

LES CHAUVES-SOURIS FRUGIVORES DE LA RÉGION DE MANAUS ET LEUR RÔLE DANS LA DISSÉMINATION DES ESPÈCES VÉGÉTALES

NÉLIO ROBERTO DOS REIS* et JEAN-LOUIS GUILLAUMET**

En pays tropical les chauves-souris semblent, par leur abondance et leur activité, être l'un des principaux agents de dissémination des plantes. En Amazonie, Huber estimait dès 1910 que leur rôle était plus important que celui des oiseaux frugivores. Le présent article, consacré aux rapports entre chauves-souris et fruits en Amazonie centrale, ne représente qu'une partie d'un travail plus général sur l'écologie des Chéiroptères de la région de Manaus (Reis, 1981).

Pendant 16 mois, 1174 individus appartenant à 52 espèces furent capturés en 8 localités régulièrement suivies, ainsi qu'en quelques autres endroits non systématiquement explorés.

Deux stations de capture étaient situées dans un vaste massif de forêt primaire de type dense humide sempervirent, traversé de quelques rares routes. Les six autres se trouvaient dans un milieu très humanisé, mosaïque de cultures, de jachères à différents stades (4 stations) et de lambeaux forestiers. Enfin, quelques échantillons furent collectés dans la ville même de Manaus et dans les zones d'inondation de l'Amazone (Fig. 1).

Les animaux furent capturés à l'aide de filets japonais de 72 m² (6 x 12 m) tendus entre 0,5 et 2 m au-dessus du sol. Des récoltes directes ont aussi été faites de jour dans les gîtes de repos des chauves-souris. Chaque spécimen capturé fut placé dans un sac de toile pour ne pas perdre ses excréments. Après examen, les graines furent triées et, quand cela fut possible, mises à germer en terre stérile.

L'identification des fruits consommés fut faite soit directement à partir de semences, soit par comparaison avec les plantes de la région ou de la collection de l'INPA, soit après germination et obtention de plantules d'une taille suffisante pour permettre leur détermination.

RÉSULTATS

1. LES ESPÈCES DE CHAUVES-SOURIS FRUGIVORES

Des individus de 52 espèces appartenant à 7 familles furent capturés (Tab. I) : Emballonuridae (8 sp.), Noctilionidae (2 sp.), Mormoopidae (1

* Universidade estadual de Londrina. C.C.B. Departamento de Biologia geral CP 6001. CEP 86100. Londrina PR. Brésil.

** Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Departamento de Ecologia. (Accord CNPq/CNRS-ORSTOM). CP 478. CEP 69000 Manaus AM. Brésil.

TABLEAU I
Analyse des contenus stomacaux et des excréments des
Chéiroptères capturés.

	Nombre total d'individus capturés	Estomac vide	Végétaux				Insectes	Petits vertébrés
			Débris non identifiables	Fruits et semences	Pollen	Fleurs		
CAROLLINAE								
Carollia brevicauda**	3		3					
C. perspicillata	491	129	44	318				
Rhinophylla pumilio	33	8	8	17				
STURNIRINAE								
Sturnira lilium	86	5	9	72				
STENODERMINAE								
Uroderma bilobatum	6		3	3				
U. magnirostrum	2	1		1				
Vampyrops helleri	3	2		1				
Chiroderma trinitatum	1			1				
Ectophylla macconelli	8	2	1	5				
Artibeus cinereus	5	2	2	1				
A. concolor	7	4		3				
A. jamaicensis	40	5	8	28				
A. lituratus	64	22	7	35				
Ametrida centurio	6	4		2				
PHYLLOSTOMINAE								
Micronycteris megalotis	14			13			1	
M. nicefori**	1		1					
Tonatia bidens**	5	2					3	
T. silvicola**	5	2	1		1		1	
Phyllostomus discolor	17	6		4			7	
Ph. hastatus	39	16		7		8	8	
Ph. elongatus	20	7		1			12	
Trachops cirrhosus**	7	3					3	1
Vampyrum spectrum**	1							1
GLOSSOPHAGINAE								
Glossophaga soricina	5	2	3					
Lonchophylla thomasi	7	2	1*	1*	2	1	2*	
Choeroniscus minor**								

* Un seul individu.

** Espèces citées comme frugivores dans la littérature mais non observées comme telles dans la région de Manaus.

sp.), Phyllostomidae (30 sp.), Desmodontidae (1 sp.), Thyropteridae (1 sp.), Vespertilionidae (5 sp.) et Molossidae (4 sp.). Les espèces frugivores, observées comme telles dans la région de Manaus ou citées dans la littérature, appartiennent toutes à la famille des Phyllostomidae.

Trois sous-familles sont exclusivement frugivores : les Carrollinae (3 sp.), les Sturnirinae (1 sp.) et les Stenoderminae (10 sp.) ; les deux autres le sont en majorité, Phyllostominae avec 9 espèces sur 11 et Glossophaginae avec 3 sur 5.(1)

1.1 SOUS-FAMILLE DES CAROLLINAE

Carollia brevicauda (Wied, 1821) - Trois exemplaires collectés avaient du matériel végétal non identifiable dans l'estomac. L'espèce est donnée comme frugivore par Gardner (1977).

Carollia perspicillata (Linné, 1758) - Avec 491 individus, soit 42,7 % du total, c'est la chauve-souris la plus fréquemment capturée. Vingt-huit espèces végétales furent identifiées dans son régime alimentaire, dont 2 seules étaient déjà connues (*Piper tuberculatum* et *Solanum paniculatum*). Des graines de *Piper aduncum* étaient présentes dans les excréments de 23 % des individus, celles de *Vismia guianensis* dans 19,5 %. Le tube digestif de 26 % des animaux était vide, celui de 9 % contenait du matériel végétal non identifiable et 0,2 % seulement du pollen.

Nous n'avons jamais observé la consommation d'insectes, contrairement à Ruschi (1953) et Arata *et al.* (1967). Valdivieso et Tamsit (1962), Tamsit et Valdivieso (1965), Mc Nab (1969) considèrent *Carollia perspicillata* comme frugivore, et Greenhall (1956), Goodwin et Greenhall (1961), Howell et Burch (1974) et Heithaus *et al.* (1975) donnent une liste de 87 espèces de proies mangées par cette chauve-souris.

Les fruits de grande taille sont consommés directement sur l'arbre. Plusieurs fois, des individus furent capturés en plein vol avec des fruits dans leur bouche ; ils peuvent ainsi transporter la moitié de leur poids de nourriture (15 à 20 g), avant de la consommer en des lieux de repos spéciaux, grands arbres, bananiers, maisons abandonnées...

Rhinophylla pumilio (Peters, 1865) - Sur les 33 individus obtenus, 8 avaient leur tube digestif vide et des débris végétaux non identifiables furent trouvés dans 8 autres. Les semences des espèces végétales ont été identifiées dans les excréments de 15 autres spécimens : *Vismia duckei* (4 ind.), *V. guianensis* (4 ind.), *V. sp.* (1 ind.), *Solanum rugosum* (2 ind.), *S. sp.* (2 ind.), *Piper aduncum* (3 ind.) et *Sizygium jambolana* (1 ind.). Les données bibliographiques sur les habitudes alimentaires de cette espèce sont quasi inexistantes, Tuttle (1970) et Mc Nab (1969) pensent qu'elle consomme des fruits.

1.2 SOUS-FAMILLE DES STURNIRINAE

Sturnira lilium (E. Geoffroy, 1810) - Quatre-vingt six individus ont été capturés, dont 81 avaient ingéré graines ou pulpes de fruits ; les autres n'avaient rien mangé. Quinze espèces végétales furent identifiées ; les plus importantes étaient : *Piper aduncum* (38 ind.), *Solanum rugosum* et *Pora-*

(1) La nomenclature utilisée dans cet article est celle adoptée par Reis et Peracchi, 1983.

queiba sericea (6 ind.), *Solanum grandiflorum* (4 ind.), *Vismia duckei* (3 ind.) et *Piper hostmannianum* (2 ind.), les autres espèces n'avaient été consommées que par un individu.

