

00322

JS



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CONTRIBUCIÓN DE FUENTES DE PROTEÍNA ANIMAL Y VEGETAL A LA
DIETA DE *Vampyroides caraccioli* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) DE
LOS TUXTLAS, VERACRUZ, UTILIZANDO ISÓTOPOS ESTABLES DE
CARBONO Y NITRÓGENO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G A

PRESENTA:

CARMEN ALEJANDRA HERRERA CORTÉS



DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO



2003
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

A



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: **Contribución de fuentes de proteína animal y vegetal a la dieta de vampíros caraccioli (Chiroptera: Phyllostomidae) de Los Tuxtlas, Veracruz, utilizando isótopos estables de carbono y nitrógeno**

realizado por **Carmen Alejandra Herrera Cortés**

con número de cuenta **09223628-6**, quien cubrió los créditos de la carrera de: **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario **DR. Luis Gerardo Herrera Montalvo**

Propietario **DRA. Graciela Gómez Álvarez**

Propietario **M. EN C. Kathleen Ann Babb Stanisz**

Suplente **BIDL. José Juan Flores Martínez**

Suplente **DR. Víctor Sánchez Cordero**

Consejo Departamental de Biología

M. EN C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

En la Dirección General de Bibliotecas
UNAM a difundir en formato electrónico el
contenido de mi trabajo reciente

NOMBRE: **Carmen Alejandra
Herrera Cortés**

FECHA: **01-07-03**

FIRMA: **[Firma]**

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGÍA

3

Dedico esta tesis:

A el poder superior, por no haberme dejado sola.

A mis padres: Ofelia y Efrain por su gran amor y fortaleza.

A mis hermanos: Graciela, Alfredo y especialmente a Mireya por el placer de haberlos conocido y por su infinita ayuda.

A mis sobrinos: Lety, Víctor y Daniela por todas sus travesuras, pero sobre todo por sus risas y sus llantos que tanto bienestar me han regalado.

A mis amigos, porque con su presencia han enriquecido mi vida.

AGRADECIMIENTOS:

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por la posibilidad de haber estudiado en sus magníficas instalaciones.

Al Programa de Becas CONACYT en el proyecto 31849-N (¿Cómo cubren sus necesidades proteicas los animales frugívoros en el trópico? Un enfoque ecofisiológico).

A mi director de tesis, Dr. L. Gerardo Herrera Montalvo por su gran paciencia y apoyo.

Al personal de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" por todas las facilidades brindadas.

A Álvaro Campos y a Martha Olvera por su valiosa colaboración en la identificación de frutos y semillas, y a Tomás Martínez Cruz por la identificación de los insectos.

Al Dr. Fernando A. Cervantes, curador de la Colección de Mastozoología por las facilidades otorgadas y por sus comentarios a esta tesis.

A Keith A. Hobson, del Servicio Canadiense de Vida Silvestre por el análisis de los isótopos estables.

A mis revisores de tesis Dra. Graciela Gómez Álvarez, M. En C. Kathleen Ann Babb Stanley, Biol. José Juan Flores Martínez y Dr. Víctor Sánchez Cordero, por todas sus sugerencias y comentarios.

A Raúl Rodríguez, porque lo que parecía incomprendible se torno sencillo. A sus compañeros de trabajo por las explicaciones otorgadas.

A todos mis compañeros de laboratorio, porque de cada uno aprendí algo que necesitaba saber, especialmente a Baldo y Waldemar por todas sus enseñanzas en

el campo, a Jorge por su ayuda y sus muy frecuentes regaños, a Malinalli y Julio quienes mas que compañeros han sido amigos, y por supuesto a Paty, a José Juan y a Juan Carlos.

A todos los que han sido y son mis amigos, porque sin lugar a dudas me he apropiado un poco de sus inigualables formas de ser, principalmente gracias a Cipatli, a Jannete, Flor y Sofia, a Víctor y Alejandra, a los Migueles, y por sus buenos consejos, a Álvaro Campos y a Graciela Mexicano.

A Ismael, el otro biólogo de la familia, por todo tu apoyo.

A Carmen e Ivonne porque de ustedes aprendí que en todas las cosas siempre existe algo bello y fascinante.

A Alejandro por todo su amor y su gran amistad.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
CARACTERÍSTICAS GENERALES DE <i>Vampyroides caraccioli</i>	10
HIPÓTESIS.....	13
OBJETIVOS.....	14
MATERIAL Y MÉTODOS.....	15
ÁREA DE ESTUDIO.....	15
TRABAJO DE CAMPO.....	20
TRABAJO DE LABORATORIO.....	22
RESULTADOS.....	26
COMPOSICIÓN ISOTÓPICA.....	21
CONTENIDO DE MUESTRAS FECALES.....	30
ACTIVIDAD REPRODUCTIVA.....	31

T

DISCUSIÓN.....	33
HÁBITOS ALIMENTARIOS.....	33
ACTIVIDAD REPRODUCTIVA Y REQUERIMIENTOS PROTEÍNICOS.....	36
CONCLUSIONES.....	38
LITERATURA CITADA.....	41
APÉNDICES.....	52

RESUMEN

El estudio de los hábitos alimentarios de murciélagos mediante el análisis del contenido estomacal o del contenido de heces fecales proporcionan la identidad taxonómica de los alimentos ingeridos. Sin embargo, estos métodos no permiten conocer la importancia nutricional de sus fuentes de alimento debido a que sólo revelan lo que el organismo ingiere y no lo que asimila. Una alternativa para complementar tales estudios es el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno, que permite cuantificar la contribución relativa de las fuentes de alimento gracias a que los tejidos del animal reflejan la composición isotópica (de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$), en diferentes periodos de tiempo de lo que el organismo ingiere.

En el presente estudio se analizaron los valores de los isótopos estables de carbono y nitrógeno de muestras de sangre de *Vampyroides caraccioli*, y de muestras de plantas e insectos colectados durante un año en la selva alta perennifolia de la Estación de Biología de los Tuxtlas, Veracruz (EBLT), para conocer la contribución relativa de fuentes de proteína animal y vegetal en relación con el sexo, época del año y estado reproductivo. Para complementar el estudio, también se analizó el contenido de las muestras fecales de los individuos de *V. caraccioli* capturados.

Los valores isotópicos obtenidos, muestran que *V. caraccioli* satisface sus requerimientos proteínicos con una dieta casi exclusiva de frutos (95.33%) de metabolismo fotosintético C_3 (89.17%). La importancia de esta fuente de proteínas no cambió de acuerdo con la actividad reproductiva o la época del año.

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son los mamíferos más abundantes y con mayor riqueza de especies después del Orden Rodentia. Se conocen más de 830 especies distribuidas en casi todo el mundo (Racey 1982; Ceballos y Miranda 1986; Arroyo-Cabrales y Álvarez 1990; Hill y Smith 1992). Son animales de hábitos nocturnos o crepusculares, y los únicos mamíferos capaces de volar (Ceballos y Miranda 1986; Álvarez *et al.* 1994; Sánchez y Romero 1995).

Los murciélagos desempeñan un importante papel como polinizadores y dispersores de semillas, y ayudan a la fecundación de plantas tropicales y desérticas, entre ellas algunas especies de importancia comercial como *Ficus* spp. (higos), *Mangifera indica* (mango) y *Manilkara zapota* (chicle). La influencia de estos animales en la regeneración de la selva y en los procesos de sucesión secundaria es fundamental (Fleming 1982; Ceballos y Miranda 1986; Coates-Estrada y Estrada 1988; Urquiza 1988; Coates-Estrada 1992; Álvarez *et al.* 1994; Cunningham 1995; Sánchez y Romero 1995; Medellín *et al.* 1997; Medellín y Gaona 1999).

Del Orden Chiroptera se han registrado nueve familias en el Continente Americano, de las cuales ocho existen en México: Emballonuridae, Molossidae, Vespertilionidae, Noctilionidae, Mormoopidae, Phyllostomidae, Thyropteridae y Natalidae (Álvarez y Lachica 1991; Álvarez *et al.* 1994). Phyllostomidae es la que posee un número mayor de especies de todas las familias mexicanas de

quirópteros (Álvarez 1994) y cuenta con las siguientes subfamilias: Phyllostominae, Glossophaginae, Carollinae, Stenodermatinae y Desmodontinae (Fleming 1988; Medellín *et al.* 1997). Los filóstomidos son considerados los murciélagos más importantes en el Neotrópico por su gran variedad en tamaños, tipos de hábitat y distribución geográfica, y porque ocupan un amplio espacio de nichos alimentarios (Vaughan *et al.* 2000).

Más del 70% de los murciélagos son insectívoros (Álvarez-Castañeda y Álvarez 1991; Coates-Estrada 1992; Hill y Smith 1992; Álvarez *et al.* 1994). Sin embargo, en la familia Phyllostomidae, los miembros de tres de sus subfamilias son frugívoros (Carollinae, Brachyphyllinae y Stenodermatinae; Vaughan *et al.* 2000). También existen otras formas de alimentación en los murciélagos, como la de los carnívoros, los hematófagos, los polinófagos y los nectófagos (Bourlière 1964; Bronson 1989; Hill y Smith 1992; Álvarez *et al.* 1994).

Ahora bien, conocer la dieta de un organismo es esencial para entender la ecología y comportamiento de una especie, y permite generar estrategias adecuadas para su conservación. Por ejemplo, en los mamíferos, la dieta influye en sus patrones reproductivos, fluctuaciones poblacionales, patrones de movimiento estacional y diario, interacciones sociales intra e interespecíficas, y en sus patrones de apareamiento (Fleming 1992, 1995; Robbins 1993).

