

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

LA COMUNIDAD DE QUIROPTEROS DE LAS SELVAS NUBLADAS
EN LOS ANDES DE MERIDA. PATRON REPRODUCTIVO DE LOS
FRUGIVOROS Y LAS ESTRATEGIAS FENOLOGICAS DE LAS PLANTAS

Tesis presentada por
PASCUAL J. SORIANO M.
ante la Universidad de Los Andes
como requisito parcial para optar
al grado de MAGISTER SCIENTIAE
EN ECOLOGIA TROPICAL.

Mérida, Noviembre de 1983

ESTA TESIS FUE REALIZADA BAJO LA DIRECCION DE LA
DRA. MAXIMINA MONASTERIO
Y EL ASESORAMIENTO DEL DR. OMAR LINARES

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN.....	1
I . INTRODUCCION	3
II . CARACTERISTICAS ECOLOGICAS DE LAS SELVAS NUBLADAS DE LA CORDILLERA DE MERIDA	8
III. CARACTERIZACION DE LA COMUNIDAD DE QUIROPTEROS	
1.- Areas de trabajo	11
2.- Metodología	14
3.- Composición de la comunidad	17
4.- Estructura de la comunidad.....	26
4.1.- El hábito trófico	27
4.2.- Talla del animal	40
4.3.- Matrices de nicho y equivalentes tróficos.....	41
IV . INPLICACIONES ECOLOGICAS DE LA FRUGIVORIA	
1.- Consideraciones generales	57

2.- Patrón reproductivo	64
3.- Posibles determinantes del patrón	69
4.- Dieta de los frugívoros Vs estrategias de búsqueda y consumo	73

. RITMOS DE PRODUCCION DE FRUTOS EN LA VEGETACION

1.- Antecedentes	83
2.- Metodología	89
3.- Patrones generales de producción.....	91
3.1.- Patrón de producción continua	96
3.2.- Patrón de producción discreta	97
4.- Disponibilidad de recursos y patrón reproductivo	99

. CONCLUSIONES GENERALES Y RECOMENDACIONES 103

. BIBLIOGRAFIA CITADA109

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento a Michèle Ataroff por la decidida y desinteresada colaboración que en todo momento me prestó, así como por su apoyo moral oportuno y sincero.

A Jesús Molinari por su invalorable asistencia en el trabajo de campo y las estimulantes discusiones que hemos sostenido en el transcurso de estos años; muchas de las ideas aquí expresadas son producto de tales discusiones.

A los integrantes del Grupo de Ecología Vegetal del Departamento de Biología U.L.A. por las valiosas críticas y sugerencias que me han hecho durante el desarrollo del presente trabajo así como por su constante estímulo y apoyo para su realización y conclusión.

A mis asesores Maximina Monasterio y Omar Linares por la paciencia, estímulo y apoyo que en todo momento encontré.

Las siguientes personas colaboraron también en el trabajo de campo: Fidel Ramírez, David Dugarte, Carlos

Estrada, Miguel Molinari, Lina Sarmiento, Miren B. de Boricón, Carlos J. Naranjo, Daniel Cabello y Luis Padilla. Para ellos un reconocimiento muy especial.

A Luis Marcano Berti por la identificación de parte del material botánico usado en el estudio fenológico.

A Miguel Acevedo por haberme permitido usar su procesador de palabras.

RESUMEN

Se ofrece una primera aproximación al estudio integral de comunidades de quirópteros en dos localidades de selva nublada de la Cordillera de Mérida, haciendo énfasis en su composición de especies y estructura trófica de la misma. Se destaca la importancia de la frugivoría como estrategia alimentaria y sus relaciones coevolutivas con la vegetación en relación a los patrones de producción de frutos de las plantas como determinantes primordiales del patrón reproductivo de sus dispersores.

Se compara la composición de especies de las dos localidades y se establecen sus afinidades y diferencias. Adicionamos 7 especies a la lista de las conocidas para las selvas nubladas de Mérida, de las cuales una (*Sturnira aratathomasi*) representa un nuevo registro para Venezuela para totalizar 20 especies reconocidas hasta el presente en esta unidad ecológica.

La comunidad tiene una estructura trófica y trófica simple en comparación con selvas de baja altitud. Destacan los frugívoros como la categoría trófica más importante. Se discute las implicaciones ecológicas que determinan tal simplicidad.

Proponemos discriminar a los frugívoros en dos categorías que llamamos nómada y sedentaria y que atienden a estrategias de búsqueda y consumo del alimento contrastantes en razón de sus diferencias en patrones de movimiento, área vital, estrato preferente del bosque y refugio diúrno, que conforman atributos morfoecológicos diferentes. Además aportamos información de dieta que apoya tal separación.

Proponemos el concepto de Equivalentes Tróficos, el cual definimos como una manera de estimar la capacidad de saturación en una categoría trófica dada y se discute su utilidad en la comparación entre comunidades diferentes.

Para la fracción frugívora se describe su patrón reproductivo (el cual consiste de una poliestría bimodal), altamente sincronizado inter e intraespecíficamente. Igualmente se describen los patrones de producción de frutos de diferentes especies asociadas a la dieta de los frugívoros, donde pueden distinguirse dos tipos netos que llamaremos de producción continua y de producción discreta. Finalmente se asocian estos patrones de producción de frutos con el patrón reproductivo y se discute la relevancia de las fuerzas selectivas que conllevan a tales ajustes coevolutivos.

I. INTRODUCCION

Bajo el término de selvas tropicales subyace la idea de ecosistemas extremadamente complejos desde cualquier ángulo que pretendamos estudiarlos, pues su gran riqueza de plantas y animales involucra infinidad de complicadas interacciones que resultan en un delicado equilibrio entre sus componentes bióticos, de suerte que su comprensión o explicación ha sido uno de los motivos de estudio que ha conducido a los biólogos al establecimiento de la moderna teoría ecológica.

En estos estudios de diversidad, los quirópteros representan dentro de los mamíferos un excelente sujeto de trabajo pues, luego de las aves, es el grupo de vertebrados más rico en especies de los trópicos y especialmente en el neotrópico son responsables del incremento en especies de mamíferos desde las regiones extratropicales hasta el ecuador (Wilson, 1974). Esta riqueza de especies puede ser parcialmente explicada por la variedad de hábitos alimentarios que pueden reconocerse en los integrantes de las comunidades de los murciélagos neotropicales. Por otra parte, su relativa abundancia en relación a otras especies

de mamíferos representa una ventaja nada despreciable a la hora de plantearse un estudio que requiera gran cantidad de observaciones.

En la última década se han realizado interesantes trabajos sobre comunidades de murciélagos en selvas de tierras bajas especialmente en Centroamérica, donde destacan los de McNab (1971), Fleming et al. (1972), Heithaus & Fleming (1978), Bonaccorso (1979) y Fleming & Heithaus (1981) entre otros. En ellos se hace énfasis en la composición y estructura de las comunidades, patrones de reproducción, dieta y estrategias de búsqueda de alimento, así como sobre el papel de los frugívoros como dispersores de semillas.

Uno de los problemas que las especies de plantas de los bosques tropicales han tenido que resolver en su historia evolutiva ha sido el de la dispersión de sus semillas o propágulos, en este sentido en todos los bosques tropicales podemos distinguir al menos tres tipos básicos de dispersión de semillas :

- 1.- Autodispersión (Autocoria): la cual implica la posesión de frutos que a consecuencia de su deshidratación producen una dehiscencia más o menos violenta capaz de lanzar las semillas a una cierta distancia de la planta madre.
- 2.- Dispersión por viento (Anemocoria): este es el caso de

algunas plantas cuyos frutos poseen estructuras que les permiten ser transportados por el viento.

3.- Dispersión por animales (Zoocoria): esta condición involucra animales de diferentes taxa como vehículos propagadores de semillas. Podemos distinguir entre epizoocoria, cuando la semilla se sujeta de alguna forma al pelo o plumas del animal y luego es dejada en algún sitio por éste al asearse, y endozoocoria, cuando el animal ingiere la o las semillas que posteriormente serán expulsadas con los excrementos o regurgitadas (Van der Pijl, 1972).

Viendo con detenimiento estas tres estrategias de dispersión encontramos que en un bosque tropical, donde la complejidad de estratos y formas de vida es tan variada, las dos primeras estrategias serían poco eficientes como mecanismos generales de dispersión; la primera porque los propágulos alcanzan distancias demasiado cortas a partir de la planta madre y la segunda por estar prácticamente limitada a los estratos superiores del bosque (emergente y dosel), pues en los estratos inferiores es poco lo que el viento puede contribuir como agente dispersor. Consecuentemente, es de esperar que sea la zoocoria la estrategia de dispersión más común de las plantas en estos ecosistemas.

-5-

Charles-Dominique et al. (1981) señalan que un 72% de las plantas con flores de un bosque secundario de la Guayana Francesa dispersan sus semillas empleando animales como vehículos, Alexandre (1980) encuentra un 76% en un bosque pluvial de Costa de Marfil. Tales datos nos dan una idea del grado de interdependencia que puede existir entre plantas y animales (considerando fundamentalmente vertebrados superiores), pues las plantas suministran alimento a los animales y estos por su parte garantizan la diseminación de las semillas.

La zocoria tiene, a nivel de la comunidad como un todo, implicaciones coevolutivas de suma importancia que afectan a distintos niveles del sistema y con distintos grados de complejidad. Así, el mantener las poblaciones de dispersores durante todo el año, mientras que sus "servicios" pueden ser requeridos en un lapso de tiempo relativamente breve por una especie en particular, ha conducido a diversas "soluciones" como resultado de ajustes coevolutivos entre grupos de especies de plantas y también grupos de especies de animales, donde entran en juego estrategias adaptativas como ritmos fenológicos, forma, tamaño, aspecto y calidad nutritiva de los frutos, lo cual en mayor o menor medida genera grados de especificidad con las especies o grupos de especies de frugívoros.

Hasta el presente no existen referencias sobre estudios de ecología de quirópteros en selvas de alta montaña tropical y resulta interesante tener elementos que permitan establecer relaciones de comparación y así encontrar los rasgos distintivos entre las selvas bajas y las de altura.

El presente trabajo pretende ofrecer una primera aproximación al estudio de comunidades de murciélagos en dos localidades de selvas nubladas de la cordillera de Mérida, caracterizar su composición y estructura trófica, destacar algunas implicaciones importantes respecto a la frugivoría como estrategia alimentaria y sus consecuencias coevolutivas en los bosque tropicales de montaña, haciendo énfasis en los ajustes que el sistema ecológico realiza en cuanto a ritmos fenológicos y sus condicionantes, además de la influencia de éstos sobre la reproducción de la fracción frugívora de la comunidad de quirópteros.

II. CARACTERISTICAS ECOLOGICAS DE LAS SELVAS NUBLADAS DE LA CORDILLERA DE MERIDA

El concepto de selvas nubladas engloba una compleja variedad de selvas higrófilas que constituyen el piso superior de bosques continuos en Los Andes de Mérida. Sarmiento et al. (1971) hacen una caracterización de estos tipos de selvas y distinguen los siguientes atributos comunes :

1.- Son bosques altos (de 25 a 35 m) de varios estratos arbóreos, dosel irregular y gran riqueza de especies (de 40 a 60 spp de árboles). Los árboles son en su mayoría perennifolios y exhiben gran variedad de epífitas entre las que destacan Bromeliaceas, Orquideaceas, Araceas, Piperaceas y Pteridofitas.

2.- Estas selvas ocupan, bajo condiciones climáticas favorables, el piso altitudinal comprendido entre los 1700m y 3000m. El límite superior es abrupto y asociado fielmente a las curvas de nivel. En este límite las temperaturas mínimas extremas no descienden de 1° o 2°C en la época seca con noches despejadas lo cual sugiere que las heladas son las responsables del mismo.

Por su parte, el límite inferior es más difuso en su paso a los tipos de selva estacional montana y bosque siempreverde seco, donde el déficit hídrico parece ser el responsable más directo en virtud de que cuando los valores de precipitación descienden por debajo de 1500 mm en altitudes bajas estas selvas son reemplazadas por los tipos antes mencionados.

3.- En las selvas nubladas el ritmo anual de las temperaturas es marcadamente isotérmico y las ubica en el área limitada por las isotermas anuales de 18° y 10°C, con variaciones térmicas entre el día y la noche del orden de los 6° a 8°C.

En cuanto a las precipitaciones estas selvas están entre las isoyetas de 1000 mm y 2600 mm; las máximas precipitaciones se registran entre los 2000 y 2300 m, disminuyendo por encima y por debajo de este rango hasta los 1000 mm y 1500 mm respectivamente. Las selvas nubladas ubicadas en la vertiente del sur del Lago de Maracaibo y las limitadas por la Sierra de La Culata y la Sierra Nevada muestran un patrón de precipitaciones netamente monestacional, condicionado por el régimen característico del Sur del Lago. Mientras que aquellas que se encuentran en la vertiente de los Llanos exhiben el típico patrón

biestacional llanero.

4.- Otros factores climáticos como la nubosidad y las neblinas diarias parecen estar estrechamente asociados a este tipo de vegetación, confiriendo al ambiente altos valores de humedad relativa, amortiguando las variaciones diurnas de temperatura y al mismo tiempo disminuyendo la insolación, sobre todo en las horas de la tarde durante casi todo el año.

5.- En general los suelos poseen un alto grado de diferenciación en sus perfiles. El horizonte A es profundo, húmido, muy ácido y sin humus bruto. El horizonte B es más profundo y con texturas que dependen de la calidad de la roca madre.

6.- Sobre la base de la composición florística, estructura, caracteres morfoecológicos, tipos serales secundarios y uso de la tierra, se pueden distinguir dos subtipos de selva nublada que se conocen con el nombre de selva nublada montana alta y selva nublada montana baja siendo el límite altitudinal entre ambas la franja de 2100 a 2200 m.

III. CARACTERIZACION DE LA COMUNIDAD DE QUIROPTEROS

1. Areas de trabajo

Para el trabajo de campo seleccionamos dos localidades en la vertiente SE de la Sierra del Norte o de La Culata, entre los $71^{\circ}10' O$ y los $8^{\circ}37' N$, que llamaremos Monterrey y Monte Zerpa, separadas unos 5 km en línea recta y cuya proximidad a la ciudad de Mérida representó una ventaja logística para el estudio.

Monterrey es un asentamiento campesino ubicado en los faldeos de la cuenca del río Mucujón (a unos 10 km por carretera de la ciudad y a 7 km al norte del centro de la misma), limitado por las quebradas El Robo y El Arado. En esta localidad dispusimos de dos estaciones de colectas separadas 800 m, una en el acceso a la toma de agua de una explotación truchícola (quebrada El Arado) y otra en la selva circundante a la quebrada de El Robo. En ambas estaciones la altura es de 2300 m y la vegetación original de la selva ha sido parcialmente alterada, no obstante existe continuidad con la selva original y ésta se prolonga hasta su contacto con la formación de páramo. Esta selva encajaría en el tipo de selva nublada montana alta descrito por Sarmiento et al. (1971).

Monte Zerpa comprende una formación de selva asociada del tipo montana baja y se localiza a unos 4 km al NNE del centro de la ciudad de Mérida. El acceso es un camino de recuas que conduce hacia las cabeceras del río Albarregas a partir de la Estación Experimental Santa Rosa, sede del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP) de la Universidad de Los Andes. En la estación de colectas ubicada a unos 2000 m s.n.m., la vegetación acusa un grado de intervención mayor al observado en las estaciones de Monterrey en razón de su posición de borde con potreros circundantes, sin embargo, existe igualmente continuidad con la selva original.

En la Figura 1 se muestra el climadiagrama según Essén para la estación meteorológica de Santa Rosa (IIAP) que es la más cercana a nuestras áreas de trabajo. Puede notarse que la distribución de las precipitaciones muestra un claro patrón tetraestacional con dos épocas secas cuyas precipitaciones son inferiores a 100 mm, una en el intervalo diciembre-marzo y otra más breve y menos acentuada que incluye sólo el mes de julio; el promedio de 15 años es de 2045,7 mm. Las temperaturas medias mensuales muestran muy pocas oscilaciones a lo largo del año (2°C entre el mes más frío y el más caliente) que se traduciría en una isoterma anual de 16,9°C.

