



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"Determinación de fuentes de proteína en la dieta  
del Mosquerito ocrillo, *Mionectes oleagineus*  
(Passeriformes: Tyrannidae) de Los Tuxtlas  
Veracruz, mediante el uso de isótopos  
estables de C y N."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G A  
P R E S E N T A :  
MALINALLI RODRIGUEZ GALINDO



DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTAL



2004 FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



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.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Rodríguez Galindo Malinalli

FECHA: 7-Febrero-2004

FIRMA: [Signature]

**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: "Determinación de fuentes de proteína en la dieta del Mosquero ocrillo Mionectes oleagineus (Passeriformes: Tyrannidae) de los Tuxtlas Veracruz, mediante el uso de isótopos estables de C y N." realizado por Rodríguez Galindo Malinalli con número de cuenta 8936931-1

quién 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

Dr. Eduardo Morales Guillaumin.

Propietario

Biol. Noemí Chávez Castañeda.

Suplente

M.enC. Jorge Inés Calderón Vega.

Suplente

Biol. José Juan Flores Martínez.

**Consejo Departamental de Biología**

[Signature]  
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

A mis padres, Luz María y Alfredo por creer en mi, por su cariño, su apoyo, porque me permitieron contemplar varios paisajes, pero sobre todo porque me enseñaron a respetar todas las formas de vida, porque los amo y quiero (padre un beso donde quiera que estés).

A Chacho, Tito, a mi Cachi (por su buena elección en música), a la linda Sofía y Eduardo Marthel (por su inolvidable música) porque aun siguen en mi corazón.

A mis hermanos Rosa Rosita (mi pigas), Bar (puchesa) Nalleli (popea) y al fraisier Rogelio.

A mi lindo e inteligente sobrino Rodrigo, a Cari (Mafalda) por que llegara el día en que hagas valer tus derechos, a la princesita Alejandra y los dos titanes que aun falta mucho por conocerlos Fernanda y Ricardo.

A Bodoque por su incondicional compañía al principio de la tesis, aunque al final se acostara temprano, a los morenos, a pecas, a greñas, a blasta burry, al guardián de la fortaleza Gufy, a la huraña princesa y a la pequeña Canela.

A mi amiga y hermana Alma, por su incondicional apoyo, por las desveladas y por los buenos momentos

A Sergio por los buenos ratos de platicas interminables, por tu ayuda, a Lenin como olvidarte, a Almita por tu empeño, a Luis por tu gran corazón y la salsa.

A todos y a cada uno que a su manera propia me permitieron conocerlos y porque los aprecio en verdad mateteraba amigos Pati, Ale, Walde, Julio, Daniel, Juan Carlos, Baldo, Ely, José Juan, Jorge, a las dos peques, Marcia, Mariana y por ultimo a Leticia y Nicté.

A un buen amigo Carlos A. Mancina por su ayuda, sus palabras y comentarios para terminar esta tesis.

A Yolanda por sus platicas, su sonrisa, su rica comida y su apoyo.

A los amigos inolvidables de la Facultad de Ciencias Judith, Angel, Salvador, Lupita y Pech.

A los amigos de la Prepa 5, Ingrid, Lhenny, Pedro, Miguel y Alejandro.

A Graciela (Chelela).

Al Biól Alvaro Campos por su ayuda incondicional en la identificación de semillas y sus buenos consejos.

A Roger Hamilton, Aurora, Rene y Armando Aguirre por su apoyo y comentarios muchas gracias.

*Gracias a todos porque saben que son importantes en mi vida.*

## **Agradecimientos**

A mis sinodales Dr. L. Gerardo Herrera, Dr Eduardo Morales, Biól. José Juan Flores Biól. Noemí Chávez, M en C Jorge Calderón por sus revisiones y sugerencias para este trabajo.

Especialmente y muchas gracias por la oportunidad al Dr. L. Gerardo Herrera, por la dirección, la paciencia y el apoyo en la realización de esta tesis.

A la Biól. Noemí Chávez, por tu valiosa ayuda, asesoría, enseñanzas y tu buen carácter.

Al M. en C. Jorge Calderón, y al próximo M. en C. José Juan Flores (haber si nos sigue hablando) por su apoyo y por que aprendí mucho de ustedes.

Al Dr Eduardo Morales, por que fue un excelente maestro de ecología y por sus comentarios que me sirvieron de mucho.

Al Dr. Keith Hobson del Servicio Canadiense de Vida Silvestre, por el apoyo brindado en el análisis isotópico.

A CONACYT por la beca otorgada en el proyecto 31849-N (¿Cómo cubren sus necesidades proteicas los animales frugívoros en el trópico? un enfoque ecofisiológico).

Al personal de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtles" (IBUNAM) que colaboró muchas veces con una amena plática y una sonrisa, gracias José Luis, Miguel, Jorge, a las cocineras, sobre todo a doña Antonia.

A David Curiel por su ayuda en la identificación de aves.

Por último, a la pequeña y maravillosa selva de "Los Tuxtles" a la que nunca olvidare y a *Mionectes oleagineus* por su ternura y belleza.



<b>I. RESUMEN.....</b>	<b>1</b>
<b>II. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES.....</b>	<b>2</b>
1) RELACIÓN ENTRE LA FENOLOGÍA DEL HÁBITAT, VARIACIÓN DE LA DIETA Y REPRODUCCIÓN .....	3
2) TÉCNICAS TRADICIONALES PARA EL ESTUDIO DE HÁBITOS ALIMENTICIOS EN AVES .....	4
3) TÉCNICA DE ISÓTOPOS ESTABLES .....	5
4) CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA ESPECIE.....	7
5) DESCRIPCIÓN.....	8
6) REPRODUCCIÓN.....	8
<b>III. Objetivo General. ....</b>	<b>9</b>
<b>IV. Objetivos particulares.....</b>	<b>9</b>
<b>V. Hipótesis.....</b>	<b>10</b>
<b>VI. Área de estudio .....</b>	<b>10</b>
1) Ubicación.....	11
2) Clima .....	11
3) Vegetación .....	11
4) Fauna.....	12
<b>VII. Sitios de muestreo.....</b>	<b>12</b>
<b>VIII. MÉTODO.....</b>	<b>14</b>
1) CAPTURA DE AVES.....	14
2) COLECTA DE FRUTOS E INSECTOS.....	15
3) ANÁLISIS VISUAL DE EXCRETA.....	15
4) TÉCNICA DE ISÓTOPOS ESTABLES .....	15
5) CONTRIBUCIÓN RELATIVA DE PLANTAS E INSECTOS. ....	16
6) ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	17
<b>IX. RESULTADOS.....</b>	<b>18</b>
1) ANÁLISIS DE EXCRETAS.....	18
2) COMPOSICIÓN ISOTÓPICA Y ACTIVIDAD REPRODUCTIVA.....	19
<b>X. DISCUSIÓN.....</b>	<b>22</b>
1) HÁBITOS ALIMENTARIOS.....	22
A) ANÁLISIS ISOTÓPICO.....	22
B) ANÁLISIS DE EXCRETAS .....	22
2) REQUERIMIENTOS DE N EN LA REPRODUCCIÓN Y SU RELACIÓN CON LA FENOLOGÍA DEL HÁBITAT.....	22
3) CONTRIBUCIÓN DE FUENTES FOTOSINTÉTICAS C <sub>3</sub> Y MAC-C <sub>4</sub> .....	24
4) CONTRIBUCIÓN DE PROTEÍNA DE FRUTOS E INSECTOS.....	25
<b>XI. CONCLUSIONES .....</b>	<b>27</b>
<b>XII. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>28</b>
<b>XIII. APÉNDICES.....</b>	<b>41</b>



## I. RESUMEN

En la presente investigación se estimó la importancia relativa de frutos e insectos como fuentes de proteína en los hábitos alimentarios del Mosquerito ocrillo *Mionectes oleagineus* (PASSERIFORMES: TYRANNIDAE), y se determinó el origen fotosintético de estas fuentes ( $C_3$  o MAC- $C_4$ ). Los muestreos se realizaron bimensualmente durante un año en la selva alta perenifolia de "Los Tuxtlas", Veracruz, para examinar las variaciones en la importancia relativa de las fuentes de proteína en función de los patrones estacionales de la abundancia de los frutos y la actividad reproductiva de *M. oleagineus*. Se capturaron 78 ejemplares de los cuales se obtuvieron muestras de sangre del antebrazo. Por medio del análisis de isótopos estables de N y C de las muestras de sangre, se estimó la contribución relativa de proteínas de origen vegetal y animal y de fuentes con diferente origen fotosintético. Además, se colectaron en total 16 muestras de excretas para la identificación taxonómica del alimento consumido por el ave. El análisis de isótopos estables de carbono separó tres tipos de alimento, frutos e insectos  $C_3$  y frutos MAC los valores fueron utilizados como parámetros de referencia. El análisis de isótopos estables de N y excretas reveló que *M. oleagineus* es un ave que depende principalmente de los frutos como fuente de proteína la mayor parte del año, aunque en la estación de nortes los insectos son la fuente más importante de este nutriente con una contribución relativa del 56%. Entre las especies de frutos detectadas mediante el análisis de contenido fecal se encuentran *Alchornea latifolia*, *Trema micrantha*, *Carica papaya* y *Clusia minor*. Los cambios en la importancia relativa de frutos e insectos coincidieron con los patrones de abundancia de los frutos. La actividad reproductiva de *M. oleagineus* se presentó al final de la estación seca y a mediados de la estación húmeda (lluvias), donde los frutos fueron más abundantes, siendo este recurso la fuente de proteínas más importante *M. oleagineus* se alimentó casi exclusivamente de fuente de tipo  $C_3$  en un 82% durante todo el año.



## II. INTRODUCCIÓN y ANTECEDENTES

En el mundo existen cerca de 10,000 especies de aves en donde México ocupa el décimo lugar de riqueza con 1,060 especies distribuidas por todo el territorio desde hábitats áridos hasta bosques tropicales (Navarro y Benítez, 1993). Las aves presentan una gran diversidad en sus hábitos alimentarios que incluye el consumo de mamíferos, peces, otras aves, ranas, serpientes, insectos, néctar, semillas y frutos (Peterson y Chalif, 1994). El tipo y la cantidad de alimento ingerido varía con la situación geográfica, estación del año, las horas del día y la edad (Bribiesca, 1969). Por esto, el estudio de los hábitos alimentarios en las aves es fundamental para entender su comportamiento y ecología (Rosenberg y Cooper, 1990; Smith y Rotenberry, 1990; Fleming, 1995).

Las aves frugívoras son vitales para las selvas tropicales ya que entre el 50 y 75% de los frutos carnosos dependen de éstas para su dispersión (Janson, 1983; Ortiz-Pulido, 1994). Los frutos, por su parte, son un recurso importante para las aves que se alimentan de ellos (Fleming, 1979; Snow, 1981; Herrera, 1984; Howe, 1984; Van Dorp, 1985). El consumo de frutos en las aves está ampliamente distribuido en las familias neotropicales (Ortiz-Pulido, 1994), aún en aquellas que se alimentan de otros recursos y que hacen uso estacional de esta fuente alimentaria (Morton, 1973; Moermond y Denslow, 1985; Bairlein, 1996). Son pocas las aves que se alimentan exclusivamente de frutos durante toda su vida (e.g., el guacharo *Steatornis caripensis* y el barbudo *Procnias averan*; Snow, 1962c; 1970). En la mayoría de las especies de aves los pollos son alimentados con insectos (Morton, 1973; Foster, 1978). Aún en aquellas especies en las cuales los adultos son considerados como frugívoros, éstos generalmente complementan su dieta con insectos (e.g. algunos miembros de las familias Contingidae, Pipridae, Tyrannidae, Muscicapidae y Emberizidae; Moermond y Denslow, 1985).

Si bien los frutos pueden ser un recurso relativamente abundante y requieren un tiempo de búsqueda menor que los insectos, ambas fuentes de alimento difieren notablemente en valores nutricionales (Morton, 1973; Bairlein, 1996). Los frutos son una fuente rica de carbohidratos y agua, pero en general son pobres en proteínas e inadecuados para satisfacer las necesidades



diarias de este nutriente en las aves (Foster, 1978; Levey y Karasov, 1989; Worthington, 1989; Mack, 1990; Bairlein, 1996; Witmer, 1998; Bosque y Pacheco, 2000).

