UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"DETERMINACIÓN DE FUENTES DE PROTEÍNA EN LA ALIMENTACIÓN DE *Habia fuscicauda* (AVE: THRAUPIDAE) EN LOS TUXTLAS VERACRUZ, MEDIANTE EL ANALISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES DE CARBONO Y NITRÓGENO"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

ANGELICA PATRICIA HERNÁNDEZ CRUZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO

2005

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR
m. 346721

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Determinación de fuentes de proteína en la alimentación de Habia fuscicauda (Ave: Thraupidae) en Los Tuxtlas Veracruz, mediante el análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno"

realizado por Angélica Patricia Hernández Cruz

con número de cuenta 08922714-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario	Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo.
Propietario	M. en C. José Juan Flores Martínez.
Propietario	M. en C. María Patricia Guadarrama Chávez.
Suplente	Biol. Juana Margarita Garza Castro.
Suplente	Biol. Tamara Guadalupe Osorno Sánchez.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGÍA

Dedicado a mis Padres.

Seferino Hernández y Rufina Cruz por su amor y apoyo.

A mis abuelos: Juan, Fidelfa y Carmen.
A mis hermanos: Silvia, Tere, Juana, Olga, Marco Antonio, Ricardo y Alejandro.
A mis sobrinos: Alma, Oscar, Yessenia, Daniela, Luis Alberto, Juan Carlos, Mónica, Hugo, Yazmín, Karel, Taide, Marlen, Marco, Michelle y Citlali.
A mis tíos: Leonor, Lorenzo Pablo, Gaspar, Dionisio y Teresa.
A mis primos: Marcia, Dulce, Lourdes, Susana, Rosalba, Juan, Gustavo y Nancy.

Por compartir penas y alegrías.

A mis amigos por la dicha de haberlos conocido.

Gracias.

AGRADECIMIENTOS.

Agradezco al Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo por la dirección de este trabajo.

A los sinodales por sus sugerencias.

M. en C. José Juan Flores Martínez.

M. en C. María Patricia Guadarrama Chávez.

Biol. Juana Margarita Garza Castro.

Biol. Tamara Guadalupe Osorno Sánchez.

A CONACYT por el apoyo en el proyecto 31849-N

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

A Angel, Malinalli, Ramón, Julio, Pablo, Baldo, Waldemar, Alejandra, David Curiel, Álvaro Campos, José Luis, y Tomás Martínez por su apoyo en el campo y laboratorio.

Al personal de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas" Veracruz (IBUNAM).

A todos mis compañeros de Laboratorio por compartir el espacio de trabajo.

ÍNDICE

Resumen 1

Introducción 2

Objetivos 8

Hipótesis 9

Método 10

1. Aspectos generales de la especie 10

1.1. Morfología 10

1.2. Distribución 11

1.3. Hábitos y Alimentación 12

1.4. Aspectos reproductivos 13

2. Zona de estudio 13

2.1. Ubicación 13

2.2. Clima 14

2.3. Vegetación 15

2.4. Fenología 16

2.5. Fauna 17

3. Trabajo de campo 17

3.1. Sitios muestreados 17

3.2. Toma de muestras 20

4. Trabajo de laboratorio 21

4.1. Análisis de muestras 21

4.2. Análisis de Isótopos estables 21

5. Análisis estadístico 25

Resultados 26

Discusión 32

Conclusiones 38

Literatura citada 39

Apéndices 54

RESUMEN

Se determinó el aporte de proteína de frutos e insectos, en la dieta de *Habia fuscicauda* (Thraupidae), el origen fotosintético de sus fuentes de alimento y su variación en relación con la fenología de fructificación de especies vegetales durante un ciclo anual en la selva alta perennifolia de "Los Tuxtlas", Veracruz. Para llevar a cabo este estudio bimensual se colectó sangre de 56 individuos de *Habia fuscicauda* mismas que se analizaron mediante la técnica de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Esta información se complementó con la determinación taxonómica del alimento ingerido a partir de la revisión visual de excretas. Los resultados indicaron que *H. fuscicauda* presentó variación en el consumo de frutos (71.9%) e insectos (28.1%) como fuente de nitrógeno, siendo los frutos con vía fotosintética C_3 (83%) la fuente principal de proteínas la mayor parte de año, mientras que el consumo de insectos predominó durante los meses de enero y febrero correspondientes a la época de nortes y la época de baja producción de frutos. Por lo tanto se puede afirmar que en la selva alta perennifolia de la región de "Los Tuxtlas", Veracruz, *H. fuscicauda* es un ave con tendencia a la frugivoría.

INTRODUCCIÓN

Las aves presentan diversos hábitos alimentarios que incluyen la ingesta de artrópodos, peces, aves, anfibios, reptiles, mamíferos, frutos, semillas, néctar, hojas y flores (Snow 1981; Herrera 1984; Smith y Rotenberry 1990; Bairlein 1996). La frugivoría en particular es de gran importancia ecológica ya que muchas especies vegetales dependen de las aves para la dispersión de sus semillas y ello a su vez influye en la dinámica y regeneración natural de los ecosistemas (Estrada *et al.*1984; Herrera 1984; Martin 1984; Smith y Rotenberry 1990; Ortiz-Pulido 1994).

Los frutos en los trópicos son generalmente ricos en carbohidratos y agua, y relativamente pobres en proteínas (Morton 1973; Foster y McDiamid 1983; Izhaki 1993).

Por consiguiente, en general se considera que los frutos son fuentes ricas de energía pero no son una fuente adecuada de proteínas para satisfacer las necesidades metabólicas, particularmente en la formación de nuevos tejidos, plumas y durante el periodo reproductivo (White 1993; Klasing 1998). Son pocas las especies de aves que presentan una alimentación exclusivamente de frutos durante toda su vida, como es el caso del guacharo *Steatornis caripensis* y el barbudo *Procnias averan* (Snow 1962,1970).

Por otro lado, se ha encontrado que varias especies de aves pueden mantenerse con bajos requerimientos de nitrógeno (RMN; Bairlein 1996), como es el caso del Ruiseñor *Pycnonotus xanthopygos* (RMN = 580 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$; Izhaki 1994), el Chinito *Bombycilla cedrorum* (RMN = 264.3 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$; Witmer 1998), el Loro arcoiris *Trichoglossus haematodus* (RMN = 240 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$; Frankel y Avram 2001), el Perico común *Melopsittacus undulatus* (RMN = 380 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$; Pryor 2003), el loro aguileño *Psittrichas fulgidus* (RMN = 320 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$; Pryor 2003), y el Loro rojo *Eos bornea* (RMN = 130 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$; Pryor 2003). Sin embargo, muchas especies de aves consideradas frugívoras complementan su dieta con insectos, como es el caso de algunos miembros del orden passeriformes que consumen frutos e ingieren insectos y ocasionalmente pequeños vertebrados (Moermond y Denslow 1985; White 1993; Klasing 1998). A su vez, un gran número de especies consideradas insectívoras, carnívoras, granívoras y nectarívoras incluyen frutos en su dieta durante ciertas épocas del año (Morton 1973; Moermond y Denslow 1985; Howe 1986; Bairlein 1996).

En la selva alta perennifolia de los Tuxtlas Veracruz, la mayor parte de las especies vegetales utilizan la vía fotosintética C_3 ya que son pocas las especies que presentan vía fotosintética CAM (Estrada *et al.* 1985; Ibarra-Manríquez *et al.* 1997a), las cuales presentan fluctuaciones estacionales en los periodos de fructificación. En la temporada seca (marzo-mayo) la fructificación se ve reducida mientras que en los primeros seis meses de la temporada de lluvias (junio-

noviembre) se presentan dos picos de fructificación importantes. El primero se presenta entre mayo y julio y el segundo entre septiembre y octubre. Por último, en la época de nortes (diciembre-febrero) los frutos escasean considerablemente (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Estrada y Coates-Estrada 2001), por lo que los animales complementan su dieta en función del alimento disponible y de sus demandas fisiológicas (Estrada y Coates-Estrada 2001; Herrera *et al.* 2001; Herrera *et al.* 2003). En particular, se ha observado que la Tangara selvática (*Habia fuscicauda)* presenta una ingesta diferencial de frutos e insectos a través del año (Estrada *et al.* 1984; Coates-Estrada y Estrada 1988; Coates-Estrada y Estrada 1989; Puebla 1997). Sin embargo, no se tienen datos sobre cuál de estos recursos es la fuente principal de proteína a lo largo de todo el ciclo anual.

Existen diversos métodos para el análisis de hábitos alimentarios en aves, tales como las observaciones directas, el análisis visual de excretas, contenido estomacal y la regurgitación forzada (Sutton 1951; Dillery 1965; Rosenberg *et al.* 1982; Estrada *et al.* 1984; Martin 1984; Rosenberg y Cooper 1990). Si bien estas técnicas proporcionan información taxonómica del alimento ingerido, no ofrecen información sobre la asimilación del alimento y por tanto del valor nutricional del mismo (Tieszen *et al.* 1983). En forma reciente, se ha implementado el análisis de isótopos estables a las diversas técnicas para estudiar los hábitos alimentarios de las aves (Hobson y Clark 1992a). El análisis de isótopos estables de carbono, hidrógeno, nitrógeno y azufre ha sido previamente implementado en estudios de

biogeoquímica, fisiología, análisis bioantropológicos, análisis de control de calidad de alimentos, movimiento de nutrientes a través del ecosistema, eco-fisiología de animales, así como en estudios del ciclo del agua (Peterson y Fry 1987; Ramos *et al.* 1991; Handley y Raven 1992; Lajtha y Michener 1994; Herrera *et al.*1998, 2001, 2002, 2003).

Los isótopos estables son elementos con el mismos número de electrones y protones, pero que difieren en el número de neutrones, por lo tanto los isótopos tienen diferente masa atómica. Se consideran estables porque permanecen constantes en los restos de algunos tejidos orgánicos, aun después de la muerte del organismo (Masterton *et al.* 1989). Existen dos isótopos estables para el carbono (^{12}C y ^{13}C) y dos para el nitrógeno (^{14}N y ^{15}N). Las plantas incorporan estos isótopos a través de la fijación del nitrógeno y durante la fotosíntesis. Los animales incorporan directamente ambos isótopos en sus tejidos en el caso de los herbívoros o indirectamente si son animales carnívoros (Fleming 1995) .

