,A	A,M
<b>P. aeruginosibaccum</b>		M	A,M*
<b>P. auritum</b>	M		M
<b>Piper sp1</b>	A		
<b>Piper sp2</b>			
<b>S. jamaicense</b>			
<b>S. schlechtendalianum</b>	M		A,M*
<b>S. torvum</b>		M	M
<b>S. umbellatum</b>			M,A
<b>Smilax sp</b>	A	A	
<b>V. camparaguey</b>	A		

Cuadro 10. Similitud entre las semillas dispersadas por aves y murciélagos

Cuadros trampas	Jaccard	
	AVES	MURC
AVES		1
MURC	0,535714	1

SORENSEN

Se encontró que en los tres tipos de vegetación estudiados, los murciélagos dispersan mayor cantidad de especies de semillas. En los bosques los murciélagos dispersaron 15 especies de semillas contra 11 de las aves. En guamiles altos fueron 15 y 14 respectivamente y en los guamiles bajos fue 15 y 10 (cuadro 9).

Según el índice de Sorensen las especies de plantas dispersadas por aves y murciélagos son bastantes similares (0.536) (Cuadro 10). Este índice trabaja sólo con la cantidad de especies compartidas por los grupos comparados, por lo que hay que considerar también el número de muestras aportado por cada taxa, ya que esto puede reflejar cierta preferencia de los animales hacia el uso de ciertas especies (dispersor principal). Por ejemplo, en el caso de *C. obtusifolia* y *C. peltata*, que fueron dispersadas por ambos grupos, los murciélagos fueron los dispersores principales ya que aportaron la mayor cantidad de semillas.

### 2.6.5 Descripción general de la Vegetación

La Ecorregión Lachuá comprende un mosaico de hábitats que a través del tiempo han sido definidos según el uso antrópico local de la tierra. Las actividades agrícolas y ganaderas en la región avanzan continuamente dejando al área del Parque Nacional Laguna Lachuá como un remanente aislado de lo que fue un Bosque Tropical Húmedo (Monzón, 1999).

Sin embargo, un análisis ecológico de los tipos de vegetación del área sugiere que el continuo espacial del paisaje, generado en el tiempo por la interacción de factores geológicos, climáticos, biológicos, etc., aún persiste, es decir que el uso al que la tierra ha sido sometida por los pobladores locales, no ha generado una discontinuidad vegetal completa en el área (Ávila, 2004). En complemento, muchos estudios confirman que los patrones espaciales de la vegetación así como la variación en su distribución es debida a tres factores: a) morfológicos - tamaño y crecimiento-; b) ambientales; y c) de interacción con otros grupos de plantas (Dale, 1999). Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente en la Ecorregión es necesario agregar el factor antropogénico, que puede ser considerado como el determinante en la sucesión vegetal de la región, pues el mismo puede derivar en la formación de ciclos de mosaicos vegetales (Dale, 1999).

Los estudios anteriores en la Ecoregión han determinado la existencia de ocho tipos de vegetación a saber: Bosque, Bosque con Cardamomo, Guamil I (inicial), Guamil II (intermedio), Guamil III (final), Potrero, Potrero con Guamil y Cultivo (Ávila, 2004). De ésta clasificación propuesta, las etapas que reflejan el proceso de sucesión vegetal -bosque, guamil intermedio (bajo) y guamil final (alto)-, fueron tomadas como base para el diseño del presente estudio y las mismas reflejan que la pérdida de diversidad florística aumenta según el grado de intervención al que sea sometida la tierra. En este sentido, un área con alto grado de intervención antropogénica presenta dominancia de herbáceas, arbustos, gramíneas y ciperáceas. Este tipo de vegetación es desplazado por vegetación de arbustos y especies poco longevas (guamil

bajo) como *Cecropia* sp., *Solanum* sp. y algunas de la familia Melastomataceae. Las condiciones generadas por el nuevo tipo de vegetación permite el desarrollo de especies de mayor tolerancia y de mayor longevidad (guamil alto), especies que pueden ser características de un bosque primario (Guariguata & Ostertag, en Guariguata *et al.* 2002).