El nitrógeno es un componente indispensable de los aminoácidos que forman las proteínas (White, 1993), mismas que son requeridas en el mantenimiento de la tasa metabólica, la formación de nuevos tejidos y plumas (Foster, 1978), así como una forma de asegurar la sobrevivencia y el éxito reproductivo (Mattson, 1980). En la mayoría de las especies frugívoras, una dieta exclusiva de frutos representa un reto para su estado nutricional y deben ingerir otro tipo de alimentos ricos en proteínas, como los insectos (Mack, 1990). Sin embargo, es probable que algunas especies de aves puedan sobrevivir exclusivamente de frutos debido a que sus requerimientos de proteína son excepcionalmente bajos (Bairlein, 1996). Por ejemplo, el Chinito *Bombycilla cedrorum* es capaz de mantener la masa del cuerpo en una dieta baja en proteínas (requerimientos de mantenimiento de nitrógeno =  $264.3 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$ ; Witmer, 1998) al igual que el Perico común (*Melopsittacus undulatus*; RMN =  $380 \text{ mg N}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$ ; Pryor, 2003), el Loro aguilero (*Psittichas fulgidus*; RMN =  $320 \text{ mg N}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$ ; Pryor, 2003), el Loro rojo (*Eos bornea*, RMN =  $130 \text{ mg N}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$ ; Pryor, 2003), el Loro arcoiris (*Trichoglossus haematodus*; RMN =  $240 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$ ; Frankel y Avram, 2001) y el Ruiseñor (*Pycnonotus xanthopygos*; RMN =  $580 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$ ; Izhaki, 1994). Alternativamente, las aves frugívoras pueden resolver este problema alimentándose de una mezcla selectiva de frutos que proporcione los niveles adecuados de proteínas (Bosques y Pacheco, 2000).

### 1) Relación entre la fenología del hábitat, variación de la dieta y reproducción

A pesar de que en cualquier época del año se pueden encontrar frutos en las selvas tropicales, su disponibilidad en periodos menos cálidos y húmedos es baja, comparada con el inicio de las estaciones de lluvia (Carabias-Lillo y Guevara, 1985). Las lluvias en los trópicos son muy importantes ya que afectan los ciclos reproductivos de algunos vertebrados al ser un factor determinante de la fenología de los frutos y otras fuentes alimenticias (Estrada y Coates-Estrada, 2001). En las aves adultas, la reproducción frecuentemente depende de los niveles de proteínas en la dieta (Fogden, 1972; Crome, 1975; Fogden y Fogden, 1979) y está estrechamente relacionada con la abundancia y cualidades de los recursos alimentarios (Morton, 1973). Es de esperar que los hábitos alimentarios de las aves varíen durante el año en función de sus



necesidades nutricionales y de la oferta de recursos alimentarios (Klasing, 1998). Por ejemplo, algunas aves australianas nectarívoras incrementan el consumo de insectos durante la reproducción (White, 1993), los colibríes incrementan el consumo artrópodos justo antes de los periodos de incubación (Daniels *et al.* 2001) y las palomas australianas (*Macropygia phasianella*) obtienen proteínas adicionales consumiendo frutos parasitados por larvas de insectos en los periodos reproductivos (White, 1993).

## 2) Técnicas tradicionales para el estudio de hábitos alimenticios en aves

Los métodos más comunes en el análisis de dietas en aves son la observación directa, el análisis del contenido estomacal, la revisión de excretas, la regurgitación forzada, el uso de egagropilas o bolas de alimento (*pellets*), y la fotografía (Rosenberg y Cooper, 1990). En general, éstos métodos proporcionan información detallada del tipo y posición taxonómica del alimento ingerido por el animal en las horas o minutos previos (Hobson y Clark, 1992a). Estos métodos varían en eficacia y su efecto es diferente en la amplia diversidad de las aves. Por ejemplo, el análisis de contenido estomacal puede resultar en el sacrificio inútil de ejemplares ya que se pueden obtener estómagos vacíos (Rosenberg y Cooper, 1990). Además, la digestión diferencial de presas no permite la identificación de ciertos restos de alimento en las excretas o los estómagos (Kelly, 2000).

Una limitación importante de los métodos tradicionales radica en que el análisis se basa en la presencia de restos de alimento no digerido por lo que no es posible determinar la importancia nutricional de los diferentes tipos de alimento (Manzo y Estrada 2000).

Una alternativa para el estudio de los hábitos alimentarios de las aves es el análisis de las variaciones naturales de isótopos estables (Allen, 1998; Roth y Hobson, 2000). Este análisis permite inferir patrones alimentarios generales, basados en la asimilación de estos elementos en los tejidos del animal por lo que este método ofrece información de la importancia nutricional de diferentes grupos de alimento (De Niro y Epstein, 1978; Tieszen *et al.*, 1983; Hobson y Clark, 1992a). Además, se puede obtener información de las dietas durante distintos periodos de tiempo dependiendo de la tasa metabólica del tejido analizado (Tieszen *et al.*, 1983; Hobson y Clark,



1992a, 1992b), desde unos pocos días en el hígado, semanas en músculo y sangre (Hobson y Clark, 1993), y años en el colágeno de hueso (Hobson y Sealy, 1991; Hobson y Clark, 1992a).

Los métodos de isótopos estables no proporcionan información taxonómica detallada con respecto al alimento consumido (Hobson y Wassenaar, 1999) por lo que su aplicación puede ser complementada con el uso de métodos tradicionales (Kelly, 2000). Además, esta técnica es útil solamente cuando las fuentes alimenticias difieren en su composición isotópica (Roth y Hobson, 2000), por ejemplo, fuentes de alimento terrestre vs. marino (Hobson y Wassenaar, 1999), alimento bentónico vs. pelágico (Hobson, 1993), alimento marino vs. dulceacuícola (Hobson *et al.*, 1997), alimento de ambientes terrestre húmedo vs. árido (Hobson, 1999), y alimento C3 vs. C4 o MAC (Peterson y Fry, 1987; Tieszen *et al.*, 1983).

### 3) Técnica de isótopos estables

Los isótopos son las distintas formas de un elemento químico que se diferencia en el número de neutrones, por lo que, aún perteneciendo al mismo elemento químico, tienen distinta masa atómica (Webb, 1997; Schoeller, 1999). Los isótopos estables se han empleado como "marcadores" que permiten seguir las rutas de los elementos (C, H, O, o N) en plantas (Körner *et al.* 1991), suelos (Nadelhoffer y Fry, 1994; Steele y Daniel, 1978; Wada *et al.*, 1981) agua o atmósfera (Peterson y Fry, 1987). Generalmente el análisis de isótopos estables se ha centrado en estudios de fisiología, ecología (ciclos biogeoquímicos, cadenas tróficas, contaminantes, trazar movimientos en animales migratorios, determinar la señal de asimilación de nutrientes en un animal) y paleoecología (Hobson y Wassenaar, 1999; Gannes *et al.*, 1997). En la evaluación de los hábitos alimentarios en aves, la mayoría de los estudios están basados en el análisis de la variación natural de isótopos estables de carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ; Hobson *et al.*, 1993).

En el caso del nitrógeno, una de las aplicaciones más comunes es determinar el nivel trófico del animal gracias a un proceso denominado enriquecimiento trófico (Hobson *et al.* 1993). El enriquecimiento trófico de los isótopos de nitrógeno consiste en el aumento de la proporción  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  en los tejidos de los consumidores con relación a su alimento debido a que los organismos excretan nitrógeno preferentemente en forma de  $^{14}\text{N}$  (Steele y Daniel, 1978; Peterson y Fry, 1987).



El enriquecimiento de nitrógeno en animales es alrededor de 3 a 5‰ por nivel trófico (Peterson *et al.* 1985; Kwak y Zedler, 1997; Anderson y Polis, 1998; Vander Zanden y Rasmussen, 2001).

El análisis de los isótopos estables de carbono ( $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ) es empleado, entre otras cosas, principalmente para determinar el origen fotosintético ( $\text{C}_3$  y MAC- $\text{C}_4$ ) de distintas fuentes de alimento (Hobson y Clark, 1992a). Las plantas tienen diferentes proporciones de isótopos  $\text{C}^{13}/\text{C}^{12}$  de acuerdo a la ruta fotosintética que utilizan, las cuales son incorporadas en los tejidos de los consumidores (Vander Zanden y Rasmussen, 1999). Por ejemplo las plantas  $\text{C}_3$  (árboles y arbustos) que utilizan el ciclo de Calvin tienen un valor promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  de -27‰, con un rango de -34 a -22‰, a diferencia de las que siguen el ciclo del Metabolismo del Ácido Crasuláceo (MAC; cactáceas) y de las plantas  $\text{C}_4$  (la mayoría de los pastos) que tienen un valor promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  de -13‰ con un rango de -20 a -9‰ (Ambrose y DeNiro, 1986).

El fraccionamiento trófico de los isótopos estables de carbono ( $\text{C}^{13}/\text{C}^{12}$ ) no es tan marcado como en el caso del nitrógeno (1‰ por nivel trófico; Schoeninger y De Niro, 1984; Fry, 1988) y ocurre en la respiración por la pérdida preferencial de  $^{12}\text{C}$  en forma de  $^{12}\text{CO}_2$  durante la oxidación del grupo Acetyl CoA derivado del catabolismo de lípidos, proteínas y carbohidratos (Hobson *et al.*, 1993).

En la actualidad son pocos los trabajos realizados con isótopos estables en aves passerinas (Kelly, 2000). Por ejemplo, Hobson (1999), examinó la composición isotópica de C y N en plumas de aves passerinas en un bosque boreal y un área de cultivo. La composición isotópica de C en las plumas no presentó diferencias significativas entre los dos sitios de estudio, pero sí hubo diferencias significativas en la composición isotópica de N. Si bien no se tenía valores de referencia para interpretar estas diferencias entre sitios, el análisis de isótopos estables de N separó distintos grupos tróficos dentro de cada sitio.

Herrera *et al.* (2003), utilizaron los isótopos estables de N y C para delinear los niveles tróficos y las fuentes de proteína en la dieta de 23 especies de aves en la selva tropical de "Los Tuxtlas" Veracruz. Los isótopos de N separaron varios niveles tróficos, desde especies que obtienen sus proteínas principalmente de plantas, insectos o por una combinación de ambas fuentes. Por su parte, el análisis de los isótopos de C mostró que la mayoría de las aves se



alimentan de fuentes fotosintéticas  $C_3$  aunque el Mosquerito pico chato (*Platirhynchus cancrominus*) presentó individuos especialistas en fuentes fotosintéticas MAC- $C_4$ , e individuos que consumen preferentemente fuentes  $C_3$ .

Los estudios anteriores son los únicos realizados con aves passeriformes hasta la fecha. La presente investigación se realizó con el propósito de cuantificar en qué medida *Mionectes oleagineus*, un ave neotropical de "Los Tuxtlas" Veracruz, depende de fuentes animales y/o vegetales de diferente origen fotosintético ( $C_3$  y MAC- $C_4$ ) para satisfacer sus requerimientos proteínicos, mediante el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono. El trabajo se complementó con el análisis de excretas para identificar taxonómicamente el tipo de alimento ingerido.

#### 4) Características generales de la especie

*Mionectes oleagineus* pertenece a la familia Tyrannidae, diversificada por la amplia variedad de picos, alas y tarsos que permiten a las especies ocupar distintos nichos alimentarios (Keats, 1972; Snow y Snow, 1979). Se distribuye desde el sureste de México hasta la Amazonia, donde habita bosques húmedos, bosques de crecimiento secundario y en plantaciones (Fig. 1; Howell y Webb, 1995).



Fig. 1 Distribución de *Mionectes oleagineus*



## 5) Descripción

*Mionectes oleagineus* (Mosquerito ocrillo), con una talla entre 12.5-14 cm es un ave delgada, con cola larga y dorso verde olivo. El plumaje a los lados de su cabeza, mentón y garganta son más grisáceos, el pecho y el abdomen presenta un tono amarillo-ocre. El pico es largo y delgado en la parte superior negra y en su parte inferior es color carne, con tarsos grises (Fig. 2; Barrios, 1982; Howell y Webb, 1995).

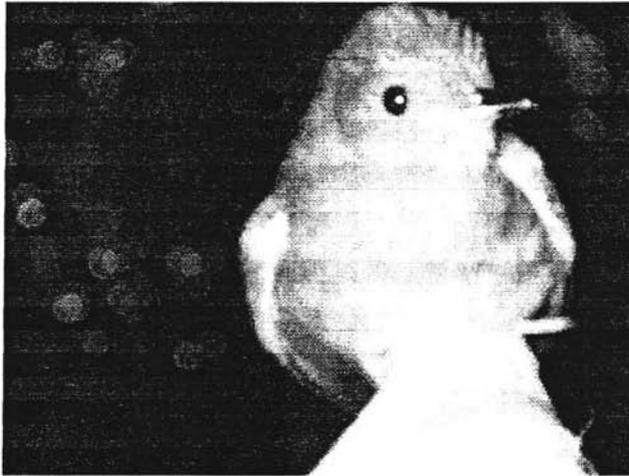


Fig. 2 *Mionectes oleagineus*

## 6) Reproducción.

Esta especie no presentan dimorfismo sexual (Emlen y Oring, 1997). No se congregan ni se asocian en parejas excepto durante la reproducción (Peterson y Chalif, 1994). Los machos son polígamos (Skutch, 1960); en periodos reproductivos ocasionalmente se reúnen alrededor de 6 individuos para formar *leks* o áreas de cortejo (Willis *et al.* 1977). La hembra es la única que se encarga de la construcción del nido, incubación, cuidado y desarrollo de los pollos; el periodo de incubación varía de 19 a 21 días (Skutch, 1960; Snow y Snow, 1979; Barrios, 1982). El periodo reproductivo observado por Barrios (1982), en "Los Tuxtlas", Santa Marta Veracruz se llevó a cabo



de marzo a julio mientras que Snow y Snow (1964) registraron un periodo reproductivo de marzo a principios de septiembre en Trinidad.

