



00381

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**HÁBITOS ALIMENTARIOS DE MURCIÉLAGOS  
FRUGÍVOROS EN EL BOSQUE MESÓFILO DE  
MONTAÑA DE LA SIERRA DE MANANTLÁN,  
JALISCO**

Tesis  
que para obtener el grado académico de  
**Doctor en Ciencias (Biología)**  
presenta

Luis Ignacio Iñiguez Dávalos

Director de tesis: Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila

México, D. F.

Marzo, 2005

m341553



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.

Jurado dictaminador

Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza  
Dr. Hector Takeshi Arita Watanabe  
Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila  
Dr. Joaquín Arroyo Cabrales  
Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta  
Dra. Aurora Alondra Castro Campillo  
Dr. Ricardo López Wilchis

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

NOMBRE: LUIS IGNACIO FIGUEROA ~~DAVILA~~  
DAVILA

FECHA: 3/MARZO/2005

FIRMA: 

## AGRADECIMIENTOS

Este proyecto y mis estudios de postgrado en su conjunto fueron apoyados por la Universidad de Guadalajara mediante una beca-licencia entre 1989 y 1991, y por una beca de intercambio académico de la Universidad Nacional Autónoma de México de 1990 a 1994. También recibió apoyo parcial en especie (redes de niebla, equipo de campo, acceso a equipo de cómputo) de los recursos para investigación del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad de la Universidad de Guadalajara.

Este trabajo es una contribución al componente de investigación científica de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, en el marco de su programa de manejo.

Como dice la frase que no por ser trillada es menos cierta, este trabajo pudo realizarse gracias al apoyo y ayuda de muchas personas.

A finales de 1987, el Dr. Víctor Sánchez-Cordero visitó la Estación Científica Las Joyas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán y yo, entonces biólogo recién titulado por la Universidad de Guadalajara, fungí como su guía. Entre la información y discusión generada acerca de los mamíferos de la reserva, salió a plática mi tesis de licenciatura acerca del inventario de los murciélagos de la Reserva. El Dr. Sánchez-Cordero me hizo una pregunta que yo no esperaba: “Aquí en el bosque mesófilo ¿qué comen los murciélagos higueros (*Artibeus* spp.), puesto que a esta altitud no veo que haya higueras (*Ficus* spp.)?”. Por supuesto yo, aun con mi orgullo de recién titulado, no lo sabía y en ese momento le respondí como pude, pero me quedé con esa inquietud. Cuando inicié mis estudios de postgrado algunos años después, decidí que mi trabajo de tesis iba a enfocarse sobre ese tema. Así que Víctor, gracias por la dirección, el apoyo y las buenas enseñanzas desde entonces, por la amistad que compartimos y la paciencia de todos estos años, y por haberme hecho ver en aquella ocasión que, por mucho que creamos que sabemos, siempre habrá más por conocer.

El desarrollo de este trabajo desde su idea original hasta su conclusión en este documento se mejoró y fue enriquecido por las ideas, sugerencias, comentarios y críticas de un gran número de investigadores de primera línea en la mastozoología de México. Gracias a los doctores José Ramírez-Pulido y Ricardo López-Wilchis en mi comité en el programa de maestría, Rodrigo Medellín Legorreta y Héctor Arita Watanabe en el comité del doctorado, y Alondra Castro Campillo, Joaquín Arroyo Cabrales y Fernando Cervantes Reza, quienes participan en mi jurado junto con los tres anteriores. Los doctores Jorge Meave del Castillo e Irene Pisanti (que no son mastozoólogos, sino ecólogos vegetales de primera línea) también me hicieron valiosas críticas al proyecto durante la evaluación para pasar del programa de maestría al de doctorado. Como dice el dicho, mucho de lo bueno de este trabajo se lo debo a todos ellos, mientras que los errores son solo míos.

Un grandísimo y muy especial agradecimiento a Susana Zuloaga Aguilar, por su cariñosa persistencia en el esfuerzo que ha hecho durante varios años para que me apurara a concluir este trabajo. No fue fácil para ella, pero lo logró. Espero poder retribuírselo pronto, apoyándola en su tesis. Mientras tanto, solo puedo decirte: ¡Chaparrita, terminé! ¡gracias por todo!

No solo aprendemos de nuestros maestros, sino que también lo hacemos de nuestros alumnos. He tenido muchos alumnos y tesistas de licenciatura y de todos he aprendido algo. Pero en el contexto de este trabajo quiero agradecer particularmente a Jorge Schondube Friedewold y a David Hernández Conrique por haber compartido juntos aquellas largas noches de muestreo y trabajo experimental, con ricas y apasionadas discusiones (y a veces desvaríos) acerca de la biología, la ecología y la evolución de los murciélagos y otros bichos, alimentadas con café y

galletas a las tres o cuatro de la mañana. Gracias también a Maria Magdalena Ramírez Martínez, Lorena Orozco Lugo y Lilia León Torres por su entrega al trabajo y su entusiasmo con los murciélagos, los frutos y las semillas, que nos permiten comenzar a contar la siguiente parte de la historia. Otros alumnos que también han compartido conmigo la pasión por los murciélagos, la alegría del descubrimiento y las chelas, a los cuales no quiero dejar de agradecer por su amistad y camaradería durante todos estos años, son Gabriela Zavala García, Irma Ruan Tejeda, Graciela González Pérez, Ana Lucía Castillo Meza, Tania Román Guzmán, Juan Carlos Chacón Mathieu, Juan Pablo Esparza Carlos, Carlos Ibarra Cerdeña, Natalia Díaz Gallardo, Pilar Ibarra López, Socorro Vargas Jaramillo, Arturo Baltazar Camacho, Juan Antonio Rodríguez Durán y Georgina Tinoco Villa. Así mismo, quiero agradecer a todos los voluntarios (y también algunos involuntarios) que me apoyaron en las arduas labores del trabajo de campo, de día y de noche, soportando frío, viento, lluvia, algunos regaños, la carrilla y mis chistes. Demasiado numerosos para nombrarlos a todos sin que se me escapara alguno de la memoria, quisiera decirles que este trabajo avanzó tan bien como lo hizo en buena medida por su contribución desinteresada, y prefiero incluirlos a todos en un gran ¡Gracias!

A los compañeros de las aventuras que sucedieron en Karameicos mientras yo realizaba este trabajo: Hal, Ta-Humna, Aila, You, Makino, Muelas de Coyote, Juvencio y muy en especial al Roñon, les agradezco haber hecho mas interesante y divertido el devenir de los días al permitirnos seguir sus andanzas.

A todos mis compañeros del IMECBIO, con quienes comparto un sueño y un compromiso: integrar la investigación científica, la conservación biológica y el desarrollo social en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán y el mundo. En particular, aunque no exclusivamente, quisiera agradecer su apoyo moral, intelectual y a veces físico a Luis Eugenio Rivera Cervantes, Carlos Palomera García, Eduardo Santana Castellón, Irma Ruan Tejeda, Sarahy Contreras Martínez, Gabriela Zavala García, Edith García Real, Oscar Cárdenas Hernández, Martín Vázquez López, Francisco Hernández Vázquez, Rubén Ramírez Villeda, Víctor Sánchez Bernal, Graciela González Pérez, Miguel Olvera Vargas, Salvador García Ruvalcaba, Enrique Jardel Peláez, Ramón Cuevas Guzmán, Bruce Benz y Sergio Graf Montero. También agradezco al personal que trabaja o ha trabajado en la Estación Científica Las Joyas, haciendo posible que funcione continuamente desde hace 20 años y que podamos desarrollar nuestra investigación sin preocuparnos por la logística.

Les agradezco a mis compañeros del Laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología de la UNAM, y en particular a los del cubículo Z-116, por tantas horas de discusiones teóricas, inspiraciones creativas, las tazas de café y los apoyos mutuos para sacar adelante nuestros trabajos; muy en particular Roberto Martínez Gallardo, Miguel Ángel Briones Salas, Enrique Martínez Meyer, Gerardo Sánchez Rojas, Jorge Servín, Rosa del Carmen Castro, Cristina Olguín, Yolanda Hortelano, Julieta Vargas y Consuelo Lorenzo.

Agradezco al Dr. Eulogio Pimienta Barrios y al personal del Laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara, por su apoyo en el trabajo de cuantificación de azúcares y proteínas en frutos y excretas. También a Ramón Cuevas Guzmán, Luis Guzmán Hernández y Francisco Santana Michel, del Herbario ZEA del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad (IMECBIO) de la Universidad de Guadalajara por su apoyo en la identificación de las plantas y semillas del bosque mesófilo.

Quiero agradecer la entereza y el apoyo de mis padres Ana María e Ignacio y mis hermanos Jorge Humberto, Miguel Ángel y Ana Laura, pues sé que para ellos no es fácil entender como alguien puede dedicarse con tanto gusto durante varios años a la tarea de andar por el bosque a media noche atrapando murciélagos, y aun así me han apoyado incondicionalmente en las buenas y en las malas para que yo continuara con este trabajo.

## DEDICATORIA

Dedico este trabajo, que representa un punto muy importante en mi formación académica, a los dos hombres que mas han influido en mi formación en la vida:

A mi padre, Ignacio Iñiguez Sánchez (†), quien me inculcó el gusto por la lectura, peleó con ahínco por un mundo mejor para mi y me impulsó a ser siempre una mejor persona.

A mi hijo, Luis Ignacio Iñiguez Zuloaga, quien me ha hecho madurar, procurar inculcarle el gusto por la lectura, pelear con mas ahínco por un mundo mejor para él, y me impulsa a ser siempre una mejor persona.

## INDICE

Índice	vi
Índice de cuadros y figuras	vii
Resumen / Abstract	xiv
Capítulo 1: Introducción	1
Capítulo 2: Área de estudio	5
Capítulo 3: Especies consumidas por los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas	16
Capítulo 4: Disponibilidad de frutos y reproducción de los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña	28
Capítulo 5: Selección de frutos por murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña	68
Capítulo 6: Valores nutricionales de los principales frutos consumidos por murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán	81
Capítulo 7: Conclusión	107
Bibliografía	115

## INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

### Capítulo 2: Área de estudio

- Figura 2-1.- Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán y la Estación Científica Las Joyas en el Estado de Jalisco 14
- Figura 2-2.- Vegetación de la Estación Científica Las Joyas y ubicación de los rodales de muestreo 15

### Capítulo 3: Especies consumidas por los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas

- Cuadro 3-A. Especies de frutos encontradas en las excretas de murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas, Jalisco 24
- Cuadro 3-B. Frecuencia de aparición de especies de frutos en las excretas de la especie *Sturnira ludovici* en el bosque mesófilo de la Estación Científica Las Joyas, Jalisco 24
- Cuadro 3-C. Frecuencia de aparición de especies de frutos en las excretas de la especie *Dermanura tolteca* en el bosque mesófilo de la Estación Científica Las Joyas, Jalisco 25
- Cuadro 3-D. Especies de frutos del bosque mesófilo de montaña ofrecidos a *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio y algunas características físicas de los mismos. 25
- Figura 3-1. Distribución temporal de excretas de murciélagos frugívoros, recolectadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas 26
- Figura 3-2. Remoción de frutos de *Solanum nigricans* en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas 26
- Figura 3-3. Remoción de frutos de *Solanum aphyodendron* en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas 27
- Figura 3-4. Remoción de frutos de *Conostegia volcanalis* en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas 27



## Capítulo 4: Disponibilidad de frutos y reproducción de los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña

Cuadro 4-A. Densidad promedio y peso promedio de los frutos producidos por las especies muestreadas en este estudio y que pueden ser consumidas por los murciélagos frugívoros en la Estación Científica Las Joyas	45
Cuadro 4-B.- Coeficientes de correlación entre producción de biomasa en fresco (kg/ha) y diferentes parámetros poblacionales de <i>Sturnira ludovici</i> en el intervalo de diferencia cero, obtenidos mediante la prueba de correlación cruzada de series de tiempo	46
Cuadro 4-C.- Coeficientes de correlación entre producción de biomasa en fresco (kg/ha) y diferentes parámetros poblacionales de <i>Dermanura tolteca</i> en el intervalo de diferencia cero, obtenidos mediante la prueba de correlación cruzada de series de tiempo	47
Figura 4-1.- Patrón anual de fructificación de especies consumidas por murciélagos frugívoros, generalizado a partir de datos de 40 meses de muestreo	48
Figura 4-2.- Patrón de fructificación de especies de bosque mesófilo consumidas por murciélagos, a lo largo de 40 meses	48
Figura 4-3. Biomasa total (Kg/ha en fresco) producida por las especies de plantas consumidas por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	49
Figura 4-4. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por las especies de árboles consumidas por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	49
Figura 4-5. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por las especies de solanaceas consumidas por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	50
Figura 4-6. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por <i>Solanum nigricans</i> , planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	50
Figura 4-7. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por <i>Solanum aphyodendron</i> , planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	51

Figura 4-8. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por <i>Solanum appendiculatum</i> , planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	51
Figura 4-9. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por <i>Solanum aligerum</i> , planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	52
Figura 4-10. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por <i>Conostegia volcanalis</i> , planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	52
Figura 4-11. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por <i>Dendropanax arboreus</i> , planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio	53
Figura 4-12. Abundancia relativa de las especies de murciélagos frugívoros capturados en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas	53
Figura 4-13. Cambios estacionales en la abundancia relativa de la comunidad de murciélagos frugívoros del bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas	54
Figura 4-14. Estructura poblacional por edades (jóvenes y adultos) de <i>Sturnira ludovici</i> capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas	54
Figura 4-15. Estructura poblacional por sexos (hembras y machos) de <i>Sturnira ludovici</i> capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas	55
Figura 4-16. Dinámica reproductiva (preñadas, lactantes, postlactantes o inactivas) de las hembras adultas de <i>Sturnira ludovici</i> capturadas en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio	55
Figura 4-17. Cambios estacionales en el porcentaje de hembras lactantes en relación al total de hembras adultas de <i>Sturnira ludovici</i> capturadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas	56
Figura 4-18. Dinámica reproductiva (testículos escrotados, inguinales o abdominales) de los machos adultos de <i>Sturnira ludovici</i> capturados en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio	56

Figura 4-19. Estructura poblacional por edades (jóvenes y adultos) de <i>Dermanura tolteca</i> capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas	57
Figura 4-20. Estructura poblacional por sexos (hembras y machos) de <i>Dermanura tolteca</i> capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas	57
Figura 4-21. Dinámica reproductiva (preñadas, lactantes, postlactantes o inactivas) de las hembras adultas de <i>Dermanura tolteca</i> capturadas en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio	58
Figura 4-22. Cambios estacionales en el porcentaje de hembras lactantes en relación al total de hembras adultas de <i>Dermanura tolteca</i> capturadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas	58
Figura 4-23. Dinámica reproductiva (testículos escrotados, inguinales o abdominales) de los machos adultos de <i>Dermanura tolteca</i> capturados en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio	59
Figura 4-24. Estructura poblacional por edades (jóvenes y adultos) de <i>Sturnira lilium</i> capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas	59
Figura 4-25. Estructura poblacional por sexos (hembras y machos) de <i>Sturnira lilium</i> capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas	60
Figura 4-26. Dinámica reproductiva (preñadas, lactantes, postlactantes o inactivas) de las hembras adultas de <i>Sturnira lilium</i> capturadas en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio	60
Figura 4-27. Cambios estacionales en el porcentaje de hembras lactantes en relación al total de hembras adultas de <i>Sturnira lilium</i> capturadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas. n = número de hembras lactantes	61
Figura 4-28. Dinámica reproductiva (testículos escrotados, inguinales o abdominales) de los machos adultos de <i>Sturnira lilium</i> capturados en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio	61

Figura 4-29. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa total de frutos y el porcentaje de lactancia de <i>Sturnira ludovici</i> capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ	62
Figura 4-30. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de solanaceas y el porcentaje de lactancia de <i>Sturnira ludovici</i> capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ	62
Figura 4-31. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de <i>Solanum nigricans</i> y el porcentaje de lactancia de <i>Sturnira ludovici</i> capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ	63
Figura 4-32. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de <i>Solanum appendiculatum</i> y el porcentaje de preñez de <i>Sturnira ludovici</i> capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ	63
Figura 4-33. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de <i>Conostegia volcanalis</i> y el número de jóvenes de <i>Sturnira ludovici</i> capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ	64
Figura 4-34. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de <i>Solanum nigricans</i> y el número de jóvenes de <i>Sturnira ludovici</i> capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ	64
Figura 4-35. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de especies arbóreas y el número de individuos de <i>Dermanura tolteca</i> capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ	65
Figura 4-36. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de <i>Conostegia volcanalis</i> y el número de individuos de <i>Dermanura tolteca</i> capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ	65
Figura 4-37. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de especies arbóreas y el porcentaje de lactancia de <i>Dermanura tolteca</i> capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ	66
Figura 4-38. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de <i>Conostegia volcanalis</i> y	66

el porcentaje de lactancia de *Dermanura tolteca* capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ

Figura 4-39. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Conostegia volcanalis* y el número de jóvenes de *Dermanura tolteca* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ 67

Figura 4-40. Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Solanum nigricans* y el número de jóvenes de *Dermanura tolteca* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ 67

## **Capítulo 5: Selección de frutos por murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña**

Cuadro 5-A. Número de experimentos realizados en cada tipo de prueba y combinaciones de especies o características físicas, con individuos de *Sturnira ludovici*, *Sturnira lilium* y *Dermanura tolteca* 78

Cuadro 5-B. Selección de frutos ofrecidos a individuos de *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio 79

Cuadro 5-C. Selección de frutos ofrecidos a individuos de *Dermanura tolteca* en condiciones de cautiverio 79

Cuadro 5-D. Selección de atributos físicos de los frutos de *Solanum nigricans* ofrecidos a *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio 80

## **Capítulo 6: Valores nutricionales de los principales frutos consumidos por murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán**

Cuadro 6-A. Contenido de azúcares (mg/g de peso húmedo) en los frutos de *Solanum nigricans*, *S. aphyidendron* y *Conostegia volcanalis*, y en las excretas de *Sturnira ludovici* 101

Cuadro 6-B. Contenido de proteínas (mg/g de peso húmedo) en los frutos de *Solanum nigricans*, *S. aphyiodendron* y *Conostegia volcanalis*, y en las excretas de *Sturnira ludovici* 101

Cuadro 6-C. Energía obtenida diariamente a partir de los nutrimentos asimilados por individuos de *Sturnira ludovici*, en 102

condiciones de cautiverio, con dietas estrictas a base de frutos de <i>Solanum nigricans</i> , <i>S. aphyodendron</i> y <i>Conostegia volcanalis</i>	
Cuadro 6-D. Manejo de frutos y semillas de <i>Solanum nigricans</i> , <i>S. aphyodendron</i> y <i>Conostegia volcanalis</i> por individuos de <i>Sturnira ludovici</i> en condiciones de cautiverio	102
Cuadro 6-E. Tiempos máximo y mínimo de manejo de frutos y semillas de <i>Solanum nigricans</i> , <i>S. aphyodendron</i> y <i>Conostegia volcanalis</i> por individuos de <i>Sturnira ludovici</i> en condiciones de cautiverio	103
Cuadro 6-F. Velocidad de germinación de semillas de <i>Solanum nigricans</i> , bajo diferentes tratamientos	103
Cuadro 6-G. Velocidad de germinación de semillas de <i>Solanum aphyodendron</i> , bajo diferentes tratamientos	103
Figura 6-1.- Variación de la masa corporal de individuos de <i>Sturnira ludovici</i> sometidos a dietas estrictas de tres especies de frutos, en condiciones de cautiverio	104
Figura 6-2.- Variación de la masa corporal de individuos de <i>Sturnira ludovici</i> sometidos a dieta estricta en dos condiciones control de cautiverio	104
Figura 6-3.- Tasa de germinación de semillas de <i>Solanum nigricans</i> bajo distintos tratamientos: tomadas directamente de la pulpa de los frutos, tomadas del fruto y lavadas en agua destilada, y tomadas de las excretas de los murciélagos	105
Figura 6-4.- Análisis de caja y bigotes del número de días que tardan en germinar las semillas de <i>Solanum nigricans</i> bajo distintos tratamientos	105
Figura 6-5.- Germinación de semillas de <i>Solanum aphyodendron</i> bajo diferentes tratamientos: tomadas directamente de la pulpa de los frutos, tomadas del fruto y lavadas en agua destilada, y tomadas de las excretas de los murciélagos	106
Figura 6-6.- Análisis de caja y bigotes del número de días que tardan en germinar las semillas de <i>Solanum aphyodendron</i> bajo distintos tratamientos	106

TESIS DOCTORAL  
“HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LOS MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS DEL BOSQUE  
MESÓFILO DE MONTAÑA EN LA SIERRA DE MANANTLÁN, JALISCO”

Proponente: Luis Ignacio Iñiguez Dávalos  
Tutor: Dr. Victor Sánchez-Cordero Dávila (IBUNAM)

RESUMEN

Las relaciones de frugivoría son de las interacciones planta-animal más importantes en los ecosistemas tropicales por el impacto que tienen en la regeneración de los bosques a través de la dispersión de semillas. Los murciélagos frugívoros son uno de los grupos más importantes en estas interacciones, debido a su capacidad de desplazamiento y a la gran cantidad de frutos que pueden consumir y dispersar. A su vez, las características de las plantas afectan a los murciélagos, cuyas respuestas biológicas y poblacionales están en función de la disponibilidad del alimento presente. Este estudio se desarrolló desde un enfoque zoocéntrico de la frugivoría. El objetivo general fue evaluar la relación entre plantas quiropterócoras del bosque mesófilo de montaña y los murciélagos que se alimentan de ellas en la Sierra de Manantlán, en el occidente de México. A partir de capturas de murciélagos en redes de niebla, conteo de frutos en transectos en el bosque, experimentos de selección y dietas estrictas, así como trabajo de laboratorio, documente la dieta de los murciélagos, la relación entre su reproducción y la disponibilidad de frutos, las preferencias entre los alimentos principales, el contenido nutricional de los mismos y su redituabilidad. Los murciélagos se alimentaron de 9 especies, destacando *Solanum nigricans* y *Conostegia volcanalis*. La lactancia de dos especies presentó una alta correlación con la cantidad de frutos de estas especies en el bosque. *Solanum nigricans* es una de las especies más preferidas, es la de mayor contenido nutricional y su germinación mejora al ser consumida. Se documentó una migración altitudinal diferenciada en el murciélago *Sturnira ludovici*. Considero que hay una fuerte relación mutualista entre este murciélago y *Solanum nigricans*.

ABSTRACT

Frugivory relationships are among the most important plant-animal linkages, due the impact they have in forest regeneration processes through seed dispersal. Fruit-eating bats is one of the keystone groups in this interaction, because their movement capabilities and the huge amount of fruits they eat and disperse. At the same time, plants' characteristics and fruit availability affect the biological and population responses of the bats. This study of the frugivory interaction was developed from a zoocentric point of view. The general objective was to evaluate the relationship between chiropterocorous plants of the subtropical cloud forest and the bats that fed on them in the Sierra de Manantlan, in western Mexico. From bats captured in mist nets, fruits counting in forest transects, cafeteria and strict diet experiments, as well as laboratory work, I describe the diet of fruit bats, the relation between bats' reproduction and fruit availability, preferences among the main diet items, its nutrimental content and its profitability for the bats. Fruit bats fed on 9 species, highlighting *Solanum nigricans* and *Conostegia volcanalis*. Lactancy of the two more abundant species of bats was highly correlated with fruit quantity of those plants. *Solanum nigricans*, one of the most preferred plant species, is also the one with the highest nutritional content and its germination is enhanced after gut passage. An altitudinal migration differentiated by sex was documented in the bat *Sturnira ludovici*. I consider that there is a strong mutualistic relationship between this bat and *Solanum nigricans*.

## CAPÍTULO 1

### INTRODUCCIÓN

Un aspecto fundamental de la ecología son las interacciones entre especies. Las comunidades son más que la suma de las especies que las componen (Begon *et al.*, 1995) y la diferencia se debe a las interacciones, las cuales pueden variar bajo distintas condiciones, aún con las mismas especies. De entre las posibles interacciones que ocurren en un tiempo y un espacio determinados, resultan de gran interés las que ocurren entre plantas y animales, ya que en ellas se relacionan seres vivos con formas de vida y requerimientos muy distintos, de manera mutualista en muchos casos. Ello quiere decir que estas interacciones son positivas para ambos actores, la cual puede llegar a funcionar como una presión de selección que deviene en una mayor especialización para la “cooperación” (Thompson, 2003). Conocer las interacciones planta-animal y las implicaciones de las mismas, genera información relevante acerca de cómo funcionan los ecosistemas, pero además puede ser útil para encuadrar directrices y acciones de conservación y manejo, cuando estas requieran un mayor y mejor entendimiento de los procesos que están siendo afectados.

Una de las interacciones planta-animal más importantes que presentan los ecosistemas tropicales es la frugivoría, la cual ocurre principalmente entre plantas superiores y vertebrados. Para las plantas es relevante por el mecanismo de dispersión que representa, ya que las semillas son transportadas a sitios adecuados con menos aleatoriedad que por otros tipos de dispersión, reduciendo el riesgo de mortalidad por competencia, depredación (predispersión y postdispersión) u otros factores, incrementando la posibilidad de colonizar nuevos hábitats y modificando la tasa de germinación y el reclutamiento de nuevas plántulas. Muchos animales, por su parte, obtienen de los frutos el aporte energético y nutricional necesario para su mantenimiento, crecimiento y reproducción (Fleming y Sosa, 1994; Howe, 1986; Howe y Smallwood, 1982; Janzen *et al.*, 1976; Schupp, 1993).

Sin embargo, la frugivoría también puede ser vista como un "conflicto de intereses". Por un lado, la planta requiere de un vector que tenga una alta movilidad para que las semillas sean llevadas a sitios adecuados para su germinación y establecimiento por lo que la recompensa energética



contenida en la pulpa debe ser suficiente para que el animal sea atraído a ella pero mantenida en un mínimo que lo fuerce a buscar alimento en otra parte; mientras tanto, la tendencia del animal es a moverse lo menos posible, evitando gasto de energía y reduciendo el riesgo de ser depredado (Fleming, 1988). Debido a que los animales buscan obtener su energía y nutrientes al menor costo (esto es, consumiendo frutos con más energía o reduciendo los gastos que implica obtenerlos), si la recompensa ofrecida por la planta es muy poca, el número y calidad (en términos de movilidad de las semillas) de sus dispersores se reducirá. Se han descrito diferentes estrategias de inversión energética y nutricional de las plantas en sus frutos, las cuales pueden delimitar el complemento de especies dispersoras de los mismos (Howe y Smallwood, 1982).

El conjunto de características físicas, químicas y nutricionales de los frutos, que se han descrito de manera general como "síndromes", tiene un efecto en el número y tipo de especies que los consumen (Howe, 1986; Howe y Smallwood, 1982); asimismo, la distribución espacial y temporal de las plantas en fructificación son factores determinantes en la distribución de los frugívoros (Levey, 1988). A su vez, los patrones conductuales y los requerimientos metabólicos de los animales afectan la calidad de la dispersión que realizan, en términos de distancia, cantidad de semillas transportadas y eventual daño a las mismas (Fleming, 1992; Martínez del Río, 1994; Morrison, 1980; Thomas, 1984). Todos estos elementos generan presiones de selección que han llevado a la evolución de distintas estrategias de fructificación en las plantas y de consumo de frutos en los animales; la frugivoría es el resultado de los factores que intervienen en estas estrategias (Jordano, 1995; Moermond y Denslow, 1985). Puede considerarse que hay elementos de variación intrínsecos a la interacción, los cuales son dados por la flexibilidad conductual y la plasticidad fenotípica de las especies interactuantes (Sallabanks y Courtney, 1993). Sin embargo, es importante considerar también que el desarrollo evolutivo de estas características es afectado por su filogenia y las limitantes que esta pudiera imponer (Jordano, 1995).

Para la interacción de frugivoría por vertebrados se ha propuesto un mecanismo de coevolución difusa (*sensu* Heithaus, 1982). Las estrategias de establecimiento de las plantas han influenciado este proceso coevolutivo; la movilidad de la semilla, el tamaño y la calidad nutricional del fruto afectan la selección de frutos que hacen sus dispersores (Heithaus, 1982). En el caso particular de los murciélagos se ha propuesto la selección de "especies núcleo", es decir,

especies o grupos de especies cuya fructificación ocurre durante todo el año, por lo que son un recurso disponible para asegurar la presencia permanente de los murciélagos en un área determinada (Fleming, 1986).

El desarrollo de este trabajo tiene como eje integrador la interacción de frugivoría en murciélagos, desde un punto de vista zoocéntrico. Es decir, cuáles son los factores de importancia para el interactuante animal, en este caso los murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae. Con este eje temático en mente, en este trabajo se plantean las siguientes preguntas:

- ¿De qué especies de plantas del bosque mesófilo de montaña se alimentan los murciélagos frugívoros en la Sierra de Manantlán?
- ¿Cuál es la dinámica de las poblaciones de murciélagos frugívoros de este bosque mesófilo de montaña del occidente de México y como se relaciona con la dinámica de sus recursos alimenticios?
- ¿Existe preferencia por ciertas especies o por algunas características físicas de los frutos?
- ¿Existen aspectos nutricionales o fisiológicos involucrados en tal preferencia, si es que la hay?

Responder estas preguntas dará lugar a un mayor entendimiento de las relaciones tróficas que involucran a este grupo de animales y apoyará nuestra comprensión de las implicaciones que tienen en varios sentidos, desde la dinámica poblacional de las especies animales hasta su impacto en la dispersión de semillas en algunas especies vegetales.

Como ya se mencionó, la dispersión de las plantas por murciélagos es un proceso importante en la dinámica de los bosques tropicales (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Fleming y Heithaus, 1981). En este marco, el área de estudio constituye también un elemento importante en este trabajo, ya que se toma al bosque mesófilo de montaña como escenario para el análisis de la interacción planta-animal. Esto es relevante en si mismo, ya que los estudios acerca de la ecología de la vegetación tropical y subtropical de montaña son casi inexistentes y no es sino hasta los últimos quince o veinte años que se ha comenzado a documentar de manera mas amplia

en diferentes partes del país y del mundo (e. g. Dinerstein, 1986; Luna Vega y Llorente B., 1993; Utzurrum, 1998). El bosque mesófilo de montaña es importante tanto desde un punto de vista biogeográfico como desde una perspectiva de conservación, ya que está conformado por áreas subtropicales disyuntas de alta biodiversidad y elevado endemismo como producto de su aislamiento a finales de la última glaciación, hace unos 10,000 años. Actualmente, cubre menos del 1% de la superficie del país y recibe fuertes presiones de cambio de uso del suelo hacia agricultura, pastos y huertas, así como de reducción en la calidad de las masas forestales debido a los impactos producidos por incendios forestales, ganadería extensiva, extracción selectiva de madera y utilización del sotobosque para producción de café y otros cultivos de sombra (Challenger, 1998). Conocer los procesos ecológicos que ocurren en este tipo de vegetación puede mejorar nuestra comprensión de su funcionamiento y, por lo tanto, de su manejo en el largo plazo. Este trabajo también es una contribución a ello.

## CAPITULO 2

### ÁREA DE ESTUDIO

#### LA SIERRA DE MANANTLÁN

La Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán (RBSM), con una extensión de 139,000 ha, es una de las áreas protegidas más grandes del occidente de México (INE, 2000). Se encuentra situada en el suroeste del estado de Jalisco y al norte del estado de Colima (entre los 19° 26' 47" y 19° 42' 05" N y los 103° 51' 12" y 104° 27' 05" W), así como a 30 Km. del punto más cercano de la costa (Fig. 2-1). Es un complejo montañoso que se encuentra enclavado en la parte norte de la Sierra Madre del Sur; su topografía es accidentada con fuertes pendientes en general y presenta un amplio rango de altitud que va de los 400 a los 2860 msnm (Jardel, 1992). La orogénesis de la Sierra de Manantlán esta referida a dos orígenes geológicos diferentes. Las porciones occidental y central del área son de origen ígneo y fueron formadas durante el Terciario y el Cuaternario; geológicamente, corresponden a una mezcla de rocas ígneas intrusivas y extrusivas. Los suelos predominantes son regosoles, cambisoles y litosoles con desarrollo nulo a moderado y baja fertilidad, por lo que son relativamente susceptibles a la erosión. En algunas áreas con pendientes más suaves, se observan luvisoles y alfisoles de desarrollo moderado y fertilidad intermedia. La parte oriental (Cerro Grande) es un domo calcáreo cárstico, formado a partir de antiguos pisos marinos del Cretácico, que se levantó por movimientos tectónicos posteriores. Las rocas predominantes en esta región son calizas, areniscas y lutitas. Los suelos, a pesar de la roca madre caliza, son predominantemente luvisoles, andosoles y regosoles derivados de material volcánico. Los litosoles de esta área son de origen calizo, lo mismo que las formaciones de rendzinas y *terra rosa*, que se encuentran dispersas y restringidas a algunas laderas y alrededores de los resumideros, respectivamente (Vázquez G. *et al.*, 1995).

Debido a la amplia variación altitudinal y a su posición geográfica, la Sierra de Manantlán presenta una gran variación climática, que incluye climas cálidos húmedo, subhúmedo y semiárido, semicálido subhúmedo y templado subhúmedo, correspondientes con la altitud y la orografía del área. Asimismo, se presenta el efecto Foehn (sombra de lluvia) debido a la intercepción de los vientos húmedos por la montaña, resultando de esto que la parte sur de la Sierra es más húmeda que

la parte norte, lo cual se refleja en la vegetación. La temperatura media anual oscila entre los 12°C y los 27°C y la precipitación media anual entre los 575 mm y los 1700 mm. El mes más lluvioso al norte es julio, mientras que en la parte sur es septiembre; el mes más seco es abril en ambas vertientes (Martínez R. *et al.*, 1991).

En la RBSM se encuentran nueve tipos de vegetación que se distribuyen en fajas altitudinales más o menos definidas, incluyendo el bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, vegetación sabanoide, bosque de encino (caducifolio y subcaducifolio), bosque de encino-pino, bosque de pino-encino, bosque de pino, bosque mesófilo de montaña y relictos de bosque de oyamel. Se encuentran también áreas de vegetación secundaria, pastizales inducidos (con especies nativas e introducidas) y zonas de cultivo, sobre todo de ladera. El bosque mesófilo de montaña se encuentra distribuido discontinuamente en las cañadas de la parte alta de la sierra, variando la composición de especies según la altitud y las características edáficas y climáticas de cada localidad (Jardel, 1992).

## ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS

Dentro de la RBSM, la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) es un área dedicada a la investigación científica, el monitoreo de largo plazo y la educación. Se encuentra ubicada en el centro-oeste de la Sierra de Manantlán y tiene una superficie de 1245 has, con altitudes que van de los 1600 a los 2180 msnm (Fig. 2-1). La ECLJ es administrada por la Universidad de Guadalajara y es la única zona de la RBSM que cuenta con presencia permanente de personal y protección efectiva en el terreno (vigilancia, combate de incendios, exclusión de ganado, entre otras acciones). Según la clasificación de Köppen modificada por García (1972) su clima es principalmente semicálido subhúmedo ((A)Ca(w2)(w)). En la ECLJ se han identificado cinco tipos principales de vegetación que forman un complejo mosaico de hábitats (Fig. 2-2): bosques de pino (incluyendo pino-encino y pino-mesófilo), bosque mesófilo, bosque de encino, bosque de galería y vegetación secundaria (principalmente matorrales). El bosque mesófilo cubre aproximadamente el 25% del área (Jardel, 1992).

En la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán se ha registrado la presencia de 55 especies de murciélagos, de los cuales 11 son frugívoros y 8 son nectarívoros (Iñiguez Dávalos, 1993). En la Estación Científica Las Joyas se han colectado siete frugívoros y cinco nectarívoros, incluyendo a *Choeronycteris mexicana*, que no había sido reportado anteriormente para el área y que se capturó en el transcurso de este proyecto; algunas de estas especies se encuentran casi todo el año, y se han registrado individuos reproductivos de ellas durante una temporada del año (Iñiguez Dávalos, 1987, 1993).

## BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

El bosque mesófilo de montaña constituye un tipo de vegetación que destaca por su importancia en términos de diversidad biológica, así como por la urgente necesidad de conservarlo. La superficie cubierta por este tipo de vegetación constituye menos del 1% del territorio nacional. Sin embargo se han registrado en él unas 3000 especies de plantas vasculares, es decir, aproximadamente el 10% de la flora de México. El 60% de estas especies son endémicas de Mesoamérica (Rzedowski, 1991). Esta enorme riqueza está sometida a fuertes presiones por el cambio de uso del suelo, la explotación forestal y la ganadería extensiva. El conocimiento de este bosque se ha limitado principalmente a estudios descriptivos, los cuales, aunque son importantes, resultan insuficientes para la generación de recomendaciones de manejo basadas en conocimientos profundos acerca de sus procesos ecológicos e interacciones a nivel de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Challenger, 1998; Rzedowski, 1978; Jardel, 1992). Por esta razón, el estudio del bosque mesófilo de montaña se ha convertido en una de las líneas de investigación prioritarias para la Dirección de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán y el Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad de la Universidad de Guadalajara (Jardel *et al.*, 1993).

En realidad el bosque mesófilo de montaña es un conjunto heterogéneo de bosques fragmentados con características muy dispares. Las características comunes a todos ellos podrían resumirse diciendo que son bosques subtropicales húmedos de zonas montañosas con una fisonomía de especies principalmente latifoliadas; subcaducifolios con una mezcla de especies caducifolias y perennifolias (esta característica varía según la ubicación geográfica y el gradiente de humedad, pero nunca es completamente caducifolio, manteniendo un aspecto siempre verde) y con

una altura media que va de los 15 a los 30 m, así como con gran cantidad de epífitas. Su composición de especies incluye una mezcla de especies de afinidades holárticas y tropicales, donde por lo general las especies holárticas dominan el dosel, mientras que las tropicales se encuentran en los estratos inferiores. Las condiciones ambientales donde se desarrolla este tipo de vegetación se encuentran en áreas montañosas entre los 600 y los 2500 msnm (típicamente entre los 100 y los 2400 msnm) y en climas húmedos o subhúmedos, ya sean templados, semicálidos o cálidos con precipitación mayor a los 1200 mm y temperaturas anuales promedio entre los 12 y los 23°C (Challenger, 1998; Jardel *et al.*, 1993). En el sistema de zonas de vida de Holdridge se encuentra ubicado como bosque húmedo o muy húmedo montano bajo subtropical (Holdridge, 1978). La condición de subtropical lo diferencia tanto de los bosques templados deciduos de latifoliadas como de los bosques húmedos o muy húmedos montanos tropicales (bosques nubosos). El bosque mesófilo de montaña reemplaza al bosque tropical en las áreas donde se presenta la “línea de escarcha”, en donde la biotemperatura media anual es de 17-18°C y la temperatura mínima extrema es de 0°C o menor (Challenger, 1998; Jardel *et al.*, 1993). Se encuentra en laderas y cañadas, por lo general en suelos ácidos (pH 4-6), ricos en materia orgánica y con buen drenaje (Rzedowski, 1978); sin embargo, se ha considerado que el clima es más determinante que el suelo en la distribución de este tipo de vegetación (Puig, 1974).

La distribución del bosque mesófilo de montaña se encuentra fragmentada en todo el país. Sin embargo, presenta una mayor continuidad a lo largo de la Sierra Madre Oriental que en la vertiente del Pacífico, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur. En el Eje Neovolcánico Transversal su distribución es aún más escasa y fragmentaria (Jardel *et al.*, 1993; Rzedowski, 1978). Se considera que este tipo de vegetación tuvo una distribución más amplia en el pasado y que actualmente se encuentra solo en áreas con condiciones microclimáticas adecuadas (Toledo, 1982). El patrón de distribución actual del bosque mesófilo coincide en buena medida con la distribución de las condiciones climáticas, ya que la vertiente del Golfo es más húmeda que la del occidente de México, debido a la incidencia de vientos húmedos provenientes del océano y a la menor orientación de las cañadas en dirección sur (y por lo tanto menor cantidad de radiación solar directa). En el interior del país, la sombra de lluvia y la distancia del océano reducen aun más las áreas propicias para este tipo de vegetación. Adicionalmente, a la fragmentación natural se añade la

presión de cambio de uso del suelo, debido a la fertilidad del suelo y a la presencia de recursos forestales, transformando este bosque en áreas agrícolas, potreros o cafetales (Challenger, 1978; Rzedowski, 1978).

En la Estación Científica Las Joyas y sus alrededores se han realizado una serie de trabajos para caracterizar el bosque mesófilo y comenzar a indagar acerca de su composición, estructura, distribución y dinámica sucesional (Jardel, 1991; Jardel *et al.*, en prep.; Sánchez Velásquez, 1988; Muñoz Mendoza, 1992; Santiago, 1992; Vázquez G. *et al.*, 1995) Se han registrado para estos bosques 158 especies de árboles dentro de 100 géneros y 54 familias; la familia Fagaceae es la que presenta mayor número de especies con 18 y un 70% de las familias presentan menos de tres especies. En sitios permanentes de 1000 m<sup>2</sup> y en transectos la riqueza de árboles oscila entre 10 y 36 especies, lo cual representa una diversidad alfa intermedia entre los bosques tropicales y los bosques deciduos templados. La riqueza florística de este tipo de vegetación se explica debido a que la diversidad beta es muy alta, ya que el recambio de especies a lo largo de diferentes gradientes ambientales es grande con índices de similitud entre rodales de 25% en promedio, dándole a cada rodal características casi únicas. Algunos de los sitios muestreados presentaron composiciones completamente diferentes, es decir, sin compartir especies arbóreas. Solo algunas especies destacan por su frecuencia y su abundancia, mientras que 76% de las especies arbóreas registradas en sitios permanentes de la Sierra de Manantlán son escasas o raras tanto en su distribución como en su abundancia (Muñoz Mendoza, 1992; Santiago, 1992). Las especies más comunes en toda la Reserva son *Dendropanax arboreus* (cortapico), *Clethra* sp. (cucharo), *Zinowiewia concinna* (librillo) y *Carpinus tropicalis* (mora blanca). En el macizo central de la Sierra son frecuentes *Cornus disciflora* (azulillo), *Magnolia iltisiana* (magnolia), *Persea hintonii* (laurelillo) y *Quercus salicifolia* (encino saucillo), mientras *Ternstroemia lineata* (tila) es muy común, pero exclusiva de Cerro Grande. Entre las especies poco frecuentes y escasas destacan *Acer saccharum* ssp. *skutchii* (maple), *Fraxinus uhdei* (fresno), *Guarea glabra* (cedro amarillo), *Juglans major* var. *glabrata* (nogal), *Myrciastes fragans* (lentisco), *Quercus vicentensis* (encino algodóncillo), *Podocarpus reichei* (palmillo) y *Prunus tetradenia* (capulín).



Fisionómicamente, el bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán es un bosque subcaducifolio denso con alturas medias a altas. La densidad del arbolado tiene un valor promedio de  $706 \pm 278$  individuos/ha, el área basal promedio es de  $56.0 \pm 15.2$  m<sup>2</sup>/ha y la altura promedio es de  $27.5 \pm 3.8$  m, aunque algunos árboles tienen más de 40 m. Con respecto a la estructura del bosque, se pueden distinguir cuatro o cinco estratos incluyendo el dosel, un subdosel, un estrato de árboles bajos y arbustos altos, así como un sotobosque con un estrato de arbustos y otro de herbáceas. Asimismo, podemos encontrar dos sinusias muy importantes, la de epífitas y la de plantas trepadoras y lianas. Sucesionalmente, este tipo de bosque es un estadio avanzado; bajo ciertas condiciones ambientales y en ausencia de perturbación, este tipo de vegetación reemplazará a los bosques de pino y pino-encino, tipos de vegetación con los que guarda una relación funcional, por lo que es importante conservar no solo el bosque mesófilo de montaña, sino todo el mosaico de vegetación (Jardel *et al.*, en prep).

Jardel *et al.* (1993) caracterizan las condiciones ambientales donde se presenta el bosque mesófilo, así como las principales asociaciones de especies arbóreas. Se pueden distinguir las siguientes categorías:

1. Macizo central de la Sierra de Manantlán. Substrato geológico de rocas ígneas extrusivas del Mioceno

- A) Sitios altos (1900-2100 msnm); vertiente norte; laderas y planos inclinados con pendientes de 25 a 50%. Especies características del estrato arbóreo: *Dendropanax arboreus*, *Cornus disciflora*, *Carpinus tropicalis*, *Zinowiewia concinna*, *Persea hintonii*. En el estrato arbustivo, *Parathesis villosa*

- i) Sitios > 2000 msnm. Además de las especies ya citadas, se encuentran *Clethra hartwegii*, *Styrax argenteus* y *Abies religiosa* var. *emarginata*. En el estrato arbustivo está *Xylosma flexuosum* y varias especies de *Solanum*

- ii) Sitios < 2000 msnm. Además de las especies ya citadas, son características *Magnolia iltisiana*, *Cinnamomum pachypodum*, *Quercus salicifolia*, *Tilia mexicana* y *Symplocarpon purpusii*. En el estrato de árboles bajos y arbustos se encuentran *Conostegia volcanalis* y *Euphorbia schlehtendallii*

**B)** Sitios de altitud media (1700-1900 msnm); vertiente sur; cañadas con pendientes pronunciadas (65-95%). Las especies características en estas condiciones son *Dendropanax arboreus*, *Symplocarpon purpusii*, *Cinnamomum pachypodum*, *Quercus salicifolia*, *Clethra hartwegii*, *Inga hintonii*, *Matudea trinervia* y *Sebastiania jalisciensis*

2. Cerro Grande. Substrato geológico de rocas calizas del Cretácico; topografía cárstica; pendientes moderadas (30-40%); altitudes entre los 2100 y 2300 msnm; vertiente suroeste. Las especies características del estrato arbóreo son *Quercus candicans*, *Quercus laurina*, *Ternstroemia lineata*, *Oreopanax xalapensis*, *Clethra hartwegii*, *Dendropanax arboreus*, *Symplocos prionophylla*, *Styrax argenteus* y *Garrya laurifolia*

Con respecto a sus afinidades biogeográficas, de acuerdo con la clasificación propuesta por Gentry (1983), el 50% de las familias presentes en la Sierra de Manantlán son originarias de Laurasia (predominantemente holárticas), mientras que 44% provienen de Gondwana (17% de distribución centrada en el Amazonas, 17% en los Andes norteños y 9% en los Andes sureños). El 6% restante corresponde a familias no asignadas. La proporción de especies de cada afinidad fitogeográfica varían a lo largo del gradiente altitudinal, conformando tres estratos principales. Por abajo de los 1000 msnm predominan las familias de Gondwana; entre los 1000 y los 1500 msnm se mantiene una proporción 1:1 entre familias de Laurasia y Gondwana; arriba de los 1500 msnm la proporción de familias laurásicas comienza a aumentar hasta más del 70% en los 2300 msnm (Jardel *et al.*, 1993; Muñoz Mendoza, 1992).

