

# La communauté de chauves-souris du champ pétrolifère de Rabi dans le Complexe d'Aires Protégées de Gamba, Gabon

Rogelio M. RODRIGUEZ<sup>1</sup>, Federico HOFFMANN<sup>1,2</sup>, Calvin A. PORTER<sup>1,3</sup> et Robert BAKER<sup>1</sup>

## 1 Introduction

Les chauves-souris sont l'objet de nombreux projets de recherche en raison de leurs caractéristiques uniques parmi les mammifères et de la diversité des niches écologiques qu'elles occupent (Solari *et al.* 2001). Les chauves-souris sont les seuls mammifères à pratiquer le vol battu. Leur taux de reproduction est faible, un ou deux jeunes par année étant la norme chez la plupart des espèces. Une fécondité aussi faible est inhabituelle pour des animaux de cette taille. Les chauves-souris sont par conséquent vulnérables à toute augmentation de la mortalité. Elles sont des animaux particulièrement fascinants à étudier, notamment parce que la capacité d'orientation par écholocation des Microchiroptères représente une adaptation évolutive unique à la vie nocturne. Les chauves-souris se rencontrent sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique et occupent divers types d'habitats jusqu'à la limite de présence des arbres. Elles peuvent être scindées en de nombreux groupes fonctionnels comme les insectivores, les frugivores, les nectarivores, les sanguinivores, les piscivores et les carnivores (Ascorra et Wilson 1992). La majorité des espèces sont insectivores. Nombre d'entre elles consomment de grandes quantités d'insectes et, de ce fait, jouent un rôle important dans la régulation des populations d'insectes. De nombreuses espèces frugivores et nectarivores dépendent des plantes pour se nourrir et s'abriter, et certaines jouent un rôle indispensable dans la pollinisation et la dispersion des graines de nombreuses plantes. Par exemple, les chauves-souris sont les principaux agents pollinisateurs du baobab en Afrique de l'Est. Ces interactions uniques constituent des associations écologiques intéressantes entre des animaux et des végétaux (Thomas 1991).

La répartition des chauves-souris dans le centre-ouest du continent africain demeure largement méconnue (Fahr et Ebigo 2003). Dans le cadre d'un

projet conjoint parrainé par la Fondation Shell et Shell Gabon, des chercheurs de l'Institution Smithsonian et de la Texas Tech University ont entrepris une étude préliminaire de la chiroptérofaune du champ pétrolifère de Rabi dans le Complexe d'Aires Protégées de Gamba, au Gabon. Le Gabon se trouve sur la côte atlantique de l'Afrique occidentale, au niveau de l'équateur, entre la République du Congo, le Cameroun et la Guinée-Équatoriale. Le pays est baigné par un climat tropical humide avec une saison des pluies de septembre à mai. Le Complexe de Gamba connaît une période de sécheresse intense pratiquement exempte de précipitations de juin à août (Lee *et al.* ce volume). La région est particulièrement riche en chauves-souris frugivores de l'Ancien Monde (Juste *et al.* 1999) et héberge un grand nombre de taxons de Microchiroptères. La présente étude servira donc de fondement à d'éventuels inventaires et évaluations visant à assurer la conservation de ce groupe d'organismes extrêmement précieux.

## 2 Matériel et méthodes

L'échantillonnage des chauves-souris a été mené à bien à l'aide de filets japonais déployés en divers endroits du champ pétrolifère de Rabi, dans le complexe de Gamba, au Gabon. L'effort d'échantillonnage et la répartition des filets ont été établis de manière à favoriser la capture du plus grand nombre d'espèces possible. Le Gouvernement du Gabon a autorisé la recherche et le prélèvement d'un certain nombre de spécimens de référence.

---

<sup>1</sup> Department of Biological Sciences, Texas Tech University, MS 43131, Lubbock TX 79401. Emails: r\_rod77@hotmail.com, rjbaker@TTU.EDU

<sup>2</sup> School of Biological Sciences, University of Nebraska, Lincoln, NE 68588. Email: federico@unlserve.unl.edu

<sup>3</sup> Department of Biology, Xavier University of Louisiana, 1 Drexel Drive, New Orleans, LA 70125. Email: cporter@xula.edu

Tableau 1. Espèces de chauves-souris, énumérées par famille, capturées dans le Complexe de Gamba, au Gabon. Le prélèvement d'échantillons de tissus est indiqué, le cas échéant, et l'habitat où les captures ont été effectuées et la période de la nuit durant laquelle elles ont été enregistrées sont notés.

