



El Colegio de la Frontera Sur

**Atracción de murciélagos frugívoros para facilitar la
restauración en áreas perturbadas en la Reserva de la**

Biósfera Selva El Ocote, Chiapas

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Odette Preciado Benítez

2013

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca para posgrado, así como al Programa de Apoyo a Tesis de Maestría de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), por el apoyo económico otorgado. A Anna Horváth por todas sus atenciones y compromiso con mi formación profesional durante mi paso por la maestría, a Alberto Anzures Dadda (†) por sus consejos y esfuerzo que ayudaron a lograr una mejor propuesta de investigación, a Darío A. Navarrete Gutiérrez y Benigno Gómez y Gómez por sus múltiples revisiones, discusiones y comentarios hechos al documento de tesis. Al Fondo para Áreas Naturales Protegidas (FANP, proyecto: Restauración y manejo sustentable en la REBISO: Un esfuerzo integral y participativo), por el apoyo financiero para la presente investigación y a Antonio Muñoz Alonso, coordinador del proyecto. Al personal de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Reserva de la Biósfera Selva El Ocote, por las facilidades prestadas durante el periodo de estudio de campo. A Víctor H. Mendoza Sáenz y Magaly Ortiz por el apoyo logístico y técnico durante el proyecto. A los habitantes del ejido Emilio Rabasa por su apoyo y permisos correspondientes para el desarrollo del trabajo en sus terrenos. A Hugo Perales por sus observaciones al diseño experimental del estudio. A Eduardo Martínez por sus comentarios sobre la caracterización de la vegetación de los sitios de estudio. Ivar Vleut, Mario Ishiki, Oscar Farrera Sarmiento y Edmundo Huerta quienes ayudaron a lograr la identificación de las semillas colectadas, así como a Consuelo Lorenzo y Julieta Vargas por su colaboración en esta etapa del trabajo.

RESUMEN

Se evaluó la presencia de frutos maduros de *Musa paradisiaca* y *Mangifera indica* como atractivos de murciélagos frugívoros para explorar la factibilidad de incrementar el potencial de dispersión de semillas de estos animales hacia áreas perturbadas en la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote. El muestreo se llevó a cabo en sitios con y sin atrayente, las noches de interlunio de abril a agosto de 2012. Los datos se obtuvieron a través de la captura de murciélagos, colectores de semillas en los sitios y la colecta e identificación de semillas en las heces de los murciélagos capturados. Se utilizaron charolas de germinación para evaluar el establecimiento de las tres especies de semillas más abundantes en las heces del murciélago con el mayor número de muestras fecales (*Solanum erianthum*, *Piper aduncum* y *Psychotria* sp.). Se evaluó la riqueza y abundancia de los murciélagos y de las plantas dispersadas.

Se registraron 16 especies de murciélagos frugívoros en total de las cuales 15 se capturaron en los sitios con atractivos y 12 en los sitios control. Nuestros resultados confirman una mayor abundancia de *Carollia sowelli*, *Artibeus toltecus* y *Glossophaga morenoi* en los sitios con atrayente. Se identificó a *C. sowelli* como la especie dispersora de semillas más efectiva, seguida de *Artibeus jamaicensis* y *A. toltecus*. Con respecto a la categoría sucesional de las especies vegetales que dispersaron los murciélagos frugívoros capturados, se encontró una mayor proporción de especies pioneras en comparación a las especies persistentes; así como la forma de crecimiento arbustiva, seguida de la arbórea y la herbácea. El porcentaje de germinación (mayor a 50%) de las tres especies vegetales evaluadas confirma la eficiencia de *C. sowelli* para colocar semillas dispersadas en áreas perturbadas, las cuales son favorables para la colonización y el establecimiento de plantas. Se concluye que el uso

de frutos maduros para la atracción de murciélagos frugívoros como técnica de manejo de fauna para facilitar la dispersión de semillas quiropterocóricas, puede ser una práctica complementaria factible para la restauración de áreas perturbadas en selvas neotropicales fragmentadas.

Palabras clave: atracción olfativa, dispersión de semillas, germinación de semillas, lluvia de semillas, Chiroptera: Phyllostomidae, selva neotropical, restauración de hábitat.

INTRODUCCIÓN

La degradación y pérdida del hábitat de muchas especies, como consecuencia de la transformación de áreas con vegetación nativa en tierras agrícolas y zonas urbanas, resulta en una grave pérdida de la diversidad biológica a nivel mundial (CBD 2010, MEA 2005). La restauración ecológica es el proceso de ayudar en el restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido (SER 2004). Ante la necesidad de desarrollar prácticas que promuevan la restauración del hábitat (Fahrig 2003), hay que considerar los procesos ecológicos fundamentales que intervienen en la sucesión vegetal, tales como la dispersión de semillas (Howe y Smallwood 1982, Muscarella y Fleming 2007, Willson y Traveset 2000). Dichos procesos ecológicos forman parte fundamental del funcionamiento del ecosistema que incluye las interacciones entre organismos, así como las interacciones entre los organismos y su medio ambiente (SER 2004). En este sentido, efectuar prácticas que favorezcan la dispersión de semillas hacia áreas perturbadas puede permitir la sucesión vegetal y contribuir a la restauración del hábitat (Brodie y Aslan 2011).

La dispersión, definida como el movimiento unidireccional de un organismo lejos de su lugar de nacimiento, sucede durante estadios tempranos del ciclo de vida de las plantas y

algunos animales sedentarios (Levin et al. 2003). En las angiospermas, la dispersión envuelve cualquier mecanismo por el cual el propágulo, es decir la semilla, se mueve o es transportada de la planta parental hacia una superficie (Chambers y MacMahon 1994). Este movimiento primario, llamado Fase de dispersión I, consiste en dos etapas sucesivas: 1) la remoción de los frutos de la planta parental por el agente de dispersión, y 2) la deposición de las semillas sobre una superficie (Herrera 1985). También puede existir una Fase de dispersión II de movimientos subsecuentes antes de la germinación, mediados por otros agentes de dispersión (Levin et al. 2003). En general, los agentes de dispersión primaria y secundaria pueden ser tanto bióticos como abióticos (Chambers y MacMahon 1994). Los animales frugívoros son agentes bióticos de dispersión primaria de angiospermas que pueden ayudar a las semillas a escapar de la depredación pre- y post-dispersión, determinar tasas de reclutamiento de plántulas y permitir a las plantas colonizar nuevos hábitats (Fleming y Sosa 1994). Asimismo, al incrementar la tasa de germinación y potencializar el establecimiento de las plántulas en sitios alejados, los agentes de dispersión favorecen el intercambio genético entre poblaciones de especies vegetales y disminuyen la endogamia (Romo 2004).

Por lo anterior, la dispersión de semillas es una relación mutualista entre plantas y animales frugívoros siempre que exista un efecto positivo de los animales frugívoros en el éxito reproductivo de la planta (Fleming y Sosa 1994, Schupp 1993). En el proceso de dispersión por animales frugívoros, se consideran tres atributos del dispersor que pueden determinar dicho efecto: 1) legítimo, cuando el tratamiento en la boca o intestino del frugívoro se incrementa o, al menos, no reduce la probabilidad de germinación, 2) eficiente, si las semillas dispersadas son colocadas en sitios favorables para la germinación, y 3) efectivo,

dependiendo de la contribución de un animal frugívoro al conjunto de semillas o el establecimiento de plántulas comparado con otros animales como aves, insectos y otros mamíferos (Fleming y Sosa 1994). En consecuencia, el estudio sobre el efecto del dispersor en el proceso de dispersión de las semillas, implica evaluar los atributos de legitimidad, eficiencia y efectividad del dispersor, evitando asumir una correlación positiva entre los mismos (Chambers y MacMahon 1994, Schupp 1993).

La relación mutualista de aves y mamíferos frugívoros como dispersores de angiospermas, data probablemente de al menos 90 millones de años (Fleming y Kress 2011). Este mutualismo ocurre principalmente en las selvas tropicales, debido a que el 50-75% de las especies arbóreas producen frutos carnosos adaptados para el consumo de aves y mamíferos, y la posterior dispersión de sus semillas (Howe y Smallwood 1982). En general, las semillas ingeridas por vertebrados frugívoros como aves y murciélagos toman menos tiempo en germinar y lo hacen en mayor número que las semillas no ingeridas o consumidas por mamíferos no voladores o reptiles, lo cual puede ser atribuible al menor tiempo de permanencia de la semilla en el intestino de aves y murciélagos (Traveset y Verdú 2002).

Entre los mamíferos del neotrópico, los murciélagos de la familia Phyllostomidae constituyen el grupo más importante de dispersores de semillas, pues dada su diversidad se alimentan de los frutos disponibles tanto en el dosel como en el sotobosque (Kalko y Handley 2001, Romo 1996), jugando un papel fundamental en términos de efectividad en el proceso de dispersión (Fleming y Sosa 1994). El patrón de dispersión de estos murciélagos tiene una mayor probabilidad de dispersar semillas hacia áreas fuertemente perturbadas que carecen de perchas o sitios para refugio (Galindo 1998). Lo anterior, debido a que los murciélagos frugívoros pueden desplazarse 1-20 km durante el forrajeo (Galindo 1998) buscando

recursos disponibles en diferentes elementos de un paisaje fragmentado (Evelyn y Stiles 2003). Por ejemplo, el murciélago de charreteras, *Sturnira lilium*, usa como refugio diurno árboles presentes en los parches de selva madura, pero forrajea en claros, campos agrícolas, pequeños fragmentos de selva primaria y vegetación secundaria (Evelyn y Stiles 2003). Este hábito de forrajeo hace que los murciélagos frugívoros actúen como dispersores direccionales desde un sitio a otros, y podrían dispersar semillas desde fragmentos de selva o vegetación riparia hacia áreas perturbadas (Galindo 1998). Adicionalmente, en las selvas neotropicales, la lluvia de semillas dispersada por los murciélagos está compuesta por especies pioneras como *Cecropia* spp. (Cecropiaceae), *Ficus* spp. (Moraceae), *Muntingia calabura* L. (Muntingiaceae), *Solanum hazenii* B. (Solanaceae) y *Piper* spp. (Piperaceae), entre otras (Fleming y Heithaus 1981, Galindo 1998, Gonzales et al. 2009, Medellín y Gaona 1999, Olea-Wagner et al. 2007). Esto sugiere que los murciélagos frugívoros juegan un papel relevante en la sucesión vegetal en áreas perturbadas, y por consiguiente, en el mantenimiento de la diversidad de plantas en este ecosistema (Muscarella y Fleming 2007).

Por lo anterior, es recomendable probar e implementar mecanismos que atraigan a estos animales hacia las áreas de interés para su restauración (Brodie y Aslan 2011). Las estrategias de atracción olfativa de murciélagos han sido recomendadas previamente (Bianconi et al. 2007, Mikich et al. 2003), debido a que durante el forrajeo, murciélagos frugívoros como *Carollia perspicillata* Linnaeus 1758, *C. castanea* H. Allen 1890, *Artibeus watsoni* Thomas 1893, *Vampyressa pusilla* Miller 1907 y *Cynopterus brachyotis* F. Cuvier 1838, detectan olores como primer señal sensorial para determinar la posición aproximada de frutos maduros (Hodgkison et al. 2007, Korine y Kalko 2005, Wibke et al. 1998). La atracción de animales dispersores de semillas potenciales está basada en la disponibilidad de

recursos, generalmente comida (Wunderle 1997), por lo que se sugiere que la presencia de los frutos de árboles o plataneros (*Musa spp.*) en áreas degradadas podría incrementar la lluvia de semillas generada por murciélagos frugívoros (Duncan y Chapman 1999).

Sin embargo, hay que tomar en cuenta que las investigaciones de este tipo deben verificar los atributos de legitimidad, efectividad y eficiencia de los dispersores, los cuales son aspectos importantes que proporcionarían certeza sobre los efectos de la dispersión de semillas realizada por los murciélagos atraídos (Marjokorpi y Otsamo 2006, Muscarella y Fleming 2007). En este sentido, nuestra hipótesis establece que el uso de frutos, como plátano y mango, puede funcionar como atrayente olfativo para los murciélagos frugívoros, con el fin de incrementar la lluvia de semillas, potencializar su establecimiento y acelerar el proceso de regeneración en áreas perturbadas.

La pregunta general de esta investigación es ¿El uso de frutos comerciales como atrayentes de murciélagos frugívoros favorece la dispersión de semillas en áreas perturbadas?

Además, con el propósito de determinar la efectividad de las diferentes especies de murciélagos como dispersores, es decir la contribución de cada especie de murciélago frugívoro a la diversidad de la lluvia de semillas en áreas perturbadas, cabe preguntar ¿qué especies de murciélagos frugívoros forrajean en estas áreas?, y ¿cuál es la diversidad de semillas que traen consigo? De la misma manera, será posible determinar la proporción de germinación de semillas dispersadas por murciélagos frugívoros, para evaluar la eficiencia de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en estas áreas.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el uso de frutos como atrayentes de murciélagos frugívoros y determinar si ello incrementa la diversidad de semillas que dispersan de manera efectiva y eficiente en áreas perturbadas en el ejido Emilio Rabasa, dentro de la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote.

Objetivos particulares:

- 1) Comparar la diversidad de especies de murciélagos frugívoros en sitios sin atrayentes y sitios con atrayentes.
- 2) Comparar la diversidad de la lluvia de semillas zocóricas en sitios sin atrayentes y sitios con atrayentes.
- 3) Determinar la proporción de germinación de las semillas extraídas de las heces de murciélagos capturados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La Reserva de la Biósfera Selva El Ocote (REBISO), ubicada al noroeste estado de Chiapas, México (16°45'42"-17°09'00" N, 93°54'19"-93°21'20" O), es considerada uno de los últimos remanentes de selva tropical de México y posiblemente de Mesoamérica. Esta Área Natural Protegida (ANP) reviste gran relevancia ecológica para la conservación de la biodiversidad, debido a que alberga especies de flora y fauna silvestre amenazadas, en peligro de extinción y/o sujetas a protección especial (CONANP 2001) (figura 1). La REBISO se encuentra entre los 200 y 1510 m.s.n.m. (CONANP 2001), el clima que prevalece es cálido y húmedo (lluvia a lo largo del año). La precipitación media anual es de 2,145.2 mm, y una temperatura media anual de 23.3°C. Existe una temporada de lluvia abundante de junio a octubre (promedio mensual de 243.5 mm), además de la presencia de precipitaciones

ligeras de noviembre a mayo con un promedio mensual de 118.27 mm (SMN 2010; figura 2). Los suelos dominantes son litosoles y rendzinas, ambos con poca aptitud agrícola (CONANP 2001).