## LOS RODALES EN ESTE ESTUDIO

Dentro de la Estación Científica Las Joyas, los muestreos de este trabajo, tanto de plantas con frutos como de murciélagos frugívoros, se realizaron en principalmente en dos áreas de bosque mesófilo de montaña (Fig. 2-2): la cañada de “La Tuna” y el bosque del extremo sureste de la ECLJ que recibe varios nombres según los parajes que hay en él (“El Escobedo”, “San Campús”, “Pioquinto” y “El Chaparral”, entre otros). Este fragmento de bosque mesófilo es el más grande de la Estación y uno de los más grandes de la Sierra de Manantlán. También se muestreó algunas veces

en la cañada de “El Triguito”. A continuación se describen brevemente las áreas donde se trabajó, a partir de datos de Jardel *et al.* (1993), Muñoz Mendoza (1992) y observaciones personales.

### La Tuna

La cañada de La Tuna tiene altitudes entre los 1870 y los 1960 msnm. La orientación general de esta cañada es hacia el noroeste ( $>5^\circ$  y  $<300^\circ$ ) y presenta pendientes entre 4% y 50%. La precipitación y la temperatura anuales promedio son 1400 mm y 18.5 °C, respectivamente. Por un lado la cañada esta bordeada por bosque de pino y, por el otro, por vegetación secundaria con matorrales y pastos. En su parte más baja se une con la cañada de El Triguito, que también presenta bosque mesófilo. La densidad promedio es de 195 árboles por hectárea, la altura promedio del arbolado es de 19.39 m ( $\pm 8.68$ ) y el diámetro promedio es de 32.34 cm ( $\pm 19.70$ ). La diversidad de especies arbóreas (Shannon-Wiener) es  $H' = 1.759$ , con una equidad ( $J'$ ) de 0.621.

### El Escobedo - Pioquinto

El bosque mesófilo entre el Puerto del Escobedo y Pioquinto tiene una altitud alrededor de los 2000 msnm y se encuentra en laderas de exposición noroeste y oeste ( $>70^\circ$  y  $<315^\circ$ ) con pendientes entre 8% y 80%. La precipitación anual promedio es de 1400 mm y la temperatura anual promedio es de 18 a 18.5 °C. Estos parajes constituyen la parte alta en la ladera de una extensión más o menos amplia del BMM y colindan con bosques de pino que lo bordean en la parte superior y con un rodal de bosque mesófilo de mayor humedad (por estar más abajo en la cañada) en su parte inferior. En transectos de 1000 m<sup>2</sup> se contabilizaron 18 especies de 18 familias, con un total de 125 tallos mayores a 2.5 cm de DAP. Con base en estos datos el índice de diversidad de Shannon-Wiener es de  $H' = 2.6$ , con una equidad ( $J'$ ) de 0.89. La altura promedio es de 17.05 m ( $\pm 7.95$ ) y el diámetro promedio es de 33.17 cm ( $\pm 20.38$ ).

### San Campús

El bosque mesófilo de San Campús es una continuación del Escobedo hacia el norte y se encuentra en altitudes entre los 1900 y los 2040 msnm, con pendientes entre 4% y 95%. Su exposición es principalmente hacia el suroeste y sur ( $>115^\circ$  y  $<296^\circ$ ). La densidad promedio del arbolado es de 306.64 individuos por hectárea, con una diversidad (Shannon-Wiener) de  $H' = 0.813$

y una equidad ( $J'$ ) de 0.453. La altura promedio de los árboles es de 16.96 m ( $\pm$  6.38 m) y el diámetro promedio es de 14.37 cm ( $\pm$  6.57 cm).

### El Triguito

El Triguito es una franja de bosque mesófilo que cubre una ladera en la parte superior y que se restringe a la cañada en la parte mas baja. La altitud de este bosque va de los 1825 a casi 2000 msnm aproximadamente. La exposición en general es hacia el norte y las pendientes van de un 5% a un 70%. En la parte baja de la cañada, esta se conecta con la cañada de La Tuna. La precipitación media anual es de 1400 mm y la temperatura es de 18.5 °C. Por ambos lados de la franja, este bosque colinda en gran parte con vegetación secundaria de matorrales y en algunos puntos con bosque de pino. En transectos de 1000 m<sup>2</sup> se contabilizaron 23 especies de 18 familias, con un total de 164 tallos mayores a 2.5 cm de DAP. Con base en estos datos el índice de diversidad de Shannon-Wiener fue de  $H' = 2.7$ , con una equidad ( $J'$ ) de 0.87.

Figura 2-1.- Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán y la Estación Científica Las Joyas en el Estado de Jalisco

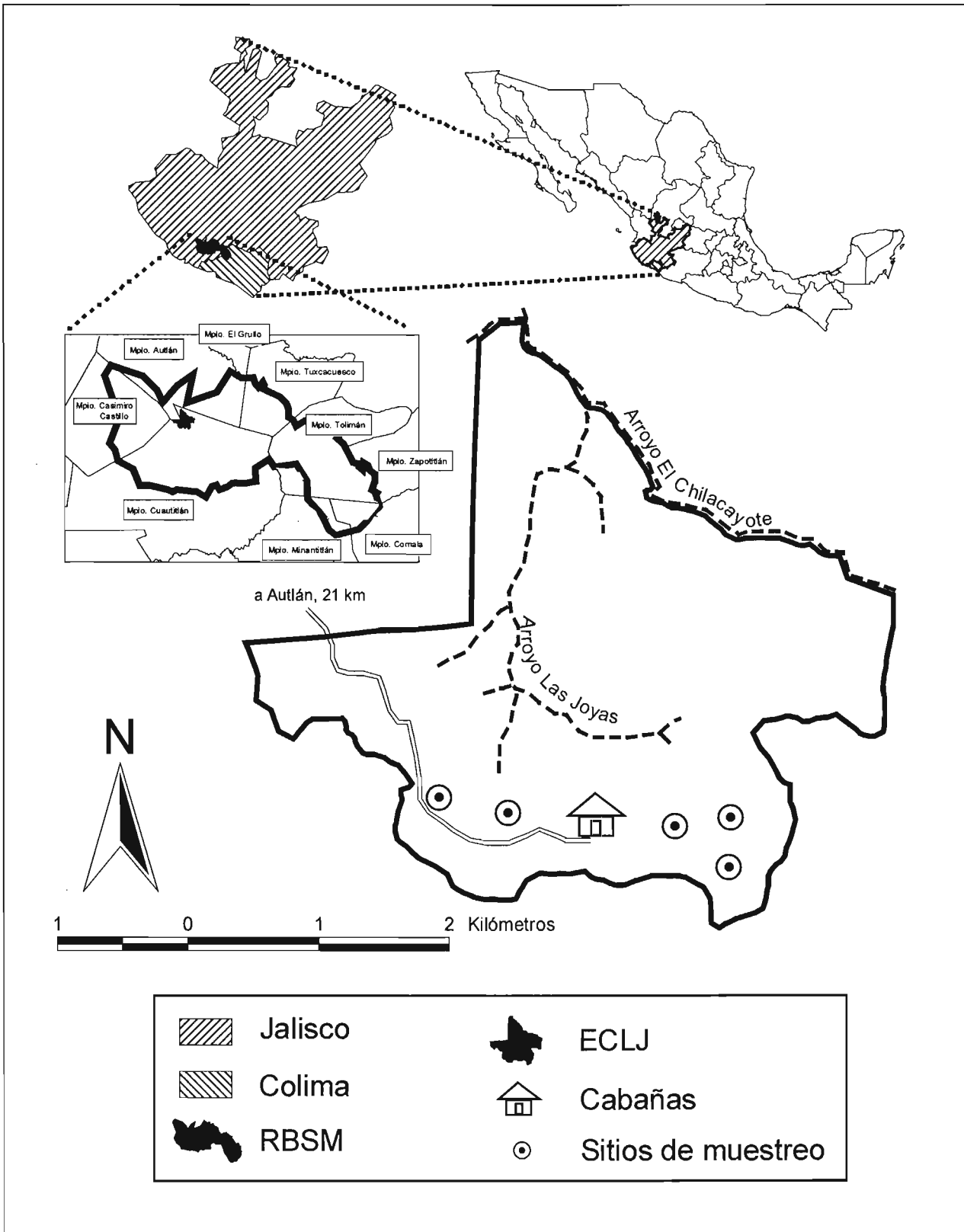
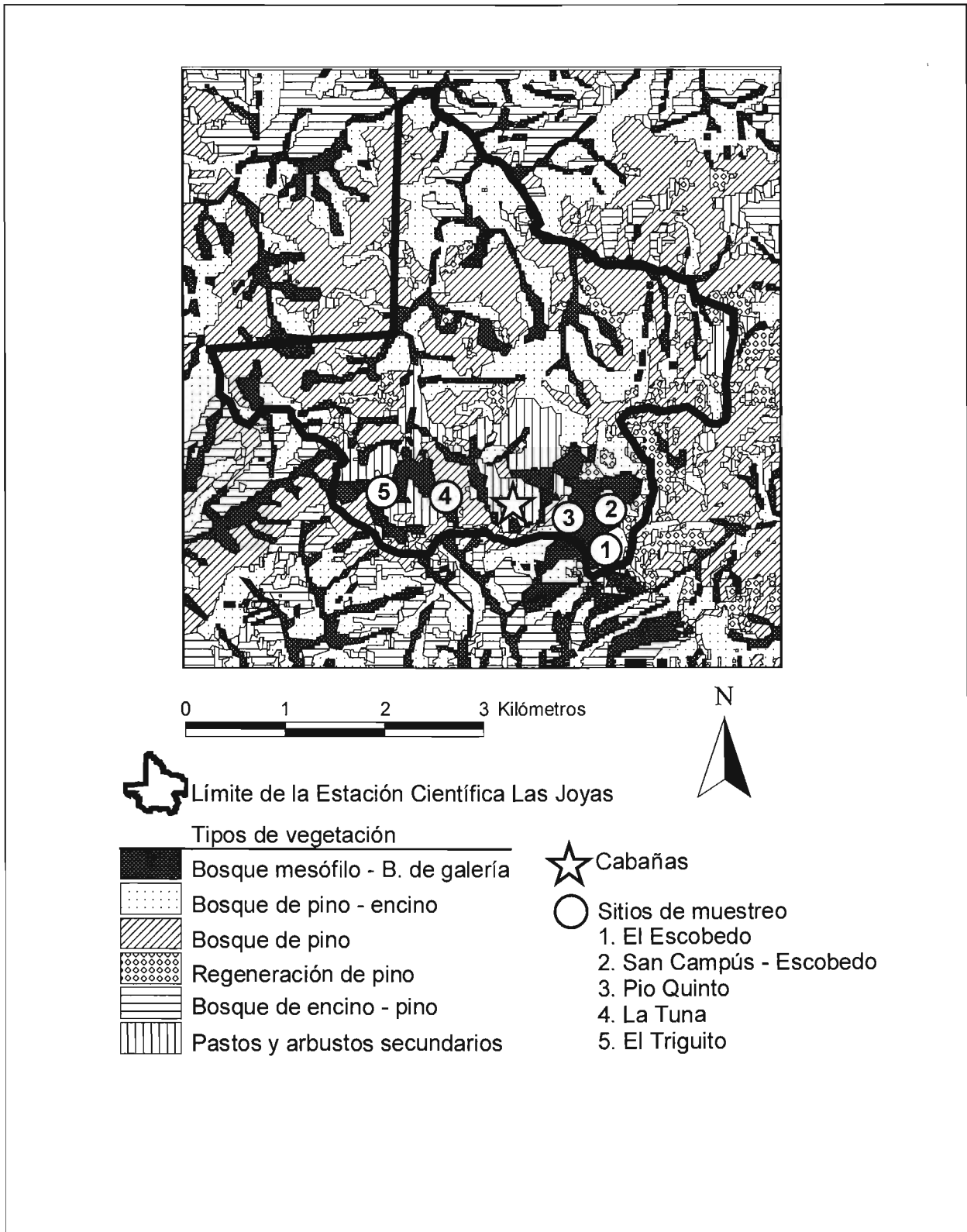


Figura 2-2.- Vegetación de la Estación Científica Las Joyas y ubicación de los rodales de muestreo



## CAPÍTULO 3

# ESPECIES CONSUMIDAS POR LOS MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS EN EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DE LA ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS

### INTRODUCCIÓN

La interacción entre murciélagos frugívoros y las plantas de las cuales se alimentan se puede considerar de tipo mutualista, debido a que ambos participantes se benefician en ella obteniendo ya sean nutrimentos o transporte para la dispersión de semillas, respectivamente. Un paso inicial para estudiar esta interacción en una comunidad específica es identificar las especies de ambos grupos que están involucrados en ella. En los bosques tropicales se han registrado una gran cantidad de especies de frutos consumidos por murciélagos y algunos de estos últimos son bien conocidos en sus hábitos de alimentación. Gardner (1977) registra 179 taxa vegetales que los filostómidos utilizan en su alimentación; asimismo cita 37 especies consumidas por *Carollia perspicillata*, 67 por *Artibeus lituratus* y 92 por *A. jamaicensis*. Se conocen al menos 96 géneros neotropicales y 145 paleotropicales que son visitados por murciélagos para alimentarse de sus frutos (Fleming, 1986). Sin embargo, los hábitos de alimentación de la gran mayoría de las especies solo se han informado de manera marginal y aislada, o no se conocen (Gardner, 1977).

Para un bosque de niebla de Costa Rica, se informa del consumo de 27 especies de frutos por *Sturnira ludovici* y 17 especies por *Dermanura tolteca*, incluyendo siete árboles, veinte arbustos, dos herbáceas y cuatro lianas. *S. ludovici* utilizó ampliamente especies propias de áreas perturbadas, mientras que *D. tolteca*, al menos en una época del año, basó su alimentación principalmente en especies de bosque maduro (Dinerstein, 1986). En el suelo de una cueva de la región de bosque tropical perennifolio de Veracruz, ocupada por una colonia de *Artibeus jamaicensis*, se encontraron semillas excretadas y restos de frutos de 25 especies, seis de las cuales son típicas de vegetación secundaria (Vázquez-Yanes *et al.*, 1975). Diez años después, y con una mayor deforestación en el área, se encontraron en la misma cueva 38 especies consumidas, incrementándose la proporción de especies de vegetación secundaria (Orozco-Segovia *et al.*, 1985). En Costa Rica, en un bosque tropical ripario estacional, se hizo un muestreo de la comunidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros, documentándose 25 especies consumidas (13 por su néctar y

13 por los frutos; *Manilkara zapota* (Sapotaceae) fue la única especie visitada por ambos recursos). Las siete especies de frugívoros analizadas consumieron tanto néctar como frutos, estableciendo que son pocas las especies estrictamente frugívoras (Heithaus *et al.*, 1975). Para la misma zona, Heithaus y Fleming (1978) informan que durante la temporada de lluvias, *Carollia perspicillata* consume los frutos de nueve especies (cuatro arbustos y cinco árboles); aunque están presentes, ninguna de estas especies (con excepción de *Piper jacquemontanum* (Piperaceae)), es parte importante del alimento de *C. perspicillata* durante la época seca (Fleming y Heithaus, 1981), cuando se alimenta de trece especies (11 de frutos y 2 de polen). En la isla Barro Colorado, Panamá, se reporta la presencia mensual de 6 a 19 especies de árboles con frutos disponibles para los murciélagos, con dos picos de abundancia, uno en la época seca y otro en la temporada de lluvias (Humphrey y Bonaccorso, 1979).

En la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) de la Universidad de Guadalajara, ubicada en la Sierra de Manantlán, Jalisco, se han identificado 12 especies de murciélagos que consumen frutos; este es el alimento principal de ocho de ellas, mientras que las otras cuatro han sido descritas como nectarívoras, aunque también consumen frutas en algún momento del año (Iñiguez Dávalos, 1993). Sin embargo, hasta la fecha no se había realizado una determinación de las especies que consumen estos murciélagos en el bosque mesófilo.

## OBJETIVO

Conocer las especies consumidas y dispersadas por algunas especies de murciélagos frugívoros del bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México.

## MÉTODOS

Para la determinación de las especies de frutos consumidas por murciélagos en la Estación Científica Las Joyas, se usaron tres aproximaciones diferentes. La primera fue obtener datos a partir de las excretas de los murciélagos capturados en el bosque durante toda la duración del estudio. La segunda consistió en realizar pruebas en cautiverio durante la temporada de



mayor abundancia de murciélagos en 1993 (junio a noviembre). La tercera fue realizar observaciones directas de remoción de frutos en condiciones naturales en junio y julio de 1993.

#### Datos de las capturas de murciélagos

Durante muestreos mensuales de cinco noches realizados entre mayo de 1991 y agosto de 1994, se capturaron murciélagos del bosque mesófilo utilizando la técnica de redes de niebla con seis a ocho redes por noche, situándolas dentro del sotobosque, en caminos, arroyos y cerca de plantas con frutos (Kunz y Kurta, 1988). Una vez desenredado e identificado el murciélago, se introducía en una bolsa de tela de manta (25 por 30 cm) y se procedía a buscar y recolectar excretas que pueden quedar pegadas a la red o caer en el piso bajo el sitio donde había sido atrapado. Las excretas son fácilmente reconocibles ya que consisten de semillas agrupadas y mantenidas juntas por una mezcla de pulpa macerada del fruto y una sustancia mucilaginosa. Si no se encontraban heces allí, se dejaba al murciélago aproximadamente 45 minutos en la bolsa de tela para obtener, si era el caso, heces fecales (Thomas, 1988); pasado este tiempo era liberado aunque no hubiera defecado, pues se consideró que debido a los rápidos tiempos de paso por el tracto digestivo (ver resultados del capítulo 6), si no había nada lo más probable es que el individuo fue capturado con el estómago vacío. Todas las excretas obtenidas se guardaron en bolsitas de papel encerado rotuladas con la fecha y la especie del murciélago. La determinación de los murciélagos se hizo con base principalmente en las claves dicotómicas y descripciones generadas a partir de Hall (1981), Villa-R (1966) y los ejemplares de la región depositados en la Colección Zoológica (Vertebrados) del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad (IMECBIO), de la Universidad de Guadalajara (Iñiguez Dávalos, 1993). Las semillas encontradas se identificaron posteriormente por comparación con una colección de referencia de semillas del área, utilizando un microscopio estereoscópico. Durante los muestreos se recolectaron frutos para completar dicha colección de referencia. Asimismo, se contó con el apoyo técnico de investigadores del Laboratorio de Botánica del IMECBIO para la determinación de los taxa vegetales. Se evaluó la frecuencia de aparición de cada especie en la dieta de las especies de murciélagos para las cuales se obtuvieron datos.

#### Pruebas en cautiverio

Se recolectaron frutos de 14 especies de árboles y arbustos presentes en el bosque mesófilo y se les ofrecieron a murciélagos en cautiverio. La especie de murciélago utilizada para estas pruebas de consumo fue *Sturnira ludovici*, debido a su abundancia y facilidad de mantenimiento en cautiverio (ver resultados de los capítulos 4 y 6). Aunque se intentó mantener ejemplares de *Dermanura tolteca*, esta especie fue más difícil de acostumbrar al cautiverio; de las demás especies se capturaron cantidades muy bajas de individuos, por lo que no se intentó trabajar con ellas de este modo. Colocados en jaulas individuales (consistentes en un frasco de plástico de boca ancha con tapa de rosca, al cual se le practicaron una serie de perforaciones. Los frascos miden 30 cm de largo por 20 cm de diámetro y se les colocó por dentro malla de alambre de gallinero con las orillas protegidas con cinta adhesiva, donde el murciélago se puede colgar), los murciélagos eran mantenidos en ayuno por 12 horas al día, después de lo cual se les ponían 15 frutos de la especie a probar durante toda la noche. A la mañana siguiente se realizaron observaciones, registrando si los frutos habían sido consumidos o manipulados (marcas de uñas o dientes, frutos movidos dentro de la jaula). Si el murciélago no había comido, se le daba una dieta mixta de frutas, para evitar mantenerlo tiempo excesivo sin alimento. Para cada especie de fruto probada se hicieron diez repeticiones. Se realizó la descripción de las especies consumidas para tratar de encontrar las características generales de estas.

#### Observaciones de remoción de frutos

Con el fin de determinar la importancia de los murciélagos para los frutos que aparecían con mayor frecuencia en las excretas, y que eran consumidos prácticamente en su totalidad en las pruebas en cautiverio, se realizaron observaciones de la remoción y dispersión de estos frutos en condiciones naturales. Se marcaron, con pintura de uñas o con cinta de plástico, ramas con 104 frutos maduros de *Solanum nigricans* (Solanaceae), 165 de *S. aphyodendron* (Solanaceae) y 118 de *Conostegia volcanalis* (Melastomataceae), en plantas ubicadas en diferentes puntos del bosque mesófilo de montaña. Se realizó un conteo de los frutos presentes durante 14 días, realizando dos revisiones cada día, una al amanecer (entre las 06:00 hrs. y las 7:00 hrs.) y otra al oscurecer (entre las 19:00 hrs. y las 20:00hrs.). Ello nos permitió evaluar la importancia de la remoción nocturna (entre el atardecer y el amanecer) y contrastarla contra la posible remoción por frugívoros diurnos, fundamentalmente aves (entre el amanecer y el atardecer). En el caso de

los arbustos de *Solanum*, si su follaje estaba aislado de otras plantas, se buscó evitar el acceso a los frutos por pequeños roedores, colocando un plato de plástico perforado en la base del tronco o de las ramas donde se encontraban los frutos; esto no fue posible en el caso de *Conostegia*, debido a que es un árbol de tamaño medio (7 a 20 m) en el dosel del bosque mesófilo. Durante las revisiones también se buscaron frutos que hubieran caído bajo la planta progenitora por viento u otras causas. Se comparó la remoción diurna y nocturna utilizando un análisis de Ji cuadrada.

## RESULTADOS

Se documentó el consumo por murciélagos frugívoros de diez frutos identificados hasta especie: *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron*, *S. appendiculatum*, *Conostegia volcanalis*, *Ficus obtusifolia*, *Epiphyllum anguliger*, *Lysiantes surotatensis*, *Fuchsia microphylla*, *Rhamnus hintonii* y *Prunus aff. cortapico*. Las evidencias para identificar estas especies provinieron de diversas fuentes (ver más adelante). Debido a la gran cantidad de especies con frutos carnosos que hay en la Estación Científica Las Joyas (Orozco Lugo, 1999), se considera que la lista no es exhaustiva y podría ampliarse con el desarrollo de más investigaciones al respecto.

### Excretas

Se recolectó un total de 207 muestras, 182 de ellas con semillas de plantas consumidas por seis especies de murciélagos (cuadro 3-A). La distribución de las muestras a lo largo del año coincide con la abundancia de frutos y de murciélagos en el área de estudio (figura 3-1, ver capítulo 4). La especie *Sturnira ludovici* presentó semillas de más de seis especies (N = 128, cuadro 3-B), donde predominaron *Solanum aphyodendron* (40.6 %), *S. nigricans* (39.1 %) y *Conostegia volcanalis* (7.0 %). *Dermanura tolteca* presentó semillas de tres especies (N = 24, cuadro 3-C), destacando la presencia de *Solanum aphyodendron* (41.7 %), *Conostegia volcanalis* (37.5%) y *Solanum nigricans* (20.8%). Es importante resaltar la presencia de especies que no se encuentran en la ECLJ, sino en otras áreas del gradiente altitudinal de la Sierra de Manantlán, como es el caso de *Ficus aff. obtusifolia* (Moraceae), cuyo registro altitudinal más cercano es de 1800 msnm (Vázquez G. et al., 1995), y de *Prunus aff. cortapico* (Rosaceae), de la cual los individuos conocidos más cercanos a la ECLJ se encuentran aproximadamente a un Km. de

distancia. El registro de esta última especie (de semilla grande) no se obtuvo de las excretas, sino de un fruto encontrado en el suelo del bosque mesófilo y que presentaba claramente marcas de dientes de murciélago (posiblemente del género *Artibeus*, por el tamaño de la mordida).

#### Consumo en cautiverio

Del total de 14 especies de frutos suministradas a los murciélagos en cautiverio, *Sturnira ludovici* comió seis: *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron*, *Lysiantes surotatensis*, *Conostegia volcanalis*, *Fuchsia microphylla* y *Rhamnus hintonii* (cuadro 3-D). Las tres primeras pertenecen a la familia Solanaceae y las restantes a Melastomataceae, Onagraceae y Rhamnaceae, respectivamente. Es importante enfatizar el consumo de *Rhamnus*, especie de afinidad holártica no registrada anteriormente como consumida por murciélagos frugívoros.

Con respecto al tipo de fruto, todas las especies consumidas son bayas, excepto *Rhamnus*, que es una drupa. Por su forma de vida, hay cuatro arbustos (*Solanum*, *Lysiantes* y *Fuchsia*) y dos árboles (*Conostegia* y *Rhamnus*). Las tendencias generales de los frutos son a tener olor (66%), presentarse en racimos (66%), con una posición pendular respecto a la rama (66%) y estar ocultos bajo el follaje. El 50% de los frutos presentan colores brillantes (rojo o púrpura), mientras que la otra mitad son inconspicuos (verde o café). Todos los frutos son esféricos, aunque el tamaño y peso de los mismos es variable, oscilando desde 7.94 mm y 0.34 g en *Fuchsia microphylla* hasta 14.13 mm y 1.39 g en *Solanum nigricans* (cuadro 3-D). El número de semillas en cada fruto varía de 3 en *Rhamnus hintonii* a más de 500 en *Conostegia volcanalis*.

#### Remoción de frutos:

De los 104 frutos de *Solanum nigricans* marcados, el 55.7% (58 frutos) fueron removidos de la planta durante los 14 días de seguimiento (figura 3-2). La remoción en esta especie fue 100% nocturna. Seis frutos (5.8%) se cayeron de la planta al suelo directamente abajo de ella. En el caso de *S. aphyodendron*, de los 165 frutos marcados, 48 (29%) desaparecieron de la rama donde estaban (figura 3-3); sin embargo, debido a la densidad de las plantas herbáceas que había debajo de las plantas donde se marcaron los frutos, no fue posible determinar si había frutos caídos. Asumiendo que todos los frutos fueron removidos, doce (25%) lo fueron durante el día, mientras que 36 (75%) se removieron durante la noche. Para *Conostegia volcanalis*, de los 118

frutos marcados, 88 (74.6%) fueron removidos (figura 3-4); no se encontraron frutos caídos. La remoción para esta especie fue nocturna en 83 frutos (94.3%) y diurna en 5 frutos (5.7%).

## DISCUSIÓN

En áreas tropicales donde la dieta de algunas especies de murciélagos frugívoros es relativamente bien conocida, el patrón general incluye muchas especies de frutos (Dinerstein, 1986; Fleming, 1988; Fleming y Heithaus, 1981; Heithaus y Fleming, 1978; Orozco-Segovia *et al.*, 1985; Vázquez-Yanes *et al.*, 1975). En el caso del bosque mesófilo de la Sierra de Manantlán, resulta notable la baja cantidad de especies encontradas como consumidas por murciélagos. La alimentación de *Sturnira ludovici* y *Dermanura tolteca* (las dos especies más abundantes en la ECLJ) en Monteverde (Costa Rica) se compone de 20 y 19 especies de frutos, respectivamente (Dinerstein, 1983), mientras que en nuestra área de estudio se encontraron 7 y 3 especies de frutos consumidas por estas especies de murciélagos. Estos datos pueden tener un sesgo debido a que se subestiman las especies con semillas grandes, pues no aparecen rastros identificables en las excretas. Asimismo, las especies con poblaciones bajas también pueden estar subestimadas; tal podría ser el caso de *Piper* en la Estación Científica Las Joyas, ya que aunque es bien conocido que este género es consumido por murciélagos (Fleming, 1988; Heithaus *et al.*, 1975; Humphrey y Bonaccorso, 1979), no se encontró en las muestras obtenidas. Aunque ofrecerles frutos a individuos en cautiverio ayuda a complementar la información, hace falta hacer pruebas con más especies para tener un panorama completo. A pesar de ello, dada la diferencia tan grande con otros lugares donde se conoce la alimentación de murciélagos en bosques tropicales de montaña, podemos considerar que los datos presentados si reflejan una comunidad más pobre en cuanto a plantas utilizadas como alimento por los murciélagos en bosques subtropicales de montaña. Esta condición se puede deber a factores ecológicos, tales como temperaturas más bajas, menor cantidad de lluvia y las condiciones locales de luz y de suelo. Sin embargo, el componente biogeográfico también debe ser importante, ya que la Sierra de Manantlán se encuentra en el límite de distribución de muchas especies de plantas tropicales que deben compartir el espacio y los recursos con plantas de origen templado, las cuales pueden ser más exitosas en ciertas condiciones del bosque y no constituyen alimento para los murciélagos. El género *Piper*, que presenta 16 especies en Monteverde (Costa Rica), esta representado por solo

dos especies en Las Joyas, mientras para que el género *Solanum*, que tiene 10 especies consumidas por murciélagos en Monteverde, en nuestra área de estudio se encuentran solo cuatro especies también consumidas por estos animales (Dinerstein, 1983; Vázquez G. *et al.*, 1995).

Los murciélagos frugívoros buscan las especies tropicales presentes en Las Joyas, pero también pueden utilizar recursos de las especies templadas si estas responden a sus requerimientos nutricionales, como puede ser el caso de *Rhamnus*. Este sería un ejemplo de las interacciones que ocurren en las áreas de transición biogeográfica en donde se encuentran juntas especies que no coexisten en el resto de sus respectivas distribuciones. En la medida en que se profundice el conocimiento de la ecología de los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña, en particular en el occidente de México, se conocerán más ejemplos como este.

La remoción de frutos de las especies analizadas nos indica que los removedores primarios y muy probables dispersores legítimos de estas especies son los murciélagos. En otro trabajo hemos encontrado que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los murciélagos mejora su velocidad de germinación y que la mejor condición de bosque para el establecimiento de las plántulas se da en los bordes (Ramírez-Martínez, 1999), que es donde esperamos que se desplacen con mayor frecuencia los murciélagos. El número de especies con que se trabajó solo representa un pequeño porcentaje del total de la riqueza del bosque mesófilo. Conforme se incrementa el conocimiento de la alimentación de los murciélagos frugívoros, tendremos una mejor idea de la extensión de su participación en el mantenimiento de estos bosques. Obviamente, no se trata de sobrevalorar a los murciélagos en el contexto de todo el ecosistema pero, para ciertas especies, si parecen representar el principal vector de movimiento de sus semillas (Iñiguez Dávalos y León Torres, datos no publicados).

Cuadro 3-A. Especies de frutos encontradas en las excretas de murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas, Jalisco

ESPECIE DE MURCIELAGO	NÚMERO DE INDIVIDUOS	ALIMENTO ENCONTRADO
<i>Artibeus intermedius</i>	2	aff. <i>Ficus</i> sp. <i>Solanum nigricans</i>
<i>Chiroderma salvini</i>	1	<i>Solanum nigricans</i>
<i>Dermanura tolteca</i>	24	<i>Conostegia volcanalis</i> <i>Solanum aphyodendron</i> <i>Solanum nigricans</i>
<i>Glossophaga commissarissi</i>	3	<i>Conostegia volcanalis</i> Polen Semilla no identificada
<i>Leptonycteris nivalis</i>	1	Polen
<i>Sturnira lilium</i>	5	<i>Solanum aphyodendron</i> <i>Solanum appendiculatum</i> <i>Solanum nigricans</i>
<i>Sturnira ludovici</i>	128	Aff. <i>Epiphyllum anguliguer</i> <i>Conostegia volcanalis</i> <i>Ficus obtusifolia</i> <i>Solanum aphyodendron</i> <i>Solanum nigricans</i> <i>Solanum</i> sp. Semilla no identificada

Cuadro 3-B. Frecuencia de aparición de especies de frutos en las excretas de la especie *Sturnira ludovici* en el bosque mesófilo de la Estación Científica Las Joyas, Jalisco

FAMILIA	ESPECIE	NUMERO DE MUESTRAS	PORCENTAJE
Solanaceae	<i>Solanum aphyodendron</i>	52	40.6
Solanaceae	<i>Solanum nigricans</i>	50	39.1
Melastomataceae	<i>Conostegia volcanalis</i>	9	7.0
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.	3	2.3
Cactaceae	aff. <i>Epiphyllum anguliguer</i>	1	0.8
Moraceae	<i>Ficus obtusifolia</i>	1	0.8
	Semillas no identificadas	11	9.4
	TOTAL	128	100.00

Cuadro 3-C. Frecuencia de aparición de especies de frutos en las excretas de la especie *Dermanura tolteca* en el bosque mesófilo de la Estación Científica Las Joyas, Jalisco

FAMILIA	ESPECIE	NUMERO DE MUESTRAS	PORCENTAJE
Solanaceae	<i>Solanum aphyodendron</i>	10	41.7
Melastomataceae	<i>Conostegia volcanalis</i>	9	37.5
Solanaceae	<i>Solanum nigricans</i>	5	20.8
	TOTAL	24	100.00

Cuadro 3-D. Especies de frutos del bosque mesófilo de montaña ofrecidos a *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio y algunas características físicas de los mismos. El color se evaluó referido a si destaca entre el follaje (conspicuo: colores brillantes como rojo o púrpura; inconspicuo: colores apagados en tonos de café o verde). La posición está en referencia al pecíolo que lo sostiene. Todos los frutos son esferoides, por lo que el ancho se midió en su diámetro máximo. El peso se refiere al peso fresco del fruto completo (incluyendo semillas). Las especies marcadas con un asterisco fueron consumidas por los murciélagos.

FAMILIA	ESPECIE	TIPO	COLOR	OLOR	AGREGACION	POSICION	ANCHO	PESO
Aquifoliaceae	<i>Ilex brandegeana</i>	Baya	Inconspicuo	Perceptible	Racimo	Pendular	9.79 mm	0.57 g
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreum</i>	Baya	Conspicuo	No perceptible	Racimo	Pendular	11.49 mm	0.63 g
Boraginaceae	<i>Tournefortia petiolaris</i>	Baya	Inconspicuo	No perceptible	Racimo	Pendular	6.87 mm	0.19 g
Melastomataceae	<i>Conostegia volcanalis</i> *	Baya	Conspicuo	No perceptible	Racimo	Erecta	11.53 mm	0.99 g
Myrsinaceae	<i>Parathesis villosa</i>	Baya	Conspicuo	No perceptible	Racimo	Pendular	9.91 mm	0.59 g
Myrsinaceae	<i>Rapanea jurgensenii</i>	Baya	Conspicuo	Perceptible	Racimo	Pendular	9.45 mm	0.59 g
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i> *	Baya	Conspicuo	Perceptible	Individual	Pendular	7.94 mm	0.34 g
Rhamnaceae	<i>Rhamnus hintonii</i> *	Drupa	Conspicuo	Perceptible	Racimo	Pendular	9.70 mm	0.64 g
Solanaceae	<i>Lysiantes surotatensis</i> *	Baya	Conspicuo	No perceptible	Individual	Erecta	9.13 mm	0.55 g
Solanaceae	<i>Solanum aphyodendron</i> *	Baya	Inconspicuo	Perceptible	Racimo	Pendular	11.05 mm	0.88 g
Solanaceae	<i>Solanum appendiculatum</i>	Baya	Inconspicuo	No perceptible	Racimo	Pendular	11.02 mm	0.86 g
Solanaceae	<i>Solanum nigricans</i> *	Baya	Inconspicuo	Perceptible	Racimo	Pendular	14.13 mm	1.39 g
Vitaceae	<i>Vitis berlandieri</i>	Baya	Conspicuo	No perceptible	Racimo	Pendular	9.85 mm	0.58 g



Figura 3-1. Frecuencia temporal de excretas de murciélagos frugívoros recolectadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas

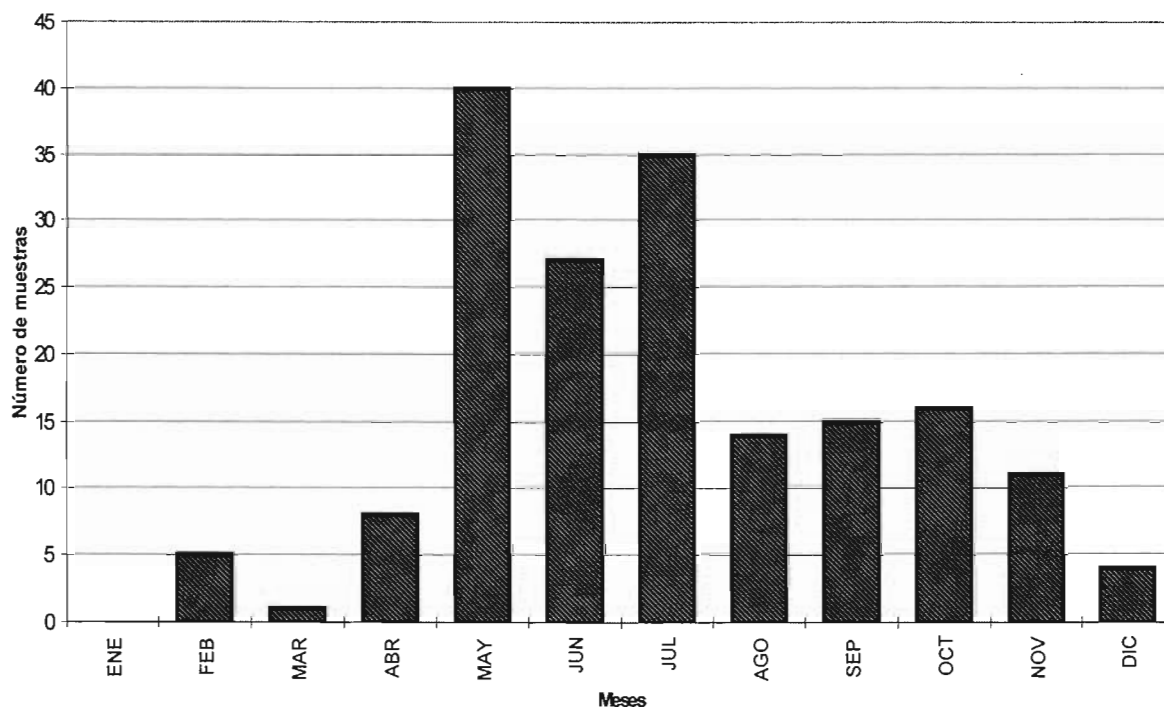


Figura 3-2. Remoción de frutos de *Solanum nigricans* en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas.

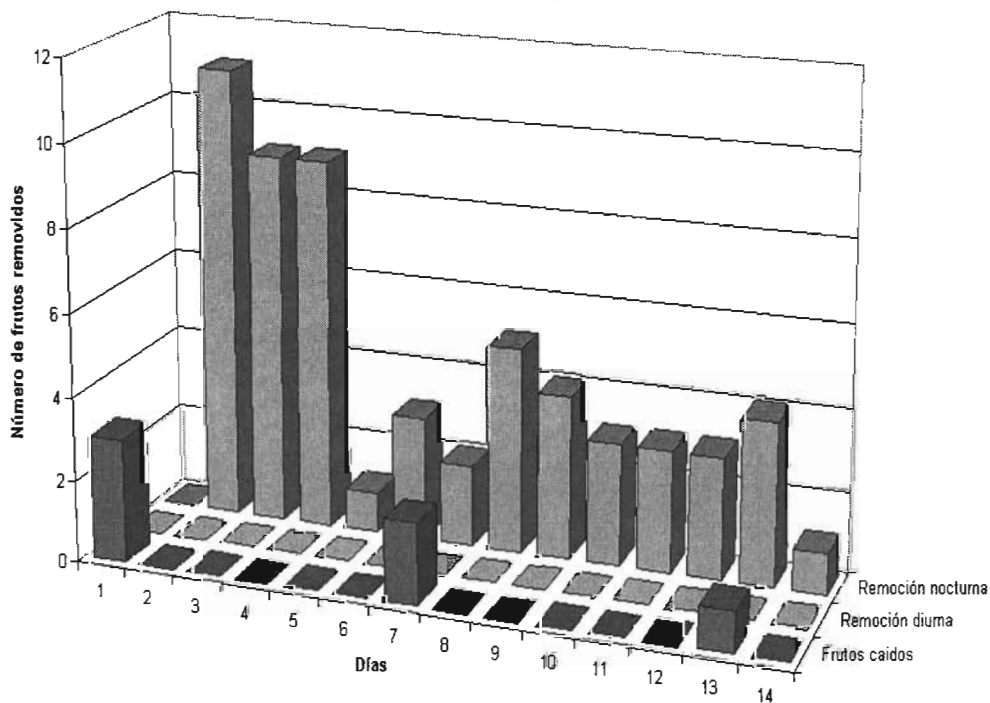


Figura 3-3.- Remoción de frutos de *Solanum aphyodendron* en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas

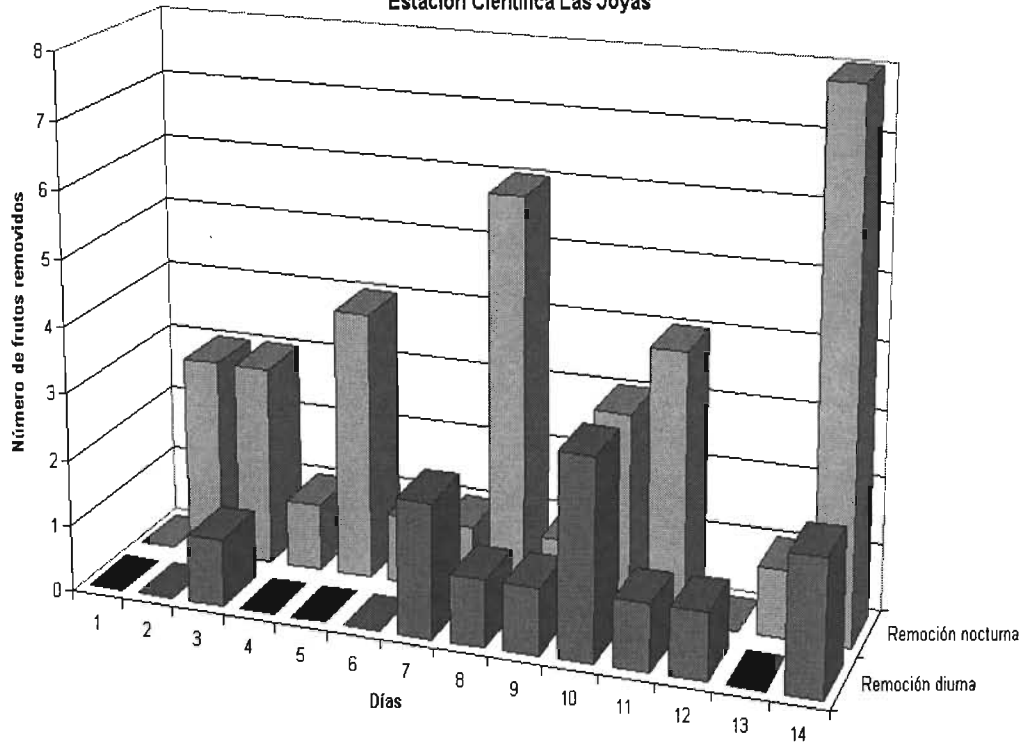
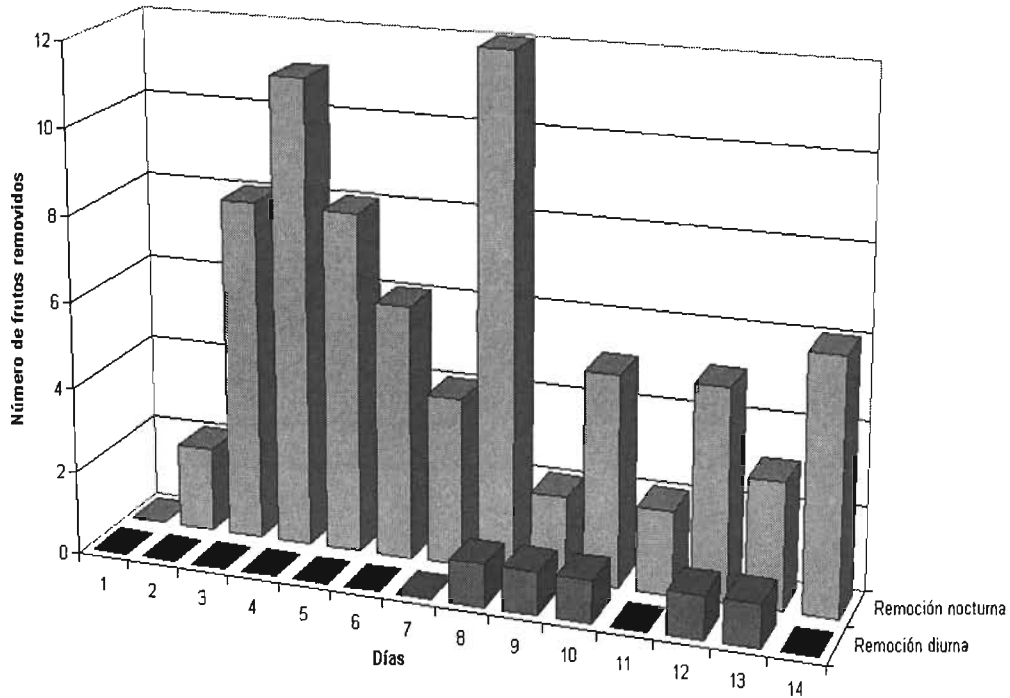


Figura 3-4.- Remoción de frutos de *Conostegia volcanalis* en el bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas



## CAPITULO 4

# DISPONIBILIDAD DE FRUTOS Y REPRODUCCIÓN DE LOS MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS EN EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DE LA ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS

### INTRODUCCION

Las características físicas y nutricionales de los frutos, que se han descrito de manera general como "síndromes", tienen un efecto en el número y tipo de especies que los consumen (Howe, 1986); además, la distribución espacial y temporal de las plantas en fructificación es un factor determinante en la distribución de los frugívoros (Blake y Hoppes, 1986; Levey, 1988). A su vez, los patrones conductuales y los requerimientos metabólicos de los animales afectan la calidad de la dispersión que realizan, en términos de la distancia y el microhábitat al que las semillas son dispersadas, la cantidad de semillas transportadas y el daño a las mismas (Morrison, 1980; Thomas, 1984; Martínez del Río, 1994). Todos estos elementos generan presiones de selección que han llevado a la evolución de distintas estrategias de fructificación en las plantas y de alimentación en los animales. La frugivoría es el resultado de los factores que intervienen en estas estrategias (Martin, 1985a; Moermond y Denslow, 1985).