Espèces	Habitat	Périodes de capture	Echantillons de tissus
<b>Pteropodidae</b>			
	la lisière de la forêt		
<i>Epomops franqueti</i>	Milieu relativement ouvert	Peu après la tombée de la nuit	Oui
<i>Hypsignathus monstrosus</i>	Au-dessus d'un petit plan d'eau, en bordure de forêt, à proximité d'habitations humaines	Aube	Oui
<i>Megaloglossus woermanni</i>	Milieus ouvert et fermé	Peu après la tombée de la nuit, jusqu'à minuit	Oui
<i>Myonycteris torquata</i>	En plein cœur et en bordure de la forêt	Peu après la tombée de la nuit, jusqu'à minuit	Oui
<i>Scotonycteris zenkeri</i>	En pleine forêt	Longtemps après le coucher du soleil	Oui
<b>Vespertilionidae</b>			
<i>Glauconycteris beatrix</i>	En pleine forêt	Tard dans la nuit	Oui
<i>Glauconycteris poensis</i>	En pleine forêt	Tard dans la nuit	Oui
<i>Neoromicia brunneus</i>	En pleine forêt	Tard dans la nuit	Oui
<i>Kerivoula phalaena</i>			Non
<b>Nycteridae</b>			
<i>Nycteris arge</i>	En pleine forêt	Tard dans la nuit	Non
<i>Nycteris grandis</i>	En pleine forêt	Tard dans la nuit	Non
<b>Rhinolophidae</b>			
<i>Hipposideros gigas</i>	En pleine forêt	Tard dans la nuit	Oui
<i>Hipposideros caffer</i>	En pleine forêt	Tard dans la nuit	Oui

L'échantillonnage s'est déroulé en février et mars 2002. Quatre stations de base ont été sélectionnées. Chacune d'entre elles a été échantillonnée deux ou trois fois. D'autres filets ont été déployés dans des zones ouvertes et autour de secteurs habités. Un certain nombre de filets ont été installés dans la forêt, à 50 jusqu'à 500 mètres (m) de la lisière. D'autres ont été placés sur la lisière, près de clairières naturelles ou, plus souvent, en bordure de route ou près d'aires déboisées. Dans les deux cas, les filets ont été déployés en travers de trajectoires de vol potentielles soit au-dessus d'un plan d'eau, soit en forêt. Les filets étaient déployés à la tombée de la nuit. Nous avons généralement poursuivi l'échantillonnage jusqu'à minuit ou une heure du matin. Les taux de capture étant relativement faibles, nous avons souvent laissé les filets déployés jusqu'à l'aube avant de les fermer ou de les déplacer. Après avoir fait l'objet d'une identification préliminaire sur le terrain, les chauves-souris capturées ont été préparées comme spécimens muséologiques (en peau, crâne et squelette ou en liquide conservateur). Des échantillons de tissus hépatique, rénal et cardiaque ont été prélevés et entreposés dans un tampon de lyse (Longmire *et al.* 1997) et dans de l'éthanol à 95 %. Les spécimens de musée ont été déposés dans les

collections du Programme de biodiversité du Gabon à Gamba et de l'Institution Smithsonian, et les échantillons de tissus, au Natural Science Research Laboratory de la Texas Tech University.

Diverses variables corporelles couramment considérées dans le cadre de telles études, comme la longueur du corps, de la queue, du pied droit, de l'oreille, du tragus et de l'avant-bras, ont été mesurées sur le terrain. Neuf variables crâniennes ont également été mesurées à une précision de 0,01 millimètre (mm) à l'aide d'un compas numérique: *longueur maximale du crâne*, distance minimale entre le bord postérieur des supraoccipitaux et la projection la plus antérieure des prémaxillaires; *longueur condylobasale*, distance minimale entre le bord postérieur des condyles occipitaux et la projection la plus antérieure des prémaxillaires; *largeur au niveau des arcades zygomatiques*, distance maximale entre les arcades zygomatiques mesurée perpendiculairement à l'axe longitudinal du crâne; *distance interorbitaire*, distance minimale entre les os frontaux; *largeur de la cavité cérébrale*, largeur maximale de la cavité cérébrale; *largeur au niveau mastoïdien*, distance maximale entre les apophyses mastoïdes; *longueur de la rangée dentaire maxillaire*, distance entre le bord antérieur de l'alvéole de la canine supérieure et le bord postérieur de l'alvéole de la