Una parte fundamental en la dieta de los organismos son los requerimientos de nitrógeno, porque este elemento juega un papel central en los procesos

metabólicos. El nitrógeno constituye el 16% de las proteínas, que son los bloques estructurales de las membranas celulares de los animales y parte de él se pierde diariamente en compuestos nitrogenados de desecho (Mattson 1980; Robbins 1993).

Algunos autores afirman que la mayoría de los murciélagos filostómidos son organismos omnívoros, y muchos de los considerados frugívoros consumen insectos, polen y néctar para complementar su dieta, especialmente durante ciertas estaciones del año (final de la época seca y mitad de la época de lluvias; Ayala y D'Alessandro 1973; Gardner 1977; Hill y Smith 1992). Esto se debe a que los frutos en que los murciélagos frugívoros basan su dieta son un alimento rico en carbohidratos pero relativamente pobre en proteínas (Mattson 1980; Thomas 1984; Fenton 1992; Fleming 1995; Kunz 1995). Así, la ingesta de fuentes ricas en nitrógeno (e. g. insectos, pólenes) es una estrategia para satisfacer los requerimientos de este elemento.

Sin embargo, experimentos realizados con los murciélagos frugívoros *Carollia perspicillata*, *Artibeus jamaicensis* y *Rousettus aegyptacus* muestran que son especies capaces de satisfacer sus requerimientos totales de nitrógeno con una dieta basada casi exclusivamente en frutos (Delorme y Thomas 1996, 1999), siempre que la hembra no este lactando, aunque si dicha hembra escoge cuidadosamente las especies de que se alimenta, puede reproducirse exitosamente con una dieta consistente sólo de plantas (Herbst 1986).

En murciélagos, el análisis alimentario tradicional consta de examinar las regurgitaciones, heces fecales y contenido estomacal, lo que provee información detallada acerca del tipo de alimento consumido en un corto periodo de tiempo (Thomas, 1988). Sin embargo, en el caso del análisis de contenido estomacal se requiere el sacrificio de los murciélagos. Por otra parte, la digestión diferencial provoca parcialidad en el estudio, debido a la rapidez con la que algunos alimentos son digeridos respecto de otros (De Niro y Epstein 1978). Así, los análisis tradicionales sólo revelan lo que el organismo ingiere, y no lo que asimila. Tampoco permiten evaluar la dieta del organismo a largo plazo, ni cuantificar la importancia nutricional de los alimentos consumidos (Fleming 1995; Herrera *et al.* 2001a, b).

Una alternativa a los métodos tradicionales para estudiar la ecología trófica de los animales es el análisis de isótopos estables de carbono ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$; Fleming 1995; Herrera *et al.* 2001a, b; 2002). La composición isotópica de estos elementos se expresa como $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, que representan la desviación en partes por mil (‰) de las muestras con respecto a un estándar establecido (Sarakinis *et al.* 2002). Este análisis se basa en la existencia de diferencias isotópicas entre distintos recursos alimentarios como plantas C_3 contra C_4 , o plantas marinas contra terrestres (Herrera *et al.* 2001a, b), y en la incorporación de tales diferencias dentro de los tejidos del animal que las consumió (Ben David *et al.* 1997). Así, está técnica permite estimar la importancia nutricional relativa de diferentes grupos de alimentos (e. g., fuentes vegetales vs. fuentes animales) porque la información obtenida representa lo que el animal asimiló y no sólo lo que ingirió (Hobson y Welch 1992; Herrera *et al.* 2001a, b). También permite establecer

patrones generales de dieta en varios periodos de tiempo, dependiendo de la velocidad metabólica del tejido examinado (Herrera *et al.* 2001a, b; 2002). Por ejemplo, la vida media del carbono para mamíferos en hígado es de 6.4 días y en cabello es de 47.5 días (Tieszen *et al.* 1983), y para aves, la vida media en sangre y en músculo pectoral es de 12.4 días (Hobson y Clark 1992a). De esta manera, el análisis de estos tejidos permite tener una aproximación a los patrones generales de alimentación en el corto (días previos), mediano (semanas previos) y largo (meses previos) plazos de la vida del animal (Herrera *et al.* 2001a, b; 2002).

El uso de isótopos estables también permite determinar el nivel trófico del animal, ya que las proporciones de los isótopos estables de nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) cambian gracias a un proceso denominado enriquecimiento trófico, que ocurre debido al fraccionamiento diferencial del isótopo más pesado. Esto es, que las proporciones de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ aumentan en el consumidor respecto del productor. Así, un valor más positivo de δ denota un tejido isotópicamente enriquecido, lo que significa que dicho tejido contiene proporcionalmente mayor cantidad del isótopo más pesado, es decir, mayor cantidad de ^{15}N (Sarakinos *et al.* 2002).

El enriquecimiento trófico del nitrógeno tiene lugar con el aumento relativo del ^{15}N en los tejidos del animal debido a la remoción preferente de ^{14}N durante la excreción, con lo que la proporción $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ es mayor. Químicamente, esto tiene lugar porque los enlaces de ^{15}N son más estables que los de ^{14}N , lo cual, fisiológicamente, implica que los grupos amino con ^{14}N son favorecidos durante la transaminación y la desaminación (Adamas y Sterner 2000). El enriquecimiento

trófico del nitrógeno es de 3 a 5 ‰ (Fleming 1995; Gannes *et al.* 1997; Adams y Sterner 2000).

El enriquecimiento trófico del carbono es menos marcado y en promedio es de 1‰ (Hobson y Clark 1992b). Este cambio se da por el aumento relativo de la proporción $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en el tejido del animal con respecto al alimento, porque se pierde preferentemente ^{12}C durante la respiración (De Niro y Epstein 1978; Hobson *et al.* 1993).

Sin embargo, debido a que las plantas tienen valores característicos de $\delta^{13}\text{C}$ de acuerdo a la vía fotosintética que utilizan para fijar CO_2 , es posible determinar las proporciones de recursos C_3 y C_4 -CAM consumidos por el animal (Fleming 1995). Las plantas C_3 (árboles, arbustos, trigo, arroz) usan la enzima rubisco como parte del ciclo de Calvin y el promedio de sus valores es de -26.4 ‰. Las plantas C_4 (maíz, caña de azúcar, algunas amarantáceas) fijan al CO_2 con fosfoenolpiruvato carboxilasa antes de entrar al ciclo de Calvin (Hatch-Slack) y el promedio de sus valores es de -12.6 ‰. Las plantas que utilizan el metabolismo ácido crasuláceo (CAM; cactáceas, agaváceas), fijan grandes cantidades de CO_2 mediante las reacciones de carboxilación que permiten la formación de los ácidos oxaloacético y málico en la oscuridad a través de la actividad de la fosfoenolpiruvico carboxilasa. El promedio de sus valores es similar al de las plantas C_4 , -12.6 ‰ (Kramer *et al.* 1979; Herrera *et al.* 1993; Fleming 1995; Kelly 2000).

Existen pocos estudios basados en el análisis de isótopos estables a pesar de las ventajas que la técnica ofrece en la determinación de dietas de murciélagos. Por ejemplo, se usaron isótopos estables de ^{13}C de los hidrocarburos de guano de murciélagos insectívoros de la región de Carlsbad, Nuevo México para elucidar el flujo de carbono a través de la relación vegetación-insectos-murciélagos y se encontraron dos grupos isotópicamente distintos, de acuerdo a sus hábitos alimentarios (Des Marais *et al.* 1980). Se aplicó la técnica de isótopos estables en los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina* y se identificó que las plantas más importantes en su dieta son las C_3 . Sin embargo, las plantas CAM representan un recurso estacional importante para *L. curasoae* (Fleming *et al.* 1993). Se aplicaron técnicas de isótopos estables de carbono en el murciélago pálido *Antrozous pallidus* y se encontró variación geográfica significativa en su composición de carbono durante los periodos de floración de agaves y cactus (CAM) de los que se alimenta (Herrera *et al.* 1993). Mediante la técnica de análisis isotópico se determinó el patrón general de dieta de *L. curasoae* en una cueva de Chamela, Jalisco, y se encontró que consume principalmente plantas C_3 durante todo el año (Ceballos *et al.* 1997). Se determinó la composición isotópica de nitrógeno y carbono de 21 especies de murciélagos neotropicales con diferentes hábitos alimentarios y se encontró enriquecimiento trófico tanto de ^{13}C como de ^{15}N ; los resultados muestran que la mayoría de los murciélagos frugívoros examinados tienen una dieta mixta de frutos e insectos y sólo *Centurio senex*, *Artibeus lituratus* y *Dermanura watsonii* parecen ser exclusivamente frugívoros (Herrera *et al.* 1998). Se estimó la contribución relativa de frutos e insectos como fuentes de proteína en *Artibeus jamaicensis*, *Stumira lilium* y *G. soricina* y se encontró que *A. jamaicensis*

y *S. liliium* son frugívoros que satisfacen casi el total de sus requerimientos proteínicos a través de plantas, mientras que *G. soricina* es un nectarívoro que consume una gran cantidad de insectos para complementar su dieta (Herrera *et al.* 2001a, b).