Una de las consecuencias de la frugivoría en algunas especies de murciélagos es la estrecha relación entre el tipo de alimento y su dinámica poblacional. La sobrevivencia de los individuos de una población depende del mantenimiento de sus procesos metabólicos a un nivel por arriba del umbral de daño fisiológico ocasionado por la falta de alimento. Los murciélagos frugívoros, por la naturaleza de su alimento, caracterizado en términos generales como pobre en nutrimentos tales como proteínas y carbohidratos, así como por el gran gasto energético que implica el vuelo, son prácticamente incapaces de guardar reservas metabólicas suficientes para permanecer en ayuno o hibernación durante periodos prolongados de tiempo, tal y como lo hacen los murciélagos insectívoros en latitudes boreales (Fleming, 1988). Por estas razones, dependen de manera crítica de la disponibilidad de frutos durante todo el año. Sin embargo, la fenología de la floración y la consecuente producción de frutos siguen las fluctuaciones estacionales de factores físicos tales como la temperatura, el número de horas-luz y la precipitación pluvial

(Rathcke y Lacey, 1985). Excepto en pocas áreas donde algunos de estos factores permanecen casi constantes durante todo el año, en los bosques tropicales donde se encuentran murciélagos frugívoros se presenta al menos un periodo de escasez de frutas al año (e.g. Bonaccorso y Humphrey, 1984; Dinerstein, 1986; Fleming, 1988; Fleming y Heithaus, 1986). Los murciélagos frugívoros pueden sobrevivir los periodos de escasez de frutos mediante una de varias estrategias como migraciones entre hábitats o niveles altitudinales, cambio de tipo de alimento o de especies consumidas (Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fleming y Heithaus, 1986; Humphrey y Bonaccorso, 1979).

Otro elemento importante en la dinámica de las poblaciones de los frugívoros es la renovación e incremento de las poblaciones a través de la reproducción. Se ha establecido que los murciélagos, como otros mamíferos pequeños, requieren un mayor aporte energético durante la época reproductiva, especialmente en la lactancia, debido al alto contenido de grasas y proteínas que contiene su leche y que debe sintetizarse durante un periodo relativamente prolongado (Bronson, 1989; Dinerstein, 1986; Jennes y Studier, 1976). En consecuencia, la reproducción de los murciélagos frugívoros debe estar sincronizada con la época de mayor abundancia de frutos (pico de fructificación), cuando pueden consumir frutos de más especies, y con ello, adquirir los recursos energéticos necesarios para lograr un evento reproductivo exitoso (Bronson, 1989; Dinerstein, 1986; Fleming et al., 1972). De hecho, se ha observado que sus eventos reproductivos ocurren en estrecha correspondencia con las épocas de mayor abundancia de recursos alimentarios (Heithaus et al., 1975; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Wilson, 1979; Racey, 1982) y la mayor sobreposición se ha observado en los periodos de lactancia, cuando la demanda energética de las hembras es mayor (Dinerstein, 1986). Sin embargo, para algunas especies la coincidencia con la fructificación podría ser con otras etapas, como la gestación o el destete (Bronson, 1989), debido a los requerimientos protéicos de la formación del feto en el primer caso y, a la necesidad de contar con alimento suficiente para los jóvenes, en el segundo.

## HIPÓTESIS

Debido a los mayores requerimientos energéticos para asegurar el éxito, se espera que en el bosque mesófilo los eventos reproductivos de los murciélagos frugívoros, particularmente la lactancia, coincidirán con la mayor abundancia de frutos.

## OBJETIVOS

- Establecer los patrones estacionales de fenología y producción de frutos de las especies más consumidas por murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña.
- Determinar el patrón reproductivo de los murciélagos frugívoros del bosque mesófilo, y sus variaciones estacionales.
- Explorar la relación entre la fenología y la producción de frutos con la dinámica reproductiva de los murciélagos frugívoros del bosque mesófilo de montaña.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron muestreos mensuales durante tres años y medio (mayo de 1991 a agosto de 1994) en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas, utilizando la técnica de redes de niebla con seis a ocho redes por noche, situándolas dentro del sotobosque, en caminos, arroyos y cerca de plantas con frutos (Kunz y Kurta, 1988). Se muestrearon al menos cinco noches cada mes, colocando las redes tres noches dentro de un rodal de bosque mesófilo y cambiándolas después a otro rodal, situado a dos kilómetros de distancia para muestrear durante otras dos o tres noches. Las redes se ubicaron en sitios distintos dentro de cada rodal, con una distancia mínima entre ellas de 50 metros. Para la planificación de muestreos, aunque se trató de ajustar la calendarización, no se consideró como un factor importante la fase de la luna, ya que la luz lunar nunca es muy intensa dentro de este tipo de bosque subperennifolio. Las redes se abrían entre las 19:00 y las 20:00 y se cerraban entre la 1:00 y las 3:00, dependiendo del clima. Las revisiones se hacían en periodos variables, dependiendo de la abundancia de murciélagos y del clima. Los datos de las figuras están estandarizados a siete redes por cinco noches por mes (i.e. 35 redes/mes).

A los murciélagos capturados se les tomó la medida del antebrazo (AB) y el peso (PG) y se registró la especie, la edad, el sexo y la condición reproductiva. Para la edad se consideraron dos categorías, adultos y jóvenes, con base en la presencia o ausencia de discos cartilagosos en las articulaciones de las falanges; su ausencia se consideró como una osificación completa, característica de los animales adultos (Anthony, 1988). La condición reproductiva (Fleming, 1988; Racey, 1988) se estableció con base en las evidencias de preñez (por palpación del feto) y lactancia en las hembras (tamaño y condición de los pezones: pequeños, medianos, grandes, irritados o no, con leche o sin ella), y posición de los testículos en los machos (abdominales, inguinales o escrotados, determinados también por palpación) como indicador de la actividad reproductiva (inguinales = inicio o término de la actividad reproductiva; escrotados = activos). Para evitar cuantificar dos veces a un murciélago en los datos de abundancia o reproducción, los animales se marcaron de manera temporal, utilizando marcador permanente de punta ancha, con líneas en la coronilla y en los antebrazos.

Simultáneamente, durante los mismos periodos de muestreo, se llevó un registro fenológico mensual de árboles y arbustos del bosque mesófilo en la Estación Científica Las Joyas, de especies que fueron identificadas como parte de los hábitos alimentarios de los murciélagos frugívoros. Se buscó (aunque no siempre con éxito, debido a las bajas densidades de algunas especies) que la cantidad de individuos por especie fuera un mínimo de diez plantas adultas. El criterio de selección inicial fue la presencia de flores o frutos al momento de comenzar su seguimiento. Los individuos muestreados se encontraron distribuidos en diferentes condiciones dentro del bosque mesófilo de montaña; para su revisión se siguieron dos transectos que sumaron aproximadamente 8 km. De cada individuo se registró mensualmente si estaba en periodo de fructificación o no. En caso de tener frutos, se estimó el grado de madurez de éstos (por cambios de color y de consistencia) y la cantidad producida por individuo (Stashko y Dinerstein, 1988). En el caso de las especies de solanáceas (consideradas *a priori* como importantes por ser "especies núcleo" en la alimentación de los murciélagos, *sensu* Fleming, 1986), se buscó tener registros de más de diez individuos. Para cuantificar la abundancia y la densidad de las especies de que se alimentan los murciélagos, se realizaron muestreos de punto cuadrante, en los cuales se registraron los individuos adultos de las especies consumidas.

Adicionalmente, para algunas especies se utilizaron los datos generados en la Estación Científica Las Joyas por un inventario forestal realizado durante 1988-1990 (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1994) y otros trabajos sobre bosque mesófilo en el área (Muñoz Mendoza, 1992). Con base en los datos de densidad, producción mensual promedio por individuo y biomasa promedio por fruto, se estimó un índice de la abundancia de recursos alimentarios disponibles para los murciélagos, multiplicando estos tres datos. La identificación de las especies de plantas se hizo con apoyo del personal de las áreas de Botánica y Ecología Vegetal y en el herbario del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad.

La relación entre *S. ludovici* y *D. tolteca* y la producción de frutos se analizó mediante la aplicación de una correlación cruzada de series de tiempo. Esta correlación estima el coeficiente de correlación entre una serie de datos en el tiempo “t” y una segunda serie de tiempo en el tiempo “t + k”, como una función del intervalo o diferencial de tiempo “k”. El valor de  $k = 0$  ocurre cuando la correlación se hace entre eventos que ocurren en el mismo periodo de tiempo. Los diferenciales utilizados para la correlación abarcaron un año. Es decir, se buscó la correlación de cada mes de las series de datos de producción de frutos con los valores de los parámetros de los murciélagos desde 12 meses antes hasta 12 meses después (k varió entre -12 y +12). En este caso, las series de tiempo “t” utilizadas correspondieron al número de especies en fructificación cada mes, la biomasa producida por el total de especies de plantas, la biomasa producida combinadamente por los árboles *Conostegia volcanalis* y *Dendropanax arboreus*, la biomasa producida combinadamente por *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron*, *S. appendiculatum* y *Solanum aligerum*, y la biomasa producida por cada especie de las anteriores por separado. Las series de tiempo “t+k” correspondieron a los valores mensuales del número total de individuos, número de jóvenes, porcentaje de hembras lactantes, porcentaje de hembras preñadas, porcentaje de hembras postlactantes y porcentaje de machos activos (testículos escrotados o inguinales), de *Sturnira ludovici*, *Dermanura tolteca* y *S. lilium*. A los valores de correlación por intervalo obtenidos en cada combinación de dos series, se les aplicó un análisis exploratorio de datos mediante el método de diagramas de caja y bigotes (“box and whiskers”) para identificar aquellas relaciones donde algún valor de correlación fuera significativamente diferente a los demás, presentándose en el diagrama como un caso extremo (“outlier”). Cabe

recordar que los casos extremos son identificados como tales en este método, si su valor es mayor a 1.5 veces la diferencia entre los cuartiles 1 y 3, restado al cuartil 1 o sumado al cuartil 3, respectivamente. En este capítulo se presenta una descripción de estos casos, así como de algunos que presentaron información interesante aunque no cumplieron el criterio antes mencionado.

## RESULTADOS

Entre mayo de 1991 y agosto de 1994, se realizaron 35 muestreos mensuales de murciélagos con redes de niebla en el bosque mesófilo de montaña, así como conteos de frutos producidos por especies consumidas por los murciélagos. Los meses de marzo y mayo de 1992, mayo y noviembre de 1993, y marzo de 1994 no fueron muestreados, debido principalmente a la problemática anual de incendios forestales en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, ya que la Estación Científica se utiliza como base de operaciones del combate de incendios y no está disponible para la investigación en periodos críticos.

### Producción de frutos:

En total se marcaron 100 individuos, correspondientes a nueve especies de plantas (cuadro 4-A). Estas especies fueron seleccionadas porque han sido encontradas en las excretas, han sido consumidas en los experimentos realizados o tienen potencial de ser consumidas por murciélagos, pues el género ha sido reportado como tal en la literatura (Gardner, 1977; Stashko, 1989; capítulo 3 de este trabajo).

Dentro del bosque mesófilo de montaña es posible encontrar, durante casi todo el año, frutos del conjunto de especies muestreadas, aunque la mayor fructificación ocurre durante el final de la época seca y el inicio de las lluvias (abril a julio), como se observa en la figura 4-1, que muestra el patrón generalizado de cada especie para un ciclo anual. Sin embargo, la variación interanual puede ser muy amplia, dependiendo de la respuesta de cada especie a diversas condiciones ambientales (figura 4-2).

Las especies más comunes en el bosque mesófilo, que han sido encontradas en las excretas de los murciélagos son *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron*, *S. appendiculatum* y



*Conostegia volcanalis* (ver capítulo 3); *Dendropanax arboreus* no se encontró en las excretas, pero ha sido reportada como consumida (Gardner, 1977). Se realizó el cálculo de la producción promedio de biomasa de frutos para estas cinco especies; las otras especies no fueron consideradas debido a su baja abundancia (en el caso de *S. aligerum*, *Lycianthes mociniana* y *Piper* sp.), o a que fueron consumidas solo en condiciones de cautiverio (en el caso de *Lycianthes mociniana* y *Fuchsia microphylla*).

Se observa una alta producción anual de frutos entre mayo y agosto. En contraste, resulta notable la mínima cantidad de biomasa de frutos de estas especies que se encuentra desde octubre hasta febrero (figura 4-3). Los árboles (*C. volcanalis* y *D. arboreus*) muestran un patrón de fructificación con una gran cantidad de frutos producidos, pero en un tiempo más corto (8 y 7 meses como máximo, respectivamente), que las solanáceas *Solanum nigricans* (10 meses), *S. aphyodendron* (11 meses), y *S. appendiculatum* (12 meses). A diferencia de los otros años, 1992 fue particularmente notable por la cantidad de frutos producidos por los árboles (figura 4-4). Las solanáceas, en su mayoría arbustivas, mostraron un patrón diferente, con un patrón anual más regular. Sin embargo, destaca la alta cantidad de frutos encontrada durante mayo de 1991 (figura 4-5).

El patrón de fructificación de las solanáceas está determinado principalmente por la producción de una sola especie: *Solanum nigricans*. Esta especie arbustiva, debido a su alta densidad dentro del bosque (hasta 1091.5 ind/ha), puede llegar a producir una biomasa de frutos mayor que las otras del mismo género por dos órdenes de magnitud, alcanzando excepcionalmente una cantidad cercana a los 250 kilogramos por hectárea en 1991. Los picos de fructificación anual ocurren entre abril y julio (figura 4-6). *Solanum aphyodendron* es un arbusto o árbol pequeño que también muestra un patrón de fructificación estacional, aunque se extiende por más meses. Su producción máxima se acercó a los dos kilogramos por hectárea (figura 4-7). Al igual que la especie anterior, la mayor producción de frutos se presentó en 1991. La enredadera *Solanum appendiculatum* presentó un patrón irregular, encontrándose frutos casi todos los meses, aunque con mayor frecuencia a la mitad de la época seca; su producción máxima se acercó a los 3 kilogramos por hectárea (figura 4-8). *Solanum aligerum* es una especie

que se presenta en muy bajas densidades, por lo que no encontramos individuos de esta especie para seguir su fenología sino hasta finales de 1992; su mayor fructificación ocurre durante los meses de invierno y su producción máxima estuvo alrededor de 35 gramos por hectárea (figura 4-9).

A lo largo del estudio, las dos especies de árboles con frutos consumidos por murciélagos presentaron un patrón de fructificación similar en forma, con una alta producción durante 1992, pero muy baja en 1991 y 1993. Los picos de fructificación se presentaron entre abril y julio en *D. arboreus* y entre junio y agosto en *C. volcanalis*. Asimismo, la producción de frutos es cuantitativamente diferente, ya que *C. volcanalis* llegó a producir más de 120 kilogramos por hectárea (figura 4-10), mientras que la producción máxima de *D. arboreus* alcanzó solo 17 kilogramos por hectárea (figura 4-11). La distribución de *C. volcanalis* está fuertemente agregada, coincidiendo con las cañadas más húmedas y bordes de claros, mientras que *D. arboreus* tiene una distribución más amplia dentro del bosque mesófilo.

#### Murciélagos:

Durante los 35 meses de muestreo se capturaron un total 1119 individuos de 12 especies de murciélagos frugívoros en el sotobosque del bosque mesófilo de montaña, de las cuales ocho son frugívoras obligadas: *Sturnira ludovici*, *S. lilium*, *Dermanura tolteca*, *D. azteca*, *Artibeus jamaicensis*, *A. intermedius*, *Centurio senex* y *Chiroderma salvini*, y cuatro han sido identificadas como frugívoras facultativas: *Glossophaga commissarisi*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodii* y *Leptonycteris nivalis*. La abundancia relativa de las especies de frugívoros es muy contrastante, destacando *S. ludovici*, con un 47.90% del total de los individuos capturados, y *D. tolteca*, con un 23.68% (figura 4-12). Por esta razón, enfocaremos el análisis estadístico hacia estas dos especies. Ninguna de las especies restantes presentó una proporción mayor al 10 % en su frecuencia dentro de la comunidad de murciélagos frugívoros. Los cambios mensuales en la abundancia relativa de los murciélagos son muy marcados, con una gran cantidad de individuos durante la parte final de las secas y el inicio de las lluvias (figura 4-13). En contraste, durante el invierno (diciembre-febrero) hay una ausencia casi total de murciélagos

frugívoros. Aunque *Sturnira ludovici* es la especie que más contribuye a este patrón en razón de su abundancia, todas las especies se comportan de manera similar individualmente.

En las especies de murciélagos frugívoros que han presentado hembras reproductivas, la mayor abundancia y proporción de preñez y lactancia se presentan durante la época de lluvias, y han coincidido con la fructificación de algunas de las especies muestreadas. Para las especies de murciélagos frugívoros más abundantes de la Estación Científica Las Joyas estos patrones se observan claramente. A continuación se describe en detalle la dinámica poblacional y reproductiva de estas especies.

En el caso de *Sturnira ludovici*, aunque se encuentran individuos durante prácticamente todo el año, la abundancia es muy variable. La mayor abundancia ocurre cada año entre los meses de mayo y julio. Concurrentemente con la mayor abundancia, también en este periodo se encuentra la mayor cantidad de jóvenes (figura 4-14). Sin embargo, estos constituyeron en promedio el 12.22% de los individuos capturados cada mes. La proporción de sexos en los adultos está desviada significativamente de la proporción 1:1 ( $\chi^2 = 92.55$ ,  $P < 0.00001$ ), mientras que en los jóvenes si se mantiene esta proporción. Los machos representan un porcentaje promedio mensual de 27.19% del total de individuos adultos (figura 4-15). La actividad reproductiva, tanto de machos como de hembras esta concentrada en el mismo periodo. Las hembras preñadas fueron capturadas principalmente en junio y julio de cada año (figura 4-16). Dos de las hembras preñadas capturadas en junio de 1991 presentaron también condición postlactante, lo que indica la existencia de estro postparto en esta especie. Las hembras lactantes se capturaron en mayo, junio y octubre en 1991, junio, agosto y septiembre en 1992, abril, junio, julio y agosto en 1993, y en abril, mayo y junio de 1994 (figura 4-17). Los machos con testículos escrotados (únicamente seis en todo el periodo de muestreo) se capturaron en junio durante 1991, 1992 y 1993 y en abril y mayo de 1994. Los machos con testículos inguinales se capturaron desde mayo hasta agosto, octubre y noviembre de 1991, abril, junio y noviembre de 1992, abril, junio, julio y octubre de 1993 y abril, mayo y julio de 1994 (figura 4-18).

*Dermanura tolteca* se encuentra también cada año en el periodo final de la época seca y durante la época lluviosa, desde abril hasta octubre, excepto en 1993, cuando solo se capturó de abril a agosto. Los individuos jóvenes se capturaron en junio en 1991, julio y agosto en 1992, julio en 1993 y mayo en 1994 (figura 4-19). La proporción de sexos se mantuvo aproximadamente dentro de la relación 1:1 a lo largo de todo el estudio ( $\chi^2 = 0.517$ ,  $P > 0.25$ ) (figura 4-20). Las hembras con evidencias de preñez se capturaron en junio y julio durante 1991 y 1993, en abril, junio, julio y agosto de 1992, y entre mayo y julio de 1994 (figura 4-21). Cabe destacar que en el ciclo de 1993, las hembras preñadas llegaron a conformar el 87.5% de todas las hembras adultas capturadas. Las hembras lactantes se capturaron en mayo y julio de 1991 y 1994, entre julio y agosto de 1992, y no se encontraron durante 1993, a pesar del gran porcentaje de preñez (figura 4-22). El 62.1% de los machos adultos capturados durante este estudio presentaron evidencias de actividad reproductiva, encontrándose individuos con testículos inguinales durante todos los meses excepto octubre de 1991. Los individuos con testículos escrotados se encontraron principalmente de mayo a agosto, los meses de mayor abundancia de individuos (figura 4-23).

Aunque con un número menor de individuos, los patrones generales que presenta *Sturnira lilium* son muy similares a los de su congénico *S. ludovici*. La presencia de jóvenes ocurre en mayo de 1991, julio de 1992, julio y agosto de 1993, y enero de 1994; este último es el único individuo joven de una especie frugívora que se capturó fuera de la época de mayor fructificación (figura 4-24). La proporción de sexos de los individuos adultos fue significativamente diferente de la relación 1:1 ( $\chi^2 = 20.269$ ,  $P < 0.001$ ); los machos constituyeron en promedio el 26% de las capturas de cada mes (figura 4-25). Se capturaron hembras preñadas en junio y octubre de 1991, en febrero y julio de 1993 y en junio de 1994; no hubo evidencias de preñez en las hembras capturadas durante 1992 (figura 4-26). Las hembras lactantes se encontraron en mayo, junio y octubre de 1991, octubre de 1992, entre junio y agosto en 1993, y en abril y junio de 1994 (figura 4-27). En casi todos los meses con capturas de machos adultos se capturaron individuos con evidencias de reproducción, excepto en junio de 1992 y abril de 1994 (figura 4-28).

Las restantes especies de murciélagos frugívoros, aunque tienen la misma época general de reproducción que las anteriores, se capturaron en números demasiado bajos para obtener patrones reproductivos claros. La actividad reproductiva de *Glossophaga commissarisi* se observó principalmente durante la época de lluvias, con machos con testículos inguinales y escrotados entre junio y agosto, con algunas incidencias en octubre. Se capturaron hembras preñadas en agosto de 1991 y 1992, y se capturó un individuo joven en julio de 1994. La presencia de individuos reproductivos en *Dermanura azteca* ocurre principalmente en la época de lluvia. Las hembras preñadas se capturaron en junio y julio, mientras que las hembras lactantes se capturaron entre mayo y agosto, pero solo durante un periodo de muestreo en cada uno de los años de este trabajo. Los machos con evidencias de actividad reproductiva se capturaron entre junio y septiembre; en este último mes con testículos escrotados. Se capturaron individuos jóvenes en mayo y junio. *Artibeus intermedius* tuvo individuos con actividad reproductiva en diferentes periodos del año, con machos con testículos inguinales en enero, abril, junio y diciembre; hubo presencia de machos con testículos escrotados en mayo y junio. Durante 1992 se capturaron hembras con evidencias de preñez en febrero, lactancia en abril y postlactancia en junio. Sin embargo, en 1994 se presentaron los tres estadios en mayo. Se capturaron machos de *Artibeus jamaicensis* con testículos inguinales entre febrero y agosto; los machos con testículos escrotados se capturaron entre junio y agosto. Todas las hembras capturadas presentaron algún estadio reproductivo, preñadas, lactantes o postlactantes entre mayo y agosto. Todos los machos de *Anoura geoffroyi* capturados a lo largo del estudio presentaron evidencias de actividad reproductiva. Aunque este hecho sugiere un patrón de reproducción anual bimodal, no se encontró ninguna hembra con actividad reproductiva. *Hylonycteris underwoodi* presentó actividad reproductiva durante el mes de agosto de 1993, cuando se capturó un macho con testículos inguinales y una hembra lactante. De *Leptonycteris nivalis* se capturaron solo tres individuos adultos sin actividad reproductiva evidente: dos hembras en mayo y un macho en febrero. Se atraparon dos *Centurio senex*, un macho que presentó testículos inguinales en junio, y una hembra postlactante en mayo. Solo se capturó un individuo de *Chiroderma salvini*, en noviembre, correspondiente a un macho adulto con testículos inguinales.

### Relación entre producción de frutos y reproducción:

Haciendo un análisis de los datos de producción de frutos y de las capturas de murciélagos, parece evidente que en el periodo de este estudio, el mayor número de hembras lactantes de *Sturnira ludovici* coincide con la producción de frutos por *Solanum nigricans*, mientras que *Dermanura tolteca* presenta una relación similar con *Conostegia volcanalis*. *Sturnira liliium* presenta el mismo patrón que *S. ludovici*, ambas con la máxima proporción de lactantes en mayo. *Dermanura tolteca* presenta hembras lactantes en julio, correspondiendo con el pico de fructificación de *Conostegia*. La lactancia de *S. ludovici* en septiembre de 1992 no coincide con picos de fructificación de las especies analizadas.

En el caso de *S. ludovici*, destaca la alta correlación que ocurre entre el porcentaje de hembras lactantes y la biomasa de *Solanum nigricans* en el mismo mes (cuadro 4-B; figura 4-29). Esta relación tan estrecha influye los resultados cuando se evalúa la biomasa total y las de las solanaceas en su conjunto (figuras 4-30 y 4-31). La única correlación alta entre la producción de frutos y otros estadios reproductivos ocurre entre las hembras preñadas y la biomasa de *S. appendiculatum* (figura 4-32). La presencia de individuos jóvenes en la población esta correlacionada con dos patrones distintos: con la biomasa de *Solanum nigricans* del mes anterior y con la biomasa de *Conostegia volcanalis* del mismo periodo (figuras 4-33 y 4-34).

A diferencia de *S. ludovici*, el porcentaje de hembras lactantes de *Dermanura tolteca* presenta una alta correlación con la producción de frutos de árboles, y en particular con *C. volcanalis* (cuadro 4-C). Esto resulta evidente con respecto a la abundancia de la especie (figuras 4-35 y 4-36) y más aún con relación a la lactancia (figuras 4-37 y 4-38). La preñez no parece estar fuertemente correlacionada con la fructificación de ninguna de las especies analizadas. La presencia de individuos jóvenes está correlacionada con la fructificación del intervalo anterior, tanto con *C. volcanalis*, como con *Solanum nigricans* (figuras 4-39 y 4-40).

### DISCUSIÓN:

Los datos presentados en este capítulo demuestran que tanto la presencia de murciélagos en el bosque mesófilo de montaña como sus patrones reproductivos, están estrechamente ligados

con la producción de frutos por arbustos y árboles de este tipo de vegetación. En el patrón fenológico de las solanáceas es evidente la presencia de frutos durante todo el año y un amplio periodo de fructificación de cada especie individualmente. Sin embargo, los mayores picos de abundancia se encuentran en el periodo comprendido entre el final de la época seca y la mitad de la estación lluviosa. Los picos de cada especie se encuentran desfasados en el tiempo, habiendo primero una gran abundancia de *S. nigricans* y, cuando esta declina, empieza a ser abundante *S. aphyodendron*. El pico de fructificación de *C. volcanalis* ocurre en el mismo periodo que *S. aphyodendron*. El análisis más detallado de los periodos de fructificación en cada mes de muestreo, hace evidente que existe una amplia variación interanual tanto en su duración, como en la cantidad de frutos producidos. Es muy posible que estas variaciones sean respuestas directas a factores abióticos tales como la fluctuación en temperatura, la cantidad de lluvia en cada año en particular y la fecha de inicio de la temporada de lluvias. El resultado final es que, dependiendo de los factores extrínsecos (como los mencionados) e intrínsecos (la respuesta fisiológica de cada especie), los patrones de fructificación a lo largo del periodo del estudio fueron muy diferentes para cada especie.

La presencia de los murciélagos frugívoros coincide con el periodo de mayor abundancia de frutos, y, por lo tanto, de recursos alimentarios. La amplia variación estacional en la abundancia de murciélagos, así como la fuerte estacionalidad de los periodos reproductivos de los mismos sugieren que los murciélagos deben realizar movimientos migratorios a nivel regional, principalmente altitudinales, como respuesta a la necesidad de una fuente de recursos abundantes para lograr uno o varios eventos reproductivos exitosos durante el año (Iñiguez Dávalos, 1993). El hecho de encontrar hembras con estadios de preñez avanzados al inicio de la época de mayor abundancia de frutos aporta también evidencia en este sentido, ya que indica que los murciélagos realizaron la cópula y pasaron la primera fase de la gestación en un sitio diferente a la Estación Científica Las Joyas. Debido a que no se han identificado movimientos migratorios latitudinales en los murciélagos frugívoros, considero que el movimiento debería ocurrir entre tipos de vegetación distribuidos a lo largo del gradiente altitudinal, tales como el bosque mesófilo de montaña, el bosque tropical subcaducifolio, el bosque tropical caducifolio y los bosques de galería con componentes tropicales y subtropicales (Stoner, 2001). En condiciones

de disponibilidad limitada de recursos debida a la marcada estacionalidad del clima en la región, y de alta demanda energética y nutricional que implica la reproducción en los mamíferos pequeños, la migración altitudinal permitiría a los murciélagos frugívoros llevar a cabo al menos dos eventos reproductivos al año (Fleming, 1992). Durante el invierno y principio de la estación seca hay una mayor cantidad de especies fructificando en el bosque tropical (Bullock y Solís-Magallanes, 1990), mientras que al final de las secas y la época de lluvias, es en los bosques subtropicales de montaña, como la Estación Científica Las Joyas, donde hay mayor cantidad de frutos. En el bosque tropical caducifolio del norte de Costa Rica se ha descrito un movimiento opuesto al encontrado en este estudio, es decir, que los murciélagos frugívoros se encuentran presentes durante la época seca, desapareciendo del área al final de esta (Fleming, 1992; Stoner, 1997, 2001). Stoner (com. pers.) ha sugerido que los murciélagos se desplazan al bosque tropical de montaña, que podemos considerar como el equivalente al bosque mesófilo en las zonas tropicales, lo cual reforzaría la hipótesis aquí propuesta.

El caso de *Sturnira ludovici* merece una mención aparte, debido a que, además de ser la especie más abundante de murciélagos frugívoros en la Estación Científica Las Joyas, es la única especie que no presenta una proporción de sexos 1:1. Como se observó en la figura 4-18, excepto en dos casos, para todos aquellos periodos de muestreo con tres o más individuos, el porcentaje de machos adultos nunca fue mayor de 33%. La presencia de machos con testículos escrotados tuvo un máximo de 13% del total de individuos adultos, y ocurrió solo en cinco muestreos. Ello, junto con la presencia de hembras lactantes y preñadas desde el inicio de las capturas cada año, indica que a) es posible que la cópula ocurra en otro sitio de la región y b) principalmente las hembras se desplazan al bosque mesófilo de montaña en busca de recursos alimentarios para reproducirse. Esta migración diferencial entre sexos podría explicar la alta abundancia de esta especie con respecto a las otras ya que, al reducir la competencia intraespecífica, permitiría a más hembras contar con los recursos suficientes para llevar a término el proceso de gestación y lactancia. Stoner (1997; com. pers.) y Fleming (1992) han encontrado en áreas de bosque tropical caducifolio de Costa Rica, en la especie más abundante en su área de estudio, *Carollia perspicillata*, un patrón opuesto al presentado en este trabajo, con una mayor abundancia de hembras durante la época seca y una mayor abundancia de machos al final de ésta. Estos datos



podrían indicar una migración sexual diferencial, como la que parece ocurrir en la Sierra de Manantlán.

La actividad reproductiva de los murciélagos frugívoros parece estar fuertemente ligada con la disponibilidad de recursos alimentarios, en particular con *Solanum nigricans* en el caso de *Sturnira ludovici* y con *Conostegia volcanalis* en el caso de *Dermanura tolteca*. Este patrón había sido descrito previamente para Costa Rica por Dinerstein (1986), y podría ser un mecanismo para reducir la competencia interespecífica por recursos para reproducirse, por parte de las dos especies más abundantes de murciélagos en Las Joyas. La necesidad de contar con los recursos necesarios para reproducirse exitosamente puede constituir una fuerte presión de selección que mantendría el ciclo reproductivo de los murciélagos sincronizado con la época de fructificación a nivel general, lo cual es facilitado por la fuerte estacionalidad climática en la región, que hace más o menos predecible la disponibilidad de alimento en áreas específicas. Sin embargo, como se demostró en este estudio, la variación interanual en la producción de frutos puede ser muy grande, llegando incluso a ser casi nula en algunos años. Dada la gran variedad de condiciones que existen en el bosque mesófilo, es posible que mientras en algunos rodales no haya producción de frutos, en otros sí ocurra. La capacidad de movimiento de los murciélagos debería permitirles recorrer las distintas cañadas para buscar áreas con alimento abundante, en las cuales permanecerían durante los periodos más demandantes de nutrimentos y energía. Ello explicaría la alta correlación general entre las hembras lactantes y la producción de frutos. Una posible línea de investigación para determinar esta correlación sería la evaluación de la variación de la fructificación y la reproducción de los murciélagos en las diferentes condiciones de los bosques mesófilos durante el mismo periodo.

Se ha establecido que la reproducción en los mamíferos, particularmente los de tamaño pequeño, puede presentar varios periodos críticos con respecto a su demanda energética y nutricional. En particular, se reconocen como importantes en ese aspecto la parte final de la gestación, la lactancia y la parte inicial de la vida independiente de las crías. En el caso de los murciélagos, el incremento en el peso de las hembras gestantes, con respecto a los individuos no reproductivos, impone una carga adicional para el vuelo, que debe ser compensada con un mayor

insumo de energía al mismo tiempo que con nutrimentos para la formación del feto. La mortalidad de individuos jóvenes, debido a la escasez de frutos conjuntamente con su inexperiencia para obtenerlos, pudiera ser un filtro importante con un efecto sobre el tamaño poblacional de las especies de murciélagos frugívoros. Sin embargo, en *D. tolteca* no se observó una disminución en el número de individuos en 1994, año siguiente a una fuerte escasez de frutos. Ello nos lleva a concluir que la lactancia podría ser el periodo más crítico de la reproducción de los murciélagos y, por lo tanto, el que las hembras buscan sincronizar con la mayor producción de frutos (ver Dinerstein, 1986). La lactancia impone una demanda de energía y proteínas para la formación de leche que, cuando menos en el caso de *S. ludovici*, hace que coincida este periodo con la mayor producción de las especies más consumidas. Aun con una cantidad alta de alimento, es posible que la demanda sea apenas cubierta por los frutos disponibles. Una evidencia circunstancial de esto proviene del hecho de que solo en dos ocasiones se encontraron hembras de *S. ludovici* preñadas y postlactantes simultáneamente, durante el año de mayor producción de *S. nigricans* (1991). Ello muestra dos cosas: a) es posible que los murciélagos frugívoros presenten estro postparto en el bosque mesófilo de montaña, pero b) solo se presentaría en condiciones de alta abundancia de recursos.

A partir de los resultados obtenidos en este estudio, es posible sugerir algunas líneas de investigación que podrían ser desarrolladas para entender mejor la interacción entre los murciélagos frugívoros y las plantas de las cuales se alimentan. En primer término, sería importante destacar que, a pesar de que parece evidente la respuesta de los murciélagos a la disponibilidad de frutos en el bosque mesófilo, es necesario continuar el monitoreo de esta interacción en un periodo substancialmente más largo. Los estudios ecológicos generalmente son de corta duración y los resultados que arrojan presentan amplias variaciones interanuales, que deben ser documentadas y evaluadas en el contexto de su significado ecológico y evolutivo. En segundo lugar, resulta muy interesante el hecho de encontrar migraciones altitudinales. Es necesario: 1) documentar plenamente la existencia de estos movimientos y 2) describir que es lo que sucede en otras partes del gradiente, en términos de comprender la dinámica reproductiva de los murciélagos, su interacción con distintos grupos de plantas y las implicaciones que esto pudiera tener para la conservación del sistema. Finalmente, es necesario ampliar la base del

conocimiento ecofisiológico de las especies involucradas para entender sus demandas energéticas y nutricionales, particularmente las relacionadas con su dinámica reproductiva, así como el impacto de las diferencias en la composición de los frutos respecto a su selección por los animales que dispersarán sus semillas.

Cuadro 4-A. Densidad promedio y peso promedio de los frutos producidos por las especies muestreadas en este estudio y que pueden ser consumidas por los murciélagos frugívoros en la Estación Científica Las Joyas.

Especies	Número de individuos muestreados	Densidad promedio en el bosque mesófilo (ind. adultos/ha)	Peso promedio del fruto (g)
<i>Solanum nigricans</i>	21	1091.47	2.21
<i>Solanum aphyodendron</i>	31	21.31	0.71
<i>Solanum aligerum</i>	3	1.00	0.70
<i>Solanum appendiculatum</i>	9	42.50	0.86
<i>Lycianthes surotatensis</i>	9	< 1.0 *	0.55
<i>Conostegia volcanalis</i>	7	39.32	1.12
<i>Dendropanax arboreus</i>	9	3.19	0.58
<i>Fuchsia microphylla</i>	8	63.04	0.34
<i>Piper</i> sp.	3	< 1.0 *	**
TOTAL	100		

\* Debido a la mínima cantidad de individuos y a su distribución muy dispersa, estas especies no se encontraron en el muestreo de punto cuadrante. Tampoco se pudo encontrar información de otras fuentes.

\*\* No se cuantificó debido a que se encontró muy tarde en el periodo de muestreo.

Cuadro 4-B.- Coeficientes de correlación entre producción de biomasa en fresco (kg/ha) y diferentes parámetros poblacionales de *Sturnira ludovici* en el intervalo de diferencia cero, obtenidos mediante la prueba de correlación cruzada de series de tiempo. El asterisco indica los coeficientes que constituyeron casos extremos (*ouliers*) en el análisis de caja y bigotes. El alperson (&) indica aquellos coeficientes que constituyeron casos extremos en el intervalo de diferencia uno (t + 1); estos valores no se muestran.

	TOTAL DE INDIVIDUOS CAPTURADOS	PORCENTAJE DE HEMBRAS PREÑADAS	PORCENTAJE DE HEMBRAS LACTANTES	NUMERO DE JOVENES CAPTURADOS
BIOMASA TOTAL	0.50227	0.27062	0.65773 *	0.43256 &
BIOMASA DE SOLANACEAS	0.30179 &	0.19797	0.72127 *	0.09844 &
BIOMASA DE ÁRBOLES	0.49205	0.20582	0.10330	0.69162 *
BIOMASA DE <i>Solanum nigricans</i>	0.30264 &	0.18919	0.72374 *	0.10091 &
BIOMASA DE <i>Solanum aphyodendron</i>	0.12182	0.30936	-0.08071	-0.03801
BIOMASA DE <i>Solanum appendiculatum</i>	-0.09033	0.52982 *	0.02646	-0.14680
BIOMASA DE <i>Solanum aligerum</i>	-0.16226	0.28193	-0.05995	-0.17834
BIOMASA DE <i>Conostegia volcanalis</i>	0.50508	0.19841	0.14982	0.68619 * &
BIOMASA DE <i>Dendropanax arboreus</i>	0.09738	0.05118	0.06198	0.20176
NUMERO TOTAL DE ESPECIES CON FRUTOS	0.54877	0.27936	0.25666	0.41502

Cuadro 4-C.- Coeficientes de correlación entre producción de biomasa en fresco (kg/ha) y diferentes parámetros poblacionales de *Dermanura tolteca* en el intervalo de diferencia cero, obtenidos mediante la prueba de correlación cruzada de series de tiempo. El asterisco indica los coeficientes que constituyeron casos extremos (*outliers*) en el análisis de caja y bigotes. El alperson (&) indica aquellos coeficientes que constituyeron casos extremos en el intervalo de diferencia uno ( $t + 1$ ); estos valores no se muestran.

	TOTAL DE INDIVIDUOS CAPTURADOS	PORCENTAJE DE HEMBRAS PREÑADAS	PORCENTAJE DE HEMBRAS LACTANTES	NUMERO DE JOVENES CAPTURADOS
BIOMASA TOTAL	0.36562	-0.13904	0.43409 *	0.33529 &
BIOMASA DE SOLANACEAS	0.12228	-0.09615 &	0.23344 *	0.17717 &
BIOMASA DE ÁRBOLES	0.51971	-0.11494	0.46966 * &	0.36836 &
BIOMASA DE <i>Solanum nigricans</i>	0.12367	-0.09430 &	0.23807	0.17977 &
BIOMASA DE <i>Solanum aphyodendron</i>	0.13392	-0.02219	-0.15275	-0.04596
BIOMASA DE <i>Solanum appendiculatum</i>	-0.19654	-0.16922	-0.23276	-0.12572
BIOMASA DE <i>Solanum aligerum</i>	-0.26496	-0.08684	-0.18214	-0.17920
BIOMASA DE <i>Conostegia volcanalis</i>	0.52860	-0.13038	0.50911 *	0.38083 * &
BIOMASA DE <i>Dendropanax arboreus</i>	0.16008	-0.00422	-0.04156	0.08175
NUMERO TOTAL DE ESPECIES CON FRUTOS	0.38497	0.07102	0.02243	0.33429

Figura 4-1.- Patrón anual de fructificación de especies consumidas por murciélagos frugívoros, generalizado a partir de datos de 40 meses de muestreo. El color negro indica los meses en que la fructificación fue mayor al promedio mensual. El color gris indica los meses con fructificación menor al promedio mensual.

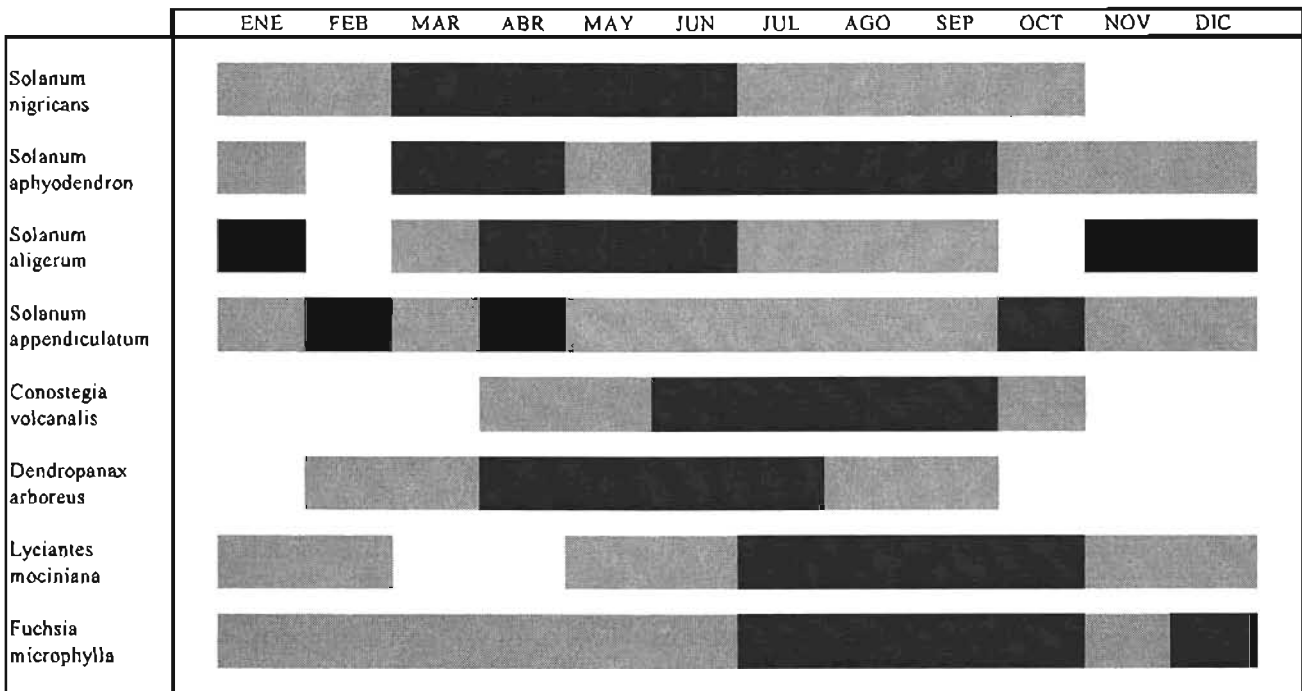
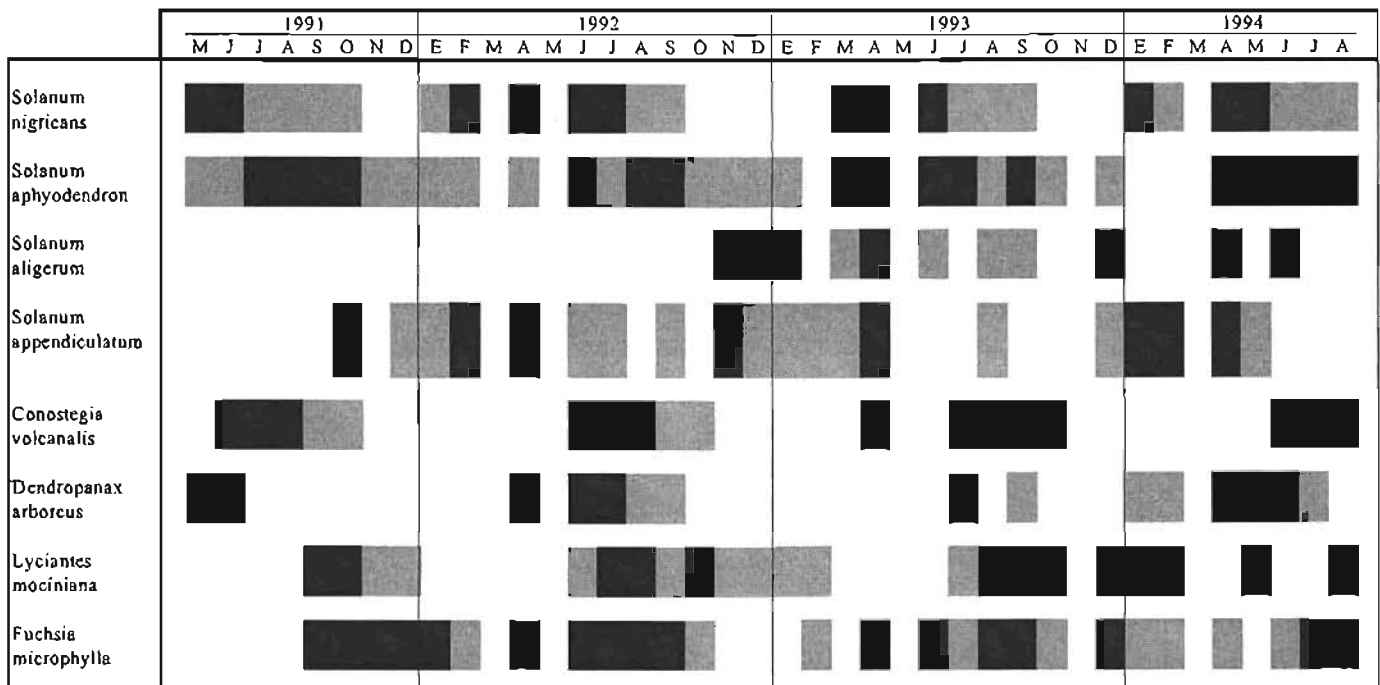
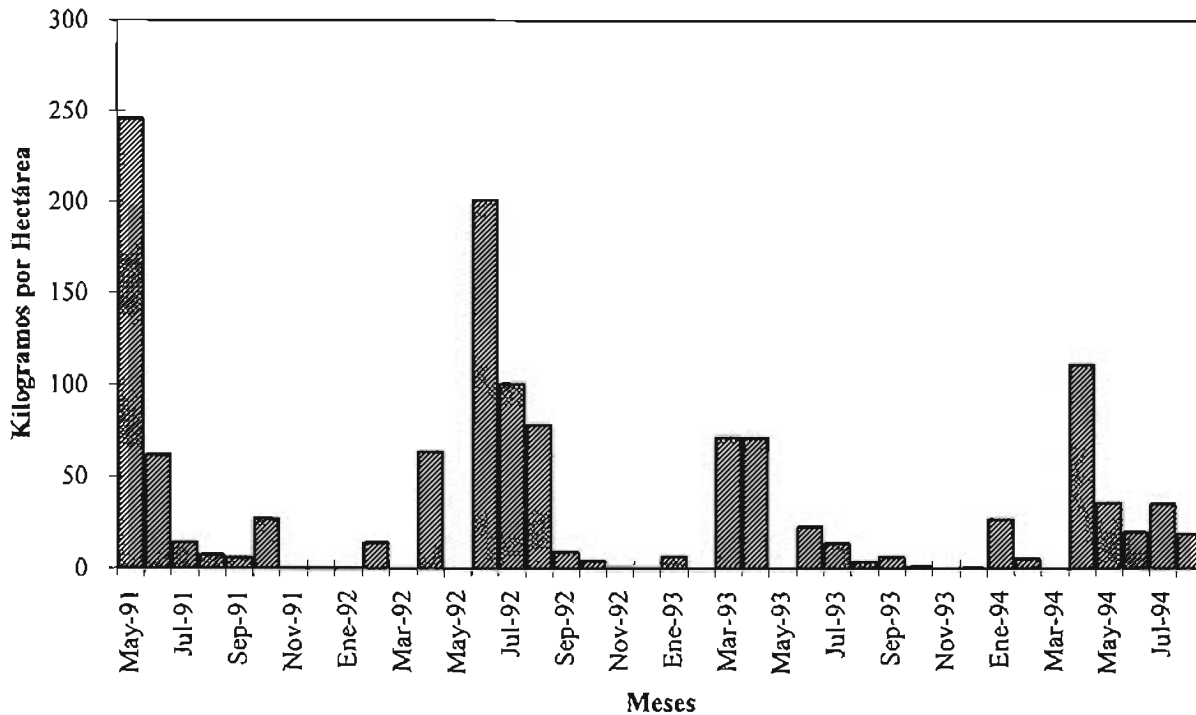


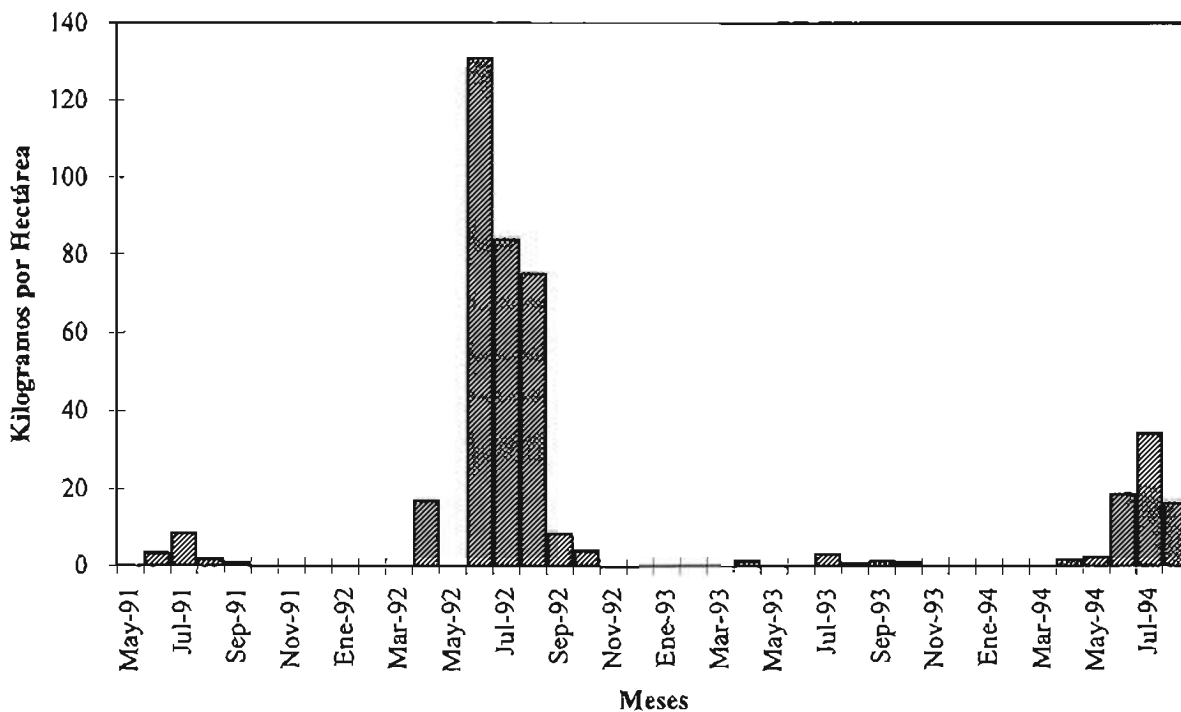
Figura 4-2.- Patrón de fructificación de especies de bosque mesófilo consumidas por murciélagos, a lo largo de 40 meses. El color negro indica los meses en que la fructificación fue mayor al promedio mensual. El color gris indica los meses con fructificación menor al promedio mensual.