Tableau 2. Sommaire des variables mesurées sur un échantillon de chauves-souris capturées dans le complexe de Gamba, au Gabon. Les données correspondent aux valeurs moyennes et sont exprimées en millimètres (min-max). Liste des abréviations: taille de l'échantillon (N); longueur maximale du crâne (GSL), longueur condylobasale (CBL), largeur au niveau des arcades zygomatiques (ZB), largeur au niveau mastoïdien (MB), largeur de la cavité cérébrale (BB), distance interorbitaire (IOB), longueur de la rangée dentaire maxillaire (MxTL), longueur de la rangée dentaire mandibulaire (MnTL), largeur de la rangée dentaire maxillaire (MxTW) et longueur totale (TL). Les longueurs de la queue, de la patte postérieure et de l'oreille ont également été mesurées.

	<i>Epomops franqueti</i>	<i>Myonycteris torquata</i>		<i>Megaloglossus woermanni</i>		<i>Scotoonycteris zenkeri</i>		<i>Hypsignathus monstrosus</i>
Sex	Mâle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Femelle
N	1	1	16	6	1	1	1	1
GSL	47.8	33.5	30.7 (25.5–33.0)	27.2 (35.7–46.6)	27.56	25.2	24.3	59.8
CBL	47.2	32	29.5 (26.0–32.1)	26.1 (34.4–45.2)	26.08	23.9	22.9	59.5
ZB	26.3	20.2	18.7 (15.8–20.5)	13.8 (20.7–25.6)	13.69	15.5	14.7	32.2
MB	17.6	12.4	11.5 (10.8–12.4)	9.7 (16.0–18.0)	9.3	10	9.6	21.4
BB	16.7	13.6	13.2 (12.3–13.7)	11.2 (16.1–17.5)	10.76	11	11.3	20.6
IOB	7.1	5.7	5.2 (4.5–6.3)	4.3 (6.0–7.5)	4.14	4.7	4.9	12
MxTL	16.2	12.3	11.5 (9.9–12.5)	8.9 (12.8–15.3)	9.05	8.1	7.7	20.33
MnTL	18.7	13.2	12.5 (11.0–13.6)	10.1 (14.4–17.9)	10.2	9.1	9	26.03
MxTW	15.4	8.3	8.8 (8.2–9.5)	6.3 (11.8–13.2)	6.41	7.5	6.7	18.85
TL	162	112	105.1	72.3 (112–146)	72	70	70	210
Queue		7	9.9	-		-	-	
Patte postérieure	20	16	14.4	11.7 (20–23)	11	11	13	35
Oreille	29	20	18	15.7 (23–29)	16	14	15	36

	<i>Nycteris arge</i>	<i>Nycteris grandis</i>	<i>Hipposideros caffer</i>	<i>Neoromicia brunneus</i>		<i>Glauconycteris poensis</i>
Sex	Mâle	Mâle	Mâle	Mâle	Femelle	Mâle
N	1	1	2	2	1	1
GSL	19.29	25.11	17.2 (17.0 – 17.4)	14.3 (14.2 – 14.4)	11.23	11.85
CBL	17.06	21.61	14.9 (14.8 – 15.0)	13.9 (13.7 – 14.2)	10.81	11.27
ZB	11.26	15.75	9.7 (9.6 – 9.7)	9.6 (9.2 – 9.9)	8.41	8.48
MB	7.58	10.62	7.9 (7.2 – 8.8)	7.1 (6.0 – 8.2)	7.37	7.34
BB	8.47	10.68	8.9 (8.8 – 8.9)	7.6 (7.5 – 7.7)	7.33	7.03
IOB	5.01	8.06	3 (2.9 – 3.1)	4 (4.0 – 4.0)	4.29	4.1
MxTL	6.88	9.25	5.3 (5.1 – 5.5)	5 (4.9 – 5.2)	4	4.07
MnTL	7.48	9.73	6.6 (6.4 – 6.7)	5.6 (5.5 – 5.7)	4.35	4.19
MxTW	7.43	10.56	6.5 (6.3 – 6.7)	6.4 (6.1 – 6.7)	5.75	5.42
TL	105	139	78	92	102	78
Patte postérieure	54	66	28.5	38.5	51	35
Oreille	10	15	8	8.5	7	7
	27	32	16	13.5	11	10