Su alimentación consiste de pequeños insectos que toman del follaje; también es común que consuman pequeños frutos particularmente bayas de varias especies de muérdagos (*Loranthaceae*). En épocas de secas se une a otras especies de aves alimentándose en los árboles de especies tales como *Alchornea latifolia*, *Xanthoxylum* sp., y *Siparuna* sp. (Skutch, 1960).

### III. OBJETIVO GENERAL.

Determinar la contribución relativa de proteínas de fuentes vegetales e insectos, así como el origen fotosintético de éstas en la alimentación del Mosquerito ocrillo (*Mionectes oleagineus*) a lo largo de un año en la Selva Alta Perenifolia de "Los Tuxtlas"; Veracruz por medio del análisis de isótopos estables de C y N.

### IV. OBJETIVOS PARTICULARES.

- 1- Determinar la composición isotópica de nitrógeno y carbono en muestras de sangre y de las fuentes potenciales del alimento (frutos e insectos) de *Mionectes oleagineus* en diferentes meses del año.
- 2- Determinar el aporte de proteína de acuerdo a las fuentes de origen fotosintético C<sub>3</sub> y MAC-C<sub>4</sub> y de vegetales e insectos consumidos por *Mionectes oleagineus* durante un ciclo anual.
- 3- Evaluar el aporte de proteína de diferente origen fotosintético C<sub>3</sub> y MAC-C<sub>4</sub> y plantas e insectos en los periodos reproductivo de *M. ionectes oleagineus*.
- 4- Complementar el análisis isotópico mediante el examen de excretas de *Mionectes oleagineus*.



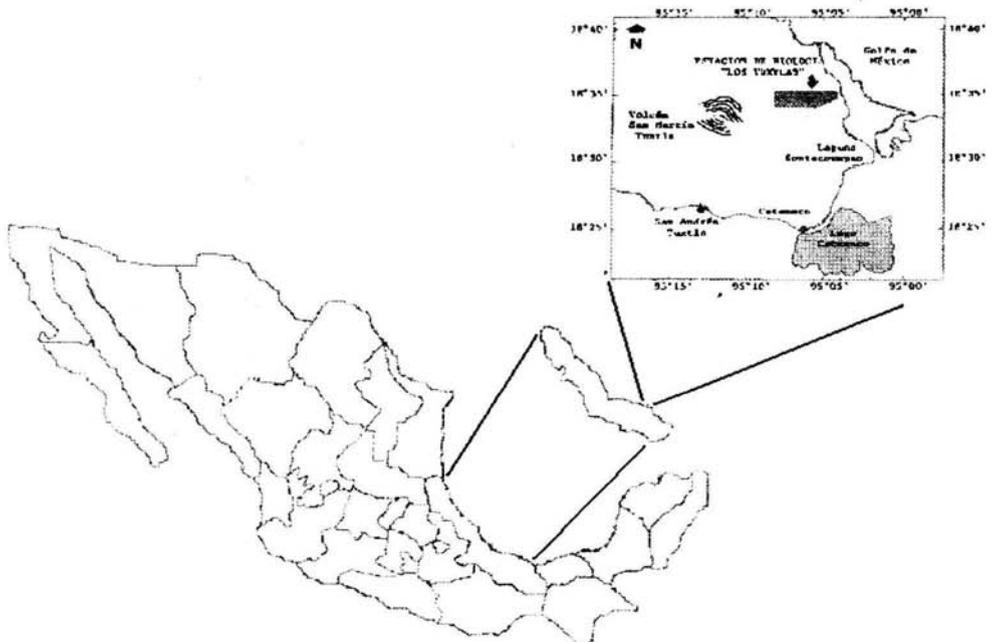
## V. HIPÓTESIS

Los frutos serán el principal aporte de proteínas en las estaciones seca y lluviosa cuando los frutos son más abundantes en "Los Tuxtlas", mientras que en las épocas de nortes los insectos serán la fuente principal de proteínas.

En los periodos reproductivos las hembras de *M. oleagineus* consumirán más insectos por sus altos requerimientos de proteínas.

El aporte de origen fotosintético para *M.oleagineus* será principalmente de fuentes C<sub>3</sub> ya que se presentan en mayor proporción que las fuentes MAC-C<sub>4</sub> en las selvas tropicales.

## VI. ÁREA DE ESTUDIO





### 1) Ubicación

La sierra de "Los Tuxtlas" está situada al sureste del estado de Veracruz, encontrándose muy próxima al litoral del Golfo de México. Es una pequeña cadena montañosa que se encuentra partida en dos porciones; al noreste está formada por el volcán San Martín (con una elevación máxima 1780 m s.n.m) y hacia el sureste está constituida por la Sierra de Santa Marta (con una elevación de 1660 m s.n.m) separadas por una depresión en la que se asienta el lago de Catemaco. Además de su amplia variedad de ambientes y tipos de vegetación, en "Los Tuxtlas" existe una alta diversidad de especies de plantas y animales (Dirzo *et al.*, 1997). La Estación Biológica Tropical de "Los Tuxtlas" (EBLT) del Instituto de Biología de la UNAM (18° 34' - 18° 36' N y 95° 04' - 95° 09' W ) está ubicada dentro del municipio de San Andrés Tuxtla y actualmente cuenta con 700 ha (Carabias-Lillo y Guevara, 1995).

### 2) Clima

El clima es cálido-húmedo con una precipitación media anual de 4,900 mm. La temperatura media anual es de 27°C con un rango de 20-28°C (Estrada *et al.*, 2002). Existe una estación húmeda y caliente (junio a noviembre) con picos de precipitación (julio y septiembre), una estación húmeda menos caliente (diciembre a febrero) donde se presentan los nortes, y una estación seca (marzo a mayo; Van Dorps, 1985).

### 3) Vegetación

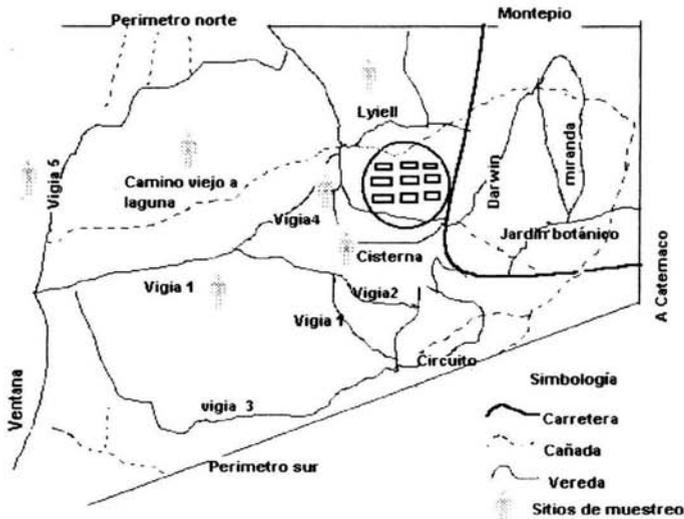
El tipo de vegetación de la reserva corresponde a la selva alta perennifolia (SAP) de acuerdo con el sistema de Miranda y Hernández-X (1963). La flora de la región de " Los Tuxtlas" pertenece al reino Biogeográfico Neotropical y dentro de éste a la región Caribeña y a la Provincia de la costa del Golfo de México (Rzedowski, 1978). "Los Tuxtlas" es un bosque tropical de árboles altos de troncos gruesos y lisos, frecuentemente el 50% con contrafuertes (de alturas  $\geq 50$  cm). Las herbáceas son la forma de crecimiento más representada en especies para la reserva de "Los Tuxtlas" (30%), seguida por las trepadoras (19%), arbustos (18%), árbol (17%) y epífitas (16%). La floración y fructificación, están presentes a lo largo de todo el año, aunque se observan diferencias marcadas entre ambos fenómenos. En particular la floración se concentra claramente en épocas de seca (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997), en tanto que la fructificación se presenta entre abril y julio, con un segundo pico entre septiembre y octubre (Estrada y Coates, 2001). La menor abundancia de frutos se presenta al final de la estación de lluvia y durante los nortes (Carabias-Lillo y Guevara, 1985).



#### 4) Fauna

La fauna registrada para la Estación Biológica de "Los Tuxtlas" es rica y diversa. Los insectos en particular están ampliamente representados; por ejemplo, podemos encontrar 359 especies de Lepidópteros y 133 especies de Odonatos (Coate-Estrada y Estrada, 1986). En reptiles y anfibios se han identificado 97 géneros y 162 especies que la hacen una región rica en comparación a otras áreas de México como: Chámela, Acapulco, Colima y Montes Azules (Ramírez-Bautista *et al.* 1981). Para la avifauna se han registrado 561 especies representadas por 138 especies de aves acuáticas y 423 especies de aves terrestres (no paserinos 161, paserinos: subocines 78 y oscines 184). Donde 286 lo constituyen las aves residentes, 26 son migratorias intratropicales, 223 son migratorias neotropicales, 20 vagabundas y 6 accidentales (Winker, 1987; Rappole *et al.* 1987). En la mastofauna se registran los ordenes Primates, Lagomorpha, Rodentia, Carnívora y Chiróptera (Coate-Estrada y Estrada, 1986).

#### VII SITIOS DE MUESTREO



La colecta de muestras se hizo en cinco sitios dentro de la estación y dos zonas aledañas a ésta con un total de 7 zonas de muestreo. A continuación se describen los sitios de colecta:



Camino a la cisterna (18°35' 98" N, 95° 04' 537" W y 18°35' 045"N, 95°04' 452" W).

Senda cercana a la cisterna de la estación orientada al interior, es un corredor natural con vegetación característica de la selva.

Liyell (18°35' 161"N; 95° 04' 54" W y 18°35' 185"N; 95°04' 472" W).

Es una zona contigua al camino viejo a laguna, situada dentro de la estación y ubicada en la vegetación representativa de esta, se pueden encontrar especies como: *Guarea glabra* (Meliaceae), *Pseudolmedia oxiphyllaria* (Moraceae), *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Dussia mexicana* (Leguminosae) y palmas como *Astrocaryum mexicanum* (Palmae).

Vigia 5 ( 18°35' 215" N; 95°04' 609" W y 18°35' 175" N; 95°04' 713" W). Vereda localizada en el interior de la estación, en la cual se encuentran especies como: *Singonium podophyllum* (Araceae), *Salacia megistophylla* (Hippocrateaceae), *Parathesis lenticeolata* (Myrsinaceae), *Pouteria sapota* (Sapotaceae), *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae), *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae) y *Quararibea funebris* (Bombacaceae).

Circuito o vigia 1 (18°35' 94 "N; 95° 04' 532" W).

Localizado dentro de la estación colindante al jardín Botánico de ésta, se encuentran plantas representativas de la vegetación selvática con árboles de más de 30 m de altura como *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), algunas palmas como *Trophis mexicana* (Moraceae), plantas trepadoras, enredaderas e incluye parte del cause natural de un arroyo.

Camino viejo a la laguna (18°35' 133 "N; 95° 04' 434"W y 18°35' 210"N; 95° 04' 519" W).

Atraviesa el cause natural de un arroyo temporal, ubicado dentro de la estación se pueden observar algunas plantas trepadoras, palmas, arboles como *Bursera simaruba* (Burseraceae), *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), *Piper aequale* (Piperaceae), *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae), *Hampea nutricia* (Malvaceae), *Croton sp.* (Euphorbiaceae) y *Geonoma oxicarpa* (Palmae).



#### Laguna Escondida. ( 18°35' 220 "N; 95° 04' 614"W).

Ubicada en el límite norte de la estación. Es un cuerpo de agua continuamente alimentado durante todo el año por un riachuelo que desemboca en su parte meridional y drena por el norte a través de un cause que termina en el mar cerca de Montepío, la vegetación es representativa de la selva, se pueden observar especies de plantas como *Rheedia edulis* (Clusiaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Ficus yaponensis* (Moraceae) y vegetación característica de zonas perturbadas.

#### Ejido Ruiz Cortines.(18°36' 43" N; 95° 05' 52"W).

Corredor natural adyacente dentro del ejido. Se localiza aproximadamente a 3 Km del poblado de Montepío con remanentes de selva se pueden hallar algunas especies de plantas como *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), *Ficus spp.* (Moraceae) y *Astrocaryum mexicanum* (Palmae).