SANTA ROSA (1950 m.)

pp. 1968 - 82

2045,7 m.m.

temp. 1968-79

16,9 °C

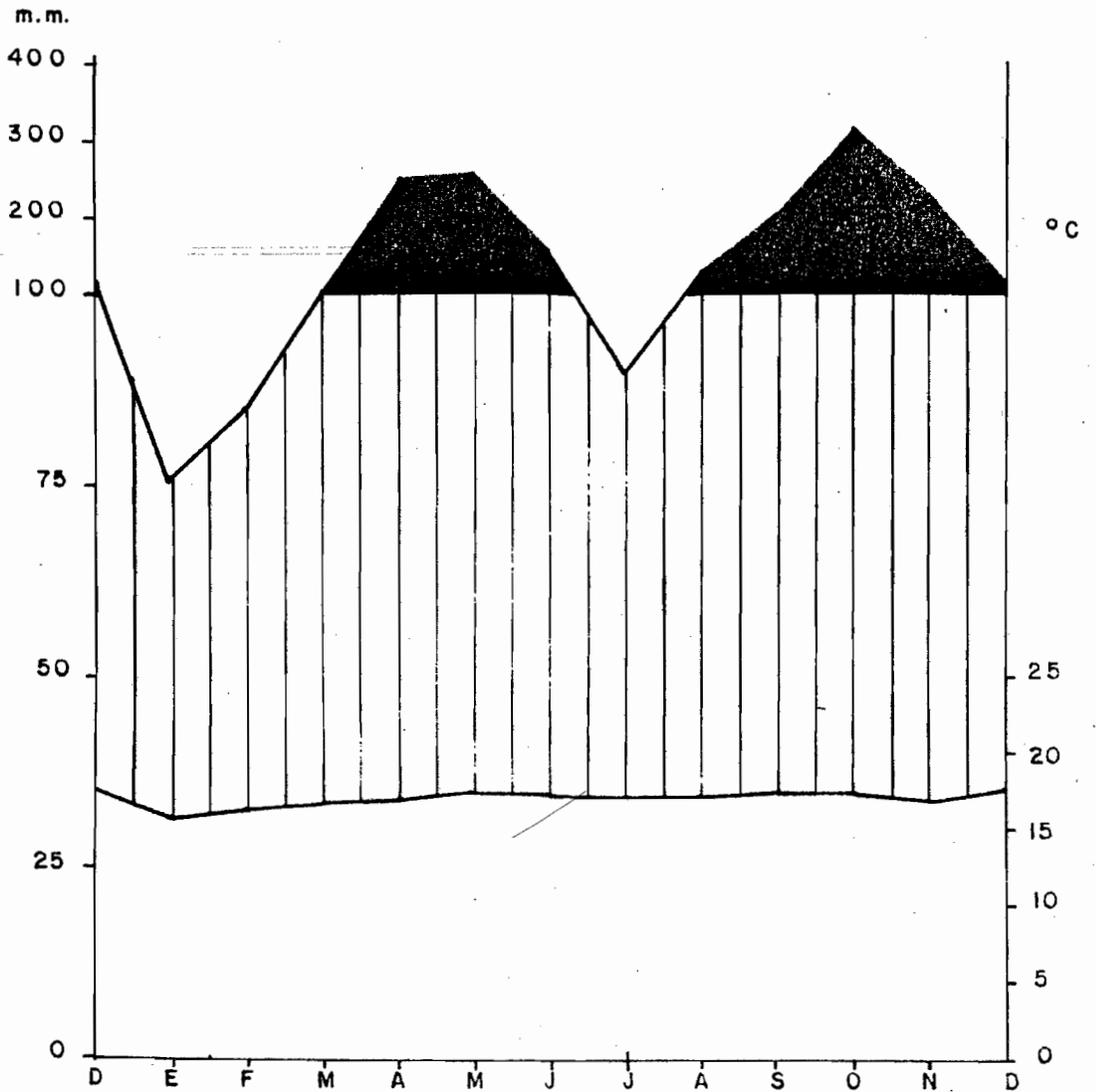


FIGURA 1 : Climadiagrama de la Estación de Santa Rosa

2. Metodología

Las capturas se hicieron mensualmente en las áreas señaladas usando las redes japonesas de nylon convencionales para estos propósitos. En la localidad de Monterrey las colectas se iniciaron en septiembre de 1979 y se prolongaron hasta julio de 1981, para reiniciarse en agosto de 1982 siguiendo hasta julio de 1983. En el análisis de composición y estructura de la comunidad y patrón reproductivo de los frugívoros sólo se incluyen los datos hasta marzo de 1983. En Monte Zerpa las capturas se realizaron en los intervalos agosto de 1980 a julio de 1981 y de abril de 1982 a marzo de 1983. En la actualidad se continúa con este programa.

El esfuerzo de captura en cada localidad fue variable y osciló entre 1 y 3 noches por mes colocándose entre 2 y 6 redes por noche (4 fue el n° más frecuente), ordinariamente entre las 19⁰⁰ h y las 24⁰⁰ h. De esta manera el esfuerzo global en cada localidad fue el siguiente: Monte Zerpa 63 redes/noche o 315 horas/red y Monterrey 155 redes/noche o 775 horas/red, para así realizar un esfuerzo total de 218 redes/noche o 1090 horas/red.

Las redes fueron revisadas a intervalos de aproximadamente 30 minutos y los animales atrapados se colocaron en bolsas de tela individualmente. Cada ejemplar fue anillado y se anotaron las observaciones siguientes: n° del anillo, especie, sexo, grupo de edad, condición reproductiva, peso y largo del antebrazo; seguidamente era liberado. Aquellos ejemplares que no fueron capaces de volar al ser liberados, que la identificación era insegura o que pertenecía a una especie de interés taxonómico, fueron conservados para ulteriormente ser identificados y depositados en la Colección de Vertebrados de La Universidad de Los Andes (CVULA).

Durante la primera fase del estudio, el marcaje se realizó colocando el anillo en el antebrazo del animal haciendo una pequeña incisión en el propatagio. Durante la segunda fase, los anillos fueron colocados en collares de plástico del modelo Secur-a-tie de la casa Dennison (USA).

La condición reproductiva de las hembras consideró preñez mediana y avanzada, observaciones que se hicieron por palpación directa; además el examen de las mamas permitió establecer la categoría de hembras lactantes por la presencia de leche en ellas. En los machos se distinguió su condición reproductiva observando si la

posición de los testículos era inguinal o escrotal, como indicadores de inactividad o actividad sexual respectivamente. En la segunda fase del trabajo esta observación se complementó con la medición del testículo mayor.

Como grupos de edad relativa hemos distinguido las categorías siguientes: a.- juveniles, cuando presentan el pelaje típico de los jóvenes (grisáceo y ralo) y las articulaciones de las falanges no estaban osificadas; b.- subadultos, cuando presentan pelaje de adulto pero la osificación era todavía incompleta y c.- adultos, cuando todas las articulaciones estaban osificadas.

A partir del segundo intervalo de colectas en ambas localidades se recogió las muestras fecales de los animales capturados tanto las deposiciones frescas recogidas del animal en la red como las encontradas en las bolsas de tela individuales en las que se conservó cada ejemplar por al menos una hora antes de su procesamiento y ulterior liberación (tiempo suficiente para obtener las muestras en virtud de lo poco que dura la digestión en las especies frugívoras, entre 15 y 30 min). Cada muestra fecal fue guardada en un vial y se anotó su procedencia, posteriormente se identificó su contenido por comparación con una colección de referencia hecha para tal fin.

3. Composición de la comunidad

Hasta el presente los quirópteros de las selvas nubladas de los Andes de Venezuela han sido pobremente muestreados; de la literatura, sólo las referencias de Davis (1966), Linares (1973), La Val (1973) y Handley (1976) aportan información en este sentido. Sin embargo, notamos que las localidades cubiertas son pocas y el esfuerzo realizado en ellas insuficiente para mostrar el espectro de especies que debemos encontrar.

En la Tabla 1 mostramos una lista exhaustiva de las especies de quirópteros coleccionadas en diversas localidades y elevaciones de selvas nubladas del Estado Mérida; en ella se incluyen los animales capturados durante el presente estudio y se complementa con resultados de capturas realizadas fuera del estudio por J. Molinari y/o el autor además de los datos de los autores antes mencionados.

Puede apreciarse que hasta el momento hemos registrado la presencia de 20 especies de quirópteros repartidas en las familias Phyllostomidae (15), Vespertilionidae (4) y Molossidae (1). También se evidencia

ESPECIES	MONTERREY 2400m.	MONTE ZERPA 2000m.	LA MUCUY 2100m.	2500m.	SAN EUSEBIO 2300m.	LA CARBONERA 1870m. 2190m.
<i>Micronycteris megalotis</i>	●	○				
<i>Anoura caudifer</i>	○	○				
<i>Anoura cultrata</i>	●					+
<i>Anoura geoffroyi</i>	●	○		○		+
<i>Carollia brevicauda</i>	●	●	○ +		○	
<i>Sturnira bidens</i>	●	●		○ +	○	
<i>Sturnira bogotensis</i>	●		+	+	○	
<i>Sturnira erythramus</i>	●	●	+	+	○	+
<i>Sturnira ludovici</i>	●	●	+		○	+
<i>Sturnira aratathomasi</i>		●				+
<i>Vampyrops umbratus</i>	●	●	○ +	○ +	○	+
<i>Artibeus cinereus</i>	●	●	+			
<i>Artibeus lituratus</i>	○	●				
<i>Artibeus hortii</i>	●	●				
<i>Sphaeronycteris faxoophyllum</i>		○				
<i>Myotis oxyotus</i>	●	●	△ ○ +		○	
<i>Eptesicus fuscus</i>		○	○			
<i>Histiotus montanus</i>		x			○	
<i>Lasiurus borealis</i>		○				
<i>Tadarida brasillensis</i>		○	○ +			

○ EN ESTE ESTUDIO, ○ FUERA DEL ESTUDIO, + DATOS DE HANDLEY (1976)

x DATOS DE LINARES (1973), △ DATOS DE LA VAL (1973).

TABLA 1 : Lista de las especies conocidas en diferentes localidades de selva nublada de Mérida .

considerando nuestros datos de capturas durante el estudio y fuera de éste, la incorporación de 7 especies a la lista de las ya conocidas, de las cuales **Sturnira aratathomasi** representa el primer registro para el país (Soriano & Molinari, en prensa).

LLama la atención el empobrecimiento taxonómico que se observa en relación a selvas de equivalente complejidad pero de localidades con menores elevaciones en las que encontramos representantes de la mayoría de las 9 familias existentes en el país en listas que con frecuencia superan las 40 especies.

Es importante destacar que la lista que aportamos no pretende ser definitiva, pues estamos conscientes que el sistema de captura empleado es selectivo y algunas especies son capaces de evitar las redes en razón de su radar y/o del estrato en que desarrollan preferentemente su actividad nocturna, por lo tanto podemos admitir que al menos las familias Vespertilionidae y fundamentalmente Molossidae pueden no estar suficientemente representadas en la lista. Solventar esta dificultad y obtener las listas definitivas supondría implementar programas de capturas alternativos; no obstante nos atrevemos a adelantar que el resultado de estos programas no aumentaría sustancialmente la presente lista.

En relación al empobrecimiento taxonómico en comparación con las comunidades de murciélagos de selvas bajas, su explicación requiere un análisis detallado que tome en consideración los aspectos de naturaleza ecológica tanto del ambiente como de las especies en cuestión, que serán discutidos en la parte de estructura de la comunidad.

En la Tabla 2 se resume, para las localidades consideradas en el estudio, la lista de especies capturadas, el número de capturas por especie, los totales de capturas, el esfuerzo total y los rendimientos promedio obtenidos en las mismas, que se traducen en 741 animales examinados.

Puede destacarse que el rendimiento de las capturas en la localidad de Monte Zerpa fue 2,96 veces mayor que en Monterrey, lo cual parece revelar diferencias en las densidades de las especies. Por otra parte, la lista de especies capturadas en el estudio para Monterrey es ligeramente mayor que para Monte Zerpa, sin embargo la situación parece aclararse si se observa la Tabla 1 donde podríamos inferir que el esfuerzo de captura realizado en Monte Zerpa (63 redes/noche) ha sido insuficiente, o que al menos no se muestreó en la suficiente diversidad de

ESPECIES CAPTURADAS EN EL ESTUDIO	MONTEPENREY		MONTE ZERPA	
	N	% del total	N	% del total
<i>Micronycteris megalotis</i>	5	1.49	0	0.00
<i>Anoura cultrata</i>	1	0.25	0	0.00
<i>Anoura geoffroyi</i>	3	0.89	0	0.00
<i>Carollia brevicauda</i>	70	20.83	172	42.47
<i>Sturnira bodens</i>	33	9.82	1	0.25
<i>Sturnira bogotensis</i>	34	10.12	0	0.00
<i>Sturnira erythromos</i>	83	24.70	15	3.70
<i>Sturnira ludovici</i>	20	5.95	19	4.69
<i>Sturnira aratathomasi</i>	0	0.00	1	0.25
<i>Vampyrops umbratus</i>	64	19.05	77	19.01
<i>Artibeus cinereus</i>	2	0.60	72	17.78
<i>Artibeus lituratus</i>	0	0.00	34	8.40
<i>Artibeus hartii</i>	16	4.76	13	3.21
<i>Myotis oxyotus</i>	5	1.49	1	0.25
TOTAL DE CAPTURAS		336		405
ESFUERZO (redes/noche)		155		63
RENDIMIENTO (anim./red/noche)		2.17		6.42

TABLA 2 : Lista de las especies colectadas en las localidades de estudio y el número de individuos capturados en cada una .

microambientes para obtener el espectro completo de especies de la localidad.

Cuando confrontamos ambas localidades, observamos que sus listas de especies son bastante parecidas (coeficiente de similaridad de Sørensen cualitativo = 0,73) y un poco más cuando consideramos las especies obtenidas fuera del estudio (coeficiente de similaridad de Sørensen cualitativo = 0,77). Sin embargo al considerar las proporciones de las especies coleccionadas apreciamos que cada comunidad puede individualizarse más; así, el coeficiente de similaridad de Sørensen cuantitativo en este caso es $S_{p,q} = 0,53$.

La Figura 2 muestra la abundancia relativa de las especies en ambas localidades. Podemos reconocer tres niveles de abundancia: I.- un nivel alto de abundancia por encima del 10% de frecuencia relativa, II.- un nivel medio comprendido entre el 2% y el 10% y III.- un nivel bajo o de especies raras con valores inferiores al 2%. Si para cada localidad descartamos las especies comprendidas en el nivel bajo de abundancia (nivel III), sobre la base de que la caracterización de la comunidad debe hacerse considerando las especies más importantes, encontramos que en este caso el coeficiente de similaridad de Sørensen cualitativo es de 0,92 ; sin embargo el coeficiente de similaridad de

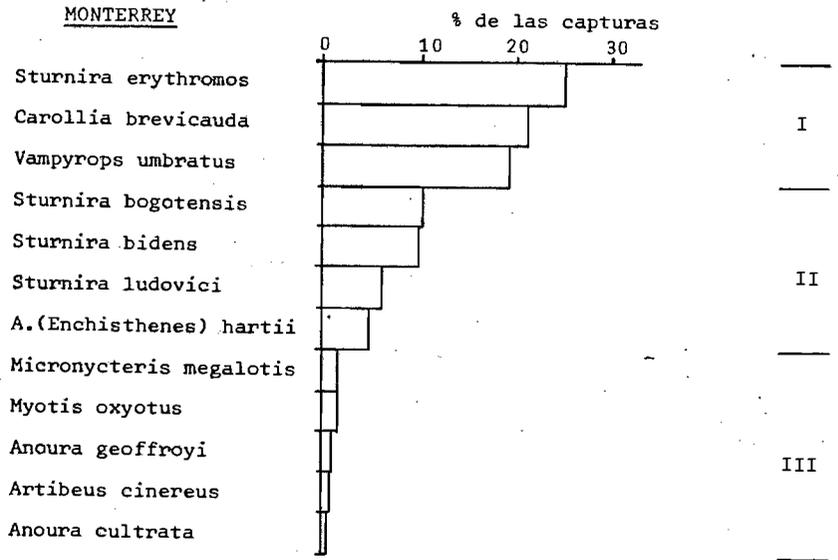
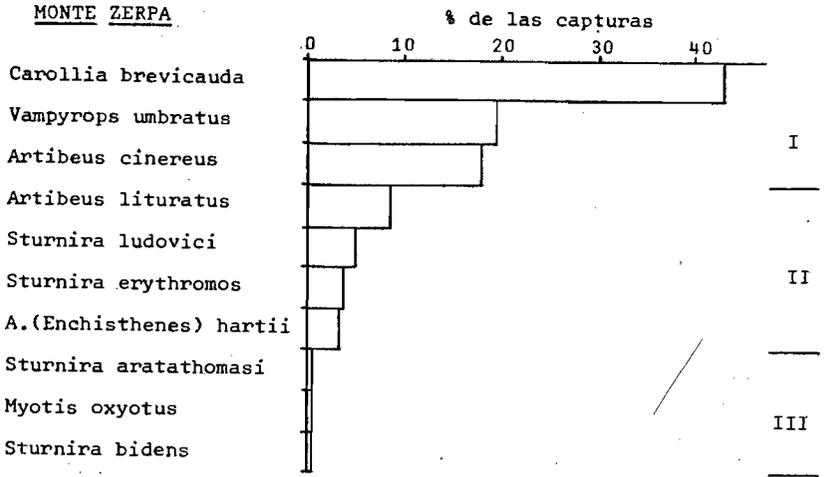


FIGURA 2 : Abundancia relativa de las especies por localidad

Sörensen cuantitativo apenas asciende a 0,54 lo cual revela que las diferencias entre las comunidades estriban en las proporciones relativas de las especies.