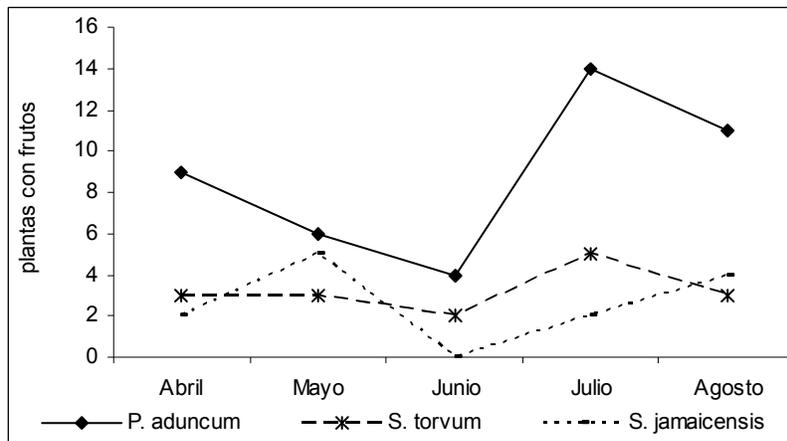
En el mismo sentido, el análisis espacial de la vegetación de la región refleja que la vegetación de los bosques maduros o primarios es muy semejante a la que se desarrolla en los guamiles altos, lo que permite agruparlos en un mismo clado por medio de un análisis de agrupamiento jerárquico (Ávila, 2004). La misma relación se ha encontrado en este estudio, pues el análisis de la dispersión de semillas por murciélagos forma dos grandes grupos, uno formado por los guamiles bajos y otro formado por bosques y guamiles altos, excepto uno de ellos. Esto se puede deberse a que el mismo es básicamente una franja aislada de bosque en regeneración y el mismo se encuentra rodeado de guamiles bajos, cuyas especies logran desarrollarse en los claros dentro del guamil.

En términos de diversidad y abundancia florística, se logró la identificación de 85 géneros distribuidos en 50 familias. De estas, las mayor representadas incluyen Asteraceae, Rubiaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Cyperaceae, Fabaceae (Leguminosae), Melastomaceae, Lamiaceae, Arecaceae, Clusiaceae, Moraceae y Mimosaceae (Leguminosae) (Anexo No.) (Ávila, 2004).

Algunas de las especies consumidas por los organismos frugívoros son compartidas entre las distintas etapas sucesionales evaluadas y pueden considerarse elementos que determinan el paso de una etapa sucesional a otra. Pueden considerarse como ejemplos las especies de los géneros *Piper* sp. (Piperaceae), *Solanum* sp. (Solanaceae) y *Cecropia* sp. (Cecropiaceae), quienes solamente se desarrollan en vegetación secundaria y el aumento en sus caracteres estructurales (altura, DAP) pueden indicar el grado y la etapa sucesional del área en el cual se desarrollan. Este patrón ya se ha reportado anteriormente para la Amazonía, en donde el género *Cecropia* sp. es utilizado por los indígenas para reconocer bosques secundarios (Fleck *et. al.*, 2000).

En la clase guamil inicial o bajo, se desarrollan las especies vegetales pioneras en la sucesión vegetal, que generalmente son de hábito herbáceo y que declinan rápidamente. Estas especies son sustituidas periódicamente por vegetación arbustiva, que rápidamente alcanza un máximo de abundancia y desarrollo, dando por resultado la formación del guamil intermedio o alto. Esta tendencia es expuesta por estudios en la Amazonía, los cuales reportan que luego de la siembra, la vegetación de uno o dos años se compone de 155 especies, la de tres a cinco años de 200 y la vegetación de más de cinco años se compone de 148 especies (Fujisaka *et. al.*, 1998).

La clase Bosque como sistema productivo, presenta la mayor diversidad de especies en la región, y es utilizado además como proveedor de recursos hídricos, alimenticios, medicinales y ornamentales, entre otros (Jain, 2000). Como etapa sucesional el Bosque es reconocido fácilmente por las características estructurales de su vegetación dominada por árboles de gran tamaño. Sin embargo el uso local de la tierra, ha hecho que los remanentes de Bosque vayan aumentando en número y sigan aislándose cada vez mas.



