

61



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

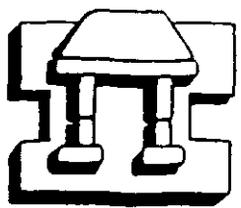
IMPORTANCIA DE FRUTOS E INSECTOS EN LA ALIMENTACION DEL MURCIELAGO FRUGIVORO Carollia brevicauda (PHYLLOSTOMIDAE) EN "LOS TUXTLAS", VER. MEDIANTE EL ANALISIS DE ISOTOPOS ESTABLES DE CARBONO Y NITROGENO

T E S I S

PARA OBTENER EL TITULO DE BIOLOGA PRESENTA: ELIZABETH GUTIERREZ CASTILLO

297380

DIRECTOR DE TESIS: DR. LU.S GERARDO HERRERA MONTALVO



IZTACALA

MEXICO, D. F.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres

Con todo mi cariño, respeto y admiración...

Porque,
Su fortaleza construyó mi seguridad,
Su cariño y ternura alentaron mi esperanza,
Sus palabras establecieron mi equilibrio,
Su honestidad y confianza mi integridad como ser humano,
Su ímpetu y tenacidad la fuerza para levantarme después de una caída,
Su sabiduría y apoyo representaron las armas para luchar por el sueño anhelado ...

Gracias.

A mis hermanos

Alma, Norma, Luis, Gerardo, Raúl, Martín, Ricardo, Sara, Carmen y Guadalupe

Por su cariño, motivación y apoyo incondicional ...

A mis sobrinos

Myrna, Martín, Abril, Pamela, Regina, Mary, Anita, Beto y Raúl

Por compartir conmigo sus sonrisas, sueños y ternura ...

A todas aquellas personas que creyeron en mí.

AGRADEZCO :

Al Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, investigador del Instituto de Biología de la UNAM, por recibirme en su equipo de trabajo, brindarme su asesoría, apoyo y confianza durante el desarrollo de este proyecto.

A CONACYT por el apoyo recibido por parte del Programa de Becas para Tesis de Licenciatura.

A todo el personal de la Estación Biológica "Los Tuxtlas", por las facilidades que me brindaron para la realización de este trabajo.

Al Biol. Alvaro Campos de la Estación Biológica "Los Tuxtlas", por su amistad y ayuda prestada en la identificación de frutos y semillas.

Al Biol. Tomas Martínez Cruz del Instituto de Biología (UNAM), por su gran cariño y apoyo en la identificación de insectos colectados.

Al Dr. Keith Hobson del Laboratorio de Vida Silvestre del Servicio Canadiense, por las facilidades otorgadas para llevar a cabo el análisis isotópico.

A la M. en C. Patricia Ramírez Bastida, a la Biol. Leticia Espinosa Avila y al M. en C. Sergio Chazaro Olvera por su amistad, valioso tiempo, sugerencias y correcciones.

Al Biol. Hugo Perales Vela por aceptar ser parte del jurado, por su motivación en mi formación como profesionista y acertados consejos, pero muy especialmente por su valiosa amistad.

Especialmente a Lupita, Sandra, Yolanda, Javier, Nico, Benigno y Fer por su cariño sincero, confianza y amistad incondicional.

A mis amigos Paty y Wallas por su compañerismo, sinceridad y confianza.

Al Dr. Martín Palomar (UNAM), al M. en C. Gerardo Ortiz (UNAM) y al M. en C. Antonio Z. Márquez García (UAM), por brindarme su amistad, apoyo profesional y moral.

Con cariño a mis compañeros de la Carrera de Biología.



INDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCION y ANTECEDENTES.....	2
OBJETIVOS.....	10
CARACTERISTICAS GENERALES DE <i>Carollia brevicauda</i>	11
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	13
METODOLOGIA.....	20
RESULTADOS.....	26
DISCUSION.....	32
CONCLUSIONES.....	37
LITERATURA CITADA.....	38
APENDICE I. Listado de especies vegetales colectadas.....	48
APENDICE II. Listado de insectos colectados.....	51



RESUMEN

En este trabajo se estudió la importancia de frutos e insectos como fuente de proteína en el murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* (Phyllostomidae) en función del sexo del animal, su actividad reproductiva, y la temporada del año en la selva alta perennifolia de "Los Tuxtlas", Ver. Se capturaron 82 ejemplares de los cuales se les colectaron muestras de sangre de la vena antebraquial, y heces fecales. Las muestras de sangre se utilizaron para conocer la contribución relativa de proteína de fuentes animales y vegetales (C_3 y CAM) consumidos por la especie, por medio del análisis de los isótopos estables de carbono y nitrógeno. Las heces fecales fueron examinadas visualmente para identificar taxonómicamente los alimentos consumidos por el murciélago. Simultáneamente, se colectaron muestras de plantas con frutos carnosos e insectos nocturnos, los cuales fueron identificados taxonómicamente y analizados isotópicamente para utilizarlos como referencia. El examen del contenido de heces fecales reveló que *C. brevicauda* es una especie frugívora especialista de frutos de la familia Piperaceae, debido a que en la mayoría de las excretas se encontraron principalmente semillas de *Piper hispidum*, *P. auritum* y *P. amalago*, sin encontrar restos de insectos. El patrón reproductivo de *C. brevicauda* es poliéstrico bimodal, mostrando mayor actividad en la época de secas (Marzo a Mayo) y una actividad menor a la mitad de la época húmeda (Junio a Febrero). El análisis isotópico separó cuatro tipos de alimento: frutos C_3 , frutos CAM, insectos C_3 e insectos CAM. *C. brevicauda* se alimentó de plantas C_3 durante el año, sin variaciones significativas entre sexos ni entre periodos de muestreo. De acuerdo a estos resultados, *C. brevicauda* logra cubrir sus requerimientos de proteína durante todo el año con una dieta exclusiva de frutos, incluso en los periodos de reproducción.



INTRODUCCION

El Orden Chiroptera pertenece a los mamíferos voladores de hábitos nocturnos o crepusculares (Humphrey, 1975; Bonaccorso, 1979) y comprende aproximadamente 830 especies distribuidas en todo el mundo (Ceballos y Miranda, 1986), de las cuales 131 habitan en la República Mexicana y son agrupadas en ocho familias (Ramírez - Pulido *et al.*, 1986). La familia Phyllostomidae es la más abundante y diversa en nuestro país y está integrada por cinco subfamilias: Carollinae, Glossophaginae, Stumirinae, Stenoderminae y Desmodontinae (Hall, 1981; Alvarez *et al.*, 1994).

Esta familia habita en su mayor parte en las zonas neotropicales, donde existe gran variedad de alimento cuya variación temporal y espacial influye no solo en sus dietas sino también en sus patrones reproductivos, abundancia, fluctuaciones poblacionales, patrones diarios o temporales de movimientos, interacciones sociales intra e interespecíficas y patrones de compañerismo (Fleming, 1992). Los murciélagos de esta familia han adquirido diversas adaptaciones morfológicas y conductuales asociadas a su tipo de alimentación el cual puede incluir el consumo de frutos, néctar, polen, insectos, pequeños vertebrados o sangre de aves y mamíferos (Forman *et al.*, 1979; Vaughan, 1972).

El conocimiento sobre el tipo de alimentación de un animal es fundamental para entender su ecología y comportamiento. Por ejemplo, los

murciélagos frugívoros filostómidos y las plantas frutales son mutualistas no obligados y tienen un impacto directo en cada una de las otras poblaciones del ecosistema del bosque tropical, debido al papel que desempeñan en el equilibrio del complejo ecológico de que forman parte (Villa – Ramírez, 1966; Bonaccorso y Humphrey, 1984). Tal es el caso de las semillas de algunas especies de plantas que no germinan si no han escarificado al pasar por el tracto digestivo de los murciélagos, los cuales además promueven la dispersión y flujo genético de las plantas, reducen los patrones de competencia y hacen menos obvias las semillas para sus depredadores.

En estudios anteriores Bonaccorso y Humphrey (1984), demostraron que los murciélagos frugívoros son dispersores de semillas de cuando menos 44 especies de plantas y los niveles de abundancia de los frutos como fuentes de alimento coinciden con la reproducción de murciélagos.

En el caso específico de los murciélagos frugívoros, éstos son definidos como dependientes de frutos en más del 90% del total de la dieta anual (Bonaccorso y Humphrey, 1984), aunque se tiene referencia que en época de escasez o baja abundancia de frutos suelen incluir insectos, partes de flores, polen y néctar en su alimentación para compensar sus requerimientos dietéticos (Fleming *et al.*, 1972; Ayala y D' Alessandro, 1973; Gardner, 1977; Coates – Estrada y Estrada, 1986; Ceballos y Miranda, 1986; Whitaker, 1988 y Thomas, 1988).

Por otro lado, las plantas frutales suministran a los murciélagos nutrientes y energía, y su distribución espacio - temporal puede influir en su periodo reproductivo, estrategia de tamaño del refugio, estrategia de forrajeo y quizá en la depredación por otros animales (Bonaccorso y Humphrey, 1984). Sin embargo, aunque los frutos proporcionan una abundante fuente de energía, la mayoría contienen bajos niveles de proteínas (Thomas, 1984). En consecuencia se piensa que los murciélagos frugívoros incorporan a su dieta la ingestión de cantidades importantes de insectos, los cuales presentan niveles elevados de proteína (Thomas, 1984; Herbst, 1986). En contraste, se ha demostrado experimentalmente que los murciélagos filostómidos frugívoros son capaces de cubrir sus requerimientos de proteína con una alimentación exclusiva de frutos (Herbst 1986; Delorme y Thomas 1996; 1999).