Sobre este último punto es preciso hacer las siguientes consideraciones: a.- en la comunidad de Monterrey, además de haberse hecho un esfuerzo mayor que en la de Monte Zerpa se cubrió en las colectas una mayor variedad de microambientes. Es sabido que los bosques tropicales pueden considerarse como un mosaico (Whittaker, 1960, 1977) y es perfectamente factible que las diferencias puedan explicarse al menos parcialmente en base a este factor.

b.- La proximidad de la localidad de Monte Zerpa a una selva estacional puede tener como consêcuencia que elementos de esta selva penetren en la selva nublada que hemos muestreado. Tal podría ser el caso de *Artibeus cinereus* y *A. lituratus*, que poseen valores de abundancia que los ubica en los niveles I y II respectivamente en la localidad de Monte Zerpa, mientras que en Monterrey sólo se ubican en el nivel III.

c.- Análogamente podríamos hablar de especies propias de selvas nubladas de altura, entre las que podríamos contar al menos dos especies del género

Sturnira, en este sentido, *S.bidens* y *S.bogotensis* poseen valores de abundancia que los ubican en el nivel II para Monterrey mientras que en Monte Zerpa *S.bidens* ocupa el nivel III y *S.bogotensis* no ha sido registrado hasta el presente. Los datos de Handley resumidos en la Tabla 1 parecen apoyar estos resultados.

En base a las consideraciones anteriores podríamos adelantar que entre las dos localidades estudiadas existe suficiente similitud entre las listas de especies como para ser consideradas representativas de la selva nublada; sin embargo las diferencias que muestran en las proporciones de especies creemos que podrían ser el reflejo de las diferencias florísticas y ambientales que por su parte permite separar la selva nublada montana alta y la selva nublada montana baja.

4. Estructura de la comunidad.

La composición de una determinada comunidad no es un simple arreglo fortuito de especies sino el reflejo del equilibrio dinámico entre las relaciones intra e interespecíficas con el resto del ambiente vivo y físico. En este sentido es muy poco lo que podemos inferir de una lista de nombres de especies cuando tratamos de caracterizar una comunidad dada, pues es el papel funcional de cada especie el factor determinante y responsable de su presencia en la misma.

Por lo tanto, la lista de especies de una comunidad será en general el resultado de: la disponibilidad de recursos en ese ambiente y la manera como estos sean repartidos o compartidos entre sus componentes. En consecuencia, podemos señalar que, si cada especie posee un nicho fundamental, la composición de especies de la comunidad será el total de nichos realizados existentes en ese ambiente.

Un análisis de los parámetros más relevantes del nicho, sobre todo de aquellos que involucran el hábito trófico y la talla del animal, parecen ser de significación

en la diferenciación ecológica de los murciélagos (McNab 1971) y pueden ser de utilidad para explicar la riqueza de especies de localidades selváticas de bajas y medianas altitudes de la región neotropical. Seguidamente haremos algunas consideraciones y proposiciones sobre la evaluación de estos parámetros.

4.1. El hábito trófico :

La información disponible sobre dieta de los quirópteros neotropicales está lejos de ser completa, sin embargo, es posible establecer categorías amplias que permitan lograr una primera aproximación al problema del esclarecimiento del papel funcional de las especies en la comunidad. En tal sentido, Wilson (1973) propone un sistema de clasificación trófica donde discrimina las siguientes categorías :

- 1.- CARNIVOROS : se alimentan de tetrápodos.
- 2.- PISCIVOROS : se alimentan de peces.
- 3.- HEMATOFAGOS: se alimentan de sangre de mamíferos y/o aves.
- 4.- INSECTIVOROS DEL FOLLAJE (foliage gleaners) : se alimentan de insectos posados en el follaje o en el suelo.

- 5.- INSECTIVOROS AEREOS : capturan insectos en vuelo.
- 6.- FRUGIVOROS : se alimentan de frutas.
- 7.- NECTARIVOROS : se alimentan de nectar y/o polen.

Complementariamente, propone el valor trófico para cada especie como una fracción decimal que representa la importancia de la especie en una determinada categoría trófica, en virtud de que en base a sus apetencias alimentarias algunas especies pueden ser asignadas a más de una de estas categorías.

Bonaccorso (1979) propone un sistema de clasificación con 9 niveles tróficos subdividiendo en tres la categoría de los frugívoros propuesta por Wilson y que denomina : frugívoros del dosel, frugívoros del sotobosque y comedores de frutos pasados o descompuestos.

El establecimiento de las dos primeras subcategorías supone una estratificación dentro del bosque de las rutas de vuelo de los murciélagos y de los recursos que consumen. Esta clasificación tiene sentido, pero de acuerdo a nuestro criterio, no es más que un componente parcial de dos estrategias más generales de búsqueda del alimento.

Creemos, en base a nuestras observaciones y de

información documentada en la literatura que dentro de los murciélagos frugívoros se pueden reconocer dos estrategias contrastantes de búsqueda y consumo del alimento las cuales distinguiremos con los nombres de NOMADA y SEDENTARIA.

Llamaremos NOMADA la estrategia en la cual los individuos de las especies que la conforman consumen preferentemente frutos de plantas de producción más o menos masiva pero de corta disponibilidad en el tiempo, lo cual condiciona el desplazamiento de la población hacia un nuevo sector del bosque cuando el recurso se agota. Tal estrategia implica la renovación de los refugios diurnos en razón de estos desplazamientos.

En contraposición, las especies que integran la estrategia SEDENTARIA exhiben itinerarios de búsqueda más o menos fijos cada noche y utilizan preferentemente frutos de plantas de producción continua a lo largo del año pero que ofrecen pocos frutos maduros cada noche, por lo que estos murciélagos no se concentran alrededor de las plantas que consumen.

La posesión de una o otra estrategia confiere a las especies otros atributos que pasaremos a discutir seguidamente. El ser nómada implicará poseer áreas vitales grandes y cambiantes, por lo tanto sus refugios diurnos

también serán cambiantes. Tales refugios son en general el follaje de la vegetación. Por su parte, el ser sedentario implica disponer de áreas vitales menores pero fijas para cada individuo y permite además el uso de refugios perennes más estables y seguros, como árboles huecos, grutas, etc..

La estrategia nómada es exclusiva de la subfamilia Stenodermatinae con excepción del género *Sturnira* mientras que la sedentaria es compartida por las subfamilias Carolliinae, Phyllostominae y el género *Sturnira* de los Stenodermatinae.

Resulta muy significativo que sólo sean nómadas los Stenodermatinae con rayas en el dorso y/o faciales, lo cual, como es sabido, representa un carácter adaptativo que permite "romper" la imagen de búsqueda de un eventual predador; es claro que este "disfraz" no tendría mucho valor adaptativo en animales con refugios seguros como los sedentarios.

Consideramos que la posesión de rayas dorsales y/o faciales es un atributo morfoecológico que puede permitir distinguir en los frugívoros estas dos estrategias.

En la Tabla 3 se resume y compara para cada

estrategia de búsqueda del alimento los atributos que la caracterizan.

Consideramos que la tercera subcategoría propuesta por Bonaccorso (comedores de frutos pasados o descompuestos) consiste fundamentalmente en una especialización de algunos murciélagos de la estrategia nómada.

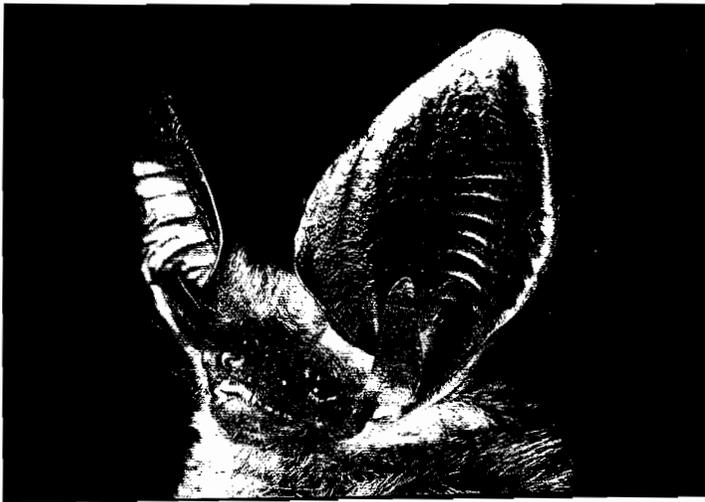
Como vemos, esta clasificación por categorías tróficas y valores tróficos para cada especie permite hacer una primera separación funcional de las especies que componen la comunidad y lograr una caracterización más ecológica, lo cual posibilita la comparación entre comunidades pertenecientes a diferentes biomas e incluso a regiones biogeográficas distintas, así como también entre grupos zoológicos como aves y murciélagos. En las Figuras 3, 4, 5, 6 y 7 mostramos la mayoría de las especies de la comunidad repartidas según la categoría trófica a la que están mayormente vinculadas.

ESTRATEGIA DE BUSQUEDA	PATRON DE MOVIMIENTO	AREA VITAL	REFUGIO DIURNO	ATRIBUTOS MORFO-ECOLOGICOS	ESTRATO PREFERENTE	GRUPOS TAXONOMICOS
NOMADA	Itinerante (grupales)	Cambiante relativ. Grande	Cambiante Inseguro (follaje)	Presencia de rayas faciales	Alto (Dose)	Stenoderminae menos Sturnira
SEDENTARIA	Rutas fijas (solitarios)	Fija relativ. Pequeña	Fijo Seguro (arboles huec., grutas, etc.)	Ausencia de rayas faciales	Bajo (Arbustivo)	Carollinae Phyllostominae Sturnira

TABLA 3 : Cuadro comparativo de los atributos que distinguen los integrantes de las estrategias nómada y sedentaria .



A



B

FIGURA 3 : Representantes de la categoría Insectívoros del Follaje:
A: Micronycteris megalotis ; B: Histiopus montanus



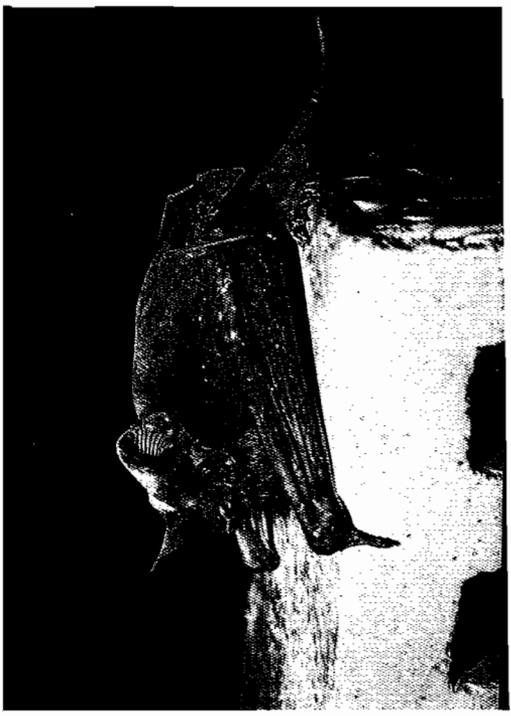
A



B



C



D

FIGURA 4 : Insectívoros Aéreos : A: Myotis oxyotus ; B: Eptesicus fuscus ; C: Lasiurus borealis
D: Tadarida brasiliensis



A



B

FIGURA 5 : Frugívoros Nómadas : A: Artibeus lituratus
B: Artibeus cinereus



C



D

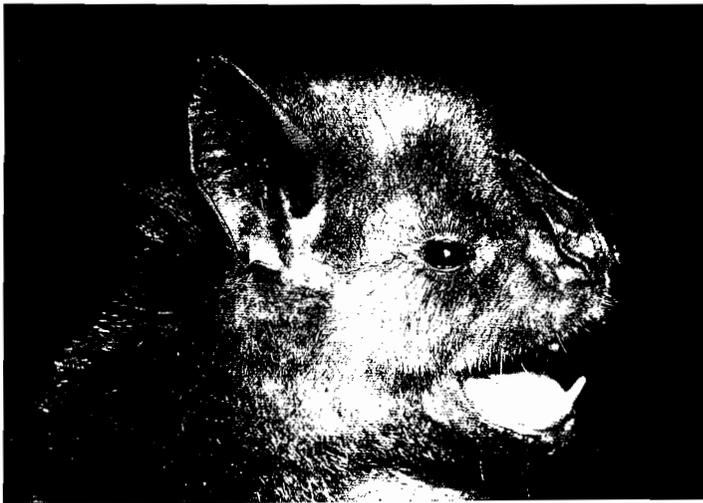
FIGURA 5 (continuación) : C: Artibeus (Enchisthenes) hartii
D: Vampyrops umbratus



A



B



C

FIGURA 6 : Frugívoros Sedentarios : A: Carollia brvicauda
B: Sturnira erythromos ; C: Sturnira ludovici



D



E



F

FIGURA 6 (continuación) : D: Sturnira bogotensis ; E: Sturnira bidens
F: Sturnira aratathomasi



A



B

FIGURA 7 : Nectarívoros : A: Anoura geoffroyi
B: Anoura caudifer

4.2. Talla del animal :

Si consideramos el razonamiento sencillo de que el gasto energético que hace un animal al procurarse el alimento es directamente proporcional a su tamaño, podemos inferir en base a las relaciones costo-beneficio, que un animal grande debe incluir en su dieta items alimentarios grandes, mientras que a los animales de menor tamaño les bastaría consumir items alimentarios pequeños. Desde luego, este razonamiento supone items de igual o equivalente valor nutritivo (nutrientes/peso). De suerte que podemos pensar que esta sea una manera de compartir o repartir los recursos alimentarios en un determinado ambiente.

Hutchinson (1959) encuentra en invertebrados acuáticos que las diferencias en talla entre especies que utilizan recursos semejantes guardan una relación de 1,26 en medidas lineales y que esta relación es de $2,0 = (1,26)^3$ cuando se considera el peso y concluye que tales diferencias son suficientes para evitar interacciones de competencia y permitir la coexistencia de las especies.

Klopfer & Mac Arthur (1961) trabajando con aves y Tamsitt (1967) con murciélagos sugieren que existen las mismas relaciones en estos grupos que las encontradas por Hutchinson. Sin embargo, estamos de acuerdo con McNab (1971) en que dos especies de murciélagos pueden coexistir usando en parte el mismo recurso y en parte recursos diferentes y de esta manera su relación de talla o peso podría ser sustancialmente menor; dicho de otra manera, para que se cumpla la relación descrita por Hutchinson debe haber una alta sobreposición en la dieta de las especies involucradas. Tal podría ser el caso en el género **Artibeus** donde puede encontrarse coexistiendo hasta cuatro especies que guardan la relación antes mencionada. No obstante, consideramos que las relaciones de peso o talla no son suficientes por si solas para establecer separaciones ecológicas entre especies, pero es posible combinar su aplicación con las categorías tróficas y valores tróficos para la construcción de matrices de nicho como proponen Smith & Genoways (1974).

4.3. Matrices de nicho y equivalentes tróficos

En la matriz de nicho de dos dimensiones

(propuesta por Smith & Genoways) se considera el valor de importancia de una determinada categoría trófica como un porcentaje obtenido del cociente entre total de valores tróficos en esa categoría y el número de especies de la comunidad (como ya mencionamos, el valor trófico representa la contribución de la especie a una categoría trófica dada expresado en fracciones de 1). Consideramos que esta transformación puede ser engañosa, pues los valores que se obtienen para cada papel trófico están influenciados por los de las demás categorías y, por lo tanto, su empleo sólo tiene sentido para hacer la caracterización trófica de la comunidad y establecer las relaciones de importancia de estos niveles en la misma; sin embargo no es conveniente hacer comparaciones entre localidades diferentes, ni tampoco entre comunidades para una categoría dada.

Para tales propósitos comparativos creemos que es más adecuado el empleo de la suma de los valores tróficos. Esta suma se hace para cada categoría trófica y es el valor total de los aportes de todas las especies a dicha categoría. Proponemos llamar EQUIVALENTES TRÓFICOS (E.T.) a ese valor total que vendría expresado en unidades de especie, pues aunque no es obvio, el valor trófico (al ser una fracción de la unidad) puede interpretarse como la parte de la especie asociada a la categoría en cuestión, de tal suerte que la suma de los diferentes aportes

retresentará el número hipotético de especies con valor trófico=1 para esa categoría.

En el concepto de Equivalentes Tróficos está la idea de que en cada comunidad existe un número finito de especies que pueden estar vinculadas con un determinado papel funcional y en consecuencia los E.T. son una medida de este número, es decir del límite de saturación de una determinada categoría trófica en un ecosistema particular.

En la Tabla 4 se muestra los valores tróficos de las especies conocidas de las selvas nubladas de Mérida para cada una de las categorías tróficas propuestas. Dichos valores fueron asignados siguiendo el criterio de Wilson (1973) y complementados con la información aportada por Alvarez & González (1969), Gardner (1977) y nuestras observaciones personales. En la base de la Tabla se anotan los valores de E.T. para cada categoría. Puede notarse que los carnívoros, piscívoros y hematófagos no están representados en estas comunidades, sobre este hecho insistiremos más adelante.