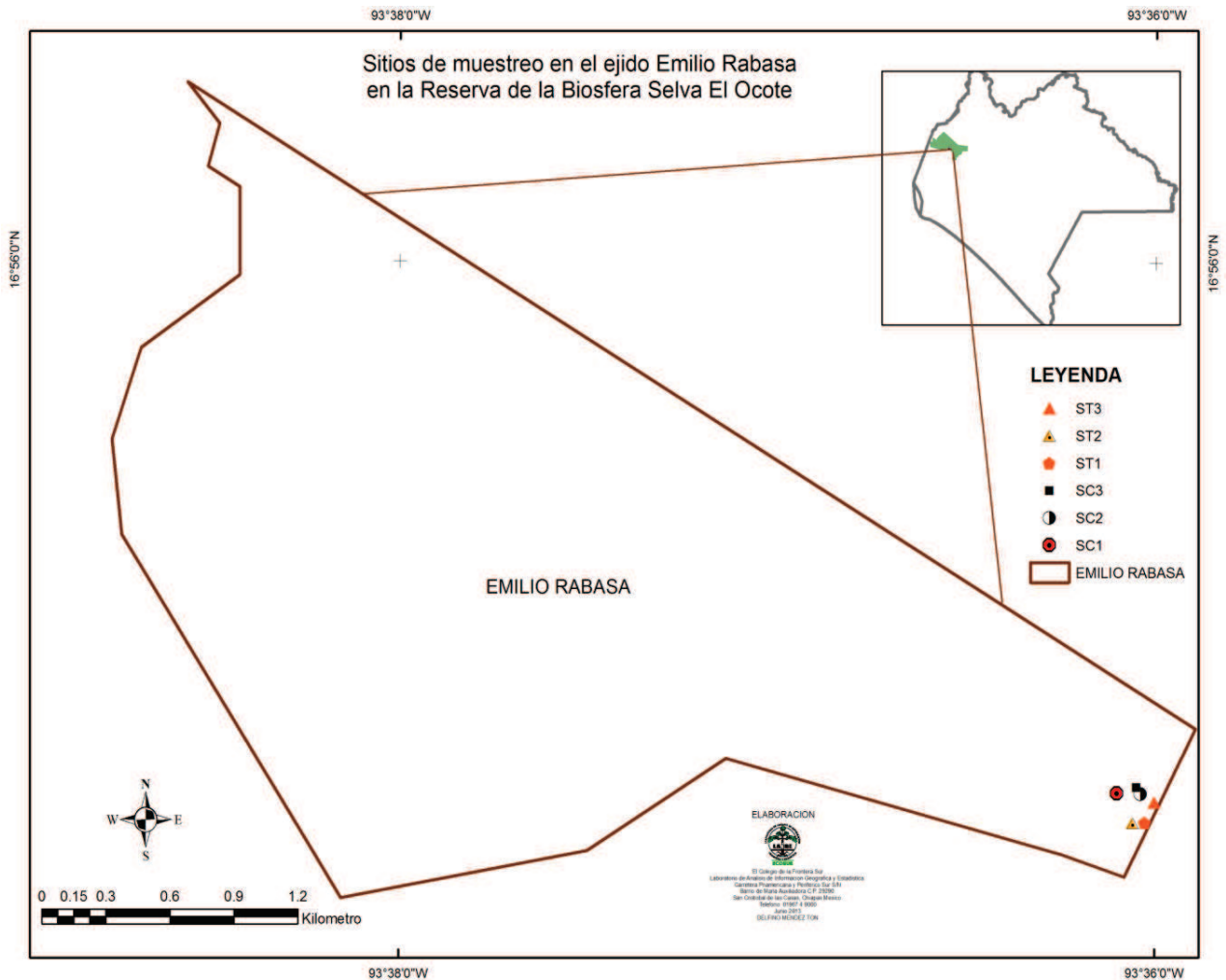


FIGURA 1. Localización de los sitios de estudio en el ejido Emilio Rabasa dentro de la REBISO en el estado de Chiapas, México. SC: sitios control, ST: sitios tratamiento.

Sitios de muestreo. Los seis sitios de muestreo (900 m² cada uno) fueron establecidos en el ejido Emilio Rabasa (16°55'03.23" N-93°36'59.36" O) a una elevación de 854 m s.n.m. dentro

del área perturbada que ha sido afectada severamente por los incendios que ocurrieron en la REBISO en 1998 (figura 1), a una distancia en línea recta de 100-150 m del fragmento de selva mediana perennifolia adyacente. En la vegetación de los sitios de muestreo predomina el carrizo *Arthrostylidium excelsum* Griseb., aunque es posible encontrar individuos arbóreos correspondientes a *Acacia farnesiana* Wall., *A. pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., *Cecropia obtusifolia* Bertol. y *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Cham. Esta área perturbada se encuentra adyacente a un fragmento de selva mediana perennifolia compuesta por un total de 60 especies arbóreas (Maldonado et al. 2009). Entre las especies dominantes de este fragmento de selva, en el estrato superior sobresalen: *Aphananthe monoica* Hemsl., *Astronium graveolens* Jacq., *Brosimum alicastrum* Sw., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Pouteria sapota* Merr., *Cedrela odorata* L., *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Cham., *Ficus* sp., *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch, *Louteridium donnell-smithii* S. Watson, *Manilkara sapota* (L.) van Royen, *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn. Sm., *Quararibea funebris* (La Llave) Vischer, *Zanthoxylum* spp., *Spondias mombin* L., *Stemmadenia mollis* Benth., *Swietenia macrophylla* King, y *Zinowiewia integerrima* (Turcz.) Turcz (CONANP 2001, Maldonado et al. 2009). En el dosel inferior resalta el arbusto *Senecio orcuttii* Greenm., el tzitzún (*Astrocaryum mexicanum* Liedm. ex Mart.), diferentes especies de palma camedor (*Chamaedorea ernesti-augusti* H. Wendl. y *C. oblongata* Mart.), las cícadadas (*Zamia loddigessi* Miq. y *Z. katzeriana* (Regel) E. Rettig), el barbasco (*Dioscorea composita* Hemsl.) y el bejuco cocolmea (*Dioscorea bartlettii* C.V. Morton) (CONANP 2001).

Diseño experimental. El experimento para evaluar la atracción de los murciélagos frugívoros se realizó a partir de la comparación de tres sitios control y tres sitios tratamiento (en lo

sucesivo, SC y ST) localizados dentro del área perturbada (Figura 1). El muestreo fue hecho de manera simultánea en un SC y un ST. La distancia entre SC1-ST1, SC2-ST2 y SC3-ST3 fue de 184.81 m, 135.37 m y 108.98 m, respectivamente para disminuir en lo posible la interferencia olfativa entre sitios. La asignación de dichos tratamientos a cada sitio fue aleatoria e inamovible durante todo el estudio.

Los SC no fueron intervenidos con respecto a la disponibilidad de frutos, mientras que en los ST se colocó una combinación de frutos compuesta por plátano (*Musa paradisiaca* L., Musaceae) y mango (*Mangifera indica* L., Anacardiaceae), con un peso total aproximado de 1.5 kg. Los frutos eran obtenidos en mercados locales de la ciudad de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Una vez en el sitio, los frutos fueron partidos a la mitad, pelados y colgados a algunos de los árboles presentes con la ayuda de un cordón, a una altura aproximada de 1.60 m, debido a que murciélagos frugívoros como *Sturnira* spp. y *Carollia* spp. suelen forrajear dentro del sotobosque en alturas promedio similares (Loayza et al. 2006). Los muestreos se realizaron mensualmente de abril a agosto de 2012, poco antes de la temporada de lluvia abundante en el área para asegurar el inicio de la fructificación de las especies vegetales quiropterocóricas en el fragmento de bosque conservado adyacente, lo cual coincide con el aumento de la actividad de forrajeo de los murciélagos. En abril y mayo se colocó una combinación de mango y plátano; en junio, julio y agosto se prefirió el uso exclusivo del plátano debido a que la forma de este fruto facilitó su manipulación. Los frutos eran renovados todas las noches de muestreo, justo antes de iniciar la captura de murciélagos. Al final del último día de muestreo de cada ST, los frutos eran retirados para evitar la posible interferencia olfativa durante el muestreo del siguiente ST.

Registro de datos:

Captura de murciélagos frugívoros. Durante el muestreo de cada sitio se usaron tres redes de niebla (12 X 2.5 m, 9 X 2.5 m y 6 X 2.5 m). En ST, las redes de niebla se colocaron a una distancia máxima de un metro de cada uno de los frutos colocados. Las redes se abrieron a partir del crepúsculo para ser revisadas cada 30 min, durante un lapso de 6 horas. Esto se repitió dos o tres noches consecutivas por sitio durante el interlunio de cada mes. El esfuerzo de muestreo de murciélagos por sitio por una noche fue de 405 m²red-hora, lo que suma un esfuerzo total de 34,020 m²red-hora.

Cada individuo capturado se identificó taxonómicamente hasta especie por sus rasgos externos con la ayuda de una clave de campo (Medellín et al. 2008), y para facilitar las identificaciones subsecuentes, se llevó un registro fotográfico de cada una de las especies de murciélagos capturados. Se registraron datos morfométricos (longitud de antebrazo y peso total), sexo, clase de edad (adulto o juvenil) y estado reproductivo.

Colecta de heces de murciélagos. Se colocó una tira de plástico (12 X 1 m) debajo de cada red de niebla para coleccionar las heces que defecaron los murciélagos mientras se encontraban enredados (Galindo-González et al. 2009). De igual manera, a los individuos capturados se les colocó dentro de una bolsa de manta mientras llegaba su turno durante el registro de datos morfométricos, lo cual facilitó la obtención de más muestras fecales.

Todas las muestras fecales fueron colocadas dentro de una bolsa de papel encerado de manera individual, y fueron etiquetadas con la fecha, tratamiento al que pertenecía, y en su caso, el número de captura y especie del individuo del cual se extrajo la muestra.

Colecta de lluvia de semillas. Para determinar diferencias de la lluvia de semillas en SC y ST, se colocaron cuatro colectores de semillas en cada sitio. Los colectores de semillas consistieron en un plástico circular de un diámetro de 2 m y de color oscuro para evitar cualquier reflejo de luz que pudiera ahuyentar a la fauna. Dichos colectores fueron sujetos de la vegetación a 50 cm de altura del suelo y en ST se colocaron debajo de los frutos, en ambos tratamientos permanecieron abiertos durante el mismo tiempo que duró el muestreo de murciélagos. El esfuerzo de muestreo para la colecta de lluvia de semillas por sitio por noche fue de 4 colectores-h, lo cual suma un esfuerzo de muestreo total de 2,016 colector-h. La lluvia de semillas obtenida por los colectores en cada tratamiento se revisó minuciosamente y se diferenciaron las semillas de dispersión anemocórica, colectándose solamente las semillas embebidas en materia fecal (semillas con dispersión zoocórica). Las muestras fecales fueron colocadas dentro de una bolsa de papel encerado de manera individual, y etiquetadas con la fecha y tratamiento al que pertenecían.

Las semillas fueron secadas y contadas en el laboratorio e identificadas taxonómicamente, a través de su comparación con semillas de la colección del Herbario ECOSC-H (ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas), y la consulta de especialistas en el Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México (UNAM, ciudad de México), y el Herbario CHIP (SEMAHN, Tuxtla Gutiérrez).

Germinación de semillas. Para evaluar la eficiencia de los murciélagos frugívoros como dispersor de semillas, se compararon las tres especies vegetales más abundantes en las heces de la especie de murciélagos con el mayor número de muestras fecales disponibles. La siembra se realizó en charolas de germinación utilizando como sustrato una mezcla

compuesta por vermiculita con tierra extraída de los sitios de muestreo, procurando el riego diario. Las charolas de germinación permanecieron en el ejido Emilio Rabasa para mantener las condiciones ambientales propias del área de estudio.

La germinación de las semillas sembradas se registró cuando los cotiledones de la plántula quedaron expuestos. El conteo de las semillas germinadas se realizó diariamente durante los 40 días consecutivos a la siembra.

Análisis de datos:

Diversidad de murciélagos frugívoros en SC y ST. La riqueza media de SC y ST se obtuvo a partir del conteo del número de especies de murciélagos frugívoros capturados cada noche en ambos tratamientos y para determinar el ajuste de los datos a la distribución normal se utilizó una prueba Kolmogorov-Smirnov. Posteriormente, para determinar si existieron diferencias significativas en la riqueza media de murciélagos entre SC y ST se realizó la prueba de rangos de Wilcoxon. Además, para verificar la dependencia de la abundancia de especies de murciélagos con frecuencias de captura mayores a cinco individuos en SC y ST se hizo una prueba Chi-cuadrada.

Dieta y preferencia alimentaria de murciélagos frugívoros. Se generó una lista de las especies de plantas cuyas semillas fueron encontradas en las heces de cada especie de murciélago frugívoro. Las semillas se clasificaron según las categorías sucesionales: pioneras y persistentes, y las formas de crecimiento: herbáceo, arbustivo y arbóreo (Ibarra-Manríquez et al. 2001).

De manera adicional, se realizó un análisis de correspondencia para determinar la

preferencia alimentaria de cada especie de murciélago frugívoro. En el análisis de correspondencia, el valor de la inercia representa el nivel de variación de los datos. En una inercia baja la variación de los valores es poca, hallándose cerca de su perfil medio, en tal caso, existe poca asociación o correlación entre las variables. Cuanto mayor sea la inercia, mayor es la asociación entre las variables (Greenacre 2008).

Efectividad de cada especie de murciélago frugívoro como dispersora de semillas en áreas perturbadas. Para evaluar la efectividad de cada especie de murciélago frugívoro como agente dispersor de semillas se propuso el Índice de Efectividad como Dispersor (IED) mediante la modificación del Índice de Importancia como Dispersor (IID; Galindo et al. 2000). El IED se calcula con la siguiente fórmula: $IED=(B*S*P)/1000$, donde, B es el porcentaje de individuos capturados de una especie de murciélago con respecto al número total de individuos de todas las especies de murciélagos registradas, S es el porcentaje de muestras fecales con semillas obtenidas de cada especie de murciélago con respecto al número total de muestras fecales de todas las especies de murciélagos; y P es la proporción de especies vegetales que dispersa cada especie de murciélago del número total de las especies vegetales dispersadas por todas las especies de murciélagos. En la determinación del valor de P cada muestra fecal con al menos una semilla fue contada como un evento, las muestras con dos especies de semillas como dos eventos, y así sucesivamente.

El rango de valores es entre 0 y 10 donde el cero representa la ausencia de semillas en todas las muestras fecales y 10 representa el caso de una sola especie de murciélago (100% de abundancia relativa) que dispersa todas las especies de semillas registradas. Así, una especie rara que dispersa el menor número de especies de semillas se situará cerca del

cero y una especie abundante que dispersa la mayor diversidad de las especies de semillas tendrá un valor de IED cercano al 10.

Eficiencia de murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en áreas

perturbadas. Para determinar la latencia germinativa de las semillas, se registró el número de días que tardaba en germinar la primera semilla de cada especie vegetal. Asimismo, la eficiencia de germinación (porcentaje final de germinación) para las especies vegetales se expresó en función del número de semillas germinadas. La prueba de normalidad Kolmogorov-Smirnov se utilizó para determinar si los datos se ajustan a la distribución normal. Posteriormente, se realizó una prueba Kruskal-Wallis para determinar si existen diferencias en el tiempo de germinación de cada especie quiropterocórica. Finalmente, se hizo una prueba Chi-cuadrada para verificar si había diferencias de eficiencia germinativa entre las especies vegetales.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el software: SPSS Statistics versión 15.0, considerando un nivel de significancia de $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS

Diversidad de murciélagos frugívoros en SC y ST. Se capturaron 375 individuos en SC y 355 en ST, en total 730 individuos de 19 especies de murciélagos, 17 de éstas pertenecen a la familia Phyllostomidae, de las cuales 16 especies son frugívoras, 12 de éstas fueron capturadas en SC y 15 en ST (n=724) (cuadro 1).