De nombreux auteurs ont parlé du régime frugivore de *Sturnira lilium* : Goodwin (1946), Tamsit et Valdivieso (1961), Goodwin et Greenhall (1961), Arata *et al.* (1967), Mc Nab (1969), Perachi et Albuquerque (1971), Fleming (1981), Fleming *et al.* (1972), et Taddei (1973). Au Costa Rica, Heithaus *et al.* (1975), signalent la consommation de pollen ; Ruschi (1953) et Howel et Burch (1974) notent aussi des insectes.

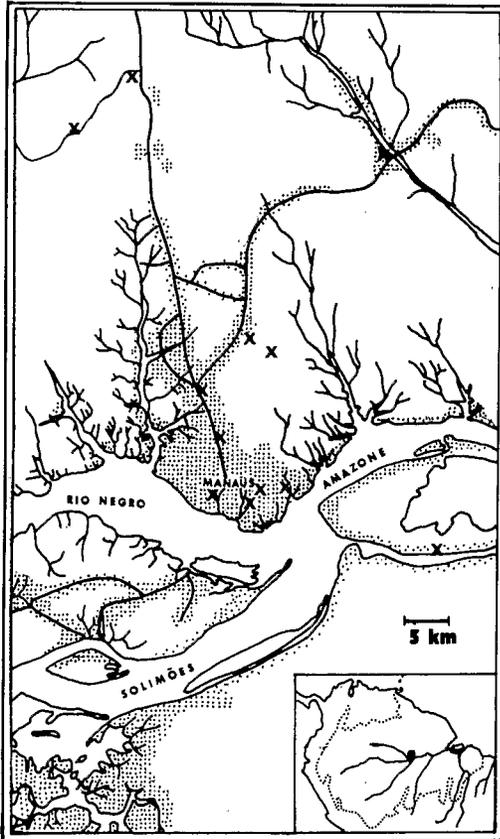


FIGURE 1 : La région de Manaus. Les localités de capture sont marquées d'une croix ; les pointillés figurent les zones habitées et cultivées.

1.3 SOUS-FAMILLE DES STENODERMINAE

Uroderma bilobatum (Peters, 1866) - Les excréments de l'unique individu capturé en forêt contenaient des graines de *Solanum grandiflorum*, du sable et des brindilles. Les deux sujets de formations secondaires avaient mangé des fruits d'un *Ficus* sp. et de *Cecropia palmata*, et les trois autres du matériel végétal non identifiable.

Le régime frugivore de cette chauve-souris a déjà été signalé par Carvalho (1961), Goodwin et Greenhall (1961), Walker (1964), Tamsitt et Valdivieso (1965), Ducke (1967), Villa-R (1967) et Mc Nab (1969). Fleming *et al.* (1972) mentionnent aussi la consommation d'insectes.

Uroderma magnirostrum (Davis, 1968) - Des deux exemplaires collectés, l'un était à jeun et l'autre avait mangé des fruits de *Cecropia palmata*. On a pu observer des individus de cette espèce s'alimentant sur cet arbre en même temps qu'*Artibeus literatus*.

L'unique référence sur le régime de cet animal est due à Gardner (1977) qui collecta des individus couverts de pollen.

Vampyrops helleri (Peters, 1867) - Trois exemplaires capturés, 2 à jeun et un avec des graines de *Cecropia concolor*.

Cette espèce est signalée comme frugivore par Goodwin et Greenhall (1961), Starret et Torre (1964), Arata *et al.* (1967) et Fleming *et al.* (1972).

Chiroderma trinitatum (Goodwin, 1958) - Des graines de *Ficus* furent identifiées dans les fèces de cette espèce, présumée frugivore par Goodwin et Greenhall (1961).

Ectophylla macconelli (Thomas, 1901) - Sur nos huit individus, les 5 spécimens de forêt secondaire avaient mangé des fruits de *Ficus cruciaefolia* et les 3 de forêt primaire n'avaient rien consommé. Nous avons pu observer à plusieurs reprises ces chauves-souris en train de cueillir ces fruits pour aller les manger ailleurs. Rien n'était connu auparavant du régime alimentaire de cet animal.

Artibeus cinereus (Gervais, 1855) - Cinq individus furent capturés, dont un seulement avait mangé des fruits de *Vismia cayennensis*, 2 autres des végétaux non identifiables et un autre était à jeun.

Goodwin et Greenhall (1961), Arata *et al.* (1967) et Piccinini (1971) ont déjà signalé la consommation de fruits par cette espèce, mais également celle d'insectes (Arata *et al.*, 1967).

Artibeus concolor (Peters, 1865) - Des cinq individus capturés, 3 présentaient des graines de *Vismia guianensis* dans leurs excréments.

C'est la première observation sur le régime de cette espèce.

Artibeus jamaicensis (Leach, 1821) - Le matériel végétal ingéré par les quatre individus capturés en forêt n'a pu être identifié. Les semences et la pulpe de 12 plantes furent reconnues dans les contenus stomacaux et les fèces des 36 exemplaires de forêt secondaire. *Cecropia concolor* était l'espèce la plus consommée (16 ind.).

La littérature sur les habitudes alimentaires de *A. jamaicensis* est très importante depuis Osburn qui a noté en 1865 la consommation de fruits de *Brosimum* à la Jamaïque. Gardner (1977) cite 90 espèces végétales intervenant dans son régime ; nous en ajoutons 8 : *Vismia guianensis*, *Ficus maxima*, *F. citrifolia*, *Cecropia concolor*, *C. palmata*, *Piper aduncum*, *Sacoglottis guianensis* et *Poraqueiba sericea*. Il est intéressant de remarquer à l'inverse, que les fruits de *Brosimum*, de *Solanum* et d'*Achras sapota* n'ont pas été notés dans le régime de cette espèce à Manaus, bien qu'ils soient mangés par plusieurs autres chauves-souris et qu'ils aient été signalés comme faisant partie de leur régime au Mexique (Vasquez-Yanes *et al.*, 1975) et au Brésil dans l'État du Para (Jimbo et Schwassmann, 1967).

Starret et La Torre (1964), Howell et Burch (1974) et Fleming *et al.* (1972) signalent aussi, en Amérique centrale, la consommation d'insectes. Enfin, rappelons le transport de pollen (Piccinini, 1971 ; Howell et Burch, 1974 ; Heithaus *et al.*, 1975) jamais observé en Amazonie centrale.

Artibeus lituratus (Olfers, 1818) - Soixante quatre individus ont été capturés, dont 15 en forêt (un avec des semences de *Psidium guianensis*, 2 avec du matériel végétal non identifié et 13 à jeun) pour 49 en formations secondaires (34 avec des restes de fruits, 5 avec des débris végétaux non identifiables et 10 à jeun). Des semences de *Cecropia palmata* furent observées chez 15 individus.

Le régime de *A. lituratus* est bien connu tant au Brésil (Ruschi, 1953 ; Taddei, 1973) que dans d'autres pays (Dalquest, 1953 ; Goodwin et Greenhall, 1961 ; Tamsitt et Valdivieso, 1965 ; Villa-R, 1967 ; Mc Nab, 1969 ; Howell et Burch, 1974). Starret et La Torre (1964), Arata *et al.* (1967), Flemming *et al.*, (1972) signalent également la consommation d'insectes. Selon Heithaus *et al.* (1975) cette chauve-souris transporterait aussi du pollen

Ametrida centurio (Gray, 1847) - Parmi les six individus capturés, 4 étaient à jeun, les excréments des 2 autres contenaient des graines de *Piper aduncum*. Le régime de cette espèce était jusqu'alors complètement inconnu.