En la Tabla 5 podemos apreciar como se distribuyen estas especies según las categorías de peso propuestas por McNab (1971) y de talla (longitud del antebrazo) usada por Smith y Genoways (1974). Se nota que

	CARN.	PISC.	HEMAT.	INSECT. FOLLAJE	INSECT. AER.	FRUG. NOMADAS	FRUG. SEDENT.	NECT.
<i>Micronycteris megalotis</i>				0,8			0,2	
<i>Anoura caudifer</i>				0,5			0,1	0,4
<i>Anoura cultrata</i>				0,5				0,5
<i>Anoura geoffroyi</i>				0,5			0,1	0,4
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8	
<i>Sturnira bidens</i>							1,0	
<i>Sturnira bogotensis</i>							1,0	
<i>Sturnira erythromos</i>							1,0	
<i>Sturnira ludovici</i>							1,0	
<i>Sturnira aratathomasi</i>							1,0	
<i>Vampyrops umbratus</i>				0,1		0,9		
<i>Artibeus cinereus</i>				0,1		0,8		0,1
<i>Artibeus lituratus</i>				0,1		0,8		0,1
<i>A. (Enchisthenes) hartii</i>				0,1		0,9		
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>						1,0		
<i>Myotis oxyotus</i>					1,0			
<i>Eptesicus fuscus</i>					1,0			
<i>Histiotus montanus</i>				1,0				
<i>Lasiurus borealis</i>					1,0			
<i>Cajalidotea brasiliensis</i>					1,0			
EQUIVALENTES TROFICOS (Sp)	0,0	0,0	0,0	3,9	4,0	4,4	6,2	1,5

TABLA 4 : valores tróficos por categoría de las especies conocidas en las selvas nubladas de Mérida.

ESPECIES	CATEGORIAS DE PESO (g)					CATEGORIAS DE TALLA (long. antebrazo)(mm)							
	0-5	6-10	11-20	21-40	41-80	81-160.	29	30-34	35-43	44-54	55-68	69-86	87
<i>Micronycteris megalotis</i>	+												
<i>Anoura caudifer</i>		+										+	
<i>Anoura cultrata</i>			+									+	
<i>Anoura geoffroyi</i>			+									+	
<i>Carollia brevicauda</i>			+									+	
<i>Sturnira bidens</i>			+									+	
<i>Sturnira bogotensis</i>				+								+	
<i>Sturnira erythromos</i>			+									+	
<i>Sturnira ludovici</i>				+								+	
<i>Sturnira aratathomasi</i>					+							+	
<i>Vampyrops umbratus</i>				+								+	
<i>Artibeus cinereus</i>			+									+	
<i>Artibeus lituratus</i>					+							+	
<i>A. (Enchisthenes) hartii</i>			+									+	
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>			+									+	
<i>Eptesicus fuscus</i>			+									+	
<i>Myotis oxyotus</i>			+									+	
<i>Histioglossus montanus</i>			+									+	
<i>Lasiurus borealis</i>			+									+	
<i>Tadarida brasiliensis</i>			+									+	

TABLA 5 : categorización por peso corporal y longitud del antebrazo de las especies contidas de las selvas nubladas de Mérida .

la categorías de peso 0-5, 6-10 y la 41-80 están pobremente representadas, la 81-160 no tiene ningún integrante. La misma tendencia pero mucho más marcada se aprecia al considerar las categorías de talla, en las cuales no hay representantes en las categorías extremas de <29, 69-86 y >87. En ambos casos es llamativa la concentración de especies en las categorías medias del rango posible de fluctuación.

Al conjugar los datos presentados en la Tabla 4 con los de las categorías de peso de la Tabla 5 en forma de una matriz de nicho de dos dimensiones para las 20 especies conocidas (Tabla 6), se notan los rasgos funcionales más resaltantes de esta comunidad :

a.- simplificación trófica : Los datos de valor de importancia de los niveles tróficos muestran que la comunidad se estructura fundamentalmente sobre la base de dietas frugívoras (53%) e insectívoras (39,5%) con un pequeño aporte de los representantes nectarívoros (7,5%). El resto de las categorías no están representadas.

b.- segregación trófica de tamaños : Las especies ubicadas en los grupos de peso pequeños hacen su mayor aporte a las categorías insectívoras mientras que el

	E.T.	V.I.	0 - 5	6 - 10	11 - 20	21 - 40	41 - 80	81 - 160
CARNIVOROS								
PISCIVOROS								
HEMATOFAGOS								
INSECTIVOROS DEL FOLLAGE	3.9	19.5	Mic. meg. 0.8 0.8	Ano. cau. 0.5 His. mch. 1.0 1.5	Art. cin. 0.1 Art. hor. 0.1 Car. bre. 0.2 Ano. geo. 0.5 Ano. cul. 0.5 1.4	Vam. umb. 0.1 0.1	Art. lit. 0.1 0.1	
INSECTIVOROS AEREOS	4.0	20.0	Myc. oxy. 1.0 1.0	Las. bar. 1.0 1.0	Ept. fus. 1.0 Tad. bra. 1.0 2.0			
FRUGIVOROS NONADAS	4.4	22.0			Art. hor. 0.9 Art. cin. 0.8 Sph. tox. 1.0 2.7	Vam. umb. 0.9 0.9	Art. lit. 0.8 0.8	
FRUGIVOROS SEDENTARIOS	6.2	31.0	Mic. meg. 0.2 0.2	Ano. cau. 0.1 0.1	Stu. ery. 1.0 Stu. bid. 1.0 Car. bre. 0.8 Ano. geo. 0.1 2.9	Stu. cau. 1.0 Stu. bog. 1.0 2.0	Stu. ora. 1.0 1.0	
NECTARIVOROS	1.5	7.5		Ano. cau. 0.4 0.4	Art. cin. 0.1 Ano. geo. 0.4 Ano. cul. 0.5 1.0		Art. lit. 0.1 0.1	
TOTALES	20	100	2	3	10	3	2	

TABLA 6 : Matriz de nicho en dos dimensiones para las especies de selva nublada .

fenómeno inverso se observa en la contribución a las categorías frugívoras. Es notable la alta concentración de especies en la categoría de 11-20 g.

Seguidamente discutiremos algunas interpretaciones que pueden adelantarse en torno a la comprensión de las características estructurales de la comunidad.

Como vimos en la parte de composición de la comunidad, en las selvas nubladas de Mérida sólo están representadas tres de las nueve familias de quirópteros existentes en Venezuela. Tal empobrecimiento taxonómico en relación a comunidades de tierras bajas con equivalente complejidad ambiental bien puede ser el reflejo de limitantes de tipo fisiológico, principalmente vinculados con la habilidad de los integrantes en regular su temperatura. Como sabemos los miembros de las familias Emballonuridae, Furippteridae, Thyropteridae y Natalidae rara vez sobrepasan los 1000 m de altitud lo cual hace pensar en una baja plasticidad genética que limita su adaptación a condiciones ambientales de temperatura que excedan tasas metabólicas superiores a sus límites fisiológicos en virtud de que absolutamente todos sus integrantes poseen hábitos tróficos estrictamente insectívoros y tallas reducidas lo cual los coloca en situación desventajosa para colonizar ambientes de montaña

con temperaturas nocturnas bajas.

En relación a lo anterior, McNab (1982) señala que las variaciones en el metabolismo basal observadas en los murciélagos se relacionan primordialmente con la masa corporal y el hábito trófico. De esta manera, se observa que los murciélagos con hábito trófico insectívoro o hematófago tienen tasas metabólicas bajas, murciélagos con dietas combinadas frugívoro-carnívoro poseen tasas metabólicas entre altas e intermedias; en los frugívoros las tasas metabólicas son altas y éstas llegan a ser muy altas en el caso de los nectarívoros.

Asociada al metabolismo basal se encuentra la capacidad de regulación de la temperatura corporal. Así, tendremos que dentro de un mismo régimen trófico, los murciélagos grandes regulan mejor su temperatura que los pequeños. Igualmente, para murciélagos de una masa corporal dada los insectívoros mantienen temperaturas corporales menores y éstas dependen más de las variaciones de la temperatura ambiental que en los frugívoros.

La ausencia de hematófagos tiene una explicación semejante, pues sobre la base de limitaciones de índole fisiológicas, McNab (1973) señala los 2000 m como límite altitudinal de los vampiros en virtud de que su dieta está

compuesta básicamente de proteínas y es nula en azúcares, por lo tanto, sus tasas metabólicas son demasiado bajas para compensar las pérdidas de calor por demandas del ambiente.

Por otra parte la piscivoría se vé imposibilitada como estrategia alimentaria en razón de la baja riqueza y densidad de especies presa y las características torrentosas de las corrientes de agua, pues es bien sabido que estas especies de quirópteros requieren de corrientes tranquilas para ejercer su actividad.

Conocemos que de las dos especies de **Noctilio** sólo **N.leporinus** se alimenta realmente de peces, pues según observaciones de Hooper & Brown (1968) y Howell & Burch (1974), los insectos parecen constituir la base fundamental en la dieta de **N.albiventris**. Dadas las adaptaciones anatómicas de esta especie, podemos especular que los insectos que consume desarrollan su actividad en la superficie del agua, lo cual explicaría su ausencia sobre la base de las consideraciones antes mencionadas.

Análogamente, la carnivoría está representada en selvas de baja altura por pocas especies de murciélagos donde la riqueza y/o densidad de las especies de potenciales presas (anfibios, lagartos, aves y otros

murciélagos) es muy superior a las que podemos encontrar en cualquier ambiente de selva nublada. Por lo tanto, consideramos que es la insuficiente abundancia de los recursos el factor que determina la ausencia de este nivel trófico en la comunidad.

El bajo valor de importancia para la categoría de los nectarívoros (7,5%) parece contradecir las expectativas que podríamos tener sobre la base de las consideraciones fisiológicas, pues es lícito esperar que los representantes de esta categoría sean los más aventajados en tales condiciones ambientales. En efecto, potencialmente los nectarívoros no poseen restricciones de tipo fisiológico para ocuparlo, sin embargo en este caso son las plantas las que encaran estas limitaciones.

En este sentido Stiles (1978) señala que las temperaturas más bajas a mayores elevaciones limitan la producción de néctar; plantea el ejemplo de *Inga vera* estudiada por Salas (1974 citado por Stiles), que a bajas elevaciones el pico de producción de néctar ocurre al comienzo de la noche pero al incrementar la altitud la temperatura óptima para la secreción de néctar se observa en horas más tempranas y por encima de los 1000 m la producción de néctar se realiza virtualmente en horas de la media tarde, lo cual lo hace inaccesible para los

murciélagos pero no para los colibríes.

Creemos que en las selvas nubladas de Mérida ésta sea la explicación del bajo valor de importancia para esta categoría; además el hecho de que los murciélagos que más contribución hacen a la misma sean del género *Anoura*, considerado como nectarívoro facultativo apoya esta interpretación.

En la Tabla 7 se compara los E.T. para 7 categorías tróficas en las selvas nubladas de Mérida con los de localidades de baja altitud calculados a partir de los datos de Smith & Genoways para el NE de Venezuela, de Bonaccorso para Barro Colorado en Panamá y de Eisembreg et al. para Masaguaral (Venezuela).

Además de la ausencia de representantes de las categorías carnívoros, piscívoros y hematófagos que discutimos anteriormente, en esta Tabla destaca la homogeneidad de los valores de E.T. para la categoría frugívora como un todo en las localidades consideradas. Este hecho puede ser interpretado como el reflejo de las relaciones de dependencia que poseen todas las selvas siempre verdes con dispersores vertebrados. En consecuencia, a pesar de que las listas de especies son distintas, la contribución global de estas especies a la

	CARN.	PISC.	HEMAT.	INSECT. FOLL.	INSECT. AER.	FRUG.	NECT.
SELVAS NUBLADAS ANDES DE MERIDA				3.9	4.0	10.6	1.5
N.E. DE VENEZUELA (Smith y Genoways, 1974)	1.5	0.6	2.9	4.9	15.9	10.5	2.7
BARRO COLORADO, PANAMA (Bonaccorso, 1979)	2.5	0.6	1.0	7.0	11.0	11.8	2.0
MASAGUARAL, LLANOS DE VENEZUELA (Eisemberg et al., 1979)	2.5	0.6	1.0	6.4	19.0	9.4	1.8

TABLA 7 : Comparación de las categorías tróficas de las selvas nubladas con tres localidades de baja altitud .

categoría, medida en E.T., es muy parecida (entre 9 y 12 spp con valor trófico =1); pues el mantenimiento de estas selvas supone la participación de un cierto colectivo de dispersores voladores (aves y quirópteros), lo cual nos hace pensar que si estudiásemos este aspecto con aves debería encontrarse una relación semejante. La situación es similar para el caso de los nectarívoros cuyos E.T. oscilan entre 1,5 y 2,7.

Este no es el caso cuando observamos la categoría de los insectívoros aéreos, pues a pesar de que las localidades con elevaciones bajas muestran variaciones relativamente grandes entre sí, sus diferencias son menores que cuando las comparamos con las de las selvas nubladas. Consideramos que tal situación se debe al hecho de que los contribuyentes a esta categoría son en su gran mayoría insectívoros estrictos (obligados) lo cual, como vimos representa un limitante fisiológico para ocupar ambientes que demandan altas tasas metabólicas como mecanismos de regulación térmica.

En contraste, las especies asociadas a la categoría de los insectívoros del follaje, en su gran mayoría, complementan su dieta con frutos o viceversa, superando de esta manera la limitante fisiológica del grupo anterior al aumentar su metabolismo basal. Consideramos que

ésta puede ser la causa de las pocas diferencias que se observan para este grupo entre las selvas nubladas y las selvas de baja altura.

Resumiendo, las comunidades de murciélagos de las selvas nubladas poseen las siguientes características estructurales:

- 1.- De las ocho categorías tróficas que hemos establecido sólo cinco están presentes.
- 2.- La categoría frugívora posee el valor de importancia mayor (52%), pero en E.T. no difiere de los encontrados para selvas de baja altura.
- 3.- Las categorías de insectívoros del follaje e insectívoros aéreos tienen valores de importancia altos y similares entre sí. Sin embargo, los primeros no presentan mayores discrepancias con las selvas de baja altura en cuanto a sus E.T., mientras que los segundos acusan importantes diferencias.
- 4.- La categoría de los nectarívoros muestra un valor de importancia bajo, pero en E.T. sus diferencias con las selvas bajas no parecen ser muy importantes.

En esta línea de ideas, podríamos predecir que usando los equivalentes tróficos como estimador del número de especies en un gradiente altitudinal, las comunidades de murciélagos sufren cambios estructurales asociados con el hábito trófico semejantes a los encontrados por Terborgh (1977) para comunidades de aves de Los Andes peruanos. De igual manera consideramos que el empleo de los E.T. en comunidades de aves y otros vertebrados terrestres permitirá establecer comparaciones útiles que conduzcan a una mejor comprensión de estas comunidades en los bosques tropicales.

IV. IMPLICACIONES ECOLOGICAS DE LA FRUGIVORIA

1. Consideraciones generales

Desde un punto de vista amplio, un frugívoro es cualquier animal que emplee frutas mayormente en su dieta, sin embargo es preciso hacer algunas acotaciones que nos permitan usar con más rigor algunos términos. Así, reconoceremos como frutos no los que cumplen con la definición botánica sino aquellos que posean partes carnosas; en este sentido, categorías de frutos tales como bayas, drupas y legumbres con semillas ariladas o infrutescencias tipo polidrupa o espádices serán reconocidas por nosotros como frutos **sensu stricto** y frutos secos tales como cariopsis y otros no entrarán en nuestra definición.

Para los propósitos de este trabajo, llamaremos frugívoros verdaderos a aquellos animales que comen frutos **sensu stricto** pero sus semillas son pasadas por el tracto digestivo, no ingeridas o regurgitadas sin perder su viabilidad y en ningún caso digeridas, de tal manera que no son empleadas como alimento. Aquellos que si las digieren serán considerados bajo la categoría de predadores de

semillas.

Será preciso distinguir grados dentro de nuestra categoría de frugívoros verdaderos, los cuales dependen de su especificidad respecto al recurso fruto. Denominaremos frugívoros obligados (estrictos o especializados) a aquellos que se alimentan exclusivamente de frutos en cualquier etapa de su vida y frugívoros facultativos a aquellos que además de frutos pueden consumir alternativamente insectos u otro alimento, bien sea en etapas juveniles de su vida o estacionalmente cuando el recurso fruto no sea tan abundante (Snow 1971, 1978, Morton 1973 y Foster 1978).

Estos mismos autores establecen que entre los frugívoros obligados y las plantas que los sustentan tiende a existir relaciones de especificidad estrechas, además estas plantas en general son árboles del bosque primario y los frutos tienden a ser grandes con muy pocas o una sola gran semilla y pericarpio muy nutritivo. Por su parte, entre los frugívoros facultativos y sus plantas las relaciones son de menor especificidad, es decir varias especies de animales comen sobre una especie de planta y además una especie animal se nutre de muchas especies de plantas, lo cual refleja una solución adaptativa diferente (Snow 1978).

Cuando consideramos con detenimiento la fauna de un lugar advertimos que los frugívoros estrictos constituyen una franca minoría con respecto a los frugívoros facultativos. Morton (1973) ofrece como explicación a este fenómeno que el recurso fruta en general es bastante rico en carbohidratos pero escaso en proteínas y lípidos, de suerte que muchas aves deben obtenerlos de fuentes alternativas; dado que la mayor necesidad de estos nutrientes existe en la etapa de pichones, muchas especies, aunque se alimentan de frutas durante toda su vida adulta, nutren a sus crías con cierta proporción de insectos y postula que la velocidad de crecimiento se acelera cuando esas fuentes de nitrógeno son adicionadas, lo que les permite abandonar más rápidamente el nido y disminuir los riesgos de predación en la etapa más vulnerable, favoreciéndose de esta manera estrategias alimentarias facultativas.