**FIGURA 4-3. Biomasa total (Kg/ha en fresco) producida por las especies de plantas consumidas por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio**

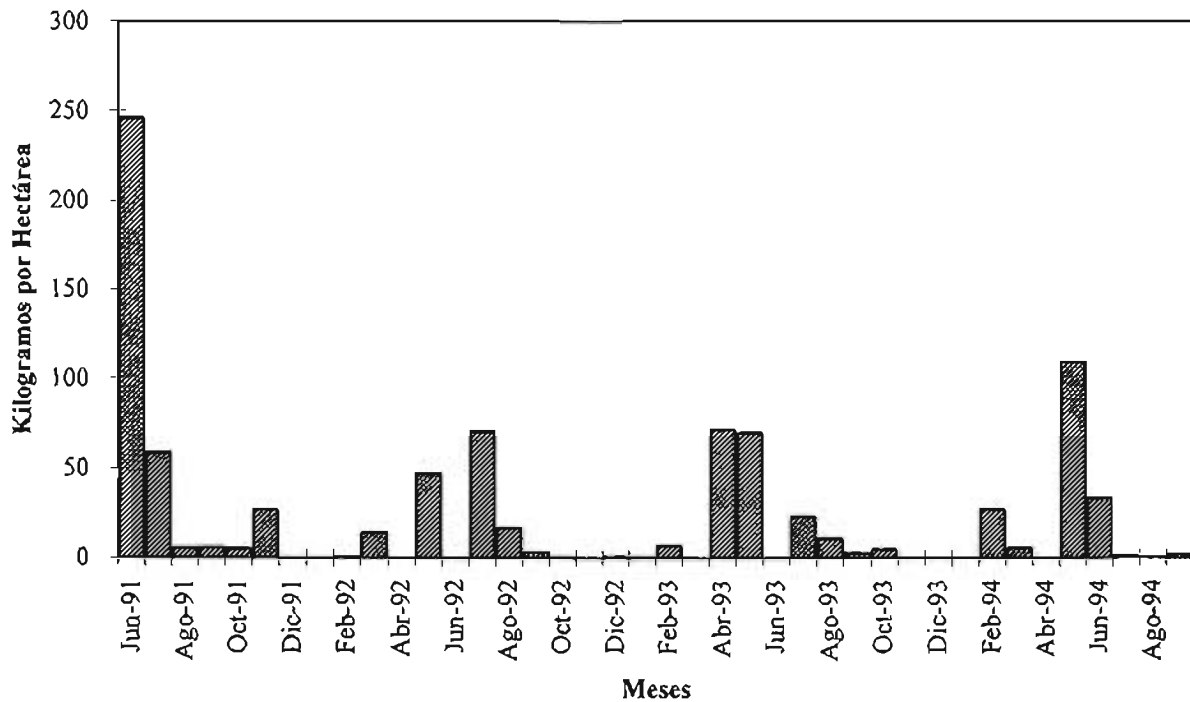


**FIGURA 4-4. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por las especies de árboles consumidas por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio**

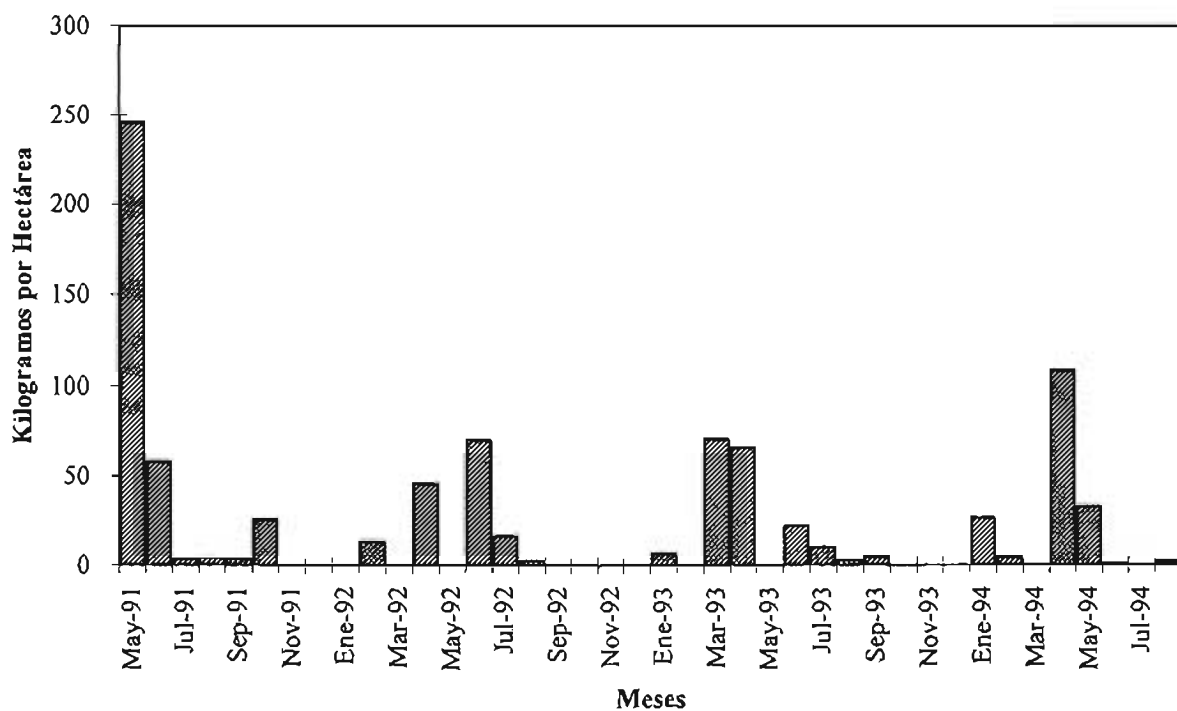




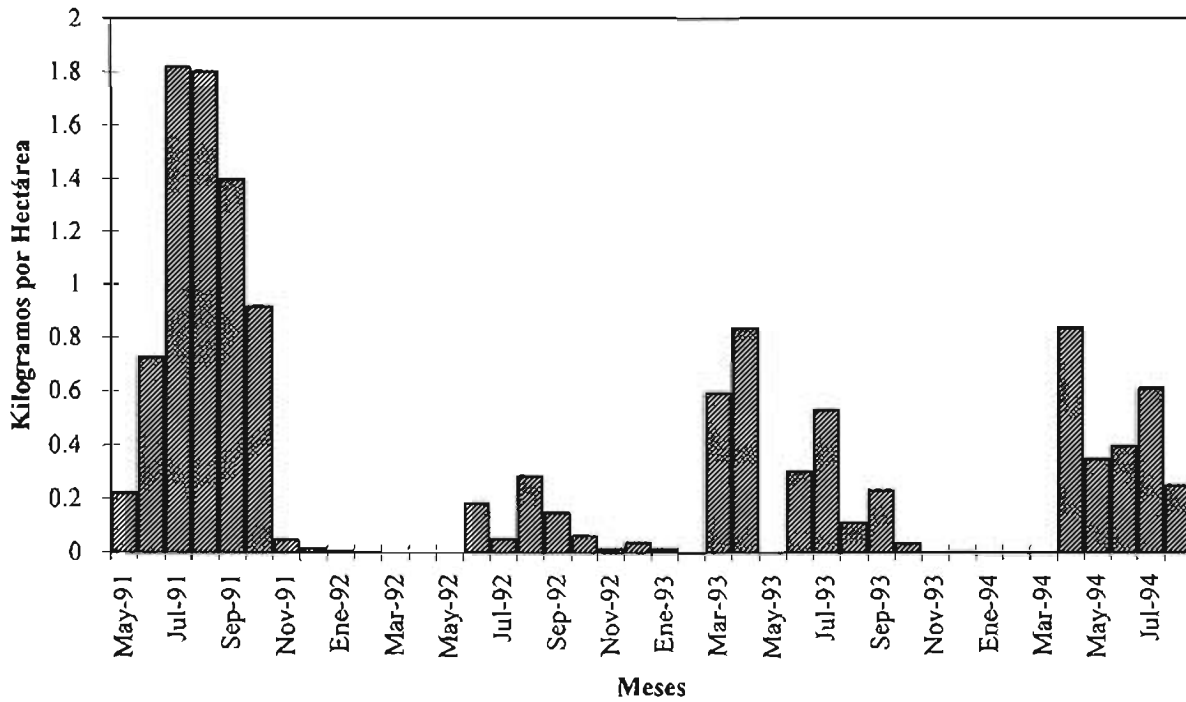
**FIGURA 4-5. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por las especies de solanaceas consumidas por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio**



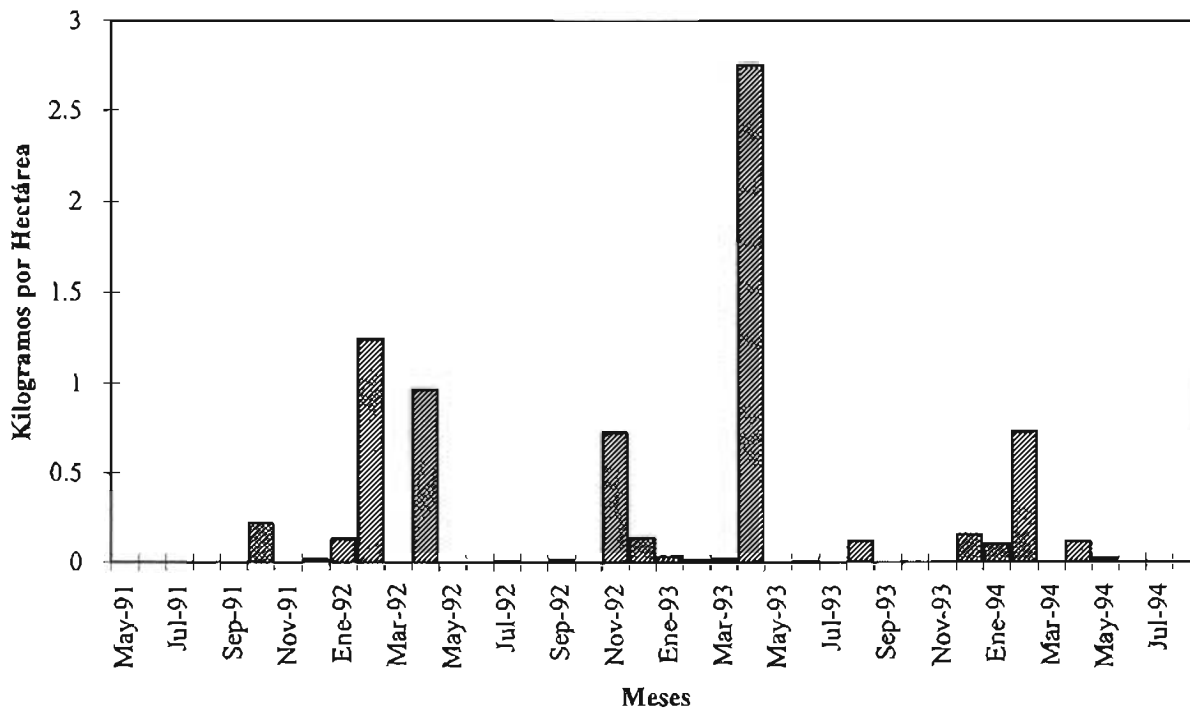
**FIGURA 4-6. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por *Solanum nigricans*, planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio**



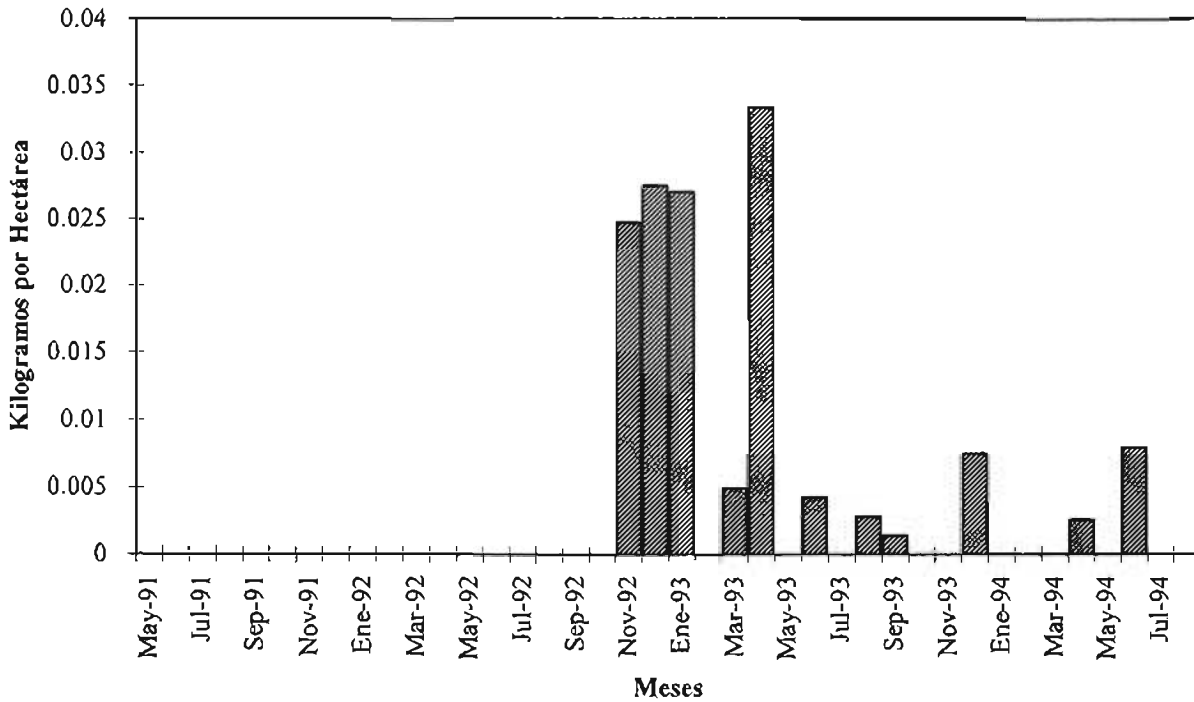
**FIGURA 4-7. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por *Solanum aphyodendron*, planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio**



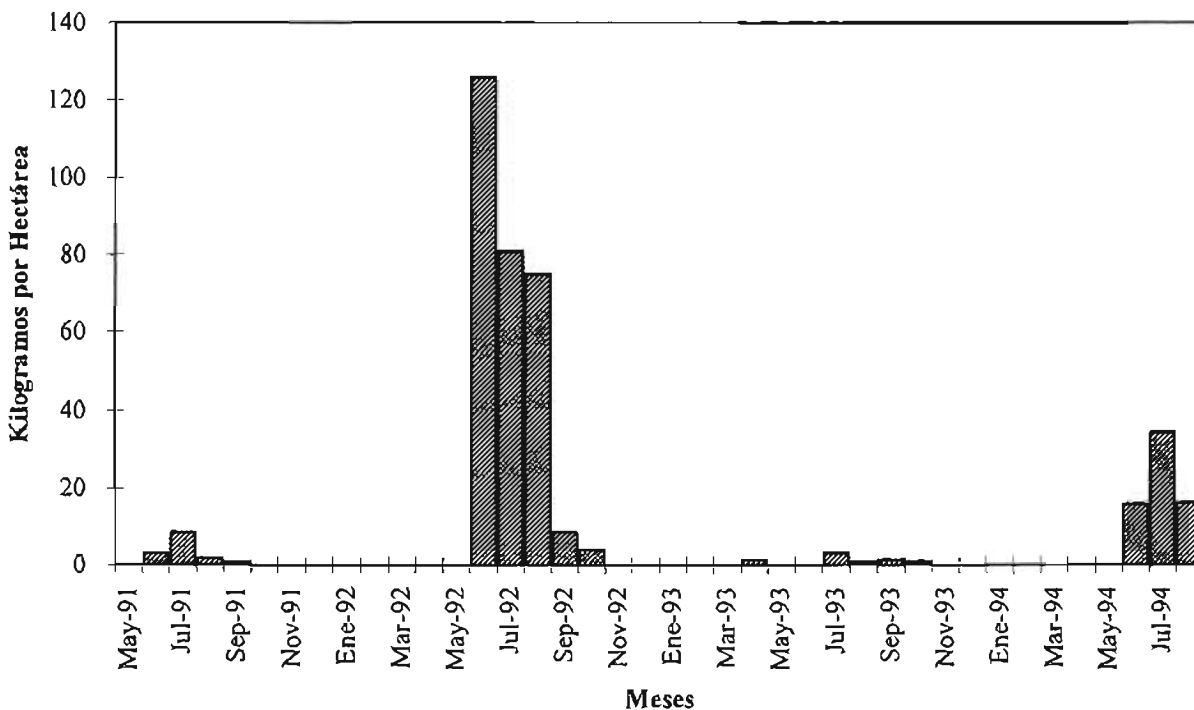
**FIGURA 4-8. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por *Solanum appendiculatum*, planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio**



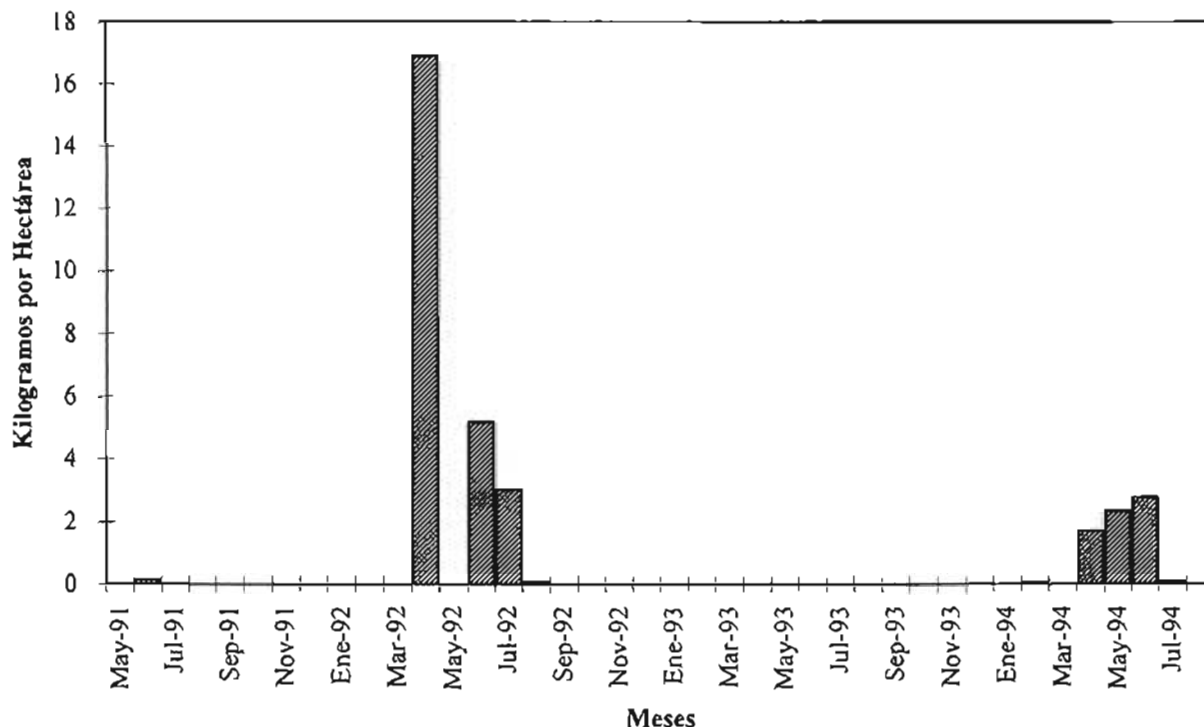
**FIGURA 4-9.** Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por *Solanum aligerum*, planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio



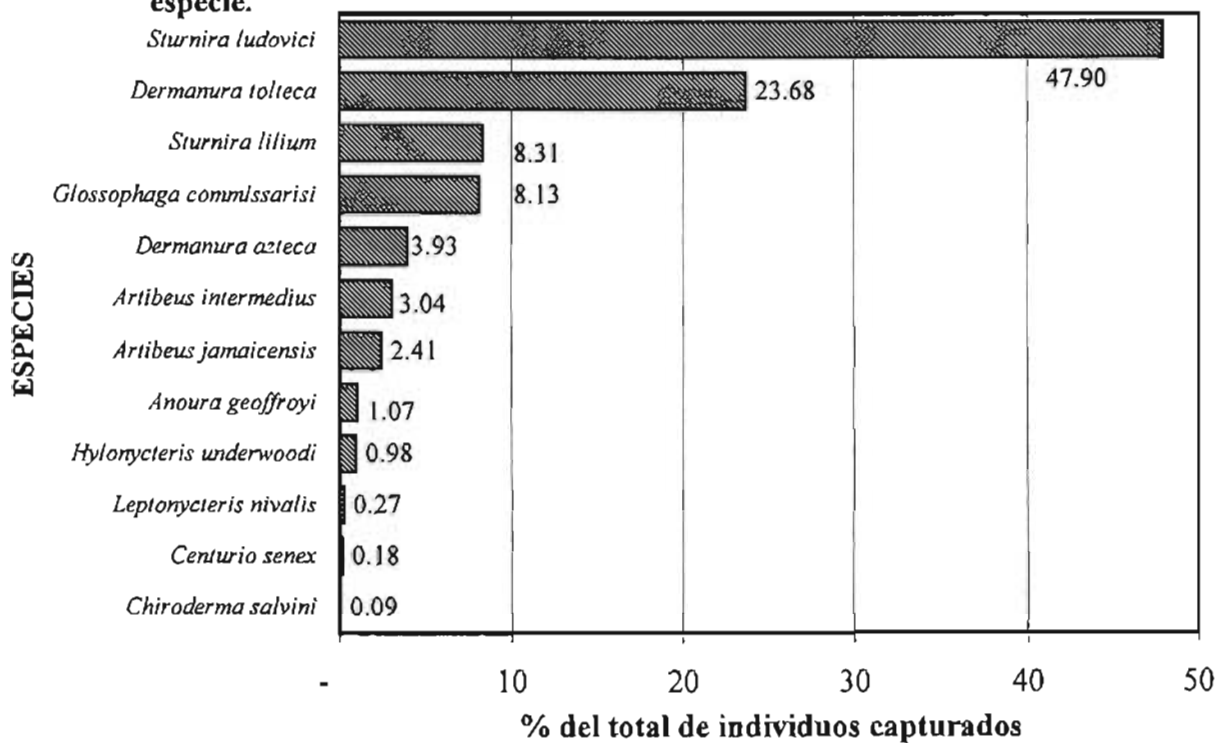
**FIGURA 4-10.** Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por *Conostegia volcanalis*, planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio



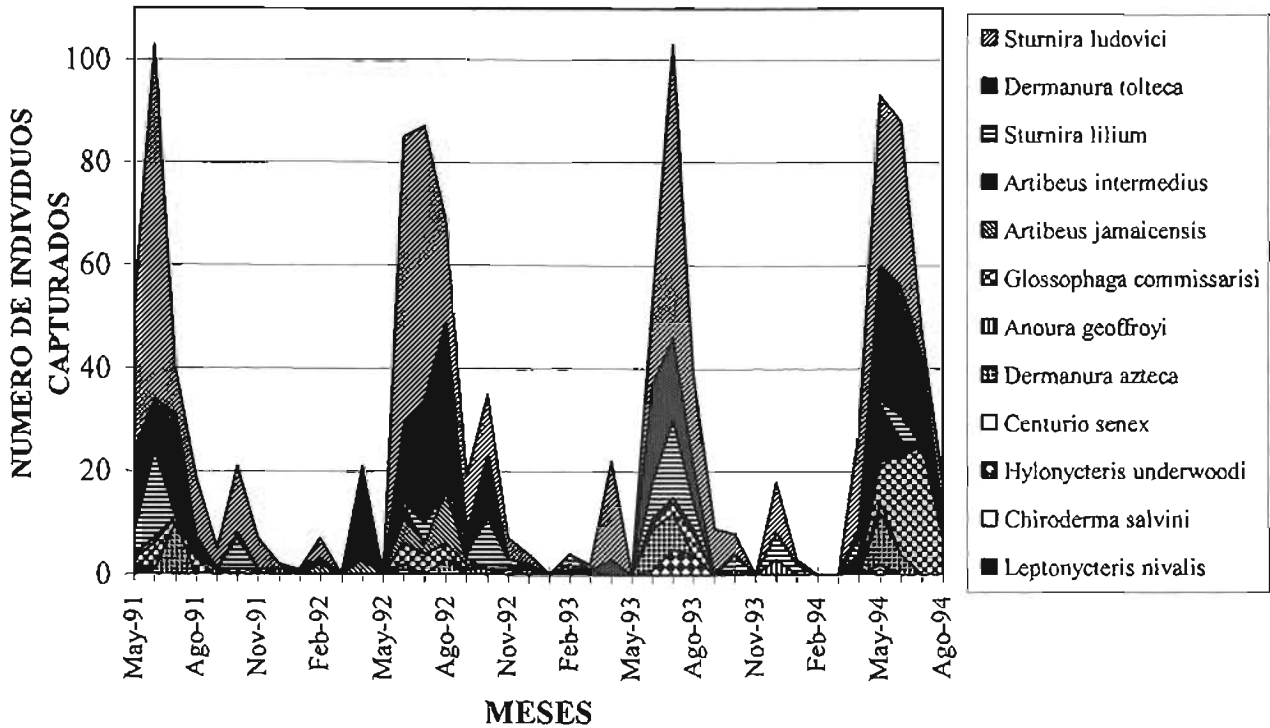
**FIGURA 4-11. Biomasa (Kg/ha en fresco) producida por *Dendropanax arboreus*, planta consumida por los murciélagos en la Estación Científica Las Joyas durante el estudio**



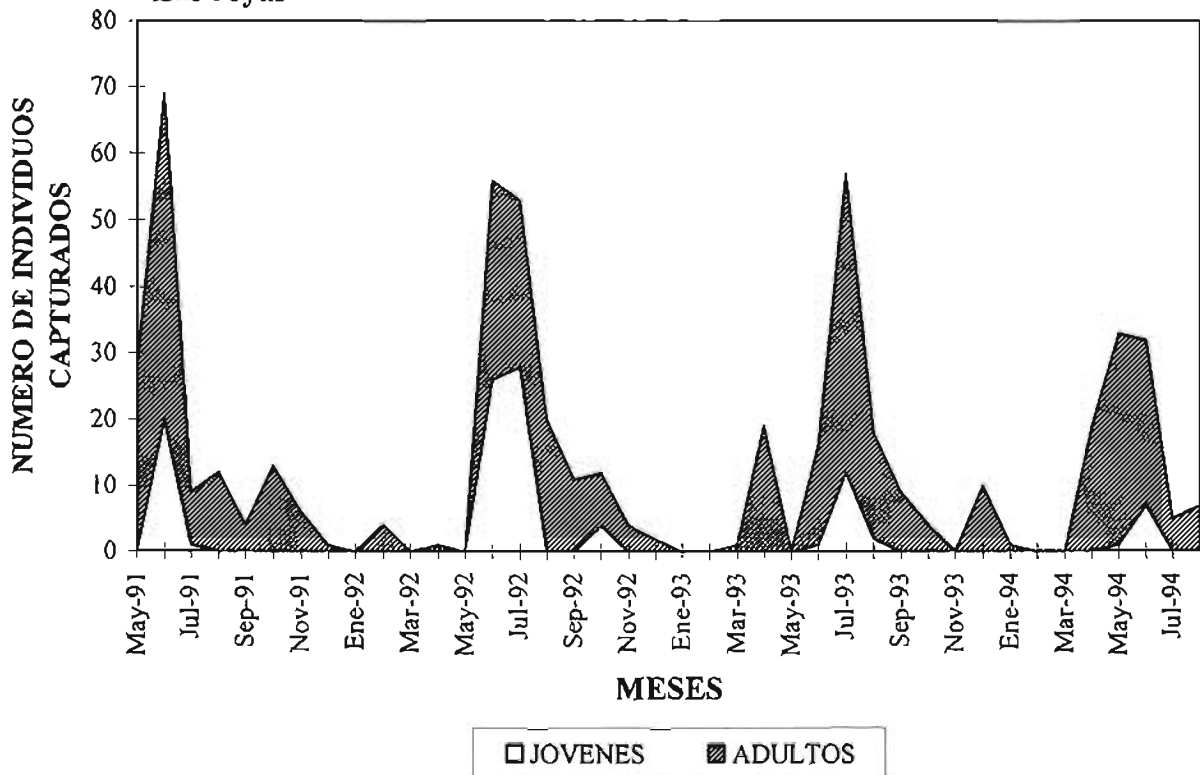
**FIGURA 4-12. Abundancia relativa de las especies de murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas. El número entre paréntesis son los individuos capturados por especie.**



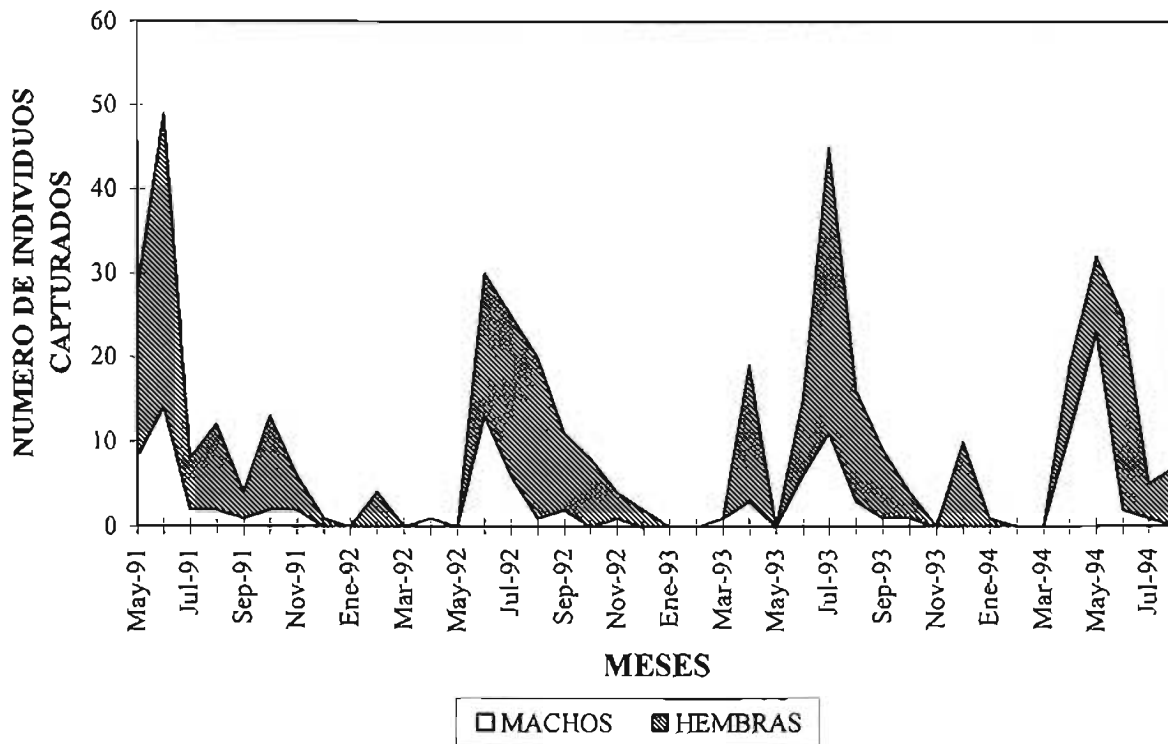
**FIGURA 4-13. Cambios estacionales en la abundancia relativa de la comunidad de murciélagos frugívoros del bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas**



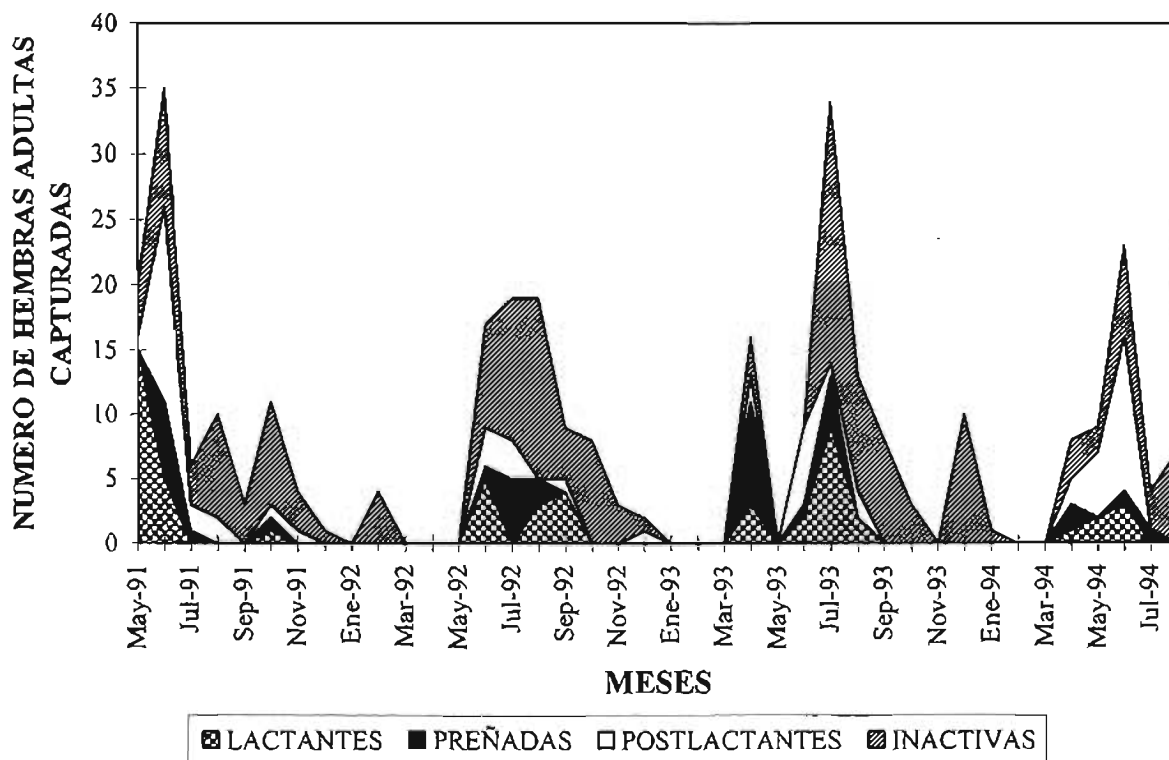
**FIGURA 4-14. Estructura poblacional por edades (jóvenes y adultos) de *Sturnira ludovici* capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas**



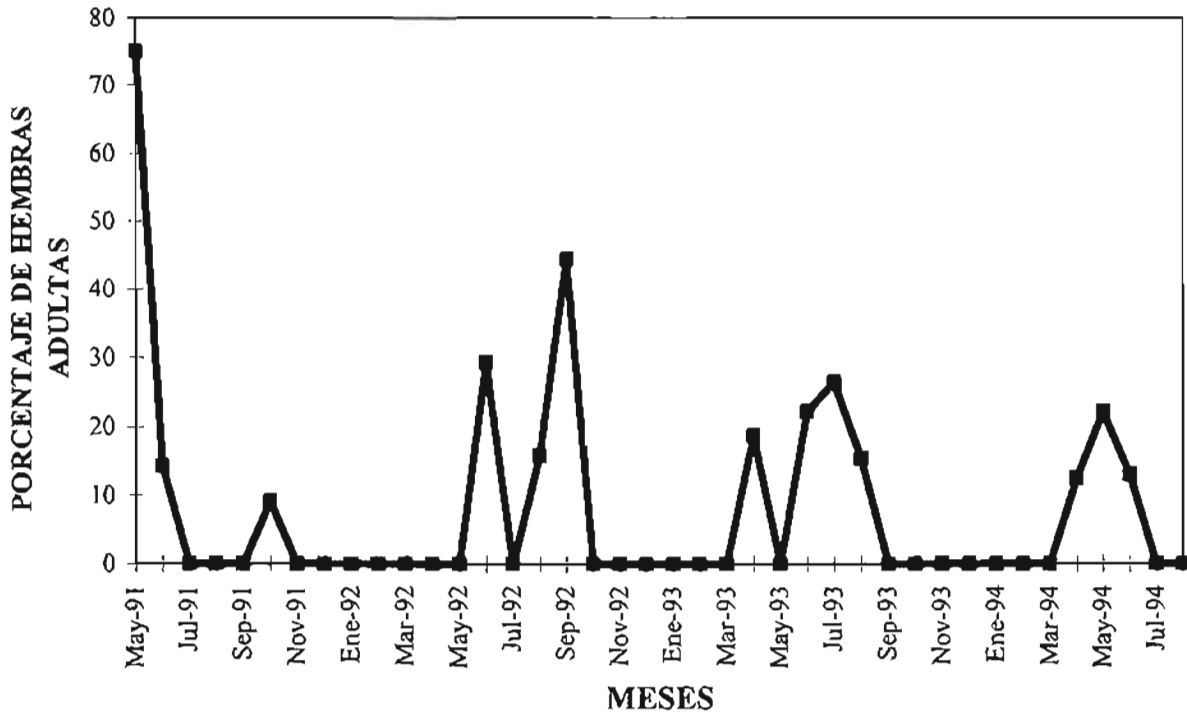
**FIGURA 4-15. Estructura poblacional por sexos (hembras y machos) de *Sturnira ludovici* capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas**



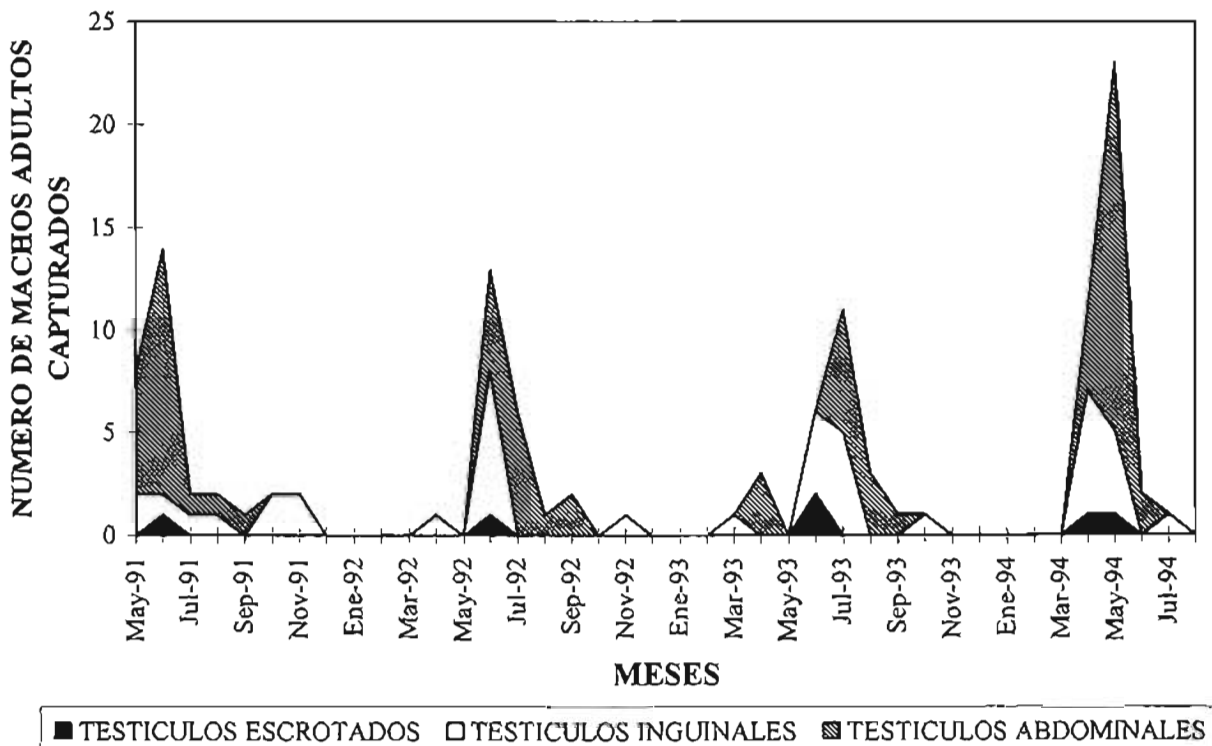
**FIGURA 4-16. Dinámica reproductiva (preñadas, lactantes, postlactantes o inactivas) de las hembras adultas de *Sturnira ludovici* capturadas en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio**



**FIGURA 4-17. Cambios estacionales en el porcentaje de hembras lactantes en relación al total de hembras adultas de *Sturnira ludovici* capturadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas. n = número de hembras lactantes**

