



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

Plasticidad digestiva estacional del murciélago nectarívoro
***Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae).**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
GUILLERMO VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEMOLD
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD-UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD-UNAM
DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA-UNAM

CIUDAD DE MÉXICO

Diciembre, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

Plasticidad digestiva estacional del murciélago nectarívoro
***Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae).**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
GUILLERMO VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEMOLD
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD-UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD-UNAM
DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA-UNAM

CIUDAD DE MÉXICO

Diciembre, 2016

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 17 de octubre de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, al alumno VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ GUILLERMO, con número de cuenta 512027151, con la tesis titulada, "Plasticidad digestiva estacional del murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae)", bajo la dirección del Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold, Tutor principal.

Presidente: Dra. Julieta Benítez Malvido
Vocal: Dr. Jorge Ortega Reyes
Secretario: Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe
Suplente: Dr. Romeo Alberto Saldaña Vázquez
Suplente: Dra. Verónica Zamora Gutiérrez

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 16 de noviembre de 2016

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

Agradecimientos institucionales

Agradezco al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme cursar la Maestría en Ciencias Biológicas.

Esta investigación se desarrolló con el financiamiento de proyectos PAPIIT-IN-2054013: Efecto de la capacidad digestiva de vertebrados en la polinización y dispersión de semillas.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por haberme otorgado la beca de manutención No. 313805/269671 para realizar los estudios de Maestría en Ciencias.

Gracias al Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold, por aceptarme y apoyarme como su alumno.

Agradezco a mi comité tutorial, el Dr. Héctor T. Arita Watanabe, y el Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta, por sus valiosos comentarios y sugerencias que llevaron a buen fin este trabajo.

Gracias a los miembros del jurado, Dr. Héctor T. Arita Watanabe (IIES-UNAM), Dra. Julieta Benítez Malvido (IIES-UNAM), Dr. Jorge Ortega Reyes (ENCB-IPN), Dr. Romeo A. Saldaña Vázquez (IIES-UNAM), y Dra. Verónica Zamora Gutiérrez (CIIDIR-IPN-Durango).

Agradecimientos a título personal

Gracias al Dr. José Ignacio Iñiguez Dávalos, la Dra. María Magdalena Ramírez Martínez y la M. en C. Martha Pilar Ibarra López, del Centro Universitario de la Costa Sur (Universidad de Guadalajara), por el importante apoyo logístico durante la fase de campo y laboratorio.

Gracias a Romeo A. Saldaña Vázquez, Jorge I. Ayala Berdón y Omar Maya García por su indispensable ayuda durante las colectas en campo.

Agradezco a la Mtra. Guadalupe Cortés Flores y al Dr. Fernando García Hernández, ambos del Instituto de Fisiología Celular-UNAM, por su apoyo para la preparación de las muestras y el análisis de microscopía.

Agradezco al Dr. José Alberto Búrquez Montijo del Instituto de Ecología de la UNAM-Sonora, por las revisiones y opiniones vertidas en el documento.

Gracias a todos los “disfuncionales” del Laboratorio de Ecología Funcional del IIES-UNAM, quienes se convirtieron en mi familia durante el tiempo fuera de casa.

Dedicatorias

A mi esposa *Elisa*.

Fuente inagotable de paciencia, pero sobre todo de amor.

Gracias por esperar y confiar en mi.

Te amo.

A mi pequeña y amada hija *Rebeca*.

Eres la esperanza que me guía para ser un mejor ser humano.

Te prometo que lucharé para que tu mundo sea mejor que el mío.

A mi madre, *Doña Inés*.

Invencible guerrera en las batallas de la vida.

Eres la mejor influencia y ejemplo de vida que he tenido.

Te amo jefa.

A mi padre, *Don Guillermo* (1951-2012).

De quien heredé el gusto y la pasión por el trabajo.

Mi jefe, siempre te recordaré con amor.

A mis hermanos *Othoniel* y *Fernanda*.

Partes imprescindibles de mi felicidad.

Soy muy afortunado de tenerlos en mi vida.

Los amo.