Para el caso de estudios alimentarios en aves passerinas, los estudios son escasos. Hobson (1999) analizó la composición isotópica de C y N en plumas de aves en un bosque boreal (*Seiurus aurocapillus, Vermivora peregrina*) y un área de cultivo (*Dumetella carolinensis, Vireo gilvus*) para comparar sus fuentes de carbono y nitrógeno. El autor no encontró diferencias significativas en la composición isotópica de carbono entre ambos sitios, pero si en la composición

isotópica de nitrógeno. Herrera *et al.* (2003) utilizaron el análisis de isótopos estables de C y N para delinear niveles tróficos y analizar la contribución relativa del origen fotosintético de plantas C_3 y CAM-C_4 en la dieta de 23 especies de aves de la selva alta perennifolia de los Tuxtlas, Veracruz. Mediante el análisis isotópico de nitrógeno se separaron varios niveles tróficos, como es el caso de especies que obtienen sus proteínas principalmente de plantas, insectos o de ambos. El análisis isotópico de carbono reveló que la mayoría de las aves se alimentan de plantas que utilizan la vía fotosintética C_3. ejemplos: *Euphonia hirundinaceae*, *Habia fuscicauda*, *Pipra mentalis*.

La ventaja de esta técnica es que permite identificar patrones generales de alimentación, basados en la asimilación de los isótopos en el tejido animal. Es decir, el análisis proporciona información sobre la importancia nutricional de grupos generales de alimento que difieren en su composición isotópica. Además, se puede obtener información a corto, mediano y largo plazo de acuerdo al tejido que se analice. Por ejemplo, el análisis de tejido óseo proporciona información sobre la dieta del animal a lo largo de su vida, el análisis de tejido muscular proporciona información de los últimos dos meses de la dieta, la sangre revela la dieta del animal alrededor de 12 días previos a la toma de la muestra y en el caso de muestras de hígado y pelo se estima entre 2.6 y 47.5 días antes de la colecta del animal (DeNiro y Epstein 1978; Tieszen *et al.* 1983; Hobson y Clark 1992b).

Uno de los avances importantes dentro de este campo es el poder hacer uso de muestras sin tener que sacrificar a los individuos y aprovechar material orgánico como: plumas y sangre (Hobson y Clark 1992a, 1993; Hobson 1999). La combinación de técnicas tradicionales y el análisis de isótopos estables es una estrategia adecuada para el estudio de los hábitos alimentarios en aves (Hobson y Clark 1993; Fleming 1995).

Por lo anterior es importante conocer las fuentes y el origen fotosintético de las proteínas ya que son indispensables en la formación de nuevos tejidos (Foster 1978). En el caso especifico de la selva de los Tuxtlas la fragmentación puede alterar los patrones de conducta, alimentación y reproducción de las especies frugívoras y en particular de *H. fuscicauda*. Siendo ésta un ave residente y común de la zona (Coates-Estrada y Estrada 1985) nos puede dar información sobre la dinámica de la especie ya que poco se conoce acerca de las interacciones entre los individuos y la presión ejercida producto de la fragmentación de la zona, ya que muchas especies dependen de la abundancia y disponibilidad de los recursos .

En el presente estudio se determinó el aporte de proteína de frutos e insectos, así como el origen fotosintético de las fuentes de alimento en *H. fuscicauda* (Thraupidae) y su variación durante un año de acuerdo a la fenología de fructificación en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz. Para tal

efecto se obtuvieron muestras de sangre cada dos meses, las cuales se analizaron mediante la técnica de isótopos estables de carbono y nitrógeno. El análisis isotópico se complementó con la información taxonómica del alimento ingerido a partir de la revisión visual de excretas.

OBJETIVO GENERAL

Conocer las fuentes de proteína de la alimentación de *Habia fuscicauda*, durante un ciclo anual en una selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz.

Objetivos particulares

- Cuantificar el aporte de fuentes de proteína de origen vegetal y animal en la alimentación de *Habia fuscicauda* a partir del análisis de isótopos estables de N.
- Determinar el origen fotosintético de las fuentes de proteína a partir del análisis de isótopos estables de C.
- Realizar un análisis visual de excretas como identificación taxonómica de las fuentes de proteína.

efecto se obtuvieron muestras de sangre cada dos meses, las cuales se analizaron mediante la técnica de isótopos estables de carbono y nitrógeno. El análisis isotópico se complementó con la información taxonómica del alimento ingerido a partir de la revisión visual de excretas.

OBJETIVO GENERAL

Conocer las fuentes de proteína de la alimentación de *Habia fuscicauda*, durante un ciclo anual en una selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz.

Objetivos particulares

- Cuantificar el aporte de fuentes de proteína de origen vegetal y animal en la alimentación de *Habia fuscicauda* a partir del análisis de isótopos estables de N.
- Determinar el origen fotosintético de las fuentes de proteína a partir del análisis de isótopos estables de C.
- Realizar un análisis visual de excretas como identificación taxonómica de las fuentes de proteína.

HIPÓTESIS

1) Se presentarán fluctuaciones a lo largo del año en el aporte de proteínas vegetal y animal en la dieta de *Habia fuscicauda*. Durante la temporada seca (marzo-mayo) y en los primeros seis meses de la temporada de lluvias (junio-noviembre) los frutos serán la principal fuente de proteína, mientras que en la época de nortes (diciembre-febrero) los insectos incrementarán su importancia debido a la escasez de frutos por la fenología de las especies vegetales.

2) Debido a que las plantas C_3 ocupan el mayor porcentaje de la vegetación en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas en comparación con las plantas CAM y C_4, la fuente principal de proteína en la dieta de *Habia fuscicauda* será de origen fotosintético C_3

MÉTODO

1. ASPECTOS GENERALES DE LA ESPECIE.

Habia fuscicauda pertenece a la familia Thraupidae y su nombre común es Tangara hormiguera, selvática o Rojisucia. (Hellmayr 1936; American Ornithologists´Union A. O. U. 1983 y Peterson y Chalif 1989).

1.1. Morfología

Habia fuscicauda es un ave passeriforme de tamaño mediano (175 a 200 mm) con un peso promedio de 30 g. Las hembras son de color café oscuro u olivo, la garganta y barbilla de color amarillo ocre claro y las partes inferiores más claras al resto del cuerpo y sin corona. Los machos son de color rojo oscuro y opaco, en la parte superior de la cabeza presentan una corona rojiza la cual en ocasiones se encuentra oculta, la garganta se distingue por ser de color rojo brillante al resto del cuerpo. Esta coloración la presentan cuando son maduros; cuando son inmaduros la coloración es similar a las hembras, el pico es negro y grueso y las patas café claro (Peterson y Chalif 1989; Howell y Webb 1995) (Figura 1).

a) b)

Figura 1. Fotografía de *H. fuscicauda*, a) individuo masculino, b) individuo femenino. Foto tomada por David Curiel.

1.2. Distribución

Presenta una distribución neotropical desde el este de México hasta el norte de Colombia. En México se distribuye en la vertiente del Golfo, desde el sur de Tamaulipas, Veracruz, el norte de Oaxaca, norte de Chiapas, la Península de Yucatán y la vertiente del Pacífico en Chiapas. Es común encontrarlas desde el nivel del mar hasta los 1200 m (Peterson y Chalif 1989; Howell y Webb 1995). Para la zona de Los Tuxtlas *H. fuscicauda* se encuentra en vegetación secundaria, y parches de vegetación primaria (Coates-Estrada y Estrada 1988; Puebla 1997) (Figura 2).

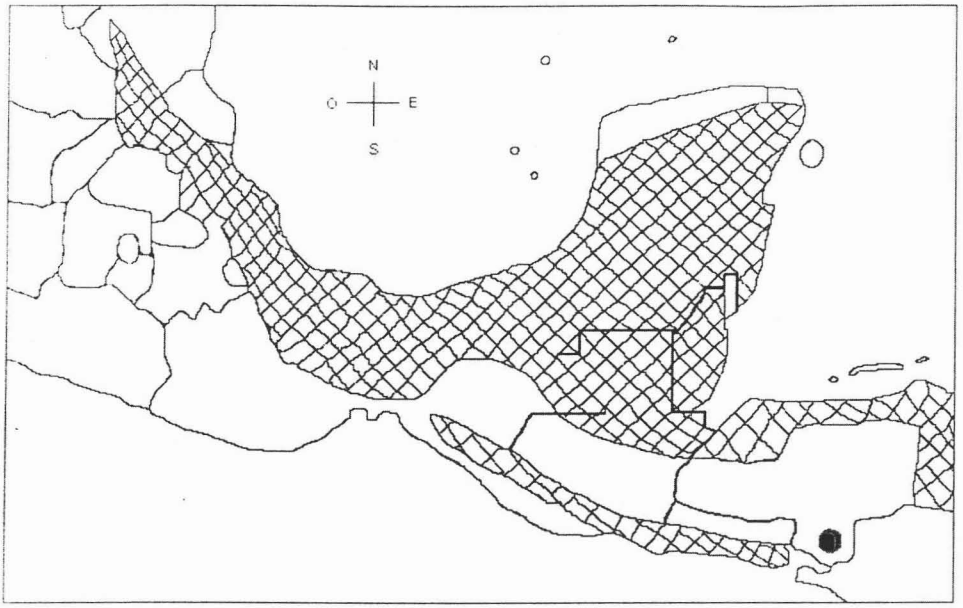

Figura 2. Mapa de distribución de *H. fuscicauda* en México

1.3. Hábitos y alimentación

Habia fuscicauda es una especie gregaria que por sus hábitos de forrajeo y alimentación, se le ha asociado con varias especies de aves insectívoras que con frecuencia siguen a las oleadas de insectos, en hábitat de vegetación continua y en fragmentos (Rosenberg *et al.* 1982; Van Dorps 1985; Coates-Estrada y Estrada 1989). Su alimento está comprendido por coleópteros, himenópteros, ortópteros, orugas, hormigas, pequeñas serpientes, frutos, semillas de pastos y bayas (Willis 1960, 1972). Entre los frutos que consume se encuentran: *Ficus*

glabrata, *Ficus* sp.(amates), *Trema micrantha* (capulín), *Allophyllus compostachis*, *Cecropia obtusifolia* (chancarro) (Estrada *et al.* 1984; Isler e Isler 1987), *Cymbopetalum baillonii* (anona) (Coates-Estrada y Estrada 1988), *Chameadora tepejilote* (camedor), *Phytolaca rivinoides*, *Solanum* sp., y *Urera caracasana* (Sutton 1951; Foster *et al.* 1989) En un estudio realizado en Los Tuxtlas utilizando el contenido de restos de alimento en excretas de *H. fuscicauda*, se reporta una proporción de 65% de material vegetal (principalmente frutos), un 24.10% de restos de origen animal (insectos) y un 10% sin determinar (Puebla 1997).