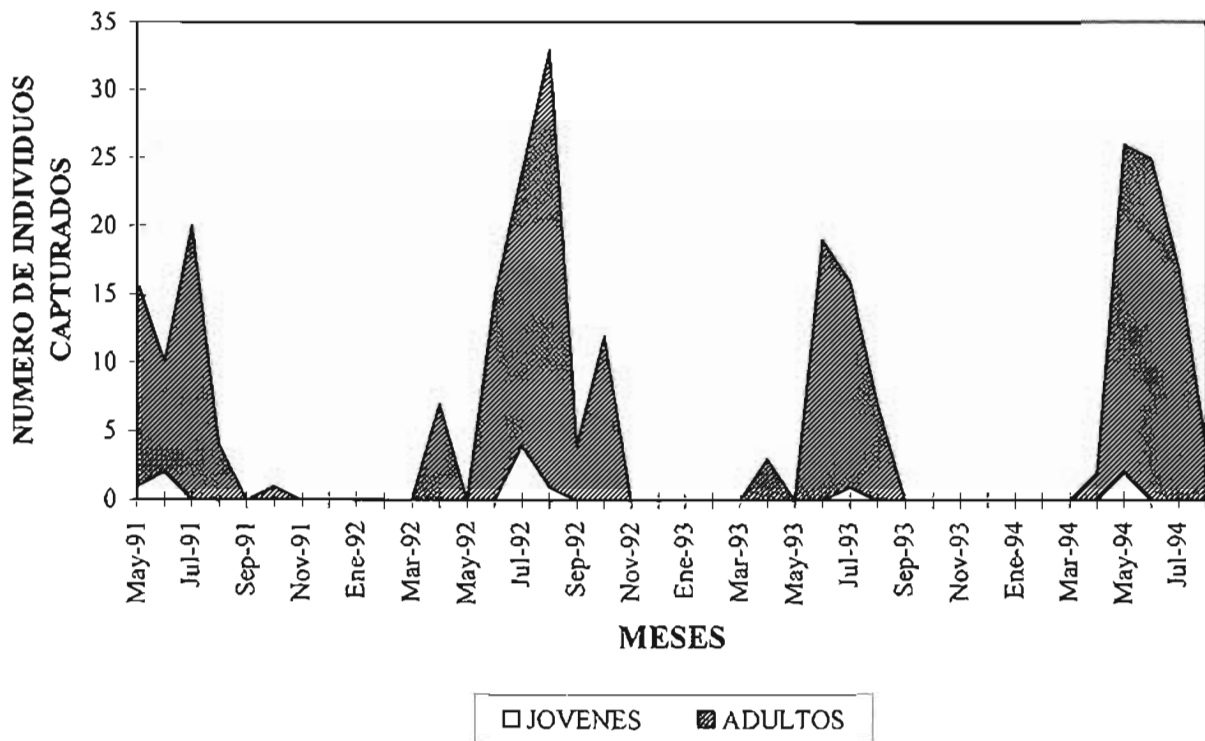


**FIGURA 4-18. Dinámica reproductiva (testículos escrotados, inguinales o abdominales) de los machos adultos de *Sturnira ludovici* capturados en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio**

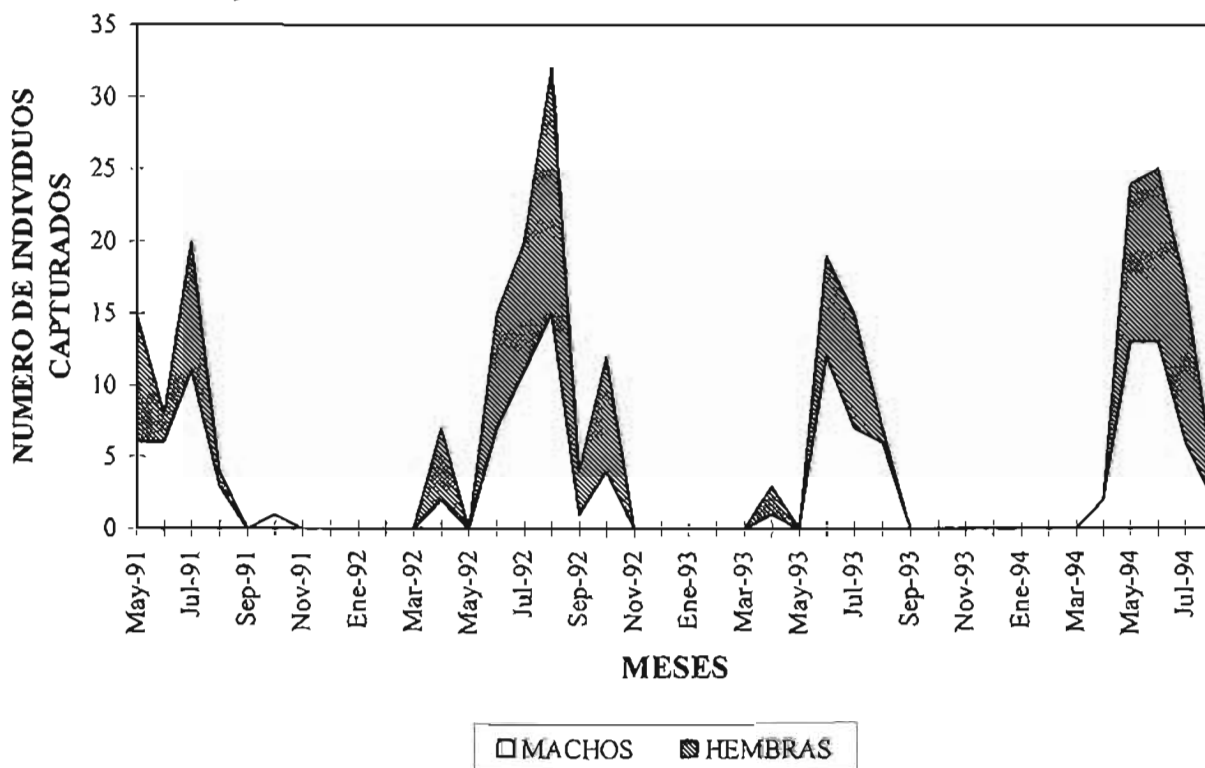


■ TESTICULOS ESCROTADOS   □ TESTICULOS INGUINALES   ▨ TESTICULOS ABDOMINALES

**FIGURA 4-19. Estructura poblacional por edades (jóvenes y adultos) de *Dermanura tolteca* capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas**

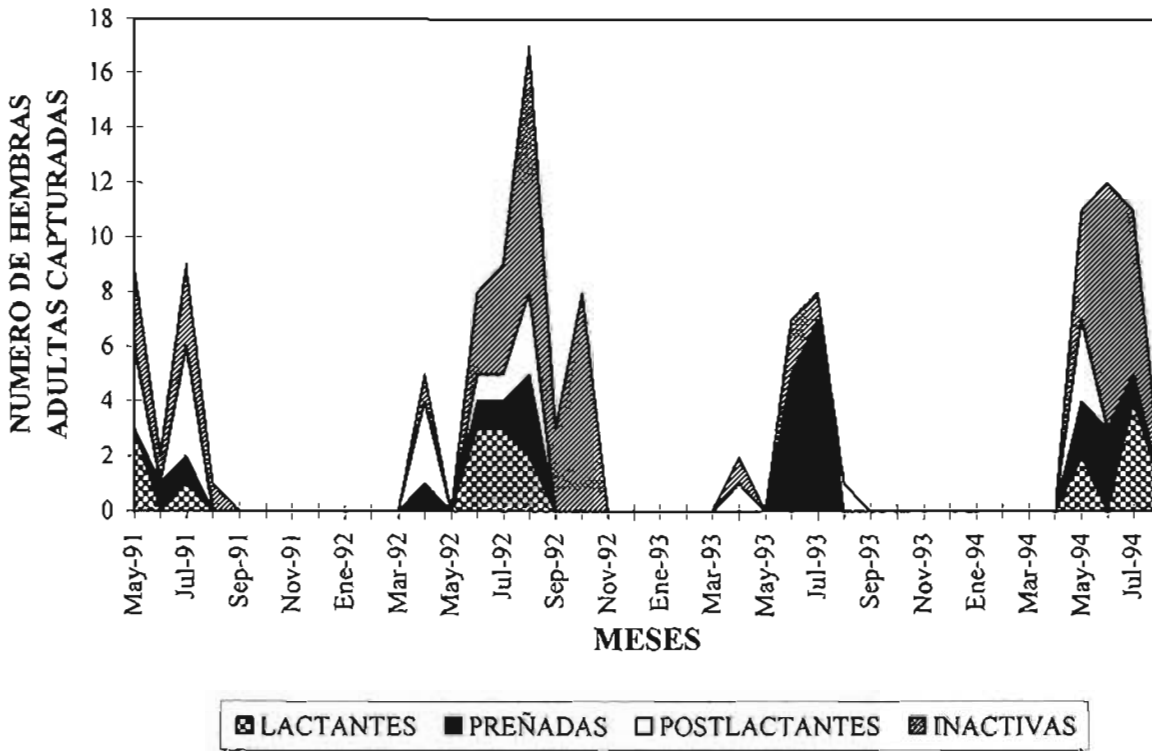


**FIGURA 4-20. Estructura poblacional por sexos (hembras y machos) de *Dermanura tolteca* capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas**

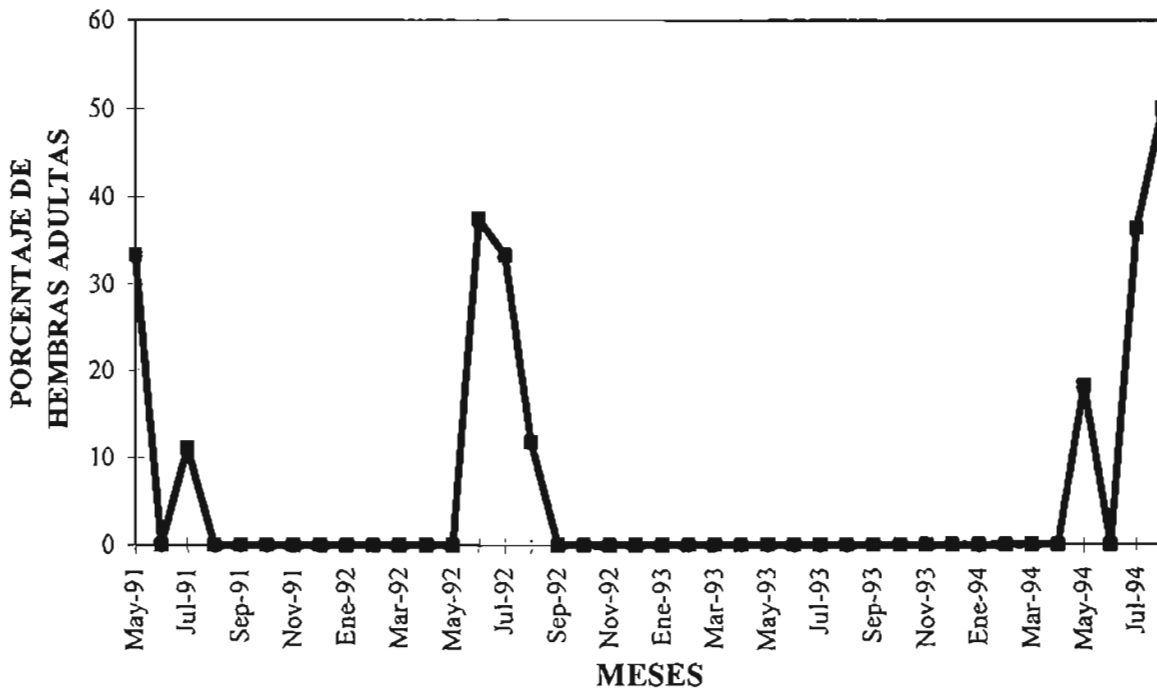




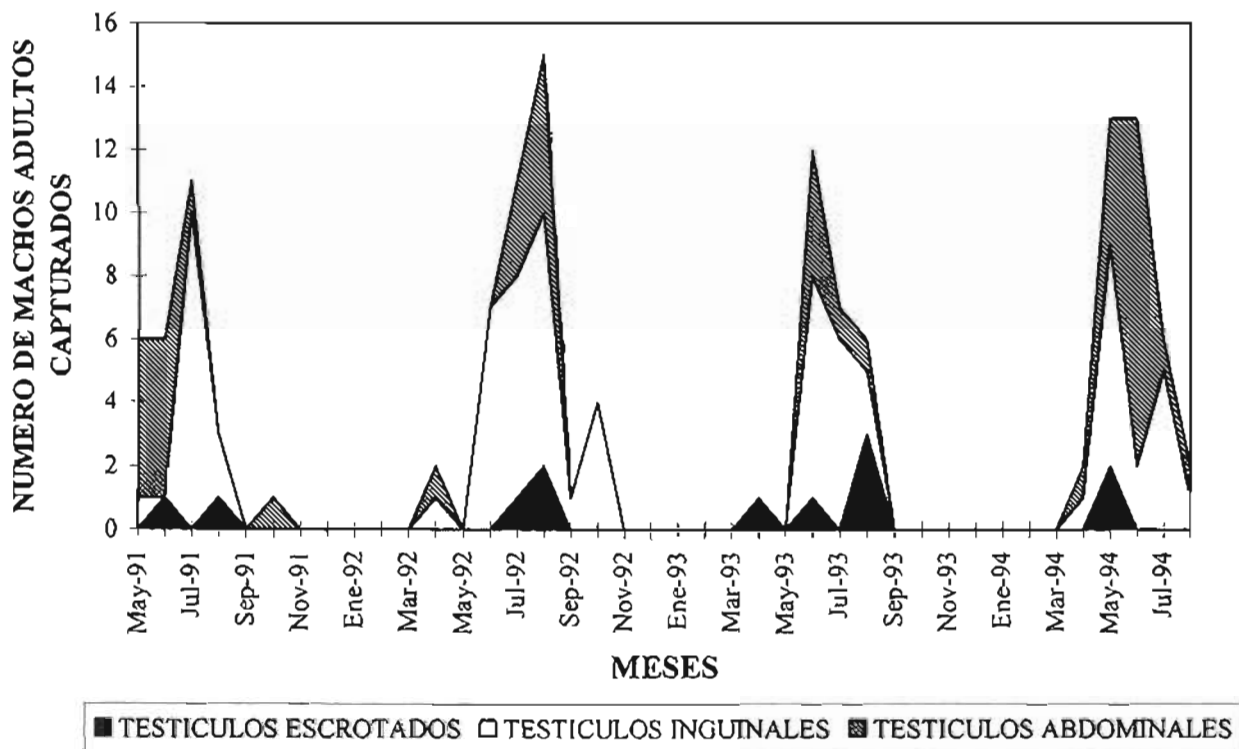
**FIGURA 4-21.** Dinámica reproductiva (preñadas, lactantes, postlactantes o inactivas) de las hembras adultas de *Dermanura tolteca* capturadas en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio



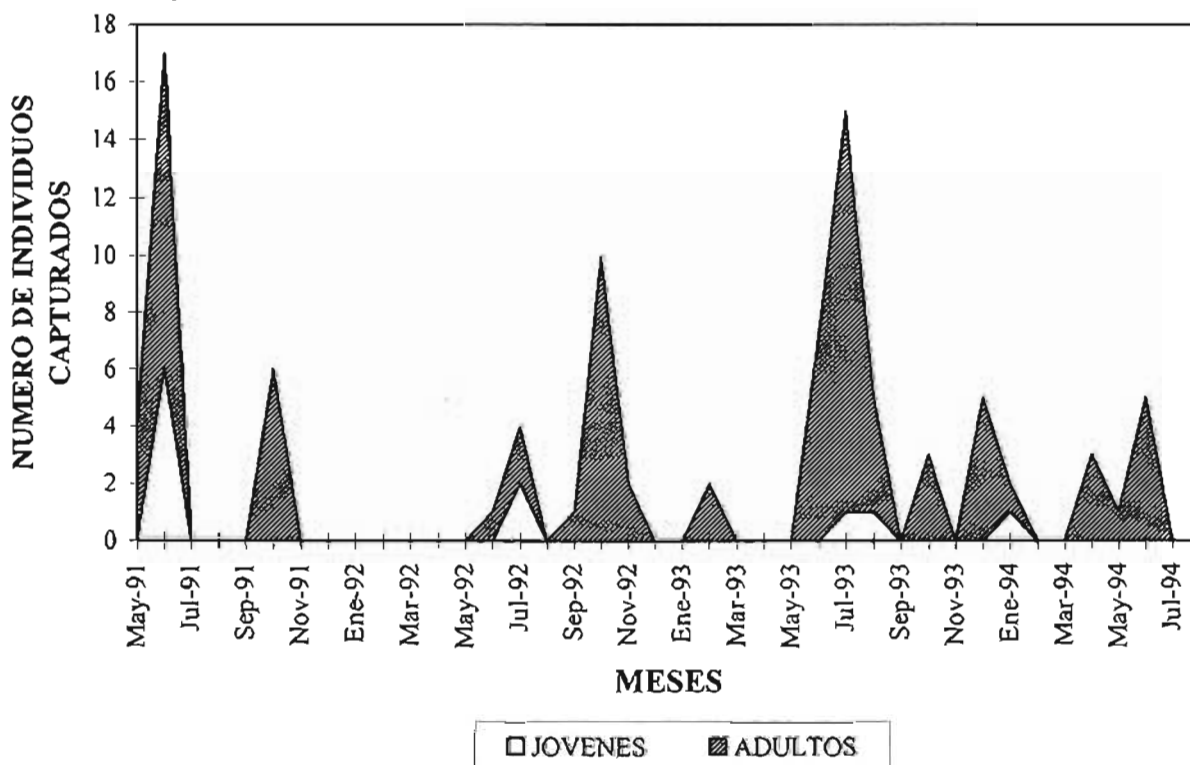
**FIGURA 4-22.** Cambios estacionales en el porcentaje de hembras lactantes en relación al total de hembras adultas de *Dermanura tolteca* capturadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas. n = número de hembras lactantes



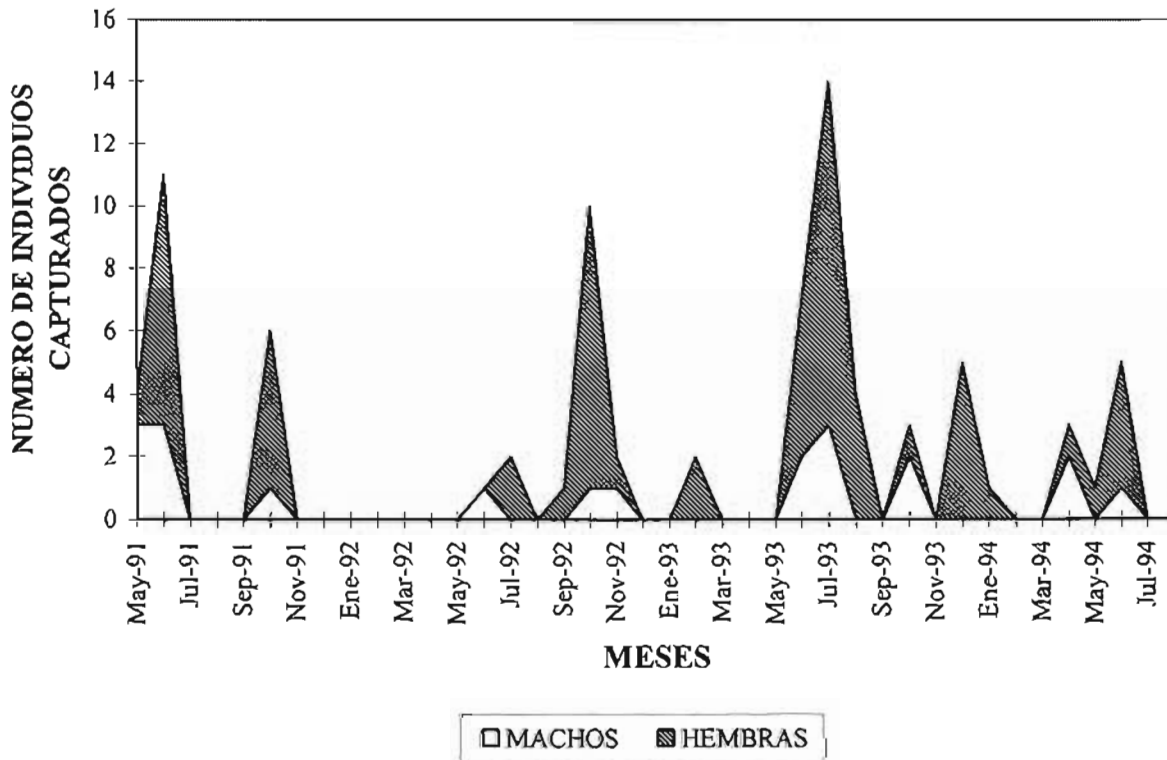
**FIGURA 4-23. Dinámica reproductiva (testículos escrotados, inguinales o abdominales) de los machos adultos de *Dermanura tolteca* capturados en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio**



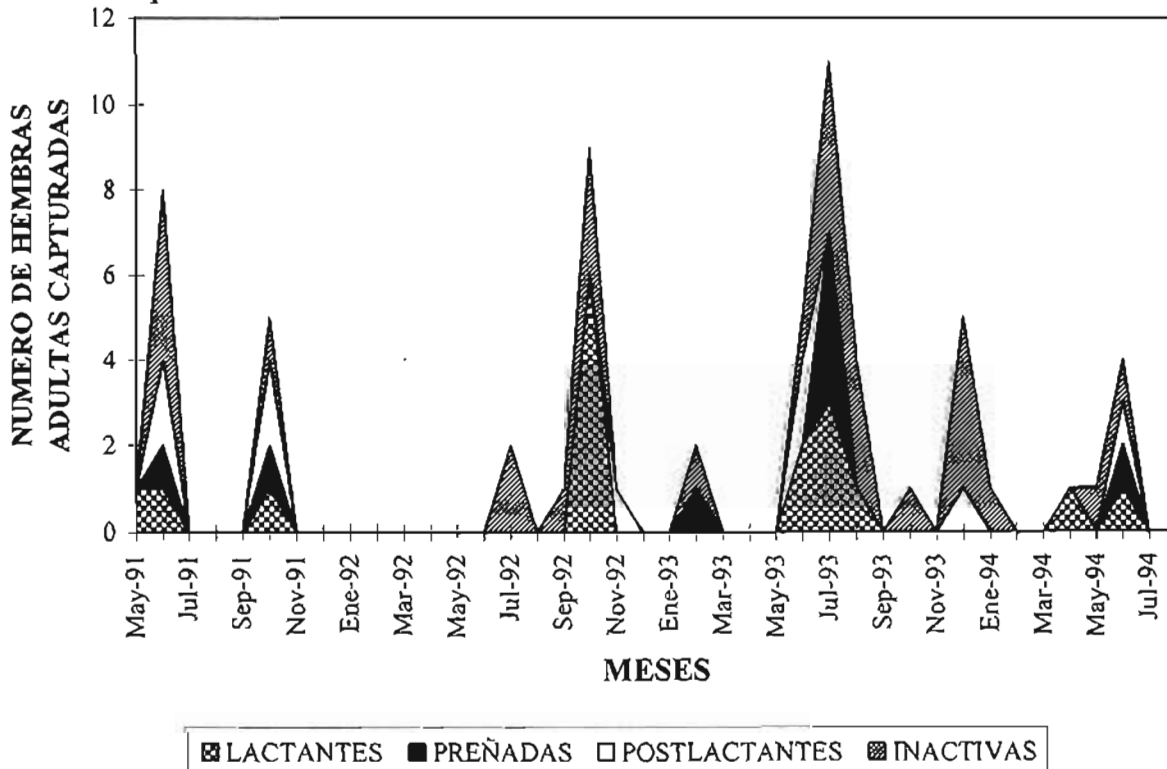
**FIGURA 4-24. Estructura poblacional por edades (jóvenes y adultos) de *Sturnira lilium* capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas**



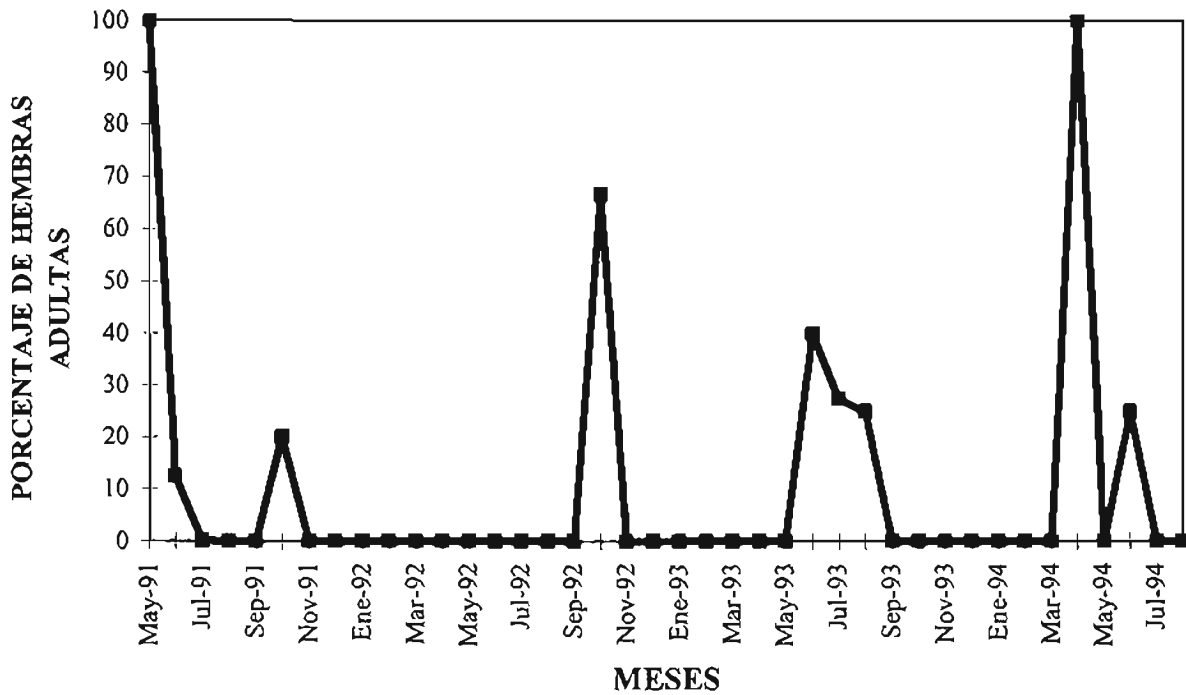
**FIGURA 4-25.** Estructura poblacional por sexos (hembras y machos) de *Sturnira lilium* capturados durante el estudio en la Estación Científica Las Joyas



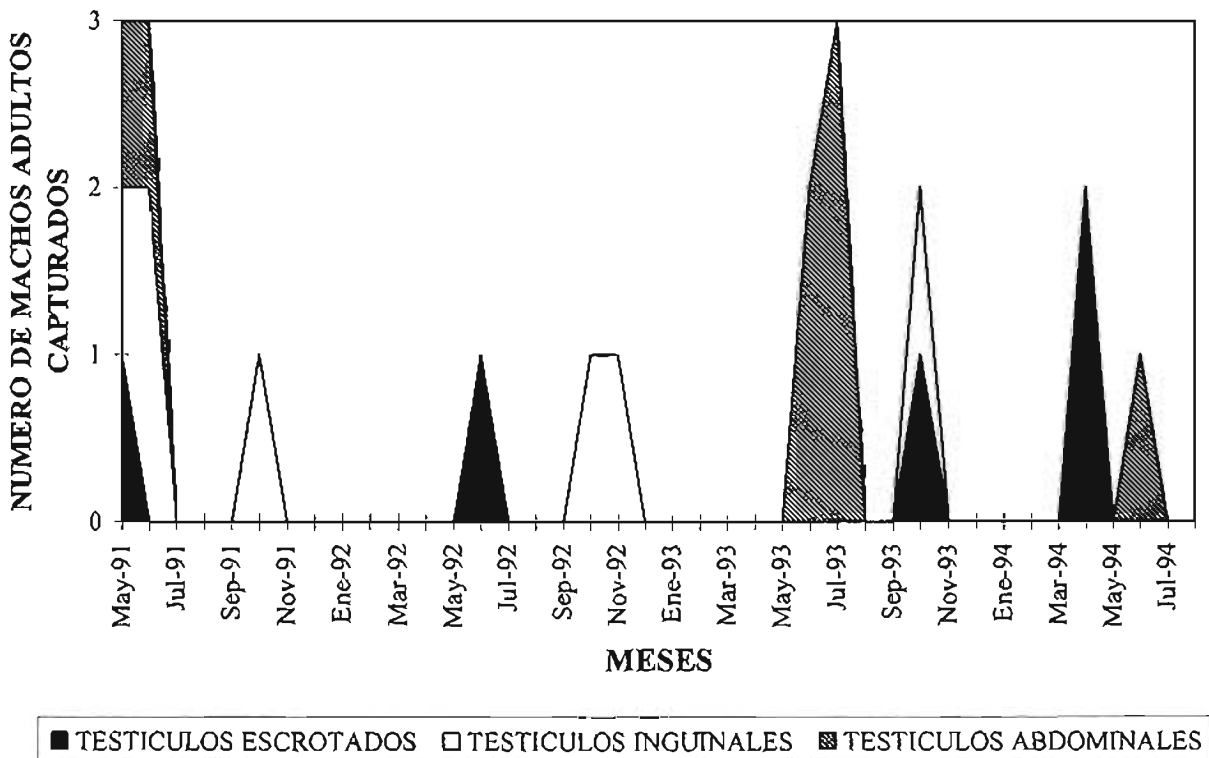
**FIGURA 4-26.** Dinámica reproductiva (preñadas, lactantes, postlactantes o inactivas) de las hembras adultas de *Sturnira lilium* capturadas en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio



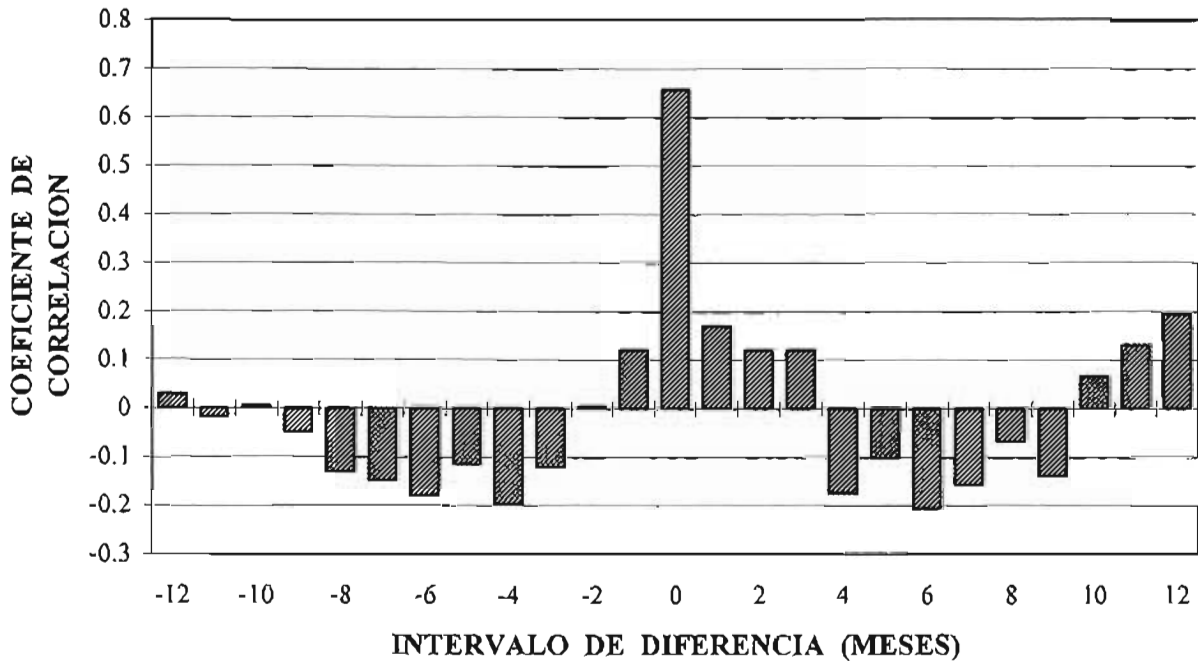
**FIGURA 4-27. Cambios estacionales en el porcentaje de hembras lactantes en relación al total de hembras adultas de *Sturnira lilium* capturadas en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas. n = número de hembras lactantes**



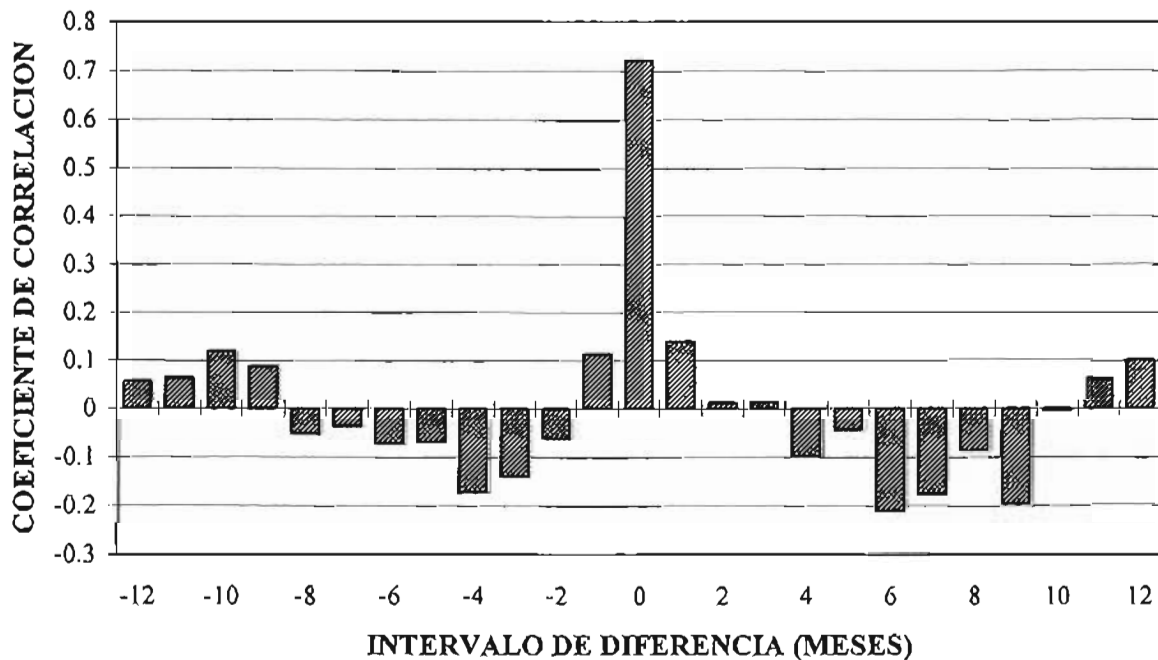
**FIGURA 4-28. Dinámica reproductiva (testículos escrotados, inguinales o abdominales) de los machos adultos de *Sturnira lilium* capturados en el bosque mesófilo de montaña en la ECLJ durante el estudio**



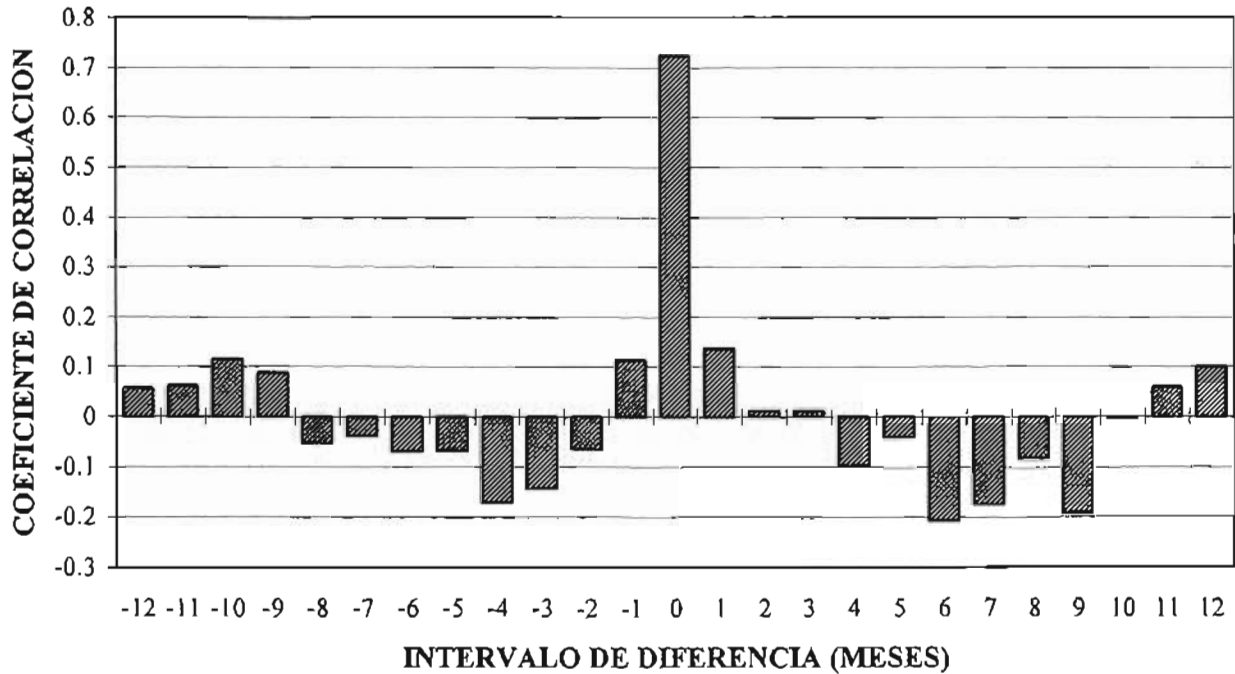
**FIGURA 4-29.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa total de frutos y el porcentaje de lactancia de *Sturnira ludovici* capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



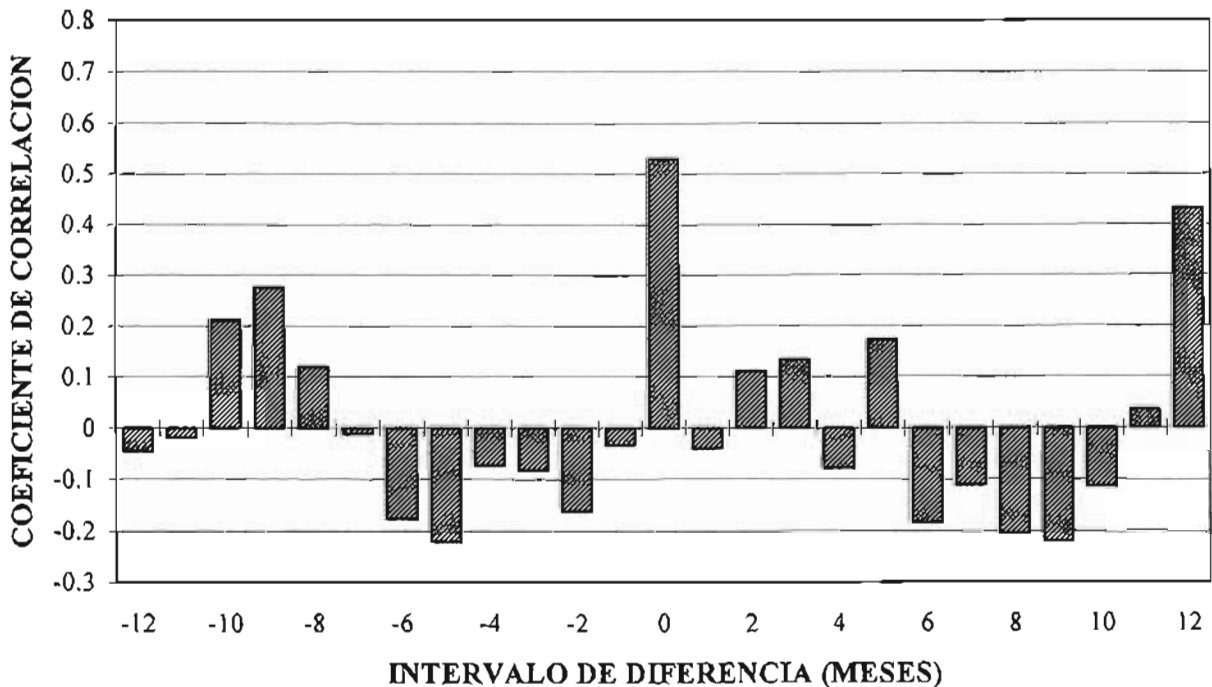
**FIGURA 4-30.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de solanaceas y el porcentaje de lactancia de *Sturnira ludovici* capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



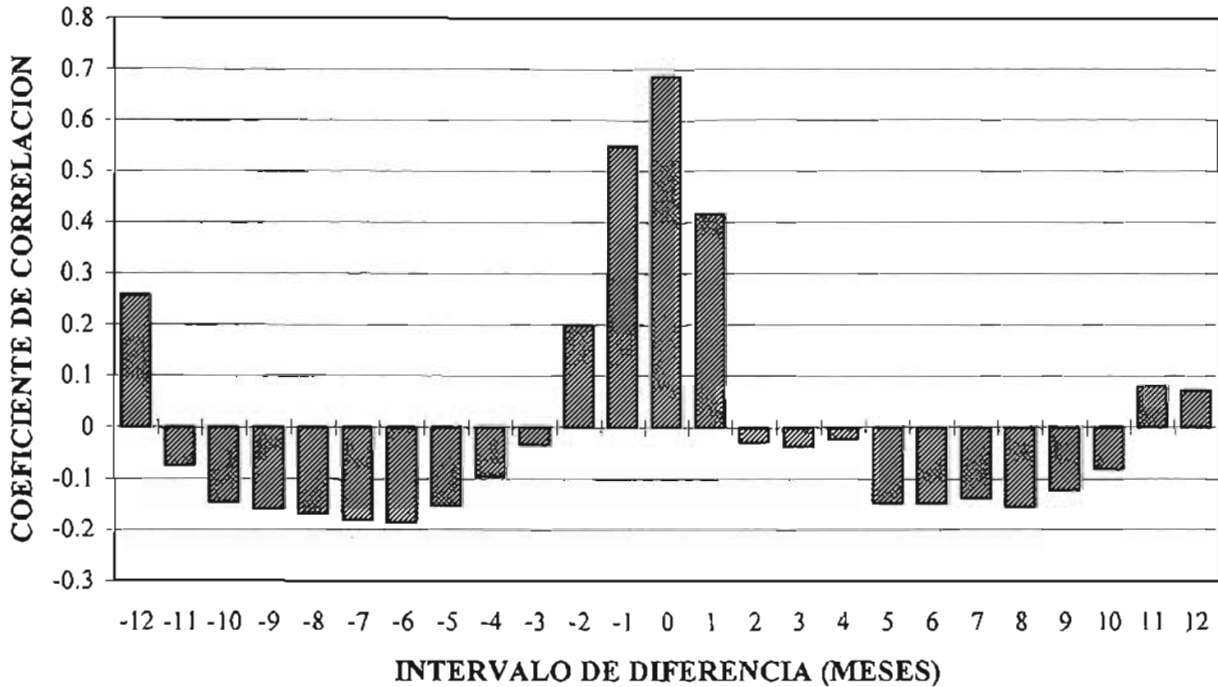
**FIGURA 4-31.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Solanum nigricans* y el porcentaje de lactancia de *Sturnira ludovici* capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



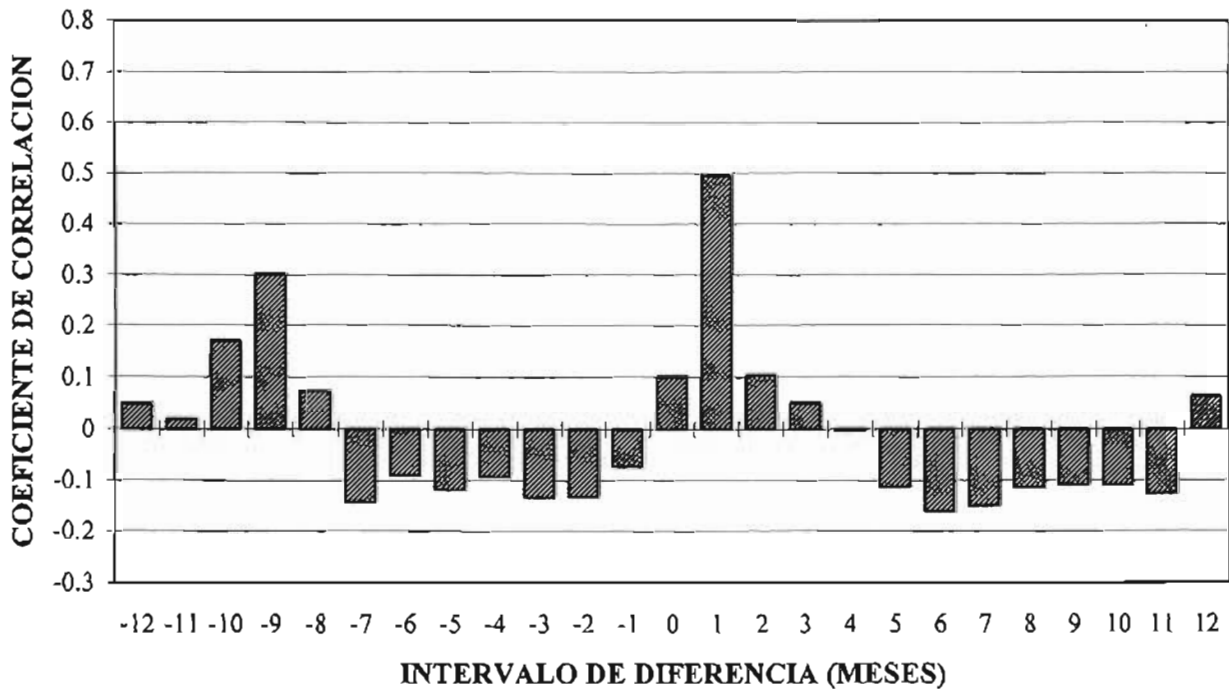
**FIGURA 4-32.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Solanum appendiculatum* y el porcentaje de preñez de *Sturnira ludovici* capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



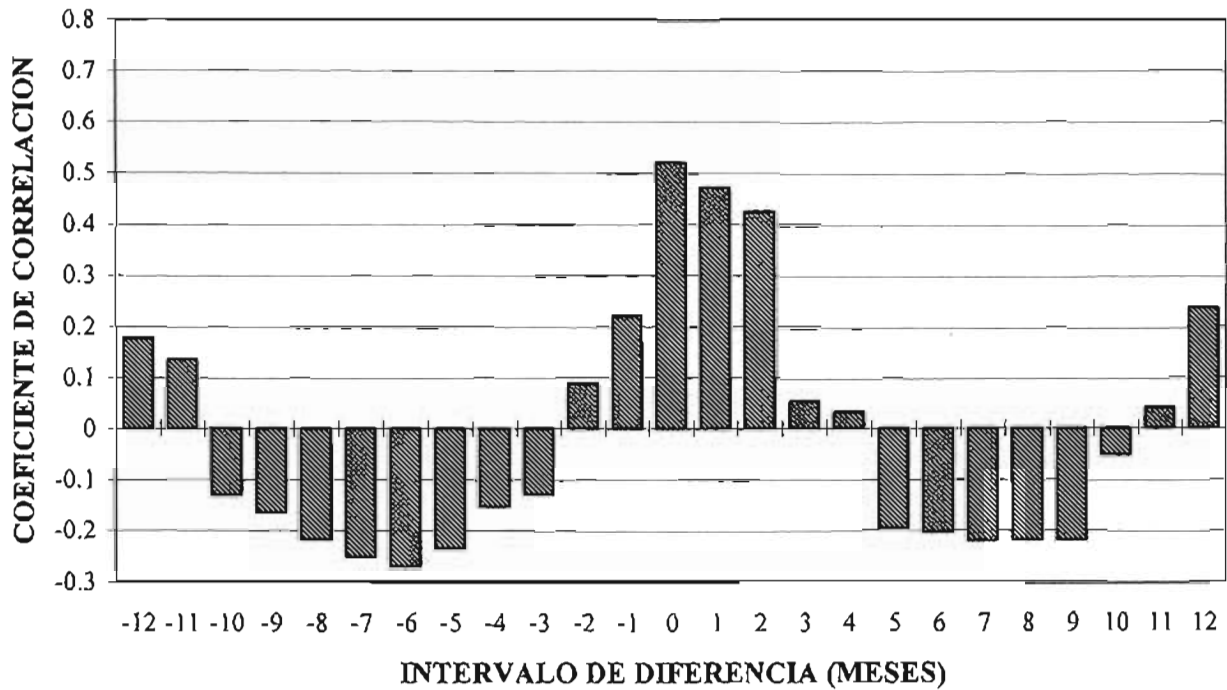
**FIGURA 4-33.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Conostegia volcanalis* y el número de jóvenes de *Sturnira ludovici* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



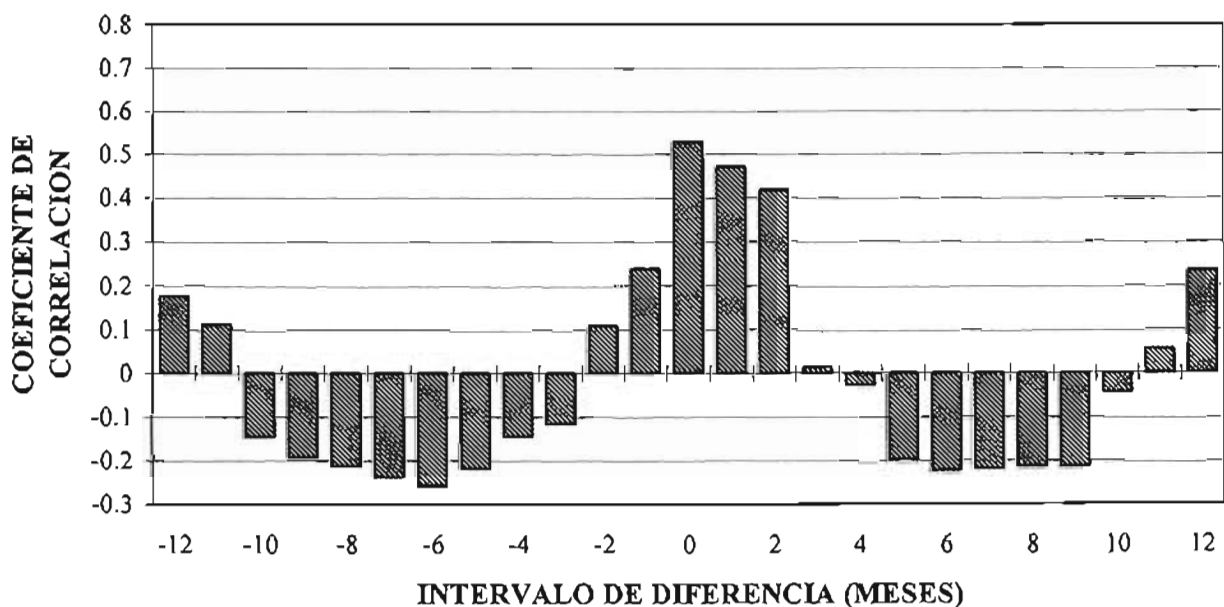
**FIGURA 4-34.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Solanum nigricans* y el número de jóvenes de *Sturnira ludovici* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



**FIGURA 4-35.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de especies arbóreas y el número de individuos de *Dermanura tolteca* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.