Cuadro 1. Listado taxonómico, dieta (frug: frugívoro, nec: nectarívoro, ins: insectívoro, hem: hematófago), número y porcentaje entre paréntesis de murciélagos capturados en SC: sitio control y ST: sitios tratamiento de abril a agosto de 2012

	Familia	Subfamilia	Género	Especie	Dieta	Número de individuos (%)	
						SC	ST
1	Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia</i>	<i>sowelli</i>	frug	52 (13.9)	110 (31.2)
2			<i>Carollia</i>	<i>perspicillata</i>	frug	-	2 (0.5)
3			<i>Carollia</i>	<i>subrufa</i>	frug	3 (0.8)	2 (0.5)
4		Glossophaginae	<i>Anoura</i>	<i>geoffroyi</i>	nec-ins-frug	-	7 (1.9)
5			<i>Choeroniscus</i>	<i>godmani</i>	nec-ins-frug	-	1 (0.2)
6			<i>Glossophaga</i>	<i>morenoi</i>	nec-ins-frug	7 (1.8)	9 (2.5)
7			<i>Glossophaga</i>	<i>commissarisi</i>	nec-ins-frug	1 (0.2)	3 (0.8)
8		Stenodermatinae	<i>Artibeus</i>	<i>jamaicensis</i>	frug-ins	200 (53.7)	102 (28.9)
9			<i>Artibeus</i>	<i>lituratus</i>	frug-ins	14 (3.7)	6 (1.7)
10			<i>Artibeus</i>	<i>phaeotis</i>	frug-ins	2 (0.5)	8 (2.2)
11			<i>Artibeus</i>	<i>toltecus</i>	frug-ins	80 (21.5)	87 (24.7)
12			<i>Centurio</i>	<i>senex</i>	frug-ins	7 (1.8)	4 (1.1)
13			<i>Chiroderma</i>	<i>salvini</i>	nec-ins-frug	1 (0.2)	-
14			<i>Platyrrhinus</i>	<i>helleri</i>	frug-ins	2 (0.5)	2 (0.5)
15			<i>Sturnira</i>	<i>ludovici</i>	frug-ins	-	6 (1.7)
16			<i>Sturnira</i>	<i>lilium</i>	frug-ins	3 (0.8)	3 (0.8)
17		Desmodontinae	<i>Desmodus</i>	<i>rotundus</i>	hem	-	1 (0.2)
18	Mormoopidae		<i>Pteronotus</i>	<i>parnelli</i>	ins	3 (0.8)	1 (0.2)
19	Vespertilionidae		<i>Myotis</i>	<i>keaysi</i>	ins	-	1 (0.2)
TOTAL						375	355

Con relación a la riqueza media de murciélagos entre SC y ST, nuestros datos no muestran diferencias significativas ($z=-1.67$, $p=0.09$) (figura 3). En cuanto a la abundancia, tres especies representan más del 80% de todos los individuos registrados (*Artibeus jamaicensis*: 41.7%, *A. toltecus*: 23% y *Carollia sowelli*: 22.3%; $n=724$), el resto de las especies mantuvo una baja frecuencia de captura en ambos sitios (cuadro 1). La diferencia entre las abundancias de las especies *A. jamaicensis*, *A. toltecus*, *C. sowelli*, *A. lituratus* y

Glosophaga morenoi en SC (66.2%, 47.9%, 32.1%, 70% y 43.8%; respectivamente) y en ST (33.8%, 52.1%, 67.9%, 30.0% y 56.3%; respectivamente) sugieren una influencia significativa de los frutos ($X^2=54.2$, $gl=4$, $p=0.000$) en la abundancia de *A. toltecus*, *C. sowelli* y *G. morenoi* (figura 4). Individuos correspondientes a las especies *Carollia perspicillata*, *Anoura geoffroyi*, *Choeroniscus godmani* y *Sturnira ludovici* fueron capturados exclusivamente en ST (dos, siete, uno y seis individuos; respectivamente).

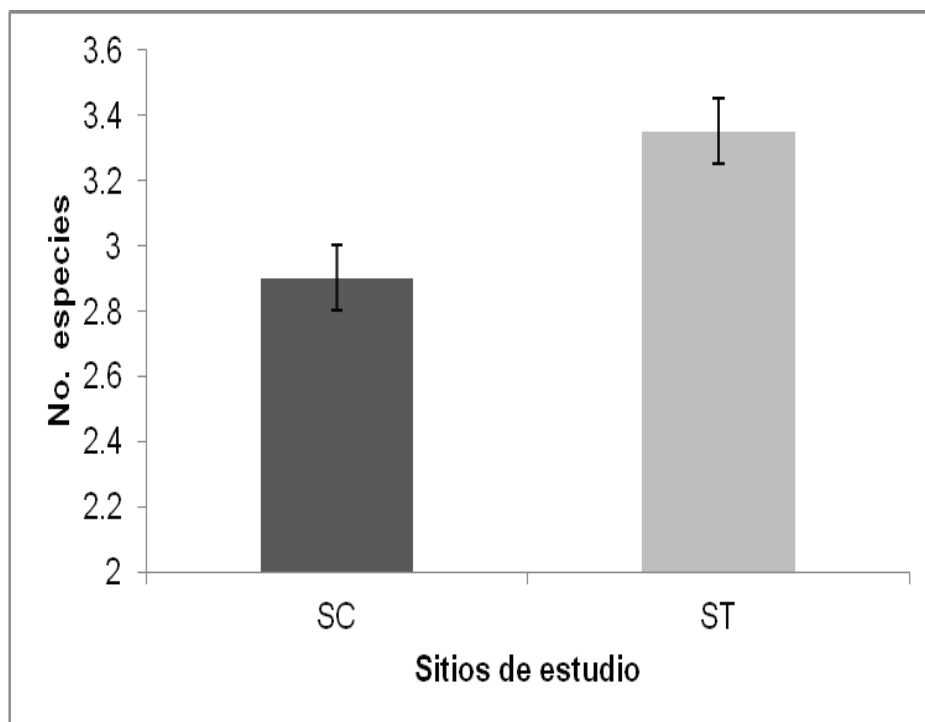


FIGURA 3. Número de especies de filostómidos ($X \pm DS$) en los sitios de estudio de abril a agosto 2012. SC: sitios control (2.9 ± 1.25) y ST: sitios tratamiento (3.35 ± 1.51).

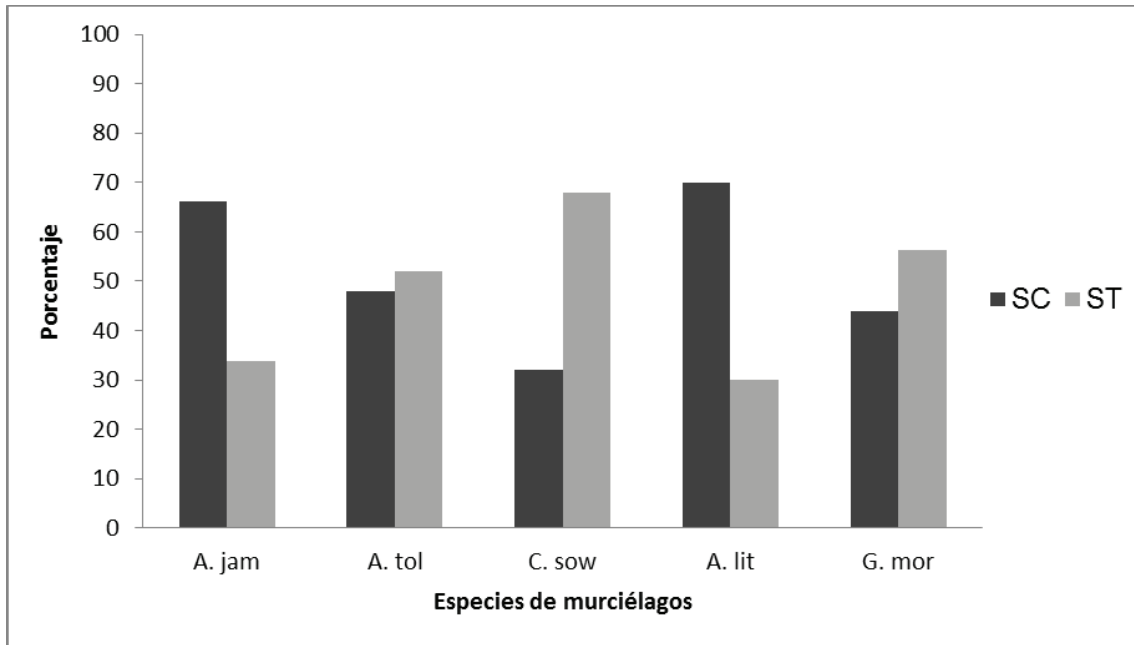


FIGURA 4. Porcentaje de las cinco especies de murciélagos frugívoros más abundantes capturados en SC: sitios control y ST: sitios con frutos, de abril a agosto 2012. Influencia significativa de los frutos ($X^2=54.2$, $gl=4$, $p=0.000$) en la presencia y abundancia de *A. toltecus*, *C. sowellii* y *G. morenoi* (*A. jam* = *Artibeus jamaicensis*, *A. tol* = *A. toltecus*, *C. sow* = *Carollia sowellii*, *A. lit* = *A. lituratus* y *G. mor* = *Glossophaga morenoi*).

Dieta, preferencia alimentaria y efectividad de murciélagos frugívoros como

dispersores. Se colectaron 162 muestras fecales de 12 especies de murciélagos filostómidos, 35 (21.6%) muestras presentaron desechos de frutos sin semillas, quedando un total de 127 (78.3%) muestras fecales con semillas (cuadro 2).

La mayoría de las muestras fecales contenían semillas de una sola especie vegetal (93.7%), y sólo ocho muestras fecales presentaron semillas de dos especies vegetales. En

cuanto a las categorías sucesionales de las especies dispersadas, predominan las pioneras (64.2 %, n=14), mientras que en la forma de crecimiento, existe una predominancia de arbustivas, seguido de arbóreas y, finalmente, herbáceas (42.8, 35.7 y 21.4%, respectivamente) (cuadro 2).

Por otro lado, se observó una preferencia alimentaria de *C. sowellii* por la especie vegetal *Psychotria* sp. indicada por la inercia de las dos dimensiones que explican el 80% de la varianza total ($X^2=87.15$, $gl=24$, $p=0.000$). Mientras que los murciélagos *Artibeus toltecus* y *A. jamaicensis* no muestran preferencia distintiva por alguna especie vegetal (figura 5).

Cuadro 2. Especie vegetal, categoría sucesional, estrato vertical y número (frecuencia relativa) de muestras fecales colectadas de 12 especies de filostómidos capturados en SC y ST, de abril a agosto 2012.

Especie vegetal	Categoría sucesional ¹	Forma crec. ²	No. de muestras fecales colectadas por especie de filostómido ³ y porcentaje entre paréntesis												
			C. sow.	A. jam.	A. tol.	S. lud.	G. mor.	S. lil.	A. lit.	C. god.	A. pha.	C. sub.	A. geo.	C. ser.	
Cecropiaceae															
<i>Cecropia obtusifolia</i> L.	PI	Ar	7 (7.8)	1 (3.5)	2 (28.5)	1 (14)	1 (20)								
Moraceae															
<i>Ficus americana</i> Aubl.	PE	Ar	2 (2.2)	4 (14.2)	4 (22)	3 (43)		0.5 (50)							
<i>Ficus insipida</i> Willd.	PE	Ar	1 (1.1)	6 (21.4)											
<i>Ficus maxima</i> Mill.	PE	Ar	1 (1.1)	7 (25)	9 (50)		2 (100)	1 (50)							
Muntingiaceae															
<i>Muntingia calabura</i> L.	PI	Ar	3 (3.3)			1 (14)		0.5 (50)							
Piperaceae															
<i>Piper aduncum</i> L.	PI	Arb	10.5 (11.7)												
<i>Piper hispidum</i> Kunth	PI	Arb	3.5 (3.9)			1 (14)			1 (20)						
<i>Piper umbellatum</i> L.	PI	Arb	3.5 (3.9)												
<i>Piper</i> sp.	PI	Arb	3 (3.3)												
Solanaceae															
<i>Solanum erianthum</i> D. Don	PI	He	16.5 (18.5)	3 (10.7)											
<i>Solanum torvum</i> Sw.	PI	He	3.5 (3.9)		1.5 (21.4)				1 (20)						
<i>Cestrum</i> sp.	PI	He	2 (2.2)	1 (3.5)	1 (5.5)										
Rubiaceae															
<i>Psychotria</i> sp.	PE	Arb	14.5 (16.2)	1 (3.5)	0.5 (7)								1 (100)		
Sp.	PE	Arb							1 (20)						
Sin semillas			18 (20.2)	5 (17.8)	4 (22)	2 (28.5)	2 (28.5)	2 (28.5)	1 (20)	1 (50)	1 (100)	1 (100)	1 (100)	1 (100)	1 (100)
No. total de muestras			89	28	18	7	7	7	5	2	1	2	1	1	1

¹ Categorías sucesionales: PI, pioneras y PE, persistentes (Ibarra-Manríquez et al. 2001).

² Forma de crecimiento: He, herbáceo. Arb, arbustivo. Ar, arbóreo (Ibarra-Manríquez et al. 2001).

³ *Carollia sowelli*, *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus toltecus*, *Sturnira ludovici*, *Glossophaga morenoi*, *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus*, *Choeroneiscus godmani*, *Artibeus phaeotis*, *Carollia subrufa*, *Anoura geoffroyi* y *Centurio senex*.

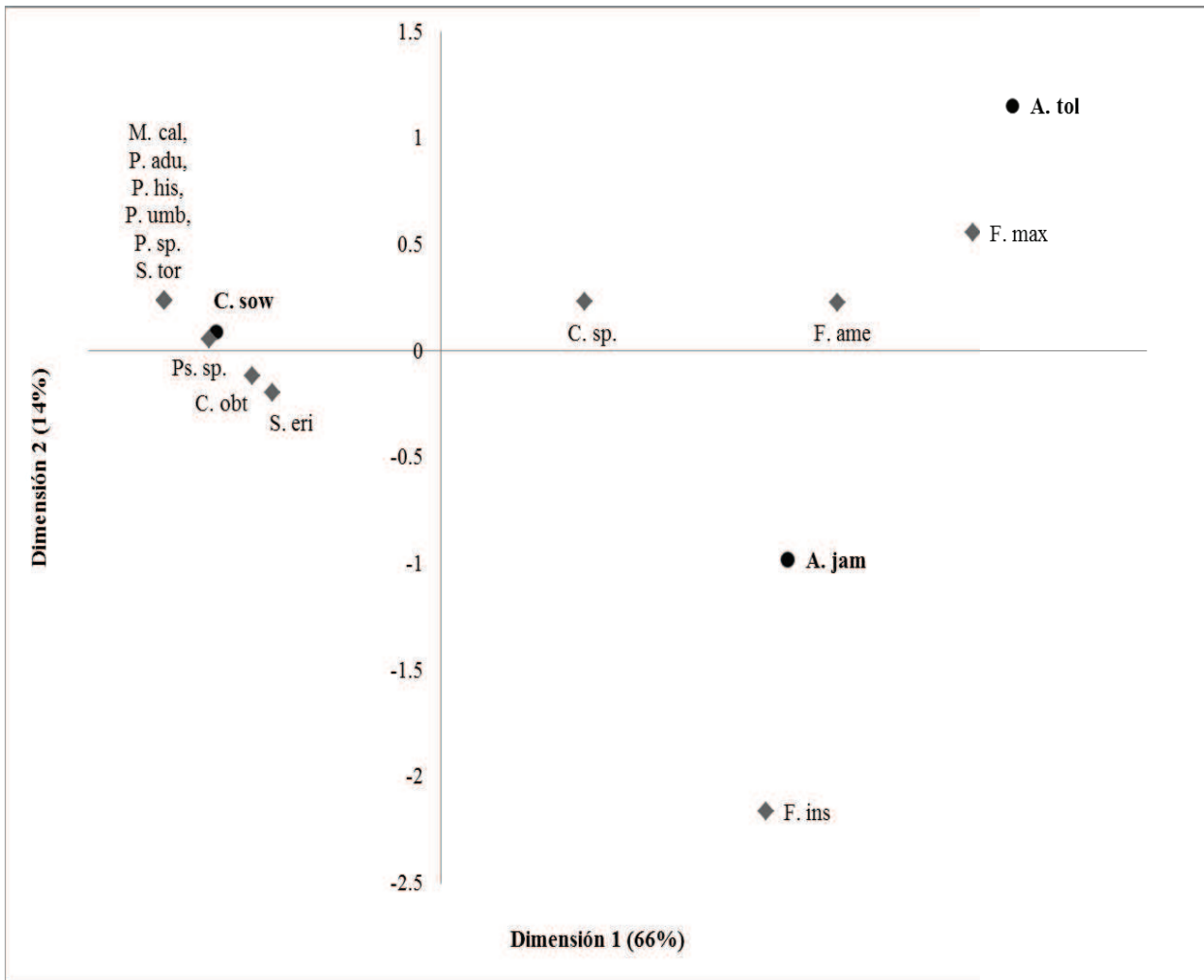


FIGURA 5. Preferencia alimentaria de las tres especies de murciélagos frugívoros más abundantes capturados en SC y ST de abril hasta agosto 2012. Análisis de correspondencia entre murciélagos (C. sow: *Carollia sowelli*, A. jam: *Artibeus jamaicensis* y A. tol: *A. toltecus*) y las especies vegetales que consumen (C. obt: *Cecropia obtusifolia*, F. ame: *Ficus americana*, F. ins: *F. insipida*, F. max: *F. maxima*, M. cal: *Muntingia calabura*, P. adu: *Piper aduncum*, P. his: *P. hispidum*, P. umb: *P. umbellatum*, P. sp.: *Piper sp.* S. eri: *Solanum erianthum*, S. tor: *S. torvum*, Ps sp: *Psychotria sp.*, C. sp: *Cestrum sp.*). El valor entre paréntesis de los ejes representa el porcentaje de la variación explicada por cada dimensión.