La mayoría de las especies de murciélagos en la selva de "Los Tuxtlas" consumen frutos como fuente primaria o secundaria de su dieta, por lo que los estudios sobre especies frugívoras representan una importante contribución para el entendimiento de la ecología de las comunidades tropicales (Coates-Estrada y Estrada 1986). El presente trabajo es parte integral del proyecto: "¿Cómo cubren sus necesidades proteicas los animales frugívoros en el trópico? Un enfoque ecofisiológico", en el que se estudió la contribución relativa de fuentes de proteína animales y vegetales de diferente origen fotosintético en cinco de las especies frugívoras más comunes de La Estación de Biología de "Los Tuxtlas", Veracruz (Herrera *et al.* 2001, 2002). En el presente estudio, se exploraron éstos aspectos de la alimentación en el murciélago frugívoro *V. caraccioli*.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Vampyroides caraccioli*

Los murciélagos de la especie *V. caraccioli* pertenecen a la familia Phyllostomidae y dentro de ésta, a la subfamilia Stenodermatinae (Medellín *et al.* 1997). Son conocidos como murciélagos chatos de lomo rayado (Villa-Ramírez 1966) o murciélagos de cara rayada (Medellín *et al.* 1997; Figura 1). Son murciélagos grandes (largo del antebrazo, 46.8 – 57.3 mm; Willis 1990), de cuerpo es robusto, de color pardo claro a pardo oscuro. Carecen de cola exterior, y la hoja nasal está bien desarrollada. Presentan cuatro rayas faciales y una dorsal en la parte media, que se extiende longitudinalmente desde la región occipital hasta la región pélvica, todas las rayas son de color blancuzco y las faciales son más anchas que la dorsal (Villa-Ramírez 1966; Coates-Estrada y Estrada 1986). En las puntas de las alas de algunos organismos hay coloración blanquecina (Álvarez-Castañeda y Álvarez 1991). El antebrazo y las extremidades posteriores están cubiertas de pelo; en estas últimas, el pelambre llega hasta la base de las uñas (Villa-Ramírez 1966). No se observan diferencias significativas entre los sexos (Álvarez-Castañeda y Álvarez 1991).

Este murciélago es considerado frugívoro, debido a que sus contenidos estomacales consisten enteramente de restos de frutos, como plátano, papaya e higos (Gardner 1977; Eisenberg y Redford 1999). Forman pequeños grupos de dos o cuatro individuos, aunque en ocasiones viven como individuos aislados, raramente utilizan el mismo sitio más de dos días. Habitan en la selva madura y perchan bajo las hojas de palmas y otras plantas o bajo las ramas de matorrales

(Coates - Estrada y Estrada 1986; Eisenberg 1989). Se distribuyen del sur de Veracruz, México (Figura 2), hasta Sudamérica (Perú, Trinidad y Tobago y noroeste de Brasil), con excepción de la Península de Yucatán y costa de Chiapas (Eisenberg 1989; Hill y Smith 1992).



Figura 1. Ejemplar de *Vampyroides caraccioli* (Chiroptera: Phyllostomidae) capturado en la Estación de Biología de "Los Tuxtlas", Veracruz, durante la realización del presente estudio.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figura 2. Distribución de *Vampyrodes caraccioli* (zona oscura) en el territorio mexicano, según, Medellín *et al.* (1997).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

HIPÓTESIS

- De acuerdo con estudios recientes sobre la capacidad de los murciélagos frugívoros para mantenerse en dietas exclusivas de frutos (Herbst 1986; Delorme y Thomas 1996, 1999), el origen de las proteínas consumidas por *V. caraccioli* será principalmente de fuentes vegetales durante el año en general.
- Los requerimientos de proteínas aumentan en las hembras durante la época reproductiva (Bronson 1989; Robbins 1993), por lo que se observará un incremento significativo en la contribución relativa de fuentes animales en las hembras gestantes y lactantes, con respecto a los machos, y a las hembras sin actividad reproductiva de *V. caraccioli*.
- Debido a que la vegetación de "Los Tuxtlas", es característica de selva alta perennifolia (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997) con una baja presencia de plantas CAM, *V. caraccioli* dependerá principalmente de fuentes de proteína C₃ sin cambios significativos durante el año ni diferencias entre sexos.

OBJETIVOS

- Determinar la composición isotópica de nitrógeno de la sangre de *V. caraccioli* para identificar si existe variación en su alimentación (fuentes de alimento animales o vegetales) en función del sexo, estado reproductivo y época del año.
- Determinar la composición isotópica de carbono de la sangre de *V. caraccioli* con el fin de estimar la contribución relativa de los alimentos C₃ y CAM - C₄ que consume.
- Analizar el contenido de las heces de *V. caraccioli* para complementar la información obtenida mediante el estudio isotópico.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

La selva que existe en la Estación de Biología de "Los Tuxtlas" (EBLT) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM), donde se llevó a cabo el presente estudio, se conoce como selva alta perennifolia y está mezclada con zonas de cultivo, pastizales y acahuales (Estrada *et al.* 1985; Coates - Estrada y Estrada 1986).

Ubicación. La Estación de Biología "Los Tuxtlas" es una reserva de aproximadamente 700 Has. localizada en el macizo montañoso conocido con el mismo nombre, en el sur del estado de Veracruz, con una altitud de 150 a 530 m entre los 95°04' y 95°09' oeste y 18°34' y 18° 36' norte (Estrada *et al.* 1985; Coates - Estrada y Estrada 1986; González *et al.* 1997; Figura 3).

Clima. En esta región existe el grupo de climas cálido A, con una temperatura media anual mayor de 22°C y el subgrupo semicálido A(C), cuya temperatura media anual es mayor de 18°C (Soto y Gama 1997). La zona de los Tuxtlas se ve afectada por la presencia de ciclones tropicales y de vientos conocidos localmente como "nortes", que ocurren de septiembre a febrero. Tiene una precipitación media anual de 4900 mm con una época de lluvias que va de junio a febrero, y una época de secas entre marzo y mayo (Soto y Gama 1997).

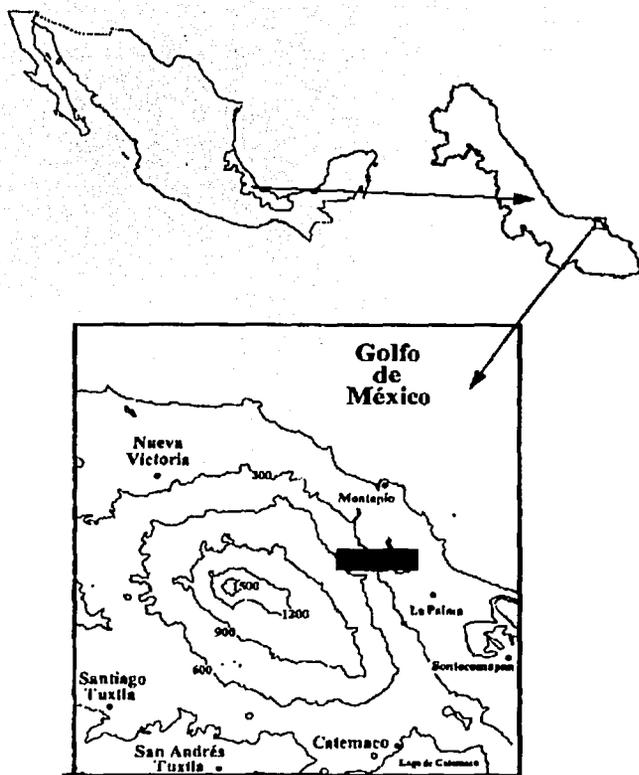


Figura 3. Localización de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz (zona oscura), según, González *et al.* (1997).

Fauna. La fauna de "Los Tuxtlas" es rica y diversa, los insectos constituyen el grupo de especies más variadas y muchos de ellos forman parte de importantes procesos biológicos para la dinámica de las selvas. Se han identificado más de 97 especies de reptiles y más de 50 especies de anfibios. La comunidad de aves esta representada por especies migratorias (30%) y residentes (70%). Dentro de los mamíferos se han registrado unas 90 especies, y son los miembros de los órdenes Chiroptera, Rodentia y Carnívora los que representan el 77% del total de las especies (Coates-Estrada y Estrada 1986).

Vegetación. La vegetación de esta reserva corresponde a selva alta perennifolia (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997) donde la mayor parte de las especies utilizan la vía fotosintética C₃. En cambio, las plantas con vía fotosintética CAM están poco representadas en la zona ya que sólo existen tres géneros de cactáceas epífitas, con tres especies del género *Epiphyllum*, dos de *Rhipsalis* y una de *Selenicereus* (Estrada *et al.* 1985; Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Los árboles son característicamente altos, de troncos gruesos, con copas aplanadas y la mayoría con hojas de pequeñas a medianas. Entre los árboles más grandes se encuentra *Ficus yoponensis*, que en los suelos profundos de esta selva alta perennifolia, llega a medir hasta 40 m de altura. La familia con mayor número de especies es Orquidaceae y los géneros más diversos son *Epidendrum* (Orchidaceae), *Ficus* (Moraceae) y *Piper* y *Piperomia* (Piperaceae). Es vasta la presencia de lianas o bejucos, de palmas como *Astrocaryum mexicanum* y *Chamedorea pinnatifrons*, y de epífitas (González *et al.* 1997).

Fenología. En la selva de "Los Tuxtlas", la intensidad y duración de los periodos de foliación, floración y fructificación están relacionadas con el efecto de factores tales como la alternancia de periodos de sequía y lluvia, y altas y bajas temperaturas. Sin embargo, la precipitación pluvial es el factor que influye de manera determinante en los procesos de floración y fructificación (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Estrada y Coates-Estrada 2001).

La foliación se mantiene durante todo el año mediante la combinación de diferentes comportamientos de producción y caída de hojas de cada especie. La floración ocurre abundantemente en la época seca, aunque hay especies con flores todo el año, y la fructificación aumenta en general durante las lluvias y disminuye durante los nortes y los primeros meses de sequía, sin embargo hay frutos durante todo el año (Carabias-Lillo y Guevara 1985).