1.4. Aspectos reproductivos

La actividad reproductiva de *H. fuscicauda* reportada por Willis (1961,1972) en América Central (Panamá y Honduras) se presenta entre marzo y agosto, con puesta de huevos en abril e incubación en mayo y junio.

2. ZONA DE ESTUDIO

2.1. Ubicación

El estudio se realizó en la reserva de la Estación Biológica Tropical (EBT) en "Los Tuxtlas" Veracruz, perteneciente al municipio de San Andrés Tuxtla. La reserva se localiza en la vertiente del Golfo de México, al SE del Estado de Veracruz y está enclavada en las estribaciones del Volcán San Martín (18°34′ - 18°36′ latitud

glabrata, *Ficus* sp.(amates), *Trema micrantha* (capulín), *Allophyllus compostachis*, *Cecropia obtusifolia* (chancarro) (Estrada *et al.* 1984; Isler e Isler 1987), *Cymbopetalum baillonii* (anona) (Coates-Estrada y Estrada 1988), *Chameadora tepejilote* (camedor), *Phytolaca rivinoides*, *Solanum* sp., y *Urera caracasana* (Sutton 1951; Foster *et al.* 1989) En un estudio realizado en Los Tuxtlas utilizando el contenido de restos de alimento en excretas de *H. fuscicauda*, se reporta una proporción de 65% de material vegetal (principalmente frutos), un 24.10% de restos de origen animal (insectos) y un 10% sin determinar (Puebla 1997).

1.4. Aspectos reproductivos

La actividad reproductiva de *H. fuscicauda* reportada por Willis (1961,1972) en América Central (Panamá y Honduras) se presenta entre marzo y agosto, con puesta de huevos en abril e incubación en mayo y junio.

2. ZONA DE ESTUDIO

2.1. Ubicación

El estudio se realizó en la reserva de la Estación Biológica Tropical (EBT) en "Los Tuxtlas" Veracruz, perteneciente al municipio de San Andrés Tuxtla. La reserva se localiza en la vertiente del Golfo de México, al SE del Estado de Veracruz y está enclavada en las estribaciones del Volcán San Martín (18°34′ - 18°36′ latitud

Norte y 95°04′ a 95°09′ de longitud Oeste). Comprende una superficie de 640 ha, a una altitud de 200 m s.n.m. y se eleva hasta poco más de 1700 m (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1987; González *et al.* 1997) (Figura 3).

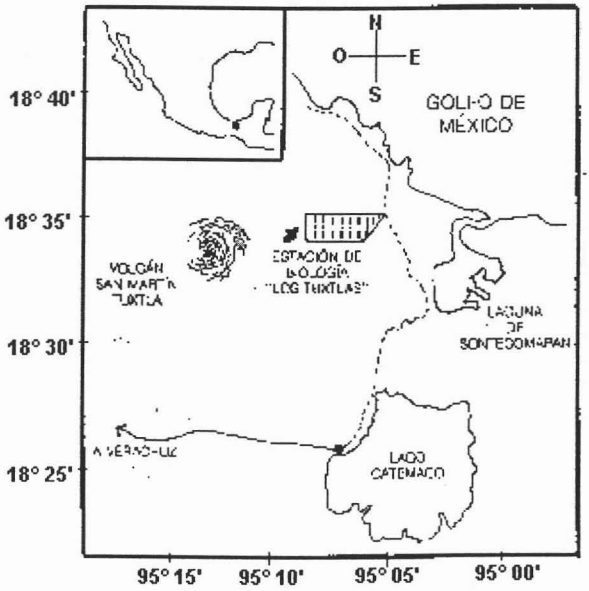

Figura 3. Mapa de ubicación de la Estación Biológica Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz. Tomado de Coates-Estrada y Estrada 1985.

2.2. Clima

El clima de esta región es del tipo Af (cálido húmedo) con lluvias todo el año, presenta una precipitación media anual de 4900mm y una temperatura media anual de 22°C basado en la clasificación de Koeppen, modificada por García en

1970 (García 1986). La precipitación del mes más seco es mayor de 60 mm, con un registro máximo en los meses de verano y un porcentaje anual menor del 18% (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1987; González *et al.* 1997). Se presenta una temporada seca en los meses de marzo a mayo con una precipitación media de 111.7 mm. y una temperatura media de 25.6 °C, una temporada de lluvias que va de junio a febrero con una precipitación media de 458.9 mm. y una temperatura media de 24.2 °C, en esta temporada se presenta una época de nortes durante los meses de diciembre a febrero con una precipitación media de 332.5 mm. y una temperatura media de 22 °C (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1987; Soto y Gama 1997).

2.3. Vegetación

El tipo de vegetación que se presenta en la Reserva es de selva alta perennifolia o bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1968; Ibarra y Sinaca 1987; González *et al.* 1997). La vegetación se encuentra en comunidades primarias de 25 a 40 m de altura, dos o tres estratos arbóreos y otros tantos arbustivos y herbáceos, frecuentes epífitas, trepadoras leñosas, líquenes, palmas de diferentes tipos y herbáceas de grandes hojas. La vegetación de las zonas perturbadas está representada por cultivos, potreros y acahuales (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1987; Dirzo 1991; González *et al.* 1997).

La mayor parte de las especies vegetales utilizan la vía fotosintética C_3 ya que son pocas las especies que presentan vía fotosintética CAM (Estrada *et al.* 1985; Ibarra-Manríquez *et al.* 1997a). Dentro de las especies de la Selva de "Los Tuxtlas" se encuentran *Bursera simaruba, Nectandra ambigens, Cymbopetalum baillonii, Guarea glabra, Cecropia obtusifolia, Ficus yoponensis, Piper auritum* etc. Dependiendo de la especie varía la cantidad, tamaño y forma de los frutos, ya que los hay carnosos, semisecos, de colores llamativos, pardos etc. (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997a, b; Estrada y Coates-Estrada 2001). (Apéndice 1).

2.4. Fenología

Para la zona de los Tuxtlas se presentan fases de foliación, floración y fructificación en dos temporadas diferentes: secas y lluvias; la temporada de lluvias se ve afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte, por lo que a este fenómeno se le conoce localmente como "nortes" (Soto y Gama 1997). Aunque los recursos alimenticios se presentan durante todo el año, hay fluctuaciones marcadas en las diferentes especies dentro de cada fase (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Estrada y Coates-Estrada 2001). En la temporada seca (marzo-mayo) la fructificación se ve reducida mientras que en los primeros seis meses de la temporada de lluvias (junio-noviembre) se presentan dos picos de fructificación importantes. El primero se presenta entre mayo y julio y el segundo entre septiembre y octubre. Por último, en la época de nortes (diciembre-febrero) los frutos escasean

considerablemente (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Estrada y Coates-Estrada 2001).

2.5. Fauna

La fauna está comprendida por diversos organismos de los cuales se han registrado 561 especies de aves acuáticas y terrestres (Schaldach y Escalante 1997, Winker 1997), más de 97 especies de reptiles (tortugas, serpientes, lagartijas), más de 50 especies de anfibios (sapos, ranas, salamandras) (Ramírez-Bautista y Montes de Oca 1997), 90 especies de mamíferos (murciélagos, primates, ratones) y una gran cantidad de invertebrados, principalmente insectos con 359 especies de lepidópteros y 133 especies de Odonatos (Coates-Estrada y Estrada 1986).

3. TRABAJO DE CAMPO

El trabajo de campo se realizó cada dos meses durante enero-2000 a diciembre-2001. Los sitios de muestreo fueron veredas cercanas a la Estación Biológica representadas por vegetación secundaria con una gran variedad de plantas (Figura 4).

3.1. Sitios muestreados:

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

considerablemente (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Estrada y Coates-Estrada 2001).

2.5. Fauna

La fauna está comprendida por diversos organismos de los cuales se han registrado 561 especies de aves acuáticas y terrestres (Schaldach y Escalante 1997, Winker 1997), más de 97 especies de reptiles (tortugas, serpientes, lagartijas), más de 50 especies de anfibios (sapos, ranas, salamandras) (Ramírez-Bautista y Montes de Oca 1997), 90 especies de mamíferos (murciélagos, primates, ratones) y una gran cantidad de invertebrados, principalmente insectos con 359 especies de lepidópteros y 133 especies de Odonatos (Coates-Estrada y Estrada 1986).

3. TRABAJO DE CAMPO

El trabajo de campo se realizó cada dos meses durante enero-2000 a diciembre-2001. Los sitios de muestreo fueron veredas cercanas a la Estación Biológica representadas por vegetación secundaria con una gran variedad de plantas (Figura 4).

3.1. Sitios muestreados:

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

Aquí se pude encontrar especies vegetales de *Nectandra ambigens*, *Astrocaryum mexicanum* y *Cecropia obtusifolia* entre otras.