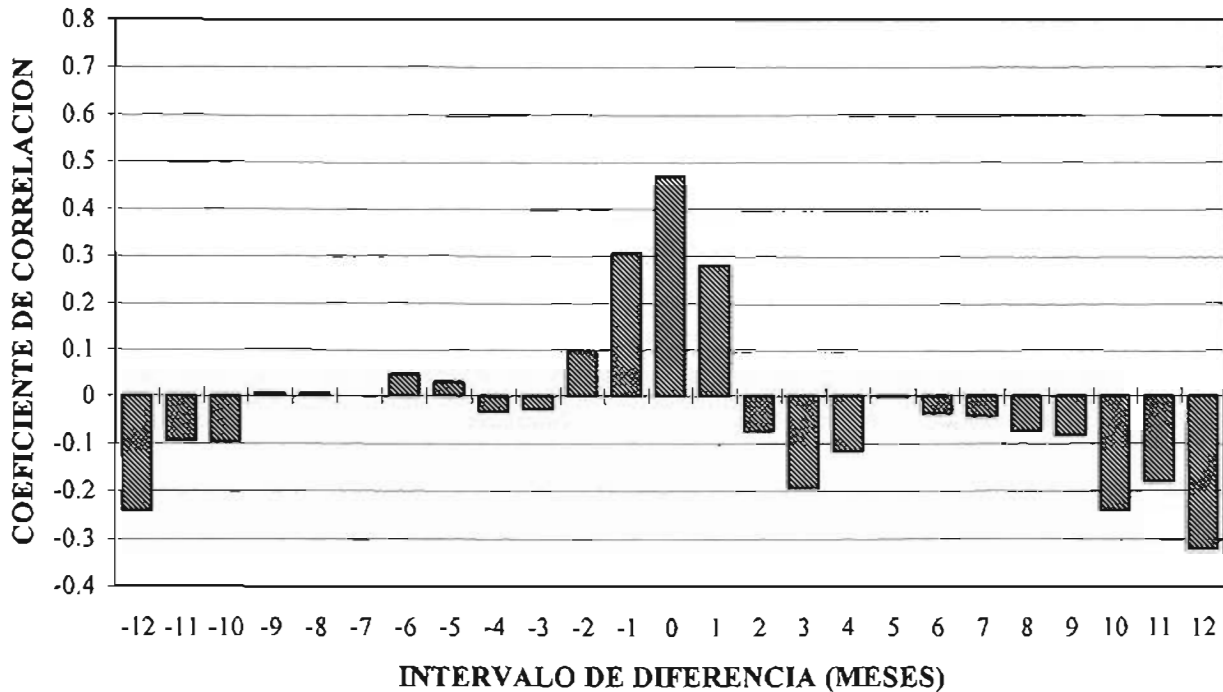


**FIGURA 4-36.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Conostegia volcanalis* y el número de individuos de *Dermanura tolteca* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.

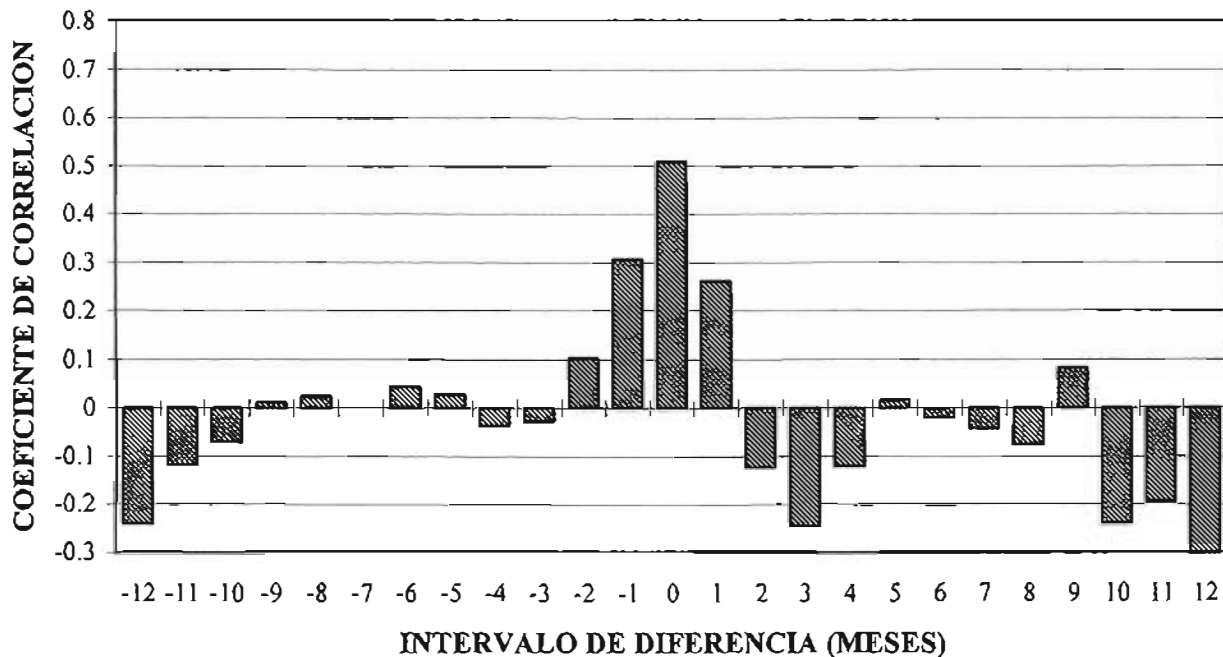




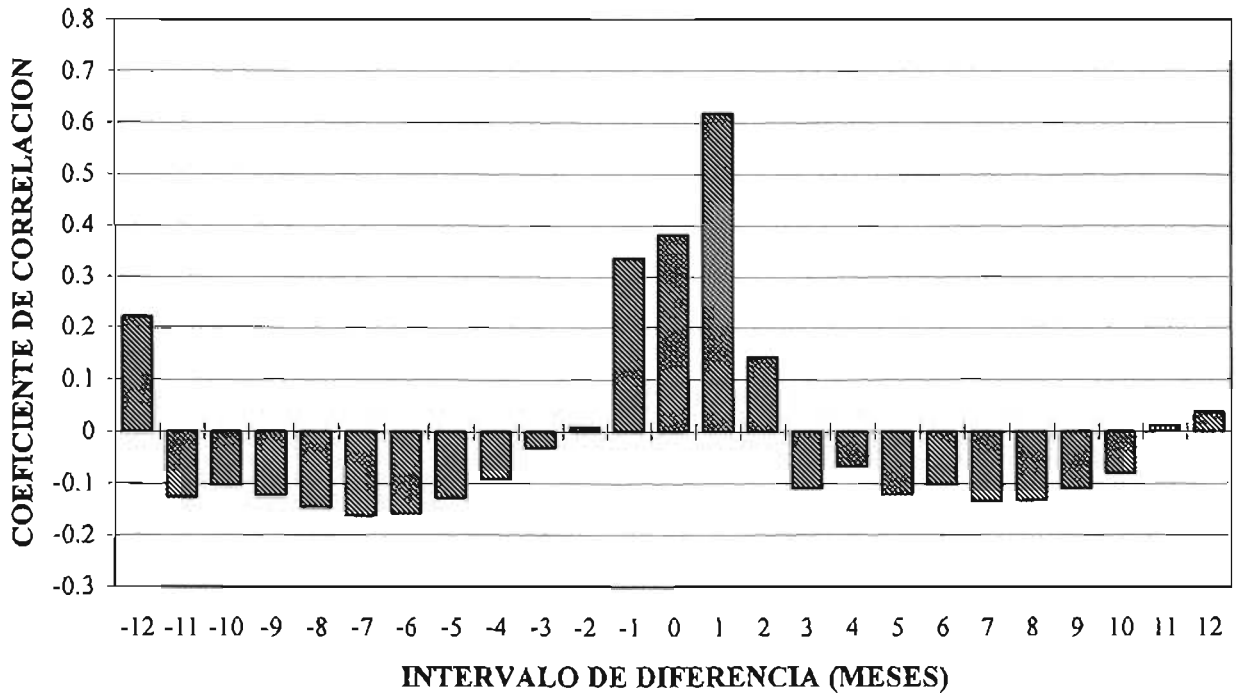
**FIGURA 4-37.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de especies arbóreas y el porcentaje de lactancia de *Dermanura tolteca* capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



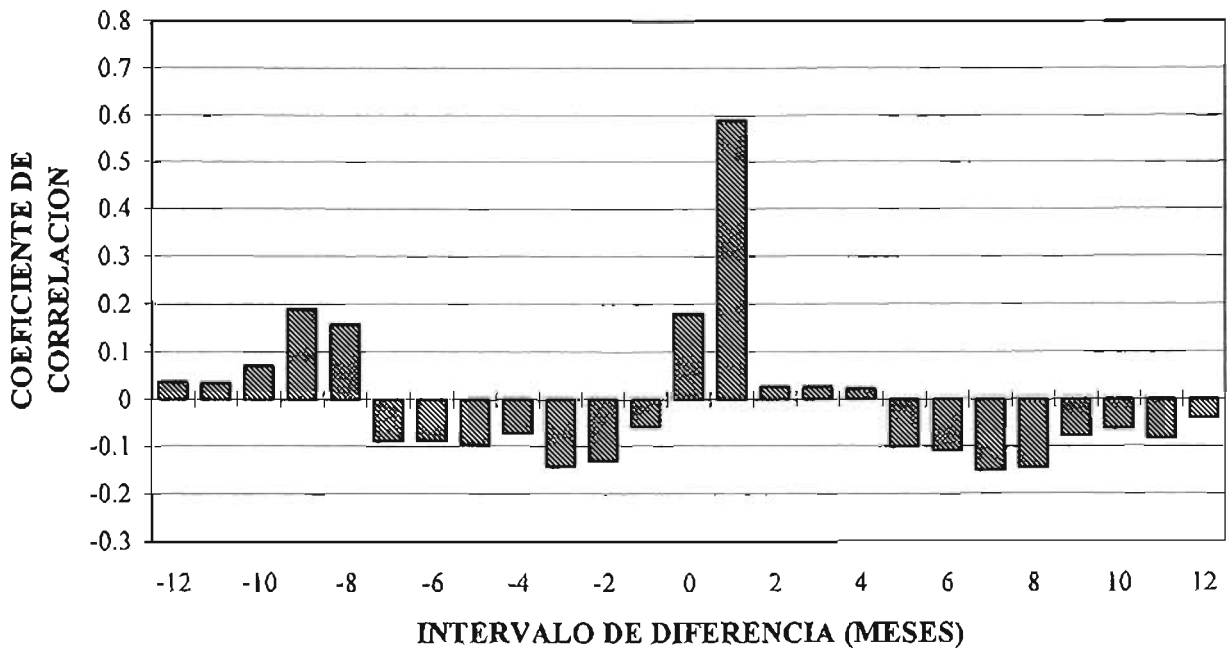
**FIGURA 4-38.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Conostegia volcanalis* y el porcentaje de lactancia de *Dermanura tolteca* capturadas en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



**FIGURA 4-39.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Conostegia volcanalis* y el número de juvenes de *Dermanura tolteca* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



**FIGURA 4-40.** Análisis de correlación cruzada de series de tiempo entre la biomasa de frutos de *Solanum nigricans* y el número de juvenes de *Dermanura tolteca* capturados en el bosque mesófilo de la ECLJ. La línea indica el intervalo cero.



## CAPITULO 5

# SELECCIÓN DE FRUTOS POR MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS EN EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

### INTRODUCCIÓN

Los murciélagos filostómidos comen los frutos y dispersan las semillas de una amplia variedad de especies de plantas neotropicales, particularmente aquellas que se encuentran en estados sucesionales tempranos (Fleming y Heithaus, 1981; Heithaus, 1982; Orozco-Segovia et al., 1985). Para evaluar los efectos de los frugívoros en las poblaciones de plantas y viceversa, es importante determinar si los animales son selectivos en los tipos de frutos que comen, o si la abundancia proporcional de las diferentes especies de frutos en la alimentación simplemente refleja la disponibilidad en el ambiente. El propósito de esta parte del estudio fue probar experimentalmente la selectividad alimentaria de dos especies de filostómidos comunes en los bosques subtropicales de montaña del occidente de México: *Sturnira ludovici* y *Dermanura tolteca*. Parte de este capítulo ya ha sido publicado en Hernández-Conrique et al. (1997).

La selectividad en la alimentación de animales cuyos hábitos alimentarios se basan en plantas puede ser medida en varias escalas ecológicas. A nivel de comunidad, los murciélagos, así como otros grupos de vertebrados frugívoros, explotan solo un grupo limitado dentro del espectro de frutos disponibles (Heithaus et al., 1975; Janson, 1983; Gautier-Hion et al., 1985). En este nivel, los murciélagos filostómidos en el área de estudio parecen alimentarse de manera selectiva, puesto que las semillas encontradas en los individuos capturados representan solo una fracción de todas las plantas potencialmente disponibles en el bosque mesófilo de montaña (ver capítulo 3). El estudio presentado en este capítulo fue diseñado para: a) determinar si los murciélagos del bosque mesófilo de montaña se alimentan selectivamente dentro del conjunto de frutos que sabemos o sospechamos que son frecuentes en su alimentación y b) conocer algunos factores que pueden estar influyendo en esta selección.

Las razones de la selectividad en la alimentación pueden ser variables en las distintas especies de frugívoros. No es muy claro en qué grado la amplitud de la dieta está determinada o

influenciada por la competencia entre los taxa consumidores o por el nivel de mutualismo con las plantas consumidas (Fleming, 1979; Gautier-Hion et al., 1985). Por otra parte, la especialización tiene implicaciones obvias en cuanto a la sensibilidad del frugívoro para responder a las variaciones en la producción de frutos. La influencia de la variabilidad del recurso en las poblaciones de murciélagos frugívoros ha sido estudiada mas intensamente en el contexto de los movimientos estacionales, los patrones de actividad y los ciclos reproductivos (Dinerstein, 1986; Fleming, 1992). Debido a que la lactancia conlleva un alto gasto energético para las hembras de los murciélagos y otros mamíferos (Bronson, 1989), se puede esperar que la presión de selección sincronice esta fase reproductiva con la disponibilidad del alimento. Este patrón ha sido bien documentado anteriormente para varias especies de filostómidos (Dinerstein, 1986).

Los datos presentados para especies de bosque mesófilo de montaña en nuestra área de estudio, acerca de la relación entre la fenología y la producción de frutos con el ciclo reproductivo de los filostómidos, han demostrado dos correlaciones interesantes y sugestivas (ver capítulo 4). El patrón de lactancia de *S. ludovici* coincide con las fluctuaciones estacionales de producción de *Solanum nigricans*, uno de los arbustos más comunes en el sotobosque del bosque mesófilo en condiciones de perturbación (hasta 1091 ind/ha), y la lactancia en *D. tolteca* coincide con la producción de frutos en *Conostegia volcanalis*, un árbol de subdosel común (39 ind/ha) en las cañadas húmedas (ver capítulo 2; Muñoz Mendoza, 1992). Aquí pruebo la hipótesis de que estos patrones de sincronía reproductiva murciélago-planta serán reflejados en el orden de preferencia en la selección de frutos en condiciones experimentales con murciélagos en cautiverio. Podemos predecir que los frutos de *S. nigricans* serán los más altos en la escala de preferencias por *S. ludovici* y *S. lilium*, y una conducta similar con respecto a la preferencia de los frutos de *C. volcanalis* por *D. tolteca*.

Debido a que la manejabilidad, digestibilidad y características nutricionales son reconocidos como factores que influyen la selección del alimento por los frugívoros (Moermond y Denslow, 1985; Bonaccorso y Gush, 1987), tenemos razones adicionales para esperar que *S. ludovici* se alimente selectivamente de frutos de *S. nigricans*. Comparados con los frutos de otras especies

incluidas en su dieta, esta tiene los frutos con mayor contenido de azúcares y proteínas por unidad de peso (ver capítulo 6; Schöndube F., 1994).

## OBJETIVO

Evaluar experimentalmente la selectividad alimentaria de *Sturnira ludovici* y *Dermanura tolteca*, dos especies de filostómidos comunes en los bosques subtropicales de montaña del occidente de México.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Los experimentos de selección con murciélagos en cautiverio se realizaron de mayo a septiembre de 1993 y de septiembre a octubre de 1994. Los experimentos se distribuyeron de manera uniforme en todo el periodo de fructificación y los frutos utilizados en cada uno dependieron de su disponibilidad en el campo. La madurez de los frutos se determinó en función de su tamaño, dureza, y cambios ligeros en la coloración y el olor. Se capturaron los individuos de murciélagos con redes de niebla dentro del bosque mesófilo de montaña, cerca de plantas con frutos o en los caminos. Se identificó la especie de murciélago, registrando el sexo, edad, condición reproductiva y peso. Se excluyeron las hembras preñadas o lactantes, ya que retenerlas en cautiverio podría afectar la viabilidad de las crías. Los experimentos se realizaron para cada animal la noche de su captura o la siguiente; en este último caso, se alimentaron la primera noche con plátano, papaya y melón. Cada murciélago se utilizó para un solo experimento, razón por la cual, para evitar repetirlos por recaptura, se marcaban en la cabeza utilizando un marcador de punta gruesa después de participar en la prueba y antes de ser liberados.

En cada uno de los experimentos de selección de especies, un murciélago se soltaba en una jaula de vuelo de 4(l) x 2(a) x 2(h) metros, construida de malla de mosquitero sobre una estructura de postes metálicos. El piso de la jaula era el suelo natural de la zona, limpio de vegetación. Los experimentos se corrieron entre las 20:00 y las 04:00 hrs. A los individuos se les presentaron 15 frutos de cada una de dos especies de plantas y se les permitió alimentarse libremente durante dos horas. Los pares de especies utilizados se presentan en el cuadro 5-A. Los 30 frutos se insertaban en alambre forrado de plástico y se colgaban en una rejilla vertical de metal en una de las paredes de la

jaula. Los frutos tenían una disposición de 5 x 6, con una distancia entre cada fruto de 25 cm. La posición de cada fruto en la rejilla se determinó al azar en cada ocasión. Se cuantificó el número de frutos removidos de la rejilla, así como de frutos con evidencias de haber sido mordidos aunque no fueron removidos. Para el análisis de la selección de frutos se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis, para cada combinación. Se consideró que la alimentación es selectiva sobre una especie, no oportunista, si la proporción de frutos consumidos de la misma es más grande que lo esperado por el azar (Fleming, 1986).

Para los experimentos de selección de las características de los frutos, se utilizó un diseño experimental similar. A los animales se les presentó un total de 20 frutos de la misma especie (*Solanum nigricans*), con dos condiciones contrastantes para cuatro características: posición, tamaño, agrupamiento y olor. En cuanto a posición, se colocaron frutos de *S. nigricans*, insertados en un alambre recubierto de unos 5 cm de longitud, con posición pendular (hacia abajo de la varilla; esta es la posición natural de esta especie) o erecta (quedando el fruto arriba de la varilla). Para el tamaño, se recolectaron frutos maduros de la misma especie y se separaron los más pequeños y los más grandes (utilizando los medianos para los otros experimentos). El peso de los frutos grandes fue siempre más de 2.20 g, mientras que el de los pequeños fue menos de 1.0 g. Para evaluar el efecto del agrupamiento se colocaron 10 muestras con un solo fruto y 10 con racimos de tres frutos (ambas condiciones ocurren de manera natural en esta *S. nigricans*). En cada experimento las otras condiciones se mantuvieron constantes tratando de emular la situación natural de los frutos: en este caso, solamente frutos maduros, en posición pendular, únicos y de tamaño medio.

Para determinar si el olor era un factor de selección, debido a que no era posible presentar a los murciélagos frutas naturales sin olor, se prepararon señuelos de poliuretano del mismo tamaño que los frutos de *S. nigricans*, pintados de verde con pintura vinílica. La mitad de los señuelos se impregnó con una maceración de frutos maduros y la otra mitad se dejó sin olor. Al momento de desarrollar los experimentos, debido al fuerte olor del macerado y la corta distancia que había entre los frutos, lo cual podría alterar la percepción de cada señuelo individual, se decidió modificar el diseño del experimento. En una jaula de 8(l) x 4(a) x 2 (h) m. se colocó en cada esquina un racimo con siete señuelos cada uno; dos racimos con olor y dos sin él. Las esquinas donde debían ir los

señuelos con y sin olor se seleccionaron al azar. Al igual que en los otros experimentos, se dejaba al individuo moverse libremente en la jaula por dos horas y después se cuantificó el número de señuelos con evidencias de haber sido revisados por los murciélagos (removidos o mordidos). Para el análisis de la selección de características se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis para cada combinación.

## RESULTADOS

Se realizaron capturas de murciélagos y experimentos durante 75 noches. Se realizaron más de 200 horas de experimentos dentro de la jaula de vuelo, incluyendo algunas pruebas para afinar la metodología. Se capturaron un total de 145 murciélagos de las especies de interés durante el período de muestreo, de los cuales se mantuvieron en cautiverio 115 individuos. El resto de los individuos fueron liberados inmediatamente después de su captura, ya que eran hembras preñadas o lactantes. En total se completaron 95 experimentos con los murciélagos capturados; los 20 restantes no se adaptaron al cautiverio (mostraron signos de estrés al tratar de encontrar una salida sin parar, reaccionar alterados ante el ruido o la luz y no alimentarse) y fueron liberados.

*Sturnira ludovici* fue el murciélago más abundante en el período de trabajo y debido a ello la mayoría de los experimentos se realizaron con esta especie. Para completar la información de esta especie, se hicieron algunos experimentos con su congénico, *Sturnira lilium*. Con *Sturnira ludovici* se realizaron 75 experimentos, con 11 machos y 64 hembras. Con *Sturnira lilium* se realizaron dos experimentos, con un macho y una hembra. En el caso de *Dermanura tolteca* se realizaron 18 experimentos, con 13 machos y 5 hembras (cuadro 5-A).

### Selección de especies:

Se realizaron un total de 68 pruebas de selección de frutos, para un total de seis especies de plantas consumidas por los murciélagos. Se probaron siete combinaciones de pares (cuadros 5-B y 5-C) para la selección por *S. ludovici* (N = 48), cinco para *D. tolteca* (N = 18), y una para *S. lilium* (N = 2). De acuerdo con el criterio de selectividad propuesto (Fleming, 1986), los murciélagos demostraron selectividad alimentaria en cinco de las combinaciones que tuvieron un

número suficiente de réplicas para realizar el análisis estadístico. En las muestras más pequeñas las tendencias también fueron claras, aunque no fue posible analizarlas estadísticamente.

*Sturnira ludovici* seleccionó a *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* y *C. volcanalis* sobre las otras especies, pero se alimentó al azar dentro del grupo de frutas preferidas (cuadro 5-B). Este resultado apunta en contra de la predicción de que se alimentaría selectivamente de *S. nigricans*. Por otra parte, *Dermanura tolteca* seleccionó a *Conostegia volcanalis* sobre las demás especies de frutos (cuadro 5-C). Estos datos concuerdan con las observaciones realizadas en el bosque tropical de montaña de Costa Rica, donde *Dermanura tolteca* (= *Artibeus toltecus*) mostró una alimentación más selectiva que *S. ludovici* en cada mes de muestreo (Dinerstein, 1986). En este sitio, *D. tolteca* visitó principalmente árboles de bosque maduro, mientras que *S. ludovici* estuvo más estrechamente asociado a arbustos indicadores de perturbación, como *Solanum* sp. y *Piper* sp., que se caracterizan por el gran número de especies simpátricas que presentan. Fleming (1986) también considera a *Solanum* sp. un taxón núcleo para *Sturnira* sp. en el bosque tropical caducifolio de Costa Rica. La pequeña muestra para *Sturnira lilium* sugiere que hubo selección por *C. volcanalis* sobre *S. aphyodendron* (13/2).

Selección de las características de los frutos:

En los experimentos para evaluar la selección de las características de los frutos solo se trabajó con *Sturnira ludovici*. Se realizaron 21 pruebas, seis para olor y cinco para posición, tamaño y agregación respectivamente (cuadro 5-D). Solamente la selección por olor fue altamente significativa (Kruskall-Wallis,  $F = 8.049$ , g. l. = 1,  $P = 0.004$ ), mientras que la selección por agregación, tamaño y posición de los frutos no presentó diferencias significativas ( $F = 2.538$ , g. l. = 1,  $P = 0.125$ ;  $F = 0.544$ , g. l. = 1,  $P = 0.461$  y  $F = 0.125$ , g. l. = 1,  $P = 0.723$ , respectivamente). Este resultado parece indicar que el elemento más importante en la localización de los frutos es el olor que despiden y, por lo tanto, el olfato sería el sentido de mayor importancia para realizar esta actividad. La ecolocación tendría poca relación directamente en la búsqueda del alimento. Sin embargo, es posible que la agregación de los frutos también tenga alguna influencia sobre la selección de los frutos consumidos, lo cual puede tener relación con la reducción de esfuerzo para encontrar los frutos por una mayor concentración de olor al haber varios frutos juntos.



## DISCUSIÓN

Con base en la representación de los frutos en las excretas de murciélagos capturados (ver capítulo 2) y la selectividad de los murciélagos en cautiverio en los experimentos descritos, parece que los frutos de *C. volcanalis* corresponden al alimento "núcleo" (*sensu* Fleming, 1986) del aparentemente más especializado *D. tolteca*, en tanto que la alimentación más generalista de *S. ludovici* incluye una alta proporción de frutos de *Solanum* sp. El hecho de que los frutos de *Solanum nigricans* sean de mayor calidad nutricional que los de *C. volcanalis*, en lo que respecta a contenidos de azúcar y proteína (ver capítulo 6; Schöndube F., 1994), nos da una indicación para explicar las diferencias en la amplitud de la alimentación de las dos especies de murciélagos. Fleming (1986) sugiere que los murciélagos que se alimentan de frutos de alta calidad nutricional (mayor contenido de azúcares y proteínas), pero que ofrecen relativamente pocos frutos maduros simultáneamente (que resulta en una escasez temporal relativa, como en *Solanum* spp.), generalmente tienen hábitos alimentarios más amplios o con preferencias estacionales más marcadas que aquellos que comen frutos abundantes de menor calidad (como podría ser *Conostegia volcanalis*). Esto es debido al hecho de que la especialización en la alimentación solo es posible con plantas de gran fecundidad, que produzcan una gran cantidad de alimento a través de un largo periodo de fructificación. Una disponibilidad alta de frutos (aunque puedan ser más pobres nutricionalmente) reduciría la posibilidad de que ocurra competencia interespecífica, permitiendo entonces el consumo de un alimento prácticamente único. Sin embargo, es necesario estar conscientes de que la energía no es el único elemento relevante en la toma de decisiones de los animales con respecto a su alimentación (Bozinovic y Martínez del Río, 1996).

Si los frutos de *S. nigricans* son de más alta calidad que los otros (ver capítulo 6), ¿porqué no son seleccionados consistentemente sobre el resto de los frutos? En realidad, experimentos de alimentación realizados en el bosque tropical caducifolio de Costa Rica con *Carollia perspicillata* (un filostómido frugívoro de tamaño similar a *S. ludovici*) mostraron que esta especie se alimenta selectivamente de frutos ricos en proteína y de poca fibra (Fleming, 1988). Sin embargo, factores ecológicos tales como la disponibilidad espacial y temporal de los diferentes frutos y la especialización alimentaria de los murciélagos pueden sobrepasar las consideraciones estrictamente nutricionales en su influencia sobre la selección alimentaria (Fleming, 1981, 1988). Por ejemplo,

Bonaccorso y Gush (1987) encontraron que los murciélagos filostómidos con hábitos alimentarios especializados, aun en cautiverio frecuentemente prefieren alimentos con bajo contenido de nutrimentos (ingeridos en libertad) sobre frutos de mayor calidad que raramente comen en estado silvestre. Esto podría ser una explicación adecuada de la preferencia de *D. tolteca* por los frutos de *C. volcanalis* sobre los de *S. nigricans*, de mayor calidad.

Los murciélagos en estos experimentos de selección aparentemente difieren en su grado de especialización alimentaria, ya que *D. tolteca* se alimenta selectivamente sobre una sola especie, mientras que *S. ludovici* se alimenta de un grupo de especies preferidas. Debido a sus consecuencias energéticas y nutricionales, este hecho podría resultar en diferencias a niveles individual y poblacional, tanto en la actividad reproductiva como en la conducta de alimentación. Se requieren datos de campo de murciélagos en condiciones de libertad, para determinar cómo las diferentes estrategias de alimentación afectan los patrones de movimiento diario y estacional entre los refugios diurnos y nocturnos y las áreas de alimentación. Asimismo, se requiere más investigación para determinar cómo estas diferencias en los movimientos de alimentación de los murciélagos afectan la eficiencia y la efectividad de los servicios de dispersión que proveen (Fleming y Sosa, 1994). El hecho de que los frutos de *C. volcanalis*, *S. nigricans* y *S. aphyodendron* en el campo sean removidos casi exclusivamente de noche (ver capítulo 2; Schöndube F., 1994) sugiere que estos murciélagos podrían ser importantes dispersores de semillas de estas especies y, por lo tanto, ejercer una influencia poderosa sobre el éxito reproductivo de las plantas que son su alimento.

Con respecto a las características físicas de los frutos de *Solanum nigricans* seleccionados por *Sturnira ludovici* en los experimentos, resulta evidente que la presencia de olor es la característica determinante para su consumo por los murciélagos. La cantidad de frutos en un racimo pudiera ser también de importancia en la selección, mientras que el tamaño de los frutos y la posición en que fueron ofrecidos no tuvieron ninguna relevancia aparente, lo cual apunta a una menor importancia del reconocimiento visual, comparado con el olfativo. Podemos considerar que las características presentadas a los murciélagos corresponden a dos niveles distintos de selección en condiciones naturales. En primer lugar, la selección de la planta donde buscar los frutos esta directamente relacionada con la presencia de frutos maduros, que son los que presentan un olor

fuerte en esta y en muchas otras especies consumidas por murciélagos frugívoros. El olor está asociado con cambios en los frutos que benefician al murciélago, como el reblandecimiento de la pulpa, la acumulación de azúcares y ácidos orgánicos de bajo peso molecular y la degradación de compuestos secundarios (Larcher, 1975). Para la planta, el hecho de que los dispersores encuentren fácilmente los frutos maduros implica la reducción en el consumo de semillas inmaduras (equivalente a la depredación de las mismas) y la dispersión únicamente de aquellas que pueden ser exitosas en su germinación y establecimiento (Fleming, 1988). También la agregación de los frutos, que en los experimentos resultó relativamente importante, puede tener un efecto adicional respecto a la concentración de olor como indicador de frutos maduros en las plantas. La localización de frutos maduros agregados podría reducir el tiempo de búsqueda de los mismos y, por tanto, el gasto energético implícito en ello.

El segundo nivel de selección de frutos por los murciélagos sería aquel donde, una vez en la planta, el animal debe decidir cual fruto va a tomar o, si va a tomar varios, cual escogerá primero y cual después. Para las otras dos características probadas en los experimentos, el tamaño y la posición de los frutos, los murciélagos no tuvieron preferencia. Con respecto al tamaño, debe recordarse que la planta controla el proceso de maduración de los frutos, haciendo disponibles para los murciélagos solo unos pocos a la vez, obligando al dispersor a moverse para buscar otras plantas en la misma noche y favoreciendo de esta manera la dispersión de sus propias semillas (Fleming, 1988). Por lo tanto, una vez que el murciélago llegó a la planta donde el olor le indicó la presencia de frutos maduros, es muy posible que consuma los que encuentre, para compensar el gasto energético que implicó llegar hasta allí, independientemente de si la recompensa es relativamente pequeña. En este sentido, sería necesario realizar trabajos de mayor nivel de detalle para evaluar si la cantidad de energía y nutrientes disponibles en frutos pequeños de esta especie son suficientes para compensar el esfuerzo de buscarlos. Dados los valores encontrados en este trabajo, comparativamente con otros frutos (ver capítulo 6), considero que todos los frutos de *Solanum nigricans* seleccionados por *Sturnira ludovici* si son redituables de “cosechar”, por lo que el tamaño de los mismos no sería importante siempre y cuando estén maduros. En cuanto a la posición, se ha observado que los murciélagos presentan diferentes conductas para aproximarse y consumir los frutos, dependiendo de la especie y la posición de los

mismos en la planta (Fleming, 1988). Pueden tomar los frutos durante el vuelo, como hace *Carollia* sp. con los frutos erectos de *Piper* sp. y *Artibeus* sp. con los frutos de *Ficus* sp., o pueden posarse en la planta para seleccionar y tomar el fruto. En este último caso, después de arrancar el fruto, pueden consumirlo allí mismo o llevarlo a un refugio nocturno cercano, siendo esto último lo más común según se reporta en la literatura. En cualquiera de estos dos casos, el murciélago requiere de habilidad para trepar y desplazarse por las ramas. En ningún murciélago frugívoro se presenta cola y la mayoría tiene un uropatagio reducido (Findley, 1993). Se ha propuesto que la ausencia de uropatagio en el género *Sturnira* pudiera tener relación con su hábito de posarse en las ramas y moverse en ellas para tomar los frutos (Emmons, 1997). En los experimentos, sin embargo, no hubo diferencia entre posiciones erectas y pendulares, lo cual podría indicar que los murciélagos de esta especie pueden aproximarse a los frutos y tomarlos de acuerdo a como se encuentren en las diferentes especies de plantas consumidas por ellos. Esta flexibilidad conductual sería importante en condiciones donde la disponibilidad de frutos con diferentes posiciones cambie en el transcurso del tiempo, como se ha observado en el bosque mesófilo (ver capítulo 4), ya que amplía el espectro de recursos utilizables.

Cuadro 5-A. Número de experimentos realizados en cada tipo de prueba y combinaciones de especies o características físicas, con individuos de *Sturnira ludovici*, *Sturnira lilium* y *Dermanura tolteca*. Las características de los frutos se explican en el texto.

Tipo de prueba y combinaciones de especies o caracteres de frutos	Número de experimentos por especie		
	<i>Sturnira ludovici</i>	<i>Sturnira lilium</i>	<i>Dermanura tolteca</i>
<b>Entre especies</b>			
<i>Solanum nigricans</i> / <i>Solanum aphyodendron</i>	6	-	1
<i>Solanum nigricans</i> / <i>Solanum appendiculatum</i>	5	-	-
<i>Solanum nigricans</i> / <i>Conostegia volcanalis</i>	10	-	5
<i>Solanum nigricans</i> / <i>Dendropanax arboreus</i>	7	-	3
<i>Solanum aphyodendron</i> / <i>Solanum appendiculatum</i>	5	-	-
<i>Solanum aphyodendron</i> / <i>Conostegia volcanalis</i>	10	2	5
<i>Conostegia volcanalis</i> / <i>Dendropanax arboreus</i>	5	-	-
<i>Conostegia volcanalis</i> / <i>Licyantes mociniana</i>	-	-	4
<b>Características de los frutos de <i>Solanum nigricans</i></b>			
Señuelos con olor / Señuelos sin olor	6	-	-
Frutos únicos / Frutos agregados	5	-	-
Frutos grandes / Frutos pequeños	5	-	-
Frutos erectos / Frutos pendulares	5	-	-
<b>Total</b>	<b>75</b>	<b>2</b>	<b>18</b>

Cuadro 5-B. Selección de frutos ofrecidos a individuos de *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio. Las abreviaturas que se utilizan para los frutos son: *S. n.* = *Solanum nigricans*, *S. a.* = *Solanum aphyodendron*, *S. ap.* = *Solanum appendiculatum*, *C. v.* = *Conostegia volcanalis*, *D. a.* = *Dendropanax arboreus*. N= número de experimentos realizados, n= número de frutos visitados, F= resultado de la prueba de Kruskal-Wallis, GL= grados de libertad, P= probabilidad asociada, \*= pruebas con diferencias significativas,  $P < 0.05$ .

Especies	Visitas	N	n	F	GL	P	Preferencia
<i>S. n.</i> / <i>S. a.</i>	37/26	6	63	0.65	1	0.418	<i>S. n.</i> = <i>S. a.</i>
<i>S. n.</i> / <i>S. ap.</i>	19/0	5	19	7.76	1	0.005	<i>S. n.</i> > <i>S. ap.</i> *
<i>S. n.</i> / <i>C. v.</i>	34/41	10	75	0.54	1	0.463	<i>S. n.</i> = <i>C. v.</i>
<i>S. n.</i> / <i>D. a.</i>	60/1	7	61	10.64	1	0.001	<i>S. n.</i> > <i>D. a.</i> *
<i>S. a.</i> / <i>C. v.</i>	44/44	10	88	0.15	1	0.701	<i>S. a.</i> = <i>C. v.</i>
<i>S. a.</i> / <i>S. ap.</i>	22/0	5	22	7.76	1	0.005	<i>S. a.</i> > <i>S. ap.</i> *
<i>C. v.</i> / <i>D. a.</i>	40/1	5	41	7.26	1	0.007	<i>C. v.</i> > <i>D. a.</i> *

Cuadro 5-C. Selección de frutos ofrecidos a individuos de *Dermanura tolteca* en condiciones de cautiverio. Las abreviaturas de los frutos son las mismas que las presentadas en el cuadro 5-B, con la adición de *L. m.* = *Licyantes mociniana*. N= número de experimentos realizados, n= número de frutos visitados, F= resultado de la prueba de Kruskal-Wallis, GL= grados de libertad, P= probabilidad asociada, \*= pruebas con diferencias significativas,  $P < 0.05$ .

Especies	Visitas	N	n	F	GL	P	Preferencia
<i>S. n.</i> / <i>S. a.</i>	0/14	1	14	1.00	1	0.317	<i>S. n.</i> = <i>S. a.</i>
<i>S. n.</i> / <i>C. v.</i>	10/27	5	37	2.22	1	0.136	<i>C. v.</i> > <i>S. n.</i>
<i>S. n.</i> / <i>D. a.</i>	3/0	3	3	2.40	1	0.121	<i>S. n.</i> > <i>D. a.</i>
<i>C. v.</i> / <i>S. a.</i>	46/3	5	49	7.08	1	0.008	<i>C. v.</i> > <i>S. a.</i> *
<i>C. v.</i> / <i>L. m.</i>	19/1	4	20	5.67	1	0.017	<i>C. v.</i> > <i>L. m.</i> *

Cuadro 5-D. Selección de atributos físicos de los frutos de *Solanum nigricans* ofrecidos a *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio. Las características se explican en el texto. N= número de experimentos realizados, n= número de frutos visitados, P= probabilidad encontrada en las pruebas de Kruskal-Wallis, F= resultado de la prueba de Kruskal-Wallis, GL= grados de libertad, \*= pruebas con diferencias significativas,  $P < 0.05$ .

Características	Visitas	N	n	F	GL	P	Preferencia
Con olor/Sin olor (sin rejilla)	50/ 6	6	56	8.049	1	0.004	Con olor > Sin olor *
Unico / agregado	1/18	5	19	2.358	1	0.125	Unico = Agregado
Pequeños / Grandes	12/19	5	31	0.544	1	0.461	Pequeños = Grandes
Erectos / Péndulos	15/17	5	32	0.125	1	0.723	Erectos = Péndulos

## CAPÍTULO 6

# VALORES NUTRICIONALES DE LOS PRINCIPALES FRUTOS CONSUMIDOS POR MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS EN EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DE LA RESERVA DE LA BIÓSFERA SIERRA DE MANANTLÁN

### INTRODUCCIÓN

La interacción entre plantas con frutos y sus dispersores ha conducido a la selección de características físicas y químicas de los frutos que, en conjunto, conforman lo que se han llamado síndromes (*sensu* Van der Pijl, 1972). La atracción de un grupo determinado de especies frugívoras que brindan un servicio de dispersión constituye una presión de selección que define las propiedades de los frutos y al mismo tiempo, estas características generan una presión hacia ciertas conductas o mecanismos fisiológicos entre los animales que comen estos frutos. Este proceso ha sido denominado “coevolución difusa” (Heithaus, 1982). El síndrome de quiropterocoria se ha definido como frutos carnosos con semillas pequeñas, exocarpo suave y testa relativamente dura (aunque ésta no es una característica general), los cuales presentan colores inconspicuos y olores fuertes, permaneciendo unidos a las ramas cuando maduran y encontrándose expuestos fuera del follaje. Por su parte, los murciélagos frugívoros tienen ojos relativamente grandes, agudo sentido del olfato, molares planos y músculos maseteros bien desarrollados para macerar la pulpa de los frutos; así mismo, la configuración de sus alas les permite gran facilidad de maniobra y capacidad de revolotear (Howe, 1986; Fleming, 1988).

La selección de frutos por los murciélagos puede ser afectada por diversos factores que podemos agrupar de manera general en dos categorías: factores extrínsecos como podrían ser la estacionalidad, la abundancia y la diversidad de los frutos en el ambiente; su distribución espacial y temporal; sus características físicas (color, olor, dureza de la cáscara) y químicas (contenido de nutrimentos como proteínas, grasas, carbohidratos y vitaminas, así como de compuestos secundarios como taninos o glicósidos), y el riesgo de depredación que implica llegar a un fruto específico para removerlo y consumirlo. Entre los factores intrínsecos podemos identificar la especie, el sexo, la edad, la condición reproductiva y el estatus social del murciélago, así como su capacidad de asimilación de los nutrimentos presentes en los frutos y el gasto metabólico que implica la búsqueda (Fleming, 1986, 1988, 1992).



Las características nutricionales de los frutos, conjuntamente con su disponibilidad en el tiempo y el espacio, así como los procesos digestivos de los murciélagos, tienen un efecto sobre qué especies son consumidas, la amplitud de los hábitos alimentarios de cada murciélago y sus patrones conductuales de alimentación y consumo de los frutos (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fleming, 1988; Martínez del Río, 1994; Martínez del Río y Restrepo, 1992). La falta de frutos durante cierta época del año puede verse reflejada en cambios en la alimentación de los murciélagos, como se ha demostrado en Costa Rica donde, en la época de estiaje, los frugívoros se alimentan del néctar y polen abundantes en ese periodo (Heithaus *et al.*, 1975; Fleming y Heithaus, 1986).