## VIII. MÉTODO

### 1) Captura de aves

Se efectuaron 6 salidas bimensuales a la zona de estudio del 14 de julio de 2000 al 20 de diciembre de 2001. En cada salida para cada sitio de estudio se colocaron de 10 a 15 redes de nylon de 12 x 2.6 m en distintas áreas (Juárez *et al.*, 1980). Una vez capturados los organismos, se colocaron en costales, se registraron sus datos merísticos (longitud total, cuerda alar, peso) y otros caracteres importantes para su identificación taxonómica (sexo, coloración, tipo de pico) la cual se llevo a cabo con guías de campo especializadas (Howell y Webb, 1995; Peterson y Chalif, 1994). Para determinar su estado reproductivo se anotó la presencia de parche de incubación, en caso de presentarlo (Juárez *et al.*, 1980). Por último para el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono, se tomó una muestra de sangre de aproximadamente 80 microlitros, mediante una punción en el antebrazo del ave con una aguja (0.45 x 13mm). La sangre se colectó con un capilar y se vació en un vial rotulado con datos de la especie, sitio y fecha de colecta, y se agrego alcohol al 70% para preservarla. Posteriormente la muestra se secó en una estufa a 45° C.

Las excretas de algunas aves se obtuvieron de los costales en donde estuvieron cautivas por cortos periodos de tiempo, las muestras se colectaron en viales rotulados con datos de la especie, sitio, fecha de colecta y se preservaron con alcohol al 70% para su posterior



determinación taxonómica. Para controlar la recaptura de las aves se marcaron con un corte en la punta de la rectriz del ala derecha correspondiente al mes.

## **2) Colecta de Frutos e Insectos.**

Al mismo tiempo se colectaron frutos carnosos de árboles y arbustos en transectos de 500 m de longitud en cada periodo de muestreo. Los frutos se identificaron taxonómicamente en el laboratorio de ecofisiología del Instituto de Biología de la UNAM. Posteriormente se retiró parte de la pulpa de los frutos, se colocó en viales etiquetados con el nombre de la especie y se secó en una estufa a 45°C para su análisis isotópico.

Para la captura de insectos, se colocaron trampas de luz negra, dentro de la EBLT en condiciones adecuadas (sin viento, ni lluvia) durante 4 horas a partir de las 20:00 horas. La colecta se realizó durante 4 días en cada periodo de muestreo y los organismos colectados fueron depositados en frascos de vidrio para su identificación taxonómica. Los insectos fueron identificados taxonómicamente hasta orden y se secaron en una estufa a 45°C para su posterior análisis isotópico (ambas fuentes de alimento fueron utilizadas como parámetros de referencia y se enlistan en los apéndices I y II)

## **3) Análisis visual de excreta**

Cada muestra fecal fue disgregada con una aguja de disección en una caja de petri con agua destilada. Por medio de un microscopio óptico se identificó el material animal (restos de artrópodos) y el material vegetal (semillas, pulpa y polen). En cada muestra se hizo una estimación visual del porcentaje de los diferentes tipos de alimentos de acuerdo a una escala porcentual en papel milimétrico colocado por debajo de la caja (Whitaker, 1988) para calcular la media y desviación estándar de la proporción de cada tipo de alimento por periodo de muestreo.

## **4) Técnica de Isótopos Estables**

Las muestras de sangre, pulpa de frutos e insectos se enviaron a la Universidad de Saskatchewan en Canadá. Cada muestra fue secada y pulverizada con un mortero. Se pesó aproximadamente 1mg de muestra y se sometió a combustión en un analizador elemental Robo-Prep a 1800°C. Los gases resultantes se separaron y analizaron en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa 20:20, para estimar las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno de la misma muestra. El espectrómetro de masas de



proporciones isotópicas de flujo continuo involucra la medición secuencial automatizada de las muestras junto con el material de referencia. Se utilizaron como referencia dos estándares de laboratorio (albúmina de huevo) por cada cinco muestras.

La variación de los isótopos estables es expresada en delta  $\delta x$  notación:

$$\delta x(\text{‰}) = \left[ \left( \frac{R_{\text{de la muestra}}}{R_{\text{estándar}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

dónde x corresponde al isótopo más pesado ( $^{13}\text{C}$  /  $^{15}\text{N}$ ) y  $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ó  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Los estándares internacionales para carbono fueron la piedra caliza Peedee Belemnite (PDB) y para el nitrógeno el nitrógeno atmosférico (Craig, 1957; Kelly, 2000).

### 5) Contribución relativa de plantas e insectos.

La contribución relativa de plantas e insectos se evaluó con el modelo mixto (Fleming, 1995) de la siguiente manera. La relación (1) se utilizó para estimar la contribución relativa del alimento originado a partir de diferentes vías fotosintéticas.

$$1.- \delta^{13}\text{C}_{\text{ave}} = *P(\delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoC3)}} + \alpha f) + (1-*P) (\delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoMAC-C4)}} + \alpha f) \text{ donde:}$$

\*P = es la contribución del alimento para ambas relaciones.

$$(1) \delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoC3)}} = \text{valor promedio de plantas } C_3$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoMAC-C4)}} = \text{valor promedio de plantas MAC-C}_4$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{ave}} = \text{valor del } \delta^{13}\text{C} \text{ del ave.}$$

$\alpha f$  = factor de enriquecimiento para el carbón.

(1‰; Schoeninger y De Niro, 1984; Fry, 1988).

La relación (2) se utilizó para estimar la contribución relativa de fuentes vegetales e insectos.

$$2) \delta^{15}\text{N}_{\text{ave}} = *P(\delta^{15}\text{N}_{\text{(plantas)}} + \alpha f) + (1-*P) (\delta^{15}\text{N}_{\text{(insectos)}} + \alpha f).$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{(plantas)}} = \text{valor promedio de los frutos.}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{(insectos)}} = \text{valor promedio de los insectos.}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{ave}} = \text{valor del } \delta^{15}\text{N} \text{ del ave.}$$



$\alpha$ f = factor de enriquecimiento para el nitrógeno.  
( 3‰; Vander Zanden y Rasmussen, 2001).

## 6) Análisis Estadístico

Se analizó la variación de la importancia relativa de las fuentes de proteína vegetales (frutos) y animales (insectos) mediante un análisis de varianza (ANOVA) tomando como variable dependiente a la contribución relativa de las plantas debido a que el porcentaje de estas no es independiente de la contribución relativa de insectos. De manera similar, se analizó la variación de las fuentes de proteína C<sub>3</sub> y MAC-C<sub>4</sub> por medio de un ANOVA tomando como variable dependiente la contribución relativa de fuentes C<sub>3</sub>. En ambos casos, las variables fueron transformadas a arcoseno para cumplir con los supuestos del análisis de varianza de dos vías (Townend, 2002). Cuando el ANOVA indicaba diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) se usó una prueba de comparación múltiple de medias (Post-hoc) para muestras con diferentes  $N$ .

Se utilizó estadística descriptiva para la presentación de datos de contribución relativa (%), composición isotópica (‰) de las muestras de sangre y de porcentaje de alimento encontrado en las excretas de *M. oleagineus*. Se realizaron dos figuras para comparar la fenología del hábitat con la contribución relativa y el periodo reproductivo (parches de incubación).

También se realizaron dos pruebas de t de Student para comparar el consumo de frutos entre los periodos de mayor (Abril, Mayo, Junio, Julio, Agosto, Septiembre y Octubre) y menor (Enero, Febrero y Marzo ) abundancia de este recurso (Estrada y Coates-Estrada, 2001) y para comparar el consumo de frutos entre los individuos con parche y sin parche de incubación durante la época reproductiva (Mayo, Junio, Julio y Agosto; Barrios, 1982; Snow, 1964). Los resultados fueron expresados como media  $\pm$  desviación estándar a lo largo del texto.



## IX. RESULTADOS

### 1) Análisis de excretas

Se capturaron 78 ejemplares *Mionectes oleagineus* y se obtuvieron en 16 muestras de excretas. (Los datos merísticos de la especie se enlistan en el apéndice I).

La alimentación con base al análisis de excretas en los periodos de enero y marzo consistió preferentemente en una mezcla de frutos y una ligera contribución de insectos, los cuales se encontraban tan fragmentados que fue difícil identificarlos; en el resto de los muestreos solo se encontraron restos de alimentos de tipo vegetal (frutos; **Tabla 1**). En las muestras analizadas predominaron los frutos de *Clusia minor*, *Carica papaya* y *Trema micrantha* a lo largo del año (**Tabla 2**).

**Tabla 1.** Tipos de alimento (Media  $\pm$  D.S.) encontrados en las excretas de individuos de *Mionectes oleagineus*, capturados en La Estación Biológica de “Los Tuxtlas”, Veracruz.

	N	Frutos	Insectos
Enero-Febrero	3	70 $\pm$ 51.96	30 $\pm$ 51.96
Marzo-Abril	4	75 $\pm$ 31.09	25 $\pm$ 31.09
Mayo-Junio	1	100	0
Julio-Agosto	3	100	0
Septiembre.-Octubre	5	100	0
promedio anual		89 $\pm$ 14.76	11 $\pm$ 14.76

**Tabla 2.** Semillas presentes en las excretas de *Mionectes oleagineus*, en individuos capturados en La Estación Biológica de “Los Tuxtlas”, Veracruz.

#### Semillas identificadas en las excretas (% del total de semillas por periodo)

Especie	Familia	Ene-Feb	Marz-Abril	May-Jun	Jul-Agost	Sept-Oct
<i>Alchornea latifolia</i>	Euphorbiaceae	0	33.77	0	0	0
<i>Carica papaya</i>	Caricaceae	0	0	16.02	43.05	100
<i>Clusia minor</i>	Clusiaceae	68	0	46.1	26.37	0
<i>Lumania mexicana</i>	Flacourtiaceae	32	29.71	0	0	0
<i>Sicydium schiedeanum</i>	Cucurbitaceae	0	0	9.75	0	0
<i>Sourobea loczyi</i>	Marcgraviaceae	0	36.52	0	0.2	0
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	0	0	28.13	30.38	0



## 2) Composición isotópica y actividad reproductiva.

Los frutos e insectos colectados durante los diferentes periodos de un año fueron separados en tres tipos de alimento por su composición isotópica: insectos C3, frutos C3 y frutos MAC (**Tabla 3**). No se colectaron insectos MAC o C4, ni plantas C4. Las especies colectadas para el análisis se enlistan en los apéndices II y III. Con un total de 13 ordenes para insectos y 35 familias con 76 especies de plantas.

**Tabla 3.** Composición isotópica de los diferentes tipos de alimento considerados en este estudio.

Alimento	N	$\delta C^{13}\text{‰}$ (Media $\pm$ D.S.)	$\delta N^{15}\text{‰}$ (Media $\pm$ D.S.)
Insectos C3	151	-26.86 $\pm$ 3.00	4.33 $\pm$ 3.09
Frutos C3	168	-29.05 $\pm$ 1.72	0.61 $\pm$ 1.76
Frutos MAC	3	-15.68 $\pm$ 1.34	-3.21 $\pm$ 1.45

Existió poca variación a lo largo del año en la composición isotópica ( $\delta N^{15}$  y  $\delta C^{13}$ ) de las muestras de sangre de *M. oleagineus* (Tabla 4).

**Tabla 4.** Composición isotópica de muestras de sangre de *Mionectes oleagineus*, capturados en La Estación Biológica de “Los Tuxtlas”, Veracruz, (Los valores  $\delta C^{13}$  y  $\delta N^{15}$  representan las proporciones de cada uno de los isótopos de Carbono ( $^{13}C/^{12}C$ ) o nitrógeno ( $^{15}N/^{14}N$ ); Tabla 4).

Meses	N	$\delta C^{13}\text{‰}$ (Media $\pm$ D.S.)	$\delta N^{15}\text{‰}$ (Media $\pm$ D.S.)
Enero-Febrero	17	-26.15 $\pm$ 0.51	6.11 $\pm$ 0.70
Marzo-Abril	21	-25.77 $\pm$ 0.47	5.67 $\pm$ 0.65
Mayo-Junio	13	-25.15 $\pm$ 0.28	4.88 $\pm$ 0.53
Julio-Agosto	12	-25.11 $\pm$ 0.41	5.32 $\pm$ 0.51
Septiembre-October	15	-26.65 $\pm$ 1.53	4.08 $\pm$ 1.44



Existieron diferencias significativas en la contribución relativa de plantas e insectos durante el año ( $F_{4,76}=12.28$ ,  $p = 0.001$ ). Al inicio del año en la época de nortes, los insectos fueron la fuente principal de proteínas. Al principio de la estación seca (marzo-abril) no hubo cambios con respecto a los primeros meses del año (enero-febrero). Al final del periodo seco (Mayo-Junio) y los meses siguientes la contribución de frutos fue una fuente importante de alimento (**Fig.3; Tabla 5**).

**Tabla 5.** Contribución relativa (Media  $\pm$  D.S.) de insectos y frutos en la dieta de *Mionectes oleagineus* en La Estación Biológica de Los "Tuxtlas" Veracruz, en un ciclo anual.