1.4 SOUS-FAMILLE DES PHYLLOSTOMINAE

Des onze espèces de la famille des Phyllostominae présentes dans la région de Manaus, 6 mangent des fruits et d'autres éléments végétaux, 3 autres espèces qualifiées d'omnivores dans la littérature n'y consomment que des insectes, et les 2 dernières paraissent uniquement insectivores.

Micronycteris megalotis (Gray, 1842) - Treize animaux sur 14, tous capturés en forêt, avaient mangé les fruits d'un *Ficus* sp., et le dernier seulement des insectes.

Ruschi (1953), Goodwin et Greenhall (1961), Howell et Burch (1974) signalent la consommation de fruits ; Valdivieso et Tamsitt (1962) celle de pollen.

Micronycteris nicefori (Sanborn, 1949) - Les excréments de l'unique animal capturé contenaient des débris de pulpe de fruits non identifiables.

Une seule référence (Goodwin et Greenhall, 1961) cite la consommation de fruits et peut-être d'insectes.

Tonatia sylvicola (d'Orbigny, 1834) - Un seul exemplaire sur 5 présentait du matériel végétal non identifiable dans son tube digestif, les autres avaient mangé des Coléoptères, de petits vertébrés ou étaient à jeun.

Flemming *et al.* (1972) ne signalent que des insectes dans les contenus stomacaux de cette chauve-souris, et Howell et Burch (1974) du pollen et des fruits.

Phyllostomus discolor (Wagner, 1843) - La majorité des individus capturés (17) avait consommé uniquement des insectes, 3 des fruits de *Solanum salviaefolium*, 5 des insectes et 4 espèces de fruits dont 3 avec les graines.

Selon la bibliographie cette chauve-souris est omnivore, et consomme des insectes, des fruits, du pollen, du nectar et des fleurs (Carvalho, 1960 et

1961 ; Goodwin et Greenhall, 1961 ; Tamsitt et Valdivieso, 1961 ; Villa-R, 1967 ; Arata *et al.*, 1967 ; Mc Nab, 1969 ; Fleming *et al.*, 1972 ; Power et Tamsitt, 1973 ; Taddei, 1973 ; Heithaus *et al.*, 1974 et 1975 ; Howell et Burch, 1974).

Phyllostomus hastatus (Pallas, 1767) - La présence de végétaux a été constatée chez 15 individus, soit des parties florales (*Parkia auriculata* et *P. pendula*, *Ochroma lagopus*), soit des fruits et des semences (*Cecropia concolor* et *C. distachya*).

Le régime omnivore (insectes, petits vertébrés, fleurs et fruits) de cette espèce est bien connu ; nous ne citerons que les auteurs les plus récents : Bloedel (1955), Ruschi (1953), Torre (1961), Goodwin et Greenhall (1961), Carvalho (1961), Starret et Torre (1964), Williams *et al.* (1966), Ducke (1967), Arata *et al.* (1967), Tuttle (1970), Fleming *et al.* (1972), Taddei (1973) et Howell et Burch (1974).

Phyllostomus elongatus (Geoffroy, 1810) - Sur les 20 exemplaires capturés et les 13 ayant mangé, un seul avait des restes de pulpe de *Rollinia mucosa* dans son estomac, tous les autres avaient capturé des insectes. Rien n'était connu précédemment du régime alimentaire de cet animal.

Les espèces suivantes données comme partiellement frugivores n'ont pas été observées consommant des fruits dans la région de Manaus.

Tonnatia bidens (Spix, 1823) - Cinq individus ne contenaient que des restes d'insectes et les 2 autres avaient l'estomac vide. Ruschi (1953) signale cette espèce comme insectivore et frugivore, Goodwin et Greenhall (1961) seulement comme frugivore.

Trachops cirrhosus (Spix, 1823) - Seul Ruschi (1953) signale les fruits dans l'alimentation de cette espèce, essentiellement consommatrice d'insectes et de petits vertébrés, comme on a pu l'observer dans la région de Manaus où sur 7 individus, 3 avaient l'estomac vide, 2 des restes de Coléoptères et Diptères dans le tube digestif, et un de la viande et des plumes.

Vampyrum spectrum (Linné, 1758) - L'unique exemplaire capturé avait l'estomac plein de fragments d'insectes, mais certains auteurs ont constaté la consommation de fruits (Goodwin et Greenhall, 1961 ; Brosset, 1966 ; Ducke, 1967).

1.5 SOUS-FAMILLE DES GLOSSOPHAGINAE

Des cinq espèces présentes et capturées dans la région, une seule a été trouvée avec des graines dans l'estomac et une autre avec des restes végétaux non identifiables ; une troisième espèce serait en partie frugivore et les deux dernières enfin paraissent ne pas consommer de fruits.

Lonchophylla thomasi (J.A. Allen, 1904) - Sur les sept captures, un seul animal sur les cinq ayant mangé avait des graines de *Vismia* sp. dans l'estomac, avec des fragments de Coléoptères et des parties vertes de végétaux ; deux autres contenaient du pollen, un des parties florales d'*Eugenia jambolana* et le dernier des fragments de Coléoptères. Ces observations sont les premières sur le régime de cette espèce.

Glossophaga soricina (Pallas, 1766) - Des cinq spécimens examinés, 4 présentaient des débris végétaux indéterminables dans l'estomac. Mc Nab (1969) considère ce *Glossophaga* comme nectarivore, Tamsitt et Valdivieso

(1965) comme frugivore et Piccinini (1971) le donne comme s'alimentant de nectar et pollen. En fait, il est vraisemblable que cette espèce a un régime très varié - insectes, fruits, pollen, nectar et parties florales - et qu'elle intervient dans la dispersion des petites graines (Ruschi, 1953 ; Carvalho, 1960 ; Alvarez et Gonzales, 1970 ; Fleming *et al.*, 1972 ; Howell et Burch, 1974 ; Arata *et al.*, 1967).

Choeroniscus minor (Peters, 1868) - Les deux seuls exemplaires capturés avaient l'estomac vide. Cette espèce pourrait être frugivore d'après Walker (1964), mais en fait rien n'est connu sur son alimentation.

2. LES PLANTES DONT LES FRUITS SONT CONSOMMÉS PAR LES CHÉIROPTÈRES

L'examen des contenus stomacaux et des fèces de 536 chauves-souris appartenant à 18 espèces a fourni les restes de 48 espèces végétales différentes réparties en 22 genres et 16 familles (Tab. II).

Quelques espèces à grosses graines n'ont été identifiées qu'à partir de leur pulpe et confirmées par des observations directes.

Curieusement beaucoup de fruits, notés ailleurs comme mangés par les chauves-souris et existant dans la région, ne font pas partie de leur régime à Manaus.

Les genres les mieux représentés sont *Solanum* (8 sp.), *Ficus* (7 sp.), *Vismia* (5 sp.), *Cecropia* (3 sp.), *Eugenia* (2 sp.) et *Psidium* (2 sp.) ; tous les autres ne le sont que par une seule espèce. Treize plantes n'ont été identifiées qu'au niveau du genre.

Onze espèces sont des arbres cultivés (Tab. III), dont 2 peuvent se trouver naturellement dans la végétation secondaire. C'est celle-ci qui fournit la majorité des espèces consommées, soit 36, dont 2 peuvent quelquefois être cultivées et 7 qui appartiennent aussi à la forêt primaire ; deux espèces sont essentiellement forestières (*Sacoglottis guianensis* et *Brosimum* sp.) bien qu'elles puissent persister en végétation secondaire. *Cecropia distachya* et *Vismia duckei* ne se trouvent pas dans les jachères, mais dans les trouées naturelles de la forêt, chablis, clairières, lisières...

Les espèces des genres *Vismia*, *Piper* et *Solanum* sont de petits arbustes ligneux ou sous-ligneux des premiers stades de la reconstitution et des bords de route, à l'exception de *Vismia duckei*. Elle vivent toutes en peuplements denses, souvent mélangées. Les autres espèces de taille supérieure, *Cecropia*, *Psidium* et *Poraqueiba*, atteignant ou dépassant 5-6 mètres, sont également grégaires.