Para lograr la dispersión de sus semillas, una planta zoócora debe desarrollar un conjunto de características que cumplan con dos aspectos que afectan la conducta del animal. Primero, debe ofrecer al dispersor algún tipo de recompensa, de manera que atraiga a los animales que son sus dispersores para tomar sus semillas y llevarlas a sitios adecuados y alejados de la planta progenitora. En segundo lugar, sin embargo, si la recompensa ofrecida es abundante, el animal tenderá a permanecer en el área con mayor cantidad de recursos (para reducir tanto el gasto de energía en búsqueda como el riesgo de depredación), reduciendo así su eficiencia como dispersor ya que la mayor parte de las semillas podrían ser depositadas cerca de la progenitora. Por esta razón, pocas plantas presentan frutos con una gran cantidad de nutrimentos, o con un complemento balanceado de ellos, provocando que el animal se mueva lejos una vez que ha consumido el fruto e ingerido las semillas (Howe, 1993; Martínez del Río, 1994). Por lo general, los animales no realizan su alimentación a partir del consumo de una sola especie de planta, debido a los bajos contenidos energéticos y nutricionales de los frutos que ofrecen estas (Fleming, 1988; Herrera, 1986, Howe, 1986, 1993; Martínez del Río, 1994). En su composición, los frutos contienen principalmente monosacáridos y disacáridos, relativamente abundantes y fácilmente asimilables por los animales. Por esta razón, algunos autores establecen que para la interpretación de las respuestas fisiológicas, conductuales y ecológicas de los animales frugívoros es necesario considerar con mayor atención otros elementos, como las cantidad de proteínas (Bozinovic y Martínez del Río, 1996).

Los procesos digestivos de los murciélagos frugívoros son poco conocidos en detalle, y han recibido poca atención en su relación con los patrones conductuales y con los procesos ecológicos vinculados con la interacción, como pueden ser la dispersión de semillas o la estructuración de las comunidades de murciélagos (Martínez del Río y Restrepo, 1992). Sin embargo, conocer estos procesos adquiere relevancia si consideramos que la estructura y el funcionamiento del tracto digestivo puede estar condicionando el tipo y la cantidad de especies que puede consumir el murciélago, lo que determina la diversidad de la dieta y la amplitud del nicho que ocupan los quirópteros (Martínez del Río y Restrepo, 1992; Martínez del Río, 1994). Al mismo tiempo, estos procesos establecen los límites fisiológicos para la digestión, absorción y asimilación de nutrimentos y energía por los animales, lo cual tiene un efecto directo sobre su sobrevivencia, desarrollo y reproducción (Karasov *et al.*, 1986; Martínez del Río y Karasov, 1990).

Los murciélagos, al igual que casi todas las aves y otros vertebrados frugívoros, no presentan microorganismos fermentadores asociados con el tracto digestivo. Por ello, las funciones digestivas dependen exclusivamente de sus sistemas enzimáticos, pudiendo llevar a una alta especificidad respecto a los carbohidratos, proteínas, grasas y otros nutrimentos que pueden asimilar. Así, debe existir una estrecha relación entre la alimentación de los murciélagos frugívoros, sus tasas metabólicas y el contenido nutricional de los frutos consumidos, con la actividad enzimática específica, las tasas de absorción y asimilación y los tiempos de retención intestinal (Martínez del Río *et al.*, 1992; Hernández, 1989; Hernández y Martínez del Río, 1992).

El análisis de la actividad de disacaridasas en el tracto digestivo de murciélagos filostómidos (Hernández y Martínez del Río, 1992) ha mostrado, para *Artibeus jamaicensis* y *Glossophaga soricina*, una capacidad alta de desdoblamiento de disacáridos (sacarosa y maltosa), con valores intermedios entre los que presentan los colibríes (actividad muy alta de sacarasa) y los passerinos (baja actividad de todas las disacaridasas). En otros estudios, *Artibeus jamaicensis* y *Leptonycteris nivalis* han mostrado que sus niveles de actividad enzimática les permiten obtener en una hora de consumo de su alimentación normal, toda la energía que requieren para un día completo (Morrison, 1978, 1980; Howell, 1974). Por lo tanto, la actividad enzimática no es el

factor limitante en la adquisición de nutrimentos, sino la calidad y cantidad de estos en los frutos (Fleming, 1986; Hernández y Martínez del Río, 1992).

La energía (obtenida principalmente de carbohidratos solubles de bajo peso molecular, monosacáridos y disacáridos) y las proteínas constituyen los dos elementos más importantes en la dieta de cualquier animal. En una alimentación basada principalmente en frutos, la proporción entre estos elementos (tasa energía/proteína = E/P) influye de manera determinante en la cantidad de alimento consumido y la manera de procesarlo. Debido a la gran cantidad de azúcares, generalmente existe un déficit de proteínas en los frutos que obliga a los animales, para alcanzar los niveles proteicos adecuados, a un consumo excesivo de carbohidratos que deben ser metabolizados. Se ha calculado que un valor E/P mayor a 199.7 Kj/gr de proteína corresponde a una dieta desbalanceada donde las proteínas constituyen un factor limitante. Cuando esto sucede, la adquisición de proteínas suficientes determina la cantidad de carbohidratos (y energía) ingeridos (Thomas, 1984).

Existe una relación estrecha entre los nutrimentos que los murciélagos obtienen de los frutos y el tiempo y esfuerzo requerido para conseguir y procesar los frutos, asimilando sus componentes (Heithaus, 1982; Martínez del Río y Restrepo, 1992). Esta relación ha sido denominada como efectividad digestiva (Herbst, 1988). Para que esta relación sea benéfica para el murciélago, el resultado neto en términos de adquisición de energía y nutrimentos debe ser positivo, con una ganancia que se refleje en el mantenimiento y el éxito reproductivo de los individuos. Al mismo tiempo, la cantidad de frutos consumidos, y por tanto la cantidad de semillas transportadas y dispersadas, es afectada por las conducta de manejo y alimentación que los murciélagos presentan, las cuales determinan su eficiencia como dispersores (Morrison, 1978, 1980; Herbst, 1988; Martínez del Río, 1994).

La redituabilidad, considerada aquí como el valor neto de un fruto en términos nutricionales y energéticos, es determinada por dos tipos de factores. Los factores preingesta que determinan la relación antes de que el fruto sea consumido como son las características de los frutos (e. g. tamaño, madurez, palatabilidad, detectabilidad, dureza de la cáscara) y el tiempo y la energía dedicados por

el animal a la búsqueda y manejo de los frutos. Los factores postingesta son aquellos que actúan después de que el animal ha comido el fruto como son la calidad nutricional, la digestibilidad (determinada principalmente por la cantidad de fibras y semillas no digeribles y la presencia de compuestos secundarios, ya sean tóxicos o no), la estructura del tracto digestivo, la especificidad enzimática y la capacidad de asimilación del murciélago. Los factores preingesta son una respuesta a mecanismos ecológicos y conductuales, mientras que los factores postingesta actúan a través de mecanismos anatómicos y fisiológicos (Martínez del Río y Restrepo, 1992).

## OBJETIVOS

- Establecer el valor nutricional y energético de los principales frutos consumidos por los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña y su relación con la efectividad digestiva.
- Describir la conducta de manejo de los frutos y las semillas por los murciélagos frugívoros.
- Evaluar de manera preliminar el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo de los murciélagos.

## MÉTODOS

Se realizaron, en la Estación Científica Las Joyas, experimentos de redituabilidad y observaciones de la conducta de alimentación de los murciélagos en condiciones de cautiverio, así como experimentos de germinación de semillas. Se cuantificó el contenido de azúcares y proteínas de los frutos y las excretas resultantes de los experimentos con el apoyo del Laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara que dirige el Dr. Eulogio Pimienta Barrios.

### Condiciones de cautiverio

Los murciélagos utilizados en los experimentos fueron capturados utilizando redes de niebla colocadas en el bosque mesófilo de montaña, en los caminos a través de este y en fuentes de agua. La frecuencia de las capturas estuvo en función del desarrollo de los experimentos; en cada periodo de captura se utilizaron de cuatro a seis redes y el número de días dependía de la cantidad de

murciélagos capturados. La realización de los experimentos dependía tanto del número de murciélagos capturados como de la disponibilidad de frutos maduros de las especies a probar que se pudieran recolectar en el bosque. De los animales capturados se registró la especie, el sexo, la edad y la condición reproductiva, así como la longitud del antebrazo y el peso. Los animales jóvenes y las hembras con evidencias de actividad reproductiva fueron liberados después de haber tomado sus datos. Debido a su abundancia, se trabajó con individuos de *Sturnira ludovici* (ver capítulo 4). *Dermanura tolteca* resultó una especie poco adaptable a las condiciones de cautiverio y por ello se excluyó de los experimentos.

Los individuos capturados se mantuvieron en cautiverio dentro de un invernadero rústico en la Estación Científica Las Joyas. Las condiciones microambientales dentro del invernadero se trataron de mantener de manera constante, pero las fluctuaciones de temperatura fueron muy amplias, variando entre los 6°C en la noche y los 25°C o más durante el día. Se utilizaron dos tipos de jaulas. Para la aclimatación de los murciélagos a las condiciones de cautiverio se utilizaron jaulas cúbicas de 60 x 60 x 60 cm por lado con estructura de PVC y malla de mosquitero de plástico. Estas dimensiones son suficientes para que un murciélago del tamaño de *S. ludovici* pueda revolotear en su interior. En estas jaulas se mantenían grupos de tres a cinco individuos, alimentados con una dieta mixta de frutas que incluía principalmente melón, papaya, sandía, plátano y guayaba. En caso de consumirse la fruta, se les proveía de más, de manera que el alimento en este periodo era abundante. Se ofreció agua *ad libitum* en un recipiente colocado junto a uno de los lados de la jaula, de manera que los animales podían beber posándose en la malla sobre el recipiente. Como criterios para determinar si el animal se adaptó al cautiverio, se tomaron la pérdida de peso y la conducta; si el animal perdía peso por no alimentarse, mostraba signos de estrés (tratar de encontrar una salida sin descanso, reaccionar alterados ante el ruido o la luz y no alimentarse) o entraba en un estado de torpor, era liberado durante la noche siguiente. Aquellos murciélagos que estuvieron en buenas condiciones después de dos días de cautiverio se pasaron a jaulas individuales.

Estas jaulas individuales consisten en un frasco de plástico de boca ancha con tapa de rosca, al cual se le practicaron una serie de perforaciones. Los frascos miden 30 cm de largo por 20 cm de

diámetro y, por lo tanto, los movimientos del individuo son mucho más restringidos. A estos frascos, dispuestos horizontalmente, se les colocó por dentro una malla de alambre de gallinero con las orillas protegidas con cinta adhesiva, donde el murciélago se puede colgar. En estas jaulas se mantuvieron animales individuales con agua y alimento *ad libitum* (i. e. la misma dieta mixta) durante otros dos días. Se aplicaron los mismos criterios de adaptación y los murciélagos que no mostraron adaptación al cautiverio fueron liberados.

### Experimentos de redituabilidad

Para conocer el valor nutricional de los principales frutos consumidos por los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña, se realizaron experimentos de redituabilidad de los frutos con base en dietas estrictas en condiciones de cautiverio. Estos experimentos consistieron en mantener individuos de la especie *Sturnira ludovici* en jaulas y determinar si presentaban variaciones en su peso al alimentarlos con frutos de tres especies diferentes: *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* (Solanaceae) y *Conostegia volcanalis* (Melastomataceae). Estas tres especies fueron reconocidas como las de mayor importancia en la alimentación de *S. ludovici* como se estableció en los capítulos anteriores. Durante experimentos similares con heterómidos tropicales, Martínez Gallardo y Sánchez-Cordero (1993) y Briones y Sánchez-Cordero (1999) pudieron establecer patrones de cambio de peso en los organismos bajo estudio, debidos a la alimentación estricta con una especie de fruto o semilla.

La dieta durante los experimentos consistió en 20 frutos de la especie a probar y agua *ad libitum*. La duración de los experimentos se estableció en seis días y los frutos se colocaron por la noche. Cada día, al atardecer, se registró el peso del murciélago, el peso de los frutos que se dejaban en la jaula, y el peso del agua para beber en la misma. Al día siguiente se volvía a tomar el peso del murciélago, así como el peso y la cantidad de los frutos no consumidos (para obtener, por diferencia, la cantidad consumida), la cantidad de agua remanente y el peso de las excretas y las eyectas depositadas en el fondo de la jaula. Antes de pesar al murciélago, se le dejaba en otra jaula por un mínimo de diez minutos, esperando que evacuara todo el contenido del tracto digestivo, de manera que el peso de éste no afectara la toma de datos del murciélago. Para cada especie de fruto se realizó un total de seis pruebas, cada una con un individuo diferente de *S. ludovici*.

Debido a la posibilidad de que el cautiverio pudiera tener algún efecto sobre la variación en el peso de los murciélagos, se realizaron dos series de pruebas control. La rutina de control consistió en seguir la misma rutina de medición que en las pruebas con dietas estrictas, tomando los pesos de los murciélagos, la fruta, el agua y las excretas, pero con una alimentación con base en frutas mixtas como se describió arriba. El primer control se desarrolló para determinar si el estrés del encierro en una jaula muy pequeña (como las jaulas individuales), y no la dieta, podría ser el factor que ocasionara la pérdida de peso, por lo cual se aplicó la rutina de control durante seis días en jaulas individuales. El segundo control se desarrolló para determinar si la falta de espacio para volar en las jaulas individuales podría ser un factor de ganancia de peso. Por ello, se aplicó la rutina de control durante seis días a murciélagos individuales colocados en las jaulas cúbicas de 60 cm de lado. Cada control se aplicó a seis individuos distintos que fueron liberados una vez realizada la prueba.

#### Conducta de alimentación

Para conocer la conducta de manejo y el tiempo de consumo de los frutos, así como el tiempo de pasaje por el tracto digestivo y su resultante en cuanto a las semillas ingeridas, se realizaron observaciones directas de la alimentación de los murciélagos en las jaulas individuales, con ayuda de iluminación artificial. A individuos ya aclimatados al cautiverio se les ofrecieron frutos de las tres especies utilizadas en las pruebas con dietas estrictas, dándoles un fruto cada vez y anotando los siguientes datos: Tiempo de manejo considerado desde el momento en que el murciélago tomaba el fruto, hasta que soltaba los restos que ya no consumía; tiempo de tránsito por tracto digestivo considerado desde que el individuo daba la primera mordida al fruto hasta el momento en que hacía la última excreta del fruto consumido; partes que fueron descartadas por el murciélago; cuántas semillas fueron descartadas; si se produjeron eyectas y, en caso afirmativo, el número y la cantidad de semillas que contenían; número de veces que el murciélago excretó por fruto, así como el número de semillas excretadas en cada vez y en total por cada fruto. Asimismo, se tomó nota de la manera en que se maneja cada especie de fruto en términos cualitativos. Se realizó un total de 20 observaciones por cada especie de fruto.

## Contenido nutricional de los frutos

Para conocer la cantidad y la calidad de los nutrimentos en los frutos estudiados y en las excretas de los murciélagos sometidos a dietas estrictas, los análisis correspondientes fueron realizados por el Laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara, siguiendo los métodos ya estandarizados en este laboratorio. Las muestras, tanto de frutos como de excretas, se congelaron y se llevaron al laboratorio donde se descongelaron por 45 minutos a temperatura ambiente y después fueron procesadas. Para ello, en los frutos se eliminó la cáscara y las semillas y en las excretas solo las semillas, dejando únicamente la pulpa para el análisis; el material fue homogeneizado en un mortero de porcelana. Para cada análisis se realizaron cuatro repeticiones.

Los azúcares solubles se extrajeron de los frutos y las excretas según el método de Carnal y Black modificado para evaluar la cantidad de azúcares totales y reductores (Tomas-Vega, 1992). Para obtener el porcentaje de azúcares totales se utilizó el método colorimétrico de fenol (Dubois, 1956), según la rutina para el análisis químico de frutos desarrollada por el Laboratorio de Postcosecha del Departamento de Pomología de la Universidad de California-Davis. En el caso de los azúcares reductores, para determinar su porcentaje se aplicó el método calorimétrico de Samagyi (Tomas-Vega, 1992). Para la extracción y cuantificación de las proteínas presentes en los frutos y en las excretas, se aplicó el método de disolución en acetona de Choe y Thimann (1975). La proteína insoluble en acetona se estimó según el método de Lowry *et al.* (1951).

## Pruebas de germinación

Con las semillas obtenidas de las pruebas con dietas estrictas, se realizaron experimentos de germinación, para evaluar si había algún efecto por el paso de las mismas por el tracto digestivo. Las especies utilizadas para estas pruebas fueron *Solanum nigricans* y *S. aphyodendron*. En cajas de petri con algodón humedecido, se colocaron cien semillas por cada uno de los siguientes tratamientos: 1) Semillas que pasaron por el tracto digestivo del murciélago, 2) semillas tomadas directamente de la pulpa de los frutos y 3) semillas tomadas de la pulpa de los frutos, pero lavadas con agua destilada. Se utilizó una caja de petri por cada tratamiento y especie. Las semillas fueron



cubiertas con papel filtro, y las cajas se dejaron durante 21 días a temperatura ambiente y luz solar indirecta. Se revisaron una vez al día, anotando la cantidad de semillas que germinaron ese día.

### Análisis de datos

Los datos obtenidos de estos experimentos se analizaron de diferentes maneras. En los experimentos de redituabilidad se aplicaron ANOVA para establecer si había diferencias entre las especies probadas. Asimismo, se utilizó análisis de regresión lineal simple para evaluar si había cambios significativos en el peso a lo largo de los días del experimento. En el caso del manejo y los contenidos nutricionales de los frutos se realizó una descripción básica y se calculó la tasa energía/proteína (E/P) de los nutrimentos asimilados como la cantidad de Kilojoules provenientes de los azúcares totales necesarios para asimilar un gramo de proteína. En los experimentos de germinación se realizaron pruebas de normalidad respecto a la velocidad de germinación (los días que tardó cada semilla en germinar) en cada especie y tratamiento. En el caso de *Solanum nigricans* los tratamientos tuvieron distribuciones normales por lo que se compararon utilizando un ANOVA múltiple. En *S. aphyodendron* las distribuciones no fueron normales y por tanto se aplicó una prueba de Mann-Whitney para compararlos. En el caso de la proporción de semillas germinadas en ambas especies no se aplicó ningún análisis, ya que en cinco tratamientos fue de 100% y en uno (de *S. aphyodendron*) fue de 0%.

## RESULTADOS

### Experimentos de redituabilidad

Los murciélagos *Sturnira ludovici* que fueron sometidos a dietas estrictas mostraron pérdida de peso con respecto a su peso inicial con los tres frutos probados (*Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* y *Conostegia volcanalis*). El porcentaje promedio de pérdida entre el primer y el último día fue de 19.37%, 16.08% y 21.67%, respectivamente (figura 6-1). Esta diferencia representa una variación significativa en el peso con cada fruto ( $r = -0.4988$ ,  $P = 0.00006$  en *S. nigricans*;  $r = -0.6679$ ,  $P = 0.00068$  en *S. aphyodendron*; y  $r = -0.3626$ ,  $P = 0.01826$  en *C. volcanalis*). Aunque la pérdida total fue similar, hubo diferencias muy importantes en la respuesta a las especies analizadas. Con *S. nigricans*, a pesar de la pérdida de peso, *S. ludovici* sobrevivió más allá de los seis días planteados para los experimentos. Con *C. volcanalis*, los individuos llegaron al

final del experimento, pero murieron al sexto día, mientras que con *S. aphyodendron*, los murciélagos no pudieron sobrevivir más de cuatro días.

Con las pruebas de control no se encontraron pérdidas significativas de peso al final de los seis días de experimento (figura 6-2). En el control 1, evaluando el efecto del estrés, se tuvieron valores de  $r = -0.08573$ , y  $P = 0.62436$ . En el control 2, para ver el efecto de la falta de movilidad, los valores fueron  $r = -0.1912$ ,  $P = 0.17887$ . Por lo tanto, estos dos factores no tuvieron efecto sobre la variación en el peso durante las dietas estrictas y la pérdida de peso se debió a factores relacionados con los frutos mismos.

Al comparar el comportamiento conjunto de los tratamientos y los controles, sus valores resultan en una diferencia significativa (ANOVA:  $F = 49.570$ , g. l. = 4,  $P = 0.00001$ ). Llevando este análisis a una comparación de rangos múltiples (Prueba HSD de Tukey para tamaños de muestra desiguales), encontramos que los valores se distribuyen en dos grupos homogéneos donde uno está constituido por los controles y el otro por los tratamientos de especies. Esta diferencia también se refleja y puede ser explicada, cuando menos parcialmente, por las diferencias en el consumo de frutos que presenta *S. ludovici* (Kruskal-Wallis,  $H = 65.08$ , g. l. = 4,  $P < 0.0001$ ): con la alimentación mixta ofrecida a los murciélagos en los controles, constituida casi exclusivamente por pulpa de frutos con mucha agua, el consumo promedio por murciélago fue de 55.98 g/día; mientras, en los frutos silvestres, menos acuosos y con cáscara y semillas, el promedio de consumo de las tres especies es de 21.54 g/día. Aunque este valor representa menos de la mitad de lo consumido de dieta mixta, aún así constituye un 118.3% del peso promedio de *S. ludovici* (18.2 g).

#### Contenido nutricional y energético de los frutos

*Solanum nigricans* fue el fruto con mayores valores, tanto en el contenido de azúcares (cuadro 6-A) como de proteínas (cuadro 6-B). Con respecto a los azúcares totales, se encontraron 77.3 mg por gramo de peso húmedo de la pulpa, lo que representa un 7.73% del peso total de la pulpa. Aproximadamente el 50% de los azúcares encontrados fueron azúcares reductores con un total de 39.6 mg por gramo de peso húmedo de pulpa. Ello representa un 3.9% del total del peso de

la pulpa. El contenido de proteínas de esta especie es de 2.23 mg por gramo de peso húmedo, lo que representa el 0.22% del total del peso de la pulpa.

Por su contenido nutricional, *Conostegia volcanalis* ocupó el segundo lugar. Presentó una cantidad de 25.9 mg por gramo de peso húmedo de pulpa en azúcares totales y 16.4 mg por gramo de peso húmedo en azúcares reductores (lo que representa un 63.1% de los azúcares totales). Porcentualmente, ello indica que el 2.6% del peso de pulpa es de azúcares totales y el 1.63% es de azúcares reductores. Las proteínas constituyeron el 0.12% del total de la pulpa, con un valor de 1.23 mg por gramo de peso húmedo.

*Solanum aphyodendron* fue el fruto más pobre con 17.5 mg por gramo de peso húmedo de pulpa en azúcares totales y 10.3 mg por gramo de peso húmedo en azúcares reductores (representando un 58.7% de los azúcares totales). En porcentaje, los azúcares totales y reductores representan el 1.75% y el 1.03%, respectivamente, del peso húmedo total de la pulpa. Esta especie presentó un total de 0.65 mg de proteínas por gramo de peso húmedo, constituyendo el 0.06% del total del peso de la pulpa.

Al realizar el análisis del contenido de azúcares y proteínas en las excretas de los murciélagos sometidos a dietas estrictas se aproximó, por diferencia, qué cantidad de nutrimentos fueron asimilados por los murciélagos durante el proceso digestivo (cuadros 6-A y 6-B). Los valores de asimilación siguieron el mismo orden de los valores nutricionales con *Solanum nigricans* como el fruto con mayor asimilación, seguido por *Conostegia volcanalis* y finalmente por *S. aphyodendron*. De *S. nigricans*, el 74.2% (57.3 mg por gramo de peso húmedo) de los azúcares totales, el 84.8% (33.6 mg por gramo de peso húmedo) de los azúcares reductores y el 64.9% (1.45 mg por gramo de peso húmedo) de las proteínas fueron asimilados por *Sturnira ludovici*. En el caso de *C. volcanalis*, el murciélago asimiló el 62.3% (16.1 mg por gramo de peso húmedo) de los azúcares totales, el 66.4% (10.9 mg por gramo de peso húmedo) de los azúcares reductores y el 29.9% (0.37 mg por gramo de peso húmedo) de las proteínas. Del contenido nutricional de *S. aphyodendron*, se asimiló el 63.0% (11.0 mg por gramo de peso húmedo) de los azúcares totales, el

49.8% (5.1 mg por gramo de peso húmedo) de los azúcares reductores y el 14.6% (0.09 mg por gramo de peso húmedo) de las proteínas.

Como un primer acercamiento a la efectividad digestiva es posible calcular la cantidad de nutrimentos que puede consumir un murciélago de la especie *Sturnira ludovici* si se alimenta con una sola especie de fruto, a partir de los datos obtenidos de consumo de frutos, el contenido de azúcares y proteínas en estos y los porcentajes asimilados. Asimismo, es posible, utilizando los factores de conversión estándar del contenido energético de diferentes tipos de nutrimentos, calcular la energía consumida diariamente por un murciélago. Para proteínas utilicé el factor 18 Kj/g, mientras que para azúcares utilicé 17.6 Kj/g (Kleiber, 1961; Schmidt-Nielsen, 1975).

De *Solanum nigricans*, *S. ludovici* consumió 1.66 g de azúcares al día, mientras que el consumo de proteínas fue de 0.048 g diarios. Estas cantidades representan en energía un total posible de 30.2 Kj/día (29.3 Kj/día de los azúcares y 0.9 Kj/día de las proteínas). Sin embargo, considerando el porcentaje de asimilación determinado arriba, la obtención de energía se limita a 22.3 Kj/día, proviniendo 21.7 Kj/día de los azúcares y 0.6 Kj/día de las proteínas (cuadro 6-C). El consumo de *Conostegia volcanalis* le reportó al murciélago 0.56 g/día de azúcares que le proporcionarían 9.8 Kj/día. Las proteínas consumidas fueron 0.026 g/día que contienen 0.5 Kj/día. El consumo real determinado por la proporción asimilada es de 6.3 Kj/día, constituido por 6.1 Kj/día de los azúcares y 0.2 Kj/día de las proteínas (cuadro 6-C). *Solanum aphyodendron* dio al murciélago 0.38 g/día de azúcares con un contenido energético de 6.6 Kj/día. Las proteínas que le proporcionó el consumo de este fruto fueron 0.014 g/día con un total de 0.2 Kj/día. El porcentaje de asimilación limita estas cantidades a 4.2 Kj/día, obteniendo 4.1 Kj/día de los azúcares y 0.1 Kj/día de las proteínas (cuadro 6-C). Las proporciones de la tasa energía/proteína (E/P) asimilada, para los frutos probados en este trabajo, son de 697.2 Kj/g de proteína en *S. nigricans*, 2051.6 Kj/g de proteína en *S. aphyodendron* y 769.3 Kj/g de proteína en *C. volcanalis*.

#### Conducta de alimentación y tiempos de manejo y de paso por tracto digestivo

La conducta de alimentación de *Sturnira ludovici*, así como los tiempos de proceso y digestión de los frutos fueron diferentes para cada una de las tres especies probadas (cuadros 6-D y

6-E). Con *Solanum nigricans*, el consumo de cada fruto fue casi completo, consumiendo la pulpa, parte de la cáscara y gran parte de las semillas y descartando muy poco ( $\bar{x} = 5.7$ ,  $s = 4.3$ ). La parte consumida es masticada para extraerle el jugo que es tragado junto con gran cantidad de semillas. Sin embargo, algunas son eliminadas ( $\bar{x} = 0.5$ ) a través de las eyectas que también incluyen la cáscara y fibras de la pulpa. Las semillas y otras partes del fruto no digeridas son eliminadas del tracto digestivo a través de 3 a 5 excretas por fruto consumido. El número de semillas presentes en cada excreta es variable, porque depende del número de veces que el animal excreta, pero la cantidad es más o menos la misma en cada una, generalmente entre 5 y 10 semillas por excreta. Tres cuartas partes de las semillas presentes en un fruto ( $\bar{x} = 26$  semillas) de esta especie son tragadas y excretadas (cuadro 6-D).

En el caso de *Solanum aphyodendron*, el murciélago practica una abertura en la cáscara del fruto, que es más delgada, y a través de esta consume la pulpa y las semillas. Después descarta la cáscara, que deja casi intacta; junto con ella también descarta parte de la pulpa y semillas ( $\bar{x} = 22.53$ ,  $s = 15.99$ ). Casi no presenta eyectas y, si se encuentran, tienen muy pocas semillas ( $\bar{x} = 2$ ,  $s = 2.76$ ). El número de excretas oscila entre una y tres, con un total de 125 semillas en promedio, que representan el 83.3% de las que están presentes en el fruto.

*Conostegia volcanalis* es el fruto que menos consume *S. ludovici*, ya que descarta hasta la mitad del fruto, incluyendo pulpa, cáscara y semillas. Sin embargo, casi no se presentan eyectas en el consumo de esta especie, lo que indica que todo lo que el murciélago mastica se lo traga, quizás debido a su consistencia blanda y a lo pequeño de sus semillas. El número de excretas a partir de un solo fruto oscila entre dos y cuatro ( $\bar{x} = 2.4$ ). De las aproximadamente 500 semillas que tiene cada fruto de esta especie, podemos estimar, con base en lo observado, que descarta entre la mitad y una tercera parte de las semillas (160 a 250), excretando las demás (250 a 340 semillas) repartidas más o menos equitativamente entre el número de excretas (unas 100 a 150 semillas por excreta).

Con respecto a los tiempos de manejo y paso del fruto por el tracto digestivo de *Sturnira ludovici* (cuadro 6-E), se observó que *Solanum nigricans* es el fruto al que el murciélago dedica

más tiempo para su consumo, pues tardó entre tres y diez minutos en comer un solo fruto desde que lo tomó hasta que soltó las partes descartadas. En el caso de *Conostegia volcamalis*, el tiempo de manejo varió entre dos y cinco minutos, mientras que los frutos de *Solanum aphyodendron* fueron procesados en un tiempo que fue desde 45 segundos hasta tres minutos. Los tiempos de retención en el tracto digestivo siguieron un patrón similar, ya que la pulpa y semillas de *S. nigricans* permanecieron dentro del tracto de murciélago entre nueve y cuarenta minutos -desde la primera mordida hasta la última excreta-; mientras que para *C. volcamalis* el tiempo fue de cinco hasta 23 minutos y para *S. aphyodendron* fue de cinco a quince minutos (cuadro 6-E).

### Germinación de semillas

En el caso de *Solanum nigricans*, las semillas sometidas a los tres tratamientos: tracto digestivo, lavadas con agua destilada y puestas directamente de la pulpa, no presentaron diferencias en cuanto a la cantidad de semillas germinadas, ya que la germinación fue de 100% a los 14 días para los tres tratamientos. La velocidad de germinación sí presentó variación significativa, ya que las semillas que pasaron por el tracto digestivo del murciélago comenzaron a germinar en promedio 2.13 días antes que las lavadas y estas a su vez un promedio de 2.01 días antes que las de la pulpa ( $F = 133.89$ , g. l. = 299,  $P < 0.001$ ) (cuadro 6-F, figuras 6-3 y 6-4).

En las pruebas de germinación con *Solanum aphyodendron* si se encontraron diferencias importantes respecto al porcentaje de semillas germinadas. Las semillas que pasaron por el tracto digestivo, así como las que fueron lavadas con agua destilada, germinaron en un 100%. Sin embargo, ninguna de las semillas tomadas directamente de la pulpa germinó, aún después de 21 días. En los dos tratamientos que sí germinaron, lo hicieron prácticamente al mismo tiempo (mediana = 7) y no hubo diferencias en su velocidad de germinación ( $W = 9865.0$ ,  $\alpha = 0.05$ ,  $P = 0.644$ ) (cuadro 6-G, figuras 6-5 y 6-6).

## DISCUSIÓN

El resultado de los experimentos de redituabilidad realizados y la diferencia que presentaron con respecto a los controles que desarrollamos muestra que la variación en peso con los frutos nativos no se debe a un efecto del cautiverio, sino a una respuesta al contenido de los frutos. La

alimentación con base en una dieta exclusiva de frutos de *Solanum nigricans* fue suficiente para mantener con vida a los murciélagos. Por el contrario, con las otras dos especies de frutos, los animales no pudieron sobrevivir al experimento. Llama la atención que el porcentaje de pérdida de peso a lo largo de los días de muestreo sea similar para los tres frutos a pesar de las diferencias en contenido nutricional.

Se han establecido, para diferentes especies de murciélagos frugívoros, los requerimientos energéticos y proteicos necesarios para el mantenimiento del metabolismo, incluyendo el gran gasto que implica el vuelo. *Artibeus jamaicensis*, murciélago filostómido de 50 g de peso, requiere 39.7 Kj/día (Morrison, 1978, 1980) y 307 mg de proteína/día (Thomas, 1984). Para otro filostómido, *Carollia perspicillata* (17 g de peso), se ha determinado un requerimiento energético de 42 Kj/día (Fleming, 1988). El pteropódido *Micropterus pusillus*, de 18 g de peso, necesita 33.22 Kj/día y 147 mg de proteína/día (Thomas, 1984). Considerando que por su masa corporal, similar a la de *M. pusillus* y *C. perspicillata*, *Sturnira ludovici* tendría aproximadamente los mismos requerimientos energéticos y proteicos, resulta evidente que la cantidad de energía obtenida de los frutos probados, con base en una dieta estricta, sería posiblemente deficitaria aun con *S. nigricans* (30.2 Kj/día). Por otro lado, la cantidad de proteínas calculada como disponible en las tres especies de frutos resulta muy pequeña (2.2 mg/gramo de peso húmedo en *S. nigricans*).

Considerando los valores de la tasa energía/proteína (E/P) de los azúcares y proteínas asimilados para cada especie de fruto probado, resulta evidente que con una alimentación basada exclusivamente en alguno de estos frutos, *Sturnira ludovici* tiene un déficit de proteínas que obliga al murciélago a buscar otras fuentes de nitrógeno o a incrementar su consumo de carbohidratos. Algunas de las fuentes alternativas de proteínas serían dietas mixtas de frutas de diversos contenidos de azúcares y proteicos (Herbst, 1986), el consumo de insectos, que se ha descrito para otros filostómidos como *Carollia perspicillata* (Fleming, 1988, 1991) y *Artibeus jamaicensis* (Morrison, 1978, 1980), y el consumo de polen (Law, 1992). En relación a esto último, hemos observado entre los murciélagos capturados en el bosque mesófilo de montaña a algunos individuos de *Sturnira ludovici* con polen en su pelaje, lo cual sugiere que este podría ser su fuente de proteínas. En los experimentos realizados, los murciélagos no tuvieron acceso a estas fuentes

alternativas de proteína, por lo que es posible que la pérdida de peso se debiera a la falta de estos nutrimentos, mientras que la mayor cantidad de energía disponible en *S. nigricans* permitió al murciélago sobrevivir el periodo del experimento debido a una menor velocidad en el gasto de las reservas de glucosa.

Para el pteropódido *Rousettus aegyptiacus* se ha propuesto otro mecanismo de regulación del balance E/P a través del incremento en la síntesis de proteínas y la reducción de la degradación de las mismas mediante la liberación de insulina, la cual incrementa el recambio de la glucosa y la metabolización de aminoácidos y reduce la liberación de estos últimos de los músculos durante los periodos de ayuno (Korine *et al.*, 1996). Este mecanismo no es excluyente del primero y ambos podrían actuar en conjunto, reduciendo los requerimientos de proteínas (y por tanto del exceso de azúcares) al mismo tiempo que se acelera la metabolización de la glucosa. Queda por determinar si los filostómidos presentan un mecanismo similar al propuesto.

Una explicación alternativa para la pérdida de peso podría considerarse a partir del contenido de agua de los frutos probados, comparada con la dieta de los controles, que fue basada mayormente en frutos con alta cantidad de agua en sus tejidos. La presencia de agua incrementa la cantidad de fruto consumida y reduce el tiempo de paso por el tracto digestivo al mismo tiempo que incrementa la tasa de asimilación del alimento. En *R. aegyptiacus*, pruebas de alimentación con frutos con bajo contenido de agua redujeron el peso en 11%, mientras que el suplemento de agua *ad libitum* reducía esta pérdida, con los mismos frutos, a menos del 1% (Korine *et al.*, 1996). Aunque en los experimentos reportados en este trabajo se ofreció agua en bebederos, es posible que la presencia de ésta en los frutos constituya un elemento importante para el procesamiento de moléculas previamente disueltas en el jugo de los mismos.

#### Conducta de alimentación y tiempos de manejo y de paso por tracto digestivo

La conducta de consumo de los frutos por los murciélagos y su posterior procesamiento en el tracto digestivo de estos, son procesos que determinan las tasas de asimilación de los nutrimentos presentes en el fruto y, por lo tanto, tienen un impacto directo sobre la capacidad de aprovechar los recursos disponibles, en una relación definida como “eficiencia digestiva” (*sensu* Herbst, 1986).



Las cantidades de nutrimentos, principalmente proteínas, que son absorbidas a través del tracto digestivo, son determinadas, cuando menos parcialmente, por el tiempo de paso del alimento por el tracto y la cantidad de alimento que puede ocupar el espacio del mismo. De esta manera, la presencia de alimento con grandes cantidades de elementos indigeribles, tales como semillas grandes o fibras, reducirá la velocidad de paso del bolo alimenticio, lo cual afectará la cantidad de alimento que puede ser procesada en una unidad de tiempo. Además, los murciélagos son animales pequeños, lo cual implica tractos digestivos muy cortos y tasas metabólicas altas. Lo segundo impone al animal la necesidad de incrementar su consumo de nutrimentos, mientras que lo primero constituye una limitación física a tal incremento. Para contrarrestar estos problemas, los murciélagos han desarrollado conductas que les permiten hacer más eficiente el proceso digestivo, eliminando de antemano el material no digerible que solo constituye un lastre en este proceso (Morrison, 1980; Thomas, 1984).

Las conductas observadas en el consumo de fruta por animales frugívoros consisten básicamente en la discriminación y eliminación de elementos fibrosos (e. g. cáscaras) y semillas, ya sea antes de consumirlas o en el proceso de masticación, o separando el lastre del componente digerible dentro del tracto digestivo. Los murciélagos aplican principalmente las primeras conductas (Fleming, 1986; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 2000; Martínez del Río y Restrepo, 1992; Morrison, 1980), mientras que muchas aves utilizan la última. Cuando los frutos son muy carnosos y las semillas grandes, el murciélago desgarrar la cáscara y consume únicamente la pulpa. Si los frutos son pequeños y con una gran cantidad de semillas (generalmente distribuidas entre la pulpa al centro del fruto), los murciélagos mastican los bocados del fruto hasta extraerles el jugo, que se tragan, y descartando la cáscara, parte o todas las semillas y la pulpa sin líquido. Estos elementos fibrosos escupidos por el murciélago son conocidos como eyectas. *Sturnira ludovici* utiliza, con los tres frutos probados, esta última técnica. Sin embargo, las diferencias observadas en la aplicación de la misma técnica entre los tres frutos, así como los tiempos de manejo y de paso por el tracto digestivo nos permiten avanzar en la interpretación de los resultados de los experimentos de redituabilidad y sus implicaciones en la dispersión de semillas.

*Solanum nigricans* es la especie de mayor tamaño y con las semillas más grandes de las tres probadas. Esta especie es la que *S. ludovici* tarda más tiempo en procesar, masticando con cuidado los bocados durante más tiempo y escupiendo las eyectas con un porcentaje mayor de semillas. Ello implica el paso a través del intestino de una mayor proporción, con respecto a las otras dos especies, de componentes asimilables sin el lastre que representan las semillas o la cáscara. El paso por el tracto digestivo también es más largo, lo cual tendría una influencia determinante en incrementar la tasa de absorción de nutrimentos. Viendo estos datos en el contexto de la estrategia de forrajeo y la teoría del forrajeo óptimo (Brown, 2003; Fleming, 1988), podemos decir que existe una relación directamente proporcional entre la inversión de tiempo y energía dedicado a cada especie de fruto y la calidad de los recursos obtenidos de estos, ya que los murciélagos gastaron más energía en procesar el alimento y más tiempo en la asimilación del mismo (lo cual reduce la velocidad de consumo de otros frutos de la misma o de otra especie) con los frutos de mayor contenido nutricional y que les permitieron sobrevivir al experimento. Los frutos más pobres, que no recibieron tanta asignación de esfuerzo, ni fueron buscados de manera preferencial por los murciélagos (ver capítulo 5), no pudieron mantener a los murciélagos. En condiciones naturales, donde la disponibilidad de frutos debe llevar a dietas mixtas, las especies con más nutrimentos recibirán más “atención” que las otras, lo cual debe representar a diferentes estrategias para tratar de maximizar la dispersión de sus semillas.

*Solanum nigricans* tiene menos semillas y una mayor proporción de las mismas en las eyectas. Estas caen al suelo bajo los refugios nocturnos de los murciélagos, con lo que las semillas que germinan pueden quedar en condiciones de una fuerte competencia con otras de la misma u otras especies. También algunas de las semillas que son excretadas caen allí. Sin embargo, el que las semillas permanezcan más tiempo en el tracto digestivo incrementa la posibilidad de que caigan en distintos sitios de las rutas de vuelo de los murciélagos (Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fleming, 1988). Por otro lado, en las otras especies cuyo procesamiento en el consumo y en la digestión es más rápido, es probable que un mayor número de semillas queden en los refugios o bajo las plantas progenitoras (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 2000). Estas especies tienen semillas más pequeñas (por tanto más difícilmente separables de la pulpa) y, al ser procesadas más

rápidamente, el número de frutos consumidos por unidad de tiempo también puede ser mayor, incrementando así la posibilidad de que algunas de ellas lleguen a sitios adecuados.

Una consideración adicional es el hecho de que aparentemente existe un mecanismo que inhibe la germinación de las semillas de *Solanum aphyodendron* que no han pasado por el tracto digestivo de un animal, por lo que resulta importante que el mayor número posible de semillas sea ingerido y excretado por el murciélago. Esto no ocurre en el caso de *S. nigricans*, donde las semillas provenientes directamente del fruto o las eyectas también germinan, aunque tendrían unos días de atraso con respecto a las que si fueron ingeridas por los murciélagos. Es posible que esos pocos días pudieran representar una ventaja para las plantas, ya sea como escape de los depredadores de semillas o sencillamente por el acaparamiento de recursos disponibles para el crecimiento de las plántulas.

Cuadro 6-A. Contenido de azúcares (mg/g de peso húmedo) en los frutos de *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* y *Conostegia volcanalis*, y en las excretas de *Sturnira ludovici*. Los datos entre paréntesis muestran qué porcentaje de los azúcares totales son reductores. El porcentaje aprovechado es la proporción entre lo encontrado en los frutos y en las excretas.

Especie	Muestra	Azúcares totales	Azúcares reductores	Porcentaje aprovechado	
				Totales	Reductores
<i>S. nigricans</i>	Fruto	77.3	39.6 (51.2%)	74.2	84.8
	Excreta	19.9	6.02		
<i>S. aphyodendron</i>	Fruto	17.5	10.3 (59.0%)	63.0	49.8
	Excreta	6.4	5.2		
<i>C. volcanalis</i>	Fruto	25.9	16.4 (63.1%)	62.23	66.4
	Excreta	9.8	5.5		

Cuadro 6-B. Contenido de proteínas (mg/g de peso húmedo) en los frutos de *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* y *Conostegia volcanalis*, así como en las excretas de *Sturnira ludovici*. El porcentaje aprovechado es la proporción entre lo encontrado en los frutos y en las excretas.

Especie	Muestra	Proteínas	Porcentaje aprovechado
<i>S. nigricans</i>	Fruto	2.23	64.9
	Excreta	0.78	
<i>S. aphyodendron</i>	Fruto	0.65	14.6
	Excreta	0.55	
<i>C. volcanalis</i>	Fruto	1.23	29.9
	Excreta	0.86	

Cuadro 6-C. Energía obtenida diariamente a partir de los nutrimentos asimilados por individuos de *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio con dietas estrictas a base de frutos de *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* y *Conostegia volcanalis*. Los cálculos de la energía obtenida están basados en los factores de conversión obtenidos por Kleiber (1961) para proteínas (18 Kj/g) y por Schmidt-Nielsen (1975) para carbohidratos (17.6 Kj/g).

Especie	Azúcares asimilados (g/día)	Proteínas asimiladas (g/día)	Energía (Kj/día)
<i>Solanum nigricans</i>	1.235	0.031	21.7
<i>Solanum aphyodendron</i>	0.237	0.002	4.2
<i>Conostegia volcanalis</i>	0.347	0.008	6.1

Cuadro 6-D. Manejo de frutos y semillas de *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* y *Conostegia volcanalis* por individuos de *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio.

Especie	Partes descartadas	Eyectas	Excretas	Semillas excretadas
<i>S. nigricans</i>	Cáscara y semillas (1-15, $\bar{X} = 5.7$ , $s = 4.3$ )	Presentes 0-1 semillas	3 a 5	$\bar{X} = 26$ , $s = 3.77$
<i>C. volcanalis</i>	Cáscara y pulpa (1/3 a 1/2 del fruto)	Presentes Muy pocas semillas	2 a 4	aprox. 250 a 340
<i>S. aphyodendron</i>	Cáscara y semillas (8-64, $\bar{X} = 22$ , $s = 15.9$ )	Presentes 0-8 semillas, $\bar{X} = 2$ , $s = 2.76$	1 a 3	$\bar{X} = 125$

Cuadro 6-E. Tiempos máximo y mínimo de manejo de frutos y semillas de *Solanum nigricans*, *S. aphyodendron* y *Conostegia volcanalis* por individuos de *Sturnira ludovici* en condiciones de cautiverio. El número de observaciones es de 20 para cada especie.

Especie	Tiempo de consumo		Tiempo de digestión	
	Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo
<i>S. nigricans</i>	2'49"	10'02"	8'44"	39'40"
<i>C. volcanalis</i>	1'51"	5'16"	4'52"	23'25"
<i>S. aphyodendron</i>	0'45"	3'01"	5'16"	15'30"

Cuadro 6-F. Velocidad de germinación de semillas de *Solanum nigricans*, bajo diferentes tratamientos. Los valores corresponden al número de días que se requirieron para alcanzar el parámetro indicado en el encabezado de la columna.

Tratamiento	N	Promedio (desv. est.)	Inicio de la germinación	50% de germinación	100% de germinación
Semillas excretadas	100	7.71 (2.405)	4	7	13
Semillas lavadas	100	9.84 (1.686)	6	10	13
Semillas tomadas de la pulpa	100	11.85 (0.989)	9	12	14

Cuadro 6-G. Velocidad de germinación de semillas de *Solanum aphyodendron*, bajo diferentes tratamientos. Los valores corresponden al número de días que se requirieron para alcanzar el parámetro indicado en el encabezado de la columna.