La mayoría de los estudios de hábitos alimenticios de los murciélagos han sido realizados a través de métodos convencionales como la identificación de materiales vegetales (polen, semillas y frutos) depositados sobre la piel de los animales o debajo del lugar donde se alimentan y la revisión del contenido estomacal o de heces fecales (Thomas, 1988; Whitaker, 1988). Estos métodos se basan en la identificación del alimento ingerido o acarreado por el animal en las horas previas a su captura y no refleja qué tanto de éste ha sido asimilado (Thomas 1984; 1988; Fleming *et al.*, 1993).

En los últimos años se ha desarrollado una nueva técnica, para el estudio de las dietas de murciélagos, basada en el análisis de las variaciones

naturales de los isótopos estables de carbono (^{13}C y ^{12}C) y nitrógeno (^{15}N y ^{14}N). Estas variaciones se representan por un parámetro denominado δX donde X corresponde al isótopo estable más pesado y expresa la desviación en partes por mil (‰) de la muestras con respecto a un estándar establecido (nitrógeno atmosférico para el N y la piedra caliza marina Pee Dee Belememnite (PDB) para el C). Las plantas incorporan estos isótopos a través de diferentes vías fotosintéticas en el caso del carbono, mientras que los isótopos del nitrógeno pueden ser incorporados del suelo y/o a través de la fijación bacteriana. Asimismo, los animales incorporan estos isótopos directamente de las plantas en caso de ser herbívoros o indirectamente si son carnívoros (Ehleringer *et al.*, 1986; Ehleringer y Rundel, 1988; Fleming, 1995) por lo que su análisis permite inferir patrones de alimentación basados en la asimilación de estos elementos en los tejidos del animal y no solo en su ingestión como los métodos convencionales.

Aunque en la mayoría de los casos, este análisis no proporciona información detallada sobre la identidad del alimento consumido por el animal, permite en cambio identificar patrones generales de alimentación a mediano y largo plazo. Es decir, ésta técnica aplicada a diferentes tejidos del organismo nos permite obtener información de la dieta de un animal desde días (hígado), semanas (sangre), meses (músculo) o años atrás (hueso), dado que la vida media del elemento varía de acuerdo al metabolismo del tejido en cuestión (DeNiro y Epstein, 1978; Tieszen *et al.*, 1983). Por ejemplo, la vida media del carbono en el colágeno de los huesos es muy prolongada por la baja actividad

metabólica de este tejido y su análisis refleja la composición de la dieta promedio del animal durante toda su vida; en cambio, la tasa de renovación del carbono es relativamente más alta en pelo y en músculo, por lo que su análisis aporta información de la dieta del animal durante uno o más meses que preceden (Tieszen *et al.*, 1993; Fleming *et al.*, 1993).

El análisis de isótopos estables puede ser empleado para determinar el nivel trófico del animal gracias a un proceso denominado enriquecimiento trófico. En el caso del nitrógeno, la proporción de $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ aumenta por que los organismos excretan nitrógeno preferentemente en forma de ^{14}N dándose un enriquecimiento de ^{15}N de alrededor de 3.5‰ por nivel trófico. Este fenómeno permite cuantificar el nivel trófico de un animal y, en el caso de los murciélagos frugívoros, la importancia relativa de alimentos de origen animal y vegetal en su dieta (Ehleringer *et al.*, 1986; Ehleringer y Rundel, 1988; Fleming, 1995).

Este método permite determinar también si un animal se alimenta de fuentes con distinto origen fotosintético. De acuerdo a la vía fotosintética que utiliza la planta, existen diferencias en las proporciones de $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$. Por ejemplo, las plantas que utilizan el ciclo de Calvin (plantas C_3) tienen $\delta^{13}\text{C}$ de aproximadamente -27‰, mientras que las plantas con vía fotosintética de Hatch-Slack (plantas C_4) o del Metabolismo Acido Crasuláceo (plantas CAM) tienen un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -12‰. Este fenómeno permite

determinar las proporciones de recursos C₃ o CAM-C₄ consumidos (Smith y Epstein 1971; Fleming, 1995).

Durante la respiración la proporción de ¹³C/ ¹²C aumenta aproximadamente 1‰ de un nivel trófico al siguiente debido a que el ¹²C tiene mayor afinidad con el complejo enzimático piruvato – deshidrogenasa que forma Acetyl CoA dentro del Ciclo de Krebs, así que se pierde por medio de esta vía en mayor medida que el ¹³C. Aunque la magnitud del enriquecimiento trófico del C es menor que en el N, debe tomarse en cuenta al momento de interpretar los resultados.

Los estudios sobre hábitos alimenticios utilizando el análisis de isótopos estables son relativamente recientes. Des Marais *et al.* (1980) realizaron el primer estudio de hábitos alimenticios de *Tadarida brasiliensis* y *Myotis velifer* con la utilización de técnicas de isótopos estables. En este estudio, el análisis de isótopos estables de C reveló que dos especies de murciélagos insectívoros consumían preferentemente insectos asociados con plantas cultivadas C₃ que insectos asociados con pastos nativos C₄.

Por otro lado, Fleming *et al.* (1993) estudiaron los murciélagos nectarívoros *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae* en regiones áridas del Suroeste de Estados Unidos y México, para establecer qué tipo de plantas (C₃ o CAM) son las más importantes en sus dietas, utilizando músculo

como fuente de tejido. Sus resultados indicaron que el grado de especialización en plantas CAM es estacional.

Asimismo, Herrera *et al.* (1993) utilizaron la técnica de isótopos estables de carbono en el murciélago pálido *Antrozous pallidus* (Vespertilionidae), y descubrieron que éste obtiene cantidades importantes de carbono de fuentes de alimento CAM en áreas donde existen flores quiropterófilas de cactáceas y agaves. También demostraron que existe una variación geográfica significativa en la composición de carbono del murciélago durante los periodos de floración de estas plantas y sugirieron que el murciélago pálido probablemente visita las flores para alimentarse de insectos, permitiendo la polinización de plantas CAM, con lo que se podría representar un estadio temprano en la evolución de la nectarivoría y la frugivoría en dicha familia.

De la misma forma Ceballos *et al.* (1997), utilizaron el análisis isotópico para determinar el patrón general de la dieta del murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae* en una selva seca de México y encontraron que se alimentan principalmente de plantas C₃ todo el año con valores de nitrógeno más alto en la estación húmeda que en la estación seca.

Asimismo, Herrera *et al.* (1998) determinaron la composición isotópica de nitrógeno y carbono de 21 especies de murciélagos (17 filostómidos, dos mormópidos, un molósido y un embalonúrido) de una comunidad del Sureste de México logrando separar distintos niveles tróficos.

El uso de métodos de isótopos estables es una herramienta útil para cuantificar en qué medida las distintas especies de murciélagos dependen de productos vegetales y/o animales para satisfacer sus necesidades nutricionales y así lograr entender la dinámica trófica de los murciélagos fitófagos de las comunidades neotropicales (Herrera *et al.*, 1998).

Por tal motivo, en el presente trabajo se realizó el estudio de los hábitos alimenticios de la especie frugívora *Carollia brevicauda* (Phyllostomidae) en la Estación de "Los Tuxtlas" Veracruz., mediante el seguimiento de la composición isotópica de carbono y nitrógeno en sangre durante un año. El trabajo se complementó con un examen visual del contenido de muestras fecales. En particular se determinó la contribución relativa de fuentes de alimento C₃ y CAM; y de frutos e insectos. Esta información fue interpretada con datos colectados en este estudio del patrón reproductivo de esta especie y con datos bibliográficos de la fenología de la vegetación de la zona.



OBJETIVOS

GENERAL

- Valorar durante un ciclo anual la importancia de frutos e insectos en la alimentación del murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* (Chiróptera: Phyllostomidae) para satisfacer sus requerimientos proteínicos en función del sexo, temporada del año y actividad reproductiva.

PARTICULARES

- Determinar la contribución relativa de alimentos C₃ y CAM consumidos por *C. brevicauda* mediante el análisis de isótopos estables en carbono.
- Determinar la contribución relativa de proteína de fuentes animales y vegetales del murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* mediante el uso de marcadores isotópicos de nitrógeno.
- Identificar taxonómicamente las fuentes vegetales y animales utilizadas como alimento por *C. brevicauda* mediante el análisis del contenido de heces fecales.
- Determinar el patrón reproductivo de *C. brevicauda*.



CARACTERISTICAS GENERALES DE LA ESPECIE



Carollia brevicauda (Gray, 1838; citado por Nowak, 1994) es una especie perteneciente a la familia Phyllostomidae de talla media con una longitud total 48 – 65 mm, de cola pequeña (3 – 14 mm), su antebrazo mide de 34 a 45 mm y su peso es usualmente de 10 – 20 gr.

Están provistos de una hoja nasal y una serie de verrugas en el labio inferior. Su coloración es generalmente café oscuro a rojizo y poseen molares reducidos.

La especie se localiza en el bosque húmedo tropical siempre verde, en sitios como cuevas, minas, rocas, alcantarillas, huecos de árboles, troncos y construcciones. La distribución de ésta especie comprende de San Luis Potosí (Oeste de México) a Noroeste de Brasil y Bolivia (Nowak, 1994).

Se alimenta principalmente de frutas como guavas, plátanos, higos silvestres, plantas y probablemente de polen e insectos (Ayala y D'Alessandro, 1973; Gardner, 1977; Fleming, 1988). Estudios en Costa Rica reportan que se alimentan de frutos de *Piper*, *Cecropia*, *Solanum*, *Muntingia*, y *Ficus* y visita las flores de *Ceiba pentandra* y *Manilkara zapota* (Fleming, 1981; 1988)

Estos animales se pueden encontrar como individuos solitarios, formando pequeños grupos ó en colonias de 100 a 1000 individuos. Machos y hembras usualmente viven juntos al año.