Mes	n	% Frutos	% Insectos
Enero-Febrero	17	44 $\pm$ 19 a	56 $\pm$ 19
Marzo-Abril	21	56 $\pm$ 18 ab	44 $\pm$ 18
Mayo-Junio	13	78 $\pm$ 14 bc	22 $\pm$ 14
Julio-Agosto	12	66 $\pm$ 14 b	34 $\pm$ 14
Septiembre-Octubre	15	84 $\pm$ 16 c	16 $\pm$ 16
Promedio anual		66 $\pm$ 16	34 $\pm$ 16

\* Muestras con letras distintas difieren a  $p < 0.05$

*Mionectes oleagineus* se alimentó casi exclusivamente de fuentes  $C_3$  en todo el año con variaciones significativas ( $F_{4,76} = 9.32$ ,  $p = 0.004$ ). La contribución de las fuentes  $C_3$  predominó a lo largo de la estación de nortes (Enero-Febrero), en el inicio de la estación seca (Marzo-Abril) y al final de la estación de lluvia (Septiembre-Octubre; **Tabla 6**). Al final del periodo seco (Mayo-Junio) la contribución de fuentes  $C_3$  disminuyó en un 6% aproximadamente y se mantuvo sin cambios al inicio de la lluvia (Julio -Agosto; **Tabla 6**).

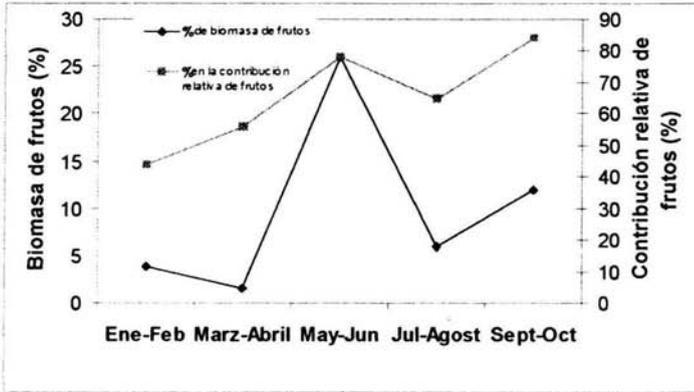
**Tabla 6.** Contribución relativa (Media  $\pm$  D.S.) de fuentes  $C_3$  y MAC- $C_4$  en la dieta de *Mionectes oleagineus* en La Estación Biológica de Los "Tuxtlas" Veracruz, en un ciclo anual.

Mes	n	% $C_3$	% MAC- $C_4$
Enero-Febrero	17	86.1 $\pm$ 4.4 a	13.9 $\pm$ 4.4
Marzo-Abril	21	83.0 $\pm$ 3.5 ab	17 $\pm$ 3.5
Mayo-Junio	13	78.4 $\pm$ 2.1 b	21.6 $\pm$ 2.1
Julio-Agosto	12	78.1 $\pm$ 3.1 b	21.9 $\pm$ 3.1
Septiembre-Octubre	15	87.6 $\pm$ 4.4 ac	12.4 $\pm$ 4.4
Promedio anual		82.6 $\pm$ 3.5	17.4 $\pm$ 3.5

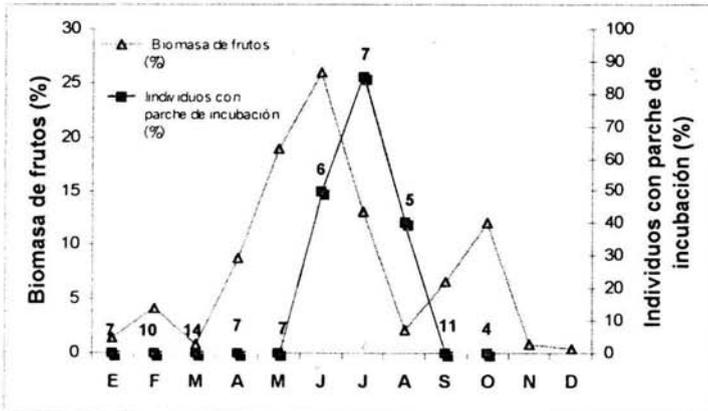
\* Muestras con letras distintas difieren a  $p < 0.05$



No hubo diferencias significativas en la contribución relativa de frutos entre los individuos con parche (58.0 ± 8.8) y sin parche de incubación (56.1 ± 17.2;  $t = 0.332$ ,  $p < 0.739$ , g.l. = 76; **fig. 4**). Sin embargo la contribución relativa de frutos en periodos de mayor abundancia (65.23 ± 15.64) fue mayor que en periodos de menor abundancia (46.6 ± 10.7;  $t = 6.05$ ,  $p < 0.001$ , g.l. = 76; **Fig.3**).



**Fig.3** Contribución relativa de frutos en *Mionectes oleagineus* y su relación con la biomasa del recurso de "Los Tuxtlas" Veracruz durante un año. Los datos de biomasa de los frutos fueron tomados de Estrada y Coates-Estrada (2001).



**Fig.4** Individuos de *Mionectes oleagineus* capturados con parche de incubación durante el año y su relación con la distribución estacional de biomasa de frutos tomados de Estrada y Coates-Estrada (2001), para La Estación Biológica de "Los Tuxtlas" Veracruz, en el 2000. Los números sobre los cuadros corresponden al número de individuos capturados mensualmente.



## X. DISCUSIÓN.

### 1) Hábitos alimentarios

#### a) Análisis isotópico

El análisis de composición isotópica de nitrógeno mostró que el aporte de proteínas en la dieta de *Mionectes oleagineus* en La Estación Biológica de Los "Tuxtlas" Veracruz se originó principalmente de fuentes vegetales (frutos) a lo largo del año. El mayor aporte de este recurso se presentó al final de la estación seca (Mayo-Junio; 78 %) y en el último periodo de lluvia (Septiembre-Octubre ; 84 %), lo cual coincide con los picos de fructificación descritos para la fenología de "Los Tuxtlas" Veracruz (Estrada y Coates-Estrada, 2001). En la estación de nortes la contribución de los frutos fue menor que la de los insectos (Enero-Febrero; 44%).

#### b) Análisis de excreta

El análisis de excretas reveló que *M. oleagineus* se alimentó principalmente de frutos a lo largo del año (89 %) y de manera secundaria de insectos (11 %) correspondientes a los periodos de nortes y principios de la estación seca, los cuales se encontraban tan fragmentados que fue difícil identificarlos. Estos resultados concuerdan con lo reportado en otros estudios sobre la alimentación de esta especie. Por ejemplo, Snow y Snow (1979), en Trinidad encontraron que los frutos son parte importante de la dieta de *M. oleagineus*, mientras que Skutch (1960) en Costa Rica y Barrios (1982) en Santa Marta "Los Tuxtlas" Veracruz reportan que *M. oleagineus* se alimenta de frutos en mayor proporción que de insectos.

Taylor y Fitzpatrick (1982), observaron que solamente en pocas especies de mosqueros (Tyrannidae) los frutos son una fuente muy importantes en su dieta, sin embargo la mayoría consumen algún fruto ocasionalmente. Aparentemente *M. oleagineus* es más frugívoro que otros mosqueros (Snow y Snow, 1979; Sherry, 1983). Esta preferencia en el consumo de frutos en las Selvas Tropicales como "Los Tuxtlas" es debida tal vez a que son recursos más abundantes y fáciles de conseguir que los insectos (Morton, 1973).

### 2) Requerimientos de N en la reproducción y su relación con la fenología del hábitat.

Debido a que los requerimientos de nitrógeno en las aves son mayores durante la reproducción (Foster, 1978; Robbins, 1981), es probable que en algunas especies frugívoras las hembras aumenten su consumo de fuentes ricas en proteínas (e.g., insectos) en los periodos



previos a la ovoposición (Krapu, 1974; Swanson *et al.* 1974; Jones y Ward, 1976; Fogden y Fogden, 1979). El análisis de isótopos estables de N reveló que las hembras de *M. oleagineus* dependieron principalmente de frutos (78 %) como fuente de proteínas durante este periodo. Del mismo modo, el contenido de excretas reveló el consumo de frutos principalmente de *Trema micrantha* (*capulin*), *Carica papaya* (*papaya*) y *Clusia minor* en el periodo reproductivo. *Trema micrantha* es una especie consumida por un amplio número de especies de aves en " Los Tuxtlas" Veracruz, tan solo superada por los frutos del género *Ficus*, en cuanto al número de aves que se alimentan de ellos (Ackerly, 1997). Snow (1981), menciona que es uno de los frutos favoritos de las aves frugívoras tropicales y podría ser un fruto relativamente rico en proteína pues su congénere *T. orientalis* es un fruto con alto contenido de este nutriente (15.0 % de proteína de peso seco del pericarpio). Figueroa (2001), determinó que el contenido proteínico de *T. micrantha* es de 3.61% (0.82% N, apéndice IV).

En la época de reproducción Barrios (1982), encontró que la alimentación predominante para *M. oleagineus* en Santa Marta "Los Tuxtlas" Veracruz, consistió de varias especies de fruto como *Carica papaya*, *Cecropia obtusifolia*, *Ficus* spp., *Piper* spp. y *Guarea glabra*. Coates-Estrada y Estrada (1998), mencionan que es una de las 24 especies de aves que se alimentan de *Cymbopetalum baillonii* cuyo fruto arilado rico en aceite y proteínas es una importante recompensa en "Los Tuxtlas " Veracruz. Si bien en este trabajo no se encontraron frutos como *Piper* (Barrios, 1982) que tienen proporciones relativamente altas de nitrógeno (e.g. *Piper amalago* presenta 6.04% de proteína con un equivalente de 1.93% de N), o bien como los higos que son recursos importantes para muchos frugívoros tropicales; el análisis de 14 especies de *Ficus* por Wendel *et al.* (2000), demostró que la pulpa de los higos medianos y pequeños son fuentes nutricionalmente adecuadas, en particular *F. yaponensis* y *F. insipida*. Pérez (1996), encontró que *F. insipida* es uno de los frutos de mayor preferencia por el tucán *Ramphastos sulfuratus* por su valor nutricional en lípidos y proteínas (9.9% con un equivalente de 2.25% de N, apéndice IV). En tanto que Snow (1962c), encontró que el contenido proteínico es de 5 % (1.13% de N, apéndice IV) para los higos consumidos por aves en Trinidad. *Cecropia obtusifolia* es una de las especies arbóreas pioneras más abundantes en "Los Tuxtlas " (Álvarez-Buylla, 1997). Las infrutescencias son consumidas por una gran diversidad de aves y murciélagos (Estrada *et al.* 1984; Van-Dorps , 1985; Pérez, 1996), y son una fuente rica en proteínas (5.86% con un equivalente de 1.33 %N, apéndice IV).



La actividad reproductiva de *M. oleagineus* se presentó de junio a principios de agosto, lo que coincide con lo reportado por Snow y Snow (1964), en Trinidad y Barrios (1982), en Santa Marta "Los Tuxtles" Veracruz. La reproducción en aves adultas frecuentemente depende del nivel de proteínas en la dieta (Fogden y Fogden, 1979) y está estrechamente relacionada con la calidad y abundancia de recursos con base en los requerimientos de energía y proteínas (Moermond y Denslow, 1985). En relación a lo anterior, *M. oleagineus* presentó una mayor actividad reproductiva cuando hubo abundancia de frutos al final de la estación seca (Mayo-Junio) y en la mitad de la estación húmeda de precipitación (Julio-Agosto). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en la contribución de frutos entre individuos con parche de incubación y sin parche de incubación.

La aparente adecuación de la actividad reproductiva con los periodos de mayor abundancia de frutos encontrada en *M. oleagineus* ha sido reportada previamente para otras especies de aves tropicales. Snow (1962a, b, 1965), menciona que en Trinidad el periodo reproductivo del Matraquero blanco (*Manacus manacus*) y el Saltarín de cabeza dorada (*Pipra erythrocephala*) coincide con los picos de fructificación de Melastomataceae y Rubiaceae, las cuales tienen notables concentraciones de lípidos y proteínas. Del mismo modo, los picos de fructificación de Palmae, Lauraceae y Burceraceae (las cuales producen frutos particularmente nutritivos) coinciden con los periodos reproductivos del Gaucharo (*Steatornis caripensis*; Snow, 1962c) y el Barbudo (*Procnias averans*; Snow, 1970) en Trinidad. El periodo reproductivo del Ruiseñor vientre amarillo (*Pycnonotus goiavier*) coincide con la abundancia de frutos e insectos en Singapore y Sarawak (Ward, 1969b; Fogden, 1972).

### 3) Contribución de fuentes fotosintéticas C<sub>3</sub> Y MAC- C<sub>4</sub>

El análisis de C mostró que *M. oleagineus* obtiene sus fuentes proteínicas de plantas de origen fotosintético C<sub>3</sub>, presentando una disminución significativa al final de la estación seca (Mayo-Junio) y aumentando al final del periodo de lluvia (Septiembre-October), sin presentar cambios significativos en los otros periodos. El mayor aporte en fuentes fotosintéticas C<sub>3</sub> es debido a que las plantas C<sub>3</sub> predominan a grandes latitudes y las plantas MAC-C<sub>4</sub> son más comunes en latitudes más bajas (Körner *et al.*, 1991). Estudios realizados previamente con aves (Herrera *et al.*, 2003) y murciélagos en la selva tropical de "Los Tuxtles", Veracruz reportan que éstos se



alimentaron exclusivamente en fuentes fotosintéticas C<sub>3</sub> durante todo el año (Manzo y Estrada, 2000; Gutiérrez, 2001; Herrera *et al.*, 2002; Herrera, 2003; Altube, 2003).