En términos de efectividad como dispersor de cada una de las especies de murciélago, *C. sowelli* es el agente dispersor más efectivo con un IED de 0.91, seguido de *A. jamaicensis* con un índice de 0.29 y *A. toltecus* con 0.04; el resto de las especies son agentes menos efectivos de dispersión de las especies vegetales registradas en los sitios de muestreo (cuadro 3).

Cuadro 3. IED: Índice de Efectividad como Dispersor de semillas.

Murciélago frugívoro		B	S	P	IED
Género	especie				
<i>Carollia</i>	<i>sowelli</i>	22.38	43.83	0.93	0.91
<i>Artibeus</i>	<i>jamaicensis</i>	42.13	14.2	0.5	0.29
<i>Artibeus</i>	<i>toltecus</i>	23.07	8.64	0.21	0.04
<i>Sturnira</i>	<i>ludovici</i>	0.83	3.09	0.29	0
<i>Glossophaga</i>	<i>morenoi</i>	2.21	3.09	0.21	0
<i>Sturnira</i>	<i>lilium</i>	0.83	2.47	0.29	0
<i>Artibeus</i>	<i>lituratus</i>	2.76	1.23	0.07	0
<i>Choeroniscus</i>	<i>godmani</i>	0.14	0.62	0.14	0
<i>Artibeus</i>	<i>phaeotis</i>	1.52	0.62	0.07	0
<i>Carollia</i>	<i>subrufa</i>	0.69	0.62	0.07	0
<i>Anoura</i>	<i>geoffroyi</i>	0.97	0	0	0
<i>Centurio</i>	<i>senex</i>	1.52	0	0	0

B: porcentaje de individuos capturados de esa especie de murciélago con respecto al número total de individuos de todas las especies de murciélagos registradas.

S: porcentaje de muestras fecales con semillas obtenidas de cada especie de murciélago con respecto al número total de muestras fecales de todas las especies de murciélagos.

P: proporción de especies vegetales que dispersa cada especie de murciélago del número total de las especies vegetales dispersadas por todas las especies de murciélagos.

Lluvia de semillas en SC y ST. La colecta de la lluvia de semillas en ambos tratamientos fue escasa. En total, se registraron seis muestras fecales en ST, las cuales corresponden a las

especies vegetales: *Ficus maxima* Mill., *Cecropia peltata* L., *Piper aduncum* L., *Solanum erianthum* D. Don, *S. torvum* Sw. y *Psychotria* sp., en los SC se encontró una sola muestra fecal correspondiente a la especie vegetal: *Ficus americana* Aubl.

Eficiencia de murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en áreas perturbadas. La comparación de la germinación de tres especies vegetales indican una latencia germinativa similar (cuatro días para la primer semilla germinada de *P. aduncum*, cinco días para *S. erianthum* y cuatro días para *Psychotria* sp.) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Descripción de la germinación de las especies *P. aduncum*, *S. erianthum* y *Psychotria* sp. extraídas de heces de murciélagos y sembradas en charolas de germinación (sustrato: tierra de sitios de muestreo y agrolita).

Parámetro	P. adun	S. eri	P. sp
Latencia (días)	4	5	4
Eficiencia (% final de germinación)	67.6	52.5	64.2
Tiempo de germinación (días: $\bar{X} \pm DS$)	23.3 \pm 7.6	22.8 \pm 8.4	21.5 \pm 6.4

La acumulación de la abundancia relativa de semillas germinadas de *P. aduncum*, *S. erianthum* y *Psychotria* sp. muestra un disparo de la germinación durante el día 20, el cual no rebasa el 50% de las semillas sembradas. Para el día 26, las especies vegetales *Psychotria*

sp. y *P. aduncum* logran superar este 50%; mientras que *S. erianthum* supera dicho porcentaje de semillas germinadas hasta el día 41 (figura 6). Al final, el tiempo de germinación no mostró diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $X^2 = 1.13$, $gl=2$, $p=0.568$) entre las especies evaluadas (23.3 ± 7.6 días para *P. aduncum*, 22.8 ± 8.4 para *S. erianthum* y 21.5 ± 6.4 para *Psychotria* sp.).

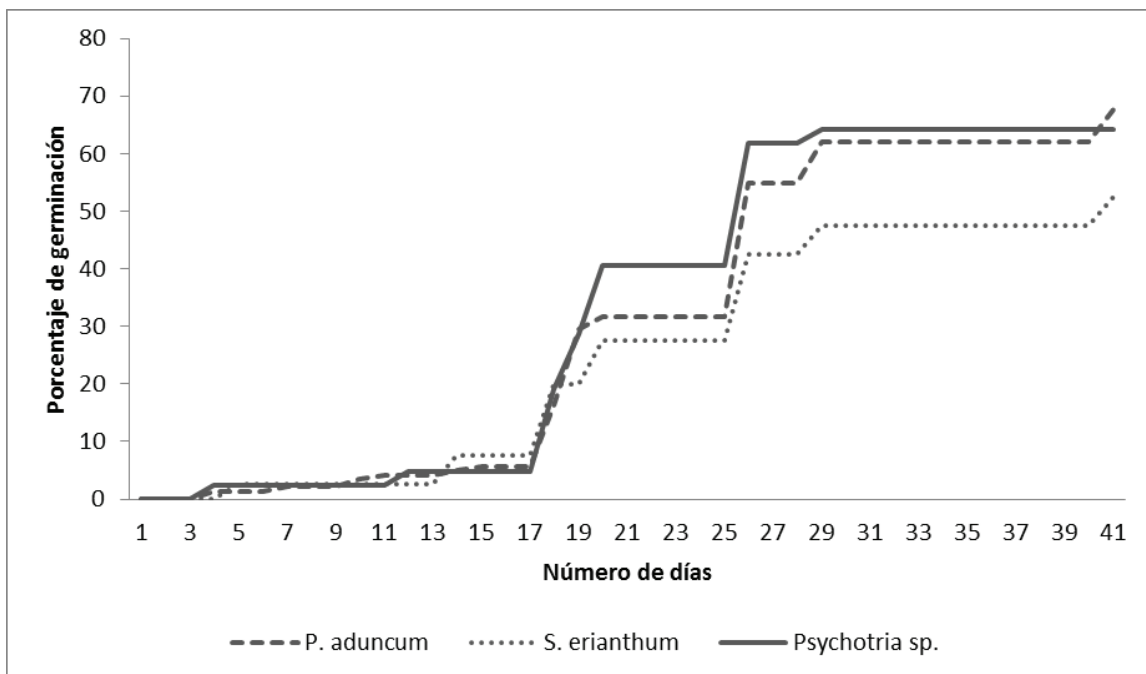


FIGURA 6. Porcentaje acumulado de la germinación de semillas sembradas en el mes de julio de 2012.

La eficiencia germinativa fue similar para las tres especies vegetales dispersadas por *C. sowersii* (*P. aduncum*: 67.6%, $n=142$; *S. erianthum*: 52.5%, $n=20$; y *Psychotria* sp.: 64.2%, $n=42$) ($X^2=3.2$, $gl=2$, $p=0.201$) (Cuadro 4).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

Commercial Fruits as Attraction Agents for Bats can Facilitate Forest Restoration in Degraded Areas in Southern Mexico

Key words: Selva El Ocote, Phyllostomidae, seed dispersal, seed establishment, fruit-eating bats, forest regeneration, wildlife management, Chiapas

RESEARCH PAPER

Odette Preciado-Benítez^{1,2}, Darío A. Navarrete-Gutiérrez¹, Benigno Gómez y Gómez¹ and Anna Horváth¹.

¹ Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n Barrio María Auxiliadora, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

² Address correspondence to Odette Preciado-Benítez: opreciado@gmail.com

1 **ABSTRACT**

2 We evaluated the potential of commercial tropical fruits as attractants with the aim of exploring the
3 feasibility to increase seed dispersal by bats to areas that are highly affected by forest fires within the
4 Selva El Ocote Biosphere Reserve. A field experiment was conducted from April to August 2012 at
5 both perturbed sites that were treated with mature bananas as well as at non-treated control sites. Data
6 were obtained through bat capture events and collecting seeds from seed rain and seeds found within
7 bat feces. We evaluated the richness and abundance of bats and of bat-dispersed plant species, and the
8 effectiveness of each bat species as a disperser. Additionally, germination boxes were set in order to
9 evaluate the establishment of three bat-dispersed plant species. Our results confirm that *Carollia*
10 *sowelli*, *Artibeus toltecus* and *Glossophaga morenoi* were predominantly attracted to sites with fruits.
11 *C. sowelli* was the most effective disperser, followed by *A. jamaicensis* and *A. toltecus*. In the diet of
12 bats we found a higher proportion of pioneer plants; which were mainly shrubs, followed by trees and
13 herbs. The relatively high germination percentage (> 50%) of bat-dispersed species shows the
14 efficiency of bats to place the seeds in perturbed areas which favors colonization and plant
15 establishment. We conclude that the use of commercial fruits to attract bats as a wildlife management
16 technique to restore forests is feasible, however, further studies are needed to decide upon the method
17 in order to effectively include it into the Reserve's restoration program.

18

19 **Key words:** Selva El Ocote, Phyllostomidae, seed dispersal, seed establishment, fruit-eating bats,
20 forest regeneration, wildlife management, Chiapas.

21

1 The degradation and habitat loss of many species, as a consequence of the transformation of native
2 vegetation areas into agricultural and urban lands, result in a huge loss of biodiversity (CBD 2010).
3 Due to the need for developing practices that promote habitat restoration (Fahrig 2003), it is necessary
4 to consider the fundamental ecological process involved in plant succession, such as seed dispersal
5 (Howe & Smallwood 1982; Willson & Traveset 2000; Muscarella & Fleming 2007). Ecological
6 processes are the basis for ecosystem maintenance (SER 2004) and therefore, carrying out practices to
7 favor seed dispersal to perturbed areas may encourage plant succession and contribute to habitat
8 restoration (Brodie & Aslan 2011).

9 Dispersal takes place during early stages of the life cycle of plants and some sedentary animals
10 (Levin et al. 2003). The frugivorous fauna are biotic agents of primary dispersal of angiosperms that
11 help seeds escape from pre and post-dispersal predation, determine recruitment rates of seedlings and
12 allow plants to colonize new habitats (Fleming & Sosa 1994); in addition, increasing the germination
13 rate and allowing the establishment of seedlings at distant sites may favor the genetic exchange
14 between plant species populations, thereby reducing inbreeding (Romo 2004).

15 In fact, seed dispersal is a mutualistic relationship between plants and frugivorous animals as
16 long as a positive effect occurs in the reproductive success of the plant (Schupp 1993; Fleming & Sosa
17 1994). In this sense, the disperser will be: (1) legitimate, when the treatment inside the frugivorous
18 mouth or intestinal tract does not reduce and/or increase germination probability, (2) efficient, if the
19 dispersed seeds are placed at favorable sites for germination, and (3) effective, depending on the
20 contribution that is made by a frugivorous animal to the seed set or seedling establishment compared to
21 that of other animals, e.g. birds, insects and others mammals (Fleming & Sosa 1994). Making a

1 positive correlation between these attributes, however, must be avoided (Schupp 1993; Chambers &
2 MacMahon 1994).

3 The mutualistic relationship of birds and frugivorous mammals as dispersers of angiosperms
4 probably dates back at least 90 million years (Fleming & Kress 2011). This mutualism occurs mainly in
5 rainforests due to the fact that 50-75% of the tree species produce fleshy fruits adapted for the
6 consumption by birds and mammals, and the subsequent dispersal of their seeds (Howe & Smallwood
7 1982). Among neotropical mammals, fruit-eating bats (Chiroptera: Phyllostomidae) are the most
8 important group of seed dispersers, given their exceptional diversity and their feeding habits both in the
9 canopy and in the understory (Romo 1996; Kalko & Handley 2001), playing a fundamental role in
10 terms of effectiveness in the dispersal process (Fleming & Sosa 1994). Their foraging habits make bats
11 act as directional dispersers from one site to another, and permit the dispersal of the seeds from
12 remnant rainforest fragments or riparian vegetation to perturbed areas (Galindo 1998), because most of
13 them can use resources in different elements of a fragmented landscape (Evelyn & Stiles 2003).
14 Furthermore, in the neotropical rainforests, the seed rain dispersed by bats is composed of pioneer
15 species (Fleming & Heithaus 1981; Galindo 1998; Medellín & Gaona 1999; Olea-Wagner et al. 2007;
16 Gonzales et al. 2009). This suggests that frugivorous bats play an outstanding role in plant succession
17 in perturbed areas, and therefore, in the maintenance of plant diversity in this ecosystem (Muscarella &
18 Fleming 2007).

19 Considering that frugivorous bats can contribute to plant regeneration in perturbed areas,
20 olfactory attraction strategies have been discussed previously (Mikich et al. 2003; Bianconi et al.
21 2007), because during foraging, fruit bats detect odors as first sensorial signals to determine the

1 approximate position of mature fruits (Wibke et al. 1998; Korine & Kalko 2005; Hodgkison et al.
2 2007). The attraction of potential seed dispersers is based on resource availability, generally food
3 (Wunderle 1997), so studies suggest that fruit availability from trees or bananas (*Musa* spp.) in
4 perturbed areas may increase seed rain generated by bats (Duncan & Chapman 1999).

5 Our hypothesis establishes that the use of fruits of banana can act as olfactory attractants of this
6 type of fauna which will in turn increase seed rain, promote seed establishment and accelerate the
7 regeneration process in perturbed areas. This study evaluates the use of fruits as attractants of
8 frugivorous bats and determines if they increase the seed diversity dispersed by these species in an
9 efficient and effective manner in neotropical perturbed areas.

10

11 **METHODS**

12 Study Area

13 The study was conducted in highly affected areas by the intense forest fires which occurred in 1999 and
14 2000 in the Selva El Ocote Biosphere Reserve (SEOBR), located in northwestern Chiapas, Mexico
15 (16°45'42"-17°09'00" N, 93°54'19"-93°21'20" W) with an average elevation of 1,150 m (Fig. 1). The
16 weather is warm and wet (rain is present throughout the year). The average annual precipitation is
17 2,145.2 mm and an average temperature of 23.3°C. It has a pronounced rainy season from June to
18 October (monthly average of 243.5 mm), and scattered precipitation events from November to May
19 with a monthly average of 118.27 mm (SMN 2010). The SEOBR is considered one of the last remnants
20 of evergreen forest in Mexico and probably in Mesoamerica, with about 60 characteristic canopy tree
21 species, including the genera: *Aphananthe*, *Astronium*, *Brosimum*, *Bursera*, *Pouteria*, *Cedrela*, *Ceiba*,

1 *Cordia*, *Ficus*, *Licania*, *Louteridium*, *Manilkara*, *Pseudolmedia*, *Quararibea*, *Zanthoxylum*, *Spondias*,
2 *Stemmadenia*, *Swietenia* y *Zinowiewia*, as well as the following genera in the lower canopy: *Senecio*,
3 *Astrocaryum*, *Chamaedorea*, *Zamia* and *Dioscorea* (CONANP 2001; Maldonado et al. 2009). In
4 perturbed areas, the liana “bejuco” (*Arthrostyidium excelsum*) predominates and it is possible to find
5 individuals of the following tree species: *Acacia farnesiana*, *A. pennatula*, *Cecropia obtusifolia*. and
6 *Cordia alliodora* (Maldonado et al. 2009).

7 8 Experimental design

9 Six study sites (90 m² each) where established in the ejido Emilio Rabasa in perturbed areas located
10 100 m to 150 m away from the nearest conserved forest fragment. The evaluation of fruits as attractants
11 of frugivorous bats was performed through the comparison of three control sites and three treatment
12 sites (hereafter, CS and TS). We established pairs of sites to be sampled simultaneously, one CS and
13 one TS (Fig. 1). The category of each site was the same throughout the study. All the fruits were
14 obtained from local markets in the city of San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. The CS was untouched,
15 while in the TS we used approximately 1.5 kg of bananas. Every afternoon, the fruits were split in half,
16 peeled and hung from trees with a string, at an approximate height of 1.60 m, since frugivorous bats
17 such as *Sturnira* spp. and *Carollia* spp. usually forage within understories that have similar average
18 heights (Loayza et al. 2006). The fruits were renewed before the start of each bat capture. At the end of
19 the final TS sampling night, the fruits were removed in order to avoid influencing the sampling at the
20 next TS. The samplings were done from April to August 2012.