Índice

Lista de figuras y cuadros	i
Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
2. Objetivos.....	7
2.1. Objetivo general	7
2.2. Objetivos particulares.....	7
3. Antecedentes.....	8
3.1. El concepto de plasticidad digestiva	8
3.1.1. Casos de plasticidad digestiva en aves.....	9
3.1.2. Casos de plasticidad digestiva en pequeños mamíferos	11
3.2. Plasticidad digestiva en el Orden Chiroptera	14
4. Metodología.....	18
4.1. Área de estudio.....	18
4.2. Captura y manejo de murciélagos.....	19
4.3. Análisis de la morfología digestiva	21
4.3.1. Morfología digestiva gruesa	21
4.3.2. Morfología digestiva fina.....	21
4.4. Análisis estadístico.....	25
5. Resultados.....	26
5.1. Relaciones alométricas entre variables digestivas	26
5.2. Cambios estacionales en la morfología digestiva gruesa de <i>Glossophaga soricina</i>	26
5.3. Cambios estacionales en la morfología fina intestinal de <i>Glossophaga soricina</i>	28
6. Discusión.....	32
7. Conclusiones.....	40
Literatura citada.....	41

Lista de figuras y cuadros

Figura 1. Localización del área de estudio. Se muestra la ubicación del Municipio de Autlán de Navarro, Jalisco. También se muestra la ubicación de la Cueva San Francisco.	20
Figura 2. Corte transversal en tinción azul alciano del intestino de <i>Glossophaga soricina</i> . Los aumentos utilizados son 4x (A) y 10x (B). <i>Di</i> : Diámetro mayor, <i>di</i> : diámetro menor, <i>PM</i> : perímetro del tubo intestinal, <i>PI</i> : pared intestinal, <i>VI</i> : vello intestinal, <i>GP</i> : grosor de pared intestinal, <i>AL</i> : área de lumen.	23
Figura 3. Diagrama de de cajas y bigotes que muestra los cambios estacionales en la morfología digestiva gruesa de <i>G. soricina</i> . Las cajas representan el segundo y tercer cuartil (25% -75% de los datos), las líneas indican el primer y cuarto cuartil, la línea dentro de las cajas representa la mediana de cada grupo y los círculos negros indican la media. El corchete junto a las cajas señala el 50% de los datos ($n = 8$ individuos por temporada).....	27
Cuadro 1. Descripción de las variables observadas en la morfología digestiva gruesa y fina del murciélago nectarívoro <i>Glossophaga soricina</i>	24
Cuadro 2. Cambios estacionales (Media \pm DE) observados en la morfología fina intestinal del murciélago nectarívoro <i>Glossophaga soricina</i> en un bosque tropical caducifólio del Occidente de México. El porcentaje (%) de variación está calculado respecto del valor total de la media de los datos para cada temporada ($n= 8$).	30
Cuadro 3. Cambios estacionales (Media \pm DE) en la composición corporal de <i>Glossophaga soricina</i> en un bosque tropical caducifólio del Occidente de México. El Valor <i>p</i> corresponde al de una prueba t de Student ($n= 16$). El asterisco (*) indica diferencias significativas entre estaciones.....	31

Resumen

El estudio de la plasticidad digestiva nos permite comprender la capacidad de los animales para adaptarse a cambios en la calidad y cantidad alimenticia, los cuales pueden ocurrir de forma estacional, o por la perturbación de su hábitat. La variación climática y fenológica del bosque tropical caducifolio (BTC) del occidente de México, hacen de este un ecosistema ideal para investigar respuestas de plasticidad digestiva asociadas a cambios en la calidad o tipo de recursos alimentarios para la fauna. En este estudio probé la hipótesis de que el murciélago neotropical *Glossophaga soricina*, podría modificar atributos de su morfología digestiva como respuesta a los cambios estacionales en la dieta. La morfología digestiva gruesa mostró cambios significativos entre temporadas. La masa del estómago, al igual que la masa, largo y volumen del intestino aumentaron durante la temporada lluviosa en comparación con la temporada seca. Estas diferencias son el resultado de cambios en la morfología fina intestinal, mediante los cuales aumenta la superficie de absorción durante la temporada lluviosa, cuando su dieta cambia de ser rica en néctar y frutas a una dieta rica en insectos y fruta. Esto prueba que *G. soricina* es una especie plástica a nivel digestivo, lo que le permite la asimilación de energía y nutrientes durante el drástico cambio estacional del BTC. La plasticidad digestiva de *G. soricina* puede estar relacionada con su alta capacidad para soportar la modificación de su hábitat.