Aunque el análisis de isótopos y excretas concuerda en que *M. oleagineus* se alimentó preferentemente de frutos de origen fotosintético C<sub>3</sub> como *Alchornea glandulosa*, *Trema micrantha*, *Carica papaya* y *Clusia minor*, es probable que *M. oleagineus* se alimentara de frutos MAC o de insectos MAC-C<sub>4</sub> al final de la estación seca (mayo-junio), lo que explicaría la disminución del aporte de las fuentes fotosintéticas C<sub>3</sub> durante este periodo.

#### 4) Contribución de proteína de frutos e insectos

La fuente principal de proteínas en la dieta de *M. oleagineus* fueron los frutos durante todo el año, presentando un mayor aporte al final de la estación seca y en el último periodo de lluvia, lo cual coincide con los picos de fructificación reportados para los Tuxtlas (Estrada y Coates-Estrada, 2001). Durante la época de nortes la importancia de los frutos disminuyó, siendo los insectos la fuente principal de proteínas. El aporte real de proteínas por los frutos podría ser incluso mayor en algunas épocas del año ya que el método utilizado para estimar la contribución de frutos e insectos sobrestima el aporte de los alimentos consumidos rara vez y subestima el aporte de los alimentos consumidos frecuentemente (Ben-David, 1997).

Worthington (1989), Herrera (1984), Moermond y Denslow (1985), Levey y Karasov (1989), Bairlein (1996), Witmer (1998), Bosque y Pacheco (2000), entre otros mencionan que las aves frugívoras se alimentan de insectos para compensar la deficiencia en proteínas de los frutos, ya que los frutos silvestres son considerados fuentes bajas en proteínas (2.1%) y altos en carbohidratos (8.9%; Pryor *et al.*, 2001). Esta visión ha sido recientemente cuestionada por estudios que demuestran que los requerimientos de proteína de las aves frugívoras son particularmente bajos lo que les permitiría vivir con un régimen principalmente de frutos. Por ejemplo, el Loro aguileño (*Psittichas fulgidus*) tan solo requiere de 320 mg N kg<sup>-0.75</sup> día<sup>-1</sup> a partir de una dieta a base de frutos (Prior *et al.*, 2001), y el Periquito común (*Melopsittacus undulatus*) en promedio requiere de 790 mg N<sup>-0.75</sup> día<sup>-1</sup> para cubrir su balance de nitrógeno en una dieta baja en proteínas (Drepper *et al.*, 1988).

Las aves frugívoras (Izhaki, 1994) tienen bajos requerimientos de proteínas gracias a las bajas pérdidas de nitrógeno endógeno urinario (NUE) y de nitrógeno metabólico fecal (NFM) por lo que son más eficientes en la retención de N que las especies de aves omnívoras (Murphy, 1993;



Bairlein, 1998). Las aves frugívoras pueden mantener el balance de nitrógeno positivo con base en el consumo de frutos con un contenido de proteína similar a los frutos silvestres (Witmer, 1998) por virtud de sus altos índices de ingestión gracias a un tubo digestivo adecuado para procesar grandes volúmenes de alimento de manera rápida (Levey y Karasov, 1989), la alta selectividad de su alimento (Morton, 1973; Worthington, 1989), y sus bajos requerimientos de proteínas (Bairlein, 1996).

En el presente estudio los frutos fueron la fuente más importante de proteínas para *M. oleagineus* durante la mayor parte del año, incluyendo la temporada reproductiva de esta especie. En la región de "Los Tuxtlas" la estacionalidad no es muy marcada por lo que los frutos están presentes la mayor parte del tiempo aunque presentan dos picos de mayor abundancia (de abril a julio y de septiembre a octubre; Estrada y Coates-Estrada, 2001). Durante estos picos de abundancia la contribución de los frutos fue mayor lo que indica la relación existente entre los hábitos alimentarios de esta ave y la fenología de la fructificación de la zona. *T. micrantha* podría ser una fuente importante de proteínas para *M. oleagineus* en el periodo reproductivo ya que su pico de fructificación se presenta solo de Marzo a Agosto (Ibarra y Sinaca, 1995) en comparación con otras especies consumidas pero de menor calidad nutritiva como a *Carica papaya* (0.4% de proteína; Morton 1973 y 0.090 % de N, apéndice IV) y *Clusia minor*.

Por ultimo las aves consumidoras de frutos en los Tuxtlas como *M. oleagineus* son efectivas en la explotación de la abundancia espacio temporal de los frutos (Morton, 1973; Foster, 1976,1978; Snow y Snow 1979; Moermond y Denslow, 1985; Moermond *et al.*, 1986, 1987; Loiselle y Blake 1990), ya que el costo para obtener este recurso es menor y el beneficio es que obtiene el contenido adecuado de proteínas tanto para supervivencia como para el periodo reproductivo.



## XI. CONCLUSIONES

- *M. oleagineus* satisface sus requerimientos proteínicos durante el año principalmente con el consumo de plantas de origen fotosintético C<sub>3</sub>
- Los frutos son adecuadas fuentes de proteínas para *M. oleagineus* en el periodo reproductivo, sin presentar cambios significativos en la contribución del alimento entre individuos con o sin parche de incubación.
- En la región de "Los Tuxtlas" *M. oleagineus* podría ser considerada una especie frugívora debido a su dependencia de frutos a partir de la cual logra cubrir sus requerimientos de nitrógeno a lo largo del año.
- Los árboles de *Ficus* sp., *Piper* sp., *Cecropia* sp. y *Trema micrantha* presentan frutos con cantidades adecuadas de proteínas para satisfacer los requerimientos de *Mionectes oleagineus*.



## LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. (1997). *Trema micrantha*. Pp.156- 158 en: Historia natural de "Los Tuxtlas". (González S. E., R. Dirzo., y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma México. CONABIO. Mexico.
- Altube, M. B. (2003). Estudios de los hábitos alimenticios del murciélago acampador oscuro *Uroderma bilobatum* (Fam. Phyllostomidae: Subfam Stenodermatidae) utilizando isótopos estables de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  en "Los Tuxtlas" Veracruz. Tesis de Licenciatura Facultad de ciencias. 76 pp.
- Álvarez-Buylla, R. E. ( 1997). *Cecropia obtusifolia*. Pp 109-113 en: Historia natural "Los Tuxtlas". (González S. E., R. Dirzo., y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma México. CONABIO. Mexico.
- Allen, P. E. (1998). Factors affecting fractionation of stable carbon and nitrogen isotopes in birds. Master of Science. The University of Montana Pp. 37.
- Ambrose, S.H., y M. J. De Niro. (1986). The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia*, **69**: 395-406.
- Anderson. W.B., y G. A. Polis. (1998). Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: Evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. *Oikos*, **81**: 75-80.
- Bairlein, F. (1996). Frui-eating in birds and its nutritional consequences. *Comparative Biochemistry Physiology*, Vol **113** a, 3: 215-224.
- Barrios, S. M. (1982). Aspectos Biológicos de *Pipromorpha oleaginea* Lichtenstein (Aves:Tyrannidae) en el área de Santa Martha, "Los Tuxtlas" Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. UNAM. 75pp.
- Ben-David, M. R., W. Flynn., y D. M. Scell. (1997). Annual and seasonal changes in diets of martens: Evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, **111**: 280-291.



- Bosque, C., y M. A. Pacheco. (2000). Dietary nitrogen as a nutrient in frugivorous birds. *Revista Chilena de Historia Natural*, **73**: 441-450.
- Bribiesca, L. E. (1969). Hábitos alimenticios de algunas aves del Valle de Salazar (Edo de México). Tesis de licenciatura. UNAM. 71 pp.
- Brusca, C. R., y G. J. Brusca. (1990). Invertebrates. (Sunderland, ed.). Massachussets. Pp. 543-590.
- Carabias-Lillo, J., y S. Guevara (1985). Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. Pp 27-66 en: Investigaciones sobre regeneración de las Selvas altas en Veracruz, Vol II (Gómez-pompa A. y S. Del Amo, eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. Editorial Alhambra, México.
- Coates-Estrada R. and 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.
- Coates-Estrada R., y A. Estrada. (1998). Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology*, **4**: 157-172.
- Craig, H. (1957). Isotopic standars for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **12**: 133-149.
- Crome, F. J. (1975a). The ecology of fruit pigeon in tropical northern *Queensland Australia Wildlife Research*, **2**: 155-185.
- Daniels, C. L., C. T. Downs., y G. L. Maclean. (2001) Arthropods in the diet of nectarivorous sunbirds (Passeriformes: Nectariniidae) and sugarbirds ( Passeriformes: Promeropidae). Durban Museum Novitates, **26**: 45-48.



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.

Dirzo, R., E. S. González., y R. C. Vogt. (1997). Introducción general. Pp.3-6. en: Historia natural de "Los Tuxtlas". (González S. E., R. Dirzo., y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma México. CONABIO. Mexico.

Drepper, K., K. Menke, G. Schulze., y U. Wachter-Vormann. (1988). Untersuchungen zum protein- und energiebedarf adulter wellensittiche (*Melopsittacus undulatus*) Kafighaltung. *Kleintierpraxis*, **33**: 57-62.

Emlen, S. T., y L. W. Oring. (1997). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**: 215-223.

Estrada, A., y R. Coates-Estrada. (2001). Species composition and reproductive phenology of bats in tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 627-646.

Estrada, A., A. Rivera., y R. Coates-Estrada. (2002). Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 627-646.

Estrada, A., R. Coates-Estrada., y C. Vásquez-Yañez. (1984). Observations of fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at "Los Tuxtlas ". *Biotropica*, **16**: 315-318.

Figuroa, E. M. (2001). "Efecto de la transformación del hábitat en aves frugívoras de Calakmul, México". Tesis de Maestría en Ciencia. UNAM 50 pp.

Fleming, T. H. (1995). The use of stable isotopes to study the diets of plants-visiting bats. *Symposia of the Zoological Society of London*, **67**: 99-110.

Fleming, T.H. (1979). Do tropical frugivores compete for food?. *American Zoologist*, **19**: 1157-1172.



- Fogden, M. L., y P. M. Fogden. (1979). The role of fat and protein reserves in annual cycle of the Grey-backed Camaroptera in Uganda (Aves:Sylviidae). *Journal Zoology (London)*, **189**: 233-258.
- Fogden, M. L. (1972). The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis*, **114**: 307-343.
- Foster, M. S. (1978). Total frugivory in tropical passerines: A reappraisal. *Tropical Ecology*, **2**:131-151.
- Foster, M. S. (1976). Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology*, **58**: 73-85.
- Frankel, T. L., y D. Avram. (2001). Protein requirements of rainbow lorikeets, *Trichoglossus haematodus*. *Australian Journal of Zoology*, **49**: 435-443.
- Fry, B. (1988). Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions *Limnology and Oceanography*, **33** (5): 1182-1190.
- Gannes, Z. L., M. D. 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.
- Gutiérrez, C. 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, UNAM. 51pp.
- 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 M. G., E. Gutiérrez, K. A. Hobson, B. Altube, W. G. Díaz., y V. Sanchez-Cordero. (2002). Sources of assimilated protein in five species of new world frugivorous bats. *Oecologia*, **133**: 280-287.



- Herrera M. G., K. A. Hobson, M. Rodríguez., y P. Hernández. (2003). Trophic partitioning in tropical rain forest birds: Insights from stable isotope analysis. *Oecologia*, **136**: 439-44.
- Herrera, C. A. (2003). Contribución de fuentes de proteína animal y vegetal a la dieta de *Vampyroides caraccioli* (Chiroptera: Phyllostomidae) de "LosTuxtlas " Ver. Utilizando isótopos estables de carbono y nitrógeno. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 31pp.
- Herrera, C. M. (1984). Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed disperser. *Ecology*, **65**: 609-617.
- Hobson K. A., y R. G. Clark. (1992a). Assessing avian diets using stable isotopes.I: Turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissue fractionation. *Condor*, **94**: 181-188.
- Hobson K. A., y S. G. Sealy. (1991). Marine protein contribution to the diet of northern saw-wet owls on the Queen Charlotte Islands: A stable-isotope approach. *Auk*, **108**: 437-440.
- Hobson, K. A., R. T. Alisauska., 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.
- Hobson, K. A. (1993). Trophic relationships among high Arctic seabirds: Insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Mar Ecology Progress Series*, **95**: 7-18.
- Hobson, K. A., y L. I. Wassenaar. (1999). Stable isotope ecology: An introduction. *Oecologia*, **120**: 312-313.
- Hobson, K. A., y R. G. Clark. (1992b). Assessing avian diets using stable isotopes.II: Factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor*, **94**: 189-197.