dernière molaire supérieure; *longueur de la rangée dentaire mandibulaire*, distance entre le bord antérieur de l'alvéole de la canine inférieure et le bord postérieur de l'alvéole de la dernière molaire inférieure; *largeur de la rangée dentaire maxillaire*, distance maximale entre les bords externes des alvéoles de la rangée de molaires supérieures (tableau 2).

Nous avons également séquencé un fragment de 400 pb de l'extrémité 5' du gène du cytochrome b mitochondrial afin de valider les identifications provisoires effectuées sur le terrain. L'ADN génomique total a été isolé conformément au protocole d'extraction au phénol proposé par Longmire *et al.* (1997). L'amplification de la séquence ciblée a été effectuée par réaction en chaîne de la polymérase (PCR) à l'aide des amorces L14724 et H15149 (Kocher *et al.* 1989, Edwards *et al.* 1991). Les essais de PCR se sont déroulés en 35 cycles de dénaturation à 95°C, d'hybridation à 50°C et d'extension à 72°C d'une durée de 40 secondes chacun, suivis d'un cycle final d'extension à 72°C pendant 30 minutes. Les amplicons ont été purifiés à l'aide de la trousse QIAquick PCR Purification Kit (QIAGEN Inc., Valencia, CA), conformément au protocole recommandé par le fabricant. Les échantillons ont été séquencés à l'aide de la chimie BigDye Terminator et analysés par électrophorèse dans un séquenceur ABI 377. Les séquences ont été examinées et alignées à l'aide du programme Sequencher Version 3.0 (Gene Codes Corporation Inc., Ann Arbor, MI).

### 3 Résultats et analyse

Nous avons répertorié 13 espèces de chauves-souris dans la région, soit six espèces de Mégachiroptères (famille des Ptéropodidés; cinq espèces de la sous-famille des Ptéropodinés et une de la sous-famille des Macroglossinés) réparties dans les genres *Epomops*, *Hypsignathus*, *Megaloglossus*, *Myonycteris* et *Scotonycteris*, et huit espèces de Microchiroptères (quatre espèces de la famille des Vespertilionidés, deux de la famille des Nyctéridés et deux de la famille des Rhinolophidés) réparties dans les genres *Glauconycteris*, *Neoromicia*, *Kerivoula*, *Hipposideros* et *Nycteris* (tableau 1).

Nous avons capturé un plus grand nombre de chauves-souris frugivores, principalement des *Myonycteris*, *Epomops* et *Megaloglossus*. Seulement quelques Microchiroptères (moins de 15 individus en plus de 20 nuits de piégeage) ont été récupérés dans les filets, toujours en milieu boisé. Des chauves-

souris frugivores ont également été récoltées dans des milieux plus ouverts. *Megaloglossus woermanni* et *Myonycteris torquata* ont été les espèces le plus abondamment capturées, suivies de l'*Epomops franqueti*. Il convient cependant de faire preuve de prudence dans l'interprétation de ces résultats, car les chauves-souris frugivores, qui se servent principalement de leur vue pour s'orienter en vol, sont plus facilement capturées aux filets japonais que les Microchiroptères, qui se dirigent par écholocation. Les espèces frugivores de la famille des Phyllostomidés (Microchiroptères) sont les espèces les plus fréquemment capturées dans les forêts pluviales néotropicales (Solari *et al.* 2001). La faible représentation des espèces insectivores est probablement due au raffinement de l'écholocation chez les familles de Microchiroptères insectivores, comme l'ont mentionné Patterson *et al.* (1996) et Voss et Emmons (1996). Nos propres observations semblent corroborer cette hypothèse, car nous avons vu plusieurs Microchiroptères éviter sans difficulté les filets tendus à leur intention dans la forêt pluviale. Un bref compte rendu taxinomique est présenté dans les paragraphes qui suivent. Un sommaire des variables mesurées dans le cadre de l'étude est fourni au tableau 2.