Les espèces forestières sont de grands arbres, *Brosimum* et *Sacoglottis* en particulier, qui participent à la voûte de la forêt bien que, comme nous l'avons dit, elles puissent subsister dans les défrichements.

3. LES FRUITS ENTRANT DANS LE RÉGIME DES CHAUVES-SOURIS

Les fruits ont été classés en 3 classes de taille et nous avons regroupé les espèces d'un même genre présentant des fruits de dimension comparable (Tab. IV). Une référence spéciale est faite pour les fruits en épis compacts et charnus des genres *Piper* et *Cecropia*.

TABLEAU III

*Habitats et hauteurs moyennes des plantes dont les fruits sont consommés
par les Chéiroptères.*

C = zones cultivées ; F1 = forêt primaire ; F2 = forêt secondaire

	Habitat			Hauteur moyenne (m)				
	cult.	F2	F1	2-3	3-4	6-10	10-20	20-30
ANNONACEAE								
Rollinia mucosa	+					+		
APOCYNACEAE								
Couma utilis		+				+		
CARICACEAE								
Carica papaya	+				+			
COMBRETACEAE								
Terminalia catappa	+						+	
GUTTIFERAE								
Clusia sp. *		+	+	+	+	+	+	+
Tovomita sp.			+					
Vismia cayenensis		+		+				
V. duckei				+				
V. glabra		+		+				
V. guianensis		+		+				
V. sp.		+		+				
HUMIRIACEAE								
Sacoglottis guianensis			+					+
ICACINACEAE								
Poraqueiba sericea	+	+				+		
MALPIGHIACEAE								
Byrsonima sp.		+				+		
MONIMIACEAE								
Siparuma sp.		+			+			
MORACEAE								
Brosimum sp.			+					+
Cecropia concolor		+			+			
C. distachya			+			+		
C. palmata		+				+		
Ficus citrifolia *		+	+	+	+	+	+	+
F. clusiaefolia *		+	+	+	+	+	+	+
F. insipida		+	+				+	
F. maxima		+	+				+	
F. sp. **		+	+					
F. sp. **		+	+					
F. sp. **		+	+					

TABLEAU III (suite)

MUSACEAE							
Musa sp.	+				+		
MYRTACEAE							
Eugenia jambolana	+						+
E. malaccensis	+						+
Myrcia paivae		+	+			+	
Psidium guayava	+					+	
P. guianensis	+	+				+	
PIPERACEAE							
Piper aduncum		+		+			
P. arboreum		+		+			
P. cyrtopodon		+		+			
P. hostmannianum		+		+			
P. tuberculatum		+		+			
P. sp.		+		+			
RUBIACEAE							
Coffea sp.	+				+		
SAPOTACEAE							
Achras sapota	+						+
SOLANACEAE							
Solanum caavurana		+		+			
S. grandiflorum		+		+			
S. juripeba		+		+			
S. paniculatum		+		+			
S. rugosum		+		+			
S. salviae folium		+		+			
S. sp.		+		+			
S. sp.		+		+			

* Étrangleurs

** Hauteurs non connues

Hormis la succulence des fruits, on ne peut déceler de caractères de couleur, de forme, de dimension ou d'odeur constants. Par contre nous confirmons que les fruits mangés par les chauves-souris ne sont pas disposés n'importe comment, mais sont, soit attachés sur les branches ou les rameaux et séparés des feuilles, soit situés sur des axes terminaux ou axillaires dépassant toujours le feuillage (Fig. 2 à 5). Ces deux dispositions fondamentales doivent faciliter les possibilités d'accès à des animaux qui ne se posent pas toujours pour manger ; elles rendent aussi les fruits plus faciles à identifier par la vue ou l'écholocalisation (Morrison, 1978).

4. COMMENT MANGENT LES CHAUVES-SOURIS

C'est uniquement la pulpe des fruits qui est consommée par les chauves-souris, qui avalent les petites graines, ou les laissent tomber si elles sont



FIGURE 2 : Disposition sur les rameaux de quelques fruits et infrutescences consommées par les chauves-souris : (1) *Vismia guianensis* ; (2) *Byrsonima* sp. ; (3) *Piper aduncum* ; (4) *Cecropia concolor* ; (5) *Ficus* sp. ; (6) *Sacoglottis guianensis*.



FIGURE 3 : Les espèces du genre *Solanum* illustrent les types de disposition requis pour que les fruits soient accessibles aux chauves-scuris : (1) *Solanum rugosum* ; (2) *S. caavurana* ; (3) *S. paniculatum* ; (4) *S. jurupeba* ; (5) *S. grandiflorum*.

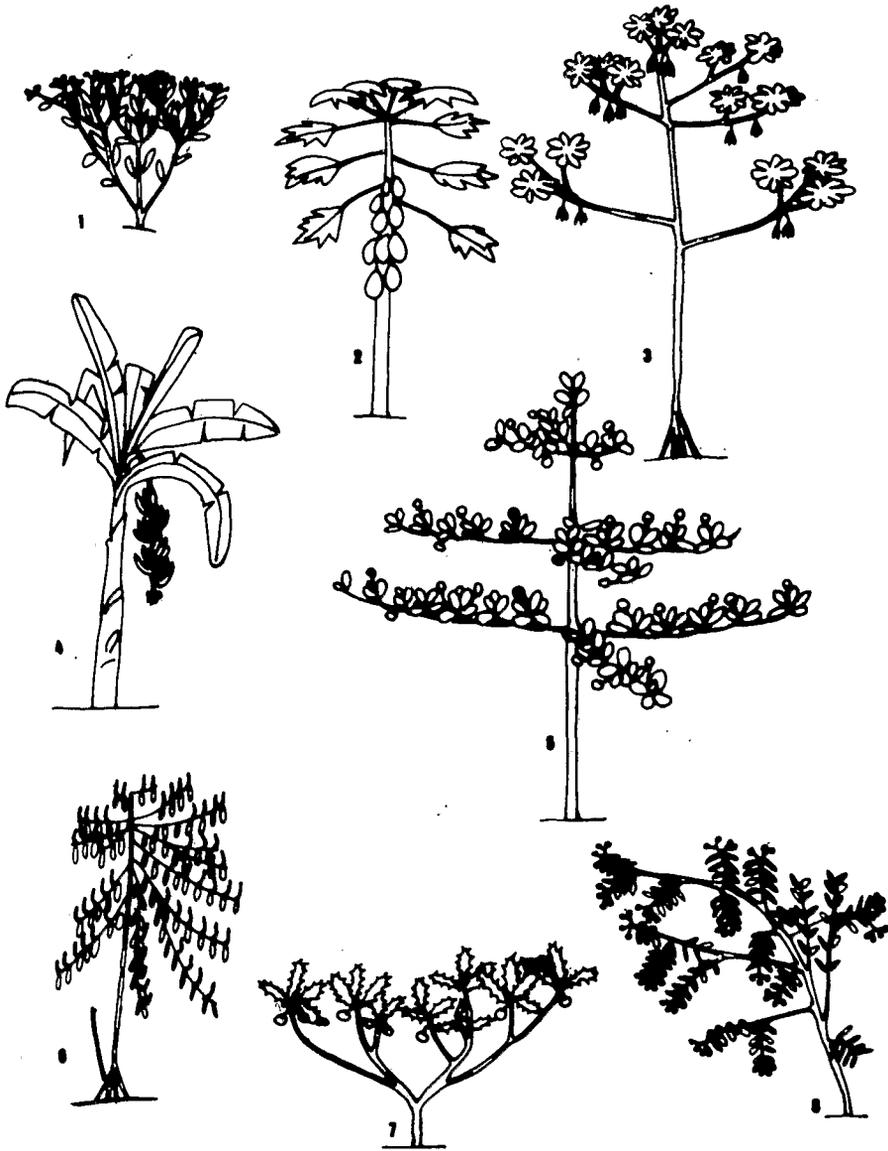


FIGURE 4 : Disposition générale de quelques fruits et infrutescences mangés par les chauves-souris : (1) *Solanum rugosum* ; (2) *Carica papaya* ; (3) *Cecropia concolor* ; (4) *Musa* sp. ; (5) *Terminalia catappa* ; (6) *Piper aduncum* ; (7) *Solanum grandiflorum* ; (8) *Vismia guianensis*.