Gráfica 11. disponibilidad de frutos de tres especies dispersadas por murciélagos

La presencia de frutos de las especies *P. aduncum*, *S. torvum* y *S. jamaicensis* fue casi constante durante abril a agosto, a excepción de *S. jamaicensis* que desapareció en junio. *Piper aduncum* y *S. torvum* tuvieron su mayor pico de abundancia en el mes de julio, mientras que el de *S. jamaicensis* fue en mayo (Gráfica 11).

## 2.7 Referencias Bibliográficas

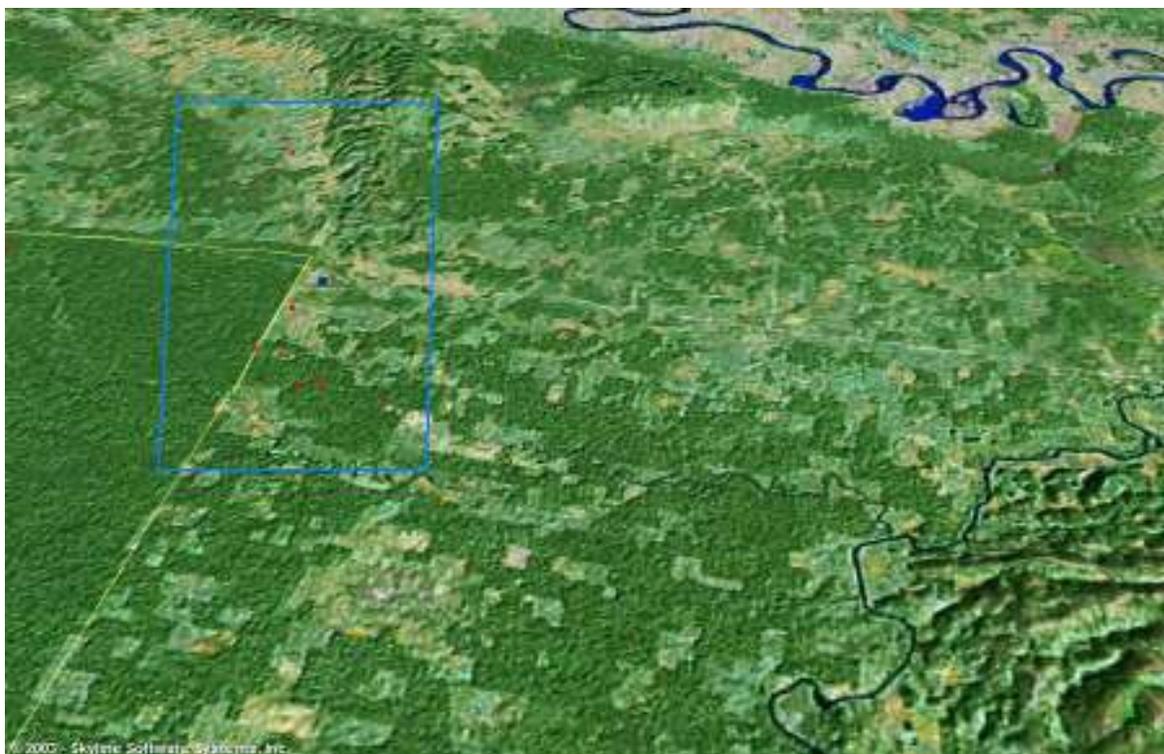
1. Amin M., Medellín R., Bats as Indicators of habitat disturbance. Informe preliminary.
2. Ávila, R. 2004. Estudio Base para el Programa de Monitoreo de la Vegetación en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá. Informe final de Tesis, Escuela de Biología, USAC. Guatemala.
3. Backes, M. 2000. *The role of indigenous trees for the conservation of biocultural diversity in traditional agroforestry land use systems: The Bungoma case study.* Agroforestry Systems: 52: 119-132. Kluwer Academy Publishers. Netherlands.
4. Castañeda, C. 1997. *Estudio Florístico en el Parque Nacional Laguna Lachuá, Alta Verapaz, Guatemala.* Informe de Tesis Ingeniero Agrónomo, Facultad de Agronomía, USAC. Pp. 75.
5. Castañeda, C. *Estudio de Composición y estructura de la vegetación en la parte este y oeste, 200 metros a partir de la orilla de la laguna Lachuá.* Facultad de Agronomía, USAC, Guatemala.
6. Charles-Dominique P. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Frech Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 7:243:256
7. DIGEBOS, UICN; PAFG. 1995. *Proyecto Conservación del PNLL y Desarrollo Sostenible de su Zona de Influencia.* Documento de Proyecto Guatemala. 49: 7-13.
8. FAO. 1997. Estado Mundial de los Bosques, Roma Italia.
9. Fenton M. Y Fleming T. 1976 Echological interactions between bats and nocturnal birds. *Biotropica* 8(2): 104 –110
10. Fenton M., Acharya L., Audet D., Hickey M., Merriman C., Obrist M., Syme D., 1992. Phyllostomyd bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24 (3) 440 – 446.
11. Fleming T. 1986. Opportunism vs. specialization: The evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In *frugivores and seed dispersal*, ed. A. Estrada and T.H. Fleming 105 – 118. Dordrecht: Junk.
12. Fleming T. 1988. *The Short – tailed Fruit Bat a Study in Plant Animal Interactions.* Wildlife Behavior and Ecology Series. The University of Chicago Press.