Sitios de muestreo. Los sitios de colecta se eligieron por su cercanía a cuerpos de agua y por la disponibilidad de frutos de la vegetación circundante (Figura 4), a continuación se describen:

"La Estación" (95°06'30" oeste y 18°35'03" norte) ubicada cerca de un riachuelo, a unos metros de las instalaciones de la EBLT, donde existen varias especies de árboles, entre ellas *Ficus* spp., así como diferentes especies de arbustos de *Piper* spp., entre otros.

"La Huerta" (95°05'52" oeste y 18°37'33" norte) localizada en el ejido Ruiz Cortines, aproximadamente a tres km del poblado de Montepío, cerca de un río. Se cultivan especies de interés comercial como cacao, plátano y cítricos, entre otros frutos, que se mezclan con algunos remanentes de la selva.

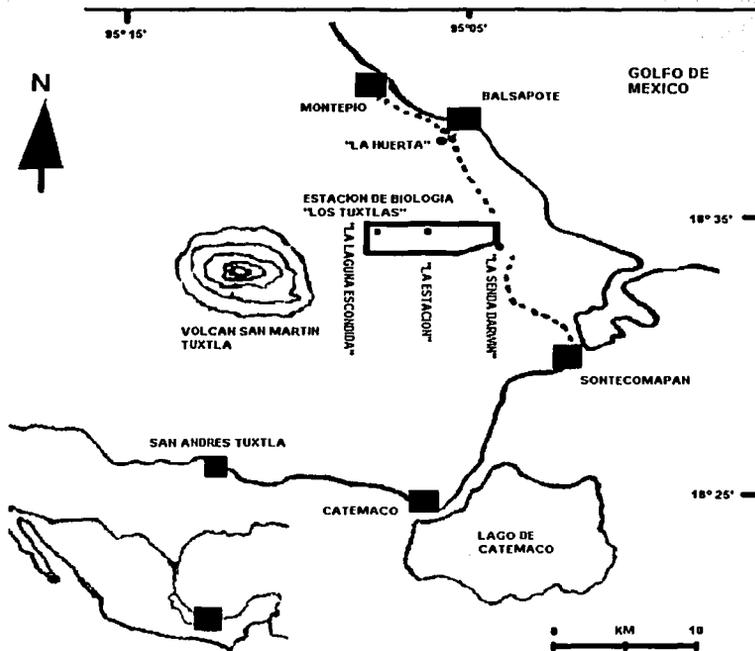


Figura 4. Sitios de captura de *Vampyroides caraccioli*, en "Los Tuxtlas", Veracruz, durante el periodo de muestreo: "La Estación"; "La Huerta"; "La Senda Darwin" y "La Laguna Escondida".

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

"La Senda Darwin" (95°04'25" oeste y 18°34'59" norte) localizada en la EBLT, por donde corre un arroyo temporal, y la vegetación corresponde a selva alta perennifolia.

"La Laguna Escondida" (95°06'17" oeste y 18°35'17" norte), es un cuerpo de agua alimentado por varios riachuelos, que desemboca en el mar, cerca de Montepío. La vegetación de la zona, es característica de selva alta perennifolia con una alta perturbación.

TRABAJO DE CAMPO

Para la realización del presente trabajo se llevaron a cabo seis salidas, una cada dos meses, a "Los Tuxtlas", Veracruz, durante 2001 a partir de enero. Cada periodo de muestreo duró una semana aproximadamente. Se usaron cinco redes de nylon de 12 x 2.5 m en cada uno de los sitios de colecta y permanecieron abiertas para la captura un periodo aproximado de ocho horas diariamente. Debido a que los organismos capturados durante 2001 no representan un número significativo, fue necesario usar los datos de *V. caraccioli* que fueron registrados a partir de 1997 (Cuadro 1).

Los organismos capturados fueron colocados en botes de plástico en los que previamente se habían puesto hojas de las plantas circundantes, para evitar que con el estrés de la captura se dañaran físicamente. Los murciélagos permanecieron en los botes durante un lapso mínimo de una hora para así poder colectar sus

muestras fecales en Copas Eppendorf etiquetadas con el nombre de la especie y su número de catálogo.

Cuadro 1. Número de organismos de *Vampyroides caraccioli* capturados a lo largo de cada año de la realización del proyecto.

	ENERO	MARZO	MAYO	JULIO	SEPTIEMBRE	NOVIEMBRE
1997	1	-	-	-	1	1
1998	-	4	-	-	-	-
1999	-	2	3	8	10	5
2000	-	-	-	-	-	-
2001	6	4	5	2	-	-

A cada individuo se le identificó con ayuda de una clave de campo para murciélagos (Medellín *et al.* 1997). Se determinó su sexo y su estado reproductivo. Las hembras fueron clasificadas como gestantes si por palpación directa en el abdomen se detectaba la presencia de un embrión, como lactantes, si se registraba alopecia alrededor del pezón y salida de leche al ejercer una ligera presión, y como inactivas cuando no presentaban ninguna de las condiciones anteriores (Racey 1988). En los machos el estado reproductivo se determinó por observación de la posición de los testículos, escrotados para los activos y abdominales para los inactivos (Herrera *et al.* 2002).

De cada individuo se tomó una muestra de sangre de aproximadamente 80 microlitros mediante una punción en la vena antebraquial, con una aguja para insulina. La sangre se colectó con un capilar y se colocó en Copas Eppendorf con etanol al 70%, el vial fue etiquetado con el nombre de la especie y su número de catálogo (Herrera *et al.* 2001a, b; 2002).

De forma paralela se colectaron insectos usando una trampa de luz ultravioleta en los mismos sitios donde se colocaron las redes. Los insectos se guardaron en frascos de vidrio con alcohol al 70%. También se colectaron frutos en diferentes transectos dentro de la Estación de Biología. Las muestras de frutos e insectos fueron etiquetadas con el sitio de muestro, fecha y nombre de la especie.

TRABAJO DE LABORATORIO

Análisis isotópico. Las muestras de sangre se colocaron en una estufa a 35°C durante aproximadamente cuatro días para ser secadas. Después, las muestras fueron refrigeradas hasta que se enviaron al Servicio Canadiense de Vida Silvestre, donde cada una fue pulverizada en un mortero, de la muestra pulverizada se tomó aproximadamente 1 mg en estaño para ser sometida a combustión en un analizador elemental Robo-Prep a 1800°C. Las muestras de insectos y de frutos, al igual que las muestras de sangre fueron secados para su posterior análisis isotópico (Herrera *et al.* 2001a, b; 2002).

La combustión resultó en la separación de gases que fueron analizados en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa

20:20 (CFIRMS) para estimar las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno. El CFIRMS incluye la medición secuencial automatizada de las muestras (cuyos valores no se conocen) y las compara con un material de referencia. Se usaron dos estándares (de albúmina de huevo) por cada cinco muestras analizadas. Se aplicó el mismo procedimiento para las muestras de plantas e insectos (Herrera *et al.* 2001a)

Con este análisis se obtuvieron las proporciones de los isótopos estables de carbono y nitrógeno de cada muestra, denominadas δ y expresadas en partes por mil (‰), en relación con estándares internacionales de piedra caliza Pee Dee del Gran Cañón en Estados Unidos de América para el carbono y de nitrógeno atmosférico (N₂) para el nitrógeno, mediante la ecuación:

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

donde:

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

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

Posteriormente, se estimó la contribución relativa de plantas e insectos a la dieta de cada murciélago, con el modelo mixto (Fleming 1995) siguiente:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{SANGRE}} = p (\delta^{15}\text{N}_{\text{FRUTOS}} + \alpha_F) + (1-p) (\delta^{15}\text{N}_{\text{INSECTOS}} + \alpha_I)$$

donde:

p = contribución relativa de frutos de la dieta, asimilada en los tejidos del murciélago, α_F = factor de fraccionamiento isotópico con una dieta de frutos, y α_I = factor de fraccionamiento isotópico con una dieta de insectos. Debido a que no existe una estimación del fraccionamiento isotópico del nitrógeno en murciélagos, se asumió que $\alpha_F = \alpha_I$ y se usó el valor de 3.4%, citado para animales en la literatura (Post 2002).

Para estimar la contribución relativa de fuentes C_3 y C_4 -CAM se usó la ecuación:

$$\delta^{13}C_{\text{SANGRE}} = p (\delta^{13}C_{C_3} + \alpha_{C_3}) + (1-p) (\delta^{13}C_{C_4-CAM} + \alpha_{C_4-CAM})$$

donde:

p = contribución relativa de fuentes C_3 de la dieta, asimilada en los tejidos del murciélago, α_{C_3} = factor de fraccionamiento isotópico con una dieta de plantas cuya vía fotosintética es C_3 y α_{C_4-CAM} = factor de fraccionamiento isotópico con una dieta de plantas cuya vía fotosintética es C_4 o CAM. Tampoco existe una estimación del fraccionamiento isotópico del carbono para murciélagos, por lo que se asumió que $\alpha_{C_3} = \alpha_{C_4-CAM}$ cuyo valor citado en la literatura es de 1‰ (Hobson y Clark 1992b).

Análisis visual de heces. Se colocaron las heces en una caja de Petri a la que se le agregó un poco de agua, y con la ayuda de agujas de disección se disgregó el contenido para separarlo y hacer una estimación porcentual de los tipos de alimento presentes en cada una de las muestras. Las categorías que se

determinaron fueron: materia vegetal (pulpa y/o semillas y/o polen) y materia animal (insectos o partes de ellos). La observación fue directa y con ayuda de un microscopio óptico. Las plantas fueron identificadas taxonómicamente por personal del Instituto de Biología.