TABLEAU IV
 Nombres et dimensions des graines des fruits consommés.

	Nombre de graines par fruits			Taille des graines		
	1	Peu nom breusēs	Trēs nom breusēs	< 2 mm ³	Entre 2mm ³ et 100mm ³	< 100 mm ³
Fruits petits < 2 cm						
<i>Couma edulis</i>		15-20		+		
<i>Vismia div. esp.</i>			+	+		
<i>Byrsonima sp.</i>	+				+	
<i>Siparuma sp.</i>	+				+	
<i>Cecropia div. esp.</i> Epis.			+	+		
<i>Ficus div. esp.</i>			+	+		
<i>Myrcia paivae</i>						
<i>Coffea sp.</i>		2			+	
<i>Eugenia jambolana</i>		1-4			+	
<i>Piper div. esp.</i> Epis.			+	+		
<i>Solanum div. esp.</i>			+	+		
Fruits moyens 2 à 8 cm						
<i>Terminalia catappa</i>	+					+
<i>Clusia sp.</i>						
<i>Tovomita sp.</i>						
<i>Sacoglottis guianensis</i>	+					+
<i>Poraqueiba sericea</i>	+					+
<i>Brosimum sp.</i>			+	+		
<i>Eugenia malaccensis</i>	+					+
<i>Psidium div. esp.</i>			+	+		
<i>Achras sapota</i>		1-4			+	
<i>Solanum grandiflorum</i>			+	+		
Fruits de grande taille > 8 cm						
<i>Rollinia mucosa</i>			+		+	
<i>Carica papaya</i>			+		+	
<i>Musa sp.</i>			pas de graines.			

trop volumineuses. Les fruits de grande taille sont mangés par morceaux ou sucés sans être détachés de leur support.

Les fruits les moins lourds sont souvent transportés pour être consommés en des endroits privilégiés (grands arbres, bananiers, maisons abandonnées), quelquefois fréquentés par plusieurs espèces. Il est possible que ce comportement constitue une protection contre d'éventuels prédateurs (Morrison, 1975). D'après cet auteur de tels perchoirs utilisés par *Artibeus jamaicensis* peuvent être situés jusqu'à 400 m des arbres en fruits, à Panama.

Carollia perspicillata fut plusieurs fois capturé en vol avec des fruits de *Piper*, *Vismia* ou *Solanum* dans la bouche. Le petit *Micronycteris* fut observé cherchant des fruits mûrs qu'il transportait ensuite pour les manger. Les grandes chauves-souris peuvent transporter des fruits à d'assez grandes distances : *Artibeus lituratus*, qui pèse de 20 à 60 g, a été observé en-vol avec des fruits de *Sacoglottis guianensis* qu'il abandonnait à 100 m de l'arbre où il les avait prélevés.

Dans certains cas, les chauves-souris peuvent semble-t-il consommer des fruits tombés à terre ; c'est du moins ce que suggère le contenu stomacal d'un individu d'*Uroderma bilobatum* qui contenait des graines de *Solanum grandiflorum*, des brindilles végétales et des grains de sable.

5. OÙ S'ALIMENTENT LES CHAUVES-SOURIS FRUGIVORES

Parmi les espèces de Chéiroptères dont le régime frugivore est certain dans la région de Manaus, 2 n'ont été capturés qu'en végétation secondaire (*Uroderma magnirostrum* et *Vampyrops helleri*), 2 autres exclusivement en forêt (*Chiroderma trinitatum* et *Micronycteris megalotis*), en faible nombre il est vrai (2, 3, 1 et 14 exemplaires), et tous n'avaient pas mangé (Tab. II). Treize *Micronycteris megalotis* avaient consommé des fruits de *Ficus* vraisemblablement forestiers.

On peut dire que la majorité des individus capturés avaient mangé des fruits de formations ouvertes, même si l'on admet que les diverses espèces de *Ficus* et le *Clusia* sont forestiers, comme le sont *Tovomita* sp., *Sacoglottis guianensis*, *Brosimum* sp., *Cecropia distachya*, *Myrcia paivae* et *Vismia duckei*. Toutes ces plantes n'ont attiré que 70 individus sur un total de 495 captures.

Seize individus se sont nourris sur des arbres cultivés et 14 sur des arbres qui poussent aussi à l'état spontané (*Poraqueiba sericea* et *Psidium guianensis*). C'est dire l'importance des fruits présents dans la végétation secondaire et les cultures dans l'alimentation des Chéiroptères ; une bonne part des animaux capturés en forêt s'en nourrissent également.

6. LE RÉGIME DES CHAUVES-SOURIS

Quatre espèces de Chéiroptères consomment plus de 10 espèces de fruits différentes (Tab. II), à savoir : *Carollia perspicillata*, 28 ; *Sturnium lilium*, 15 ; *Artibeus jamaicensis*, 12 et *Artibeus lituratus*, 10. Mais ce sont aussi les espèces qui furent le plus souvent capturées (respectivement 318, 72, 27 et 34 individus) et il est impossible de dire si les autres chauves-souris ont des régimes plus sélectifs, étant donné le petit nombre de leurs captures. Six espèces, c'est-à-dire le tiers de nos Chéiroptères frugivores, ne sont, en effet, représentés dans notre collection que par un seul animal et les débris végétaux contenus dans leurs estomacs n'étaient pas toujours identifiables. Le cas de *Micronycteris megalotis* est intrigant, puisque nos 13 individus avaient tous mangé des fruits d'une seule espèce de *Ficus*.

Il est difficile d'évaluer l'importance des fruits dans le régime des espèces omnivores (Phyllostominae et Glossophaginae). Sur les 97 individus des 5 espèces manifestement omnivores, 31 n'avaient rien mangé récemment, 30 avaient consommé uniquement des insectes, 9 du pollen, 26 des fruits et un seul (*Lonchophylla thomasi*) fut trouvé avec des graines de *Vismia*, des restes non identifiables de végétaux et des fragments de Coléoptères. Ceci

pourrait signifier qu'un animal omnivore utilise la nourriture qui se présente, animale ou végétale, jusqu'à satiété. Ajoutons que les quatre individus de *Phyllostomus discolor* qui avaient mangé des fruits avaient consommé 4 espèces différentes.

Tout semble indiquer qu'une chauve-souris s'alimente à une seule source de nourriture et durant une période assez brève. Les observations faites sur l'espèce la plus importante par le nombre d'individus capturés, *Carollia perspicillata*, peuvent illustrer ce comportement. Les collectes réalisées durant une nuit entière montrent, en effet, qu'après la grande sortie du début de la nuit, vers 19 heures, des sorties moins fréquentes se succèdent périodiquement avec un regain d'activité à 4 heures du matin, avant de cesser au lever du jour.

Chez les frugivores stricts comme les Phyllostominae, le temps de passage des aliments à travers le tube digestif ne serait que d'environ 30 minutes (Yalden et Morris, 1975). Cependant nos treize individus de *Micronycteris megalotis* furent capturés plusieurs heures après leur repas nocturne de fruits de *Ficus*, ce qui montre que la digestion peut certainement aussi durer plus longtemps.

En supposant que des animaux d'un poids équivalent entrent en compétition pour la nourriture, nous avons classé les 18 espèces reconnues comme frugivores dans la région de Manaus en 6 catégories de poids (Tab. V et Fig. 5). Nous sommes bien conscients qu'étant donné les faibles effectifs de capture de la majorité des espèces, il est difficile, voir téméraire, de discuter de leurs interrelations. Il est possible néanmoins de faire les remarques suivantes.