21

1 Bat monitoring

2 To determine bat diversity we used three mist nets (12 X 2.5 m, 9 X 2.5 m and 6 X 2.5 m), in each site.
3 Mist nets were opened every day at dusk to be checked every 30 min for 6 hours during each sampling
4 night. This was repeated every month in each site during two or three consecutive nights of the new
5 moon. The bat sampling effort by site in a night was 405 m²net-h which represents a total of 34,020
6 m²net-h. Each captured individual was identified taxonomically by their external features (Medellín et
7 al. 2008).

8 For data analysis we used the Kolmogorov-Smirnov normality test. The Wilcoxon rank test was
9 used to compare average bat richness between CS and TS. Additionally, we used a Chi-square test to
10 verify the bat species abundance dependency in CS and TS.

11 To evaluate the effectiveness of each bat species as a seed disperser agent, we modified the
12 Disperser Index of Importance (DII *sensu* Galindo et al. 2000) and proposed the Disperser Index of
13 Effectiveness (DIE). The DIE is calculated with the formula: $DIE=(S*B*P)/1000$, where, S is the
14 percentage of fecal samples from each species of bat that contain seeds out of the total fecal samples
15 collected, B is the percentage of individuals captured from one bat species out of the total number of all
16 individuals captured, and P is the proportion of plant species dispersed by each species of bat out of the
17 total number of plant species dispersed by all bats registered. To determinate the P value, each fecal
18 sample with at least one seed was counted as an event, the samples with seeds from two species as two
19 events, and so on. The value rank goes from 0 to 10.

20

21 Bat fecal samples

1 We put a plastic strip (12 X 1 m) under each mist net to collect fecal samples of tangled bats (Galindo-
2 González et al. 2009). The captured individuals were put into a fabric bag during morphometric data
3 registration, which helped to obtain more samples.

4 To determine the diet of captured bats, we did a list of the plant species dispersed by each bat
5 species recorded. The seeds were classified into the following successional categories: pioneer and
6 persistent, along with their growth forms: herbs, shrubs and trees (Ibarra-Manríquez et al. 2001). We
7 determined food preference by using a correspondence analysis. In this analysis, the inertia value
8 represents the level of variation within the data. A low inertia value represents a low level of variation
9 due to the fact that the data values are close to their average profile, which means that there exists little
10 association or correlation between variables. If the inertia is high, the association between variables is
11 higher (Greenacre 2008).

12

13 Seed rain sampling

14 We put four seed collectors in each study site, each collector was a round piece of plastic 2 m in
15 diameter and black in color to avoid any light reflection that could scare away the bats. Each collector
16 was hung from the vegetation at 50 cm above the ground during bat sampling. The seed rain sampling
17 effort by site each night was 4 collectors-h, and the total sampling effort was 2,016 collectors-h. From
18 the seed rain obtained, we only looked for seeds embedded in fecal material (zoocoric-dispersed seeds).

19 Every fecal sample was put individually inside a wax paper bag with the date, treatment, and
20 when appropriate, the individual capture number and bat species. The seed samples were dried and
21 counted at the laboratory and identified using a reference collection from the ECOSC-H (ECOSUR,

1 San Cristóbal de Las Casas) and CHIP (SEMAHN, Tuxtla Gutiérrez) herbariums, as well as through
2 consultations with a specialist from the Universidad Nacional Autónoma de México's Institute of
3 Biology (UNAM, city of Mexico).

4

5 Seed germination

6 We compared the three most abundant plant species found in the fecal material of the bat species that
7 produced the most fecal samples, in this case, *Carollia sowelli*. The sowing was done in germination
8 boxes with a mix of vermiculite and soil taken from the study sites and were irrigated daily. The
9 germination boxes were left at the ejido Emilio Rabasa to maintain the proper conditions of the study
10 area.

11 Seed germination was recorded when the cotyledons became visible. We counted germinated
12 seeds every three days during 25 days after the sowing. To determine the germination latency, we
13 recorded the number of days it took for the first seed of each plant species to germinate. Then, the
14 germination efficiency (final germination percentage) for the three plant species was determined by the
15 total number of seeds that successfully germinated. The Kolmogorov-Smirnov test was used to
16 determine if the data fit within a normal distribution. Then, we used a Kruskal-Wallis test to determine
17 if differences exist between the germination rates of each bat-dispersed plant species. Finally, the Chi-
18 square test was used to verify if there were any differences in the germination efficiency between the
19 three plant species.

20 All statistical analyses were run in the IBM SPSS Statistics 15.0 version, with an alpha value of
21 $\alpha \leq 0.05$.

1

2 RESULTS

3

4 Frugivorous bat diversity in CS and TS

5 We captured 375 bats in CS and 355 in TS, in total 730 bats belonging to 19 species of which 17
6 are Phyllostomidae, and 16 species of them are frugivores ($N=724$) (Table 1).

7 We did not find significant differences in the average richness of bats in CS and TS ($Z=-1.67$,
8 $P= 0.09$) (Fig. 2). Regarding the abundance, just three bat species represent more than 80 percent of the
9 total number of registered individuals (*Artibeus jamaicensis*: 41.7%, *A. toltecus*: 23% and *Carollia*
10 *sowelli*: 22.3%; $N=724$) . But, the differences in the abundance of the species *A. jamaicensis*, *A.*
11 *toltecus*, *C. sowelli*, *A. lituratus* and *Glosophaga morenoi* in TS (33.8%, 52.1%, 67.9%, 30.0% and
12 56.3%; respectively) and in CS (66.2%, 47.9%, 32.1%, 70% and 43.8%; respectively) indicate a
13 significant influence of the fruits as attractants of *A. toltecus*, *C. sowelli* and *G. morenoi* ($X^2=54.2$, $df=4$,
14 $P=0.000$) (Fig. 3).

15

16 Diet, food preference and the effectiveness of frugivorous bats as dispersers

17 We counted a total of 162 fecal samples of 12 Phyllostomidae bats species, 35 (21.6%) of which
18 contained fruit waste without seeds and a total of 127 (78%) fecal samples with seeds (Table 2).

19 Most fecal samples had seeds from one plant species (93.7%), and only eight fecal samples had
20 seeds from two plant species. The successional category that predominated were pioneer species
21 (64.2%, $N=14$) of which we recorded a higher number of shrubs, followed by trees and finally

1 herbaceous species (42.8%, 35.7% and 21.4%, respectively) (Table 2).

2 We also found *C. sowelli* has a food preference for the plant species *Psychotria* sp. indicated by
3 the inertia of the two dimensions that explain the 80% variance ($X^2=87.15$, $df=24$, $P=0.000$). *Artibeus*
4 *toltecus* and *A. jamaicensis* did not show any food preferences (Fig. 4).

5 According to the DIE, *C. sowelli* is the most effective dispersal agent, followed by *A.*
6 *jamaicensis* and *A. toltecus* (0.91, 0.29, 0.04; respectively); the rest of the species were not effective
7 seed dispersal agents at the study sites.

8

9 Seed rain in CS and TS

10 The seed rain collected at the sites was scarce. We registered six fecal samples in TS, corresponding to
11 the following plant species: *Ficus maxima* Mill., *Cecropia peltata* L., *Piper aduncum* L., *Solanum*
12 *erianthum* D. Don, *S. torvum* Sw. and *Psychotria* sp. At the CS we only found one fecal sample which
13 contained seeds, identified as *Ficus americana* Aubl.

14

15 The efficiency of frugivorous bats as seed dispersers in perturbed areas

16 The comparison of three plant species indicates that they all share a similar germination latency (Table
17 3) and the germination velocity did not show significant differences between the evaluated plant
18 species (Kruskal-Wallis, $X^2=1.13$, $df=2$, $P=0.568$) (23.3 ± 7.6 days for *P. aduncum*, 22.8 ± 8.4 for *S.*
19 *erianthum* and 21.5 ± 6.4 for *Psychotria* sp.) (Fig. 5).

20 The germination efficiency was similar for the three plant species dispersed by *C. sowelli* (*P.*
21 *aduncum*: 67.6%, $N=142$; *S. erianthum*: 52.5%, $N=20$; and *Psychotria* sp.: 64.2%, $N=42$) ($X^2=3.2$,

1 df=2, $P=0.201$) (Table 3).

2

3 **DISCUSSION**

4

5 The 16 bat species captured in this study represent 48.4 percent of the Phyllostomidae frugivores
6 recorded for the study area (CONANP 2001). The capture frequency of bat species in the study sites is
7 similar to other studies realized in fragmented neotropical rainforests, where the incidence of the
8 majority of species is low while *Carollia* spp. and *Artibeus* spp. tend to dominate in fragmented areas
9 (Fleming 1986; Estrada & Coates-Estrada 2002).

10 Frugivorous bats both forage in and move between fragmented areas, however as the distance
11 between conserved forest and successional areas increases, the chance for bats to contribute as seed
12 dispersers to these areas becomes increasingly less (Ingle 2003). Recent studies confirm that the use of
13 essential oils of chiropterochoric fruits in perturbed areas effectively produce an attractant effect on
14 frugivorous bats; however, few of them identified the species attracted, e.g. *Carollia perspicillata* and
15 *Artibeus lituratus* (Aguirre et al. 2003; Mikich et al. 2003; Bianconi et al. 2007; Bianconi et al. 2012).
16 The results of this study prove the hypothesis of the successful use of *Musa paradisiaca* and *Mangifera*
17 *indica* in perturbed areas to increase the abundance of *C. sowelli*, *A. toltecus* and *G. morenoi*. In this
18 sense, Bianconi et al. (2007) mention that when an area lacks chiropterochoric fruits preferred by
19 frugivorous bats, as in our study sites, these animals are attracted by the odor of other fruits species.
20 The ability to use these fruits as attractants for frugivorous bats most likely is due to the concentrations
21 of ethanol, a final degradation product of the sugar present in all fruits, that exist in mature fruit, which

1 serve as an olfactory signal for these species (e.g. mango juice, Sánchez et al. 2004).

2 We recorded that *Carollia sowelli*, previously considered a Piperacea specialist (Arteaga &
3 Moya 2002; Gonçalves et al. 2008) feeds on *Solanum erianthum* and *Psychotria* sp. in amounts similar
4 to that of *Piper aduncum*. *A. jamaicensis* and *A. toltecus*, both considered facultative specialists on the
5 *Ficus* and *Cecropia* genera when foraging in areas that have both perturbation regimens and certain
6 floristic compositions (Giannini & Kalko 2004; Gonçalves et al. 2008), showed no food preference. We
7 did, however, record more *Ficus* and *Solanum*, than *Cecropia* seeds in their fecal samples. The
8 attraction of the nectar-feeding bat *Glossophaga morenoi* most likely was due to the fact that it usually
9 feeds on pollen from *Musa* spp. and to a lesser extent, on fruits (Sánchez & Alvarez 2000). In our study
10 sites, *G. morenoi* fed on *Ficus maxima*, *Muntingia calabura* and *Cecropia obtusifolia*, the last being
11 considered the preferred food source for this bat (Giannini & Kalko 2004; Gonçalves et al. 2008).

12 Despite the fact that *A. jamaicensis* was the most abundant species, it was not the most effective
13 disperser, which may be because *A. jamaicensis* usually takes single bites out of a fruit in order to
14 extract the juice while the remaining seed-containing pulp is spit out of the mouth and falls under the
15 feeding roosts (Bonaccorso & Gush 1987). In contrast, both *Carollia sowelli*, the most effective
16 disperser in the study sites and *Glossophaga morenoi*, a less effective seed disperser, masticate pulp
17 much more rapidly and swallow everything including the seeds (Bonaccorso & Gush 1987) which are
18 then dispersed when they fly between fragments or to vegetation that offers them food and protection
19 (Galindo 1998).

20 The comparison between the plant species that are part of the bats' diets with plant species
21 found in seed rain did make it possible to confirm that frugivorous bats contribute to seed dispersal in

1 the study sites. Such an observation is attributable to the fact that frugivorous bats prefer feeding on
2 mature fruits (Aguirre et al. 2003; Michik et al. 2003), so they usually fly around while searching for
3 the odor source, increasing the probability to defecate before reaching their food (Bianconi et al. 2007).
4 Additionally, germination success of more than 50% for *S. erianthum*, *P. aduncum* and *Psychotria* sp.,
5 confirms the efficiency of frugivorous bats in carrying pioneer seeds to favorable areas for their
6 germination. The seeds last just a few minutes in the digestive tract of the bats (15-20 min *sensu*
7 Fleming & Heithaus 1981), allowing them to be taken to clearings in one single night (Galindo 1998).
8 Consequently, the use of fruits in perturbed areas to attract bats may decrease the number of seeds that
9 are deposited under roosts within the forest close to parent plants, which are locations with lower
10 germination percentages compared to germination in sites without tree cover (Fleming 1981), thereby
11 increasing the efficiency of bats as seed dispersers in perturbed areas to facilitate the establishment of
12 pioneer vegetation coverage.

13 Both the germination latency and efficiency of *P. aduncum*, *S. erianthum* and *Psychotria* sp. are
14 similar to other studies (Heer et al. 2010). However, we recommend testing the *in situ* final destinations
15 of bat-dispersed seeds due to both abiotic (e.g. precipitation regimens) and biotic factors, such as
16 beetles which act as post- seed dispersal agents that can affect germination rates (Chambers &
17 MacMahon 1994; Ponce-Santizo et al. 2006).

18 Considering our results, we can suggest the use of fruits to attract bats during the initial steps of
19 restoration work in forest clearings. *Muntingia calabura* individuals, a pioneer species dispersed by
20 bats in our study sites, can have fruits available as a food resource for bats and birds as well as serve as
21 roosts for these same fauna just two years after their establishment (Fleming et al. 1985; Galindo 1998).

1 But if we prioritize the establishment of persistent species such as *Ficus maxima*, dispersed by *A.*
2 *jaimacensis*, we must install feeding roosts.

3 Finally, it is important to emphasize that in contrast to the use of essential oils from
4 chiropterochoric fruits that formed part of the methodology in others studies (Bianconi et al. 2012), the
5 use of commercial fruits in this study did not compromise the availability of wild fruit in the study area.

6

7 **IMPLICATIONS FOR PRACTICE**

8

- 9 • The use of mature fruits, like bananas, increases the effectiveness and efficiency of certain
10 frugivorous bats as seed dispersers in neotropical perturbed areas.
- 11 • A successful strategy to attract frugivorous bats must be based on the behavioral habits of the
12 bats species present in the areas as well as the restoration needs. We, therefore, recommend the
13 use of tropical fruits to increase the effectiveness of the bats as seed dispersers in areas without
14 tree cover.
- 15 • The attraction of an effective seed-dispersing species such as *C. sowelli* increases the
16 probability that pioneer species will be dispersed which in turn generate microclimates for the
17 short-term establishment of other plant species and encourage the succession process.
- 18 • The neotropical perturbed areas allow for the establishment of the pioneer plant species
19 *Solanum erianthum*, *Piper aduncum* and *Psychotria* sp. dispersed by the frugivorous bat *C.*
20 *sowelli*.

21

1 **ACKNOWLEDGMENTS**

2

3 We would like to thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the postgraduate scholarship,
4 and the Programa de Apoyo a Tesis de Maestría for the economic support granted to the first author. To
5 the Fondo para Áreas Naturales Protegidas for the financial support. To the Comisión Nacional de
6 Áreas Naturales Protegidas, SEOBR staff during the field period, and to Víctor H. Mendoza Saenz,
7 Magaly Ortíz, and Antonio Muñoz Alonso for their technical and logistic support during the field work.
8 To the ejido Emilio Rabasa for their support and permission to allow us to work on their lands. To
9 Hugo Perales for his comments regarding the experimental design. To Eduardo Martínez who helped
10 with the plant characterization of our study sites. Ivar Vleut, Mario Ishiki, Oscar Farrera Sarmiento,
11 and Edmundo Huerta who helped with the identification of collected seeds, and to Consuelo Lorenzo,
12 Julieta Vargas and Edmundo Huerta for their collaboration during the seed identification process. And
13 Noah Chutz who reviewed the English version of the manuscript.