Camino Liyell (18º35'161"N, 95º04'54"O y 18º35'185"N,95º04'472"O)

En éste camino se pueden encontrar especies como *Guarea glabra*, *Pseudolmedia oxiphyllaria*, *Dendropanax arboreus*, *Nectandra ambigens*, *Dussia mexicana* y *Astrocaryum mexicanum*.

Vigia 5 (18º35'215"N, 95º04'609"O y 18º35'175"N, 95º04'713"O)

Vereda donde se encuentran especies como *singonium podophyllum*, *Salacia megistophylla*, *Parathesis lenticellata*, *Pouteria sapota*, *Cymbopetalum baillonii*, *Nectandra ambigens*, *Omphalea oleifera y Quararibea funebris*.

Vigia 1(18º35'94"N, 95º04'532"O)

Las especies representativas son *Brosimum alicastrum*, *Cecropia obtusifolia*, *Trophis mexicana*.

Camino viejo a la laguna (18º35'133"N, 95º04'434"O y 18º35'210"N, 95º04'519"O)

De las plantas representativas se encuentran *Bursera simaruba*, *Cecropia obtusifolia*, *Piper aequale*, *Aphelandra aurantiaca*, *Hampea nutricia*, *Corton* sp. y *Geonoma oxicarpa*.

Laguna Zacatal (18º35'133"N, 95º04'434"O y 16º35'210"N, 95º04'519"O)

En la zona se pueden apreciar especies como *Rheedia edulis*, *Brosimum alicastrum*, *Ficus yoponensis* etc.

Huerta Ruiz Cortines (18º36'43"N, 95º05'52"O)

Acahual representado por vegetación de tipo comercial como cacao, plátano, cítricos y plantas de *Cecropia obtusifolia*, *Ficus* sp. y *Astrocaryum mexicanum*.

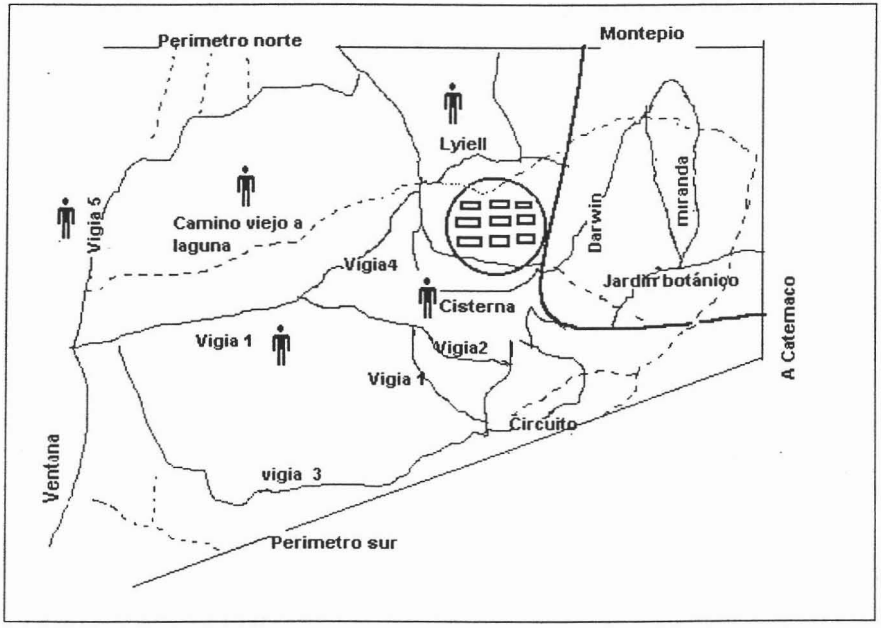

Figura 4. Mapa de las veredas muestreadas el la estación Biológica "Los Tuxtlas" Veracruz.

carretera, cañada, vereda y sitios muestreados.

3.2. Toma de muestras

Para el muestreo se llevó a cabo la captura de las aves con el uso de redes ornitológicas de nylon de 12 x 3 m (Juárez *et al.* 1980), las cuales se abrieron por 10 horas a partir del amanecer. Cada organismo capturado se identificó con la ayuda de guías de aves (Peterson y Chalif 1989; Howell y Webb 1995), y se colocó en un saco de manta para la obtención de excretas las cuales se colocaron en un vial de plástico, además se colectaron aproximadamente 80μl de sangre de la vena del ala izquierda de cada individuo con la ayuda de una aguja para insulina y un tubo capilar con heparina. La sangre se colocó en viales con alcohol al 70% y se mantuvo en refrigeración hasta antes de ser secadas, para posteriormente llevar a cabo el análisis isotópico. La colecta de sangre no tiene efectos negativos en el ejemplar. Las aves fueron marcadas temporalmente con un pequeño corte en una de las plumas primarias para evitar colectar sangre del mismo individuo en el mismo período de colecta, posteriormente fueron liberadas en el sitio de su captura.

Paralelamente se colectaron frutos en transectos de 500m colocados cerca de las zonas y sitios de muestreo, se colocaron en bolsas de papel estraza y se refrigeraron para posteriormente identificarlos y secarlos. También se colectaron insectos con una trampa de luz ultravioleta utilizando una charola de plástico con alcohol al 70% durante 8 horas a partir del crepúsculo, los

ejemplares colectados fueron colocados en frascos de vidrio con alcohol al 70 % (Bennett y Humphries 1981).

4. TRABAJO DE LABORATORIO

4.1. Análisis de muestras

Cada muestra fecal se depositó en una caja Petri con 5 gotas de agua para su rehidratación. Mediante la observación en un microscopio estereoscópico se separaron los restos de alimento con una aguja de disección y se estimaron los porcentajes de volumen ocupado por restos de insectos y frutos (Whitaker 1988). De los frutos colectados se obtuvo la pulpa, la cual se colocó en un vial para deshidratarla en una estufa a 37°C por un lapso de 36 a 40 horas al igual que las muestras de sangre e insectos. Todas las muestras colectadas y procesadas (frutos, insectos y semillas) fueron identificadas con la ayuda de personal especializado del Instituto de Biología UNAM, posteriormente se enviaron al Servicio Canadiense de Vida Silvestre para el análisis isotópico.

4.2. Análisis de Isótopos estables

Cada una de las muestras de sangre, plantas e insectos fue secada y pulverizada en un mortero. Se pesó 1 mg de cada una de ella y posteriormente cada muestra se sometió a combustión en un analizador elemental Robo-Prep a 1800°C. Los

ejemplares colectados fueron colocados en frascos de vidrio con alcohol al 70 % (Bennett y Humphries 1981).

4. TRABAJO DE LABORATORIO

4.1. Análisis de muestras

Cada muestra fecal se depositó en una caja Petri con 5 gotas de agua para su rehidratación. Mediante la observación en un microscopio estereoscópico se separaron los restos de alimento con una aguja de disección y se estimaron los porcentajes de volumen ocupado por restos de insectos y frutos (Whitaker 1988). De los frutos colectados se obtuvo la pulpa, la cual se colocó en un vial para deshidratarla en una estufa a 37°C por un lapso de 36 a 40 horas al igual que las muestras de sangre e insectos. Todas las muestras colectadas y procesadas (frutos, insectos y semillas) fueron identificadas con la ayuda de personal especializado del Instituto de Biología UNAM, posteriormente se enviaron al Servicio Canadiense de Vida Silvestre para el análisis isotópico.

4.2. Análisis de Isótopos estables

Cada una de las muestras de sangre, plantas e insectos fue secada y pulverizada en un mortero. Se pesó 1 mg de cada una de ella y posteriormente cada muestra se sometió a combustión en un analizador elemental Robo-Prep a 1800°C. Los

gases resultantes fueron separados y analizados en un espectrómetro de masas de flujo continuo Europa 20:20 (CFIRMS) para obtener simultáneamente la proporción isotópica de C ($\delta^{13}C$) y N ($\delta^{15}N$) de la misma muestra. Para el análisis se utilizó como referencia un estándar de laboratorio (albúmina de huevo) por cada 5 muestras en serie. (Tieszen 1983; Herrera *et al.* 2001).

Las variaciones naturales de los isótopos estables de carbono (^{12}C y ^{13}C) y nitrógeno (^{14}N y ^{15}N) se representan por un parámetro denominado δ el cual indica las proporciones de cada uno de los isótopos encontrados en las muestras del tejido animal o vegetal. El valor obtenido representa la desviación en partes por mil de la muestra con respecto a un estándar establecido. Para el carbono el estándar se obtuvo de la piedra caliza de la formación Pee Dee Belememnite (PDB) del Gran Cañón de Estados Unidos; para el nitrógeno, el estándar se tomó del nitrógeno atmosférico (Tieszen 1983; Herrera *et al.* 2001). Estos valores se obtienen por la siguiente fórmula:

$$\delta X = [(R\ muestra - R\ estándar / R\ estándar) - 1] \times 1000$$

donde $X = {}^{13}C$ ó ${}^{15}N$ y $R = {}^{13}C/{}^{12}C$ ó ${}^{15}N/{}^{14}N$

Las diferencias que se encuentran en la composición isotópica de los componentes orgánicos presentes en los procesos biológicos ocurren por la discriminación de uno de los isótopos a través de las reacciones físicas, fisicoquímicas o biológicas. Este fenómeno ocurre en los animales durante los procesos de respiración y excreción. En el caso del nitrógeno, la proporción de $^{15}N/^{14}N$ aumenta con respecto a su alimento, incrementándose su $\delta^{15}N$ en 3 a 5‰ por nivel trófico. Esto quiere decir que hay mayor enriquecimiento de ^{15}N en el consumidor que en el productor ya que los organismos excretan nitrógeno preferentemente en forma de ^{14}N (Gannes *et al.* 1997; Adams y Sterner 2000).

En el caso del carbono el enriquecimiento trófico es menos marcado. La proporción de $^{13}C/^{12}C$ en los tejidos del animal aumenta con respecto a su alimento, incrementando su $\delta^{13}C$ en 1‰ (Hobson y Clark 1992b) ya que el ^{12}C se pierde preferentemente durante la respiración en forma de CO_2 (Minawaga y Wada 1984; Schoeninger y DeNiro 1984; Fry 1988).