Ricklefs (1974, citado por Foster 1978) sostiene que es una baja relación proteínas/carbohidratos lo que hace a los frutos menos ventajosos que los insectos ya que para obtener las proteínas necesarias, el animal debe sobrecargarse de calorías. Foster (1978) trabaja con la hipótesis de Ricklefs y encuentra que aparentemente los frutos contienen las proteínas necesarias para completar el

crecimiento sin tener que hacer demasiados viajes para su consecución (lo cual atrae predadores), pero completar los requerimientos proteínicos acarrea un exceso calórico que parece demostrar la propuesta de Ricklefs.

Para las plantas, ofrecer "recompensa" por "servicios" de dispersión representa un problema cuando quien come sus frutos no es un buen dispersor o es un predador de semillas, en consecuencia esto ha representado la diversificación de una serie de frutos con diferentes características, lo cual ha provocado una diversificación taxonómica. A continuación trataremos de señalar las soluciones adaptativas más relevantes en las características de los frutos de manera que se logre una máxima eficiencia de propagación con un mínimo de interferencia. Snow (1971) considera los siguientes atributos de los frutos:

a.- **Color:** en general los frutos consumidos por aves poseen colores llamativos (rojo, amarillo, anaranjado, azul, negro) que destacan en el fondo verde del follaje; es bien conocida la capacidad de las aves para distinguir colores. Por el contrario los frutos consumidos por mamíferos poseen en general colores crípticos que los confunden con el fondo, es decir verdes cuando están maduros, de esta manera se hacen menos notables y

apetecibles para las aves. Dado que la mayoría de los mamíferos frugívoros son de hábitos nocturnos y ciegos al color, entonces los frutos "para mamíferos" poseen aromas peculiares que los atraen. August (1981) señala que *Ficus trigonata* presenta frutos de color verde en los Llanos de Venezuela donde sus principales dispersores son murciélagos mientras que en Panamá sus frutos son de color rojo y sus dispersores son aves.

b.- **Accesibilidad:** el acceso del animal al fruto puede representar un serio obstáculo para ser consumido por el frugívoro, en este sentido, los frutos "para murciélagos" en general son péndulos o se proyectan por encima del follaje de manera que puedan ser alcanzados por estos en vuelo. También la firmeza de sujeción del fruto a la planta puede seleccionar las especies que tendrán acceso a ellos.

c.- **Tamaño:** el tamaño de los frutos puede separar grupos de dispersores, los cuales también muestran diferencias de talla en relación al tamaño de los frutos que consumen. Harrison (1962), Tamsitt (1967), McNab (1971) y Fleming (1979) entre otros discuten este punto.

d.- **Valor nutritivo:** este aspecto fue discutido anteriormente de manera que sólo mencionaremos que la planta debe establecer un balance entre valor nutritivo de

las partes carnosas del fruto y la masa de semillas a ser dispersadas. También es preciso señalar que dicho valor nutritivo es menor en los frutos inmaduros lo cual permite "proteger" sus semillas antes de estar en condiciones de germinar (Foster 1977).

e.- **Abundancia de frutos:** Howe & Estabrook (1977) y Howe (1979, citado por August 1981) introducen este atributo y reconocen tres estrategias generales empleadas por las plantas: producir pocas semillas de gran tamaño y abundantes reservas para el desarrollo de la plántula o un gran número de pequeñas semillas con pocas reservas y en consecuencia una baja probabilidad de sobrevivencia. La primera estrategia supone la intervención de dispersores eficientes y por lo tanto especializados, más propias de las plantas del bosque primario. La segunda de plantas de estratos bajos del bosque o de plantas secundarias pues implica el concurso de dispersores poco específicos. La tercera estrategia implica la producción en corto tiempo de una sobreabundancia de frutos de pequeño tamaño, los cuales son consumidos por frugívoros que experimentan un alto riesgo de predación en la vecindad de la planta productora, en consecuencia el animal toma el fruto y lo consume en un lugar seguro lejos de ésta, de manera que las semillas pueden ser dispersadas a mayor distancia. Estrategias de este tipo son muy comunes en murciélagos y han sido

descritas por Heithaus et al. (1975), Morrison (1978), Heithaus & Fleming (1978), Janzen (1978) y Bonaccorso (1979) y que en este trabajo presentamos como nómadas y sedentarios.

De todo lo anteriormente dicho podemos ver que la frugivoría no es un fenómeno simple y de fácil estudio, pues en él inciden cantidad de componentes de índole ecológica y evolutiva que dan un amplio espectro de resultados coadaptativos entre plantas y animales dispersores, inclusive en aquellos que son predadores de semillas y que en buena medida dan cuenta de la riqueza de especies en los bosques tropicales. Quedan todavía por discutir dos aspectos importantes que merecen un tratamiento particular en virtud de su interés, estos son: los patrones reproductivos de los frugívoros y los ritmos fenológicos de las plantas.

2. Patrón reproductivo

Hemos visto que en la comunidad estudiada la fracción frugívora representa el 52% en valor de importancia, lo que se traduce en que más de la mitad de las especies de la comunidad poseen de una u otra manera algún vínculo con esta categoría alimentaria (E.T.=10,6 spp). En el análisis subsiguiente consideraremos como frugívoros a aquellas especies que posean valores tróficos comprendidos entre 0,5 y 1,0 y suficiente número de observaciones. De tal manera hemos incluido las especies siguientes: *Carollia brevicauda*, *Sturnira bidens*, *S.bogotensis*, *S.erythromos*, *S.ludovici*, *Vampyrops umbratus*, *Artibeus cinereus* y *A.(Enchisthenes) hartii*.

En la Figura 8A hemos distinguido cuatro aspectos claves en la actividad reproductiva de la fracción frugívora. Las barras oscuras indican la fracción de hembras en actividad reproductiva tomada como el porcentaje de hembras preñadas y/o lactantes en períodos bimensuales a lo largo del año respecto al total de hembras adultas. Las barras con rayas diagonales representan la fracción de hembras preñadas $([hembras\ preñadas/hembras\ adultas] \times 100)$ en ese período. Las barras punteadas indican la frecuencia

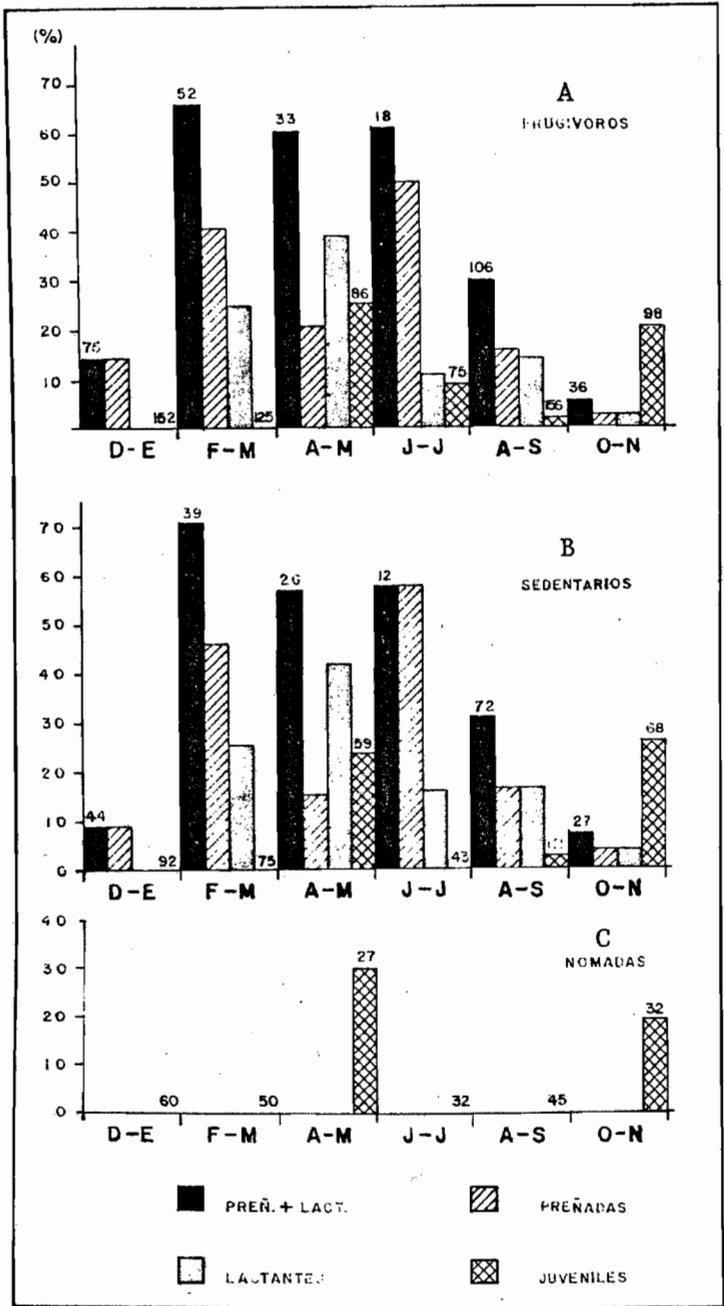


FIGURA 8 : Comportamiento reproductivo de los frugívoros .

de las hembras que están amamantando su cría ([hembras lactando/hembras adultas] $\times 100$). Para estos tres casos el total de hembras adultas por período se indica en la parte superior de la barra oscura. De manera semejante, las barras con rombos indican la importancia en la comunidad de los juveniles expresada como un porcentaje del cociente entre los juveniles y el total de individuos capturados en el período en cuestión.

Podemos notar que la actividad reproductiva de las hembras (barras oscuras) no es homogénea en el tiempo, por el contrario exhibe diferencias estacionales bien marcadas, donde se aprecian los valores más altos en el período comprendido entre los meses de febrero y septiembre, seguido de un período de depresión de la actividad reproductiva que ocupa el lapso complementario (octubre a enero) que corresponde al final del segundo período lluvioso y principios de la estación seca. Esto sugiere una sola estación general de reproducción en el año en esta fracción trófica de la comunidad.

En el comportamiento de la fracción de hembras preñadas advertimos dos claros picos en las frecuencias de preñeces; uno en el intervalo febrero-marzo al final de la estación seca y otro en el intervalo junio-julio, que se corresponde con el segundo período de menor precipitación.

Las hembras lactantes ofrecen el mismo patrón pero desfasado, presentando picos en los intervalos abril-mayo y agosto-septiembre, sobreponiéndose con los períodos de máximas precipitaciones.

Correlativamente, las frecuencias de jóvenes independientes muestran el mismo patrón bimodal. La razón de no observarse un desfase en el primer pico respecto al de hembras lactando se debe a un artefacto producto del empleo de períodos bimensuales, pues si los datos permitiesen una separación en períodos mensuales podríamos apreciarlo claramente.

La Figura BB muestra los mismos aspectos de la actividad reproductiva de las hembras y la frecuencia de juveniles para el caso de los frugívoros sedentarios. Como puede apreciarse es consistentemente equivalente con la antes descrita. En el caso de la estrategia nómada (Figura BC), el bajo número de hembras no nos permitió representar su actividad reproductiva, sin embargo, para los jóvenes obtuvimos picos bien netos exactamente en los mismos períodos en que se registran los de los sedentarios, por lo tanto no tememos equivocarnos al afirmar que las especies vinculadas a estas dos estrategias exhiben exactamente el mismo patrón reproductivo. Este ha sido llamado poliestría bimodal por Fleming et al. (1972), Wilson, D. (1973) y

Taddei (1976, 1980), que como hemos señalado consiste de dos picos consecutivos de partos en una sola estación reproductiva, es decir, al primer parto sigue inmediatamente una nueva gestación mientras la madre amamanta la cría, de forma que una hembra puede dar dos crías en una estación de reproducción.

Resulta tentador asignar al régimen de precipitaciones local la responsabilidad del comportamiento reproductivo observado en los frugívoros, no obstante, en localidades donde el régimen pluviométrico es biestacional también se observa el mismo patrón bimodal y se mantiene la depresión reproductiva en la época seca. Esto parece evidenciar que este patrón es igualmente eficiente en ambos regimenes climáticos.

3. Posibles determinantes del patrón

Llama poderosamente la atención la alta sincronización intra e interespecífica del patrón reproductivo, la cual concuerda mayormente con el observado en frugívoros de comunidades de bajas altitudes sometidas a regímenes pluviométricos biestacionales (Bonaccorso, 1979).

Esto nos conduce a plantearnos el siguiente interrogante: ¿cuál o cuáles son las fuerzas selectivas que condicionan este ritmo como única respuesta para todas las especies?

En este momento quizás no es posible ofrecer una respuesta concluyente y definitiva, sin embargo se pueden sugerir vías de interpretación que eventualmente nos aclaren el panorama. En este sentido, analizaremos el valor adaptativo del ritmo en cuestión para un medio sometido a condiciones climáticas contrastantes y recurrentes y la fuerza selectiva que más probablemente lo condicione.

Es difícil aceptar que las precipitaciones por si solas sean el determinante de tal comportamiento reproductivo ya que deben existir otras razones que afecten más directamente a estos animales. Una razón puede ser el alimento disponible, pues el evento reproductivo supone una inversión adicional de energía y nutrientes a los necesarios para los gastos ordinarios de mantenimiento. Es lícito suponer que el régimen de precipitaciones puede afectar al menos la cantidad de recursos disponibles para la comunidad a lo largo del año moderando el patrón fenológico de la vegetación, de tal suerte que las precipitaciones determinarían el comportamiento fenológico de las plantas y éste el patrón reproductivo de la comunidad de murciélagos frugívoros.

Si aceptamos la premisa anterior de que los recursos alimentarios varían a lo largo del año, resulta necesario hacer unas consideraciones sobre cual o cuales de las fases del evento reproductivo demandarían del ambiente un suministro mayor de alimento. En este sentido, es obvio que la lactancia es el período más crítico en virtud de las siguientes consideraciones: durante la preñez el feto recibe el alimento por vía sanguínea a través de la placenta, lo cual se traduce en una transformación y uso más eficiente de los recursos que durante la lactancia, donde es preciso "fabricar" leche como intermediario entre

la sangre de la madre y la del hijo con las subsecuentes pérdidas en cada una de estas transformaciones; además, dado que la cría tiene un tamaño mayor demandará por su parte más consumo de recurso. En la etapa de joven independiente, la cría ha adquirido prácticamente el tamaño de un adulto, luego sus demandas de alimento se verán reducidas casi exclusivamente a las de mantenimiento.

Es obvio que como producto del evento reproductivo las poblaciones acusen un incremento numérico que será ajustado en el siguiente periodo de escasez de recursos.

En vista de las consideraciones anteriores podría esperarse que los picos de mayor abundancia de hembras lactantes coincidan con los momentos de mayor disponibilidad de recursos. En este sentido esperaríamos que la comunidad vegetal asociada a los murciélagos muestre ritmos de producción de frutos desfasados en el tiempo, como mecanismo que les permita disminuir la competencia por los servicios de dispersión y que a la vez mantenga las poblaciones de quirópteros todo el año. En los puntos críticos de los eventos reproductivos (preñeces muy avanzadas y lactancia principalmente) la comunidad vegetal como un todo concentraría más recursos o recursos de mejor calidad nutritiva.

La evaluación de esta presunción supone realizar estudios de estos ritmos de producción de frutos en las especies involucradas en su dieta, lo cual requiere conocer cuales son estas especies. A continuación discutiremos algunos resultados preliminares que tenemos sobre la dieta de los murciélagos en nuestras dos localidades.

4. Dieta de los frugívoros Vs estrategias de búsqueda y consumo

Seguidamente mostraremos y discutiremos la información que hemos podido derivar del análisis de las muestras fecales en la fracción frugívora de la comunidad y valorar así la importancia de la repartición de los recursos en la misma y sus connotaciones coadaptativas.

La Tabla 8 aporta una lista de los items alimentarios encontrados para 7 especies de frugívoros en 73 muestras fecales examinadas de la localidad de Monterrey. Los valores representan el número de muestras fecales en las que apareció un determinado item. Analogamente en la Tabla 9 mostramos un recuento de los items en 119 muestras fecales para 7 especies de frugívoros de la localidad de Monte Zerpa. La Tabla 10 sintetiza los resultados de ambas localidades, que totalizan 192 muestras examinadas para 9 especies de frugívoros.

De los 19 items alimentarios, hemos distinguido bajo la denominación de insectos las muestras en las que aparecieron fragmentos quitinosos de invertebrados y que no

	Carollia brevicauda	Sturnira erythromos	Sturnira bogotensis	Sturnira ludovici	Sturnira bidens	Vampyrops umbratus	Artibeus hartii
INSECTOS	5	1					
Solanum gratum	4	17	12	1		1	1
Solanum spl	1	3	2		1		
Piper bogotense	1	4		3			
Piper aduncum	11	1					
Hypericaceae 1	1				1		
Psidium caudatum					1	1	1
Ficus spp						4	1
Piper diffamatum					1		
Anthurium humboldtianum				1			

Muestras fecales examinadas 73

TABLA 8 : Lista de los items alimentarios en Monterrey para las especies estudiadas. Los valores representan el número de muestras fecales en las que apareció un item particular .