Tratamiento	N	Promedio (desv. est.)	Inicio de la germinación	50% de germinación	100% de germinación
Semillas excretadas	100	7.57 (2.143)	5	7	12
Semillas lavadas	100	7.80 (2.697)	5	7	14
Semillas tomadas de la pulpa	100	-	-	-	-

Figura 6-1.- Variación de la masa corporal de individuos de *Sturnira ludovici* sometidos a dietas estrictas de tres especies de frutos, en condiciones de cautiverio

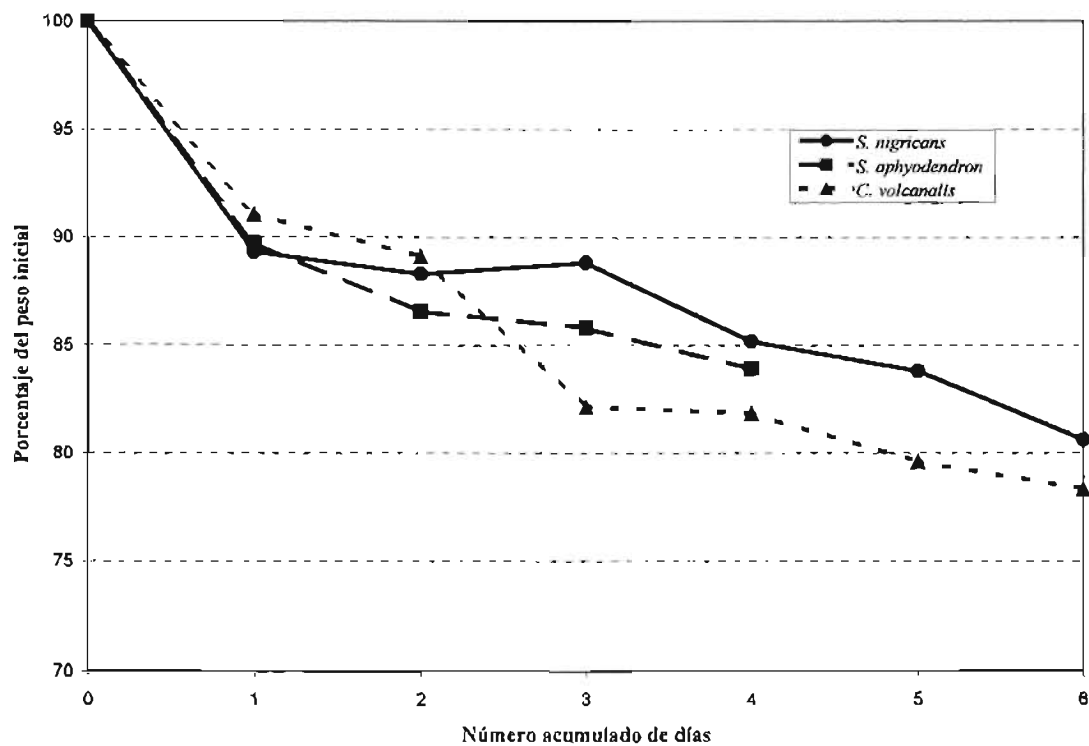


Figura 6-2.- Variación de la masa corporal de individuos de *Sturnira ludovici* sometidos a dieta estricta en dos condiciones control de cautiverio (ver texto)

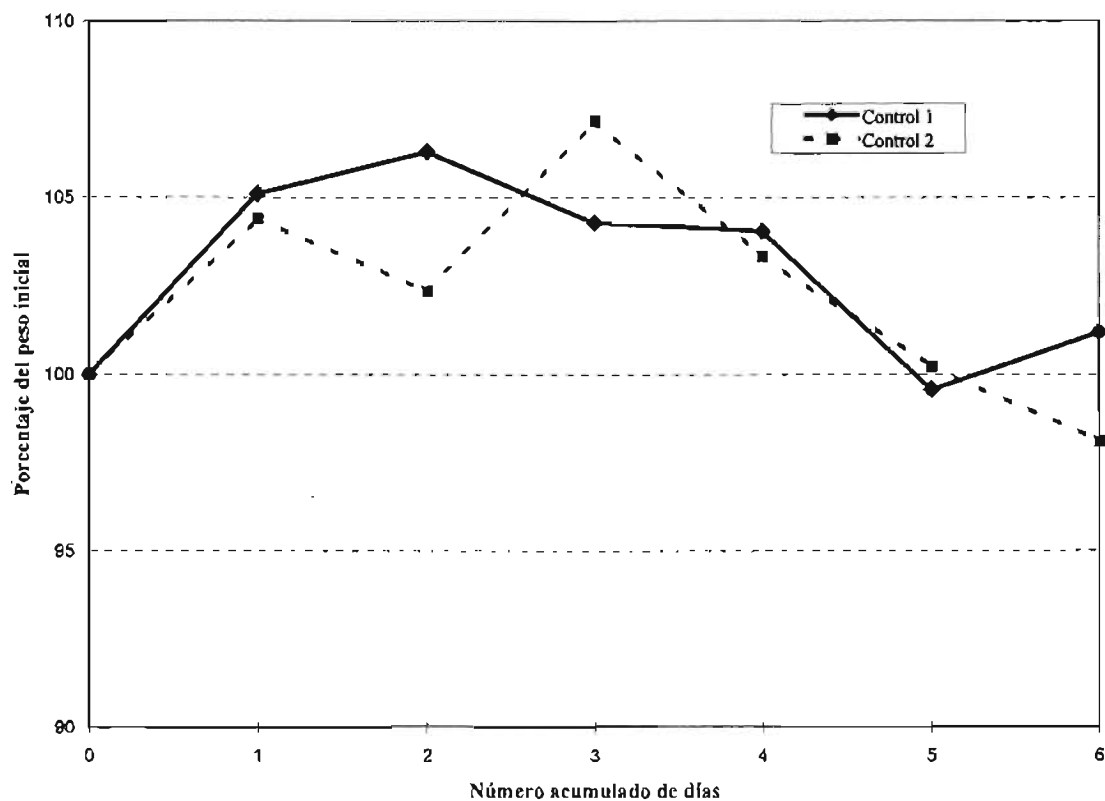


Figura 6-3.- Tasa de germinación de semillas de *Solanum nigrkans* bajo distintos tratamientos: tomadas directamente de la pulpa de los frutos, tomadas del fruto y lavadas en agua destilada, y tomadas de las excretas de los murciélagos

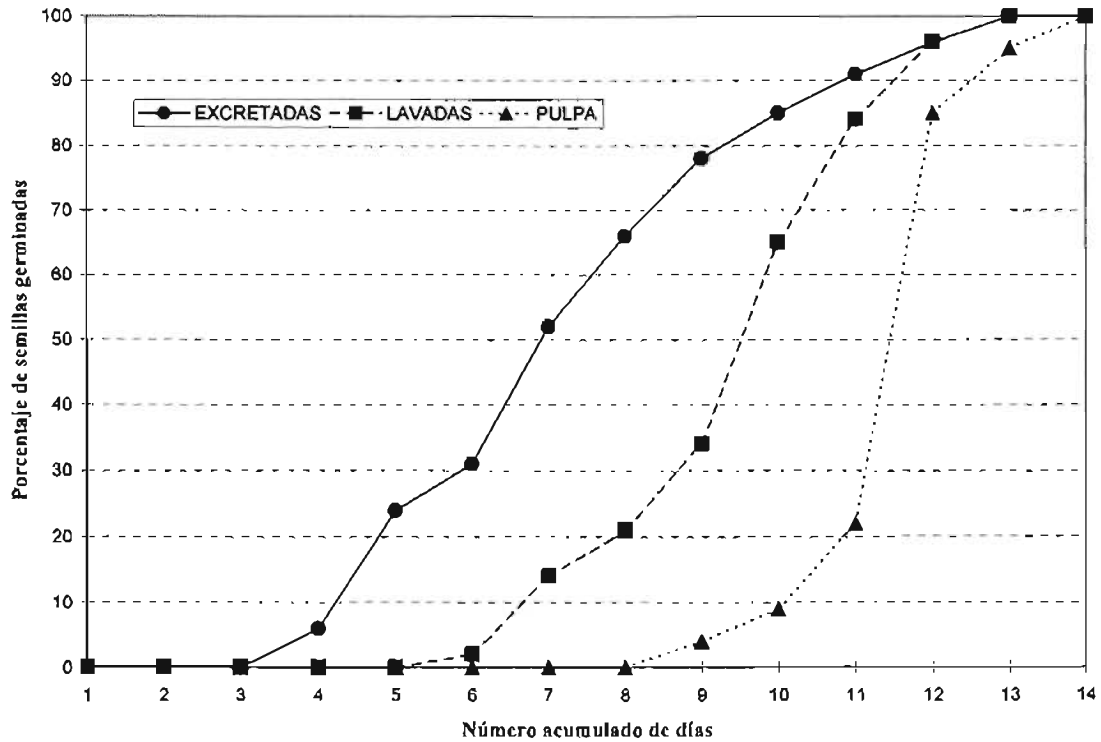


Figura 6-4.- Análisis de caja y bigotes del número de días que tardan en germinar las semillas de *Solanum nigrkans* bajo distintos tratamientos (N = 100). El punto y su etiqueta corresponden al valor promedio. Los asteriscos son "outliers" (valores que se dispersan mas de 1.5 veces la diferencia entre los cuartiles 1 y 3).

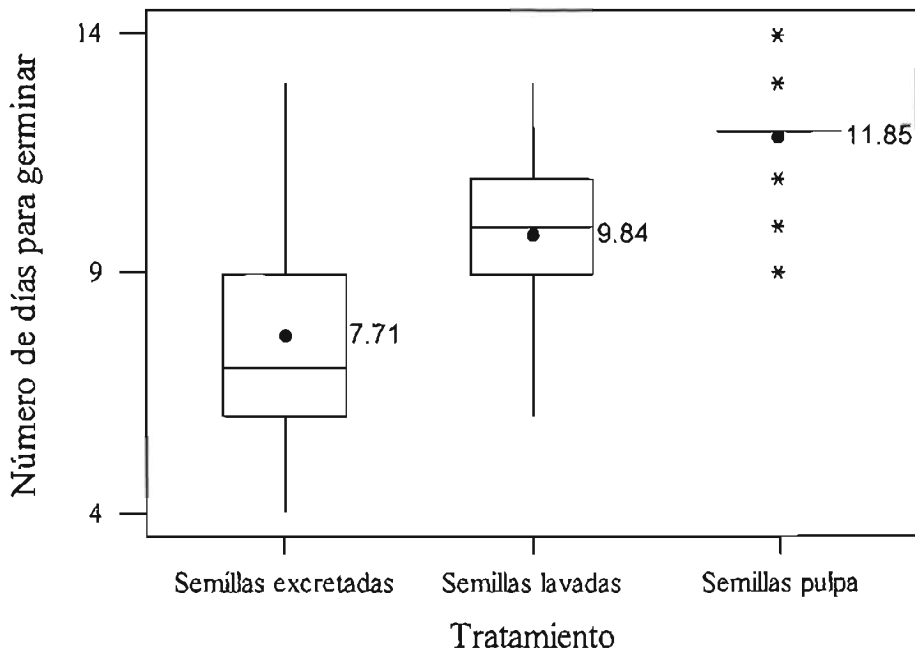




Figura 6-5.- Germinación de semillas de *Solanum aphyodendron* bajo diferentes tratamientos: tomadas directamente de la pulpa de los frutos, tomadas del fruto y lavadas en agua destilada, y tomadas de las excretas de los murciélagos

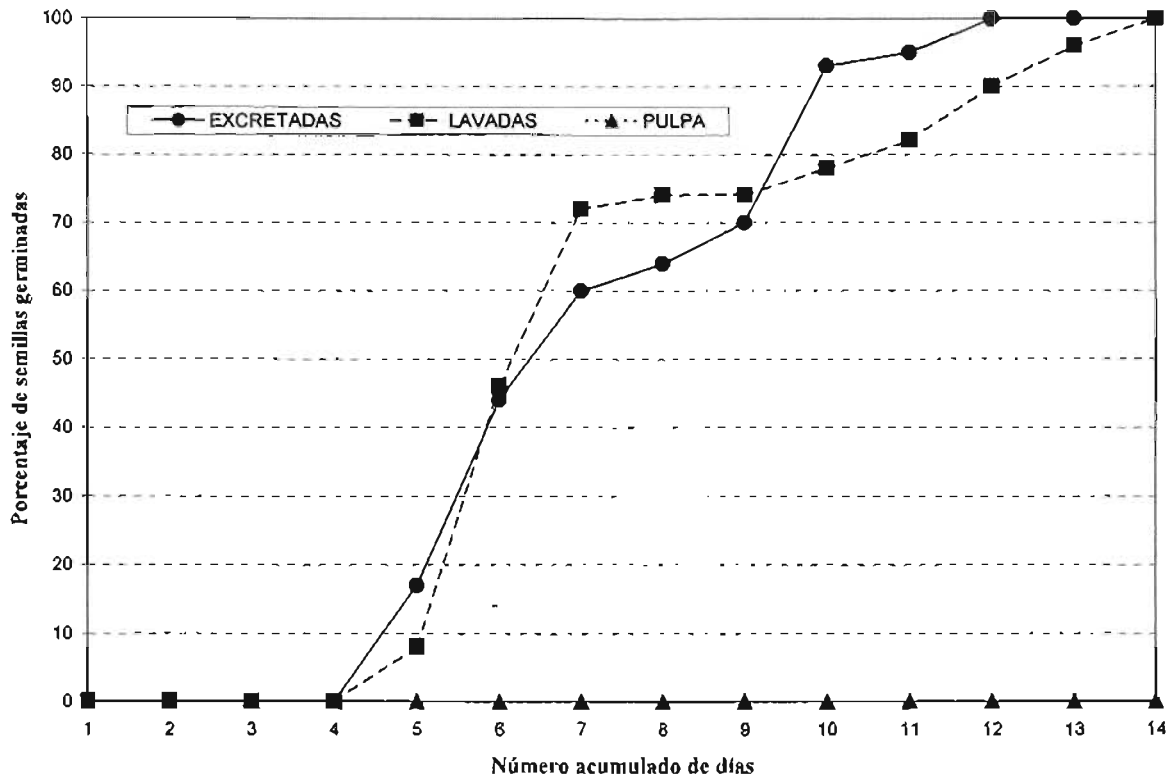
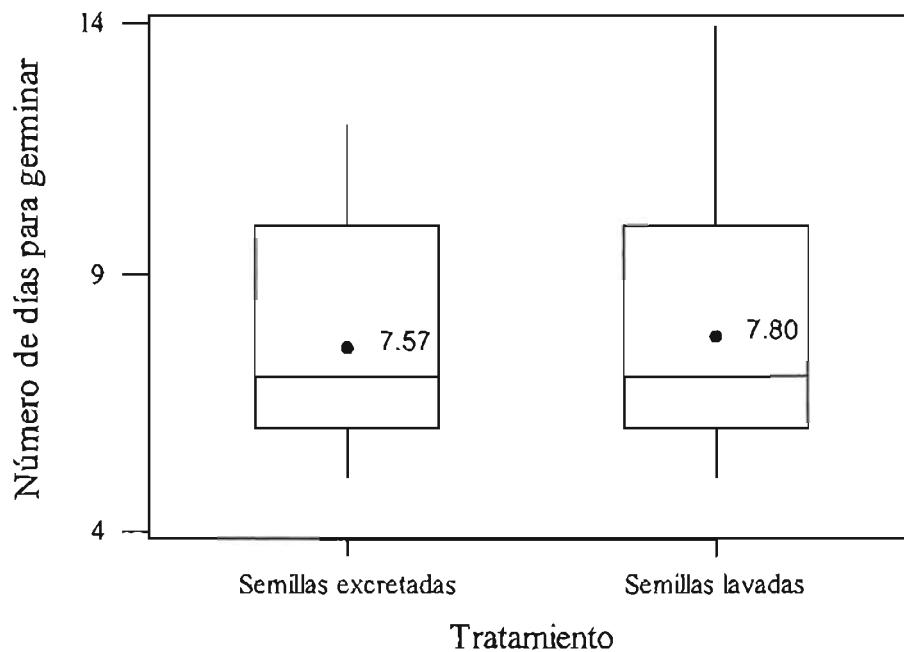


Figura 6-6.- Análisis de caja y bigotes del número de días que tardan en germinar las semillas de *Solanum aphyodendron* bajo distintos tratamientos (N = 100). El punto y su etiqueta corresponden al valor promedio.



## CAPÍTULO 7

### CONCLUSIÓN

A lo largo de este trabajo se ha explorado la relación que existe entre los murciélagos frugívoros que viven en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, y las plantas que constituyen sus recursos de alimentación. El enfoque del estudio fue zoocéntrico, por lo que analice diferentes vertientes de la interacción desde el punto de vista de lo que sucede con la parte animal. Ello no quiere decir que la parte vegetal deba ser menospreciada o ignorada. Para entender en toda su complejidad este tipo de relaciones y sus implicaciones en términos ecológicos, evolutivos y de conservación, es necesario abarcar ambas partes. Ello deberá ocurrir en un segundo momento donde, a partir del conocimiento generado y las nuevas interrogantes que se abren, estaremos en posibilidad de extender la investigación y complementar nuestro entendimiento de este sistema.

Antes de proponer algunas consideraciones de conservación y nuevas líneas de trabajo, resumiré e integraré los principales hallazgos que se encontraron en las diferentes partes de este estudio.

El capítulo tres presentó la lista de los frutos que consumen los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de la ECLJ, obtenida a partir de los datos de excretas en capturas de murciélagos, datos de experimentos de dietas estrictas y datos de remoción diurna y nocturna de frutos en el bosque. Se encontraron un total de nueve especies consumidas, entre las que destacan de manera muy importante las especies *Solanum nigricans* (Solanaceae) y *Conostegia volcanalis* (Melastomataceae). La lista no es exhaustiva, pero se considera que cubre los alimentos principales de los murciélagos para nuestra área de estudio. La familia Rhamnaceae (i. e. *Rhamnus hintonii*) se reporta por primera vez como consumida por murciélagos frugívoros. Comparada con otros sitios en el neotrópico, la ECLJ no tiene una gran diversidad de frutos consumidos, posiblemente por su situación en un ambiente de transición ecológica y biogeográfica.

En el capítulo cuatro se evaluó la importancia de la disponibilidad de los recursos alimentarios en la reproducción de los murciélagos frugívoros. Se realizaron simultáneamente (en los mismos periodos de muestreo), una cuantificación de la producción mensual de frutos de las especies consumidas por murciélagos, así como una descripción de parámetros poblacionales reproductivos de estos para posteriormente tratar de integrar ambos tipos de datos mediante un análisis de correlación cruzada de series de tiempo. Debido a su alta abundancia, comparada con las otras especies, el análisis se centró principalmente en *Sturnira ludovici* (47.9% del total de individuos capturados) y *Dermanura tolteca* (23.7% del total de individuos capturados). Los resultados obtenidos muestran que la lactancia es el estadio reproductivo que está más sincronizado con los picos de producción de frutos, coincidiendo *S. ludovici* con *Solanum nigricans* y *D. tolteca* con *Conostegia volcanalis*. Otro patrón interesante que se registró con respecto a la dinámica poblacional de *S. ludovici* es la proporción entre sexos, por su desviación a favor de las hembras (2.7:1 en el total de adultos capturados). Esto, conjuntamente con la variación estacional de su abundancia y dinámica reproductiva, hace pensar que en esta especie ocurre una migración altitudinal diferencial entre sexos.

En el capítulo cinco se presentan los resultados de algunos experimentos de selección de frutos en condiciones de cautiverio, utilizando individuos de *Sturnira ludovici* y de *Dermanura tolteca*. Realizamos una serie de pruebas tipo cafetería para determinar cuál era la especie preferida por estos murciélagos. *Sturnira ludovici* seleccionó a *C. volcanalis*, *S. aphyodendron* y *S. nigricans* sobre las otras especies, pero se alimentó aparentemente al azar dentro del grupo de frutas preferidas. *Dermanura tolteca* seleccionó a *C. volcanalis* sobre las demás especies de frutos, aunque faltaron pruebas debido al bajo número de individuos capturados y a su poca aclimatación al cautiverio. También se hicieron pruebas con *S. ludovici* utilizando solamente *S. nigricans* para evaluar si el tamaño, el número, la posición o el olor de los frutos eran factores considerados en la selección. El elemento más importante en la localización de los frutos parece ser el olor que despiden.

En el capítulo seis se buscó establecer la reutilización de los principales frutos consumidos por los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña, describir la

conducta de manejo de los frutos y las semillas por los murciélagos frugívoros y evaluar de manera preliminar el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo de los murciélagos. Para contestar estas preguntas, se realizaron experimentos de redituabilidad y observaciones de la conducta de alimentación de *Sturnira ludovici* y experimentos de germinación de semillas. Para el análisis nutricional se cuantificó el contenido de azúcares y proteínas de los frutos y las excretas resultantes de los experimentos. Los murciélagos *S. ludovici* sometidos a dietas estrictas mostraron pérdida de peso con respecto a su peso inicial con los tres frutos probados, pero solo sobrevivió con *Solanum nigricans*. Este también fue el fruto con mayores valores, tanto en el contenido de azúcares como de proteínas. Los valores de asimilación siguieron el mismo orden de los valores nutricionales. La conducta de alimentación, así como los tiempos de proceso y digestión de los frutos fueron diferentes para cada una de las tres especies probadas. *S. nigricans* es el fruto al que *S. ludovici* dedica más tiempo para su consumo. Las semillas de dos especies de *Solanum* sometidas a tres tratamientos para su germinación presentaron diferencias en cuanto a la cantidad de semillas germinadas y en cuanto a la velocidad de germinación.

El conjunto de elementos vertidos en los diferentes capítulos de este trabajo nos muestran una comunidad de murciélagos frugívoros con un número importante de especies pero desbalanceada en términos de las abundancias de cada una de las mismas, con solo dos o tres especies dominando la comunidad y por ende teniendo el mayor peso respecto a las interacciones de frugivoría. Sin embargo, cabe apuntar que conforme se conozca más acerca de la alimentación de las especies raras o escasas pudieran descubrirse interacciones específicas que afectan a especies particulares de plantas quizá no dispersadas por los murciélagos más abundantes. Esta estructura de la comunidad coincide con la presencia de una base de recursos alimentarios pobre en especies. A partir de los datos de las excretas recolectadas de los murciélagos en las redes y de los experimentos de selección de frutos podemos ver que entre las dos especies de murciélagos más abundantes parece haber un aprovechamiento de recursos que reduce la competencia interespecífica entre ellas, ya que *Dermanura tolteca* prefiere los frutos del árbol *Conostegia volcanalis*, mientras que *Sturnira ludovici* parece tener preferencia por las solanáceas *Solanum nigricans* y *Solanum aphyodendron*. Sin embargo, resulta evidente que ningún fruto por sí solo es capaz de proveer los nutrimentos suficientes para los murciélagos, por lo que la dieta de los mismos

debe incluir al menos varias especies de frutos y quizás otros elementos tales como néctar, polen o insectos.

Aunque el núcleo de la alimentación parecen ser unas pocas especies de plantas del bosque mesófilo de montaña, sus picos de abundancia y su contenido nutricional son lo suficientemente atractivos para generar la migración altitudinal de especies netamente tropicales a un ambiente subtropical. La dinámica migratoria es altamente estacional y está en concordancia con la abundancia de recursos necesarios para alcanzar el éxito reproductivo. La estructura poblacional de las especies dominantes indica que los individuos se están apareando en otro lugar, puesto que una gran cantidad de hembras llegan en un estado de preñez avanzada, y llegan al bosque mesófilo a dar a luz y criar a su progenie durante el periodo de lactancia. *Sturnira ludovici*, que es la especie más abundante, presentó una estrategia adicional diferente a las otras al reducir el número de machos presentes en el área, lo que llevaría a una maximización del éxito reproductivo al reducir la competencia intraespecífica por los recursos del bosque mesófilo de montaña.

#### Implicaciones para la conservación

En el caso de los murciélagos frugívoros es necesario tener presente que la eliminación de los bosques puede tener un efecto negativo en las poblaciones de especies de este gremio trófico. La estrategia para la conservación de los murciélagos frugívoros debe incluir de manera preponderante el mantenimiento de sus áreas de alimentación en áreas forestales. La conservación de los bosques debe incluir no solo el estrato arbóreo, sino de manera preponderante el estrato arbustivo. Es necesario conservar áreas de bosque mesófilo de montaña que aseguren el éxito en la reproducción de los murciélagos frugívoros y por tanto el mantenimiento de sus poblaciones. Sin embargo, esto no es suficiente. Debido a la dinámica de los patrones de fructificación de las plantas del bosque mesófilo, a los cuales hemos asociado el desplazamiento de los murciélagos, así como a la alta movilidad de estos, también resulta indispensable el mantenimiento de corredores migratorios altitudinales por donde los frugívoros puedan desplazarse para obtener frutos durante todo el año. De nada servirá conservar porciones de bosque mesófilo de montaña si durante la parte del año en que se encuentran en otra parte no tienen recursos suficientes para mantener sus poblaciones. Por

lo tanto es necesario diseñar estrategias de conservación con una perspectiva regional que consideren este tipo de procesos de amplias escalas espaciales y temporales.

Aunque las plantas en general no dependen solo de los murciélagos para dispersar sus semillas, estos realizan una dispersión de alta calidad, tanto por la cantidad de frutos que puede ser consumida y dispersada, como por la distancia a que pueden ser llevadas las semillas desde el árbol progenitor y porque generalmente no dañan las semillas al consumir los frutos. Así, son animales con un importante efecto sobre la regeneración y la sucesión secundaria de los bosques tropicales y subtropicales como el bosque mesófilo de montaña. Si se quiere lograr la reversión de la deforestación ocasionada por la tala inmoderada, los incendios forestales, el avance de la frontera agrícola y la ganadería, el éxito de las acciones de protección y regeneración se deberá en gran parte a la lluvia de semillas generada por estos murciélagos. Por lo tanto, en cualquier estrategia de recuperación de áreas de bosque mesófilo se debe considerar y reforzar el papel de los frugívoros. Las especies que fructifican durante los periodos de abundancia de murciélagos podrían ver afectadas sus capacidades de dispersión (y por tanto su incorporación en procesos de sucesión y regeneración) si las poblaciones de estos decrecen.

#### Futuras líneas de investigación

Durante el desarrollo de este trabajo generé mucha información acerca de la interacción entre los murciélagos frugívoros y las plantas del bosque mesófilo. Sin embargo, y como era de esperarse, surgieron nuevas preguntas cuya respuesta nos podría ayudar a entender mejor este sistema. A continuación esbozaré algunas de las principales líneas de investigación que sería interesante seguir desarrollando.

Dado que el bosque mesófilo se caracteriza como un conjunto heterogéneo de ecosistemas forestales de montaña con una amplia variabilidad en cuanto a su composición de especies y características ambientales, y a que la comunidad de murciélagos frugívoros puede variar en su composición a lo largo de la distribución geográfica del bosque mesófilo, es necesario realizar estudios similares a este en otras regiones con este tipo de vegetación; por ejemplo, resultaría interesante comparar entre las vertientes del Pacífico y del Golfo de México, o entre bosques de distintas latitudes (e. g. de Sinaloa, Jalisco y

Chiapas). Aunque aquí se presentó un apunte de las especies que consume la comunidad de murciélagos frugívoros en su conjunto, será importante complementar el conocimiento de los hábitos alimentarios de las especies menos abundantes, así como mejorar la información nutrimental de los frutos consumidos, de manera de tener una perspectiva mas completa de las implicaciones de la dieta tanto en términos del mantenimiento de las poblaciones de murciélagos y su éxito reproductivo, como del mejor entendimiento de las presiones de selección mutuas que pueden estar afectando el desarrollo evolutivo de la interacción.

Necesitamos conocer los refugios nocturnos, el ámbito hogareño, las áreas de actividad y los patrones de movimiento de los murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña y las zonas adyacentes de bosques de pino-encino y vegetación secundaria, ya que esto nos ayudaría a entender por un lado la dimensión espacial de las interacciones de frugivoría y por el otro evaluar la aportación de los murciélagos a la lluvia de semillas y por ende los procesos de dispersión de las especies vegetales, tanto dentro del BMM como en las áreas adyacentes.

En vista de la dinámica migratoria que presenta la comunidad de murciélagos frugívoros del bosque mesófilo en la ECLJ, será importante realizar estudios acerca de sus poblaciones en la parte baja del rango altitudinal de la Sierra de Manantlán y zonas adyacentes. Ello nos permitirá completar la visión acerca de los hábitats utilizados por estas especies a nivel regional, los recursos de alimentación que encuentran en otros tipos de vegetación y su relación con la dinámica reproductiva de los murciélagos (que podría apuntar a patrones bimodales de reproducción si utilizaran áreas con alta cantidad de recursos durante el invierno). En el caso de *Sturnira ludovici*, podríamos determinar si efectivamente hay una migración diferencial entre sexos (y las áreas donde ocurren los apareamientos) o si es una población con menos machos que hembras. Por otro lado, sería interesante buscar los factores clave que disparan el proceso de migración y las rutas que esta sigue.

Desde una perspectiva evolutiva, para determinar si la relación de frugivoría entre dos especies o grupos de especies es verdaderamente de tipo mutualista, es necesario orientar la investigación para responder tres cuestiones básicas acerca de la interacción.

Fleming y Sosa (1994) las han enfocado en función de los servicios de dispersión que realizan los animales: 1) ¿Es legítima? Una vez que los frutos son tomados por el animal, las semillas podrían ser destruidas por efectos físicos (e. g. masticación) o químicos (i. e. jugos gástricos), por lo que podríamos considerar como dispersores legítimos a aquellos animales que tratan las semillas de manera que puedan germinar, ya sea descartándolas del alimento o pasándolas a través del tracto digestivo sin dañarlas. De hecho, en algunos casos se requiere el paso de las semillas a través de un animal para que ocurra la escarificación necesaria para la germinación. 2) ¿Es eficiente? Este término se refiere a la deposición de semillas en sitios adecuados y en cantidades suficientes para mantener la población de plantas, compensando la pérdida de aquellas que son depositadas en sitios donde la germinación o el crecimiento de las plántulas será imposible. 3) ¿Es efectiva? La efectividad de la dispersión se debe evaluar comparando la cantidad de plántulas que son aportadas a la población por las diferentes especies de animales dispersores. En todo caso, la validez del mutualismo reside en que sobrevivan suficientes plántulas para aportar individuos reproductivos a la población.

Los criterios propuestos por estos autores son completamente válidos; sin embargo, cabe mencionar que fueron propuestos considerando únicamente el efecto de la interacción sobre la planta. Por lo tanto, aquí propongo algunos criterios adicionales para complementar la idea sobre el valor de la interacción para el animal participante. En este sentido, la legitimidad se podría establecer si el animal consume la especie de planta de manera regular dentro de su dieta. Si la interacción es eficiente, el consumo de los frutos de una especie le permitirá mantenerse y desarrollar sus actividades diarias durante el periodo de fructificación, es decir, obteniendo de ellos una parte de los nutrimentos y la energía necesaria para vivir. Si el grado de importancia del fruto es alto para el animal (comparativamente con otras especies de plantas), de manera que las variaciones en el recurso afecten su dinámica poblacional y reproductiva, estaremos frente a una relación de frugivoría efectiva. Estos nuevos criterios que aquí sugiero deberán desarrollarse más, tanto conceptualmente como en su evaluación mediante trabajo de campo.

Para complementar la información acerca de la dieta de los murciélagos frugívoros es necesario realizar una caracterización general de los frutos zoócoros del bosque mesófilo



de montaña, para identificar todos aquellos con potencial de ser dispersados por murciélagos y enfocar investigaciones específicas sobre ellos. Así mismo, deberían realizarse estudios detallados acerca de la fenología del bosque mesófilo y los factores ambientales que afectan sus patrones de fructificación y, por ende, la disponibilidad de recursos para los animales frugívoros de este ecosistema.

Por otro lado, es necesario incrementar el conocimiento de los dispersores específicos de cada especie de planta y comprender las implicaciones de su interacción espacial y temporal en términos de la dispersión y germinación de semillas, y la sobrevivencia de plántulas, lo cual tendrá consecuencias a nivel poblacional y de la comunidad. En este mismo contexto se debe evaluar la importancia del manejo de los frutos y su paso por el tracto digestivo de los murciélagos en los porcentajes y la velocidad de germinación en el contexto de condiciones naturales de los bosques subtropicales de montaña y otros tipos de vegetación adyacentes.

Finalmente, en el aspecto de biología de la conservación, se considera que las zonas y los hábitats que representan transiciones biogeográficas serán de los primeros sitios que evidenciarán modificaciones en el contexto del cambio climático global. Al tener el bosque mesófilo de montaña este carácter transicional es posible que los factores que influyen en la interacción de frugivoría reflejen dichas modificaciones. Por ello, sería importante diseñar estudios que den un seguimiento de largo plazo a las tendencias poblacionales tanto de los murciélagos frugívoros como de los frutos que son dispersados por ellos. Uno de los elementos que podrían evaluarse y tomarse en consideración para detectar cambios de largo plazo serían las respuestas reproductivas y poblacionales a los cambios en abundancia de los recursos de alimentación. Por otro lado, también es necesario evaluar el impacto de largo plazo que pudieran tener los cambios en poblaciones de murciélagos en la dinámica del bosque mesófilo de montaña y en su conservación.

## BIBLIOGRAFÍA

Los números entre paréntesis y negrillas al final de cada cita, corresponden a los capítulos donde esta aparece.

- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-58. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.) Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp. **(4)**
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1995. Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega. Barcelona, España. 886 pp. **(1)**
- Bonaccorso, F. J. y S. R. Humphrey. 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. Tropical Rain-Forest: The Leeds Symposium, pp. 169-183. **(4,6)**
- Bonaccorso, F. J. y T. J. Gush. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. J. Anim. Ecol. 56: 907-920. **(5)**
- Bozinovic, F. y C. Martínez del Río. 1996. Animals eat what they should not: why do they reject our foraging models. Rev. Chilena Hist. Nat., 69:15-20. **(5,6)**
- Briones, M. A. y V. Sánchez-Cordero. 1999. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice *Liomys pictus* (Rodentia:Heteromyidae). Studies in Neotropical fauna and environment, 34(2):65-71. **(6)**
- Bronson, F. H. 1989. Mammalian reproductive biology. The University of Chicago Press, Chicago. 325 pp. **(4,5)**
- Brown, J. H. 2003. Macroecología. Fondo de Cultura Económica. México D. F. México 379 pp. **(6)**
- Bullock, S. H., y A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica, 22:22-35. **(4)**
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 847 pp. **(1, 2)**
- Choe, T. H. y K. V. Thimann. 1975. The metabolism of oat leaves during senescence. III. The senescence of insolated chloroplasts. Plant Physiol., 55:828-834. **(6)**
- Dinerstein, E. 1983. Reproductive ecology of fruit bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Tesis doctoral. University of Washington. 136 pp. **(3,6)**

- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18:307-318. **(1,3,4,5,6)**
- Dubois, M. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28:356. **(6)**
- Emmons, L. H. 1997. Neotropical rainforest mammals. Chicago University Press, Chicago. 307 pp. **(4)**
- Findley, J. S. 1993. Bats. A community perspective. Cambridge University Press. Cambridge. 167 pp. **(4)**
- Fleming, T. H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *Amer. Zool.* 19: 1157-1172. **(5)**
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia*, 51: 42-46. **(5)**
- Fleming, T. H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118. En: *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T. H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. 392 pp. **(1,3,4,5,6)**
- Fleming, T. H. 1988. The short tailed fruit-bat: A study in plant animal interactions. The University of Chicago Press, Chicago. 365 pp. **(1,4,5,6)**
- Fleming, 1991. The relationship between body size, diet and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *J. Mamm.*, 72:493-501 **(6)**
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources?. Pp. 355-391. En: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions* (M. D. Hunter, T. Ohgushi, y P. W. Price, eds.). Academic Press, San Diego. **(1,4,5,6)**
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Reproductive Botany* (suplemento de *Biotropica*), 13:45-53. **(1,3,5)**
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *J. Mamm.*, 67(4):660-671. **(6)**
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53:653-670. **(4)**
- Fleming, T. H. Y P. Eby. 2003. Ecology of bat migration. Pp. 156-208. En: *Bat ecology* (T. H. Kunz y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. Chicago. 779 pp. **(4)**
- Fleming, T. H. y V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mamm.*, 75:845-851. **(1,5,7)**

- García, E. 1972. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 246 pp. **(2)**
- Gardner, A. 1977. Feeding habits. En: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part II (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ., 13:293-350. **(3,6)**
- Gautier-Hion, A., J. -M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J. P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, A. Mounqazi, C. Roussilhon, and J. M. Thiollay. 1985. Fruit characteristics as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65: 324-337. **(5)**
- Gentry, A. H. 1983. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 69:557-593. **(2)**
- Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2000. Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: Consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica*, 32(3):552-556. **(6)**
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 327-367. En: Ecology of bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. **(1,5,6)**
- Heithaus, E. R. y T. H. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Ecol. Monogr.*, 48:127-143. **(3)**
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. W. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56:841-854. **(3,4,5,6)**
- Herbst, L. H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica*, 18:39-44. **(6)**
- Herbst, L. H. 1988. Methods of nutritional ecology of plant visiting bats. Pp. 233-246. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp. **(6)**
- Hernández, A. 1989. Disacaridasas intestinales en murciélagos filostomoideos (Chiroptera:Mammalia). Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias, Universidad de Guadalajara. **(6)**
- Hernández, A. y C. Martínez del Río. 1992 Intestinal disaccharidases in five species of phyllostomid bats. *Comp. Biochem. Physiol.*, 103B:105-111. **(6)**

- Hernández-Conrique, D., L. I. Iñiguez-Dávalos y J. F. Storz. 1997. Feeding selectivity of phyllostomid fruit bats in a subtropical montane cloud forest. *Biotropica*, 29(3):376-379. (5)
- Herrera, C. M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why don't they behave as they should?. Pp. 5-18. En: *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T. H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. 392 pp. (6)
- Holdridge, L. R. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica. 216 pp. (2)
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-184. En: *Seed dispersal* (Murray, D. R., ed.). Academic Press. Australia. (1,4,6)
- Howe, H. F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: Where does the paradigm stand?. Pp. 3-13. En: *Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects* (T. H. Fleming y A Estrada, eds.). *Vegetatio*, 107/108. (6)
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13:201-228. (1)
- Howell, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp. Biochem. Physiol.*, 48A:263-276. (6)
- Humphrey, S. R. y F. J. Bonaccorso. 1979. Population and community ecology. En: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part III* (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). *Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ.*, 16:409-441. (1,3,4,6)
- INE. 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, México. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). México, D.F. 201 pp. (2)
- Iñiguez Dávalos, L. I. 1987. Los quirópteros de la Sierra de Manantlán: Determinación de especies y su distribución altitudinal. Tesis de licenciatura en biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara. 110 pp. (2)
- Iñiguez Dávalos, L. I. 1993. Patrones ecológicos de la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán, Jalisco. Pp. 355-370. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones especiales, Vol. 1. México, D.F. 464 pp. (2)
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219: 187-189. (5)

- Janzen, D. H., G. A. Miller, J. Hackforth-Jones, C. M. Pond, K. Hooper y D. P. Janos. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*, 57:1068-1075. (1)
- Jardel, E. J. 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia*, 22:9-26. (2)
- Jardel, E. J. (coord.). 1992. Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Editorial Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 315 pp. (2)
- Jardel, E. J., A. L. Santiago, M. E. Muñoz M. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia*, 30:20-28. (2)
- Jardel, E. J., E. Ezcurra, A. L. Santiago P., M. Ramírez R. y P. Cruz C. En prep. Landscape patterns and succession in pine-oak and mountain broad-leaved forest in the Sierra de Manantlán, México. Manuscrito inédito, 42 pp. (2)
- Jennes, R. y E. H. Studier. 1976. Lactation and milk. En: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part I* (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). *Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ.*, 10:201-218. (4)
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Amer. Nat.*, 145:163-191. (1)
- Karasov, W. H., D. Phan, J. M. Diamond y F. L. Carpenter. 1986. Food passage and intestinal nutrient absorption in hummingbirds. *Auk*, 103:453-464. (6)
- Kleiber, M. 1961. *Fire of life: an introduction to animal energetics*. John Wiley & Sons. Nueva York. (6)
- Korine, C., Z. Arad y A. Arieli. 1996. Nitrogen and energy balance of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* on natural fruit diets. *Physiol. Zool.*, 69:618-634. (6)
- Kunz, T. H. y A. Kurta. 1988. Capture methods and holding devices. Pp.1-29. En: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. H. Kunz, Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp. (3,4)
- Larcher, W. 1975. *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag, Nueva York. 525 pp. (5)
- Law, B. S. 1992. The maintenance nitrogen requirements of the Queensland Blossom Bat (*Syconycteris australis*) on a sugar/pollen diet: Is nitrogen a limiting resource? *Physiol. Zool.*, 65:634-648. (6)

- Levey, D. J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.*, 58:251-269. **(1,4)**
- Lowry, O. H., N. J. Rosenbrough, A. L. Farr y R. J. Randall. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193:10. **(6)**
- Luna Vega, I y J. Llorente B (eds.). 1993. Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F., México. 588 pp. **(1)**
- Martínez del Río, C. 1994. Nutritional ecology of fruit eating and flower visiting birds and bats. Pp: 103-127. En: *The digestive systems in mammals* (D. J. Chivers y P. Langer, eds.). Cambridge Univ. Press. **(1,4,6)**
- Martínez del Río, C., H. G. Baker e I. Baker. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia*, 48:544-551. **(6)**
- Martínez del Río, C. y W. H. Karasov. 1990. Digestion strategies in nectar- and fruit-eating birds and the sugar composition of plant rewards. *Amer. Nat.*, 103:618-637. **(6)**
- Martínez del Río, C. y C. Restrepo. 1992. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio*, 107:205-216. **(6)**
- Martínez Gallardo, R. y V. Sánchez-Cordero. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *J. Mamm.*, 74:436-442. **(6)**
- Martínez R., L. M., J. J. Sandoval y R. D. Guevara G. 1991. El clima de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México, y su área de influencia. *Agrociencia, Serie Agua-suelo-clima*, 2:107-119. **(2)**
- Moermond, T. C. y J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: Patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. Pp. 865-897. En: *Neotropical ornithology* (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton R. S. Ridgely y N. G. Smith, eds.). *Ornithological Monographs* 36. **(1,4,5)**
- Morrison, D. H. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59:716-723. **(6)**
- Morrison, D. H. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*, 45:270-273. **(1,4,6)**
- Muñoz Mendoza, M. E. 1992. Distribución de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. 102 pp. **(2,4)**

- Orozco-Segovia, A., C. Vásquez-Yanes, M. A. Armella y N. Correa. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 365-377. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, Vol. II. (A. Gómez-Pompa y S. del Amo, eds.). Inst. Nac. Invest. Rec. Bióticos, Xalapa, Ver. 421 pp. **(3,5)**
- Puig, H. 1974. Végétation de la Huasteca, Mexique. Pp. 223-254. En: Mission archéologique et ethnologique Française au Mexique. **(2)**
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-104. En: The ecology of bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp. **(4)**
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp. 31-46. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp. **(4)**
- Rathcke, B., y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 16:179-214. **(4)**
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. LIMUSA, México. 432 pp. **(2)**
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mexicana, 14:3-21. **(2)**
- Sallabanks, R. y S. P. Courtney. 1993. On fruit-frugivore relationships: variety is the spice of life. Oikos, 68:567-570. **(1)**
- Sánchez Velásquez, L. R. 1988. Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Tesis de maestría, Colegio de postgraduados. Chapingo, México. 54 pp. **(2)**
- Sánchez Velásquez, L. R., J. Rosales-Adame, R. Pineda-López y A. Saldaña-Acosta. 1996. Descripción cuantitativa de los bosques de la Estación Científica Las Joyas de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Bol. Inst. Bot. Universidad de Guadalajara, 4(1-3):79-155. **(4)**
- Santiago, A. L. 1992. Estudio fitosociológico del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. **(2)**
- Schmidt-Nielsen, K. 1975. Animal physiology. Cambridge University Press, Londres. **(6)**
- Schöndube F., J. E. 1994. Interacciones entre *Sturnira ludovici* (Chiroptera: Phyllostomidae) y plantas del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México: una aproximación mutualista. Tesis de licenciatura, Univ. de Guadalajara, Guadalajara, México. **(5)**



- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108:15-29. (1)
- Stashko, E. 1989. Interactions between plant-eating bats and plants of economic importance in Latin America. Reporte interno del Fondo Mundial para la Conservación de la Naturaleza (WWF). 120 pp. (4)
- Stashko, E. R. y E. Dinerstein. 1988. Methods of estimating fruit availability to frugivorous bats. Pp. 221- 231. En: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. H. Kunz, Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp. (4)
- Stoner, K. 1997. Changes in abundance and sex ratios of frugivorous and nectarivorous bats in tropical dry forest and their implication for seasonal migration. En: *Topical diversity: Origins, maintenance and conservation. Memorias del 1997 Symposium and Annual Meeting of The Association for Tropical Biology and The Organization for Tropical Studies*. San Jose, Costa Rica. 15-20 June, 1997. 124 pp. (4)
- Stoner, K. 2001. Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Can. J. Zool.*, 79:1626-1633. (4)
- Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiol. Zool.*, 57:457-467. (1,4,6)
- Thomas, D. W. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. Pp. 211-220. En: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. H. Kunz, Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp. (3)
- Thompson, J, N, 2003. El proceso coevolutivo. Fondo de Cultura Económica, México D. F. 418 pp. (1)
- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. Pp. 93-111. En: *Biological diversification in the tropics* (G. Prance, ed.). Columbia Univ. Press. New York. (2)
- Tomas-Vega, M. L. 1992. Caracterización de la variación de algunos componentes químicos en la pulpa y semilla del fruto pitaya *Stenocereus queretaroensis* (Webwe) Buxbaum. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. (6)
- Utzurum, R. C. B. 1998. Geographic patterns, ecological gradients, and the maintenance of tropical fruit bat diversity – the Philippine model. Pp. 342-353. En: *Bat biology and conservation* (T. H. Kunz y P. A. Racey, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA. (1)

- Van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Nueva York. 215 pp. **(6)**
- Vázquez G., J. A., R. Cuevas G., T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana M. y L. Guzmán H. 1995. Flora de Manantlán. Plantas vasculares de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Sida, Bot. Misc., 13:1-312. **(2,3)**
- Vazquez-Yanes, C., A. Orozco, G. Francois y L. Trejo. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. Biotropica, 7:73-76. **(3)**
- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. En: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part III (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ., 16:317-378. **(4)**