La fijación del carbono varía de acuerdo a la ruta fotosintética que utilizan las plantas. En el caso de las plantas C_3 (árboles, arbustos, trigo, arroz) utilizan el ciclo de Calvin, las cuales presentan un valor promedio de $\delta^{13}C$ de -27‰. En contraste, las plantas que usan la vía Hatch-Slack llamadas plantas C_4 o la vía del Ácido Crasuláceo (CAM) presentan un valor promedio de $\delta^{13}C$ de –12‰ (Lajtha y Marshall 1994).

La siguiente ecuación nos permitió estimar la contribución relativa del alimento originado por diferentes vías fotosintéticas (Hobson y Clark 1992b).

$$\delta^{13}C_{ave} = p(\delta^{13}C_{alimento\ C3} + \alpha f) + (1-p)(\delta^{13}C_{alimento\ CAM-C4} + \alpha f)$$

donde:

p = Contribución del alimento C_3

1 – p = contribución del alimento CAM-C_4

$\delta^{13}C_{alimento\ C3}$ = valor promedio de plantas C_3

$\delta^{13}C_{alimento\ CAM-C4}$ = valor promedio de plantas CAM-C_4

$\delta^{13}C_{ave}$ = valor del $\delta^{13}C$ del ave

α f= factor de enriquecimiento del carbono (1‰)

Para estimar la contribución relativa de fuentes vegetales e insectos se usó la siguiente ecuación: (Fleming 1995).

$$\delta^{15}N_{ave} = p(\delta^{15}N_{plantas} + \alpha f) + (1-p)(\delta^{15}N_{insectos} + \alpha f)$$

donde:

p = contribución de los frutos

1 – p =Contribución de los insectos

$\delta^{15}N_{plantas}$ = valor promedio de los frutos

$\delta^{15}N_{insectos}$ = valor promedio de los insectos

$\delta^{15}N_{ave}$ = valor del $\delta^{15}N$ del ave

αf N = factor de enriquecimiento del nitrógeno (3‰)

5. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se aplicó estadística descriptiva para los porcentajes (%) de alimento (frutos, semillas e insectos) en muestras de excretas, así como medidas de tendencia central (media ± D.E) de la composición isotópica del recurso alimenticio (vegetal y animal) y sangre de *H. fuscicauda*.

Para conocer la variación en la contribución relativa de las fuentes de proteína de frutos e insectos en la alimentación de *H. fuscicauda*, se utilizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA), tomando como variable dependiente la contribución relativa de las plantas en la alimentación de esta especie, ya que las contribuciones de frutos e insectos no son mutuamente independientes. Se aplicó el mismo análisis a la variación de las fuentes de proteína C_3 y CAM-C_4, tomando como variable dependiente la contribución relativa de fuentes C_3. Cuando el ANOVA indicó diferencias significativas ($p<0.05$), se llevó acabo una prueba de

comparación de medias (Post-hoc de Tukey) para muestras con diferente número de muestras, con el programa estadístico statistica (statsott 1991). (Zar 1984).

RESULTADOS

Contenido de muestras fecales.

Se analizaron 38 muestras fecales durante un año, encontrando una mayor proporción de restos vegetales en comparación con restos de insectos, principalmente en los periodos de marzo a septiembre (Tabla 1).

mes	n	Frutos	Insectos
Enero	13	17 ± 22.13	83 ± 22.13
Marzo	4	85 ± 30	15 ± 30
Mayo	10	94 ± 18.97	6 ± 18.97
Julio	5	94 ± 18.97	6 ± 18.97
Septiembre	6	100	0
Noviembre	0	0	0
Promedio anual		78 ± 18.01	22 ± 18.01

Tabla 1. Porcentajes (media ± D.E) de restos de frutos e insectos en las muestras de excretas de *Habia fuscicauda*, n = número de muestras

comparación de medias (Post-hoc de Tukey) para muestras con diferente número de muestras, con el programa estadístico statistica (statsott 1991). (Zar 1984).

RESULTADOS

Contenido de muestras fecales.

Se analizaron 38 muestras fecales durante un año, encontrando una mayor proporción de restos vegetales en comparación con restos de insectos, principalmente en los periodos de marzo a septiembre (Tabla 1).

mes	n	Frutos	Insectos
Enero	13	17 ± 22.13	83 ± 22.13
Marzo	4	85 ± 30	15 ± 30
Mayo	10	94 ± 18.97	6 ± 18.97
Julio	5	94 ± 18.97	6 ± 18.97
Septiembre	6	100	0
Noviembre	0	0	0
Promedio anual		78 ± 18.01	22 ± 18.01

Tabla 1. Porcentajes (media ± D.E) de restos de frutos e insectos en las muestras de excretas de *Habia fuscicauda*, n = número de muestras

Las semillas presentes en las excretas examinadas de *Habia fuscicauda* estuvieron representadas en 10 familias y 14 especies siendo *Cecropia obtucifolia* la más común seguida de *Lunania mexicana*, *Ficus pertusa*, y *F. culubrinae*. El alto grado de degradación de los restos de insectos encontrados en las heces permitió la identificación sólo hasta orden, predominando miembros de Coleóptera e Himenóptera (Tabla 2).

Especie de frutos	Enero y Febrero		Marzo y Abril		Mayo y Junio		Julio y Agosto		Septiembre y Octubre		Orden de insectos
	s	i	s.	i	s	i	s	i	s	i	
Cecropia obtusifolia	1.5	0	0	0	17.8	0	24	0	83.3	0	
Cestrum nocturnum L	0	0	0	0	5.55	0	0	0	0	0	
Coussapoa purpusii	0	40	0	0	22.2	6.66	0	0	0	0	Coleóptera
Ficus colubrinae	5	0	0	0	11.1	0	0	0	0	0	
Ficus eugeniaefolia	0	0	0	0	5.55	0	0	0	0	0	
Ficus pertusa	0	0	0	0	4.44	0	46	0	0	0	
Ficus sp.1	0.8	27.5	0	0	0	0	0	0	0	0	Himenóptera
Ficus sp.2	0	0	0	0	5.55	0	0	0	0	0	
Ficus sp.3	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	
Ficus sp.4	0	0	0	0	0	0	0	0	16.7	0	
Lunania mexicana	0	16	60	15	5.55	0	0	6	0	0	No identificados
Piper auritum	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	
Rhipsalis baccifera	0	0	0	0	11.1	0	0	0	0	0	
Souroubea loczyi	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	
Trichostigma octandrum	0	0	0	0	4.44	0	0	0	0	0	
Urera elata	9.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Whitheringia nelsonii	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	

Tabla 2. Porcentaje promedio de semillas (S) e insectos (i) identificados en las excretas de *Habia fuscicauda* en relación al número total de semillas y restos de insectos encontradas en las muestras mensuales.

Composición Isotópica

Los frutos e insectos colectados durante 1 año (apéndice 1 y 2) fueron analizados isotópicamente para separar las muestras por su origen fotosintético en insectos C_3, frutos C_3 y frutos CAM (Tabla 3).

Tipo de alimento	n	$\delta^{15}N$(‰)	$\delta^{13}C$(‰)
Plantas CAM	3	-3.20±1.45	-15.68±1.33
Plantas C3	169	0.67±1.68	-29.04±1.72
Insectos C3	150	4.32±3.09	-26.86±3.00

Tabla 3. Composición isotópica (media ± D.E) de diferentes alimentos posiblemente consumidos por *H. fuscicauda*, n = número de muestras. N = nitrógeno, C = carbono.

Los datos obtenidos en el análisis de sangre de *Habia fuscicauda* durante el muestreo en la Estación Biológica Tropocal en "Los Tuxtlas" Veracruz muestran los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ los cuales representan la proporción de los isótopos de Nitrógeno ($^{15}N/^{14}N$) y Carbono ($^{13}C/^{12}C$) asimilados por el ave (Tabla 4).

Mes	n	$\delta^{15}N$(‰)	$\delta^{13}C$(‰)
Enero	12	5.93±0.32	-25.68±0.17
Marzo	9	4.69±0.91	-25.03±1.02
Mayo	10	4.79±0.42	-26.31±0.32
Julio	12	4.61±1.18	-25.38±0.31
Septiembre	8	4.99±0.35	-25.91±0.51
Noviembre	5	5.22±0.52	-26.16±1.17

Tabla 4. Composición isotópica (media ± D.E) de la sangre de *Habia fuscicauda*, n = número de muestras.

La dieta de *Habia fuscicauda* fue principalmente de fuentes C_3 durante el año, encontrando diferencias significativas ($F_{5,50} = 6.26$, $p < 0.0001$) entre los periodos de marzo con mayo ($p < 0.00006$) y mayo con julio ($p = 0.006$) (Tabla 5).

Mes	n	% (Media ± D.E)
Enero	12	82.3±1.31
Marzo	9	77.4±7.63 [a]
Mayo	10	87.1±2.45 [a b]
Julio	12	80.1±2.33 [b]
Septiembre	8	84.0±3.81
Noviembre	5	86.0±8.82
promedio anual		83.0±4.0

*Los meses con letras iguales difieren significativamente (p<.05)

Tabla 5. Contribución relativa de fuente C_3 en las muestras de *Habia fuscicauda* en un ciclo anual, n = número de muestras

Con excepción de enero, los frutos fueron la fuente principal de proteínas en la dieta de *H. fuscicauda* durante el año, con un aumento significativo de la importancia de los frutos en marzo ($F_{5,50} = 4.90$; $p = 0.001$). Para el resto del año, los frutos fueron la fuente principal de proteína sin presentarse cambios significativos (Tabla 6).

Mes	n	% (Media ± D.E)
Enero	12	49±9 [a]
Marzo	9	79.7±20 [a]
Mayo	10	80.8±11
Julio	12	77.9±22
Septiembre	8	75.3±9
Noviembre	5	68.9±14
Promedio anual		71.9±14

*Los meses con letras iguales difieren significativamente (p<.05)

Tabla 6. Contribución relativa de plantas como fuente de proteína para *Habia fuscicauda* en un ciclo anual con base en el análisis de isótopos estables de N, n = número de muestras.