	Carollia brevicauda	Sturnira ludovici	Sturnira erythromos	Artibeus lituratus	Artibeus hartii	Vampyrops umbratus	Artibeus cinereus
INSECTOS	16	1					
Piper aduncum	16	3	1				
Vismia baccifera	34	3					
Philodendron sp1	1	3					
Solanum gratum		2					
S.I. 47		1					
Hypericaceae 1	1						
S.I. 46	2						
S.I. 35					2		
S.I. 38					1	3	
Ficus spp						2	
Solanum 23						1	3
S.I. 45						1	1
Psidium caudatum				12	5	18	3
S.I. 39							1

Muestras fecales examinadas 119.

TABLA 9 : Lista de los items alimentarios encontrados en Monte Zerpa para las especies estudiadas. Los valores representan el número de muestras fecales en las que apareció un item particular .

	Carollia brevicauda	Sturnira ludovici	Sturnira erythromos	Sturnira bogotensis	Sturnira bidens	Artibeus lituratus	Artibeus hartii	Artibeus cinereus	Vampyrops umbratus
INSECTOS	21	1	1						
Solanum gratum	4	3	17	12			1		1
Piper bogotense	1	3	4						
Piper aduncum	27	3	2						
Vismia baccifera	34	3							
Phyllodendron sp 1	1	3							
S.I. 47			1						
Anthurium humboldtianum			1						
S.I. 46	2								
Solanum sp 1	1		3	2	1				
Hypericaceae 1	2				1				
Piper diffamatum					1				
S.I. 35							2		
S.I. 38							1		3
Ficus spp.							1		6
Solanum 23								3	1
S.I. 45								1	1
Psidium caudatum					1	12	6	3	19
S.I. 39								1	

Muestras fecales examinadas 192

TABLA 10 : Lista de los items alimentarios de Monterrey y Monte Zerpa para las especies estudiadas. Los valores representan el número de muestras fecales en las que apareció un item particular.

hemos intentado identificar taxonómicamente en razón de lo complicado de este propósito y por estar fuera de los objetivos básicos del presente estudio. Los 18 ítems restantes lo componen semillas de plantas que hemos identificado parcialmente sobre la base de nuestra colección de referencia.

A pesar de las limitaciones que nos impone el número relativamente bajo de muestras fecales examinadas para algunas especies, en las Tablas antes mencionadas pueden distinguirse tendencias bastante claras en las apetencias alimentarias de las especies, donde es posible distinguir a primera vista como dos grupos netos a los integrantes de las estrategias de búsqueda y consumo que previamente hemos llamado nómada y sedentaria. Esta separación se aprecia más claramente en el dendrograma que ofrecemos en la Figura 9 construido de una matriz de similaridad de dietas (Tabla 10) usando como estimador de la sobreposición en las dietas el índice de similaridad cuantitativo de Sörensen.

Hay que llamar la atención sobre el hecho de que en el dendrograma no hemos incluido la especie *Sturnira bidens* en virtud del bajo número de muestras fecales disponibles (4), lo cual a nuestro juicio no permite asignarle confiabilidad a los valores de similaridad con

	Sturnira ludovici	Sturnira erythromos	Sturnira bogotensis	Sturnira bidens	Artibeus lituratus	Artibeus hartii	Artibeus cinereus	Vampyrops umbratus
Carollia brevicauda	0,288	0,176	0,054	0,033	0,0	0,043	0,0	0,032
Sturnira ludovici	0,426	0,167	0,0	0,0	0,0	0,091	0,0	0,032
Sturnira erythromos		0,743	0,111	0,0	0,0	0,091	0,0	0,032
Sturnira bogotensis			0,143	0,0	0,0	0,091	0,0	0,032
Sturnira bidens				0,25	0,432	0,0	0,0	0,25
Artibeus lituratus					0,545	0,375	0,613	
Artibeus hartii						0,375	0,759	
Artibeus cinereus							0,439	

TABLA 11 : Matriz de sobreposición de dietas entre las especies de quirópteros de la selva nublada .

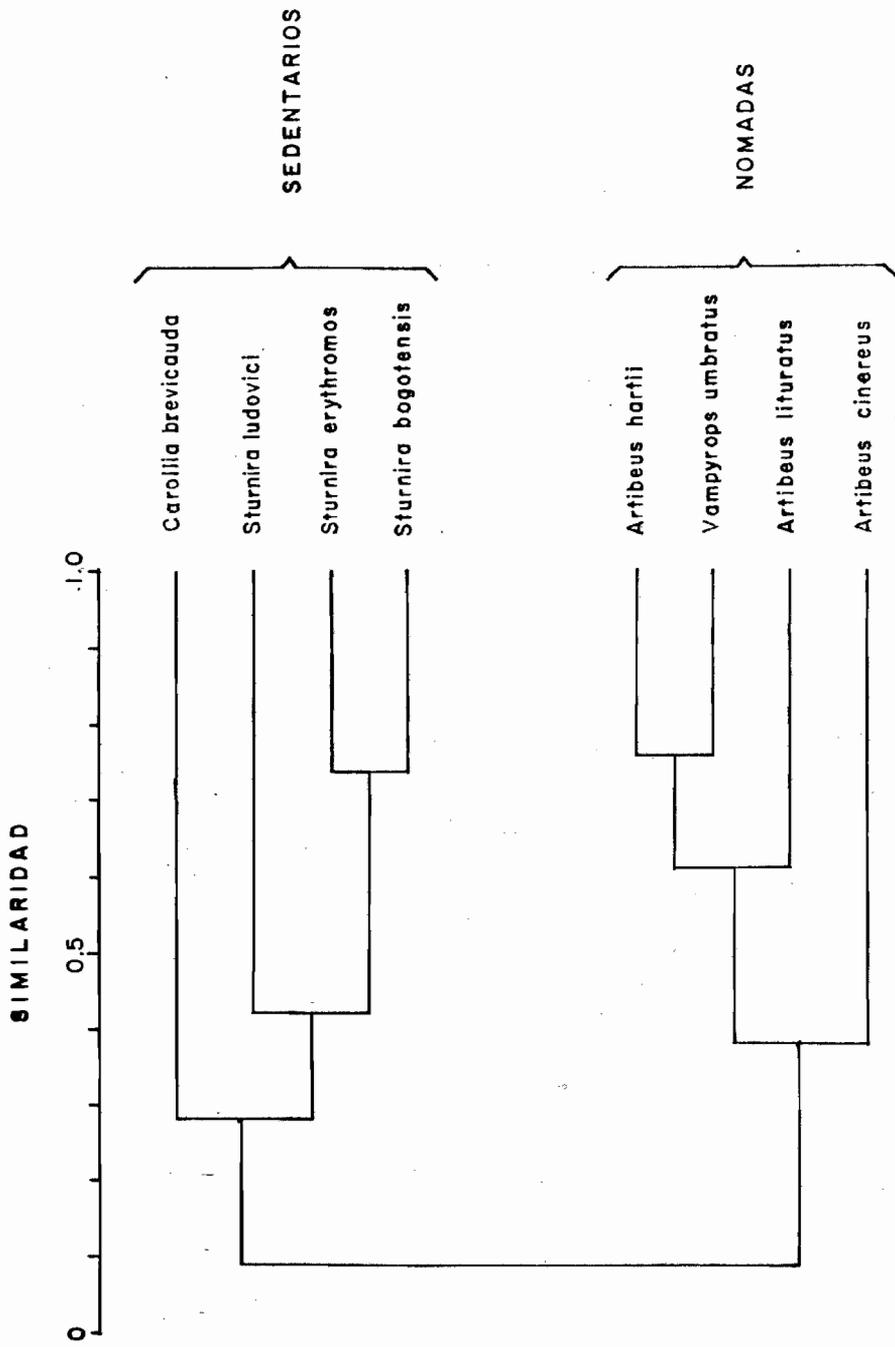


FIGURA 9 : Dendrograma que relaciona las afinidades dietarias entre las especies de frugívoros de la comunidad .

otras especies.

En la matriz de similaridad puede apreciarse que los mayores valores se obtienen entre especies que pertenecen a las mismas estrategias de búsqueda y consumo, sin embargo los integrantes de la estrategia nómada ofrecen en general valores más altos entre sí. Este es el caso de *Artibeus hartii*, *Vampyrops umbratus* y *Artibeus lituratus*, cuyos valores de similaridad oscilan entre 0,54 y 0,76 lo cual revela una relativamente alta sobreposición en sus dietas. Es posible explicar tal fenómeno en razón de sus diferencias en talla, pues como puede verse en la Tabla 5 entre estas especies cada una duplica a la otra en peso, lo cual hace pensar que si bien consumen frutos de las mismas especies de plantas pueda existir diferencias en el tamaño del fruto que están consumiendo. Por su parte, *A.hartii* y *A.cinereus* pertenecen a la misma categoría de peso y su sobreposición es de apenas 0,37.

En la categoría de los sedentarios encontramos en general valores de similaridad menores que entre los nómadas, lo cual refleja en principio dietas más amplias pero con preferencias diferenciales entre las especies. Esto explica parcialmente las diferencias menos acentuadas en talla y peso entre sus componentes, lo que aparentaría

ser una competencia difusa. Sin embargo, encontramos en el par *Sturnira erythromos-S.bogotensis* un valor alto de similaridad (0,74) ya que ambas especies aparentan tener altas preferencias por los frutos de *Solanum gratum*. En este caso las tallas no acusan importantes diferencias lo cual exige una explicación alternativa y que no creemos posible ofrecer hasta disponer de una cantidad mayor de muestras provenientes de microambientes diferentes, para así descartar la posibilidad del efecto de una situación local.

Por su parte, *Carollia brevicauda* exhibe los valores más pequeños de sobreposición en su categoría; este hecho se debe a la alta proporción de insectos que consume, lo cual podría considerarse especulativamente como una solución adaptativa que le permite usar ambientes con frutos de menor calidad nutritiva y explicarse así su mayor abundancia asociada a sitios intervenidos o de sucesión secundaria.

Evidentemente es mucho lo que falta por hacer antes de dilucidar definitivamente el problema de la coexistencia entre especies frugívoras, pues en la medida que tengamos mayor y más detallada información sobre sus dietas, preferencias de hábitat, refugios, etc. se aclarará mucho más este panorama. No obstante hemos podido delinear

de .antemano algunas tendencias generales en relación a tal coexistencia:

- 1.- Separación trófica entre frugívoros sedentarios y nómadas.
- 2.- Alta sobreposición entre nómadas. Explicable por selección de talla del animal.
- 3.- Baja sobreposición entre sedentarios. Explicable por competencia difusa.
- 4.- *Carollia brevicauda* elude la sobreposición con una dieta más omnívora.

V . RITMOS DE PRODUCCION DE FRUTOS

1. Antecedentes

Quizás el problema mas crítico que han tenido que resolver las plantas zoocoras en relación a la frugivoría radica en el hecho de tener que sostener las poblaciones de dispersores a lo largo del año y al mismo tiempo evadir los predadores de semillas y competir con otras especies por espacio y luz. Es claro que asignar energía en crecimiento vegetativo y esfuerzo reproductivo al mismo tiempo no es una estrategia eficaz, toda vez que ello implica invertir menos energía en cada uno de los procesos y ser ineficiente en ambos.

El estudio de los ritmos fenológicos de las especies de los bosques tropicales está aportando buena información respecto a las estrategias empleadas por las plantas en torno a esta dificultad. Desde los años sesenta se han venido realizando trabajos que incluyen observaciones fenológicas con diferentes grados de detalles en distintas zonas tropicales del globo, las cuales contribuyen en conjunto a presentar un panorama un poco más

claro sobre el problema. Pueden citarse los trabajos de Snow (1965) en Trinidad, Janzen (1966) en Costa Rica, McClure (1966) en Malasia, Daubenmire (1972) en Costa Rica, Medway (1972) en Malasia, Frankie et al. (1974) en Costa Rica, Croat (1975) en Panamá, Sobrevila (1978) en Venezuela, Opler et al. (1980) en Costa Rica, Alexandre (1980) en Costa de Marfil, Charles-Dominique et al. (1981) en la Guayana Francesa y Hilty (1981) en Colombia.

A continuación trataremos de hacer un bosquejo de los rasgos fenológicos más relevantes en estos bosques a partir de los trabajos antes citados, destacando sus características comunes.

El primer rasgo común es que la floración tiende a verse mayormente concentrada en el medio de la estación seca para el caso de los bosques estacionales o decíduos. En los bosques donde el régimen de precipitaciones es menos estacional se observó la misma tendencia pero con menor acentuación, lo cual denota que la disminución de las precipitaciones es el disparador ambiental del ritmo o al menos el más importante.

Resulta fácil comprender las ventajas de florecer durante la estación de menos lluvias, ya que: al haber menor proporción de días asoleados, los polinizadores

(principalmente insectos) estarán más activos, el néctar estará más concentrado y atraerá más polinizadores y se disminuye la pérdida de flores por efecto mecánico de las lluvias. Sin embargo, el inconveniente mayor radica en el hecho de que al sincronizar la floración algunas especies competirán fuertemente por los polinizadores, lo cual representa una fuerza selectiva en favor de desfasar los ritmos, contrapuesta a las anteriores que propenden a concentrarlos. No obstante, la distribución de las precipitaciones según sean más o menos estacionales parecen ser la presión selectiva de mayor peso en la fijación de estos ritmos. Así, según sea el grado de déficit hídrico muchas especies perderán las hojas, lo cual representa una detención de la actividad vegetativa, que por otra parte permite a la planta separar en el tiempo el evento reproductivo de esta actividad y los polinizadores tendrán menor interferencia para alcanzar las flores.

Respecto a la maduración de los frutos que es el problema que más nos interesa en el presente trabajo, aparentemente las especies anemocoras maduran sus frutos al final de la estación seca, lo cual representa una ventaja, pues así estarán más livianos en virtud de la sequedad ambiental siendo fácilmente transportados por el viento y germinando al inicio de las lluvias.

En las especies zoocoras el comportamiento es un tanto diferente, pues si bien existe una mayor proporción de especies que maduran sus frutos en la época de lluvias, tal sincronización no guarda relación con la que se observa en la floración, observándose una mayor repartición a lo largo del año. Esto supone tasas diferentes de maduración según las especies, situación ésta por demás interesante ya que usarían una misma época para florecer pero ofrecen sus frutos de una manera más equitativa resolviendo el problema de alimentar a los dispersores de semillas durante el año y evitando la competencia interespecífica por sus "servicios". Esto último puede verse en especies congénéricas que desfasan sus épocas de fructificación. Snow (1965) señala la existencia de 19 especies del género *Miconia* en un bosque de Trinidad cuyos frutos son equivalentes en forma y tamaño que exhiben ritmos de fructificación completamente desfasados.

Otra peculiaridad es que pueden distinguirse diferencias netas de producción entre años y entre estratos del bosque, de igual manera pueden reconocerse diferentes estrategias de reproducción entre las especies. Janzen (1968) presenta una interesante clasificación de estas estrategias, asociándolas un tanto exageradamente con respuestas adaptativas tendientes a la evasión de predadores (para él principalmente invertebrados).

Fleming (1979) destaca la importancia de documentar las tasas de producción y consumo de estos recursos para el buen entendimiento de la dinámica de la comunidad y poblacional de las especies de vertebrados frugívoros, evaluando los ritmos de producción de tales recursos, sincronización inter e intra específica y su cuantía. Tales investigaciones se han iniciado recientemente en bosques de baja altitud en Centro y Sur América, sin embargo estamos bastante lejos de tener una perspectiva clara de las interacciones que existen entre plantas y animales en la dinámica global de las selvas tropicales, donde las selvas de montaña, salvo por el trabajo de Sobrevila no han sido estudiadas en este aspecto.

Dada la acelerada destrucción de las selvas nubladas en los Andes de Venezuela, como producto de la expansión de la frontera agropecuaria resulta imperativo iniciar estudios tendientes a conocer mejor su funcionamiento para hacer una eficiente administración de este ecosistema de alta montaña.

Como no existe la información fenológica suficiente para establecer en las selvas nubladas las relaciones evolutivas entre plantas y dispersores de

semillas, con sus implicaciones en la dinámica sucesional del bosque, nos proponemos lograr una primera aproximación en este sentido y aportar datos que permitan alcanzar los siguientes objetivos:

- 1.- Definir los patrones fenológicos generales de las plantas de la selva nublada, y
- 2.- Evaluar la disponibilidad de recursos alimentarios para la comunidad de murcielagos frugívoros durante el año.

Conviene aclarar que en este trabajo sólo presentamos los patrones generales de producción de frutos por estar directamente relacionados con el ritmo reproductivo de la fracción frugívora de la comunidad. Así, los aspectos fenológicos vinculados con producción vegetativa y las fenofases de floración y desarrollo de frutos, como también de sincronización intrapoblacional serán objeto de un análisis detallado en un trabajo que aún está en curso.