Análisis estadístico. Se hizo estadística descriptiva para la representación mediante cuadros de la composición isotópica(‰) de las muestras de sangre de *V. caraccioli*, así como para la contribución relativa (%) de sus fuentes de alimento, y para la proporción de alimentos encontrados en sus muestras fecales. Se aplicó análisis de varianza (ANOVA; StatSoft 1991) para estimar si existían diferencias significativas entre los valores medios de la contribución relativa de plantas o insectos respecto al tiempo (meses del año) y al sexo (hembras o machos). Para examinar la variación en la contribución relativa de plantas o insectos se utilizó a la contribución relativa de plantas como variable dependiente debido a que los porcentajes de contribución relativa de plantas e insectos no son mutuamente independientes. De manera similar, para el análisis de la contribución relativa de plantas C₃ y CAM en la dieta del murciélago, se usó la contribución relativa de fuentes C₃ como variable dependiente.

RESULTADOS

COMPOSICIÓN ISOTÓPICA

Existió poca variación a lo largo del año en la composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de la sangre de *V. caraccioli* (Cuadro 2). Los alimentos se separaron en tres grupos isotópicamente distintos (Figura 5). Se colectaron 167 muestras de plantas C₃, principalmente de los géneros *Ficus*, *Piper* y *Cecropia* de las familias Moraceae, Piperaceae y Cecropiaceae respectivamente, y tres muestras de plantas CAM de *Epiphyllum crenatum* de la familia Cactaceae. Se colectaron 150 muestras de insectos C₃, principalmente de los órdenes Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Homóptera, Hymenoptera y Lepidoptera. No se colectaron insectos CAM-C4 porque las plantas CAM-C4 en la región son poco abundantes. Los nombres de las especies de las plantas colectadas y de los órdenes de los insectos aparecen en los Apéndices I y II.

No existieron variaciones significativas a lo largo del año en la contribución relativa de los frutos (Tiempo, $F_{5,40} = 0.99$; $p = 0.43$), por lo que casi la totalidad de los requerimientos proteínicos de *V. caraccioli* durante el periodo de muestreo fueron satisfechos a partir de plantas (frutos; Cuadro 3). Sin embargo, la contribución relativa de las plantas en las hembras a través del año fue mayor que en los machos (Sexo, $F_{1,40} = 4.48$; $p = 0.04$; Figura 6). La interacción del periodo de muestreo con el sexo no fue significativa (Tiempo-Sexo, $F_{5,40} = 0.99$; $p = 0.43$).

Cuadro 2. Composición isotópica (‰) de las muestras de sangre de *Vampyrodes caraccioli*, capturados en "Los Tuxtías", Veracruz.

MES	$\delta^{15}\text{N}$ (MEDIA \pm D.E.)	NÚMERO DE ORGANISMOS	$\delta^{13}\text{C}$ (MEDIA \pm D.E.)
ENERO	3.38 ± 1.28	7	-26.80 ± 0.22
MARZO	3.37 ± 1.07	10	-26.50 ± 0.43
MAYO	2.29 ± 0.73	8	-26.48 ± 0.24
JULIO	2.10 ± 0.84	10	-26.50 ± 0.36
SEPTIEMBRE	2.04 ± 0.88	11	-26.66 ± 0.38
NOVIEMBRE	3.32 ± 2.10	6	-26.48 ± 0.29

D.E. Desviación estándar

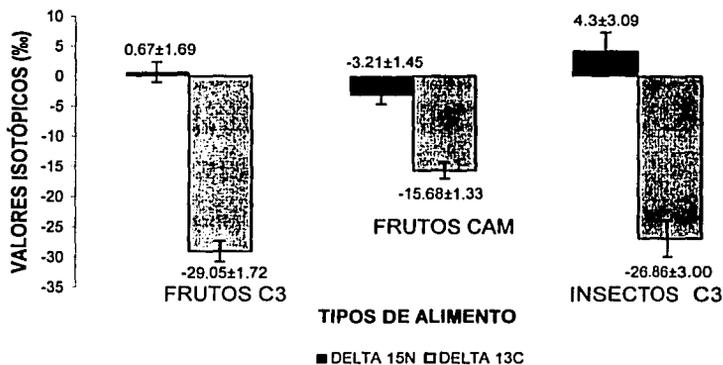


Figura 5. Composición isotópica de los posibles tipos de alimento consumidos por *Vampyrodes caraccioli* considerados para el presente estudio (media \pm desviación estándar).

Cuadro 3. Contribución relativa de las fuentes de alimento vegetal a la dieta de *Vampyroides caraccioli* (media \pm desviación estándar) de "Los Tuxtlas", Veracruz.

MES	CONTRIBUCIÓN RELATIVA DE FRUTOS (%) (MEDIA \pm D.E.)	NÚMERO DE MUESTRAS
ENERO	94.52 \pm 14.49	7
MARZO	94.39 \pm 17.74	10
MAYO	100.00 \pm 0	8
JULIO	100.00 \pm 0	10
SEPTIEMBRE	100.00 \pm 0	11
NOVIEMBRE	83.10 \pm 27.93	6

D. E.= Desviación estándar

Las hembras lactantes y gestantes tuvieron los mismos valores (100 \pm 0) en la contribución relativa anual de los frutos como fuente de proteína que las hembras sexualmente inactivas (100 \pm 0; Figura 7).

Vampyroides caraccioli se alimentó exclusivamente de fuentes C₃ durante el año (Cuadro 4) sin fluctuaciones en tiempo (Tiempo, F_{5,40} = 2.26; p = 0.06), en sexo (Sexo, F_{1,40} = 0.18; p = 0.91), ni en la interacción de ambos factores (Tiempo-Sexo, F_{5,40} = 0.53; p = 0.75).

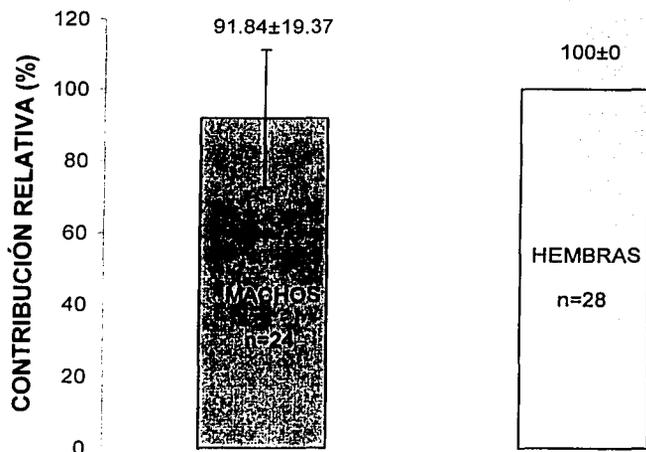
Cuadro 4. Contribución relativa de las fuentes de alimento C3 a la dieta de *Vampyrodes caraccioli* (media \pm desviación estándar) de "Los Tuxtlas", Veracruz.

MES	NÚMERO DE MUESTRAS	CONTRIBUCIÓN RELATIVA DE FUENTES C3 (%) (MEDIA \pm D.E.)
ENERO	7	92.46 \pm 3.68
MARZO	10	88.14 \pm 3.15
MAYO	8	88.46 \pm 2.00
JULIO	10	88.28 \pm 2.71
SEPTIEMBRE	11	89.53 \pm 2.85
NOVIEMBRE	6	88.16 \pm 2.15

D. E.= Desviación estándar

CONTENIDO DE LAS MUESTRAS FECALES

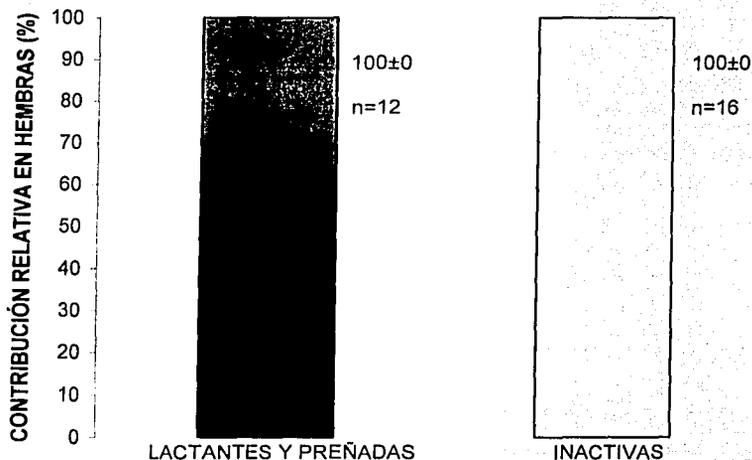
Durante el periodo de muestreo se capturaron 52 individuos de *V. caraccioli*, 24 machos y 28 hembras. De los 52 ejemplares se obtuvieron sólo 18 muestras de heces (ninguna en el periodo de noviembre), las cuales estuvieron compuestas de restos de frutos exclusivamente (pulpa) y sólo en julio se hallaron semillas de *Cecropia obtusifolia* (Cuadro 5). No se encontraron restos de polen o insectos.



n= Tamaño de la muestra.

Figura 6. Contribución relativa anual de plantas, en machos y hembras de *Vampyroides caraccioli* (media ± desviación estándar), capturados en La Estación de Biología "Los Tuxtles", Veracruz.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



n= Tamaño de la muestra.

Figura 7. Contribución relativa anual de plantas, en hembras (preñadas y lactantes e inactivas) de *Vampyroides caraccioli* (media \pm desviación estándar), capturadas en La Estación de Biología "Los Tuxtles", Veracruz.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 5. Proporción (%) de alimentos encontrados en las muestras fecales de *Vampyroides caraccioli*, capturados de 1997 – 2001, en La Estación de Biología “Los Tuxtlas”, Veracruz.