La biomasa del frutos se tomó de los datos reportados por Estrada y Coates-Estrada (2001) y se relacionó con la contribución relativa de plantas en la dieta de *H. fuscicauda* durante un ciclo anual. En los meses de enero y febrero correspondientes a la época de nortes, se presentó una disminución en la biomasa de frutos y el aporte de proteína durante esta época fue principalmente

de insectos. A pesar de que en la primera etapa de la temporada seca se mantuvo baja la biomasa de frutos, se observó que el aporte principal de proteína fue a partir de los mismos, manteniéndose este patrón durante la temporada de lluvias y al inicio de la época de nortes (Figura 5).

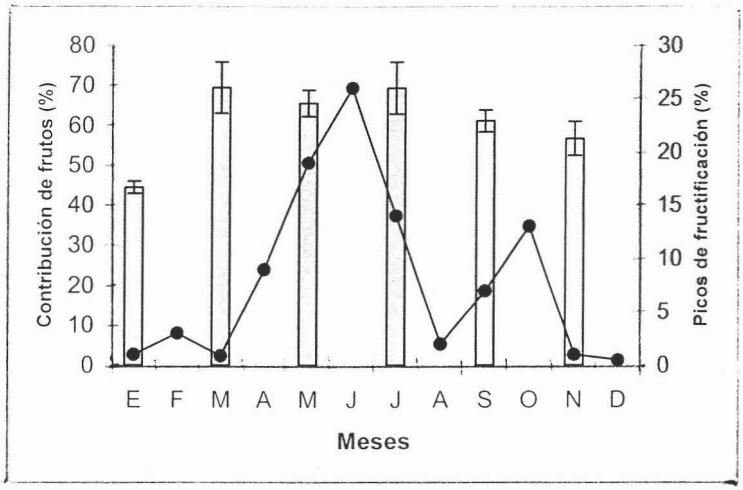

Figura 5. Período de fructificación y biomasa de los frutos (Estrada y Coates-Estrada 2001) en relación a la contribución relativa de fuentes vegetales de nitrógeno en *Habia fuscicauda*. ■ Contribución de frutos (%), —•— Picos de fructificación (%).

DISCUSIÓN

La vegetación de la selva alta perennifolia presenta una dinámica fenológica que modifica las fuentes alimenticias de los organismos frugívoros. En el caso de *H. fuscicauda* las fuentes de alimento frutos e insectos varían durante el año ya que en la zona se presentan dos picos de fructificación, el primero entre mayo y julio y el segundo entre septiembre y octubre, mientras que en diciembre, enero y febrero los frutos son escasos (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Estrada y Coates-Estrada 2001).

Análisis isotópico de Nitrógeno.

La estimación de la contribución relativa de fuentes de proteína mediante la técnica de isótopos estables de nitrógeno para esta especie, reveló que los frutos fueron la principal fuente de proteína la mayor parte del año durante la temporada de secas, la temporada de lluvias y el inicio de la época de nortes. En lo que respecta a los insectos, ellos fueron la principal fuente de nitrógeno en el mes de enero, lo cual corresponde con la época de nortes y con una baja en la producción de frutos (Estrada y Coates-Estrada 2001).

Los resultados obtenidos en el análisis de excretas muestran que *H. fuscicauda* presentó una mayor cantidad de restos de frutos de mayo a octubre con respecto a los insectos, mientras que en los meses de enero y febrero se encontró más restos de insectos con respecto a los frutos. Estos cambios coinciden con los dos picos de fructificación; el primero se presenta entre los meses de mayo a julio y el segundo pico registrado entre los meses de septiembre y octubre (Carabias-Lillo y Guevara 1985; Soto y Gama 1997; Coates-Estrada 2001).

Aunque se ha estudiado previamente el hábito alimentario de *H. fuscicauda* por diferentes autores en la zona de los Tuxtlas Veracruz, en el sur de Tamaulipas y en Honduras mediante el análisis visual de excretas, estos datos solo reflejan que *H. fuscicauda* consume frutos e insectos pero no proporcionan información sobre la fuente principal de proteína (Estrada *et al.* 1984; Coates-Estrada y Estrada 1989; Foster *et al.* 1989). De acuerdo a lo anterior, Puebla (1997) reportó que *H. fuscicauda* consume el recurso vegetal (frutos) en un 65% y el recurso animal (insectos) en un 24.10% en la selva alta perennifolia de "Los Tuxtlas". Por su parte, Willis (1972), reporta el consumo ocasional de *Miconia* sp. y *Stemademia donnell smithi*, y de hormigas en Panamá y Honduras.

A partir de este estudio se puede afirmar que en la selva alta perennifolia de la región de "Los Tuxtlas" Veracruz, *H. fuscicauda* es un ave con tendencia a la frugivoría por las condiciones fenológicas que presenta la zona. Si bien los

frutos se presentan durante todo el año, existen dos picos de mayor abundancia (mayo-julio y septiembre-octubre) (Estrada y Coates-Estrada 2001). Esto concuerda con los porcentajes de frutos consumidos por *H. fuscicauda* durante esos meses (Tabla 6; figura 4) debido a que los frutos son más abundantes en las zonas tropicales y son más fáciles de obtener a diferencia del recurso animal como los insectos (Morton 1973) ya que *H. fuscicauda* requiere perseguir oleadas de hormigas por lo que se ve sujeta a una competencia con individuos de especies insectívoras(Rosenberg *et al.* 1982). Otra posibilidad es que *H. fuscicauda* presente un comportamiento selectivo de frutos como en el caso de la Tangara azul (*Thraupis episcopus*) ya que las dos son de la misma familia, la cual es capaz de distinguir y discriminar en entre dietas que difieren en su contenido de proteína, escogiendo aquellas dietas más ricas por su contenido (Bosque y Calchi 2003).

Si bien, los frutos tienen un contenido de proteínas mucho más bajo que el alimento animal, existen aves que tiene una dieta a base de frutos, gracias a sus bajos requerimientos de proteína (Izaki 1994; Bairlein 1996), además de que presentan bajas pérdida de nitrógeno endógeno urinario y de nitrógeno metabólico fecal, por lo que son más eficientes en la retención de nitrógeno que las especies de aves omnívoras (Murphy 1993). Por ejemplo, el Chinito (*Bombycilla cedrorum)* mantiene su masa corporal con una dieta baja en

proteínas de tan solo 264.3 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$ (Witmer 1998), al igual que el Loro arcoiris (*Trichoglossus haematodus)* con 240 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$ (Frankel y Avram 2001), y en el Loro rojo *Eos bornea* con 130 mg N $kg^{-0.75}$ $día^{-1}$ (Pryor 2003).

Además, las aves frugívoras pueden solventar el problema de los bajos contenidos de nitrógeno, alimentándose de una mezcla selectiva de frutos los cuales pueden proporcionarles niveles adecuados de proteína (Bosques y Pacheco 2000). Este es el caso de los frutos de *Piper,* los cuales presentan proporciones relativamente altas de nitrógeno (e.g. *Piper amalago*, presenta 6.04% de proteína con un equivalente de 1.93% de N; Barrios 1982), y son un alimento relativamente fácil de obtener para *H. fuscicauda*, ya que en la zona fructifican durante todo el año (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1995). De la misma manera, los frutos de *Ficus,* son fuentes adecuadas en lípidos y proteínas con un 9.9% de proteína equivalente a 2.25% de N (Pérez 1996; Wendel *et al.* 2000), al igual que los frutos de *Cecropia obtucifolia* con 5.86% de proteína, equivalente a 1.33% de N (Pérez 1996). Ambos géneros se encuentran disponibles durante todo el año en Los Tuxtlas (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1995).

No obstante, la mayoría de las aves consideradas frugívoras, complementan su dieta con la ingesta de insectos (Moermond y Denslow 1985) para compensar la deficiencia de proteínas, como es el caso de *H. fuscicauda.* Por lo tanto, el consumo de fuente vegetal y animal en la dieta de *H fuscicauda* es importante, ya

que el nitrógeno es un componente indispensable de los aminoácidos para la formación de proteínas (White 1993), y así satisfacer las necesidades metabólicas, particularmente en la formación de nuevos tejidos y en el mantenimiento de la especie.

Análisis isotópico de Carbono.

El análisis isotópico de carbono en muestras de sangre de *H fuscicauda* reveló que el origen fotosintético de las fuentes de proteína fue principalmente de alimento C_3 durante la mayor parte del año. Sin embargo, se encontraron ligeras variaciones en la importancia de las fuentes C_3 en el periodo de (Mayo-Junio) con respecto al periodo anterior (Marzo-Abril) y el periodo posterior (Julio-Agosto). El predominio de las fuentes C_3 en la alimentación de esta especie era de esperarse ya que las plantas con vía fotosintética C_3 son más abundantes que las plantas CAM en ambientes húmedos, como las selvas lluviosas. Estos resultados concuerdan con estudios previos en Los Tuxtlas con aves (Herrera *et al.* 2003) y con murciélagos (Gutiérrez 2001; Herrera *et al.* 2002; Herrera *et al.* 2003; Díaz 2004; Rodríguez 2004).

El análisis de excretas de *H. fuscicauda* concuerda con los datos generados a partir del análisis de isótopos estables de C, ya que se identificaron 9 familias y 14 especies, de las cuales 8 son de origen fotosintético C_3 (*Cecropia obtucifolia*,

Ficus colubrinae, Lunania mexicana, Piper auritum, Urera elata, Souroubea loczyi, etc.) y solo *Rhipsalis baccifera* es de origen fotosintético CAM. *H. fuscicauda* consume frutos de *Ficus glabrata, Trema micrantha, Allophyllus compostachis, Cecropia obtusifolia* (Estrada *et al.* 1984; Isler e Isler 1987), *Cymbopetalum baillonii* (Coates-Estrada y Estrada 1988), *Chameadora tepejilote, Phytolaca rivinoides, Solanum* sp., y *Urera caracasana* (Sutton 1951; Foster *et al.* 1989), más que frutos con vía fotosintética CAM.