Dans la catégorie de 5 à 9 g, les deux espèces mangent des figues mais l'une (*Ectophylla macconelli*) est exclusivement frugivore et semble fréquenter surtout les milieux secondaires (7 captures sur un total de 8) alors que l'autre (*Micronycteris megalotis*) est omnivore et n'a été capturée qu'en forêt (14 captures).

Entre 10 et 14 g, seule *Rhinophylla pumilio*, frugivore stricte, est bien représentée.

Carollia perspicillata et *Sturnira lilium*, capturés en nombre (réciproquement 481 et 86 individus), sont toutes les deux frugivores et pèsent, en moyenne, 17 g. Des trente-quatre espèces de fruits consommés par les 390 individus des 2 espèces ayant mangé, 10 l'ont été par des individus des 2 espèces. Celles-ci montrent une préférence pour les formations secondaires, mais la légère différence entre leurs heures d'activité peut faciliter aussi leur coexistence.

Artibeus jamaicensis partage avec *Phyllostomus discolor* la classe des frugivores de 25 à 39 g ; la troisième espèce, *Chiroderma trinitatum*, n'a été capturée qu'en un seul exemplaire qui avait dû s'alimenter sur un *Ficus* de forêt. *Artibeus jamaicensis* est exclusivement frugivore, mais *Phyllostomus discolor* consomme aussi des insectes et, d'après Carvalho (1961), du nectar et du pollen. *Phyllostomus elongatus* qui pourrait entrer directement en compétition avec elle est d'un poids supérieur.

Des deux plus grosses espèces, pesant entre 60 et 80 g, l'une, *Artibeus lituratus*, est frugivore stricte et n'a été capturée le ventre plein qu'en végétation secondaire, alors que *Phyllostomus hastatus* a un régime très varié de fleurs, d'insectes et de fruits d'une seule espèce de *Cecropia*.

TABLEAU V

Les fruits consommés par les Chéiroptères selon leur catégorie pondérale.

Catégories de poids en grammes	5-9	10-14	15-25	25-39	40-59	60-79
Chauves-souris	Ectophylla macconelli * Micromycteris megalotis		Rhinophylla pumilio Artibeus cinereus Ametrida centurio * Lonchophylla thomasi Vampyrops helleri	Carollia perspicillata Sturnira lilium Uroderma bilobatum Uroderma magnirostrum Artibeus concolor	Chiroderma trinitatum Artibeus jamaicensis * Phyllostomus discolor	* Phyllostomus elongatus Artibeus lituratus * Phyllostomus hastatus
Fruits						
Couma edulis		x x	x	x x		
Vismia div. esp.				x x	x x	x
Byrsonima sp.				x x		
Siparuma sp.						
Cecropia div. sp.			x	x x	x x	x x
Ficus div. sp.	x x			x x	x x	x x
Myrcia paivae				x		
Coffea sp.						x
Eugenia jambolana		x		x		
Piper div. sp.		x x	x	x x	x	
Solanum div. sp.		x		x x	x	x
Terminalia catappa					x	
Clusia sp.				x		
Tovomita sp.				x		
Sacoglottis guianensis				x		x
Poraqueiba sericea				x	x	
Brosimum sp.				x		
Eugenia malaccensis					x	
Psidium div. sp.				x		x
Achras sapota					x	
Solanum grandiflorum				x x x	x	
Rollinia mucosa						x
Carica papaya				x	x	
Musa sp.					x	
Nombre d'individus capturés	5 13	17 1 2 1 1	318 72 3 1 3	1 27 4	1 34 7	
	* *	* *	* *	* *	* *	* *

* Espèces partiellement frugivores.

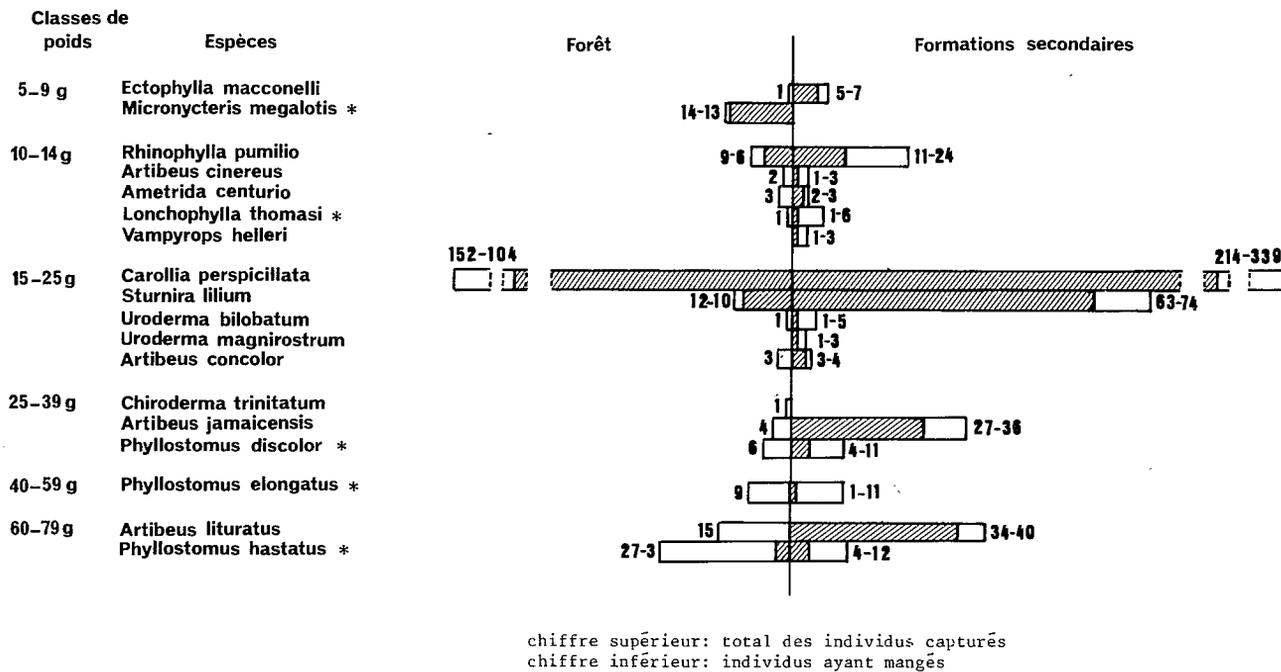


FIGURE 5 : Total des captures par espèces classées par catégories de poids, en fonction du milieu et de l'état digestif. Le chiffre le plus élevé indique le total des individus capturés, et le plus faible le nombre d'individus ayant mangés. Les espèces non exclusivement frugivores sont marquées par une astérisque suivant le binôme latin.

7. L'ACTION DU TRANSIT INTESTINAL SUR LA GERMINATION DES SEMENCES.

Bien que de nombreux auteurs aient parlé du rôle des Chéiroptères dans la dispersion des graines, personne ne semble avoir encore étudié l'action du transit intestinal sur la germination ultérieure de celles-ci.

Nous avons comparé la germination de 5 lots de 50 graines prélevées dans les excréments de 5 espèces différentes de chauves-souris et celle de 5 lots des mêmes graines provenant de fruits collectés sur les arbres. Nous avons déterminé pour chaque lot le pourcentage de germination, et la durée moyenne de celles-ci en nombre de jours.

Les résultats (Tab. VI) sont assez discordants, peut-être à cause des plantes et animaux utilisés. Pour les quatre premières espèces, il semble que le transit intestinal favorise la germination, en particulier dans le cas de *Ficus clusiaefolia*. Il n'en est pas de même chez *Cecropia palmata*. Valio et Joly (1979), dans le sud du Brésil, n'ont pas non plus, observé d'effet favorable sur les graines de *Cecropia glaziovii*.