- Hobson, K. A. (1999). Stable-Carbon and nitrogen isotope ratios of songbird feathers grown in two terrestrial biomes: Implications for evaluating trophic relationships and breeding origins. *Condor*, **101** (4): 799-805.
- Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review. *Oecologia*, **120**: 314-326.
- Hobson, K. A., y R. G. Clark. (1993). Turnover of  $^{13}\text{C}$  in cellular and plasma fractions de blood: Implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *Auk*, **110**: 638-641.
- Hobson, K. A., K. D. Hughes., y P. J. Ewins. (1997). Using stable isotope analysis to identify endogenous and exogenous sources of nutrients in eggs of migratory birds: Applications to great lakes contaminats research. *Auk*, **114**: 467-478.
- Howe, H. (1984). Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*, **30**: 261-281.
- Howell, S. G. y Webb. (1995). A guide to the birds of México and Northern Central America. Oxford University Press, Nueva York, 851pp.
- Ibarra-Manríquez, G., y C. S. Sinaca. (1987). Listados florísticos de México. VII Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México 51pp. Libros de México. México
- Ibarra-Manríquez, G., y C. S. Sinaca. (1995). Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México. *Revista de Biología Tropical*, **43** (1-3): 75-115.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez Ramos, R. Dirzo y J. Nuñez Farfán. (1997). La vegetación. Pp. 61-85 en: Historia natural de Los Tuxtlas. (González, S E., R. Dirzo y R. C. Vogt, ed.). Universidad Nacional Autónoma de México. CONABIO. México.
- Izhaki I., y U. N. Safriel. (1989). Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos*, **54**: 23-32.



- Izhaki, I. (1994). A comparative analysis of the nutritional quality of mixed and exclusive fruit diets for yellow-vented bulbuls. *Condor*, **94**: 912-923.
- Janson, C. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, **219**: 187-189.
- Jones, P. J., y P. Ward. (1976). The Level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch size in the red-billed Quelea (*Quelea quelea*) *Ibis*, **118**: 547-574.
- Juaréz, C., S. Arriaga., y F. Lozano. (1980). Instructivo para estudios ornitológicos en el campo y el laboratorio. UNAM. México 81pp. Libros de México. Mexico.
- Keast, A. (1972). Ecological opportunities and dominant families, as illustrated by the Neotropical Tyrannidae (Aves). *Evolutionary Biology*, **5**: 229-277.
- Kelly, J. F. (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal. Zoology*, **78**: 1-27.
- Klasing, K. C. (1998). Comparative avian nutrition. Ed. Cab International, New York. 350 pp.
- Körner, C., G. D. Farquhar., y S. C. Wong. (1991). Carbon isotope discrimination follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, **88**: 30-40.
- Krapu, G. L. (1974). Foods of breeding pintails in North Dakota. *Journal Wildlife Management*, **38**: 408- 417.
- Kwak T. J., y J.B. Zedler. (1997). Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia*, **110**: 262-277.
- Levey, D. J., y W. H. Karasov. (1989). Digestive responses of temperate birds switched to fruit or insect diets. *Auk*, **106**: 675-686.



- Loiselle, B. A. y J. G. Blake (1990). Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: Seasonality and resource abundance. Pp91-103 in: *Avian Foraging: Theory, Methodology and applications studies in avian*. No. 13 (Morrison M. L., C. J. Ralph., J. Verney., y R. Johl Jr. eds.).
- Mack, L. A. (1990). Is frugivory limited by secondary compounds in fruits?. *Oikos*, **57**:135-138.
- Manzo, A. A., y B. D. Estrada. (2000). Variación estacional de hábitos alimenticios en *Sturnira lilium* y *Artibeus jamaicensis* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) mediante el uso de marcadores isotópicos de carbono y nitrógeno. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 62 pp.
- Mattson, W. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology Systematics*, **11**:119-161.
- Milton, K., y F. R. Dintzis. (1981). Nitrogen to protein conversion factors for tropical plant samples. *Biotropica*, **13**(3): 177-181.
- Miranda, F., y E. Hernández-X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Sociedad Botánica de México*, **28**: 29-178.
- Moermond, T. C., y J. S. Denslow. (1985). Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs*, **36**: 865-897.
- Moermond, T. C., J. S. Denslow, D. J. Levey, y E. Santana. (1986). The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. Pp. 137-146 en: *Frugivores and Seed dispersal in the Tropics*. (A. Estrada and T. H. Fleming, eds.) DR. W. Junk Publishers, The Netherlands.
- Moermond, T. C., J. S. Denslow, D. J. Levey, y E. Santana. (1987). The influence of Context on Choice Behavior : Fruit Selection by Tropical Birds. Pp. 229-254 en: *Quantitative Analysis of Behavior*, vol VI (M.L. Commons, S. J. Shettleworth and A. Kacelnik, eds.) New York.



- Morton, E. S. (1973). On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *American Naturalist*, **953**: 8-22.
- Murphy, M. E. (1993a). The protein requirement for maintenance in the white-crowned (*Sparrow zonotrichia leucophrys gambelli*). *Canadian Journal of Zoology*, **71**: 2111-2120.
- Nadelhoffer K. J., y B. Fry. (1994). Nitrogen isotope studies in forest ecosystems. Pp. 22-44. in: *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. (K. Lajtha and R.H. Michener eds.) Blackwell Scientific. Oxford.
- Navarro, A. G., y H. Benítez. (1993). Patrones de riqueza y endemismo de las aves. *Ciencias Revista Especial No.7*: 45-54.
- Ortiz-Pulido, R. (1994). Frugivoría y dispersión de semillas por aves en el morro de la mancha Veracruz. Tesis de Licenciatura de Biología. Universidad Veracruzana. 108 pp.
- Pérez, V. B. (1996). Aspectos sobre la alimentación del Tucán *Ramphastos sulfuratus* y su efecto sobre la germinación, dentro de la dispersión de semillas. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores IZTACALA, UNAM. 112pp.
- Peterson, B.J., y B. Fry. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review Ecology and Systematics*, **18**: 293-320.
- Peterson, B.J., R. W. Howart., y R. H. Garritt. (1985). Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science*, **227**: 1361-1363.
- Peterson, R.T., y E. L. Chalif. (1994). Aves de México. Editorial Diana México, 473 pp.
- Pryor, G. S. (2003). Protein requirements of three species of parrots with distinct dietary specializations. *Zoo Biology*, **22**: 163-177.



- Pryor, G. S., D. J. Levey., y E. S. Dierenfeld. (2001). Protein requirements of a specialized frugivore, pesquet's parrot (*Psittichas fulgidus*). *Auk*, **118**: 1080-1088.
- Ramírez-Bautista A., G. P. Higadera., y G. Casa-Andreu. (1981). Lista preliminar de anfibios y reptiles de la region de la de "Los Tuxtlas Veracruz. TLREP, Instituto de Biología, UNAM, México, 58 pp. México, D.F
- Rappole, J., A. Ramos, K. Winker, R. Oehlenschlager., y D. Warner. (1987). Aves migratorias neárticas. Pp. 535-544 en: Historia natural de Los Tuxtlas. (González, S E., R. Dirzo y R. C. Vogt, ed.). Universidad Nacional Autónoma de México. CONABIO. México.
- Robbins, C. T. (1981). Estimation of the relative protein cost of reproduction in birds. *Condor*, **83**: 177-179.
- Rosenberg, K. V., y R. J. Cooper. (1990). Approaches to avian diet analysis. Pp80-90 in: Avian Foraging: Theory, Methodology and applications studies in avian. No. 13 (Morrison M. L., C. J. Ralph., J. Verney., y R. Johl Jr. eds.).
- Roth, J. D., y K. A. Hobson. (2000). Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissue of captiva red fox: implications for dietary reconstruction. *Canadian Journal Zoology*, **78** :848-852.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. Editorial Limusa. México. 432pp.
- Schoeller, D. A. (1999). Isotope fractionation: Why aren't We what we eat?. *Journal of Archaeological Science* **26**: 667-673.
- Schoeninger, M. J., y M. J. De Niro. (1984). Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**: 625-639.
- Sherry, T. W. (1983). *Mionectes oleagineus*. Pp. 586-587, in: Costa Rica Natural History. (Janzen D. H. ed.). Univ. of Chicago Press, Chicago.



- Skutch, A. F. (1960). Life histories of Central American birds II. *Pacific Coast Avifauna* No.34 Pp. 561-570.
- Smith, K. G., y J. T. Rotenberry. (1990). Quantifying food resources in avian studies: Present problems and future needs. Pp. 3-5, en: *Avian Foraging: Theory, Methodology and applications studies in avian*. No.13. (Morrison M. L., C. J. Ralph, J. Verney., y R. Johl Jr. eds.).
- Snow D. W., y B. K. Snow. (1964). Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica*, **49**:1-39.
- Snow D. W., y B. K. Snow. (1979). The ochre-bellied flycatchers and the evolution of lek behavior. *Condor*, **81**: 286-292.
- Snow, B. K. (1970). A field study of the bearded bellbird in Trinidad. *Ibis*, **112**: 299-329.
- Snow, D. W. (1981). Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica*, **13**: 1-14.
- Snow, D. W. (1962a). A field study of black and white manakin, *Manacus manacus* in Trinidad. *Zoologica* (New York), **47**: 65-104.
- Snow, D. W. (1962b). A field study of golden headed manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad. *Zoologica* (New York), **47**: 183-198.
- Snow, D. W. (1962c). The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. Part 2 Population, breeding and ecology. *Zoologica*, **47**: 199-221.
- Snow, D. W. (1965). A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos*, **15**: 274-281.



- Steele, K. W., y R. J. Daniel. (1978). Fractionation of nitrogen isotopes by animals: A further complication to the use of variations in the natural abundance of  $^{15}\text{N}$  for tracer studies. *Journal Agricultural Science*, **90**: 7-9.
- Swanson, G. A., M. I. Meyer., y J. R. Serie. (1974). Feeding ecology of breeding blue-winged teals. *Journal Wildlife Management*, **38**: 396-407.
- 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.
- Townend, J. (2002). Practical statistics for environmental and biological scientists. (John Wiley and Sons ed.). England 276 p.
- Taylor, M. A., JR., y J. W. Fitzpatrick. (1982). A survey of tyrant flycatchers. *Living Bird*, **19**: 7-50
- Van Dorps, D.(1985). Frugivoría y dispersión de semillas por aves. Pp 333-364 en: Investigaciones sobre regeneración de las Selvas altas en Veracruz México Vol II (Gómez-Pompa A. y R. S. Del Amo ed.) Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. Editorial Alhambra, México.
- Vander Zanden, M. J., y J. B. Rasmussen. (1999). Primary consumer  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, **80**: 1395-1404.
- Vander Zanden, M. J., y J. B. Rasmussen. (2001). Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology Oceanography*, **46**: 2061-2066.
- Wada, E., T., R. Shibata., y T. Torril. (1981).  $^{15}\text{N}$  abundance in Antarctica: origin of soil nitrogen and ecological implications. *Nature (London)*, **292**: 327-329.
- Ward, P. (1969b). The annual cycle of the Yellow-vented Bulbul *Pycnonotus goiavieri* in humid equatorial environment. *Journal Zoology (London)*, **157**: 25-45.



Webb, S. C. (1997). Stable carbon and nitrogen isotopes in insects: The influence of diet. Thesis submitted for the degree Doctor of Philosophy. 194pp.

Wendel, M. C., R. J. Runkle., y E. K. Kalko. (2000). Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica*, **32**(3): 489-501.

Whitaker, J. O. Jr. (1988). Food habit analysis of insectivorous bats. P 171- 189 in: Ecological and behavioral methods for the study of bats. (T.H. Kunz ed.). *Smithsonian Instituto Press. Washington*.

White T. R. (1993). The inadequate environment: Nitrogen and the abundance of animals. *Impresiones Berlin*. 425 pp.

Willis, E. O., D. Wechsler y Y. Oniki. (1978). On behavior and nesting of McConnell's flycatcher (*Pipromorpha macconelli*): Does females rejection lead to male promiscuity? *Auk*, **95**: 1-8.

Winker, K. (1987). Introducción a las aves de "Los Tuxtlas" Pp. 545-530 en: Historia natural de Los Tuxtlas. (González, S E., R. Dirzo y R. C. Vogt, ed.). Universidad Nacional Autónoma de México. CONABIO. México.

Witmer, C. M. (1998). Ecological and evolutionary implications of energy and protein requirements of avian frugivores eating sugary diets. *Physiological Zoology*, **71**(6): 599-610.

Worthington, A. H. (1989). Adaptations for avian frugivory: Assimilation efficiency and gut transit time of *Manacus vitellinus* and *Pipra mentalis*. *Oecologia*, **80**: 381-389.