#### 3.1 Mégachiroptères

##### *Epomops franqueti*

Nous avons capturé 12 individus de cette espèce, dans un milieu relativement ouvert. Ces individus se sont empêtrés dans les filets peu après la tombée du jour.

##### *Hypsignathus monstrosus*

Un seul individu de cette espèce a été capturé alors qu'il volait au-dessus d'un petit plan d'eau en bordure d'une forêt, à proximité d'habitations. Le spécimen a été récolté dans le filet à l'aube.

##### *Megaloglossus woermanni*

Cette petite espèce nectarivore et pollinivore était l'une des chauves-souris les plus communes à Rabi. Contrairement à ce que nous avons observé chez certaines autres espèces, nous avons récolté des individus des deux sexes en grand nombre. Cette espèce a été capturée le plus souvent en milieu ouvert, mais elle a également été trouvée en forêt. Fahr et Ebigo (2003) ont décrit le *M. woermanni* comme une espèce forestière en Guinée.

##### *Myonycteris torquata*

Nous avons identifié sur le terrain trois différents

morphotypes du genre *Myonycteris*: une forme brune de grande taille, une forme rouge de taille moyenne et une forme grise de petite taille. Ces trois formes ont été identifiées provisoirement sur le terrain comme autant d'espèces distinctes. Des analyses de leurs séquences d'ADN ont cependant révélé que cette distinction n'était pas fondée. Les différences de coloration et de taille étaient probablement liées à l'âge. Les comparaisons des séquences d'ADN entre ces trois morphotypes étaient en moyenne inférieures à 2% et donnent à croire que ces derniers appartiennent à une seule et même espèce.

Cette espèce semble bien adaptée à la vie en plein cœur aussi bien qu'en bordure de la forêt. Les genres *Myonycteris torquata* et *Scotoonycteris zenkeri* ont été les seuls taxons de Mégachiroptères capturés en pleine forêt, et les plus petits Mégachiroptères récoltés à Rabi. *Myonycteris torquata* est extrêmement abondante à Rabi.

#### *Scotoonycteris zenkeri*

Deux individus (un mâle et une femelle) ont été capturés et préservés. Les deux ont été capturés en milieu boisé, longtemps après le coucher du soleil.

### 3.2 Microchiroptères

Nous avons capturé deux espèces de chacun des genres *Nycteris*, *Hipposideros* et *Glauconycteris* et une seule espèce des genres *Miniopterus*, *Neoromicia* et *Kerivoula*. La plupart des espèces étaient représentées par un seul individu. Il nous est donc impossible de faire des comparaisons morphologiques et morphométriques. Les Microchiroptères ont été capturés plus profondément en forêt et plus tard dans la nuit que les Mégachiroptères.

Le seul genre de Microchiroptères pour lequel on dispose de données génétiques est *Nycteris*. La famille des Nyctéridés contient 14 espèces, toutes du genre *Nycteris* (Gray *et al.* 1999). Les comparaisons interspécifiques entre les deux espèces de *Nycteris* que nous avons trouvées au Gabon étaient élevées (distance *p* de 17,1%). Les espèces de *Nycteris* du Gabon présentaient une distance génétique moyenne de 19,15% (18,39% à 20,05%) avec le *N. thebaica*, et une divergence moyenne de 21,03% (20,21% à 21,59%) avec le *N. macrotis*. Les individus des deux espèces ont fait le mort dès que nous avons commencé à les extraire des filets.