TABLEAU VI
Influence du transit intestinal sur la durée de germination de quelques semences.

Espèces végétales	Graines ayant transité par le tube digestif (N = 50)		Espèces de Chéiroptères	Graines issues de fruits (N = 50)	
	Pourcentage de germination	Temps moyen de germination en jours		Pourcentage de germination	Temps moyen de germination en jours
<i>Vismia guianensis</i>	52	20	<i>Sturnira lilium</i>	40	25
<i>Piper aduncum</i>	32	13	<i>Carollia perspicillata</i>	28	36
<i>Ficus clusiaefolia</i>	24	11	<i>Ectophylla macconelli</i>	4	14
<i>Ficus citrifolia</i>	54	8	<i>Artibeus jamaicensis</i>	50	10
<i>Cecropia palmata</i>	57	17	<i>Artibeus lituratus</i>	64	19

CONCLUSIONS

Au vu de ces résultats, un certain nombre de problèmes sur la biologie des Chéiroptères frugivores (exclusifs ou non) de la région de Manaus peuvent être précisés :

— Sur cinquante-quatre espèces de chauves-souris recensées, 18 sont effectivement frugivores. Elles appartiennent aux 5 sous-familles de Phyllostomidae : Carollinae, Sturnirinae, Stenoderminae, Phyllostominae et Glos-

sophaginae. Les trois premières sont strictement frugivores, les 2 autres omnivores. A ces espèces, il faut ajouter *Carollia brevicauda* (Carollinae), dont les estomacs de certains individus contenaient des débris végétaux non identifiables ne provenant certainement pas de fruits, et les espèces indiquées comme frugivores dans la littérature mais qui n'ont pas été observées consommant des fruits dans la région de Manaus. Ce sont *Tonatia silvicola*, *Trachops cirrhosus*, *Vampyrum spectrum* (Phyllostominae) et *Chaeroniscus minor* (Glossophaginae). Il y aurait donc au total 26 espèces de Chéiroptères potentiellement frugivores en Amazonie centrale.

– La présence de fruits dans le régime est constatée pour la première fois chez *Uroderma magnirostrum*, *Ectophylla macconelli*, *Artibeus concolor*, *Ametrida centurio* (Stenoderminae), *Phyllostomus elongatus* (Phyllostominae) et *Lonchophylla thomasi* (Glossophaginae).

– Les chauves-souris frugivores ou susceptibles de l'être, exclusivement ou en partie, semblent constituer les populations les plus nombreuses dans l'ensemble du peuplement de notre région : 878 individus sur un total de 1 474 individus capturés, soit près des trois quarts (74,78 %). Ce résultat concorde avec une étude comparable faite dans le Parc National d'Amazonie (Reis et Schubart, 1979). En fait, ces deux résultats sont la conséquence d'un biais d'échantillonnage dû au piégeage différentiel. La méthode utilisée n'offre pas la même chance de capture à l'ensemble de la faune de Chéiroptères de notre région. Seuls ceux volant à basse altitude peuvent être capturés par les filets, qu'évitent, en partie, les chauves-souris insectivores et carnivores qui volent plus haut et sont dotées d'un système d'écholocation plus efficace. Il suffit, pour s'en convaincre, de voir les résultats de Handley (1967) qui note la capture, au niveau de la canopée, d'espèces peu et mal connues, en même temps que l'abondance d'individus du genre *Artibeus* et la mauvaise représentation de *Carollia perspicillata*, espèce pourtant considérée comme ubiquiste.

– Les chauves-souris ne mangent pas n'importe quels fruits. Il faut que ceux-ci soient accessibles, disposés à l'extrémité des rameaux ou directement sur les axes (caulicarpie ou ramicarpie) et bien séparés du feuillage ; charnus, ils ne sont généralement pas colorés, plutôt même ternes. Ces fruits appartiennent à des plantes elles-mêmes accessibles, petits sous-ligneux et arbrisseaux des formations secondaires, arbres cultivés, de bords de route et de clairières, grands arbres, étrangleurs et épiphytes participant à la voûte forestière. On n'a jamais noté la consommation de fruits appartenant à des plantes vivant à l'intérieur de la forêt ; en fait, les chauves-souris capturées se nourrissaient à l'extérieur ou à la périphérie de celle-ci (Fig. 6).



FIGURE 6 : Les fruits consommés par les chauves-souris sont situés à la périphérie des formations végétales : (1) forêt ; (2) clairière ; (3) lisière ; (4) culture ; (5) jachère.

- Les chauves-souris jouent un double rôle dans la dissémination des graines (chiroptérochorie de Van der Pijl, 1957 et 1972), en les transportant sans les avaler (synzoochorie) pour les plus grosses, ou en les avalant (endozoochorie), ce qui peut quelquefois favoriser leur germination.

- La forte consommation de fruits, la petitesse des graines ingérées, leur nombre élevé par fruit, le rejet en vol des excréments, l'influence quelquefois bénéfique du transit intestinal, l'activité intense de déplacement des animaux, le nombre élevé de Chéiroptères frugivores, en espèces comme en individus, facilitent sans aucun doute la colonisation des terres abandonnées et la distribution des plantes pionnières. Pour toutes ces raisons, les chauves-souris jouent un rôle majeur, peut-être même le rôle le plus important, parmi tous les oiseaux et mammifères frugivores dont beaucoup détruisent les graines (Charles-Dominique, 1981), dans la dissémination des graines et la constitution du stock de semences du sol (Prévost, 1981 et Fleming, 1981). Le fait que les chauves-souris frugivores en quête de nourriture fréquentent intensément et de préférence les formations secondaires, riches en petits fruits charnus disponibles presque toute l'année, donne une importance accrue à ce rôle.

SUMMARY

Fifty eight species of bats were trapped with mist-nets in the Manaus area, Amazonas, Brazil. Eighteen of them were found to be exclusively or partly frugivorous. Bats belonging to subfamilies Carollinae, Sturnirinae and Stenoderminae fed only on fruit, whereas Phyllostominae and Glossophaginae were omnivorous. Some unidentified plant material (not fruit) was also recovered from the stomachs of some *Carollia brevicauda*. On the other hand, four species known to be frugivorous elsewhere in tropical America (*Tonatia silvicola*, *Trachops cirrhosus*, *Vampyrum spectrum* and *Chaeroniscus minor*) were not found to eat fruit in our study area.

When these actual and potential fruit-eating bats are all taken together, they represent 74-78 % of the bat community sampled between 0.5 and 2.0 m above ground (878 out of 1 474 captured individuals). If bat species living and feeding mostly in the canopy were to be taken into account, the percentage of frugivorous bats would probably be different.

The frugivorous bats studied did not feed at random, but were highly selective. The fruits eaten were picked up from emergent forest trees, or from understorey plants. Fruits from trees and shrubs of secondary forest were frequently consumed, as well as those of cultivated fruit trees. The fruits selected by bats were fleshy, dull and grew away from the foliage (flagellicarpy or caulicarpy).