13. Fleming T., Hooper E., Wilson D. 1972 "Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns". *Ecology*. Vol. 53, No. 4: 555 – 569.
14. Freyermuth, G. Y Hernández, R. 1992. *Una Década de Refugio en México. Los Refugiados Guatemaltecos y los Derechos Humanos*. CIESAS. ICC. Academia Mexicana de Derechos humanos. México. 409 pp.
15. Galindo J., Guevara S., y Sosa V. 2000 Bat-and bird- generate seed rains in isolated trees in pasture in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 1693-1703. Vol 14, No. 6
16. Galindo-González, J., S. Guevara and Vinicio J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at Isolated trees in Pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14(6): 1693-1703.
17. Gannon M., Willig R., 1989 " Long Term Monitoring Protocol for Bats: Lessons From The Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico". (Dallveier and Comierskey eds.
18. Gardner A. 1977. Feeding habits. En Baker R., Jones J. y D. Carter, Eds. *Biology of bats in the New World family Phyllostomatidae*. Part II. Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. Lubbock, Texas, USA.
19. Gentry, A. 1995. *Patterns of Diversity and Floristic Composition in Neotropical Montane Forests*. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden Press. NY, USA.
20. Guariguata, M., Kattan, G. 2002. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional. Primera Edición. Cartago, Costa Rica.
21. Guevara S. y Laborde J. 1993. Monitoring seed dispersal and isolated standing trees in tropical pastures: Consequences for local availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338. Kluwer academic publishers.
22. Hatse, I., De Ceuster, P. 2001. *Prácticas agrosilvestres Q'eqchi'es: Mas allá del Maíz y Frijol*. Textos AK' KUTAN No.19. Centro Bartolomé de las Casas. Cobán, A.V. Guatemala.
23. Hill J. y J. Simth 1984. *Bats a Natural History*. University of Texas Presss. EEUU. 243 pp.
24. Howe H. y J. Smallwood 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228
25. Howell D, y D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical* 21:284-334
26. INAB, Fundación Solar, MS América Central. 2002. *Parque Nacional Laguna Lachuá: Su Historia, Flora y Fauna*. Litografía Técnica Gráfica Géminis 6. Guatemala.
27. Janzen D. 1978. Seeding patterns of tropical trees. En Tomlinson B. y M. Zimmerman, Eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra
28. Jones K. 1966. Bats from Guatemala. University Kansas Publication, Mus. Nat. His. 16:439-472
29. Lara O., Lou S. y C. Yurrita 2000. Hábitos alimenticios de murciélagos Frugívoros del Bosque Subtropical de Yaxha, Petén. Dirección General de Investigación de la Universidad de San Carlos. Guatemala. 36pp.
30. Levey D., Moermond T. y J. Denslow 1994. Frugivory: an overview. En McDade L. Bawa S., Hespenheide A. y G. Hartshorn. Eds. *La Selva, Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago USA.
31. López J. 1996. Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros en la estación biológica "La Selva", Costa Rica. Tesis (Maestría), Costa Rica: Universidad Nacional.
32. López, J., J. Cajas, Pérez S. 2003. Informe para la Evaluación Intermedia de Proyectos, DIGI-USAC.
33. Mckey D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. En Gilbert E. y P. Raven Eds. *Coevolution of animals and plants*. Austin University of Texas Press. USA.