2. Metodología

Para esta parte del estudio seleccionamos 20 especies vegetales de la selva nublada atendiendo a los criterios siguientes:

- a) especies cuyos frutos ya habían sido detectados en la dieta de alguna especie (Molinari, comunicación personal).
- b) cuando las características del fruto hacían suponer su eventual uso por los quirópteros.
- c) por ser elementos característicos del bosque aunque su dispersor no fuese quiróptero.

Elegimos 5 estaciones fenológicas que hemos denominado: Vega, Potrero de Monterrey (PM) y Prado Verde (PV) cercanas o en el Asentamiento de Monterrey; Monte Zerpa (MZ) y Santa Rosa (SR) ubicadas una en la estación de colectas de Monte Zerpa y la otra cerca de ésta. Las estaciones fueron escogidas por mostrar mayor abundancia de alguna de las especies a estudiar y/o por presentar características topográficas que permitían mayor facilidad en la realización de las observaciones.

Se marcó 10 individuos en la gran mayoría de las especies escogidas, que totalizaron 205 individuos

examinados mensualmente entre agosto de 1982 y septiembre de 1983. En cada individuo se hizo una evaluación semicuantitativa de las diferentes fenofases, donde distinguimos para la actividad vegetativa entre hojas jóvenes, maduras, senescentes y follaje caído. Para la actividad reproductiva discriminamos entre capullos, flores maduras, frutos en desarrollo, frutos desarrollados y cuando fue posible frutos maduros, también reconocimos frutos viejos. Las diferentes fenofases mencionadas fueron evaluadas subjetivamente bajo las categorías de presente, abundante y dominante, con categorías intermedias entre las tres mencionadas totalizando 5 jerarquías de importancia para una fenofase dada, a las que ulteriormente asignamos valores de 1, 3, 5, 8 y 10 respectivamente.

3. Patrones generales de producción

En la Tabla 12 se muestra la lista de las especies consideradas en el seguimiento fenológico y el número de individuos marcados en cada estación, también se indica en cuales de estas especies hemos confirmado la utilización de sus frutos por los quirópteros. Igualmente se aportan los totales de individuos marcados por especie y por estación fenológica que muestran un gran total de 205.

En las figuras 10, 11 y 12 se muestra el comportamiento de producción de frutos promedio por individuo a lo largo de un año de observaciones, expresado semicuantitativamente en unidades de abundancia. Del análisis de estas gráficas podemos distinguir dos patrones generales de comportamiento que llamaremos de producción continua y de producción discreta; seguidamente pasaremos a considerar estos patrones por separado destacando sus particularidades.

ESPECIES	presente en la dieta	VEGA	P.M.	P.V.	S.R.	M.Z.	TOTAL
<i>Anthurium nymphaeifolium</i>	+			10			10
<i>Clusia</i> sp.1	+			10			10
<i>Clusia</i> sp.2					10		10
<i>Cavendishia pubescens</i>				10			10
<i>Vismia baccifera</i>	+			10	9		19
<i>Inga oerstediana</i>			10				10
<i>Ficus</i> sp.1	+				1		1
<i>Ficus</i> sp.2	+	1					1
<i>Myrcia acuminata</i>			4	1		10	15
<i>Psidium caudatum</i>	+			10	8		18
<i>Piper aduncum</i>	+	10		3	10		23
<i>Piper bogotense</i>	+	1	9				10
<i>Piper diffamatum</i>	+		10				10
<i>Piper nobile</i>			1	1			2
<i>Solanum gratum</i>	+	10					10
<i>Solanum torvum</i>	+		9	1			10
<i>Solanum nigrum</i>	+					10	10
<i>Solanum</i> sp.1	+	5				1	6
<i>Solanum</i> sp.2		10					10
<i>Solanum</i> sp.3		10					10
TOTALES	13	47	43	56	38	21	205

TABLA 12 : Especies consideradas en el seguimiento fenológico. Los valores indican el número de individuos marcados por estación fenológica.

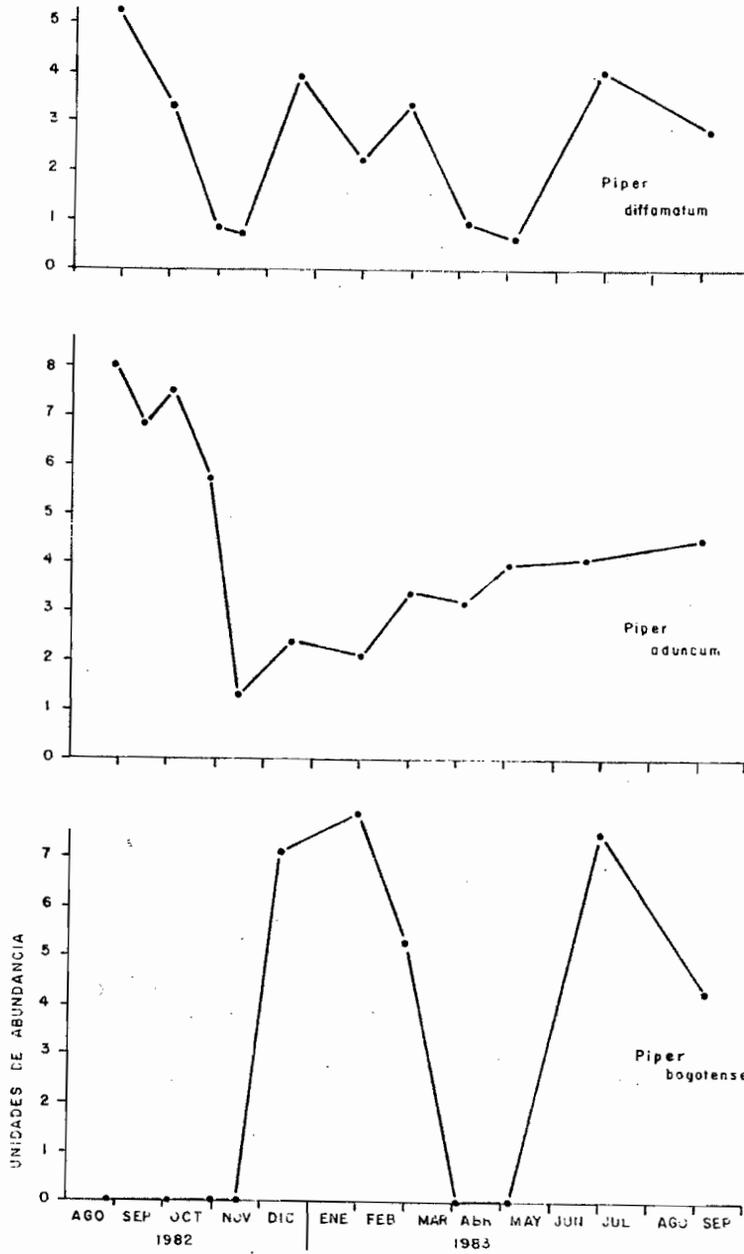


FIGURA 10 : Patrones de producción de frutos para las especies estudiadas del género Piper .

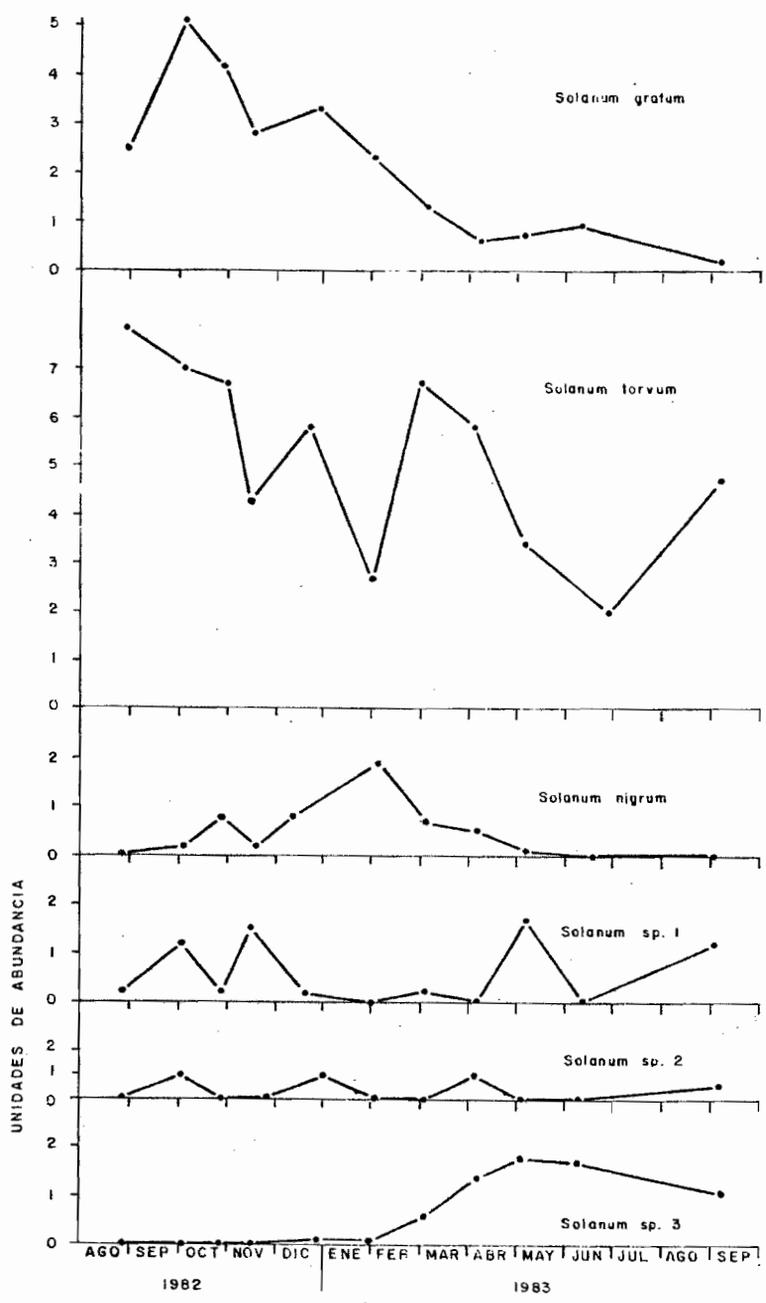


FIGURA 11 : Patrones de producción de frutos para las especies estudiadas del género Solanum .

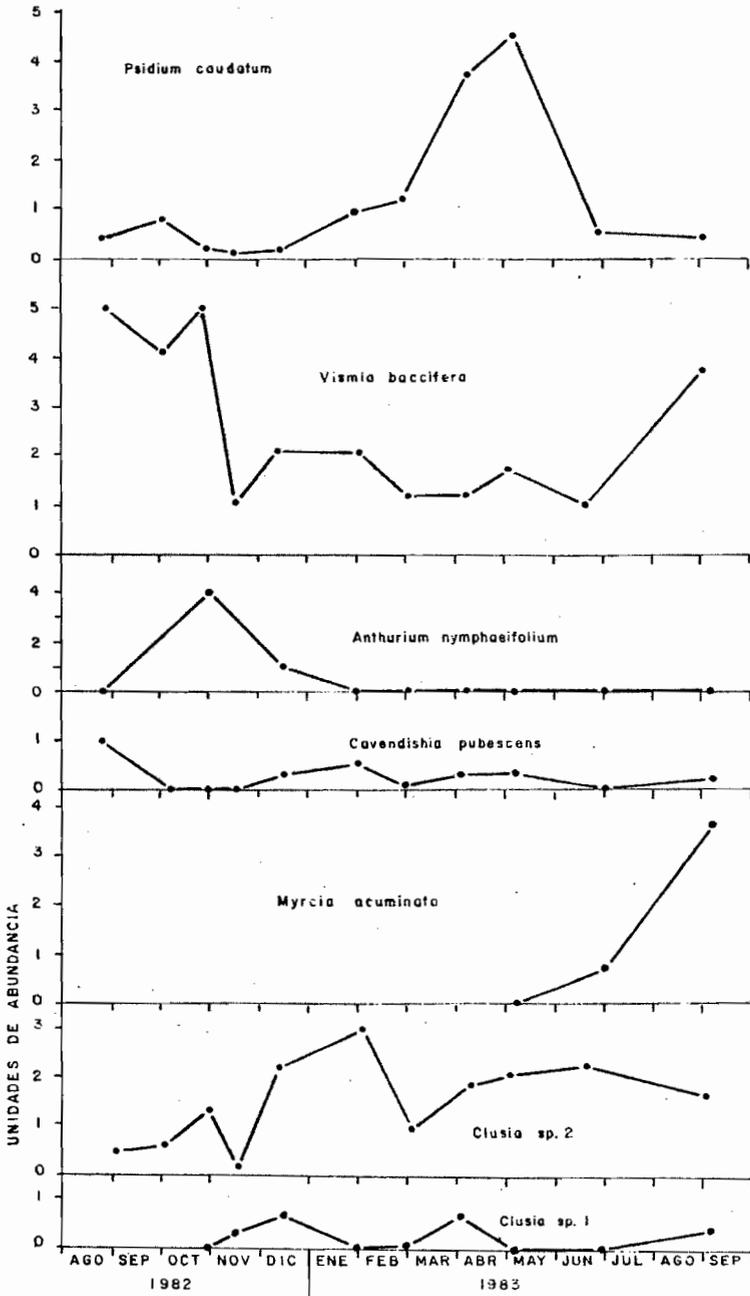


FIGURA 12 : Patrones de producción de frutos para el resto de las especies consideradas en el estudio .

3.1. Patrón de producción continua

En este patrón incluiremos las especies cuyos frutos están disponibles para los dispersores durante todo el año; sin embargo, en ninguna de las especies estudiadas hemos observado que la producción sea constante, destacándose picos de mayor producción en algún intervalo particular. De tal manera que el número de estos picos permite la separación de al menos dos subpatrones; así hablaremos de especies de producción continua con:

a) un solo pico de mayor abundancia, entre las que incluiremos a *Piper aduncum*, *Solanum gratum*, *Psidium caudatum* y *Vismia baccifera*. Hay que destacar que entre estas especies no existe sincronización en la ubicación temporal del pico.

b) dos picos de mayor abundancia, aquí agruparemos a *Piper diffamatum*, *Solanum torvum* y *Clusia sp2*. Al igual que para el caso anterior no hay concordancia en la ubicación temporal de los picos entre las especies.

3.2. Patrón de producción discreta

Bajo esta denominación agruparemos las especies que exhiben una alternancia entre sus picos de alta producción con períodos de completa inactividad reproductiva o al menos de detención en la producción de frutos, lo que se traduce en ausencia total del recurso en el período en cuestión.

Sobre la base del número de estos eventos discretos en la producción de recursos discriminaremos dos subpatrones, que llamaremos de producción discreta:

a) con un pico de producción : *Solanum nigrum*, *Solanum* sp3, *Anthurium nymphaeifolium* y *Myrcia acuminata* encajan en este tipo de patrón. Es preciso señalar que aunque *Myrcia acuminata* no ha sido confirmada como especie consumida, esto quizás pueda deberse al hecho de las características de sus frutos, que son drupas con semillas grandes y que seguramente los murciélagos no ingieren al comer su mesocarpo y por lo tanto no aparecen en las muestras fecales. No obstante, observaciones nocturnas cuidadosas de árboles en fruto o el examen del guano en refugios transitorios de estrategias nómadas posiblemente permita esta confirmación.

b) con dos picos anuales : en esta categoría solamente *Piper bogotense* y posiblemente *Solanum sp1* pueden ser asignados.

c) con más de dos picos anuales ; *Solanum sp2* y *Clusia sp1* encajan en este patrón teniendo además sus picos en la misma época.

Cavendishia pubescens muestra un ritmo poco definido que no encaja en ninguno de los patrones descritos.

4. Disponibilidad de recursos y patrón reproductivo

Un rasgo de capital importancia ecológica en estos patrones de producción lo conforma el hecho del desfase entre los picos de producción para las diferentes especies. Esto se hace más llamativo en especies congénicas; así, en la Figura 11 apreciamos que las 6 especies del género *Solanum* estudiadas no sólo ubican sus picos en diferentes periodos del año, sino que se reparten entre todos los patrones que hemos discriminado. Aparentemente la combinación entre patrones de producción diferentes y desfases entre los picos es la respuesta coadaptativa de la comunidad vegetal que soluciona el problema del mantenimiento de las poblaciones de dispersores durante todo el año y reduce al mínimo la competencia interespecífica.

Es claro que las selvas nubladas no presentan el mismo grado de tensiones debidas a la sequía que aquellas sometidas a regimenes más estacionales, sin embargo, parece ser que la estación seca ubicada entre diciembre y marzo es lo suficientemente intensa como para poderse detectar en muchas de las especies de producción continua un significativo descenso en la producción de frutos, período

este que es usado por unas pocas para "colocar" su pico de mayor producción.

Por otra parte, habíamos postulado que la reproducción de los dispersores demandaría del ambiente al menos un suministro mayor de recursos, el cual debería ser detectado al considerar las especies vinculadas a la dieta en su conjunto. En este sentido hemos combinado los valores de abundancia mes a mes del colectivo de plantas estudiadas usadas por los quirópteros. Estamos conscientes que tal proceder posee ciertas restricciones en virtud de que los niveles de abundancia entre especies no son directamente comparables y que además, la cantidad absoluta del recurso es una función de las densidades de las especies de plantas en cuestión. No obstante nos atrevimos a intentar esta exploración en busca de alguna tendencia que nos permita asociar el patrón reproductivo de los dispersores con la disponibilidad global de recursos en el sistema.