MES	NÚMERO DE MUESTRAS	FRUTOS (%) (PULPA Y SEMILLAS)
ENERO	5	100
MARZO	1	100
MAYO	2	100
JULIO	5	100*
SEPTIEMBRE	5	100
NOVIEMBRE	0	-

*Este periodo fue el único en el que se encontraron semillas. Las semillas correspondieron a *Cecropia obtusifolia*.

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

Se capturaron organismos con evidencia de actividad reproductiva a lo largo de todo el año. El 36.36% de machos con testículos escrotados se encontró en el periodo de mayo (Figura 8) y en las hembras se observó actividad reproductiva de marzo a septiembre, con individuos en estado de gestación y lactancia a lo largo de todos estos meses (para el presente estudio se consideró a las hembras gestantes y lactantes como hembras activas reproductivamente debido a que el tamaño de la muestra era muy bajo si se tomaban por separado; Figura 9).

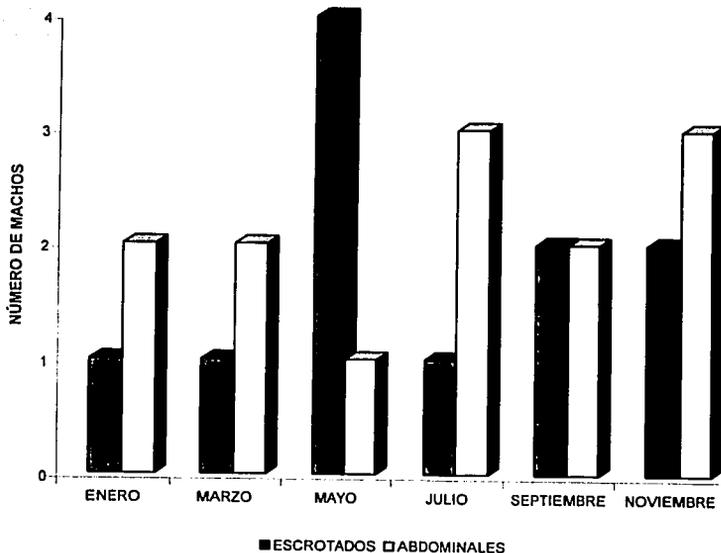


Figura 8. Actividad reproductiva en machos de *Vampyroides caraccioli*, capturados durante 1997 - 2001, en La Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

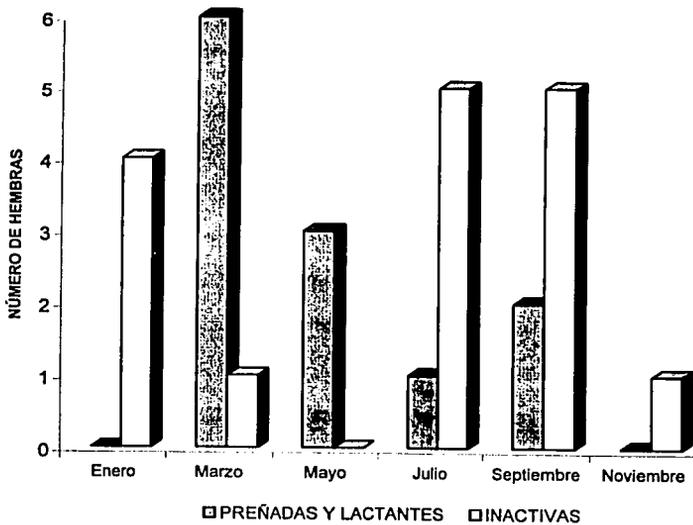


Figura 9. Actividad reproductiva de hembras de *Vampyroides caraccioli*, capturadas de 1997 - 2001, en La Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz.

DISCUSIÓN

CONTRIBUCIÓN RELATIVA DE FUENTES DE PROTEÍNA

Análisis isotópico. De acuerdo al análisis isotópico de nitrógeno, *V. caraccioli* se alimentó casi exclusivamente de fuentes vegetales (frutos) durante todo el año, porque obtuvo el 95.33% de las proteínas que utiliza de frutos y sólo el 4.67% de insectos (Cuadro 3). Esto es, los valores obtenidos mediante análisis isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ ubican a *V. caraccioli* en el nivel trófico de los frugívoros. Sin embargo, el modelo usado para obtener las proporciones relativas de cada fuente de alimento (Fleming *et al.* 1995) asume que un consumidor se alimenta de todos los tipos de presas posibles, con lo cual tiende a sobrestimar la proporción de alimentos que no se consumen frecuentemente y a subestimar el aporte de los consumidos con regularidad, por lo que el porcentaje del suministro de proteínas de los frutos podría ser mayor al estimado.

La presente investigación concuerda con estudios donde se ha demostrado que especies de murciélagos frugívoros como *Carollia perspicillata*, *Carollia brevicauda*, *Artibeus jamaicensis*, *Sturmira lilium* y *Rousettus aegyptiacus*, satisfacen sus requerimientos de proteína con una dieta a base de frutos en épocas no reproductivas (Delorme y Thomas 1996, 1999; Manzo y Estrada 2000; Ramírez 2000; Gutiérrez 2001; Herrera *et al.* 2001a, b). Más aún, si las hembras escogen especies ricas en nitrógeno como *Piper amalago*, o especies de los géneros *Cecropia* o *Chlorophora*, podrían satisfacer incluso sus requerimientos de nitrógeno en la lactancia (Herbst 1986).

Por otra parte, algunas especies pueden tener requerimientos de nitrógeno mucho más bajos de lo que se espera y por ello los pueden satisfacerlos adecuadamente con lo que consumen. Por ejemplo *Rousettus aegyptiacus* tiene requerimientos de nitrógeno 55% más bajos que lo esperado de las relaciones alométricas, $(0.247g\ N \cdot Kg^{-0.75} \cdot día)$; Korine *et al.* 1996). Algunos estudios realizados con marsupiales, también permiten observar que estos organismos poseen bajos índices de mantenimiento de los requerimientos de nitrógeno, como es el caso de la rata canguro roja *Aepyprymnus rufescens*, con un valor promedio por día de $0.199g\ N \cdot Kg^{-0.75} \cdot día$ (Wallis y Hume 1992). Así *V. caraccioli* no compensa la deficiencia de proteínas de los frutos mediante el consumo de insectos, como algunos autores han sugerido para los murciélagos frugívoros americanos (Ayala y D Alessandro 1973; Gardner 1977).

El valor de los frutos como fuente de proteína para un frugívoro, depende de la composición y el contenido del fruto, y de la capacidad de asimilación y digestibilidad, así como de los requerimientos de proteína del frugívoro (Herbst 1988; Martínez del Río 1994). Así, una dieta basada en frutos puede estar acompañada de mecanismos para hacer frente a un suministro relativamente bajo de nitrógeno, como son el incremento en el índice de consumo, periodos prolongados de alimentación, y especialización en sistemas digestivos (Mattson 1980). En general, los mamíferos que se alimentan mayoritariamente de frutos tienen una morfología intermedia de acuerdo a la naturaleza de los frutos y a la tendencia de los organismos a complementar su dieta con hojas o materia animal (Chivers y Hladik 1980). Por ejemplo, los miembros de la subfamilia

Stenodermatinae están anatómicamente especializados para consumir frutos, ya que su intestino es más grande que el de polívoros o nectarívoros y sus hileras intestinales poseen complejos plegamientos que retardan el vaciado gástrico (Fleming 1988).

Además, los murciélagos frugívoros son capaces de reducir el índice de salida de nitrógeno orgánico, pues su orina contiene bajos niveles de nitrógeno y urea (Fleming 1988; Delorme y Thomas 1999), y en sus heces limitan la pérdida de nitrógeno. Por ejemplo, en *Carollia perspicillata* se encontraron bajos valores de nitrógeno metabólico fecal, lo que equivale a una mayor retención de nitrógeno (Delorme y Thomas 1996, 1999).

En otro orden de ideas, los valores isotópicos del carbono muestran que los alimentos consumidos por *V. caraccioli* correspondieron casi en su totalidad a fuentes C₃ (89.17%) durante el periodo de muestreo, sin variaciones significativas entre sexos o periodos de tiempo. Estos valores concuerdan con los obtenidos en estudios realizados a los murciélagos *Artibeus jamaicensis* y *Glossophaga soricina* de "Chamela", Jalisco, cuyos valores de contribución relativa de C₃ son de 88% y 78% respectivamente. Estudios realizados en "Los Tuxtlas", Veracruz con los murciélagos frugívoros *Sturmira lilium* y *A. jamaicensis* también mostraron los característicos valores de la vía fotosintética C₃ (Herrera *et al.* 2001a, b), sin que existieran variaciones entre sexos o época del año.

Contenido de muestras fecales. El análisis del contenido de heces muestra que la dieta de *V. caraccioli* consiste exclusivamente de frutos, ya que a pesar de que sólo se colectaron 18 muestras, el 100% de ellas consistió de pulpa, y en ningún caso se encontraron restos de insectos o polen, lo cual concuerda con lo reportado para esta especie (Gardner 1977; Estrada y Coates-Estrada 2001). En el periodo julio se colectaron semillas de *Cecropia obtusifolia*, sin embargo, como no se realizó una identificación de los frutos por pulpa, debido a que las muestras fueron analizadas después de varios días de colecta (hasta llegar al Instituto de Biología) y el contenido de las muestras fecales era poco y bastante diluido, no es posible asegurar que *V. caraccioli* se alimente mayor o exclusivamente de *C. obtusifolia*. Villa-Ramírez (1966), por ejemplo, considera a *V. caraccioli* como un frugívoro especialista en *Ficus.*, mientras que Eisenberg y Redford (1999) describen que además de higos, *V. caraccioli* se alimenta de plátano y papaya. Se requiere, sin embargo, la colecta de un mayor número de muestras para hacer una identificación por pulpa y con ello, conocer la identidad taxonómica de todas las especies vegetales de que *V. caraccioli* se alimenta en la selva de "Los Tuxtlas".