14

15 **LITERATURE CITED**

16

17 Aguirre, L.F., A. Herrel, R. Van-Damme, and E. Matthysen. 2003. The implications of food hardness
18 for diet in bats. *Functional Ecology* **17**:201–212.

19 Arteaga, L.L., and M.I. Moya. 2002. Sobreposición de dieta y variación de la estructura de las
20 comunidades de aves y murciélagos frugívoros en fragmentos de bosque de la Estación
21 Biológica del Beni. *Ecología en Bolivia* **37**:15-29.

- 1 Bianconi, G.V., S.B. Mikich, S.D. Teixeira, and B.H.L.N.S. Maia. 2007. Attraction of fruit-eating bats
2 with essential oils of fruits: a potential tool for forest restoration. *Biotropica* **39**:136-140.
- 3 Bianconi, G.V., M.S. Urubatan, A.P. Cruz-Neto, and S.B. Mikich. 2012. Use of fruit essential oils to
4 assist forest regeneration by bats. *Restoration Ecology* **20**:211-217.
- 5 Bonaccorso, F.J., and T.J. Gush. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive
6 Phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* **56**:907-920.
- 7 Brodie, J.F., and C.E. Aslan. 2011. Halting regime shifts in floristically intact tropical forests deprived
8 of their frugivores. *Restoration Ecology* 1-5.
- 9 CBD 2010. La biodiversidad en 2010. Pages 17-23 in: Secretaría de la Convención sobre la Diversidad
10 Biológica, editors. *Perspectiva mundial sobre la biodiversidad*, Montreal.
- 11 Chambers, J.C., and J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds
12 and their implications for naturaland managed systems. *Annual Review of Ecology and*
13 *Systematics* **25**:263-292.
- 14 CONANP 2001. Descripción del área en el contexto nacional, regional y local. Pages 6-18 in Comisión
15 Nacional de Áreas Naturales Protegidas, editors. *Programa de Manejo de la Reserva de la*
16 *Biósfera Selva El Ocote*, México.
- 17 Duncan, R.S., and C.A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned
18 agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9**:998-1008.
- 19 Evelyn, M.J., and D.A. Stiles. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium*
20 and *Arbiteus intermedius*) in fragmented neotropical forest. *Biotropica* **35**:405-418.
- 21 Estrada, A., and R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an

- 1 agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* **103**:237–
2 245.
- 3 Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology,*
4 *Evolution, and Systematics* **34**:487-515.
- 5 Fleming, T.H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a
6 bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* **51**:42-46.
- 7 Fleming, T.H., and E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical
8 forests. *Biotropica* **13**:45-53.
- 9 Fleming, T.H., C.F. Williams, and F.J. Bonaccorso, and L.H. Herbst. 1985. Phenology, seed dispersal,
10 and colonization in *Muntingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *American Journal of Botany*
11 **72**:383-391.
- 12 Fleming, T.H. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista*
13 *Chilena de Historia Natural* **59**:135-150.
- 14 Fleming, T.H., and V.J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive
15 success of plants. *Journal of Mammalogy* **75**:845-851.
- 16 Fleming, T.H., and W.J. Kress. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* **37**:521-
17 530.
- 18 Galindo, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y
19 regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* **73**:57-74.
- 20 Galindo-González, J., S. Guevara, and V.J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seeds rains at isolated
21 trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* **14**:1693-1703.

- 1 Galindo-González, J., G. Vázquez-Domínguez, R.A. Saldaña-Vázquez, and J.R. Hernández-Romero.
2 2009. A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*
3 **25**:205–209.
- 4 Giannini, N.P., and E.K.V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of Phyllostomid bats in
5 Panama. *Oikos* **105**:209-220.
- 6 Gonzales, R.S., N.R. Ingle, D.A. Lagunzad, and T. Nakashizuka. 2009. Seed dispersal by birds and bats
7 in lowland Philippine forest successional area. *Biotropica* **41**:452-458.
- 8 Gonçalves, S.A., O. Gaona, and R.A. Medellín. 2008. Diet and trophic structure in a community of
9 fruit-eating bats in Lacandon forest, México. *Journal of Mammalogy* **89**:43-49.
- 10 Greenacre, M. 2008. La práctica del análisis de correspondencia. Pages 67-89 in *Manuales Fundación*
11 *BBVA*, editors. Madrid.
- 12 Heer, K., L. Albrecht, and E.K.V. Kalko. 2010. Effects of ingestion by neotropical bats on germination
13 parameters of native free-standing and strangler Figs (*Ficus* sp., Moraceae). *Oecologia*
14 **163**:425–435.
- 15 Hodgkison, R., A. Manfred, E.K.V. Kalko, C. Häberlein, S. Schulz, W.A.W. Mustapha, A. Zubaid, and
16 T.H. Kunz. 2007. Chemical ecology of fruit bat foraging behavior in relation to the fruit odors
17 of two species of paleotropical bat-dispersed figs (*Ficus hispida* and *Ficus scortechinii*). *Journal*
18 *of Chemical Ecology* **33**:2097-2110.
- 19 Howe, H.F., and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and*
20 *Systematics* **13**:201-228.
- 21 Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez, and K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain

- 1 forest in México. *American Journal of Botany* **88**:1801-1812.
- 2 Ingle, N.R. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and
3 successional vegetation. *Oecologia* **134**:251–261.
- 4 Kalko, E., and C. Handley. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and
5 implications for conservation. *Plant Ecology* **153**:319-333.
- 6 Korine, C., and E.K.V. Kalko. 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats
7 (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
8 **59**:12–23.
- 9 Levin, S.A., H.C. Muller-Landau, R. Nathan, J. Chave. 2003. The ecology and evolution of seed
10 dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*
11 **34**:575-604.
- 12 Loayza, A.P., R.S. Rios, and D.M. Larrea-Alcázar. 2006. Disponibilidad de recurso y dieta de
13 murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* **41**:7-
14 23.
- 15 Maldonado, M.L., D.A. Rodríguez, E. Guízar, J. Velázquez, and S. Náñez. 2009. Reducción en riqueza
16 de especies arbóreas por incendios en la Reserva Selva El Ocote, Chiapas. *Rev. Ciencia Forestal*
17 *en México* **34**:127-148.
- 18 Medellín, R.A., and O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of
19 Chiapas, Mexico. *Biotropica* **31**:478-485.
- 20 Medellín, R.A., T.H. Arita, and O. Sánchez. 2008. Identificación de los Murciélagos de México: clave
21 de campo. Instituto de Ecología, UNAM. México.

- 1 Mikich, S.B., G.V. Bianconi, B.H.L.N.S. Maia, and S.D. Teixeira. 2003. Attraction of the fruit-eating
2 bat *Carollia perspicillata* to *Piper gaudichaudianum* essential oil. *Journal of Chemical Ecology*
3 **29**:2379-2383.
- 4 Muscarella, R., and T.H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession.
5 *Biological Reviews* **82**:573-590.
- 6 Olea-Wagner, A., C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz, L. León-Paniagua. 2007. Diversidad de frutos que
7 consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona,
8 Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**:191-200.
- 9 Ponce-Santizo, G., E. Andresen, E. Cano, and A. Cuarón. 2006. Dispersión primaria de semillas por
10 primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica*
11 **38**:390–397.
- 12 Romo, M. 1996. Seasonal variation in fruit consumption and seed dispersal by canopy bats (*Artibeus*
13 *spp.*) in a lowland forest in Peru. *Vida Silvestre Neotropical* **5**:110-119.
- 14 Romo, M. 2004. Regeneration ecology and population structure of the emergent tree *Dipterix*
15 *micrantha* (Fabaceae) in floodplain forests of the Manu river, Amazon Peru. *Annales*
16 *Universitatis Turkuensis*.
- 17 Sánchez, C.N., and T. Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga*
18 (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* **81**:23-62.
- 19 Sánchez, F., C. Korine, B. Pinshow, and R. Dudley. 2004. The possible roles of ethanol in the
20 relationship between plants and frugivores: first experiments with egyptian fruit bat. *Integrative*
21 *and Comparative Biology* **44**:290-294.

- 1 Schupp, E. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Pages 15-29 in
2 Fleming, T.H. and A. Estrada, editors. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary
3 aspects, Bruselas.
- 4 S.E.R. 2004. Principios de SER International sobre la restauración ecológica. Society for Ecological
5 Restoration (SER). Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. Society for Ecological
6 Restoration International, Tucson, UEA.
- 7 SMN. 2010. URL <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/normales.html> (accessed on 31 october
8 2011).
- 9 Wibke, T., E.K.V. Kalko, and H.U. Schnitzler HU. 1998. The roles of echolocation and olfaction in two
10 Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on Piper.
11 Behavioral Ecology and Sociobiology **42**:397-409.
- 12 Willson, M., and A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. Pages 85-110 in M. Fenner, editor.
13 Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- 14 Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on
15 degraded tropical lands. Forest Ecology and Management **99**:223-235.

1 TABLES

2

Table 1. Taxonomic list, diet (frug: frugivorous, nec:nectarivorous, ins: insectivorous, hem: hematophagous), number and, in parentheses, percentage of captured bats recorded at CS: control sites and TS: treatment sites from April to August 2012.

	Family	Subfamily	Genera	Species	Diet	Individual number (%)		
						CS	TS	
1	Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia</i>	<i>sowelli</i>	frug	52 (13.9)	110 (31.2)	
2			<i>Carollia</i>	<i>perspicillata</i>	frug	-	2 (0.5)	
3			<i>Carollia</i>	<i>subrufa</i>	frug	3 (0.8)	2 (0.5)	
4		Glossophaginae	<i>Anoura</i>	<i>geoffroyi</i>	nec-ins-frug	-	7 (1.9)	
5			<i>Choeroniscus</i>	<i>godmani</i>	nec-ins-frug	-	1 (0.2)	
6			<i>Glossophaga</i>	<i>morenoi</i>	nec-ins-frug	7 (1.8)	9 (2.5)	
7			<i>Glossophaga</i>	<i>commissarisi</i>	nec-ins-frug	1 (0.2)	3 (0.8)	
8		Stenodermatinae	<i>Artibeus</i>	<i>jamaicensis</i>	frug-ins	200 (53.7)	102 (28.9)	
9			<i>Artibeus</i>	<i>lituratus</i>	frug-ins	14 (3.7)	6 (1.7)	
10			<i>Artibeus</i>	<i>phaeotis</i>	frug-ins	2 (0.5)	8 (2.2)	
11			<i>Artibeus</i>	<i>toltecus</i>	frug-ins	80 (21.5)	87 (24.7)	
12			<i>Centurio</i>	<i>senex</i>	frug-ins	7 (1.8)	4 (1.1)	
13			<i>Chiroderma</i>	<i>salvini</i>	nec-ins-frug	1 (0.2)	-	
14			<i>Platyrrhinus</i>	<i>helleri</i>	frug-ins	2 (0.5)	2 (0.5)	
15		Desmodontinae	<i>Sturnira</i>	<i>ludovici</i>	frug-ins	-	6 (1.7)	
16			<i>Sturnira</i>	<i>lilium</i>	frug-ins	3 (0.8)	3 (0.8)	
17			<i>Desmodus</i>	<i>rotundus</i>	hem	-	1 (0.2)	
18			Mormoopidae	<i>Pteronotus</i>	<i>parnelli</i>	ins	3 (0.8)	1 (0.2)
19			Vespertilionidae	<i>Myotis</i>	<i>keaysi</i>	ins	-	1 (0.2)
TOTAL						375	355	

Table 2. Plant species, successional category, growth form and number (relative frequency) of 12 phyllostomid species fecal samples collected at CS: control sites and TS: treatment sites, from April to August 2012.

Plant species	Success category ¹	Growth form ²	Phyllostomid species ³ fecal samples collected and the percentage in parenthesis										
			C. sow.	A. jam.	A. tol.	S. lud.	G. mor.	S. lil.	A. lit.	C. god.	A. pha.	C. sub.	A. geo.
Cecropiaceae													
<i>Cecropia obtusifolia</i> L.	PI	Tr	7 (7.8)	1 (3.5)		2 (28.5)	1 (14)	1 (20)					
Moraceae													
<i>Ficus americana</i> Aubl.	PE	Tr	2 (2.2)	4 (14.2)	4 (22)		3 (43)				0.5 (50)		
<i>Ficus insipida</i> Willd.	PE	Tr	1 (1.1)	6 (21.4)									
<i>Ficus maxima</i> Mill.	PE	Tr	1 (1.1)	7 (25)	9 (50)			2 (100)			1 (50)		
Muntingiaceae													
<i>Muntingia calabura</i> L.	PI	Tr	3 (3.3)				1 (14)				0.5 (50)		
Piperaceae													
<i>Piper aduncum</i> L.	PI	Sh	10.5 (11.7)										
<i>Piper hispidum</i> Kunth	PI	Sh	3.5 (3.9)			1 (14)		1 (20)					
<i>Piper umbellatum</i> L.	PI	Sh	3.5 (3.9)										
<i>Piper</i> sp.	PI	Sh	3 (3.3)										
Solanaceae													
<i>Solanum erianthum</i> D. Don	PI	He	16.5 (18.5)	3 (10.7)									
<i>Solanum torvum</i> Sw.													
	PI	He	3.5 (3.9)			1.5 (21.4)		1 (20)					
<i>Cestrum</i> sp.	PI	He	2 (2.2)	1 (3.5)	1 (5.5)								
Rubiaceae													
<i>Psychotria</i> sp.	PE	Sh	14.5 (16.2)	1 (3.5)		0.5 (7)					1 (100)		
Sp.	PE	Sh						1 (20)				1	1
Without seeds			18 (20.2)	5 (17.8)	4 (22)	2 (28.5)	2 (28.5)	1 (20)	1 (50)	2	1	1	1
Total samples number			89	28	18	7	7	5	2	1	2	1	1

¹ Successional category: PI, pioneer and PE, persistent (Ibarra-Manríquez et al. 2001).

² Growth form: He, herbs. Sh, shrubs. Tr, trees (Ibarra-Manríquez et al. 2001).

³ *Carollia sowelli*, *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus toltecus*, *Sturnira ludovici*, *Glossophaga morenoi*, *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus*, *Choeromiscus godmani*, *Artibeus phaeotis*, *Carollia subrufa*, *Anoura geoffroyi* y *Centurio senex*.

1
2
3
4

5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

Table 3. Species germination description. P. adun: *P. aduncum*, S. eri: *S. erianthum* and P. sp: *Psychotria* sp. The seeds were obtained from bat fecal samples and sowed in germination boxes (substratum mix: soil extracted from study sites and vermiculite).

Parameter	P. adun	S. eri	P. sp
Latency (days)	4	5	4
Efficiency (final germination %)	67.6	52.5	64.2
Germination velocity (days: $\bar{X} \pm DS$)	23.3 \pm 7.6	22.8 \pm 8.4	21.5 \pm 6.4

1 **FIGURES LEGENDS**

2 FIGURE 1. Location of study sites in the ejido Emilio Rabasa at SEOBR in Chiapas, México. CS:
3 control sites, TS: treatment sites. The distant between CS1-TS1, CS2-TS2 and CS3-TS3 was 184.81 m,
4 135.37 m and 108.98 m, respectively.

5 FIGURE 2. Phyllostomid species average number ($X \pm Sx$) at study sites from April to August 2012.
6 CS: control sites (2.9 ± 1.25) and TS: treatment sites (3.35 ± 1.51).

7 FIGURE 3. Percentage of the five captured frugivorous bat species more abundant in CS: control sites
8 and TS: treatment sites, from April to August 2012 (*Artibeus jamaicensis*, *A. toltecus*, *Carollia sowelli*,
9 *A. lituratus* and *Glossophaga morenoi*).

10 FIGURE 4. Feeding preferences of three phyllostomid species in CS: control sites and TS: treatment
11 sites, from April to August 2012. Correspondence analysis between bats (C. sow: *C. sowelli*, A. jam: *A.*
12 *jamaicensis*, A. tol: *A. toltecus*) and plant species (C. obt: *Cecropia obtusifolia*, F. ame: *Ficus*
13 *americana*, F. ins: *F. insipida*, F. max: *F. maxima*, M. cal: *Muntingia calabura*, P. adu: *Piper aduncum*,
14 P. his: *P. hispidum*, P. umb: *P. umbellatum*, P. sp. *Piper* sp., S. eri: *Solanum erianthum*, S.tor: *S. torvum*,
15 Ps sp: *Psychotria* sp., C. sp: *Cestrum* sp.). The value in parenthesis represents the percentage of the
16 variation explained by each dimension.