34. Medellín R. 1993. "Estructura y Diversidad de Una Comunidad de Murciélagos en el Trópico Húmedo. Avances en el Estudio de los Mamíferos de México". Publicaciones especiales. Vol.1 Asociación Mexicana de Mastozoología. 333 – 353.
35. Medellín R., Equihua M. y M. Amin 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14 (6): 1666-1675.
36. Medellín, R. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. *Biotropica*. 31(3) 478-485
37. Monzón, R. 1999. *Estudio general de los recursos agua, suelo y del uso de la tierra en el Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia, Cobán, Alta Verapaz*. Informe de Tesis Ingeniero Agrónomo, Facultad de Agronomía, USAC. Pp. 97.
38. Morales, J. 2001. *Vegetación acuática del Parque Nacional Laguna del Tigre. Departamento del Peten, Guatemala*. Informe de Tesis. Biólogo. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, USAC.
39. Morales, J. 1999. *Caracterización vegetal del PNLL*. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, USAC. Guatemala.
40. Moreno, C. y Halffter, G. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*. 37:149-158.
41. Noss, R. 1990. *Indicators for Monitoring Biodiversity: A hierarchical approach*. *Conservation Biology*. 4: 355-364.
42. Opler P., Frankie G. y G. Baker 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188.
43. Reid F. 1997. *A Field Guide To The Mammals of Central América and Southeast México*. Oxford University Press, Inc. New York EEUU. 334pp
44. Schultze M., Seavy N. y Withacre D. 2000. A comparison of the Phyllostomyd bats assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a Slash-and-burn farming mosaic in Petén Guatemala. *Biotropica* 32(1): 174-184.
45. SIGAP. 1996. *Ley de Áreas Protegidas y su Reglamento. Decreto No. 4-89*. Consejo Nacional de Áreas Protegidas. Guatemala.
46. Standley P. y J. Steyermark 1946-1976. *Flora of Guatemala*. Chicago, Chicago, Natural History Museum. Fieldiana Botany. Vol 24 (1-13)
47. Stuart L. 1954. *A Description Of A Subhumid Corridor Across Northern Central América, With Comments on Its Herpetofaunal Indicators*. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan. No. 65, 27pp.
48. Thomas D. 1991. On fruits, seeds and bats. *BATS* 9(4):8-13
49. Thomas D. 1982. *The Ecology of an African Savanna Fruit bat community: Resource Partitioning and role in seed dispersal*. Ph.D. diss., University of Aberdeen.
50. Thomas D. 1988. Techniques of pollen collect. In *Ecology and Bats Behavior*. Ed. Kunz T. University of Chicago press.

## 2.8 ANEXOS

### Anexo 1 UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO



Esquina noreste del Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia. Los puntos rojos son los sitios muestreados y el punto azul es la Estación Biológica Santa Lucía

Anexo 2  
**MURCIÉLAGOS CAPTURADOS**



*Centurio senex*



*Vampyrum spectrum*



*V. spectrum* y *Dermanura* sp.



*Carollia brevicauda* consumiendo fruto de *Solanum umbellatum*



*Chiroderma villosum*



*Artibeus lituratus* con un fruto de *Ficus* sp.

Anexo 3  
**AVES CAPTURADAS**



*Cyanocompa cyanoides*



*Mosquero*



*Anthrachotorax prevostii*

#### Anexo No. 4

Listado general de la vegetación en las tres etapas sucesionales evaluadas.