Generalmente presenta un patrón poliéstrico bimodal, su actividad de reproducción es tardía en la estación húmeda de Octubre a Enero. Su periodo de gestación es de 2.5 a 3 meses (Nowak, 1994). Hembras preñadas de *C. brevicauda* han sido reportadas de diciembre a agosto en México y Centroamérica (Wilson, 1979).

En "Los Tuxtlas" se han reportado hembras con embriones en marzo y hembras en lactancia en junio y julio (Coates - Estrada y Estrada, 1986).



DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

Las selvas tropicales del Sureste de México representan en el Continente Americano el límite más septentrional del ecosistema más rico y diverso en especies vegetales y animales del planeta. Las selvas de esta zona conforman el hábitat de un gran número de mamíferos que participan de modo muy importante en el mantenimiento de su estabilidad y dinámica, (Coates - Estrada y Estrada, 1986).

La Estación de Biología "Los Tuxtlas", de la UNAM es una reserva dedicada a la conservación y al estudio de las selvas del Trópico húmedo de México. Se localiza en la vertiente del Golfo de México, al SE del Estado de Veracruz, enclavada en las estribaciones del Volcán San Martín (Fig. 1). Está ubicada, aproximadamente entre 94° 42' y 95° 77' de longitud Oeste y 18° 34' y 18° 36' de latitud Norte, con una altitud de 150 – 530 msnm (INEGI, 1982). La superficie total de la reserva es de 700 ha de las cuales alrededor de 100 ha se encuentran fuertemente alteradas debido a actividades humanas, básicamente agricultura y ganadería (González *et al.*, 1997).

Ecosistemas

La zona de "Los Tuxtlas" es un mosaico de vegetación que se caracteriza por la presencia de zonas de selva mezcladas con cultivos, pastizales y acahuales o áreas en proceso de regeneración (Coates - Estrada y Estrada, 1986; Ibarra y Sinaca, 1987).

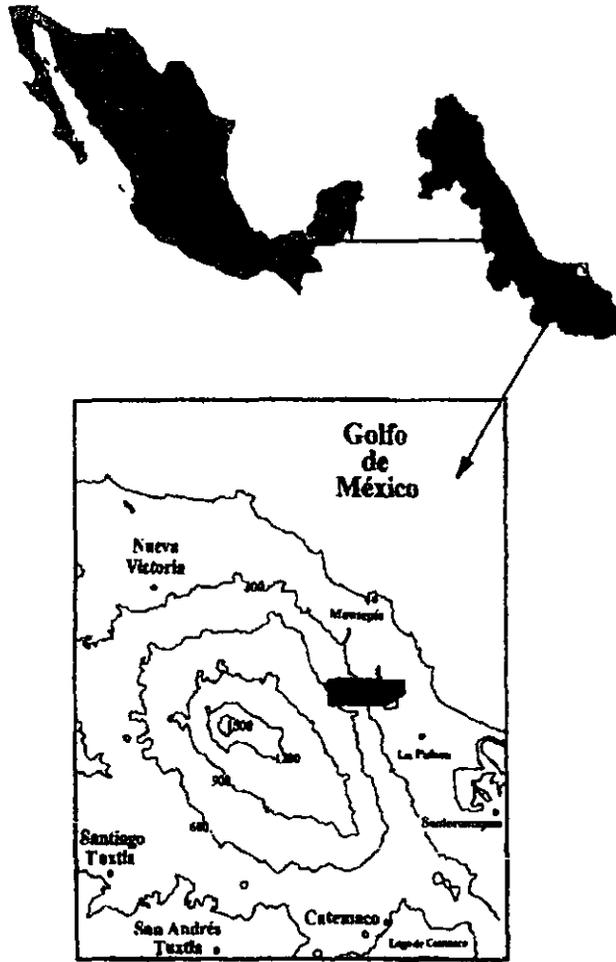


Fig. 1. Estación Biológica "Los Tuxtlas", Veracruz.

Clima

El tipo de clima que presenta es cálido A f (m) w" (l) g, con una precipitación promedio anual de 4725.2 y 4638.5 mm siendo de carácter estacional, ya que entre Marzo y Mayo ocurre la "época de secas" en tanto que la "época de lluvias" va de Junio a Febrero. La precipitación del mes más seco es mayor de 60 mm, con un registro máximo durante los meses de verano y un porcentaje de lluvia invernal menor del 18% (Coates - Estrada y Estrada, 1986).

Las temperaturas máxima, media y mínima anual alcanzan valores de 32.18°C, 24.3°C y 16.4°C respectivamente, con la temperatura media anual oscilando entre 5 – 7°C. El mes más caliente del año se presenta antes del solsticio de verano. De Septiembre a Febrero, la zona se ve afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte, cuyos vientos resultantes son denominados localmente como "nortes" (Coates - Estrada y Estrada, 1986; González *et al.*, 1997).

Geología

En esta región el macizo montañoso apareció durante el Terciario Superior, el cual está compuesto principalmente por rocas basálticas y andesíticas, con mezclas de cenizas volcánicas y ocasionales afloramientos de roca sedimentaria como calizas, areniscas y arcillas.

Suelo

La unidad edáfica dominante en un 80% del área es Feozem húmico Regozol eútrico, Feozem lúvico. Esta unidad se caracteriza por poseer pendientes pronunciadas (15 – 25 %), con suelos que presentan en general una gran acumulación de materia orgánica y que debido a su pendiente y edad geológica reciente, no han desarrollado todos sus horizontes.

Vegetación

El tipo de vegetación que se desarrolla en la Estación es la Selva Alta Perennifolia o Bosque Tropical Perennifolio con elementos arbóreos que llegan a alcanzar más de 40 m de altura, como *Ficus spp.*, *Faramea occidentalis* (Rubiaceae) y *Psychotria spp.* La mayoría de los árboles presentes exhiben grandes contrafuertes. En el estrato medio (10.5 a 20 m), las especies predominantes son *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae), *Quararibea funebris* (Bombacaceae), *Guarea glabra* (Meliaceae) y *Stermmadenia spp.* (Ibarra – Manríquez y Sinaca, 1987; Ibarra – Manríquez et al., 1997)

En el estrato inferior de la selva (hasta 10 m de altura), es notable la abundancia de palmas, entre las que predominan la palma espinosa (*Astocaryum mexicanum*) y otras como la palma (*Chamaedora tepejilote*) y *Bactris trocophylla* (Ibarra – Manríquez y Sinaca, 1987; Ibarra – Manríquez et al., 1997). En las zonas perturbadas son abundantes las especies pioneras como *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus donell-smithii*.

Las familias con mayor número de especies y mejor representadas son: Araceae, Bignoniaceae, Bromeliaceae, Compositae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Gramíneae, Lauraceae, Leguminosae, Moraceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polypodiaceae, Rubiaceae y Solanaceae (Ibarra – Manríquez y Sinaca, 1987; Ibarra – Manríquez *et al.*, 1997).

La floración se presenta durante la época de secas (Marzo – Mayo); la fructificación y caída de semillas tiene dos picos, uno al inicio y durante la temporada de lluvias (Junio – Febrero) y otro durante la época de nortes (Septiembre – Febrero) (Ibarra – Manríquez y Sinaca, 1987; Ibarra – Manríquez *et al.*, 1997).

Fauna

La fauna existente en la Estación es particularmente rica y diversa. Los insectos constituyen el grupo de especies más variadas por ejemplo, se han identificado aproximadamente 133 especies de Odonatos pertenecientes a 55 géneros, 359 especies de Lepidópteros y 530 especies de Papilionoideos (Coates – Estrada y Estrada, 1986; González *et al.*, 1997).

En la región de los Tuxtlas se han registrado 128 especies de mamíferos terrestres (28.3% de la mastofauna nacional) tanto de afinidad neártica como neotropical, así como un elevado endemismo. La mastofauna abarca los órdenes Didelphimorphia, Insectivora, Chiróptera, Primates, Xenarthra, Lagomorpha, Rodentia, Carnívora, Perissodactyla y Artiodactyla.

Los órdenes Chiroptera, con 74 especies, Rodentia con 19 especies y Carnívora con 17 especies, representan el 77% del total de las especies de la región. (Coates – Estrada y Estrada, 1986).

Sitios de muestreo

La colecta se realizó en 4 zonas aledañas a la Estación Biológica "Los Tuxtles". Estos lugares fueron escogidos por su cercanía a los cuerpos de agua y los corredores de vegetación presentes en la selva en forma natural (Fig. 2).

- 1) **La Estación.** Se ubica a 18° 35' 06" N y 95° 04' 30" W. Localizada en las cercanías de un pequeño riachuelo, a unos 150 m de las instalaciones de la Estación, presenta remanentes de selva con árboles de *Ficus spp.*, *Manilkara zapota* y algunos arbustos como *Piper spp.*
- 2) **Laguna Escondida.** Esta se localiza a 18° 35' 17" y 95° 05' 17" W. Se encuentra ubicada dentro del límite norte de la Estación. Este cuerpo de agua es permanente alimentado durante todo el año por un riachuelo que desemboca en su parte meridional y drena por el norte a través de un cauce que termina en el mar cerca de Montepío. La vegetación es característica de zonas perturbadas lo cual es producto de procesos de sucesión secundaria y actividades agropecuarias.