### XIII. APENDICES

#### APENDICE I. Datos merísticos de *Mionectes oleagineus* a lo largo de un año.

Mes	Peso (g)	Cuerda alar (mm)	Talla (cm)
ENERO	2000		
	15	62	
ENERO	2001		
	17.5	63	14
	17	71.2	13.9
	15.5	64.2	14
	16	69.3	14.1
	16	67	13.5
FEBRERO	2001		
	16.5	69.6	
	17	69.1	14.1
	15.5	72.3	14.2
	14	60	13.5
	16	71.5	13.5
	16	68.2	14
	15	64.3	13
MARZO	2000		
	15	64.9	14
	16	66	14.1
	16	67	13.5
MARZO	2001		
	14	62	14
	15	67.8	14.1
	16	68.1	14.2
	15	69	14.5
	16	69.3	14.1
	16	67.4	14.2
	15	69.2	14.1
	14	63.4	13.5
	12	62	14.2
ABRIL	2000		
	16	66.7	12.5
	14	62	14
ABRIL	2001		
	14	65.6	13.5
	16	65.1	13.5
	17	68.3	13.5
	16	65.1	13
	15	64.1	13
	14	67.9	12.5
	13	65.1	13.5
MAYO	2000		
	15	67.2	13.8
	15	61.8	14.4
	15	65.1	14
MAYO	2001		
	15	53.7	13.3



	14	62.8	137
<b>JUNIO</b>	<b>2001</b>		
	15	68.3	14.2*
	15	65	14.5
	14	65.7	13.6
	15	62.2	14.2
	16	68.4	14.3
	12	61.5	13.5*
	15	61	13.6*
	15	68	14.2
<b>JULIO</b>	<b>2000</b>		
	15	68	13
<b>JULIO</b>	<b>2001</b>		
	14	65	13.0*
	13	62	13.0*
	15	66	13.0*
	14	63	14*
	16	68	14*
	14	62	13.5*
<b>AGOSTO</b>	<b>2000</b>		
	15	62	13.5
	15	62	13.5
	13	60.5	14.1
	<b>2001</b>		
	16	69.5	14.1*
	16	68.1	14.2*
<b>SEPTIEMBRE</b>	<b>2002</b>		
	15	65.8	14.2
	15	67.7	14.1
	12	70	14
<b>OCTUBRE</b>	<b>2000</b>		
	12	59	14.5
	14	60	13.5
	13.5	63.7	13.8
	12	70	14
<b>OCTUBRE</b>	<b>2001</b>		
	15	64.2	14
<b>NOVIEMBRE</b>	<b>2000</b>		
	17	68.1	14
	15		13.7
	14	65.5	14.1
<b>NOVIEMBRE</b>	<b>2001</b>		
	15	71.3	14.5
	15	65	14.5
	14.5	61.1	14.4
	14.2	62	14
<b>DICIEMBRE</b>	<b>2001</b>		
	16	64.6	14.3
	15.5	62.7	14
	16	68	14.2
	17.5	70.5	14

\*individuos con parche de incubación



APENDICE II. Valores promedio  $\pm$  desviación estándar para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de 13 órdenes de insectos capturados en "Los Tuxtlas" Veracruz, durante el 2000 (órdenes, según Brusca y Brusca, 1990).

Orden		$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Blattodea	3	-1.9 $\pm$ 2.4	-26.9 $\pm$ 1.0	*	*										
Coleoptera	31	6.4 $\pm$ 3.4	-24.6 $\pm$ 3.0	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*
Diptera	16	5.4 $\pm$ 3.4	-26.0 $\pm$ 1.7	*	*		*	*			*				
Ephemeroptera	1	2.6	-26.0							*					
Hemiptera	8	3.6 $\pm$ 2.9	-26.4 $\pm$ 1.2	*	*			*			*				
Homoptera	3	3.6 $\pm$ 1.6	-27.0 $\pm$ 1.3	*	*			*							
Hymenoptera	6	6.3 $\pm$ 3.1	-25.3 $\pm$ 3.0	*				*	*		*				
Lepidoptera	58	3.8 $\pm$ 2.4	-28.7 $\pm$ 3.0	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*
Mantodea	1	5.2	-24.5			*									
Megaloptera	7	2.5 $\pm$ 2.6	-25.3 $\pm$ 1.7						*						
Orthoptera	8	3.8 $\pm$ 1.7	-27.3 $\pm$ 1.5	*	*		*	*			*				
Phasmatodea	1	0.5	-31.7			*									
Trichoptera	7	2.7 $\pm$ 1.6	-25.7 $\pm$ 1.3	*	*		*				*				



APENDICE III. Listado de las especies vegetales con frutos, colectados en "Los Tuxtlas" Veracruz, durante el periodo del 2000 (nombres científicos y secuencia taxonómica, según Ibarra *et al.* 1997; Ibarra y Sinaca, 1987; Ibarra y Sinaca, 1995). Valores promedio  $\pm$  desviación estándar para los  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  representado para 35 familias y 76 especies de plantas. (los valores proteínicos se obtuvieron del factor de conversión de 4.4 utilizado por Milton y Dintzis 1981).

FAMILIA	n	$\delta^{13}\text{C}\%$	$\delta^{15}\text{N}\%$	%de N	% Proteínas	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Actinidiaceae																	
<i>Saurauia yasicae</i>	1	-30.12	0.6	0.60	2.64												*
Anacardiaceae																	
<i>Spondias radlkoferi</i>	1	-28.41	-0.1	1.29	5.68												*
<i>Spondias purpurea</i>	1	-25.49	3.6	1.56	6.86		*										
<i>Tapirira mexicana</i>	1	-30.21	-0.8	1.21	5.32												*
Annonaceae																	
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	1	-32.16	1.2	1.22	5.37		*	*									
Apocynaceae																	
<i>Tabernaemontana alba</i>	1	-28.74	-2.0	2.05	9.03												*
Araliaceae																	
<i>Dendropanax arboreus</i>	2	-30.71	0.8	1.73	7.61											*	*
<i>Orepanax obtusifolius</i>	1	-29.59	-1.2	0.98	4.32												*
Areaceae																	
<i>Chamaedorea alternans</i>	1	-33.02	-0.5	1.76	7.74		*										
Burseraceae																	
<i>Bursera simaruba</i>	2	-26.38	1.3	2.15	9.46		*										
Cactaceae																	
<i>Epiphyllum crenatum</i>	2	-15.19	-4.1	1.46	6.42											*	*
Caesalpinaceae																	
<i>Cynometra retusa</i>	3	-27.96	-1.3	0.79	3.47											*	*
Cecropiaceae																	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	7	-28.24	1.3	0.99	4.35		*				*	*	*	*	*		
Clusiaceae																	
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2	28.2	0.1	1.01	4.46											*	*
<i>Clusia flava</i>	1	-27.38	0.3	1.37	6.04											*	
<i>Rheedia edulis</i>	1	-29.98	-1.0	0.66	2.90											*	
Erythroxylaceae																	
<i>Erythroxylum panamense</i>	1	-27.98	-0.6	1.53	6.73											*	
Euphorbiaceae																	
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	1	-25.44	2.3	2.19	9.64		*										
Flacourtiaceae																	



	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	1	-28.16	-0.1	2.4	10.52				*
Icacinaceae	<i>Mappia racemosa</i>	1	-27.28	0.5	2.6	11.3				*
Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i>	1	-29.26	0.4	1.10	4.84				*
	<i>Nectandra schiedeana</i>	1	-28.59	-0.6	1.17	5.15				*
Leguminosae	<i>Dialium guianense</i>	1	-27.03	0.9	1.43	6.29				*
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i>	3	-30.25	-1.4	2.29	10.07				*
Malpighiaceae	<i>Byrsonia crassifolia</i>	1	-28.78	-1.0	0.74	3.25				*
Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i>	2	-28.01	-3.4	1.58	6.95				*
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	3	-28.29	2.2	3.37	14.83				*
	<i>Guarea grandifolia</i>	1	-28.18	0.9	1.29	5.67				*
	<i>Trichilia moschata</i>	1	-28.69	-0.2	1.27	5.59				*
Moraceae	<i>Clarisa biflora</i>	1	-26.77	0.2	2.41	10.60				*
	<i>Brosimum alicastrum</i>	2	-25.97	0.6	1.29	5.67				*
	<i>Brosimum spp.</i>	2	-26.16	-1.1	1.26	5.54				*
	<i>Ficus insipida</i>	5	-28.42	1.5	1.73	7.62	*	*		**
	<i>Ficus máxima</i>	1	-28.44	3.2	3.19	14.04	*			
	<i>Ficus perforata</i>	2	-28.27	-0.2	1.98	8.70				*
	<i>Ficus petenensis</i>	1	-30.5	-0.3	1.30	5.72				*
	<i>Ficus pertusa</i>	4	-29.63	0.7	1.0	4.40				*
	<i>Ficus tecolutensis</i>	1	-29.49	1.4	0.91	3.99				*
	<i>Ficus sp</i>	2	-28.68	1.8	1.56	6.86				*
	<i>Ficus yoponensis</i>	8	-29.20	1.3	0.24	1.05	*	*	*	*
	<i>Pseudolmedia oxiphyllaria</i>	1	-28.71	0.7	1.88	8.27				*
Myrsinaceae	<i>Icacorea compresa</i>	1	-31.18	0.7	1.88	8.27	*			
	<i>Parathesis lenticellata</i>	2	-31.24	-2.4	0.64	2.81				*
	<i>Parathesis psychotrioides</i>	5	-30.00	-0.1	3.0	13.20	*	*	*	
	<i>Parathesis spp.</i>	1	-30.54	0.2	0.64	2.81				*
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i>	1	-30.65	-1.2	0.56	2.46				*
	<i>Eugenia mexicana</i>	1	-31.8	0.2	1.08	4.75				*
	<i>Eugenia oerstedeana</i>	1	-30.19	-0.4	0.62	2.72				*
	<i>Eugenia sp</i>	2	-29.03	-1.2	0.90	3.96				*
	<i>Psidium guajaba</i>	3	-28.50	2.7	1.30	5.72				*
Passifloraceae	<i>Passiflora helleri</i>	2	-28.87	-0.5	2.45	10.78				*



Piperaceae										
	<i>Piper aduncum</i>	1	-30.33	1.4	2.51	11.04	*			
	<i>Piper auritum</i>	4	-29.91	1.9	0.35	1.54		*	*	
	<i>Piper hispidum</i>	5	-28.92	1.3	2.13	9.37		*	*	*
	<i>Piper lapathifolium</i>	3	-34.01	-0.9	3.94	17.33	*		*	
	<i>Piper peltata</i>	6	-30.58	1.5	0.30	1.32		*	*	*
	<i>Piper sanctum</i>	5	-26.76	1.3	3.02	13.28		*	*	
	<i>Piper sp</i>	3	-29.57	2.6	2.42	10.65	*	*	*	
	<i>Piper umbellata</i>	4	-29.19	-0.4	3.18	13.99			*	*
Polygonaceae										
	<i>Coccoloba hondurensis</i>	1	-30.16	0.9	0.65	2.86				*
Rubiaceae										
	<i>Psychotria flava</i>	1	-29.45	-0.6	0.63	2.77				*
Rutaceae										
	<i>Citrus sinensis</i>	1	-27.74	2.2	3.03	13.33		*		
Sapindaceae										
	<i>Paullinia clavigera</i>	1	-27.85	1.6	1.57	6.90	*			
	<i>Paullinia costata</i>	1	-30.53	0.5	0.95	4.18				*
	<i>Paullinia venosa</i>	1	-30.37	1.7	1.97	8.67	*			
Sapotaceae										
	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	1	-28.41	0.7	1.10	4.84		*		
	<i>Malnilkara zapota</i>	1	-27.73	-3.7	0.53	2.33		*		
Solanaceae										
	<i>Capsicum frutescens</i> var.	1	-29.82	0.6	2.14	9.42		*		
	<i>Cestrum glanduliferum</i>	1	-28.04	3.4	2.37	10.42	*			
	<i>Juanulloa mexicana</i>	1	-27.74	1.5	4.27	18.78		*		
	<i>Solanum umbellatum</i>	1	-29.8	1.5	2.06	9.06	*			
Urticaceae										
	<i>Urera caracasana</i>	1	-28.67	1.3	2.84	12.49		*		
Verbenaceae										
	<i>Citharexylum affine</i>	1	-26.69	0.4	2.19	9.63			*	
Vitaceae										
	<i>Cissus microcarpa</i>	1	-27.81	-2.9	1.21	5.32				*
	<i>Cissus sicyoides</i>	1	-25.14	2.9	1.04	4.57		*		



APENDICE IV. Porcentaje de proteína y nitrógeno de algunos frutos probablemente consumidos por *M.oleagineus* en "Los Tuxtlas " Veracruz (los valores proteínicos se obtuvieron de la bibliografía y los valores de nitrógeno se obtuvieron del factor de conversión de 4.4 utilizado por Milton y Dintzis 1981).

Fruto	% Proteína	% Nitrógeno	Fuente bibliográfica
<i>Cecropia obtusifolia</i>	5.86	1.33	Pérez, 1996
<i>Ficus insipida</i>	9.9	2.25	Pérez, 1996
<i>Ficus spp.</i>	5	1.13	Snow, 1962c
<i>Trema micranta</i>	3.6	0.82	Figueroa, 2001
<i>Carica papaya</i>	0.4	0.09	Morton, 1973