Seed dispersal by bats is carried out either by transport of the fruit in the mouth of the animal and subsequent dropping of the kernel, or by ingestion of the fruit and subsequent defecation of the seeds. Endozoochory is shown to facilitate germination of some seeds. These data show that bats play an important (perhaps the most important) role in seed dispersal during the forest-regeneration cycle in central Amazonia, particularly for pioneer species.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVAREZ J. et GONZALES Q. (1970). - Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de Mexico. *An. Escuela Nac. Cienc. Biol. Mexico*, 18 : 137-165.
- ARATA A.A., VAUGHAN J.B. et THOMAS M.E. (1967). - Food habits of certain Colombian bats. *J. Mamm.*, 48 : 633-655.
- BLOEDEL P. (1955). - Observations on the life histories of Panama bats. *J. Mamm.*, 36 : 232-235
- BROSSET A. (1966). - *La biologie de Chiroptères*. Paris, Masson et C^{ie}, 240 pp.
- CARVALHO C.T. de (1960). - Das visitas de morcegos às flores (Mammalia, Chiroptera). *Anais Acad. Brasil. Ciênc.*, 32 : 359-377
- CARVALHO C.T. de (1961). - Sobre os hábitos alimentares de Phyllostomídeos (Mammalia, Chiroptera). *Rev. Biol. Trop.*, 9 : 53-60.
- CHARLES-DOMINIQUE P., ATRAMENTOWICZ M., CHARLES-DOMINIQUE M., GERARD H., HLADIK A., HLADIK C.M., et PRÉVOST M.F. (1981). - Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : interrelations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 341-435.
- DALQUEST W.W. (1953). - Mammals of the Mexican state of San Luis Potosi. *Louisiana State Univ. Studies, Biol. Sci. Ser.*, 1 : 1-229.
- DUCKE J.A. (1967). - *Mammal dietary*. Bioenvironmental and Radiological-Safety Feasibility Studies, Atlantic-Pacific Interocceanic Canal. Batelle Memorial Institute Columbus, Ohio, Supplem., 33 pp.
- FLEMING T.H. (1981). - Fecundity, fruiting pattern and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat dispersed tropical shrub. *Oecologia*, 51 : 42-46.
- FLEMING T.H., HOOPER E.T. et WILSON D.E. (1972). - Three Central American bat communities : structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53 : 555-569.
- GARDNER A.L. (1977). - Feeding habits. p. 293-350. In : *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae*. Part I. Baker, R.J., Jones, J.K., Carter, D. (Editors). Spec. Pub. Mus. Texas Technical University, 10.
- GOODWIN G.G. (1946). - Mammals of Costa Rica. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 87 : 273-473.
- GOODWIN G.G. et GREENHALL A.M. (1961). - A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 122 : 1-301.
- GREENHALL G.G. (1956). - The food of some Trinidad fruit bats (*Artibeus* and *Carollia*). *J. Agric. Soc. Trinidad Tobago*, 869 : 1-23.
- HANDLEY H.C.O.Jr. (1967). - Bats of the canopy of an Amazonian forest. *Atlas Simp. sobre Biota Amazônica*, 5 (*Zoologia*) : 211-215.
- HEITHAUS E.R., OPLER P.A. et BAKER H.G. (1974). - Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia* : plant pollinator coevolution. *Ecology*, 55 : 412-419.
- HEITHAUS E.R., FLEMING T.H. et OPLER P.A. (1975). - Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56 : 841-854.
- HOWELL D.J. et BURCH D. (1974). - Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.*, 21 : 281-294.
- HUBER J. (1910). - Mattas e madeiras amazônicas. *Bol. Mus. Goeldi*, 6 : 91-225.
- JIMBO S. et SCHWASSMANN H.O. (1967). - Feeding behavior and the daily emergence-pattern of *Artibeus jamaicensis*. Leach. *Atas Simp. sobre Biota Amazônica*, 5 (*Zoologia*) : 239-253.
- McNAB B.K. (1969). - The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comp. Bioch. Physiol.*, 31 : 227-268.
- MORRISON D.W. (1975). - Foraging behavior and feeding ecology of a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. PhD. Thesis. Cornell Univ.
- MORRISON D.W. (1978). - Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59 : 716-723.
- OSBURN W. (1865). - Notes on the Chiroptera of Jamaica. *Proc. Zool. Soc. London*, 61-85.

- OSBURN W. (1865). - Notes on the Chiroptera of Jamaica. *Proc. Zool. Soc. London*, 61-85.
- PERACCHI A.L. et ALBUQUERQUE, S.T. de (1971). - Lista pr6visoria dos quir6pteros dos Estados do Rio de Janeiro e Guanabara, Brasil (Mammalia, Chiroptera). *Rev. Brasil. Biol.*, 31 : 405-413.
- PICCINI NI R.S. (1971). - Estudo sistematico et bion6mico dos quiropteros (Chiroptera) do Estado do Ceara. I. Quiropteros coletados na aerea onde esta localizada a Faculdade de Veterinaria do Ceara. *Rev. Med. Vet.*, 7 : 29-52.
- POWER D.M. et TAMSITT J.R. (1973). - Variation in *Phyllostomus discolor* (Chiroptera : Phyllostomidae). *Canadian J. Zool.*, 51 : 461-468.
- PR6VOST M.F. (1981). - Mise en 6vidence de graines d'esp6ces pionni6res dans le sol de la for6t primaire en Guyanne. *Turrialba*, 31 : 121-127.
- REIS N.R. DOS (1981). - *Estudo ecol6gico dos Quiropteros de matas primarias et capoeiras da regioe de Manaus, Amazonas*. Tese de doutorado, CNPq-INPA-FUA, Manaus, AM., 220 pp. dact.
- REIS N.R. DOS et PERACCHI A.L. (1983). - Morcegos da Regiao de Manaus, Amazonia. *Acta Amazonica*, 13, sous presse.
- REIS N.R. DOS et SCHUBART H.O.R. (1979). - Notas preliminares sobre os morcegos do Parque Nacional da Amazonia (M6dios Tapajos). *Acta Amazonica*, 9 : 507-515.
- RUSCHI A. (1953). - Morcegos do Estado do Espirito Santo. XI. *Boletim do Museu de Biologia*, 11 (13) : 14 ; 12 (14) : 18 ; 13 (15) : 15.
- STARRET A. et TORRE L. DE LA (1964). - Notes on a collection of bats from Central America, with the third record for *Cittarops alecto* Thomas. *Zoologica*, 49 : 53-63.
- TADDEI V.A. (1973). - *Phyllostomidae da Regiao Norte Occidental do Estado de Sao Paulo*. Tese. Sao Jos6 do Rio Petro, Fac. Ciencias e Letras.
- TAMSITT J.R. et VALDIVIESO D. (1961). - Notas sobre atividades nocturnas y estados de reproduccion de algunos quiropteros de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 9 : 219-225.
- TAMSITT J.R. et VALDIVIESO D. (1965). - Reproduction of the female big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in Colombia. *Caribbean J. Sci.*, 5 : 157-166.
- TORRE R. DE LA (1961). - *The evolution, variation, and systematics of the Neotropical bats of the genus Sturnira*. Ph.D. Thesis, Univ. Illinois, 146 pp.
- TUTTLE N.D. (1970). - Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *Univ. Kansas Science Bull.*, 19 : 45-86.
- VALDIVIESO D. et TAMSITT J.R. (1962). - First records of the Pale Speard-nosed Bat in Colombia. *J. Mamm.*, 43 : 422-423.
- VALIO I.F.M. et JOLY C.A. (1979). - Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glaziovii* Sneathlage (Moraceae). *Z. Pflanzenphysiol.*, 91 : 371-376.
- VAN DER PIJL L. (1957). - The dispersal of plants by bats (Chiropteroecory). *Acta Botanica Neerlandica*, 6 : 291-315.
- VAN DER PIJL L. (1972). - *Principles of dispersal in higher plants*. 2 ed. Berlin, Springer-Verlag, 161 pp.
- VASQUEZ-JANES C., OROZCO A. FRANSOIS G. et TREJO L. (1975). - Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica*, 7 : 73-76.
- VILLA-R. B. (1967). - Los murci6lagos de Mexico. *Inst. Biol., Univ. Nac. Aut. Mexico*, XVI, 491 pp.
- WALKER E.P. (1964). - *Mammals of the World*. Baltimore, Johns Hopkins Press., XLVIII, 644 pp.
- WILLIAMS T.C., WILLIAMS J.M. et GRIFFIN D.R. (1966). - The homing ability of the Neotropical bat *Phyllostomus hastatus*, with evidence for visual orientation. *Anim. Behav.*, 14 : 468-473.
- YALDEN D.W. et MORRIS P.A. (1975). - *The lives of bats*. London, Redwood Burn Ltd. 247 pp.