- 3) **La Huerta.** Se localiza en $18^{\circ} 36' 43''$ N y $95^{\circ} 05' 52''$ W. Esté es un terreno del Ejido "Ruiz Cortines" ubicado aproximadamente a 3 km del poblado de Montepío, donde se cultivan cítricos y otros frutales coexistiendo con remanentes de selva y un corredor ripario.
- 4) **La Senda Darwin.** Localizada a $18^{\circ} 34' 59''$ N y $95^{\circ} 04' 25''$ W. Se encuentra dentro de la estación, y en él se encuentran ejemplares de plantas representativas de la vegetación selvática e incluye parte del cause natural de un arroyo.

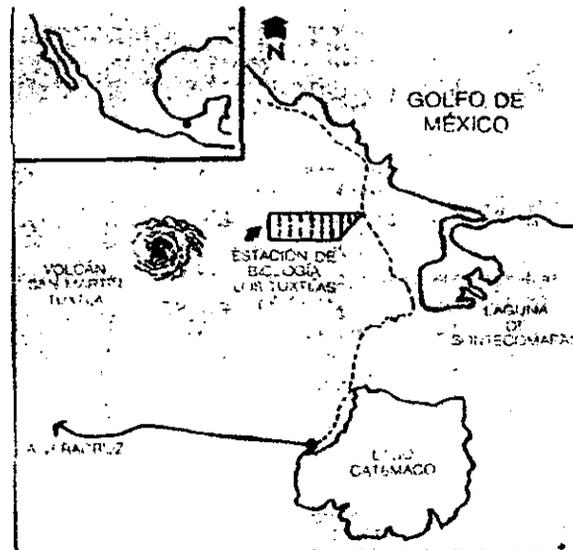


Fig. 2 Estación biológica "Los Tuxtlas", Ver. y sitios de muestreo



METODOLOGIA

La metodología se realizó en dos etapas: la primera de ellas consistió en el trabajo de campo y la segunda en el trabajo de laboratorio.

Trabajo de Campo

Se realizaron 6 salidas bimensuales de 5 días cada una a la Estación Biológica de "Los Tuxtlas", Ver., durante un año a partir de Enero de 1999. En cada salida se colocaron un promedio de 5 a 7 redes de niebla de 12 x 2m, en un sitio de muestreo por noche. En cada periodo se capturaron un máximo de 6 a 17 murciélagos de *Carollia brevicauda*.

Cada organismo capturado se identificó con ayuda de claves para murciélagos (Medellín *et al.*, 1997), después se retuvieron individualmente en botes de plástico durante media hora, con el fin de obtener su muestra fecal, la cual se guardó en un vial etiquetado (especie y fecha) para su traslado.

Posteriormente, se tomaron aproximadamente 80 microlitros de sangre del organismo, mediante una punción con una aguja desechable sobre la vena del antebrazo del animal, la cual se recogió con un capilar, se vació y conservó en un vial con etanol al 70% etiquetado (Berg, y Kolenbrander, 1970). Todas las muestras de sangre colectadas se mantuvieron en refrigeración para su traslado y hasta su análisis isotópico.

Por último se determinó el estado reproductivo del organismo, clasificando a las hembras en: a) gestantes mediante la palpación directa en el abdomen; b) lactancia con la observación de las mamas (presencia de alopecia alrededor del pezón y leche al ejercer una ligera presión) y c) inactivas (cuando no presento alguno de los dos criterios anteriores). En los machos se determinó la posición de los testículos: escrotados para los activos y no escrotados para los inactivos. Posteriormente los murciélagos fueron liberados en la zona de captura.

Paralelamente, se colectaron insectos nocturnos únicamente dos hrs dos noches, por período de muestreo en condiciones similares (sin viento y precipitación pluvial), con ayuda de una lámpara de luz negra y alcohol al 70% y se colectaron frutos manualmente durante los 5 días de cada muestreo, en 10 transectos de 4 m de ancho X 1 Km de largo dentro de la estación, para analizarlas isotópicamente y tomarlos como referencia para los cálculos de importancia relativa.

Trabajo de Laboratorio

El material colectado se trasladó al laboratorio del Instituto de Biología de la UNAM, donde se realizó la identificación taxonómica del material vegetal e insectos colectados con ayuda del Biol. Alvaro Campos y el Biol. Tomás Martínez Cruz respectivamente. Las muestras de sangre y el material vegetal se deshidrataron sometiéndolos a 45° C en una estufa durante 24 hr. Posteriormente, las muestras de sangre, frutos e insectos se enviaron a el Servicio Canadiense de Vida Silvestre para su determinación isotópica.

Muestras de Heces Fecales

El contenido de cada muestra fecal se vertió a una caja de Petri, agregándosele una o dos gotas de agua para dispersarlo. Enseguida, con ayuda de un microscopio óptico, de una lámpara entomológica y siguiendo los criterios propuestos por Whitaker (1988), se estimó visualmente el porcentaje de frecuencia de los tipos de alimento (insectos, polen, pulpa con o sin semillas) de cada muestra fecal, finalmente se calculó el promedio bimensual (media \pm D. S.), para determinar la proporción de los tipos alimenticios. Este material fue separado de la siguiente manera:

- a) **Polen.** Las muestras se conservaron en viales etiquetados (especie fecha y No. de catálogo). Estas muestras no fueron identificadas.
- b) **Pulpa.** Se registró su porcentaje, color, olor, se regresaron a su vial Después fueron identificadas con ayuda del Biol. Alvaro Campos de la Estación Biológica "Los Tuxtlas".
- c) **Semillas.** Se separó del contenido, según su similitud se contaron y guardaron en un vial etiquetado (especie, fecha y No. de catálogo). Finalmente, fueron identificadas con ayuda del Biol. Alvaro Campos de la Estación Biológica "Los Tuxtlas".
- d) **Insectos.** Las muestras no presentaron restos.

Técnica de Isótopos Estables

Las muestras de sangre se enviaron a el Servicio Canadiense de Vida Silvestre, donde fueron secadas y pulverizadas por medio de un mortero. De cada muestra se peso 1 mg aproximadamente en estaño, después se sometieron a combustión en un analizador elemental Robo – Prep a 1800 °C. Posteriormente, los gases resultantes fueron separados y analizados en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa 20:20 (CFIRMS) para obtener simultáneamente las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno de la misma muestra. El CFIRMS involucró la medición secuencial automatizada de las muestras desconocidas junto con el material de referencia. Se utilizaron como referencia dos estándares de laboratorio de albúmina de huevo para cada 5 muestras, con el fin de checar las mediciones entre muestras.

Mediante este análisis se obtuvo un parámetro llamado δ expresado en ppm (‰), el cual indica la proporción de los dos isótopos de carbono o nitrógeno encontrada en las muestras. Este valor representa la desviación por mil de dicha proporción, con respecto a los estándares internacionales establecidos (piedra caliza PeeDee del Gran Cañón en E. U. y N_2 atmosférico), y se obtiene usando la siguiente ecuación:

$$\delta X = [(R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}}) / R_{\text{estándar}}] \times 1000$$

donde:

$$X = {}^{13}\text{C} \text{ ó } {}^{15}\text{N}$$

$$R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ ó } {}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$$

Basado en 100 diferentes réplicas de estándares de laboratorio, se estimó el error estándar como $\pm 0.3 \text{ ‰}$ y $\pm 0.1 \text{ ‰}$ para valores de nitrógeno y carbono estables, respectivamente. Las muestras de plantas e insectos fueron sometidas al mismo procedimiento.

Posteriormente los resultados de composición isotópica fueron enviados a el Instituto de Biología, donde se estimó la dieta de cada murciélago midiendo la diferencia absoluta entre el valor $\delta^{15}\text{N}$ del murciélago ($\delta^{15}\text{N}_{\text{murciélago}}$) y el valor corregido de cada alimento por enriquecimiento trófico ($\delta^{15}\text{N}_{\text{alimento}}$) de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$D = | \delta^{15}\text{N}_{\text{murciélago}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{alimento}} |$$

La contribución de cada tipo de alimento en la dieta del murciélago fue calculada usando el modelo general:

$$C_x (\%) = (D_x^{-1} / D_f^{-1} + D_i^{-1}) (100)$$

donde:

C_x = Contribución del alimento x en (%)

D_x = Distancia absoluta

f, i = fuentes potenciales de alimento

x = tipo de alimento (f o i)

Este modelo es una modificación del utilizado por Ben-David *et al.* (1997) y asume que los murciélagos consumen potencialmente todas las fuentes de alimento y que éstas son diferentes entre sí, por lo que sobrestima la contribución relativa de alimentos que se consumen rara vez y subestima la contribución de alimentos que se consumen con frecuencia.

Se calcularon primero las distancias entre los promedios bimensuales obtenidos de $\delta^{13}\text{C}$ de *C. brevicauda* y los valores promedio (anuales) de $\delta^{13}\text{C}$ de los tipos de alimento definidos en frutos e insectos C_3 y plantas e insectos CAM, corregidos de acuerdo al enriquecimiento trófico de $\delta^{13}\text{C}$ de 1‰. Posteriormente, se calcularon las distancias entre los promedios bimensuales de $\delta^{15}\text{N}$ de *C. brevicauda* y los valores promedio anuales de frutos e insectos C_3 como fuente potencial de alimento, con un factor de enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ 3.5‰.

Análisis Estadístico

Se realizó un Análisis de Varianza de dos vías (2-ANOVA), tomando como factores el tiempo y el sexo, para estimar las variaciones en la alimentación de *C. brevicauda* (StatSoft, 1991). En el caso del análisis de la importancia relativa de fuentes de alimento C_3 y CAM, se utilizó como variable dependiente a la contribución relativa de fuentes C_3 , mientras que en el caso del análisis de la importancia de plantas e insectos, la variable dependiente fue la contribución relativa de las plantas. Los datos fueron transformados a arcoseno antes del análisis para cumplir con las suposiciones del ANOVA. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica (Statsoft 1991).