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA Y REQUERIMIENTOS PROTEÍNICOS

Patrón reproductivo. Los murciélagos frugívoros en ambientes tropicales que exhiben estacionalidad en abundancia de frutos, tenderán a ajustar sus patrones reproductivos al tiempo del año en el que el suministro de energía sea abundante (Eisenberg 1989). Por esto, el patrón de nacimientos esta restringido a la mayor disponibilidad de alimento y a la temperatura (Fleming 1988; Bronson 1989;

Robbins 1993). Para *V. caraccioli*, se ha descrito la existencia de un patrón reproductivo poliéstrico bimodal (Medellín *et al.* 1986; Fleming 1988), que ocurre en especies cuyo suministro alimentario varía estacionalmente en abundancia, pero que es suficientemente alto a lo largo del año para soportar dos nacimientos por hembra, debido a que, como en la mayoría de los mamíferos, los costos energéticos aumentan durante la gestación y la lactancia (Fleming 1988; Bronson 1989; Robbins 1993). Sin embargo, en la selva de "Los Tuxtlas" hay disponibilidad de frutos a lo largo de todo el año y debido a la actividad reproductiva que muestra *V. Caraccioli*, Estrada y Coates-Estrada (2001) lo ubican con un patrón poliéstrico estacional, porque muestra varios picos de hembras preñadas y lactantes (tres o más picos, que lo distinguen del patrón poliéstrico bimodal, según Willing 1985) a lo largo del año.

Estacionalidad y disponibilidad de fuentes de alimento. Un indicio de que los frutos son una fuente adecuada de proteína y energía durante la gestación y la lactancia (Gutiérrez 2001) es que los nacimientos coincidan con los picos de fructificación (Fleming 1988; Bronson 1989; Eisenberg 1989) durante la estación húmeda (Humphrey y Bonaccorso 1979). Esto permite que no existan jóvenes destetados cuando el suministro de alimento es bajo, generalmente durante la época seca (Wilson 1979).

De acuerdo con los resultados obtenidos, *V. caraccioli* no muestra variaciones en la alimentación durante la gestación o la lactancia, que son los periodos más críticos de la época reproductiva. Para La Estación de Biología "Los

Tuxtla", previamente se observó una asociación positiva entre el porcentaje mensual de hembras lactantes y preñadas con el porcentaje de frutos maduros (Estrada y Coates-Estrada 2001). Así, las hembras de *V. caraccioli* para el presente estudio, mostraron actividad reproductiva de marzo a octubre, con picos de fructificación de abril a julio y de septiembre a octubre (Carabias-Lilo y Guevara 1985; Estrada y Coates-Estrada 2001). De hecho, las únicas dos hembras registradas como lactantes ocurrieron en el periodo de mayo, es decir, al final de la época seca e inicio de la época de lluvias. Debido a que *V. caraccioli* muestra actividad reproductiva durante la mayor parte del año, su patrón reproductivo corresponde al poliéstrico estacional para aprovechar los recursos alimentarios de la región.

CONCLUSIONES

- De acuerdo a los valores de $\delta^{15}\text{N}$, *V. caraccioli* es un murciélago frugívoro que no complementa su dieta con otras fuentes de alimento ricas en proteína (como polen o insectos) a lo largo de todo el año. Tampoco existen cambios en la alimentación de *V. caraccioli* relacionados con la condición reproductiva de las hembras, y aunque la contribución relativa de frutos es mayor en las hembras que en los machos, la variación no es significativa.
- Las fuentes de proteína de *V. caraccioli* fueron frutos C3 durante todo el año, sin que existieran cambios entre machos y hembras, o variación de acuerdo con la época del año.
- El análisis de muestras fecales apoya los resultados del análisis isotópico. *V. caraccioli* se alimentó exclusivamente de frutos durante todo el año.

LITERATURA CITADA

- Adams, T. S., y R. W. Sterner. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ^{15}N enrichment. *Limnology and Oceanography* 2: 601 - 607.
- Álvarez-Castañeda, S. T., y T. Álvarez. 1991. Los murciélagos de Chiapas. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), Instituto Politécnico Nacional (IPN). México.
- Álvarez, L. R. 1994. Geografía general del Estado de Oaxaca. Carteles Editores. Oaxaca, México.
- Álvarez, T., S. T. Álvarez-Castañeda, y J. C. López-Vidal. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México.
- Álvarez, T., y F. Lachica. 1991. Zoogeografía de los vertebrados de México. SITESA, Instituto Politécnico Nacional. México.
- Arroyo-Cabrales, J., y T. Álvarez. 1990. Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones de las grutas de Ioltún. Serie Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH). México.
- Ayala, S. C., y A. D' Alessandro. 1973. Insect feeding behaviour 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. *Oecologia* 11: 280 - 291.

- Bourlière, F. 1964. El mundo de los mamíferos. Juventud, S. A. Barcelona, España.
- Bronson, F. H. 1989. Mammalian reproductive biology. The University of Chicago Press. Chicago y Londres.
- Carabias-Lillo, J., y S. S. Guevara. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. Pp 27 - 66 en: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. Vol II. (Gómez-Pompa, A., y S. Del Amo, eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. Alhambra Mexicana, México.
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez, y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptoncyteris curasoae* (Chiroptera:Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. Journal of mammalogy 78: 1220 - 1230.
- Chivers, D. J., y C. M. Hladik. 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet. Journal of morphology 166: 337-386.
- Coates-Estrada. 1992. Las selvas tropicales húmedas de México. Recurso poderoso pero vulnerable. Fondo de Cultura Económica (FCE). La ciencia para todos. México.
- Coates Estrada, R., y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología de "Los Tuxtlas". Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Coates-Estrada, R., y A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 4:157-172.
- Coates-Estrada, R., A. Estrada, D. Pashey y W. Barrow. 1985. Lista de las aves de la Estación de Biología de Los Tuxtlas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Cunningham, S. A. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne Ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82: 1527-1536.
- 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 B* 166: 427 -434.
- Delorme, M., y D. W. Thomas. 1999. Comparative analyses of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomid fruit - bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodid fruit - bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative physiology B* 196: 123 -132.
- De Niro, M. J., y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495 -506.
- Des Marais, D. J., J. M. Mitchell, W. G. Meinschein, y J. M. Hayes. 1980. The carbon isotope biogeochemistry of the individual 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.

- Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana. Volume 1.* The University of Chicago Press. Chicago y Londres.
- Eisenberg, J. F., y K. H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana. Volume 3.* The University of Chicago Press. Chicago y Londres.
- Estrada, A. R., Coates-Estrada, y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. Pp. 379-393 en: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. Vol II.* (Gómez-Pompa, A., y S. Del Amo, eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. Alhambra Mexicana, México.
- Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 17: 627-646.
- Fenton, M. B. 1992. *Bats. Facts on file.* Nueva York-Oxford. Estados Unidos de América.
- Fleming, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287 - 325 en: *Ecology of bats.* (Kunz, T. H., ed.). Plenum Press. Nueva York, Estados Unidos de América.
- Fleming, T. H. 1988. *The short - tailed fruit bat.* The University of Chicago Press. Chicago y Londres.
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar- feeding birds and mammals track their food resources? Pp. 355-391 en: *Effects of resource distribution on*

- animal-plant interactions (Hunter, M., y D. Price eds). Academic Press, San Diego.
- Fleming, T. H. 1993. Plant-visiting bats. *American Scientist* 85. Estados Unidos de América.
- Fleming, T. H. 1995. The use of stable isotopes to study the diets of plant – visiting bats. *Symposia of the Zoological Society of London* 67: 99-110.
- 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 isotopes analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- Gannes, L. Z., D. M. O' Brien, y C. Martínez del Río. 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78: 1271 - 1276.
- Gardner A. L. 1977. Feeding Habits. Pp 293-350 en: *Biology of the bats of the New World family Phyllostomatidae* (R. J. Baker, J. K. Jones, y D.C. Carter, eds.). Parte I. Special Publications of the Museum of Texas Technical University. Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- González, S. E., R. Dirzo, y R. Vogt. 1997. Introducción. *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México.
- Gutiérrez, E. 2001. Importancia de frutos e insectos en la alimentación del murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* (Phyllostomidae) en "Los Tuxtlas", Ver. Mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores IZTACALA, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Herbst, L. H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica* 18: 39-44.
- Herbst, L. H. 1988. Methods of nutritional ecology of plant - visiting bats. Pp. 233 – 246 en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T. H., edr.). Washington, D. C.
- Herrera, M. L. G., T. H. Fleming, y J. S. Findley. 1993. Geographic variation in carbon composition the pallid bat, *Antrozous pallidus*, and dietary implications. *Journal of Mammalogy*. 74: 601 - 606.
- Herrera, M. L. G., T. H. Fleming, y L. S. Stenberg. 1998. Trophic relationships in a neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. *Tropical Ecology*. 39: 23-29.
- Herrera, M. L. G., K. A. Hobson, M. L. Mirón, P. N. Ramírez, C. G. Méndez, y V. Sánchez-Cordero. 2001a. 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.
- Herrera, M. L. G., K. Hobson, A. Manzo, V. Sánchez-Cordero, y G. Méndez 2001b. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica* 33: 520-528.
- Herrera, M. L. G., E. Gutiérrez, K. A. Hobson, B. Altube, W. G. Díaz y V. Sánchez-Cordero. 2002. Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats. *Oecologia* 133: 280 – 287.
- Hill, J. E., y J. D. Smith. 1992. *Bats a natural history*. University of Texas Press Austin, Estados Unidos de América.