Espece	Familia
<i>Iresine diffusa</i> var. <i>Diffusa</i> L.	Amaranthaceae
<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fries	Anonaceae
<i>Mandevilla hirsuta</i> (A. Rich.) Schum in Engler in Prantl	Apocynaceae
<i>Tabernaemontana</i> sp.	Apocynaceae
<i>Tabernaemontana alba</i> Mill. Greenm.	Apocynaceae
<i>Thevetia ahouai</i>	Apocynaceae
<i>Asclepias curassavica</i>	Asclepiadaceae
<i>Ageratum</i> sp.	Asteraceae
<i>Neurolaena lobata</i> L.	Asteraceae
<i>Arrabidea</i> sp.	Bignoniaceae
<i>Clytostoma binatum</i>	Bignoniaceae
<i>Bourreria oxyphylla</i> Standl.	Boraginaceae
<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae
<i>Cordia spinescens</i> L.	Boraginaceae
<i>Tournefortia longiloba</i> D. Gibson	Boraginaceae
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertolini	Cecropiaceae
<i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae
<i>Hirtella americana</i>	Chrysobalanaceae
<i>Hirtella racemosa</i>	Chrysobalanaceae
<i>Vismia camparaguey</i>	Clusiaceae
ND	Comelinaceae
<i>Mikania micrantha</i> Kunth	Compositae
<i>Ipomoea quamodit</i>	Convolvulaceae
<i>Costus pulverulentus</i> Presl.	Costaceae
<i>Davilla kunthii</i> A. St. Hil.	Dilleniaceae
<i>Dioscorea</i> cf. <i>Bartlettii</i>	Dioscoriaceae
<i>Erythroxyton tabascence</i> Britton	Erythroxylaceae
<i>Erythroxyton macrophyllum</i> Cav.	Erythroxylaceae
<i>Acalypha diversifolia</i>	Euphorbiaceae
<i>Croton glabellus</i> L.	Euphorbiaceae
<i>Dalechampia molliuscula</i>	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia gramineae</i>	Euphorbiaceae
<i>Mebea</i> sp.	Euphorbiaceae
<i>Cojoba gracilis</i>	Fabaceae
<i>Dioclea wilsonii</i>	Fabaceae
<i>Rhyncosia calycosa</i>	Fabaceae
<i>Casearia sylvestris</i>	Flacourtiaceae
<i>Heliconia psittacorum</i> L.	Heliconiaceae
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	Lacistemaceae
<i>Hyptis</i> cf. <i>Urticoides</i> HBK	Lamiaceae
<i>Lippia</i> sp.	Lamiaceae
<i>Pithecoelobium tenellum</i>	Leguminosae
<i>Senna hayesiana</i>	Leguminosae
<i>Swartzia standleyi</i>	Leguminosae