RESULTADOS



Contenido de Heces Fecales

En el muestreo realizado en la Estación Biológica "Los Tuxtlas" Ver, se capturó un total de 82 ejemplares (38 machos y 44 hembras) de la especie *C. brevicauda*, de los cuales se obtuvieron un total de 69 muestras fecales, que al ser procesadas, revelaron un contenido casi exclusivo de restos de frutos con pequeñas cantidades de polen y sin presentar restos de insectos a lo largo del año (Tabla 1).

Proporción de alimento (%) (Media \pm D.S.)				
MES	n	FRUTO (pulpa y semillas)	POLEN	INSECTOS
Enero	15	91 \pm 14.66	9 \pm 14.66	-
Marzo	10	91 \pm 28.46	8.1 \pm 25.61	-
Mayo	12	100	0	-
Julio	6	100	0	-
Septiembre	17	96.3 \pm 8.35	3.7 \pm 8.35	-
Noviembre	9	100	0	-
Promedio anual	69	96.3 \pm 13.44	4 \pm 12.63	-

Tabla 1. Tipos de alimento encontrados en heces fecales de *C. brevicauda* en "Los Tuxtlas", Ver. n = Número de muestras de excretas

En las muestras analizadas se observó un alto porcentaje de semillas a lo largo del año que indican que *C. brevicauda* consumió preferentemente frutos de la Familia Piperaceae con un consumo moderado de frutos de *Cecropia obtusifolia* en el invierno y de *Trema micrantha* en el verano (Tabla 2). La presencia de restos de pulpa de *Manilkara zapota* la mayor parte del año (Tabla 2) indican que este fruto representa una parte importante de la alimentación de *C. brevicauda*.

Semillas y Pulpa de Frutos encontrados en las excretas (%)						
Especie	Ene	Mar	May	Jul	Sept	Nov
a) Identificación por semilla						
<i>Piper amalago</i>	2.03	2.16	0	10.17	1.06	48
<i>Piper auritum</i>	31.74	1.13	14.52	35.93	1.9	20
<i>Piper hispidum</i>	15.94	0	82.33	14.58	54.85	0.7
<i>Piper sp.</i>	13.77	91.45	3.15	11.19	42.01	31.3
<i>Cecropia obtusifolia</i>	35.65	5.15	0	0	0.18	0
<i>Souroubea ioczyi</i>	0	0	0	4.06	0	0
<i>Trema micrantha</i>	0	0	0	24.07	0	0
No identificadas	0.87	0.11	0	0	0	0
b) Identificación por pulpa						
<i>Manilkara zapota</i>	1.92	1.92	1.53	4.99	1.92	0

Tabla 2. Semillas de Frutos identificados en las excretas de *C. brevicauda*. a) Los valores representan el porcentaje de las especies de semillas en relación al número total de semillas encontradas en las muestras mensuales. b) Porcentaje mensual de restos de pulpa presente en las muestras de excretas con relación al porcentaje total de cada tipo de restos de alimento.

Actividad Reproductiva

C. brevicauda presentó dos periodos de actividad reproductiva en el año, el periodo de mayor actividad reproductiva se observó de Marzo a Mayo, donde se obtuvo el mayor número de machos con testículos escrotados (Fig. 3) y en Mayo se capturaron 12 hembras con embriones y 2 hembras en lactancia (Fig. 4).

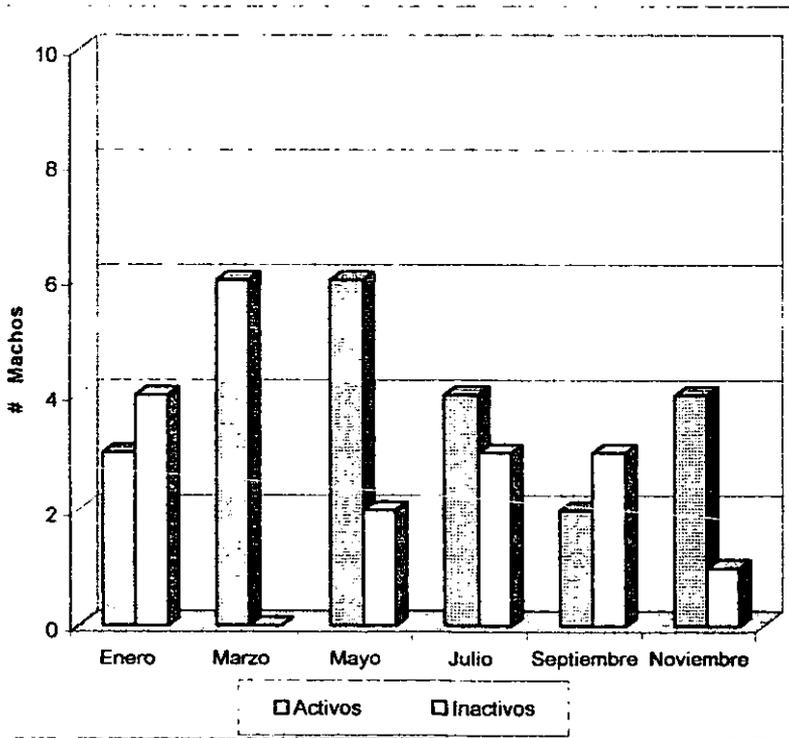


Fig. 3 Actividad reproductiva de machos de *C. brevicauda* capturados durante 1999.

En el segundo periodo (Julio – Septiembre) se observó una actividad reproductiva menor, debido a que solo en Septiembre se capturaron una hembra preñada y una en lactancia (Fig. 4).

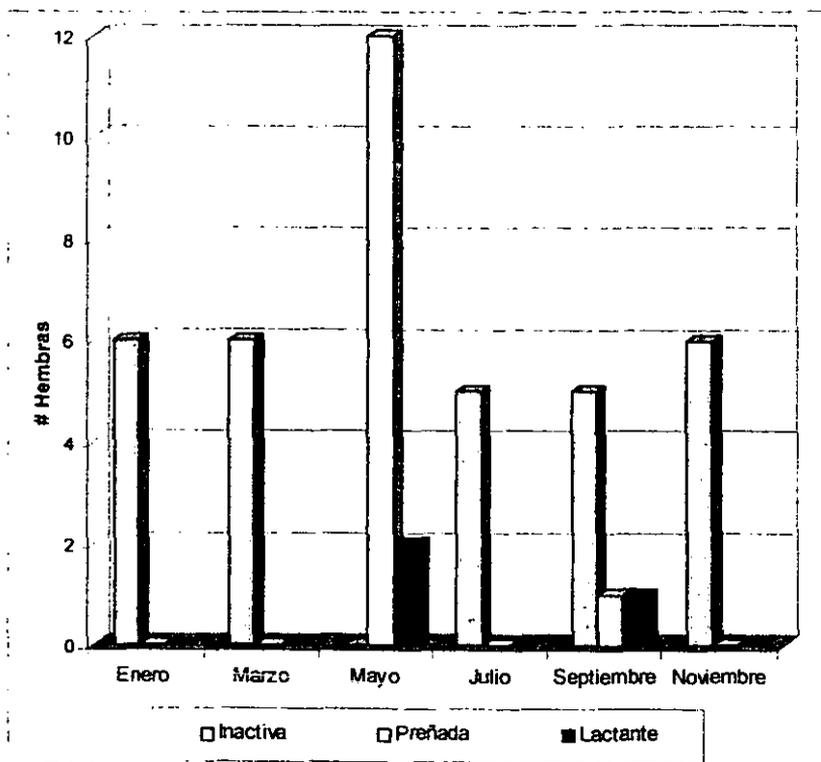


Fig. 4 Actividad reproductiva de las hembras de *C. brevicauda* capturadas durante 1999.

Composición isotópica

El análisis isotópico separó cuatro tipos de alimento: frutos C₃, frutos CAM, insectos C₃ e insectos CAM (Tabla 3). Las especies recolectadas y analizadas se enlistan en los apéndices I y II.

Alimento	n	$\delta^{13}\text{C}$ (Media \pm D.S)	$\delta^{15}\text{N}$ (Media \pm D.S)
Frutos C ₃	221	- 29.07 \pm 1.67	1.88 \pm 2.77
Frutos CAM	3	- 15.68 \pm 1.33	- 3.21 \pm 1.45
Insectos C ₃	138	- 26.84 \pm 2.89	4.14 \pm 3.05
Insectos CAM	17	- 16.12 \pm 1.88	4.45 \pm 3.62

Tabla 3. Composición isotópica de los tipos de alimento considerados para el análisis.

La composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de sangre de *C. brevicauda* se mantuvo estable durante el año (Tabla 4).

Mes	n	$\delta^{13}\text{C}$ (Media \pm D. S)	$\delta^{15}\text{N}$ (Media \pm D. S)
Enero	10	-27.772 \pm 0.57	4.976 \pm 0.66
Marzo	11	-26.834 \pm 0.50	5.671 \pm 1.73
Mayo	11	-26.72 \pm 0.29	4.2 \pm 0.86
Julio	13	-24.98 \pm 6.76	3.99 \pm 1.09
Septiembre	12	-27.81 \pm 0.34	3.11 \pm 1.15
Noviembre	11	-28 \pm 0.5	5.18 \pm 1.12

Tabla 4. Composición isotópica de las muestras de sangre de *Carollia brevicauda* en "Los Tuxtlas", Ver.