### 3.3 Écologie

Comme dans des sites comparables en Amérique du Sud, ce sont les chauves-souris frugivores qui présentaient la plus forte abondance relative (Solari *et al.* 2001, Ascorra et Wilson 1992). Il convient toutefois de rappeler que la stratégie d'échantillonnage pourrait expliquer une partie de cette tendance car, comme nous l'avons déjà mentionné, les chauves-souris insectivores sont capables de détecter et d'éviter les filets. Une comparaison plus approfondie des chiroptérofaunes gabonaise et néotropicale donne à croire que les forêts du Gabon hébergent moins d'espèces qu'une forêt comparable du Nouveau Monde. Nous avons capturé 13 espèces différentes en l'espace de 30 jours; en comparaison, un effort d'échantillonnage équivalent dans des forêts pluviales d'Amérique du Sud s'est généralement soldé par la capture de plus de 30 espèces (voir Solari *et al.* 2001, tableau 2, adapté de Voss et Emmons 1996). Le nombre d'individus récoltés aux filets japonais à Rabi est en outre largement inférieur au nombre de captures normalement enregistrées en Amérique Latine (C.A. Porter, obs. pers.). Le recours à d'autres méthodes de collecte (p. ex. pièges à filins et filets tendus dans la cime des arbres) permettrait peut-être de capturer des espèces encore non répertoriées à Rabi.

### 3.4 Conservation

Les chauves-souris présentent une valeur de conservation exceptionnelle en Afrique centrale en raison de la diversité des rôles écologiques observée chez les Mégachiroptères et les Microchiroptères. Le maintien et la pérennité des forêts tropicales de la région sont intimement liés à la présence des chauves-souris frugivores. Les Mégachiroptères, comme l'*Epomops franqueti*, jouent un rôle essentiel dans la pollinisation des plantes tropicales et la dispersion de leurs graines. Le succès de reproduction à long terme d'espèces végétales comme le papayer, le goyavier, l'anacardier et le margousier est étroitement lié à la présence de l'*E. franqueti*. Il a en effet été démontré que la dispersion de plus de 90% des graines est assurée par les chauves-souris frugivores dans les zones tropicales et les savanes africaines (Thomas 1991). Ce comportement a un impact déterminant sur la régénération de la forêt dans les ouvertures créées par la chute naturelle d'arbres et dans les clairières forestières.

## Références

- Ascorra, C.F. et D.E. Wilson. 1992. Bat frugivory and seed dispersal in the Amazon, Loreto, Peru. *Publicaciones del Museo de Historia Natural UNMSM (A)* 43: 1-6.
- Edwards, S.V., P. Arctander et A.C. Wilson. 1991. Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 243: 99-107.
- Fahr, J. et N.M. Ebigo. 2003. A conservation assessment of the bats of the Simandou Range, Guinea, with the first record of *Myotis welwitschii* (Gray, 1866) from West Africa. *Acta Chiropterologica* 5: 125-141.
- Gray, P.A., M.B. Fenton et V. Van Cakenberghe. 1999. *Nycteris thebaica*. *Mammalian Species* 612: 1-8.
- Juste, B.J., Y. Alvarez, E. Tabares, A. Garrido-Pertierra, C. Ibanez et J.M. Bautista. 1999. Phylogeography of African fruitbats (Megachiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13(3): 596-604.
- Kocher, T.D., W.K. Thomas, A. Meyer, S.V. Edwards, S. Pääbo, F.X. Villablanca et A.C. Wilson. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 86: 6196-6200.
- Lee, M.E., A. Alonso, P. Campbell, F. Dallmeier et O.S.G. Pauwels. 2006. The Gamba Complex of Protected Areas: an illustration of Gabon's biodiversity. In: Alonso, A., M.E. Lee, P. Campbell, O.S.G. Pauwels et F. Dallmeier, édés., *Gamba, Gabon: Biodiversité d'une forêt équatoriale africaine*. Bulletin of the Biological Society of Washington, No. 12.
- Longmire, J.L., M. Maltbie et R.J. Baker. 1997. Use of "lysis buffer" in DNA isolation and its implication for museum collections. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 163: 1-3.
- Patterson, B.D., V. Pacheco et S. Solari. 1996. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Zoology (London)* 240: 637-658.
- Solari, S., E. Vivar, P.M. Velazco, J.J. Rodriguez, D.E. Wilson, R.J. Baker et J.L. Mena. 2001. The small mammal community of the lower Urubamba region, Peru. Pp. 209-218 in: Alonso, A., F. Dallmeier et P. Campbell, édés., *Urubamba: the Biodiversity of a Peruvian Rainforest*, SI/MAB Series 7. Smithsonian Institution / MAB Biodiversity Program, Washington, D.C.
- Thomas, D.W. 1991. On fruits, seeds, and bats. *BATS* 9: 8-13.
- Voss, R. et L. Emmons. 1996. Mammalian biodiversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230: 1-115.