<i>Dracaena americana</i> L.	Liliaceae
<i>Phoradendron crassifolium</i> (Pohl) Eichler in Mart	Loranthaceae
<i>Banisteriopsis acapulcensis</i>	Malpighiaceae
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae
<i>Blackea guatemalensis</i>	Melastomaceae
<i>Clidemia capitellata</i> Bonpl.	Melastomaceae
<i>Clidemia strigillosa</i> Swartz	Melastomaceae
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don	Melastomaceae
<i>Leandra mexicana</i> Naudin (Cogn)	Melastomaceae
ND	Melastomaceae
<i>Bellucia grossularioides</i> L.	melastomataceae
<i>Bellucia</i> sp.	Melastomataceae
<i>Clidemia capitellata</i>	Melastomataceae
<i>Clidemia capitellata</i> var <i>neglecta</i>	Melastomataceae
<i>Clidemia involucrata</i>	Melastomataceae
<i>Clidemia octona</i>	Melastomataceae
<i>Clidemia</i> sp.	Melastomataceae
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Donn	Melastomataceae
<i>Graffenrieda galeottii</i>	Melastomataceae
<i>Henriettea foscicularis</i>	Melastomataceae
<i>Leandra dichotoma</i> (D. Don) Cogn	melastomataceae
<i>Leandra mexicana</i> Naudin	melastomataceae
<i>Miconia lasera</i>	Melastomataceae
<i>Miconia matthali</i>	Melastomataceae
<i>Topobea calycularis</i>	Melastomataceae
<i>Topobea laevigata</i>	Melastomataceae
<i>Topobea</i> sp.	Melastomataceae
<i>Abuta steyermarkii</i> Standl.	Menispermaceae
<i>Cissampelos pareira</i>	Menispermaceae
<i>Inga cookii</i> Pittier	Mimosaceae
<i>Inga recordii</i> Britt & Rose in Standl.	Mimosaceae
<i>Inga</i> sp.	Mimosaceae
<i>Tetragona zapoteca</i> (Willd) H. M. Ham	Mimosaceae
<i>Siparuna nicaraguensis</i>	Monimiaceae
<i>Siparuna</i> sp.	Monimiaceae
<i>Ficus obtusifolia</i> Kunth	Moraceae
<i>Ficus padifolia</i> HBK	Moraceae
<i>Ficus pertusa</i>	Moraceae
<i>Ficus</i> sp1	Moraceae
<i>Parathensis</i> sp.	Myrsinaceae
<i>Nea</i> sp.	Nyctaginaceae
<i>Pisonia awleata</i>	Nyctaginaceae
<i>Ouratea lucens</i> HBK	Ochnaceae
<i>Ouratea luscens</i> var. <i>Podogyna</i>	Ochnaceae
<i>Passiflora</i> sp.	Pasifloraceae
<i>Passiflora foetida</i> (Dryand) Masters	Passifloraceae
<i>Piper aduncum</i> L.	Piperaceae
<i>Piper aeroginosibacum</i> Trelease	Piperaceae
<i>piper auritum</i> HBK	Piperaceae
<i>Piper peltatum</i>	Piperaceae

<i>Piper scabrum</i>	Piperaceae
<i>Piper sp.</i>	Piperaceae
<i>Piper Treleaseasum</i>	Piperaceae
<i>Hyparrhenia sp.</i>	Poaceae
ND	Poaceae
<i>Alibertia edulis</i>	Rubiaceae
<i>Appunia guatemalensis</i>	Rubiaceae
<i>Blepharidium guatemalense</i>	Rubiaceae
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Rubiaceae
<i>Chomelia sp.</i>	Rubiaceae
<i>Coccosyselum sp.</i>	Rubiaceae
<i>Guettarda combsii</i>	Rubiaceae
<i>Guettarda sp.</i>	Rubiaceae
<i>Hamelia patens Jacq.</i>	Rubiaceae
<i>Mynetia reclinata</i>	Rubiaceae
<i>Palicourea crocea</i>	Rubiaceae
<i>Palicourea sp.</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria berteriana DC.</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria chiapensis</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria erecta</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria humilii</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria palicourea</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria patens Swartz</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria poeppigiana Muell</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria pubescens Sw.</i>	Rubiaceae
<i>Psychotria sp.</i>	Rubiaceae
<i>Rudgea cornifolia (Kunth) Standl.</i>	Rubiaceae
<i>Paullinia pinnata L.</i>	Sapindaceae
<i>Simaruba glauca</i>	Simaroubaceae
<i>Smilax sp.</i>	Smilacaceae
<i>Lycianthes purpusii</i>	Solanaceae
<i>Solanum cordovense Sessé &amp; Mociño</i>	Solanaceae
<i>Solanum jamaicensis Miller</i>	Solanaceae
<i>Solanum nudum</i>	solanaceae
<i>Solanum schlechtendalianum Walp.</i>	Solanaceae
<i>Solanum sp.</i>	Solanaceae
<i>Solanum torvum Swartz</i>	solanaceae
<i>Solanum umbellatum</i>	Solanaceae
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Tiliaceae
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>	Tiliaceae
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae
<i>Rinorea guatemalensis</i>	Violaceae
<i>Rinorea harelii</i>	Violaceae
<i>Rinorea sp.</i>	Violaceae
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae
<i>Graffeurceda galeottis</i>	
<i>Pteridium agelinum</i>	

---