De acuerdo a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ *Carollia brevicauda* se alimentó exclusivamente de fuentes C_3 durante el año (Tabla 5) sin presentar cambios temporales significativos ni diferencias entre sexos (2-ANOVA; Tiempo: $F = 2.35$; $df = 5, 56$; $p > 0.052$; Sexo: $F = 0.0002$; $df = 1, 56$; $p > 0.98$; Tiempo - Sexo: $F = 1.58$; $df = 5, 56$; $p > 0.179$).

Mes	n	Porcentaje del alimento (Media \pm D. S.)
Enero	10	99.77 \pm 0.003
Marzo	11	99.5 \pm 0.005
Mayo	11	99.6 \pm 0
Julio	13	99 \pm 0.01
Septiembre	12	100
Noviembre	11	100
Promedio anual		99.64 \pm 0.003

Tabla 5. Contribución relativa de alimentos C_3 en la dieta de *C. brevicauda* en "Los Tuxtlas", Ver.

De acuerdo a los valores de $\delta^{15}\text{N}$, las fuentes de alimento C_3 consistieron exclusivamente de plantas (frutos) (Tabla 6) sin variaciones significativas durante el año ni entre sexos (2-ANOVA; Tiempo : $F = 2.03$; $df = 5, 56$; $p > 0.088$; Sexo: $F = 0.486$; $df = 1, 56$; $p > 0.48$; Tiempo - Sexo: $F = 1.877$; $df = 5, 56$ df ; $p > 0.112$).

Mes	n	Porcentaje de alimento (Media \pm D. S.)
Enero	10	95.27 \pm 0.05
Marzo	11	95 \pm 0.03
Mayo	11	93.4 \pm 0.06
Julio	13	92 \pm 0.06
Septiembre	12	86 \pm 0.07
Noviembre	11	90 \pm 0.03
Promedio anual		91.95 \pm 0.12

Tabla 6. Contribución relativa de plantas C_3 en la dieta de *C. brevicauda*



DISCUSION

Hábitos alimentarios

El análisis de composición isotópica de carbono y nitrógeno revelaron que *C. brevicauda* se alimentó de fuentes C_3 durante el año, principalmente de plantas (frutos), sin variaciones significativas entre sexos ni entre periodos de muestreo. El análisis de contenido de excretas confirma esta observación pues en la mayor parte de éstas se encontraron semillas y pulpa de frutos, con una pequeña cantidad de polen y sin restos de insectos. Este análisis demostró también que *C. brevicauda* es un especialista en frutos de *Piper* como lo señalan varios autores (Fleming *et al.*, 1988; Heithaus y Fleming, 1978; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Herbst, 1986; Fleming, 1981, 1988). En "Los Tuxtlas", *C. brevicauda* se alimentó básicamente de 5 especies de *Piper* durante el año, se infiere que es debido a la abundancia y larga disponibilidad de estas especies en la región (Apéndice I), si bien consumió los frutos de otras 4 especies.

Bonaccorso y Humphrey (1984) y Fleming (1981, 1988) indican que las especies del género *Carollia* forrajean en hábitats de arbustos de crecimiento secundario donde los *Piper* son comunes; por ejemplo, O'Donell (1989) cita a *P. hispidum* el cual es un arbusto colonizador común en hábitats alterados y sus frutos maduros normalmente permanecen en la planta por varios días.

La preferencia del género *Carollia* por la vegetación baja arbustiva, en la región Neotropical se debe según Fleming (1981, 1986 y 1988) y O'Donnell (1989) al síndrome de quiropterocoria, por el cual desarrollan interacciones mutualistas donde los murciélagos obtienen su alimento a partir de diferentes especies de plantas en este género, y estas a su vez están adaptadas para ser dispersados por murciélagos, en los Neotrópicos. En el caso de *Piper* Fleming (1988) y O'Donnell (1989) indican que los frutos infructescentes son de color pardo, expuestos sobre el follaje, tienen una pulpa blanda desprotegida y emite un olor picante que atrae a los murciélagos en su forrajeo. Cada fruto de *Piper* contiene cientos de semillas y es altamente preferido por *Carollia* como fuente de alimento.

Actividad Reproductiva

Carollia brevicauda presentó un patrón reproductivo poliéstrico bimodal, que coincide con los estudios de otras especies de este género en América central (Fleming *et al.*, 1972, 1988; Handley *et al.*, 1992), la Guyana Francesa (Charles -Dominique, 1991; Cosson y Pascai 1994), y en Brasil (Fazzolari - Correa 1995; Ribeiro y Fernández, 2000). Estos autores señalan que los murciélagos frugívoros filostómidos de cola corta, usualmente presentan mayor actividad reproductiva durante la estación húmeda local, seguida por una pequeña en la estación seca. Los resultados obtenidos en esta investigación coinciden salvo en el hecho de que las estaciones climáticas en los hemisferios norte y sur son antagónicas.

En "Los Tuxtlas", *C. brevicauda* presentó dos periodos reproductivos (Figs. 3 y 4). La mayor actividad ocurrió al final de la época de secas (Marzo a Mayo) y una actividad menor secundaria denominada "efecto estro post parto" (Cloutier y Thomas, 1992; Cosson y Pascal, 1994), el cual se observó a la mitad de la época húmeda (Junio – Febrero) al inicio de los "Nortes" - a la inversa de lo registrado en otras especies de este género en el hemisferio sur.

Esta diferencia se debe solamente a la estacionalidad del lugar (periodos de floración y fructificación), porque de acuerdo con Ibarra – Manríquez *et al.* (1997) en "Los Tuxtlas" la floración ocurre durante la época de secas y la fructificación presenta dos periodos al año, uno al inicio de la temporada de lluvias y otro durante la época de "nortes". Graham (1987), demostró que los periodos de preñez de los murciélagos nectarívoros al igual que los murciélagos frugívoros coinciden con la época seca del año, que es cuando abundan las flores de las plantas quiropterófilas en la mayoría de los bosques tropicales.

Debido a que los requerimientos de nitrógeno de los murciélagos son mayores durante la actividad reproductiva (gestación y lactancia; Campbell, 1970; Marinho – Filho, 1991; Delorme y Thomas, 1996), *C. brevicauda* presenta una mayor actividad reproductiva cuando hay abundancia de recursos alimenticios (Ayala y D' Alessandro, 1973; Gardner, 1977; Fleming, 1988 y Marinho – Filho, 1991), con una actividad menor cuando los recursos no son tan abundantes (Cloutier y Thomas, 1992; Cosson y Pascal, 1994).

Este resultado coincidió con estudios realizados en "Los Tuxtlas", con las especies de murciélagos *Artibeus jamaicensis* y *Sturmira lilium* donde se registró la mayor actividad reproductiva al inicio de la temporada de secas (Marzo –Julio) (Manzo y Estrada, 2000).

Frutos e insectos como fuente de proteína

Varios autores sugieren que los murciélagos frugívoros consumen insectos en cantidades importantes para compensar la deficiencia en proteínas de los frutos (Ayala y D' Alessandro, 1973; Gardner, 1977; Coates – Estrada y Estrada, 1986; Ceballos y Miranda, 1986; Fleming, 1988; Marinho – Filho, 1991). En contraste, experimentos con *C. perspicillata* y *Artibeus jamaicensis* demuestran que éstos pueden satisfacer sus requerimientos de proteína con una dieta a base de frutos, incluso durante la época reproductiva (Delorme y Thomas, 1996, 1999; Herbst, 1986). En este estudio, *C. brevicauda* obtuvo 92% de su proteína durante el año a partir del consumo de frutos y solo el 8% de insectos. La importancia real de los frutos como aporte de proteína podría ser mayor pues el método utilizado para estimar las contribuciones relativas de frutos e insectos de acuerdo con Ben – David *et al.* (1997) sobrestima el aporte de los alimentos consumidos rara vez y subestima el aporte de los alimentos consumidos frecuentemente.

Fleming *et al.* (1972), reportan más material de insectos en los estómagos de *C. perspicillata* en Abril y Mayo cuando el número de hembras

lactantes fue mayor. Sin embargo, en este estudio el consumo de varias especies de *Piper* parece ser el principal aporte de proteína en la etapa reproductiva. Los frutos de *Piper* son relativamente ricos en proteína; por ejemplo, *P. amalago* tiene 1.94% de nitrógeno (Dinerstein, 1985; Herbst, 1986).

El hecho de que los períodos de natalidad frecuentemente coinciden con los períodos de la disponibilidad de alimento (Fleming *et al.*, 1972; Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Herbst, 1986) sugiere que los frutos son una fuente adecuada de proteína y energía para la lactancia y preñez. Otros estudios demuestran que *Carollia* tiene una marcada dependencia en los frutos de *Piper* (Herbst, 1986; Fleming *et al.*, 1988; Heithaus y Fleming, 1978 y Herbst, 1986), lo que sugiere que este género tiene una gran importancia como fuente de proteínas para *Carollia*.

Los resultados de este trabajo indican que *C. brevicauda* logra cubrir sus requerimientos de proteína con una dieta exclusiva de frutos, al igual que *A. jamaicensis* y *S. illium* en Los Tuxtlas (Manzo y Estrada, 2000; Herrera *et al.*, 2001a) y *A. jamaicensis* en Chamela, Jalisco (Ramírez, 2000; Herrera *et al.*, 2001b).



CONCLUSIONES

- *Carollia brevicauda* satisface sus requerimientos proteínicos con el consumo de plantas (frutos) C₃ sin mostrar variaciones relacionadas con el sexo ni con la actividad reproductiva durante el año.

- *C. brevicauda* es un murciélago especialista en frutos de la familia Piperaceae.

- *C. brevicauda* no suplementa su dieta con recursos alternativos ricos en proteína como lo son los insectos.

- El patrón reproductivo que presenta *C. brevicauda* es poliéstrico bimodal.