- Hobson, K. A., y R. G. Clark. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of ^{13}C in tissues. *Condor* 94: 181 - 188.
- Hobson, K. A., y R. G. Clark. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: Factor influencing diet tissue fractionation. *Condor* 94: 189 - 197.
- Hobson, K. A., y H. E. Welch. 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses. *Marine Ecology Progress Series* 84: 9-18.
- Hobson, K. A., R. T. Alisauskas, y R. G. Clark. 1993. Stable - nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor* 95: 388 - 394.
- Humfrey, S. R., y F. J. Bonaccorso. 1979. Population and community ecology. .Pp 317-378 en: *Biology of the bats of the New World family Phyllostomatidae* (R. J. Baker, J. K. Jones, y D.C. Carter, eds.). Parte III. Special Publications of the Museum of Texas Tech University. Museum of Texas Technical University, Lubbock, Texas
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. Pp 61-82 en: *Historia Natural de Los Tuxtlas* (González, S. E., Dirzo, R., y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Kelly, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1-27.

- Korine, C., Z. Arad, y A. Arieli. Nitrogen and energy balance of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* on natural fruit diets. *Physiological Zoology* 69: 618-634.
- Kramer, P. J., y T. T. Kozlowsky. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press. Nueva York.
- Kunz, T. H., y C. A. Díaz. 1995. Folivory in fruit-eating bats with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica* 27: 106-120.
- Manzo, A. A., y B. D. A. Estrada, 2000. Variación estacional de hábitos alimenticios en *Stumira liliun* y *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae) mediante el uso de marcadores isotópicos de Carbono y Nitrógeno. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Mattson, W. J. Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecological Systems* 11: 119-161.
- Martínez del Río, C. 1994. Nutritional ecology of fruit - eating and flower - visiting birds and bats. Pp 103-127 en: *The digestive system in mammals: food, form and function* (Chivers, D. J., y P. Langer, eds.). Cambridge University Press, Gran Bretaña.
- Medellín, R., G. Urbano-Vidales, O. Sánchez-Herrera, S. G. Tellez-Girón, y W. H. Arita. 1986. Notas sobre murciélagos del Este de Chiapas. *The Southwestern Naturalist* 31: 532 - 535.
- Medellín, R., H. Arita, y O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. Asociación mexicana de Mastozoología, A. C. México.

- Medellín, R. A., y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and distributed habitats of Chiapas, México. *Biotropica* 31: 478-485.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57 - 104 en: *Ecology of bats* (Kunz, T.H., edr.). Plenum Press. Nueva York y Londres, Estados Unidos de América.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp. 31 - 45 en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H., edr.). Smithsonian Institution Press. Washington D. C.
- 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 en la Bahía de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores ZARAGOZA, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Robbins, C. T. 1993. *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press, INC. Nueva York. Estados Unidos de América.
- Sánchez, H. C., y M. L. A. Romero. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche. Una propuesta para su conservación. Cuadernos del Instituto de Biología, núm. 24. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Sarakinos, H. C., M. L. Jonson, y M. J. Vander Zaden. 2002. A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. *Canadian Journal of Zoology* 80: 381-387.

- Soto M. y L. Gama. 1997. Climas. Pp 7 – 23 en: Historia Natural de Los Tuxtlas (González, S. E., R. Dirzo, y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- StatSoft. 1991. Statistica. StatSoft, Inc., Tulsa, Estados Unidos de América.
- Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology*. 57: 457-467.
- Thomas, D. W. 1988. Analysis of diets of plant - visiting bats. Pp 211 – 220 en: Ecological and behavioral methods for the study of bats (Kunz, T. H., edr.). Smithsonian Institution Press, Washington D. C., Estados Unidos de América.
- 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*. 57: 32 - 37.
- Torres-Orozco, R. B., C. Jiménez-Sierra, A. E. L. Buen, y A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. Pp 33 – 41 en: Historia Natural de Los Tuxtlas (González, S. E., Dirzo R., y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Urquiza, G. 1988. El mundo secreto de los murciélagos. *Ciencias* 10: 41-44. México.
- Vaughan T., J. Ryan, y N. Czaplewski. 2000. Mammalogy. Sanders College Publishing. Nueva York, Estados Unidos de América.
- Villa-Ramírez, B. 1966. Los murciélagos de México, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Wallis, I., y I. Hume. 1992. The maintenance nitrogen requirements of potorine marsupials. *Physiological Zoology* 65: 1246-1270.
- Willing, M. R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado Biomes in Northeast Brazil. *Journal of Mammalogy* 66: 668-681.
- Willis B. K. , M. R. Willing, y J. J. Knox Jr. 1990. *Vampyroides caraccioli*. *Mammalian species* 359: 1 – 4. American Society of Mammalogists.
- Wilson, D. E. 1979. "Reproductive patterns". Pp. 317-378 en: *Biology of the bats of the New World family Phyllostomatidae* (R. J. Baker, J. K. Jones, y D. C. Carter, eds.). Parte III. Special Publications of the Museum of Texas Technical University. Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas.

APÉNDICE I. Listado de las especies vegetales con frutos recolectados en
 "Los Tuxtlas", Veracruz, durante 2001. (Nombres científicos y
 secuencia taxonómica, según Ibarra et al. 1997).

FAMILIA	ESPECIE	E	M	M	J	S	N
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i>		*				
	<i>Spondias radlkoferi</i>						*
	<i>Tapirira mexicana</i>						*
	<i>Tabernaemontana alba</i>				*		
Apocynaceae	<i>Chamaedorea alternans</i>		*				
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>					*	*
	<i>Oreopanax obtusifolia</i>				*		
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	*					
Cactaceae	<i>Epiphyllum crenatum</i>					*	
Caesalpiniaceae	<i>Cynometra retusa</i>				*	*	*
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	*			*	*	
Clusiaceae	<i>Callophyllum brasiliense</i>					*	
	<i>Clusia flava</i>					*	
	<i>Rheedia edulis</i>					*	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylon panamensis</i>			*			
Euphorbiaceae	<i>Tetrochidium rotundatum</i>	*					
Flacourtiaceae	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>						*
Icacinaceae	<i>Mappia racemosa</i>				*		
Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i>						*
	<i>Nectandra schiedeana</i>				*		
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crasifolia</i>					*	
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i>		*				
Melastomataceae	<i>Conestegia xalapensis</i>	*		*			
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>		*				
	<i>Guarea grandifolia</i>		*				
Moraceae	<i>Trichillia moschata</i>				*		
	<i>Brosinum latencens</i>				*		
	<i>Brosinum allicastrum</i>				*		
	<i>Clarisia biflora</i>				*		
	<i>Ficus sp.</i>				*		
	<i>Ficus insípida</i>	*	*		*		
	<i>Ficus máxima</i>	*					
	<i>Ficus pertusa</i>				*	*	*
	<i>Ficus perforata</i>				*		
	<i>Ficus petensis</i>				*		
<i>Ficus yoponensis</i>	*	*	*	*	*	*	
	<i>Pseudolmedia oxiphyllaria</i>			*			

Myrsinaceae	<i>Icacorea compressa</i>	*			
	<i>Parathesis lenticellata</i>		*	*	*
	<i>Parathesis psychotrioides</i>		*	*	
Myrtaceae	<i>Eugenia sp.</i>				*
	<i>Eugenia acapulcensis</i>				*
	<i>Eugenia oerstedeaana</i>				*
	<i>Psidium guayaba</i>		*	*	
Passifloraceae	<i>Pasiflora helleri</i>		*		
Piperaceae	<i>Piper sp.</i>	*	*		
	<i>Piper aduncum</i>	*			
	<i>Piper auritum</i>		*	*	*
	<i>Piper hispidum</i>				*
	<i>Piper lapathifolium</i>		*		
	<i>Piper peltata</i>		*	*	*
	<i>Piper sanctum</i>		*	*	
	<i>Piper umbellata</i>				*
Plygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i>				*
Rubiaceae	<i>Psychotria flava</i>				*
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i>		*		
Sapindaceae	<i>Paulina clavijera</i>	*			
	<i>Paulina costata</i>				*
	<i>Paulina venosa</i>	*			
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens var.</i>		*		
	<i>Juanulloa mexicana</i>		*		
	<i>Solanum umbellatum</i>		*		
Urticaceae	<i>Urera caracasana</i>		*		
Vitaceae	<i>Cissus microcarpa</i>		*	*	

APÉNDICE II. Listado de los órdenes de insectos recolectados en “Los Tuxtlas”, Veracruz, durante 2001. (Nombre de los órdenes según Brusca y Brusca 1990).

ORDEN	E	M	M	J	S	N
Blattodea	*	*				
Coleoptera	*	*	*	*	*	*
Diptera	*	*	*	*	*	
Ephemeroptera				*		
Hemiptera	*	*		*	*	
Homoptera	*	*		*		
Hymenoptera	*		*	*	*	
Lepidoptera	*	*	*	*	*	*
Mantodea		*				
Megaloptera			*			
Orthoptera		*	*	*	*	
Phasmida		*				
Trichoptera	*		*	*	*	

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**