17 FIGURE 5. Accumulated percentage of seed germination sown in July 2012 (P. adun: *Piper aduncum*,
18 S. eri: *Solanum erianthum*, P. sp: *Psychotria* sp).

19

20

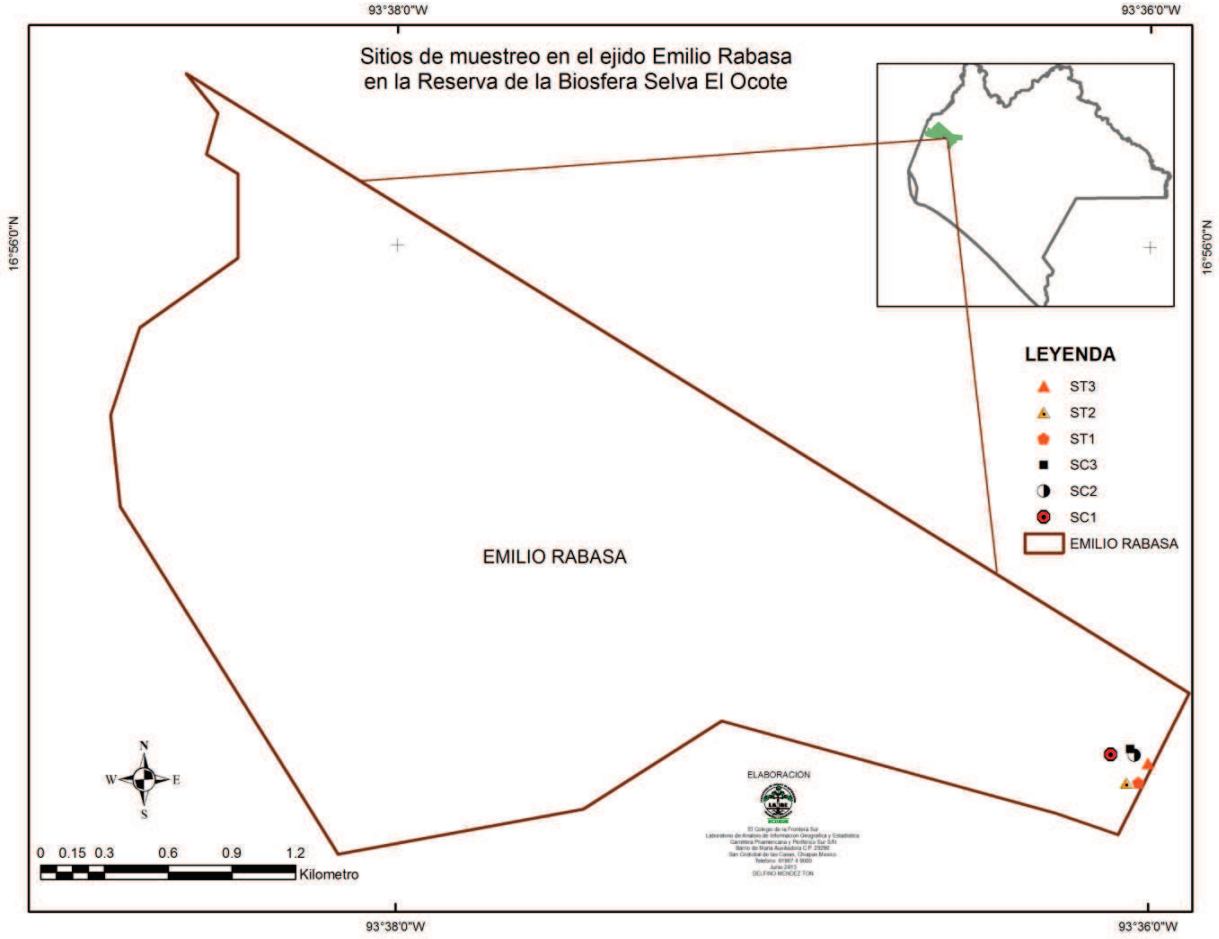
21

22

23

1 FIGURES

2



3

4

5

6

7

8

9

Figure 1

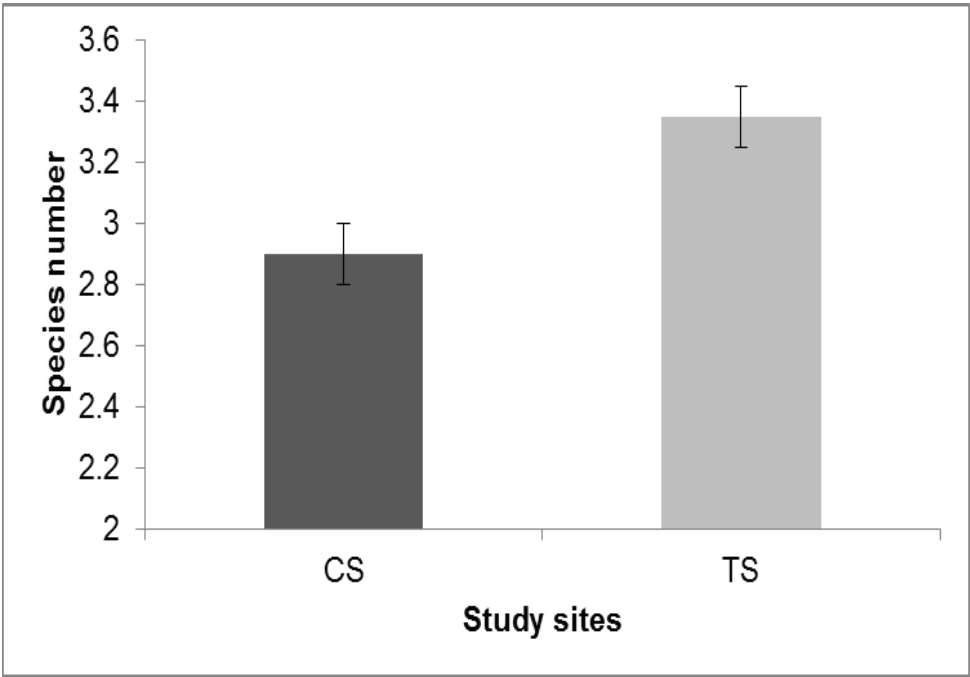


Figure 2

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

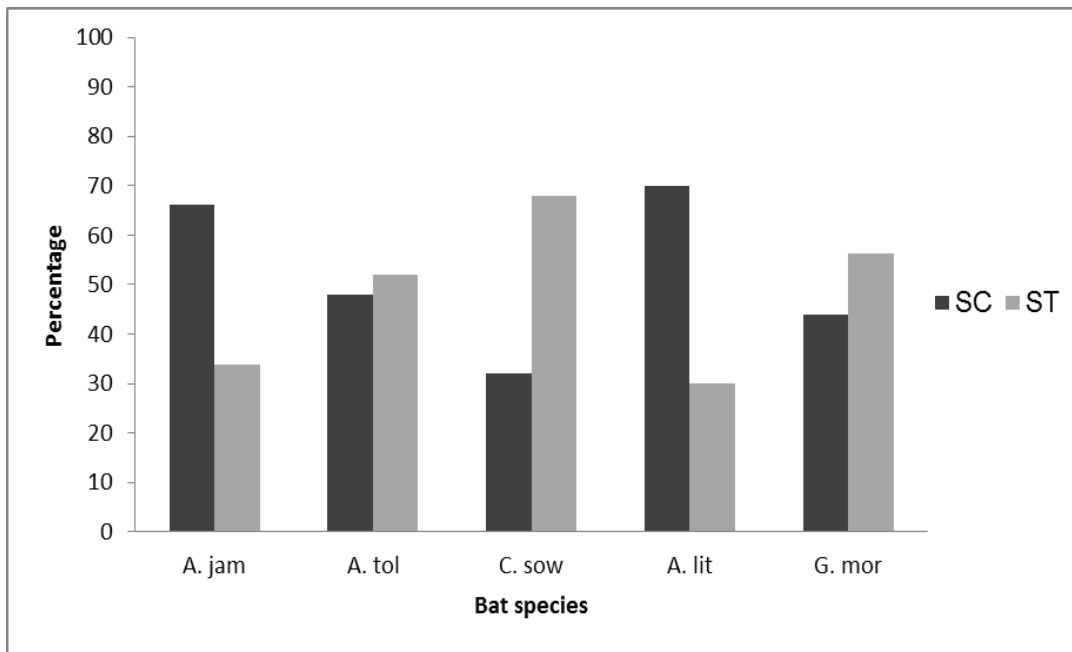


Figure 3

1
2
3

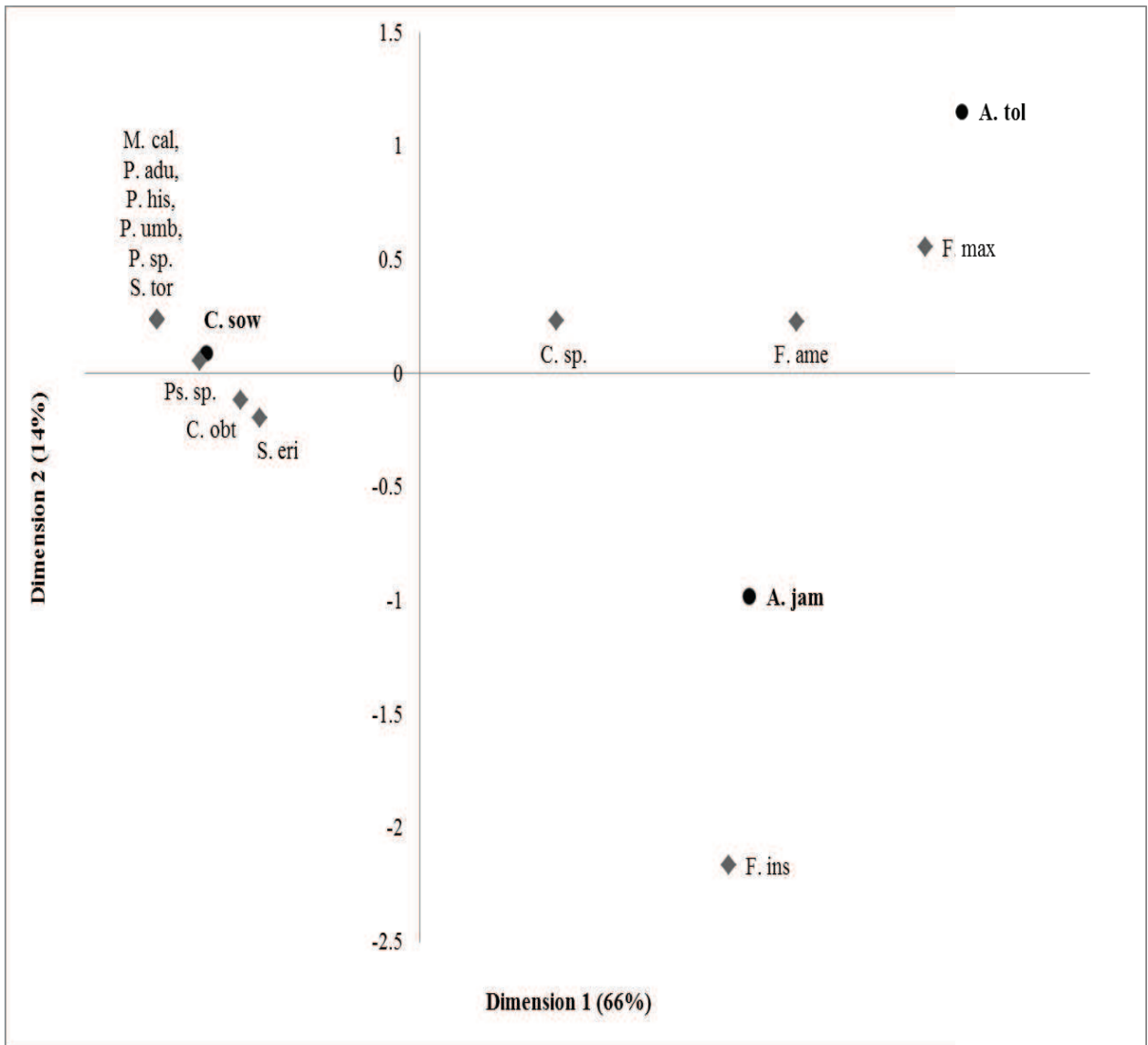


Figure 4

1
2
3
4
5
6
7
8

1
2
3
4

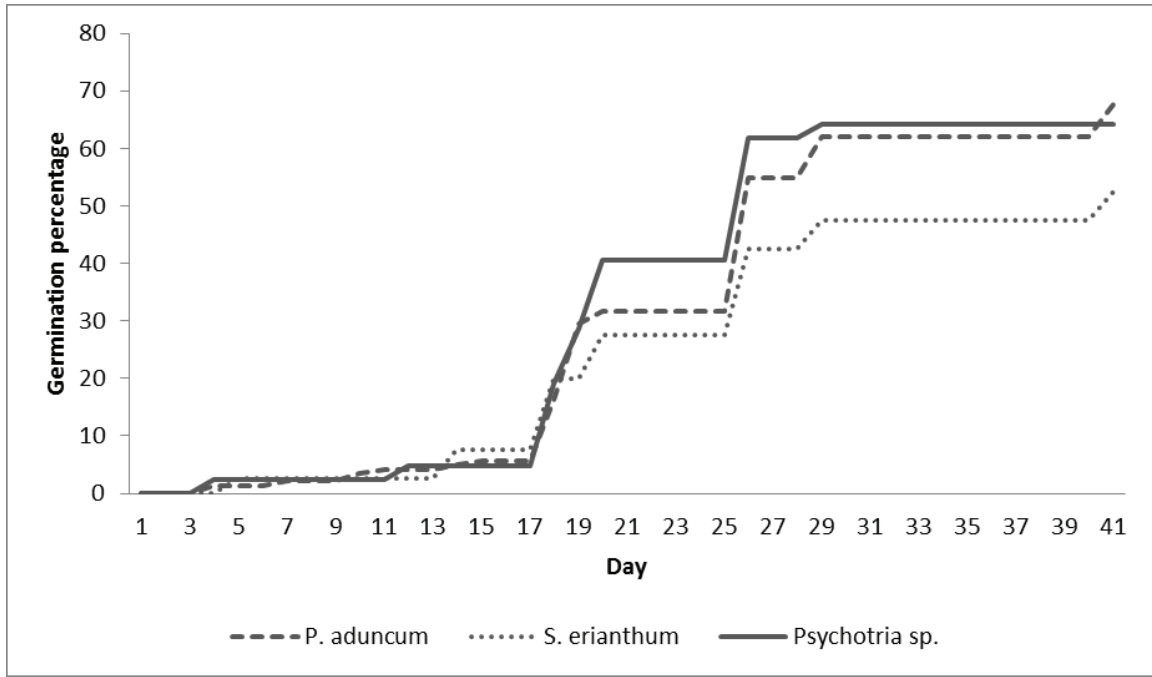


Figure 5

5
6
7
8
9
10

DISCUSIÓN

Las 16 especies de murciélagos capturados representan el 48.4% del total de filostómidos frugívoros registrados en el área de la REBISO (CONANP 2001). La frecuencia de captura de las especies de murciélagos registrada en los sitios de estudio coincide con otros estudios realizados en selvas neotropicales fragmentadas, donde la incidencia de la mayoría de las especies es baja, mientras que especies de *Carollia* y *Artibeus* tienden a dominar en áreas perturbadas (Estrada y Coates-Estrada 2002, Fleming 1986).