Literatura Citada

- Alvarez T., S. T. Alvarez – Castañeda y J. C. López – Vidal. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. y ENCB, I. P. N.
- Ayala, S. C. y A. D' Alessandro. 1973. Insect feeding behavior of some Colombian fruit – eating bats. *Journal of Mammalogy*, 54: 266 – 267.
- Ben – David M., R. W. Flynn y D. M. Schell. 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecología*, 111: 280 –291.
- Berg, C. P. y H. M. Kolenbrander. 1970. Nitrogen metabolism in the mammal. En *comparative biochemistry of nitrogen metabolism*. Vol. 2. The Vertebrates. J. W. Campbell (Ed). Academic Press London. p 796 – 898.
- Bonaccorso, J. F. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 24: 359 – 408.
- Bonaccorso, J. F. y S. R. Humphrey. 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. En *Tropical Rain Forest: The Leeds Symposium*. U. S. A., p 169 – 183.

- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología. UNAM. México. 436 pp.
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Jalisco, México. *Journal of Mammalogy*, 78: 1220 - 1230.
- Charles - Dominique, P. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 243 – 256.
- Cloutier, D. y D. W. Thomas. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species*, 417: 1 – 9.
- Coates - Estrada, R. y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de biología de los Tuxtlas, Ver. Instituto de Biología. UNAM. México. 151 pp.
- Coates-Estrada, R y A. Estrada. 1995. Las selvas tropicales húmedas de México: Un recurso poderoso pero vulnerable. *La Ciencia desde México*. Fondo de Cultura Económica. México. 132 pp.
- Cosson, J. F. y M. Pascal. 1994. Stratégie de reproduction de *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Guyane Française. *Revista Ecológica (Terre Vie)*, 49: 117 – 137.

- Delorme, M. y D. W. Thomas. 1996. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *Journal of Comparative Physiology*, 166: 427 – 434.
- Delorme, M. y D. W. Thomas. 1999. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomide fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodide fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative Physiology*, 169:123 - 132
- DeNiro, J. M. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica, Acta* 42: 495 - 506.
- DeNiro, J. M. y S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica, Acta* 45: 341 - 351.
- Des Marais, J. D., J. M. Mitchell, W. G. Meinschein y J. M. Hayes. 1980. The carbon isotope biochemistry of the individuals hydrocarbons in bat guano and the ecology of the insectivorous bats in the region of Carlsbad, New Mexico. *Geochimica et Cosmochimica, Acta* 44: 2075 – 2086.
- Dinerstein, E. 1985. Reproductive ecology of fruit eating bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18:307 – 318.

- Ehleringer, J. R., P. W. Rundel y K. A. Nagy. 1986. Stable isotopes in physiological ecology and food web research. *Trends in Ecology and Evolution*, 1:42 – 45.
- Ehleringer, J. R. y P. W. Rundel. 1988. Stable isotopes: history, units, and instrumentation. En *Stable isotopes in ecological research*. P. W. Rundel, J. R. Ehleringer, y K. A. Nagy (Eds). *Ecological Studies* 68. Springer – Verlag, New York. p 1 – 16.
- Fazzolari – Corrêa, S. 1995. Aspectos sistemáticos, ecológicos e reproductivos de morcegos na Mata Atlântica. Tesis de Maestría. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting patterns, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia*, 51:42–46.
- Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology*, 66: 688 – 700.
- Fleming, T. H. 1988. The short – tailed fruit bat a study in plant –animal interactions. The University of Chicago Press. 365 pp.
- Fleming, T.H. 1991. The relationship between body size, diet and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72: 493 – 501.

- Fleming, T. H. 1992. How do fruit and nectar – feeding birds and mammals track their food resources?. En *Effects of resource distribution on animal – plant – interactions*. M. D. Hunter. Price (Eds). Academic Press, San Diego. p 355 – 391.
- Fleming, H. T. 1995. The use of stable isotopes to study the diets of plant-visiting bats. En *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. T. H. Kunz (Ed). Smithsonian Institution Press, Washington, 67: 99 - 110
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three central American bat communities: structure, reproductive cycles and movements patterns. *Ecology*, 53: 555 – 569.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez y L. L. Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non – migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecología*, 94: 72 – 75
- Forman, G. L., C. J. Phillips y C. S. Rouk. 1979. Alimentary tract. En *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*. Part. III. R. J. Baker, D. C. Carter y J. K. Jones (Eds). 16: 205 – 227.
- Gardner L. Alfred. 1977. Feeding Habits. En *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae*. Part. II. R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter (Eds). 2: 293 – 350.

- Graham, G. L. 1987. Seasonality of reproduction en Peruvian bats. En Studies in Neotropical mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz. Fieldiana, Zoology. N. S., 39: 173–186.
- González, S. E., R. Dirzo y C. R. Vogt. 1997. Historia natural de Los Tuxtlas Mex. UNAM. SEMARNAT. México. 647 pp.
www.semarnat.gob.mx/naturaleza/regiones/lostuxtlas/lostuxtlas.htm
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. 2ª. Ed. John Wiley and Sons. Interscience, New York. U. S. A. Vol. 1. 156 pp.
- Handley, L. L. y J. A. Raven. 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. Plant, Cell and Environment, 15: 965 – 985.
- Heithaus, E. R. y H. T. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). Ecological Monographs U. S. A. 48: 127 – 143
- Herbst, L. H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. Biotropica, 18: 39 – 44.
- Herrera, L. G., T. H. Fleming y J. S. Findley. 1993. Geographic variation in the carbon composition of the pallid bat, *Antrozous pallidus*, and its dietary implications. Journal of Mammalogy, 74: 601 – 606

- Herrera, M. G., T. H. Fleming y L. L. Sternberg. 1998. Trophic relationships in a neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. *Journal of Tropical Ecology*, 39: 23 - 29.
- Herrera, L. G., K. A. Hobson, A. Manzo, D. Estrada, V. Sánchez-Cordero y G. Méndez. 2001a. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica* (en prensa).
- Herrera, L.G., K. A. Hobson, L. Mirón, N. Ramírez, G. Méndez y V. Sánchez-Cordero. 2001b. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: evidence from stable isotope analysis. *Journal of Mammalogy* 82: 352-361.
- Howell V. D., J. T. Doyen y A. M. Purcell. 1998. Introduction to insect biology and diversity. 2ª ed. Oxford University Press Inc. U. S. A. 680 pp.
- Humphrey, R. S. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy*, 56: 321– 346.
- Ibarra – Manríquez, G. y C. S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México. VII Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. UNAM. México. 51 pp.
- Ibarra – Manríquez, G., M. Martínez – Ramos, R. Dirzo y J. Nuñez-Farfan 1997. Vegetación. En Historia natural de Los Tuxtlas. E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds). UNAM. 647 pp.

- INEGI. 1982. Carta topográfica. San Andrés Tuxtla, Veracruz. E15 – A73. Escala 1:50 000. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística Geográfica e Informática. Dirección Nacional de Geografía.
- Manzo, A. A. y B. D. Estrada. 2000. Variación estacional de hábitos alimenticios en *Sturmira lilium* y *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae) mediante el uso de marcadores isotópicos de carbono y nitrógeno. Tesis de Licenciatura. UNAM. 62 pp.
- Marinho – Filho, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 59 – 67.
- Medellín, A. R., T. H. Arita y H. O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. Instituto de Ecología. UNAM. México. 80 pp.
- Niembro, R. A. 1986. Árboles y arbustos útiles de México. Ed. Limusa. México. 206 pp.
- Nowak, M. R. 1994. Walker's bats of the world. The Johns Hopkins University Press. London. p 150 – 152.
- O'Donnell, S. 1989. A comparison of fruit removal by bats and birds from *Piper hispidum* s. w. (Piperaceae), a tropical second growth shrub. *Brenesia U. S. A.* 31: 25 – 32.

- Ramírez, P. N. 2000. Estudio de los hábitos alimentarios del murciélago *Artibeus jamaicensis* mediante la determinación de variaciones estacionales en su composición isotópica de carbono y nitrógeno de la bahía de Chamela, Jal. Tesis de Licenciatura. UNAM. FES –Zaragoza. 43pp.
- Ramírez – Pulido, J., R. L. Wilchis, Z. C. Mudespacher y E. Lira. 1983. Lista y bibliografía reciente de los mamíferos en México. UAM-I. México. 363 pp.
- Ribeiro de Mello, M. A. y F. A. S. Fernández. 2000. Reproductive ecology of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a fragment of the Brazilian Atlantic coastal forest. *International Journal of Mammalian Biology. Zeitschrift für Säugetierkunde*, 65: 340 – 349.
- Smith, S. D. y S. Epstein. 1971. Two categories of $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 47: 380 - 384.
- StatSoft. 1991. *Statistica*. StatSoft, Inc., Tulsa, Oklahoma.
- Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology*, 57: 457 – 467.
- Thomas, D. W. 1988. Analysis of diets in plant-visiting bats. En *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. T. H. Kunz (Ed). Smithsonian Institution Press, Washington. p 211 – 220.

- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl y N. A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*. Berlín, 57: 32 – 37

- Tieszen, L. L. y T. Fagre. 1993. Effects of diet quality and composition on the isotopic composition of respiratory CO_2 , bone collagen, bioapatite and soft tissues. En *Prehistoric human bone – archaeology at the molecular level*. Lambert JB. Grupe G (Eds). Springer, Berlin Heidelberg. New York. p 127 –156.

- Vaughan, T. A. 1972. Flight patterns and aerodynamics. En *Biology of bats*, Vol. 1. Wimsatt (Ed). Academic Press. New York. p 195 – 216.