La Figura 13 muestra los valores de abundancia mes a mes para todas las especies estudiadas vinculadas a la dieta de los frugívoros. Quizás los aspectos más relevantes que pueden extraerse de ella sean la depresión en la abundancia de frutos para el mes de noviembre (inicio de la estación de menos precipitaciones) que sigue a continuación de un pico de mayor abundancia de recursos que

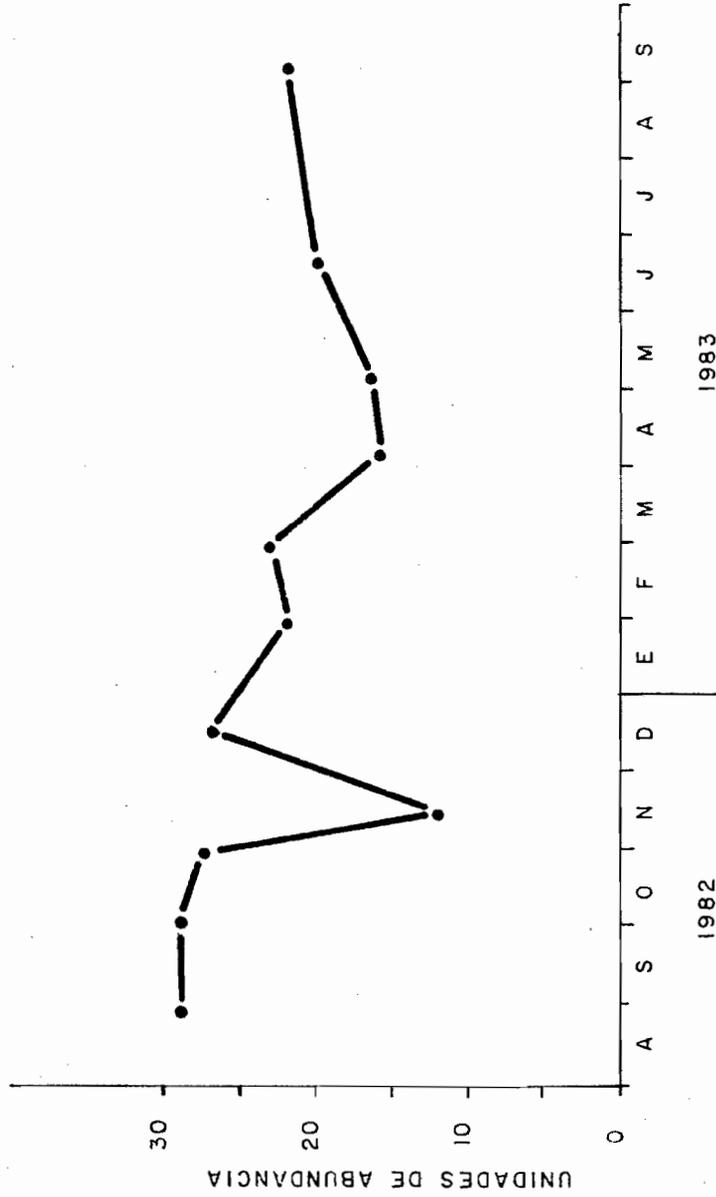


FIGURA 13 : Patrón general de abundancia de recursos de las especies estudiadas vinculadas a la dieta de los quirópteros .

ocupa los meses de agosto, septiembre y octubre. Este pico de abundancia se asocia claramente con el segundo evento reproductivo de la fracción frugívora que se observa en la Figura 8 y que coincide con el pico de lactancias observado en septiembre; lo cual aparentemente, deja sin explicación el primer evento reproductivo de la estación. Sin embargo tal comportamiento es explicable en virtud de que el segundo evento reproductivo de la estación es el que efectivamente demanda una mayor producción del ambiente, puesto que en ese momento tendremos acumulados en la población los individuos nacidos en el primer evento y de esta manera, las plantas "deberán" sostener los efectivos totales de la población, que entre septiembre y octubre tenderá a su máximo. En noviembre se verán sometidos a una drástica reducción de los recursos, que por una parte controlará los niveles poblacionales de las diferentes especies y por otra sincronizará los ritmos reproductivos de la comunidad.

VI. CONCLUSIONES GENERALES Y RECOMENDACIONES

A la luz de las informaciones que hemos derivado en el presente trabajo, podemos adelantar algunas conclusiones generales que a modo de resumen nos permitan concretar algunas características distintivas de las comunidades de quirópteros en las selvas nubladas como ecosistemas forestales de alta montaña y por otra parte hacer algunas generalizaciones respecto a las implicaciones de la frugivoría como un sistema coevolutivo planta-animal. También sugeriremos algunos aspectos que consideramos de importancia tomar en cuenta en futuras investigaciones.

1.- Las selvas nubladas por ser ecosistemas de alta montaña poseen atributos ecológicos que las distinguen de las selvas de baja altitud, esto se refleja en las comunidades de quirópteros que albergan, pues si bien poseen gran complejidad florística y estructural sus comunidades de quirópteros son relativamente simples taxonómica y estructuralmente.

La razón de tal simplificación hay que verla como la combinación de factores de índole fisiológica y trófica

aunados con la escasez de ciertos recursos alimenticios. De esta manera, la ausencia de representantes carnívoros y piscívoros la interpretamos como el resultado de la limitación de los recursos sobre la base de las características físicas del ambiente. La escasa representación de insectívoros aéreos y la ausencia de hematófagos es el reflejo de limitaciones inherentes a la capacidad de estos animales de ajustar su metabolismo a las demandas termoreguladoras que le impone el medio relativamente frío de alta montaña.

La simplificación taxonómica de categorías como la de los insectívoros aéreos y la ausencia de carnívoros, piscívoros y hematófagos hace que la categoría frugívora se vea como la más importante en este tipo de ecosistemas, lo cual constituye uno de sus rasgos distintivos. Sin embargo, hemos demostrado con el empleo del concepto de Equivalentes Tróficos (que proponemos como una estimación de la saturación de una determinada categoría trófica) que no existen diferencias importantes entre las selvas nubladas y las de baja altura en cuanto a esta categoría funcional de la comunidad. Esto revela la significación ecológica general de los quirópteros frugívoros como dispersores de semillas en ecosistemas tropicales selváticos y su relevancia como regeneradores del bosque.

2.- En los frugívoros discriminamos dos categorías que llamamos nómada y sedentaria sobre la base de sus diferentes estrategias de búsqueda y consumo del alimento, que se traducen en contrastantes patrones de movimiento, áreas vitales, estratos preferenciales, refugio diúrno y atributos morfoecológicos. La comparación de sus dietas revela atributos distintivos adicionales; así, existen muy bajos niveles de sobreposición entre las dietas de ambas estrategias, mientras que esta sobreposición es muy alta entre los nómadas como conjunto, explicable en base a una selección de tamaño o talla. Por su parte los sedentarios acusan baja sobreposición de dieta, pero más diversa y con apetencias diferentes, lo que parece indicar una competencia difusa como mecanismo explicativo de la coexistencia.

3.- Un factor unificante de estas estrategias lo constituye el patrón reproductivo, el cual es único y sincronizado intra e interespecíficamente en todos los frugívoros de la comunidad y que responde a las características del llamado patrón de poliestría bimodal.

- La asociación causal: régimen de precipitaciones- ritmos fenológicos- patrón reproductivo de los dispersores parece ser la más lógica para explicar el patrón reproductivo descrito; nuestra información de patrones de

abundancia de recursos así lo indica. No obstante es de vital importancia completar la información que hemos obtenido de los ritmos de producción de frutos para más especies y por varios años; igualmente es preciso evaluar las densidades de las especies de plantas para hacer estimados más precisos de esta producción. También se hace necesario evaluar la calidad nutritiva de los frutos de las diferentes especies como un parámetro adicional al de la cantidad.

4.- Si aceptamos que es la distribución irregular de los recursos a lo largo del año el determinante principal del patrón reproductivo de los frugívoros y lo asociamos al hecho de que entre nómadas y sedentarios existen diferencias dietarias tan importantes, tenemos que inferir:

a) que las plantas asociadas a una u otra estrategia han encontrado idénticas soluciones colectivas de coadaptación que se traducen en las mismas respuestas reproductivas de sus dispersores.

b) de igual manera ello supone asociaciones de especies de plantas y animales que le confieren a cada estrategia características de subsistemas independientes, donde podemos hablar de grupos de especies asociados con alto grado de

cohesión interna, pues las relaciones de interdependencia aumentarán en el interior de estos subsistemas dándole al sistema general mayor capacidad homeostática, de tal manera que la supresión de uno de estos subsistemas no afectaría mayormente el resto. Por otra parte, los diferentes ritmos de producción combinados con desincronización entre los picos de mayor producción de recursos revela con lo antes mencionado, como pueden existir comunidades tan ricas en especies como los bosques tropicales.

5.- Creemos importante destacar como una conclusión del presente aporte una proposición que hacemos con miras a preservar áreas de selvas nubladas. En tal sentido, consideramos que la selva nublada conocida como Monte Zerpa, en virtud de su cercanía a Mérida, por ser una de las pocas áreas con topografía relativamente plana donde se preserva relativamente bien el tipo montana baja, aunado al hecho de poseer las cabeceras del río Albarregas, deba ser objeto de algún amparo legal y de ser posible usado y administrado por nuestra facultad como una estación de investigación que a la vez permita la implementación tanto de prácticas de campo de pre y postgrado como de trabajos de investigación.

6.- Hemos tratado de destacar los rasgos distintivos de las comunidades de quirópteros de las selvas

nubladas y el significado de la frugivoría como estrategia alimentaria en este grupo zoológico y sus implicaciones ecológicas y evolutivas dentro de sistemas tan complejos como los bosques tropicales. Sin embargo, el conocimiento cabal de estas implicaciones está lejos de ser completo, pues se requiere del concurso de trabajos en varias disciplinas que permitan llegar al fondo del problema que no es otro que el de construir una teoría ecológica sólida y con alta capacidad predictiva.

Resulta estimulante la lectura de trabajos como los de Charles-Dominique et al. (1980) en los cuales se reúne un grupo de investigadores con diferentes orientaciones en torno a un problema común. A nuestro modo de ver es la única manera de dar el salto cualitativo en este tipo de empresas, pues es con la confrontación de ideas desde diferentes puntos de vista que se puede llegar a las interpretaciones más universales y menos viciadas. Esta estrategia de trabajo no es fácil, sin embargo se hace cada día más necesaria puesto que en la naturaleza los problemas no están aislados y las divisiones las hemos fabricado nosotros.

VII. BIBLIOGRAFIA CITADA

- ALEXANDRE, D.Y. 1980. Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34:335-359
- ALVAREZ, T. y GONZALEZ Q., L. 1969. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. (Méx.)*, 15:137-165
- AUGUST, P.V. 1981. Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the Llanos of Venezuela. *Biotropica* (sup. reproductive ecology) 13(2):70-76
- BONACCORSO, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Florida State Mus. Biol. Sci.*, 24(4):359-408
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GERARD, M., HLADIK, C. M. et PREVOST, M. F. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt Guyanaise: Inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35(3):341-345
- CROAT, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat clases on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica*, 7(4):270-277
- DAUMENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *J. Ecol.*, 60(1):147-170
- DAVIS, W.B. 1966. Review of south American bats of the genus *Eptesicus*. *Southwest. Nat.*, 11(2):245-274
- EISEMBERG, J.F., O'CONNELL, M.A. and AUGUST, P.V. 1979. Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. In: *Eisemberg, J.F., ed. VERTEBRATE ECOLOGY IN THE NORTHERN NEOTROPICS*. Smithsonian Institution Pres, Washington, D.C., PP. 187-207
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. and OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of

Costa Rica. J. Ecol., 62:881-919

- FLEMING, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? Am. Zool., 19:1157-1172
- FLEMING, T.H., HOOPER, E.T. and WILSON, D.E. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movements patterns. Ecology, 53(4):555-569
- FLEMING, T.H., and HEITHAUS, E.R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. Biotropica (sup. reproductive botany), 13(2):45-53
- FOSTER, M. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. Ecology, 58(1):73-85
- FOSTER, M. 1978. Total frugivory in tropical passerines: a reappraisal. Trop. Ecol., 19(2):131-151
- GARDNER, A.L. 1977. Feeding habits. In: Baker, R.J., Jones, J.K., and Carter, D.C. (eds.). BIOLOGY OF BATS OF THE NEW WORLD FAMILY PHYLLOSTOMATIDAE. PART II. Spec. Publ. The Museum, Texas Tech Univ., (13):293-350
- HANDLEY, C.O. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young Univ. Sci. Bull. Biol. Ser., 20(5):1-89
- HARRISON, J.L. 1962. The distribution of feedings habits among animals in a tropical rain forest. J. Anim. Ecol., 31:53-64
- HEITHAUS, E.R., FLEMING, T.H., and OPLER, P.A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology, 56(4):841-854
- HEITHAUS, E.R., and FLEMING, T.H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). Ecol. Monog., 48:127-143
- HILTY, S. L. 1960. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in pacific Colombia. Biotropica, 12(4):292-306
- HOWE, H.F., and ESTABROOK, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Amer. Nat., 111:817-832

- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. *Amer. Nat.*, 93:145-159
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21:620-637
- HOOOPER, E.T., and BROWN J.A. 1968. Foraging and breeding in two sympatric species of neotropical bats, genus *Noctilio*. *J. Mamm.* 49(2):310-312
- HOWELL, D.J. AND BURCH, D. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.*, 21(2):281-294
- JANZEN, D.H. 1978. Seeding patterns in tropical trees. In Tomlinson, P.B. and Zimmermann, M.H. (eds.). *TROPICAL TREES AS LIVING SYSTEMS*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- KARR, J.R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecol. Monog.*, 41(3):207-233
- KLOPFER, P.H., and McARTHUR, R.H. 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Amer. Nat.*, 95:223-226
- LAVAL, R.K. 1973. A revision of the Neotropical bats of the genus *Myotis*. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sci. Bull.*, 15:1-54
- LAVAL, R., and FITCH, H.S. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occ. Pap., Mus. Nat. Hist., Kansas*, 69:1-28
- LINARES, O.J. 1973. Presence de l'oreillard d'Amerique du Sud dans les Andes Venezueliennes (Chiropteres, Vespertilionidae). *Mammalia*, 37(3):433-438
- MARES, M.A., and WILSON, D.E. 1971. Bat reproduction during the Costa Rican dry season. *BioScience*, 21(10):471-477
- McCLURE, H.E. 1966. Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester*, 36(3):182-203
- McNAB, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52(2):352-358

- McNAB, B.K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *J. Mamm.*, 54(1):131-144
- McNAB, B.K. 1982. The physiological ecology of South American mammals. In: Mares, M.A., and Genoways, H.H., Eds. *MAMMALS BIOLOGY IN SOUTH AMERICA*. Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh, 6:187-207
- MEDWAY, Lord. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4:117-146
- MORRISON, D.W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59(4):716-723
- MORRISON, D.W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *J. Mamm.*, 61(1):20-29
- MORTON, E. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am. Nat.*, 107:8-22
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W., AND BAKER, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.*, 68:167-188
- PIJL, van der. 1972. *PRINCIPLES OF DISPERSAL IN HIGHER PLANTS*. Springer-Verlag, Berlin.
- SMITH, J.D. AND GENOWAYS, H.H. 1974. Bats of Margarita Island, Venezuela, with zoogeographic comments. *Bull. Southern California Acad. Sci.*, 73(2):64-79
- SNOW, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forests. *Oikos*, 15(2):274-281
- SNOW, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113:194-202
- SNOW, D.W. Regional differences between tropical floras and the evolution of frugivory. *Actis XVII Congressus Internationalis Ornithologici.*, pp. 1192-1198
- SOBREVILA, C. 1978. *Ecología reproductiva de un bosque montañoso siempre-verde de Venezuela*. Trabajo Especial de Grado, U.C.V., Caracas

- STILES, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.*, 18:715-723
- TADDEI, V.A. 1976. The reproduction of some phyllostomidae (Chiroptera) from the northwestern region of the state of São Paulo. *Bolm. Zool.*, Univ. São Paulo., 1:313-330
- TADDEI, V.A. 1980. Biología reproductiva de Chiroptera: perspectivas e problemas. *Inter-Facies*, 6:1-18
- TAMSITT, J.R. y VALDIVIESO, D. 1961. Notas sobre actividades nocturnas y estados de reproducción de algunos quirópteros de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 9(2):219-225
- TAMSITT, J.R. 1967. Niche and species diversity in Neotropical bats. *Nature.*, 213:784-786
- WHITTAKER, R.H. 1960. Vegetation of Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30:279-338
- WHITTAKER, R.H. 1977. Evolution of species diversity in lands communities. In: Hecht, M.K., Stree, W.C., and Wallace, B., Eds. *EVOLUTIONARY BIOLOGY*. Plenum Pres, New York, 10:1-67
- WILSON, D.E. 1973. Bats faunas: a trophic comparison. *Syst. Zool.*, 22:14-29
- WILSON, J.W., III. 1974. Analytical zoogeography of North American Mammals. *Evolution*, 28:124-140