Los murciélagos frugívoros forrajean o transitan en áreas fragmentadas, sin embargo, a medida que se incrementa la distancia entre el bosque conservado y áreas sucesionales disminuye la probabilidad de que los murciélagos contribuyan como dispersores de semillas hacia éstas últimas (Ingle 2003, Zimmerman et al. 2000). Dicha contribución aumenta según la disponibilidad de recursos en el área, como el alimento (Wunderle 1997) o perchas que pueden utilizar para descanso diurno o de alimentación (Kelm et al. 2007). Estudios anteriores confirman que el uso de aceites esenciales de frutos quiropterocóricos en áreas perturbadas produce un efecto atrayente en murciélagos frugívoros; sin embargo, son pocos los trabajos que identifican las especies atraídas, p. e. *Carollia perspicillata* y *Artibeus lituratus* (Aguirre et al. 2003, Bianconi et al. 2007, Bianconi et al. 2012, Mikich et al. 2003). El resultado de este trabajo prueba la hipótesis de que el uso de frutos de *Musa paradisiaca* y *Mangifera indica* en áreas perturbadas incrementa el número de visitas de los murciélagos frugívoros: *C. sowelli*, *A. toltecus* y *G. morenoi*. En este sentido, Bianconi et al. (2007) mencionan que cuando un área carece de los frutos quiropterocóricos preferidos por los murciélagos frugívoros, tal como en nuestros sitios de muestreo, esta fauna es atraída por el olor de otras especies de frutos. La factibilidad del uso de estos frutos como atrayente de

murciélagos frugívoros, muy probablemente, se debe a que las diferentes concentraciones de etanol, producto final de la degradación del azúcar presente en todos los frutos, sirve como señal olfativa para los murciélagos frugívoros, la cual resulta positiva cuando los frutos emanan un olor a maduro y no a podrido (Sánchez et al. 2004).

Con respecto a la dieta de los murciélagos frugívoros capturados en los sitios de estudio, se registró que *Carollia sowelli*, considerada especialista de Piperáceas (Arteaga y Moya 2002, Gonçalves et al. 2008) incluye en su dieta a *Solanum erianthum* y *Psychotria* sp. en cantidades similares a *Piper aduncum*. Mientras que *A. jamaicensis* y *A. toltecus*, ambas consideradas especialistas facultativos en los géneros *Ficus* y *Cecropia* cuando forrajean en áreas con regímenes de perturbación y cierta composición florística (Giannini y Kalko 2004, Gonçalves et al. 2008), no mostraron ninguna preferencia alimentaria significativa pero registraron un mayor consumo de *Ficus* y de *Solanum*, que de *Cecropia* en su dieta. La atracción del murciélago *Glossophaga morenoi*, especie palinófaga, muy probablemente se debió a que suele alimentarse de granos de polen de *Musa* spp. y, en menor medida, de frutos (Sánchez y Álvarez 2000). En el área de estudio, *G. morenoi* registró el consumo de frutos de *Ficus maxima*, *Muntingia calabura* y *Cecropia obtusifolia*, ésta última considerada como la preferida de este murciélago (Giannini y Kalko 2004, Gonçalves et al. 2008).

A pesar de que *A. jamaicensis* resultó ser la especie más abundante, no fue el dispersor más efectivo, lo anterior quizá se deba a que *A. jamaicensis* suele tomar pequeñas mordidas de los frutos que exprime para alimentarse del jugo, después arroja una pulpa restante llena de semillas fuera de su boca, las cuales caen debajo de las perchas de alimentación (Bonaccorso y Gush 1987). Mientras que, tanto *Carollia sowelli*, el dispersor más efectivo en nuestros sitios de estudio, como *Glossophaga morenoi* dispersor de semillas

poco efectivo debido a su hábito palinófago, suelen masticar más rápidamente la pulpa, la cual es tragada junto con las semillas (Bonaccorso y Gush 1987) que dispersan cuando vuelan entre fragmentos o hacia la vegetación que les ofrece alimento y/o protección (Galindo 1998).

Por otro lado, la comparación de las especies vegetales en la dieta de los murciélagos capturados con las especies vegetales encontradas en la lluvia de semillas, hizo posible confirmar que los murciélagos frugívoros contribuyen en la dispersión de las semillas en los sitios de estudio. Tal observación se atribuye a que los murciélagos frugívoros prefieren alimentarse de frutos maduros (Aguirre et al. 2003, Michik et al. 2003), por lo que revolotean cierto tiempo para detectar la fuente de olor, aumentando con ello la probabilidad de defecar mientras alcanzan su alimento (Bianconi et al. 2007). De igual manera, el porcentaje de germinación de *S. erianthum*, *P. aduncum* y *Psychotria* sp., mayor a 50%, confirma una eficiencia similar de *C. sowelli* para colocar las semillas pioneras de dichas especies en áreas perturbadas, las cuales son favorables para su germinación. El tiempo relativamente corto que tarda en pasar las semillas por el tracto digestivo del murciélago (15-20 min *sensu* Fleming y Heithaus 1981), permite que éstas sean colocadas en claros de bosque, lo cual puede suceder en una misma noche de forrajeo (Galindo 1998). Consecuentemente, el uso de frutos para la atracción de murciélagos hacia áreas perturbadas disminuiría el número de semillas que esta fauna coloca en perchas cercanas a las plantas parentales dentro del bosque, lugares con menores porcentajes de germinación en comparación al porcentaje de germinación en sitios descubiertos de vegetación (Fleming 1981), incrementando así la eficiencia de los murciélagos como dispersores de semillas en áreas perturbadas para la recuperación de una cobertura vegetal pionera.

El periodo de latencia germinativa (cuatro o cinco días para la primer semilla germinada) y la eficiencia germinativa (mayor al 50%) de las especies *P. aduncum*, *S. erianthum* y *Psychotria* sp. son similares a los reportados por otros estudios que sugieren la legitimidad de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas (Heer et al. 2010). Sin embargo, se recomienda conocer el destino final *in situ* de las semillas dispersadas por murciélagos, ya que factores abióticos (p.e. regímenes de precipitación) y bióticos, como la depredación o dispersión secundaria efectuada por hormigas, podrían influir sobre el ritmo o la dirección de la sucesión vegetal (Chambers y MacMahon 1994, Escobar et al. 2007, Byrne y Levey 1993, Levey y Byrne 1993, Reid y Holl 2012).

Considerando las diferencias en la conducta alimentaria de las especies de murciélagos capturadas, la diversidad de semillas presente en la dieta de los murciélagos que incluye tanto a especies pioneras como persistentes, así como los porcentajes de germinación en estos sitios, es importante señalar que el uso de frutos para la atracción de murciélagos frugívoros resulta de gran utilidad en etapas iniciales de la práctica de restauración del hábitat en áreas abiertas. Lo anterior, debido a que individuos de *Muntingia calabura*, árbol pionero dispersado por los murciélagos atraídos, fructifica a sólo dos años después de su establecimiento y sus frutos quedan disponibles para el consumo de murciélagos y aves, además de que el árbol puede servir como percha de dicha fauna (Fleming et al. 1985; Galindo 1998). Sin embargo, si en las prácticas de restauración se prioriza el establecimiento de especies persistentes como *Ficus maxima*, dispersada en mayor número por *A. jaimacensis*, sería necesario el establecimiento de perchas de alimentación.

Finalmente, cabe mencionar que a diferencia del uso de aceite esenciales de frutas

quiropterocóricas (Bianconi et al. 2012), el uso de frutos comerciales en este trabajo no disminuyó la abundancia de los frutos quiropterocóricos en el área de estudio, los cuales son el recurso alimenticio de los murciélagos atraídos.

CONCLUSIONES

Los resultados encontrados sugieren que el uso de frutos comerciales puede incrementar la efectividad y eficiencia de algunas especies de murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en áreas perturbadas del neotrópico.

Las estrategias de atracción de murciélagos frugívoros deben estar basadas en los hábitos de forrajeo y refugio de las especies de murciélagos presentes en las áreas de interés y las necesidades de restauración del sitio.

La atracción de una especie efectiva como agente de dispersión, en este caso, *C. sowellii*, aumenta las probabilidades de dispersión de especies vegetales pioneras en áreas perturbadas.

La importancia del establecimiento de estas especies pioneras dispersadas por murciélagos frugívoros radica en el hecho de que al establecerse generan microclimas favorables para el arraigo de otras especies vegetales y potencializar con ello el proceso de sucesión vegetal.

El murciélago *C. sowellii* fue un dispersor igualmente eficiente para la dispersión de las tres especies vegetales dispersadas, por lo tanto se concluye que las áreas perturbadas presentan condiciones abióticas favorables durante las etapas iniciales de establecimiento de las especies vegetales *Solanum erianthum*, *Piper aduncum* y *Psychotria* sp.

El IED utilizado en este trabajo es una nueva propuesta metodológica para evaluar la

efectividad de las especies como agentes de dispersión primaria, ya que incluye la proporción de las especies vegetales encontradas en todas las muestras fecales de cada dispersor, con respecto al total de las especies vegetales dispersadas por el conjunto de los dispersores evaluados.

LITERATURA CITADA

- Aguirre LF, Herrel A, Van-Damme R, Matthysen E. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology* 17: 201–212.
- Arteaga LL, Moya MI. 2002. Sobreposición de dieta y variación de la estructura de las comunidades de aves y murciélagos frugívoros en fragmentos de bosque de la Estación Biológica del Beni. *Ecología en Bolivia* 37: 15-29.
- Bianconi GV, Mikich SB, Teixeira SD, Maia BHLNS. 2007. Attraction of fruit-eating bats with essential oils of fruits: a potential tool for forest restoration. *Biotropica* 39: 136-140.
- Bianconi GV, Urubatan MS, Cruz-Neto AP, Mikich SB. 2012. Use of fruit essential oils to assist forest regeneration by bats. *Restoration Ecology* 20: 211-217.
- Bonaccorso FJ, Gush TJ. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive Phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 56: 907-920.
- Brodie JF, Aslan CE. 2011. Halting regime shifts in floristically intact tropical forests deprived of their frugivores. *Restoration Ecology* 1-5.
- Byrne MM, Levey DJ. 1993. Removal of seeds from frugivore defecations by ants in a costarican rain forest. *Vegetatio* 107/108: 363-374.
- CBD 2010. La biodiversidad en 2010. Perspectiva mundial sobre la biodiversidad. Secretaría de la Convención sobre la Diversidad Biológica ed., Montreal. 17-23 Pp.

- Chambers JC, MacMahon JA. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- CONANP 2001. Descripción del área en el contexto nacional, regional y local. 1era. Edición. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México. 6-18 Pp.
- Duncan RS, Chapman CA. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9: 998-1008.
- Escobar A., Armbrrecht I., Calle Z. 2007. Transporte de semillas por hormigas en bosques y agroecosistemas ganaderos de los andes colombianos. *Agroecología* 2: 65-74.
- Estrada A, Coates-Estrada R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237–245.
- Evelyn MJ, Stiles DA. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Arbiteus intermedius*) in fragmented neotropical forest. *Biotropica* 35: 405-418.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Fleming TH. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51: 42-46.
- Fleming TH, Heithaus ER. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45-53.
- Fleming TH, Williams CF, Bonaccorso FJ, Herbst LH. 1985. Phenology, seed dispersal, and colonization in *Muntingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *American Journal of*

Botany 72: 383-391.

Fleming TH 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis.

Revista Chilena de Historia Natural 59: 135-150.

Fleming TH, Sosa VJ. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851.

Fleming TH, Kress WJ. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37: 521-530.

Galindo J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* 73: 57-74.

Galindo-González J, Guevara S, Sosa VJ. 2000. Bat and bird generated seeds rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14: 1693-1703.

Galindo-González J, Vázquez-Domínguez G, Saldaña-Vázquez RA, Hernández-Romero JR. 2009. A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology* 25: 205–209.

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

Gonzales RS, Ingle NR, Lagunzad DA, Nakashizuka T. 2009. Seed dispersal by birds and bats in lowland Philippine forest successional area. *Biotropica* 41: 452-458.

Gonçalves SA, Gaona O, Medellín RA. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy* 89: 43-49.

Greenacre M. 2008. La práctica del análisis de correspondencia. 67-89 Pp. En: *Manuales Fundación BBVA ed., Madrid.*

Herrera CM. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal

of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.

Heer K, Albrecht L, Kalko EKV. 2010. Effects of ingestion by neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler Figs (*Ficus* sp., Moraceae). *Oecologia* 163: 425–435.

Hodgkison R, Manfred A, Kalko EKV, Häberlein C, Schulz S, Mustapha WAW, Zubaid A, Kunz TH. 2007. Chemical ecology of fruit bat foraging behavior in relation to the fruit odors of two species of paleotropical bat-dispersed figs (*Ficus hispida* and *Ficus scortechinii*). *Journal of Chemical Ecology* 33: 2097-2110.

Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

Ibarra-Manríquez G, Martínez M, Oyama K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in México. *American Journal of Botany* 88: 1801-1812.

Ingle NR. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134: 251–261.

Kalko E, Handley C. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153: 319-333.

Kelm DH, Wiesner KR, Helversen O. 2007. Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a neotropical forest pasture mosaic. *Conservation Biology* 22: 733-741.

Korine C, Kalko EKV. 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 12–23.

Levey DJ, Byrne MM. 1993. Complex ant-plant interactions: Rain-forest ants as secondary

- dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 6: 1802-1812.
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575-604.
- Loayza AP, Rios RS, Larrea-Alcázar DM. 2006. Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41: 7-23.
- Maldonado ML, Rodríguez DA, Guízar E, Velázquez J, Náñez S. 2009. Reducción en riqueza de especies arbóreas por incendios en la Reserva Selva El Ocote, Chiapas. *Rev. Ciencia Forestal en México* 34: 127-148.
- Marjokorpi A, Otsamo R. 2006. Prioritization of target areas for rehabilitation: a case study from West Kalimantan, Indonesia. *Restoration Ecology* 14: 662-673.
- MEA 2005. Key questions on biodiversity in the millennium ecosystem assessment. 25-45 Pp. En: *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*. 1. Millennium Ecosystem Assessment ed., Washington.
- Medellín RA, Gaona O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31: 478-485.
- Medellín RA, Arita TH, Sánchez O. 2008. Identificación de los Murciélagos de México: clave de campo. 2ª. Edición. Instituto de Ecología, UNAM. México. Pp. 79.
- Mikich SB, Bianconi GV, Maia BHLNS, Teixeira SD. 2003. Attraction of the fruit-eating bat *Carollia perspicillata* to *Piper gaudichaudianum* essential oil. *Journal of Chemical Ecology* 29: 2379-2383.
- Muscarella R, Fleming TH. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession.

Biological Reviews 82: 573-590.

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

Reid JL, Holl KD. 2012. Arrival \neq Survival. *Restoration Ecology* 2: 153–155.

Romo M. 1996. Seasonal variation in fruit consumption and seed dispersal by canopy bats (*Artibeus spp.*) in a lowland forest in Peru. *Vida Silvestre Neotropical* 5: 110-119.

Romo M. 2004. Regeneration ecology and population structure of the emergent tree *Dipterix micrantha* (Fabaceae) in floodplain forests of the Manu river, Amazon Peru. *Annales Universitatis Turkuensis*.

Sánchez CN, Álvarez T. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 81: 23-62.

Sánchez F, Korine C, Pinshow B, Dudley R. 2004. The possible roles of ethanol in the relationship between plants and frugivores: first experiments with egyptian fruit bat. *Integrative and Comparative Biology* 44: 290-294.

Schupp E. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Pp. 15-29. En: Fleming, T.H. y A. Estrada Ed., *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*, Bruselas.

SER 2004. Principios de SER International sobre la restauración ecológica. Society for Ecological Restoration (SER) International, Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. www.ser.org y Tucson: Society for Ecological Restoration International. Pp. 1-15.

SMN. 2010. Normales climatológicas.

<http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/normales.html> Servicio Meteorológico

Nacional. Fecha de consulta: 31 de octubre de 2011.

- Traveset A, Verdú M. 2002. A Meta-analysis of the Effect of Gut Treatment on Seed Germination. Pp. 339-350. En: D.J. Levey, W.R. Silva and M. Galetti (Eds.). Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. ©CAB International, Inglaterra.
- Wibke T, Kalko EKV, Schnitzler HU. 1998. The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on Piper. Behavioral Ecology and Sociobiology 42: 397-409.
- Willson M, Traveset A. 2000. The ecology of seed dispersal. Pp. 85-110. En Fenner M. (Ed.). Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Wunderle JM. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. Forest Ecology and Management 99: 223-235.
- Zimmerman JK, Pascarella JB, Aide TM. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. Restoration Ecology 4: 350–360.