- Villa - Ramírez, B. 1966. *Los murciélagos de México*. Libros de México. Instituto de Biología, UNAM. México. 491 pp.

- Whitaker, J. O., Jr. 1988. Food habit analysis of insectivorous bats. En *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. T. H. Kunz (Ed). Smithsonian Institution Press. Washington. p 171 – 189.

- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. En *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part. III*. R. J. Baker, D. C. carter y J. K. Jones (Eds). p 317 – 378.

APENDICE I. Listado de las especies vegetales con fruto, recolectadas en "Los Tuxtlas", Ver. durante 1999.

FAMILIA	ESPECIE	Tipo	Fruto	ENE	MAR	MAY	JUL	SEP	NOV
Actinidiaceae	<i>Saurauia yasicae</i>	Ar	Baya					X	
Anacardiaceae	<i>Spondias radlkoferi</i>	Ar	Drupa						X
	<i>Spondias purpurea</i>	Ar	Drupa		X			X	
	<i>Tapinira mexicana</i>	Ar	Drupa						X
Annonaceae	<i>Annona sp.</i>	Ar						X	
	<i>Cymbopetalum bailonii</i>	Ar	Polifolículo		X				
Apocynaceae	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Ar	Folículo						
	<i>Tabernaemontana alba</i>	Ar	Folículo				X		
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	Ar	Baya					X	X
	<i>Orepanax obtusifolius</i>	Ar	Baya					X	
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Ar	Cápsula	X					
Cactaceae	<i>Epiphyllum crenatum</i>	Ep	Baya					X	X
Caesalpinaceae	<i>Cynometra retusa</i>	Ar	Cápsula					X	X
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Ar	Polidrupa	X	X		X	X	
	<i>Coussapoa purpusii</i>	Ar - Ep	Polidrupa				X		
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Ar	Drupa					X	X
	<i>Clusia flava</i>	Ar - Ep	Cápsula				X		
	<i>Rheedia edulis</i>	Ar	Baya					X	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum panamense</i>	Ar	Drupa			X			
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rotundatum</i>				X				
Flacourtiaceae	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Ar	Baya						X
Icacinaceae	<i>Mappia racemosa</i>	Ar	Drupa				X		
Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i>	Ar	Drupa						X
	<i>Nectandra schiedeana</i>						X		
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i>	Ar	Drupa		X				
Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i>	Ab	Baya			X			
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> var. <i>Glabra</i>	Ar	Cápsula		X				
	<i>Guarea grandifolia</i>	Ar	Cápsula		X				
	<i>Trichilia moschata</i>	Ar	Cápsula			X			

FAMILIA	ESPECIE			ENE	MAR	MAY	JUL	SEP	NOV
Moraceae	<i>Brosimum latencens</i>	Ar	Baya			X			
	<i>Brosimum alicastrum</i>	Ar	Baya			X			
	<i>Clusia biflora</i>	Ar	Baya			X			
	<i>Ficus sp.</i>	Ar	Siconos			X	X		
	<i>Ficus colubrinae</i>	Ar	Sicono						X
	<i>Ficus insipida</i>	Ar	Sicono	X	X		X	X	
	<i>Ficus maxima</i>	Ar	Sicono	X					
	<i>Ficus pertusa</i>	Ar	Sicono				X	X	X
	<i>Ficus petenensis</i>	Ar	Sicono				X		
	<i>Ficus tecolutensis</i>	Ar	Sicono			X			
	<i>Ficus yoponenis</i>	Ar	Sicono	X					
	<i>Pseudolmedia oxiphyllaria</i>	Ar	Drupa			X			
Myrsinaceae	<i>Icacorea compressa</i>	Ar	Drupa	X					
	<i>Parathesis lenticellata</i>	Ar	Drupa				X	X	
	<i>Parathesis psychotrioides</i>	Ar	Drupa	X	X	X			
Myrtaceae	<i>Eugenia sp.</i>	Ar	Drupa				X		X
	<i>Eugenia acapulcensis</i>	Ar	Drupa						X
	<i>Eugenia oerstedea</i>	Ar	Drupa					X	
	<i>Pimenta dioica</i>	Ar						X	
Passifloraceae	<i>Passiflora helleri</i>	Be	Baya		X				
Piperaceae	<i>Piper sp.</i>	Ab	Polidrupa				X	X	
	<i>Piper amalago</i>	Ab	Polidrupa	X	X	X	X	X	
	<i>Piper aduncum</i>	Ab	Polidrupa	X					
	<i>Piper auritum</i>	Ab	Polidrupa	X	X	X	X	X	X
	<i>Piper hispidum</i>	Ab	Polidrupa		X	X	X	X	X
	<i>Piper lapathifolium</i>	Ab	Polidrupa		X				
	<i>Piper peltata</i>	Ab	Polidrupa						X
	<i>Piper sanctum</i>	Ab	Polidrupa		X	X			
Plygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i>	Ar	Drupa						X
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	Ab			X				
	<i>Psychotria flava</i>	Ar	Baya						X
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i>	Ar	Hesperidio		X				
Sapindaceae	<i>Paullinia clavigera</i>	Be	Cápsula	X					
	<i>Paullinia costata</i>	Be	Cápsula						X
	<i>Paullinia venosa</i>	Be	Cápsula	X					
	<i>Sapindus saponaria</i>	Ar			X				
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Ar	Baya			X			
	<i>Malnikara zapota</i>	Ar				X			

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

FAMILIA	ESPECIE			ENE	MAR	MAY	JUL	SEP	NOV
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens</i> var. <i>baceata</i>	Ar	Baya		X				
	<i>Cestrum glanduliferum</i>	Ar	Baya	X	X				
	<i>Juanulloa mexicana</i>	Ar - Ep	Baya		X				
	<i>Solanum rudepanum</i>	Ab, Ar	Baya	X					
	<i>Solanum umbellatum</i>	Ar	Baya	X					
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	Ar	Drupa	(Semillas)					
Urticaceae	<i>Urera caracasana</i>	Ab	Drupa		X				
Verbenaceae	<i>Citharexylum affine</i>	Ar	Baya				X		
Vitaceae	<i>Cissus microcarpa</i>	Be	Baya					X	
	<i>Cissus sicyoides</i>	Be	Baya						X
Arecaceae	<i>Chamaedorea alternans</i>	Hb	Drupa		X				

Ar = árbol; Ab = arbusto; Be= bejuco; Ep = epífita; Hb = hierba y X = Indica el período que se recolectaron.

* Catálogo de la Estación Biológica "Los Tuxtlas", Ver.

* Niembro, 1986.

APENDICE II. Listado de los insectos capturados en "Los Tuxtlas", Ver. durante el periodo Enero - Septiembre 1999.

ORDEN	FAMILIA	ENE	MAR	MAY	JUL	SEP	
Blattodea	Blattellidae	X	X				
Coleoptera	Suborden: Polyphaga Superfamilia: Chrysomeloidea Cerambycidae		X		X	X	
	Superfamilia: Curculionoidea Curculionidae	X	X			X	
	Superfamilia: Elateroidea Elateridae		X	X	X		
	Superfamilia: Tenebrionoidea Meloidae			X	X		
	Superfamilia: Scarabaeoidea Scarabaeidae	X	X	X		X	
	Suborden: Cantharoidea	Lampyridae	X			X	
		Lycidae	X			X	X
Diptera	Suborden: Nematocera Chironomidae			X			
	Suborden: Brachycera Division: Cyclorrhapha Serie: Schizophora	Drosophilidae	X			X	
		Lonchaeidae	X				X
		Muscidae	X			X	X
		Otitidae	X			X	
	Division: Orthorrhapha Serie: Aschiza Syrphidae	X					
Ephemeroptera			X	X			

ORDEN	FAMILIA	ENE	MAR	MAY	JUL	SEP	
Hemiptera	Suborden: Heteroptera Belostomatidae Ligaeidae Pentatomidae Pyrrhocoridae Reduviidae	 X X X	 X X		X	X	
	Suborden: Homoptera Superfamilia: Cicadelloidea Cicadellidae			X			
Hymenoptera	Suborden: Apocrita Superfamilia: Formicoidea Formicidae	X		X	X	X	
	Superfamilia: Sphecoidea Sphecidae		X	X	X		
Lepidoptera	Suborden: Ditrysia Superfamilia: Bombycoidea Apateleodidae Lasiocampidae Saturniidae		 X X X	 X	 X	 X	
	Superfamilia: Noctuoidea Artidae Noctuidae	 X X	 X X	 X X	 X		
	Superfamilia: Cossoidea Cossidae	 X					
	Superfamilia: Geometroidea Geometridae	 X		X		X	
	Superfamilia: Hesperioidea Hesperiidae		X		X	X	
	Superfamilia: Zygaenoidea Limacodidae		X				
	Superfamilia: Papilionoidea Nymphalidae		X	X			
						X	X

ORDEN	FAMILIA	ENE	MAR	MAY	JUL	SEP
Lepidoptera	Suborden: Ditrysia Superfamilia: Gelechioidea Oecophoridae			X	X	X
	Superfamilia: Pyraloidea Pyralidae	X	X	X		
	Superfamilia: Sphingoidea Sphingidae		X	X	X	
Megaloptera	Corydalidae			X		
Mantodea	Mantidae		X	X		
Orthoptera	Suborden: Caelifera Acrididae		X		X	X
	Suborden: Ensifera Gryllidae Tettigoniidae	X	X X	X X	X	
Phasmatodea	Phasmatidae		X			
Strepsiptera					X	X
Trichoptera				X	X	X

X = Indica el periodo en el que se capturaron (Noviembre no se muestreo por exceso de lluvia).
Howell, 1998.