CONCLUSIONES

1. Su aporte principal de proteína es de frutos durante la mayor parte del año.

2. *H. fuscicauda* presenta variaciones estacionales en la obtención de proteína por frutos e insectos como fuente de N: en los meses de enero y febrero correspondientes a la época de nortes los insectos predominan como fuente de proteína, mientras que en el resto del año los frutos fueron la fuente principal de este nutriente.

3. El origen fotosintético del las fuentes de proteína para *H. fuscicauda* fue principalmente C_3.

4. Dentro de las especies de frutos más importantes con contenidos importantes en proteína que consumió *H. fuscicauda* se encontraron: *Cecropia obtucifolia*, *Ficus colubrinae*, *Ficus sp.* y *Piper auritum*.

LITERATURA CITADA

Adams, T. S., y R. W. Sterner. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ^{5}N enrichment. Limnology Oceanography. 45: 601-607.

American Ornithologists´Union (AOU). 1983. Check-list of north American birds. 6th edition, American Ornithologists´Union, Washington D.C.

Bairlein, F. 1996. Fruit-Eating in Birds and Its Nutritional Consequences. Comparative Biochemistry Physiology. 3: 215-224.

Barrios, S. M. 1982. Aspectos Biológicos de *Pipromorpha oleaginea* Lichtenstein (Aves: Tyrannidae) en el área de Santa Martha, "Los Tuxtlas" Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. UNAM. 75 pp.

Bennett, D. P., y D. A. Humphries. 1981. Introducción a la Ecología de Campo. H. Blum. España. 326 pp .

Bosque, C., y M. A. Pacheco. 2000. Dietary notrogen as a limiting nutrient in frugivorous birds. Revista Chilena de Historia Natural. 73: 441-450.

Bosque, C., y R. Calchi. 2003. Food choice by Blue-gray Tanagers in relation to protein content. Comparative Biochemistry and Physiology Part A. (in press).

Carabias-Lillo, J., y S. Guevara. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 27-66 En: Investigaciones sobre regeneración de las Selvas altas en Veracruz. Vol. II. (Gómez-Pompa, A., y S. Del Amo, eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. (ed.). Alhambra. D.F. México.

Coates-Estrada R., y A. Estrada. 1985. Lista de las aves de la estación de Biología Los Tuxtlas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México D. F. 41 pp.

Coates-Estrada R., y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología de "Los Tuxtlas", Veracruz. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. D. F. 151 pp.

Coates-Estrada R., y A. Estrada.1988. Frugyvory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, México. Journal of Tropical Ecology 4: 157-172.

Coates-Estrada R., y A. Estrada.1989. Avian attendance and foraging at army-ant swarms in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. Journal of Tropical Ecology. 5: 281-292.

De Niro, M. J., y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta. 42: 495-506.

Díaz, C. W. 2004. Identificación de los Habitos alimenticios del murciélago *Dermanura phaeotis* (Chiroptera: Phyllostomidae) Por medio de Isótopos estables de Nitrógeno y Carbono en "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias. 57 pp.

Dillery, D. G. 1965. Post-mortem digestion of stomach contents in the Savannah Sparrow. AUK. 82: 281.

Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de los Tuxtlas. Ciencia y desarrollo 17: 33-45

Estrada, A., R. Coates-Estrada y C. Vazquez-Yanes. 1984. Observations on Fruiting and Dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. Biotropica. 16 : 315-318.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez- Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas": un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo, Pp. 379-399, En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. Vol. II. (Gómez Pompa, A., y S. Del Amo eds.). Instituto Nacional Sobre Recursos Bióticos, México. (ed.). Alambra. D. F. México.

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

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

Foster, M. S. 1978. Total frugivory in tropical passerines: A reappraisal. Tropical Ecology. 2:131-151.

Foster, M. S., y W. R. McDiarmid. 1983. Nutritional value of *Trichilia cuneata*, a bird-dispersed fruit. Biotropica. 15: 26-31.

Foster, M. S., N. E. López y M. E. Escobar. 1989. Observations of a nest of Red-Crowned Ant-Tanagers in Paraguay. J. Field Ornithol. 60: 459-468.

Frankel, T. L., y D. Avram. 2001. Protein requirements of rainbow lorikeets, *Trichoglossus haematodus*. Australian Journal of Zoology. 49: 435-443.

Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions. Limnology and Oceanography. 33: 1182-1190.

Gannes, Z. L., M. D. O'Brien y C. Martínez del Río. 1997. Stable isotopes in animal ecology: Assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. Ecology. 78: 1271-1276.

García, E. 1986. Apuntes de climatología. Facultad de Ciencias. 5ta edición. Editado por la autora. México.

González , S. E., R. Dirzo y C. Vogt. 1997. Historia Natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México. 647pp.

Gutiérrez, C. E. 2001. Importancia de frutos e insectos en la alimentación del murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* (Phyllostomidae) en "Los Tuxtlas", Ver. Mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores IZTACALA, UNAM. 51 pp.

Handley, LL., y J. A. Raven. 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. Plant. Cell. And Environment. 15: 965 - 985.

Hellmayr, C. E. 1936. Catalogue of birds of the americas and adjacent, Part 9. Field Museum Natural History Zoological Serie, 13(9):1-458.

Herrera, C. M. 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed disperser. Ecology. 65: 609-617.

Herrera, L. G., T.H. Fleming y L. S. Sternberg. 1998. Trophic relationships in a neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. Tropical Ecology. 39: 5-6.

Herrera M. G., K. A. Hobson., A. Manzo., D. Estrada., V. Sánchez-Cordero y G. Méndez. 2001. The role of Fruits and Insects in the Nutrition of Frugivorous Bats: Evaluating the Use of Stable Isotope Models. Biotropica. 33: 520-528.

Herrera M. G., E. Gutiérrez., K. A. Hobson., B Altube., W. G. Díaz y V. Sánchez-Cordero. 2002. Sources of assimilated protein in five species of new world frugivorous bats. Oecologia. 133: 280-287.

Herrera M. G., K. A. Hobson., M. Rodríguez y P. Hernández. 2003. Trophic partitioning in tropical rain forest birds: insights from stable isotope analysis. Oecologia. 136: 439-440.

Hobson, K. A., y R. G. Clark. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of ^{13}C in tissues. Condor 94: 181-188.

Hobson, K. A., y R. G. Clark. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. Condor. 94: 189-197.

Hobson, K. A., y R. G. Clark. 1993. Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions the blood: Implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. Auk. 110: 638-641.

Hobson, K. A. 1999. Stable-Carbon and Nitrogen isotope ratios of songbird feathers grown in two terrestrial biomes: Implications for evaluating tropic relationships and breeding origins. Condor. 101: 799-805.

Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-189 En: Murray, D. R.(ed.) Seed dispersal. Academic, Nueva York.

Howell, S. G., y Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, Nueva York. 851 pp.

Howell, V. D., J. T. Doyen y A. M. Purcell. 1998. Introduction to insect biology and diversity. 2ª ed. Oxford University Press Inc. U. S. A. 680 pp.

Ibarra-Manríquez, G., y C. S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México.

Ibarra-Manríquez, G., y S. Sinaca C. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Revista de Biología Tropical. 43: 75-115.

Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos., R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997a. La vegetación. Pp. 61-82 En: Historia Natural de "Los Tuxtlas" (González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). UNAM, México. D. F.

Ibarra-Manríquez, G., y G. Sánchez Ríos. 1997b. Historia natural de especies *Ficus yoponensis* Ámate. Pp 116-119. En: Historia Natural de "Los Tuxtlas" (González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). UNAM, México. D.F.

Isler, M. L., y P. R. Isler. 1987. The tanagers. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.

Izhaki, I. 1993. Influence of nonprotein nitrogen on estimation of protein from total nitrogen in fleshy fruits. Journal of Chemical Ecology. 19: 2605-2615.

Izhaki, I. 1994. A comparative analysis of the nutritional quality of mixed and exclusive fruit diets for yellow-vented bulbuls. Condor. 94: 912-923.

Juárez, C., S. Arriaga y F. Lozano. 1980. Instructivo para estudios ornitológicos en el campo y en el laboratorio. UNAM. México. 81 pp.

Klasing, K. C. 1998. Comparative avian nutrition. Ed. Cab International, Nueva York. 350 pp.

Körner, C., G. D. Farquhar y S. C. Wong. 1991. Carbon isotope discrimination follows latitudinal and altitudinal trends. Oecologia. 88: 30-40.

Lajtha, k., y J. D. Marshall. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Pp 1-14 En: Stable Isotopes in Ecology and Enviromental Science. (Lajtha, k. y R. H. Michener, eds.). Blackwell Scientific, Oxford, England.

Lajtha, k., y R. H. Michener, 1994. Stable Isotopes in Ecology and Enviromental Science. Ed. Blackwell Scientific, Oxford, England. 316 pp.

Martin, R. F. 1984. Avian Consumers of *Bursera, Ficus*, and *Ehretia* Fruit in Yucatán. Biotropica. 16: 319-323.

Masterton, L. W., E. J. Slowinsk y C. L. Stanytski. 1989. Química General Superior. McGraw-Hill. España. 576 pp.

Minagawa, M., y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. Geochimica et Cosmochimica. Acta. 48 : 1135-1140.

Moermond, T. C., y J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. Ornithological Monographs. 36: 865-897.

Morton, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. American Naturalist. 953: 8-22.

Murphy, M. E. 1993. The protein requirement for maintenance in the White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. Canadian Journal of Zoology. 71: 2111-2120.

Ortiz-Pulido, R. 1994. Frugivoría dispersión de semillas por aves en el Morro de la Mancha Veracruz. Tesis de licenciatura de Biología. Universidad Veracruzana. 108 pp.

Pérez, V. B. 1996. Aspectos sobre alimentación del Tucán *Ramphastos sulfuratus* y su efecto sobre la germinación, dentro de la dispersión de semillas. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores IZTACALA, UNAM. 112 pp.

Peterson, B. J., y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual review Ecology and Systematics. 18: 293-320.

Peterson, T. R., y E. D. Chalif. 1989. Aves de México (Guía de campo). Ed. Diana México D. F. 473 pp.

Pryor, G. S. 2003. proteins requirements of three species of parrots with distinct dietary specializations. Zoo Biology. 22: 163-177.

Puebla, O. F. 1997. Algunos aspectos de la dieta de tres especies de aves en los Tuxtlas, Veracruz (*Habia fuscicauda*, *H. rubica* e *Hylocicgla mustelina)*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México, 69 pp.

Ramírez-Bautista, A., y A. N. Montes de Oca. 1997. Ecogeografía de anfibios y reptiles, en: Historia Natural de Los Tuxtlas. González , S. E., R. Dirzo y C. Vogt. UNAM. 647pp.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Ramos, S., I. Casar., E. Cienfuegos y P. Morales. 1991. Algunas aplicaciones de los isótopos estables de carbono en el control de calidad de los alimentos. Ciencia y Desarrollo. 97: 59-63.

Recher, H. F. 1990. Specialist or generalists. Pp. 333-336. En: Avian foraging: Theory, methodology, and applications. No. 13. (Morrison, M. L., C. L. Ralph., J. Verner y R. Jehl Jr. eds.). Studies in Avian Biology.

Rodríguez, G. M. 2004. "Determinación de fuentes de proteína en la dieta del Mosquerito ocrillo, *Mionectes oleagineus* (Passeriformes: Tyrannidae) de Los Tuxtlas Veracruz, mediante el uso de isótopos estables de C y N." Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 47pp.

Rosenberg, K. V., R. D. Ohmart y B. W. Anderson 1982. Community organization of riparian breeding birds: response to an annual resource peak. Auk 99: 260-274

Rosenberg, K. V., y R. J. Cooper. 1990. Approaches to avian diet analysis. Pp. 80-90 En: Avian Foraging: Theory, Methodology and applications. No. 13 (Morrison, M. L., C. J. Ralph., J. Verney y R. Johl Jr. eds.). Studies in Avian Biology.

Rzedowski, J. 1968. Vegetación de México. Limusa. México 432 pp.

Schaldach, W. J. Jr., y P. B. Escalante. 1997. Lista de Aves En: Historia Natural de "Los Tuxtlas" (González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). UNAM, México. D.F.

Schoeninger, M. J., y M. J. De Niro. 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. Geochimica et Cosmochimica Acta. 48: 625-639.

Smith, K. G., y J. T. Rotenberry. 1990. Quentifying food resources in avian studies: Present problems and future needs. Pp. 3-5 En: Avian foraging: Theory, Methodology and applications. No. 13. (Morrison, M. L., C. J. Ralph., J. Verney y R. Johl Jr. eds.). Studies in Avian Biology.

Snow, D. W. 1962. The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. Part 2 Population, breeding and ecology. Zoologica. 47: 199-221.

Snow, B. K. 1970. A field study of the bearded bellbird in Trinidad. Ibis. 112: 299-329.

Snow, D. W. 1981. Tropical Frugivorous Birds and Their Food Plants: A World Survey. Biotropica. 13: 1-14.

Soto, M., y L. Gama. 1997. Climas en: Historia Natural de Los Tuxtlas. González , S. E., R. Dirzo y C. Vogt. UNAM. 647pp.

Sutton, G. M. 1951. Birds and Ant Army in Southern Tamaulipas. Condor. 53: 16-18.

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

Van Dorps, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. Pp. 333-364 En: Investigaciones sobre regeneración de las Selvas altas en Veracruz. Vol. II (Gómez-Pompa, A., y S. Del Amo, eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. (ed.). Alambra. D. F. México.

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

Whitaker, J. O. Jr. 1988. Food habit analysis of insectivorous bats. Pp. 171-189 En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (Kunz, T. H). Smithsonian Press. W.

White, T. R. 1993. The inadequate environment: Nitrogen and the abundance of animals. Berlin. 425 pp.

Willis, E. 1960. A study of the foraging behavior of two species of ant-tanagers. Auk. 77: 150-170.

Willis, E. 1961. A study of nesting Ant-Tanagers in British Honduras. Condor. 63: 479-503.

Willis, E. 1972. Taxonomy, Ecology, and Behavior of the Sooty Ant-Tanager (*Habia gutturalis*) and Other Ant-Tanagers (Aves). American Museum Novitates.

Winker, K. 1997. Introducción a las aves de "Los Tuxtlas" Pp. 545-530 En: Historia natural de "Los Tuxtlas". (González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). UNAM, México. D.F.

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

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Análisis. Prentice-Hall. Neww Jersey United States of America. 718 pp.

APÉNDICES

APÉNDICE I. Lista de especies con frutos colectados en "Los Tuxtlas Veracruz durante el 2001 para su análisis isotópico (nomenclatura científica de acuerdo a Ibarra *et al.* 1997).

Familia	Especie	Tipo	Fruto	E	M	M	J	S	N
Actinidiaceae	*Saurauia yasicae*	Ar	Baya					*	
Anacardiaceae	*Spondias purpurea*	Ar	Drupa		*				
	Spondias radlkoferi	Ar	Drupa						*
	Tapirira mexicana	Ar	Drupa						*
Annonaceae	*Cymbopetalum baillonii*	Ar	Polifolículo		*				
Apocynaceae	*Tabernaemontana alba*	Ar	Folículo				*		
Aracaceae	*Chamaedorea alternans*	Hb	Drupa		*				
Araliaceae	*Dendropanax arboreus*	Ar	Baya					*	*
	Orepanax obtusifolius	Ar	Baya				*		
Burseraceae	*Bursera simaruba*	Ar	Cápsula	*					
Cactaceae	*Epiphyllum crenatum*	Ep	Baya					*	*
Caesalpiniaceae	*Cynometra retusa*	Ar	Cápsula				*	*	*
Cecropiaceae	*Cecropia obtusifolia*	Ar	Polidrupa		*		*	*	
Clusiaceae	*Calophyllum brasiliense*	Ar	Drupa					*	*
	Clusia flava	Ar-Ep	Cápsula			*			
	Rheedia edulis	Ar	Baya				*		
Erythroxylaceae	*Erythroxylum panamense*	Ar	Drupa			*			
Flacourtiaceae	*Pleuranthodendron lindenii*	Ar	Baya						*
Icacinaceae	*Mappia racemosa*	Ar	Drupa				*		
Lauraceae	*Nectandra ambigens*	Ar	Drupa						*
	Nectandra schiedeana	Ar	Drupa				*		
Malvaceae	*Hampea nutricia*	Ar	Drupa		*				
Melastomataceae	*Conestegia xalapensis*	Ab	Baya			*			
Meliaceae	*Guarea glabra*	Ar	Cápsula		*				
	Guarea grandifolia	Ar	Cápsula		*				
	Trichilia moschata	Ar	Cápsula			*			
Moraceae	*Brosinum latencens*	Ar	Baya			*			

	Brosinum alicastrum	Ar	Baya			*			
	Clarisia biflora	Ar	Baya			*			
	Ficus sp.	Ar	Sicono			*	*		
	Ficus insipida	Ar	Sicono	*	*		*		
	Ficus maxima	Ar	Sicono	*					
	Ficus pertusa	Ar	Sicono				*		*
	Ficus petenensis	Ar	Sicono				*		
	Ficus tecolutensis	Ar	Sicono			*			
	Ficus yoponensis	Ar	Sicono	*	*	*	*	*	*
	Pseudolmedia oxiphyllaria	Ar	Drupa			*			
Myrsinaceae	*Icacorea compresa*	Ar	Drupa	*					
	Parathesis lenticellata	Ar	Drupa			*	*		
	Parathesis psychotrioides	Ar	Drupa	*	*	*			
Myrtaceae	*Eugenia* sp.	Ar	Drupa			*	*		
	Eugenia acapulcensis	Ar	Drupa						*
	Eugenia oerstedeana	Ar	Drupa						*
Passifloraceae	*Pasiflora helleri*	Be	Baya			*			
Piperaceae	*Piper* sp.	Ab	Polidrupa	*	*		*		
	Piper aduncum	Ab	Polidrupa	*					
	Piper auritum	Ab	Polidrupa			*		*	*
	Piper hispidum	Ab	Polidrupa		*		*		*
	Piper lapathifolium	Ab	Polidrupa		*				
	Piper peltata	Ab	Polidrupa			*	*	*	*
	Piper sanctum	Ab	Polidrupa		*	*			
Plygonaceae	*Coccoloba hondurensis*	Ar	Drupa						*
Rubiaceae	*Psychotria flava*	Ar	Baya						*
Rutaceae	*Citrus sinensis*	Ar	Hesperidio		*				
Sapindaceae	*Paullinia clavigera*	Be	Cápsula	*					
	Paullinia costata	Be	Cápsula						*
	Paullinia venosa	Be	Cápsula	*					
Sapotaceae	*Crysophillum mexicanum*	Ar	Baya			*			
	Malnilkara zapota	Ar	Baya			*			
Solanaceae	*Capsicum frutescens*	Ar	Baya		*				
	Cestrum glanduliferum	Ar	Baya	*					
	Juanulloa mexicana	Ar-Ep	Baya		*				
	Solanum umbellatum	Ar	Baya	*					
Urticaceae	*Urera caracasana*	Ab	Drupa		*				

Verbenaceae	*Citharexylum affine*	Ar	Baya		*
Vitaceae	*Cissus microcarpa*	Be	Baya		*
	Cissus sicyoides	Be	Baya	*	

Ar = árbol; Ab = arbusto; Be = bejuco; Ep = epífita; Hb = hierba y * = indica el periodo que se colectaron

APÉNDICE II. Listado de insectos colectados en "Los Tuxtlas" Veracruz durante el 2001 para su análisis isotópico (Howell 1998).

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