Palabras clave: *adaptación, bosque tropical caducifolio, dieta, morfología digestiva, sinmorfosis.*

Seasonal digestive plasticity of the nectar-feeding bat
***Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae)**

Abstract

Studies of digestive plasticity allows an understanding of the capacity of animals to adapt to changes in the quality and quantity of the food resources included in their diet, like these that occur with seasonal changes or due to habitat alterations. The climatic and phenological seasonal contrast that characterize the tropical dry forest of western Mexico, makes it an ideal ecosystem system to search for digestive plasticity responses associated to changes in food resources. In this study we tested the hypothesis that the long-tongued bat *Glossophaga soricina* could modify its digestive morphology in response to seasonal changes in food resources. The stomach mass, as well as the intestinal mass, length and volume increased significantly during the wet season with respect to the dry season. Differences in intestinal morphology between two seasons are the result of changes in the intestinal fine morphology. This species increased the intestinal absorption surface during the wet season when its diet switched from nectar to fruit and insects. Our results show that *G. soricina* shows plastic responses at digestive level allowing the assimilation of nutrients and energy during the seasonal changes of the tropical dry forest. This digestive plasticity is probably related to the ability of this species to respond to human alteration of its habitats.

Key words: *adaptation, diet, digestive morphology, tropical dry forest, symmorphosis.*

1. Introducción

La plasticidad fenotípica es un tema central en el campo de la ecología evolutiva (Pigliucci 2005). Se refiere a la capacidad que tienen los organismos para modificar atributos morfológicos, fisiológicos, de comportamiento o de su historia de vida en respuesta a cambios ambientales (West-Eberhard 1989; De Jong 1995; Pigliucci 2013). La plasticidad fenotípica incrementa la tolerancia ambiental y facilita la adaptación de los animales en ambientes heterogéneos (Schlichting 1989; Via et al. 1995). Los individuos con fenotipos plásticos pueden mantener un balance energético positivo, reducir la competencia con otras especies y asegurar el éxito de sus poblaciones, aun ante cambios drásticos en el ambiente (Karasov 1996; Agrawal 2001; Miner et al. 2005; Reed et al. 2010).

El sistema digestivo de muchos animales presenta altos niveles de plasticidad fenotípica, conocida como plasticidad digestiva, la cual es una respuesta a cambios en las características físicas y químicas de su dieta (Starck 1999; Barboza et al. 2010; Clissold et al. 2010). La plasticidad digestiva puede estar asociada a modificaciones en el comportamiento de forrajeo, aumentos en la actividad de enzimas digestivas, cambios en el área nominal, así como del tamaño total del estómago y el tracto intestinal (Piersma and Lindstrom 1997; Sabat et al. 1998; Starck 2003). Estos cambios confieren a los individuos la capacidad de modificar sus tasas de ingestión, digestión y absorción de nutrientes, para ajustar sus demandas energéticas y nutricionales a la variación de recursos alimentarios (Levey y Karasov 1992; Karasov 1994; 1996).

La plasticidad digestiva afecta la capacidad de adaptación de vertebrados endotermos ante cambios en la disponibilidad de recursos alimentarios que ocurren de forma estacional o por la acción antropogénica (Starck 1999; Ghalambor et al. 2007; Somero 2010; Hoffmann y Sgrò 2011). El desarrollo de plasticidad digestiva se ha reportado principalmente en aves (Karasov 1996; Sabat et al. 1998; McWilliams y Karasov 2001; Starck y Rahmaan 2003), roedores (Derting y Bogue 1993; Sabat et al. 1999; Naya 2008), y algunos marsupiales (Sabat y Bozinovic 1994; Cortés et al. 2011). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se han realizado en ecosistemas templados, áridos y semiáridos; con menos atención en otros grupos taxonómicos como los murciélagos neotropicales.

Debido a su marcada estacionalidad, el bosque tropical caducifolio (BTC) del occidente de México es un ecosistema ideal para estudiar la plasticidad digestiva de vertebrados neotropicales. La distintiva fenología floral del BTC está definida por dos temporadas contrastantes: 1) *temporada lluviosa* ($26.52^{\circ} \text{C} \pm 0.06 \text{ ES}$, $142.6 \text{ mm} \pm 27.88 \text{ ES}$) que comprende de junio a octubre, y 2) *temporada seca* ($23.75^{\circ} \text{C} \pm 0.74 \text{ ES}$, $16 \text{ mm} \pm 6.03 \text{ ES}$), que abarca de noviembre a mayo (Bullock 1986; García-Oliva et al. 2002; Rzedowsky 2006; Trejo 2011). Estos cambios en las condiciones ambientales afectan drásticamente la diversidad y disponibilidad de fuentes de alimento, por lo que las especies de mamíferos que viven en este ecosistema deben ser capaces de regular su temperatura corporal, migrar, realizar torpor, manejar el agua corporal, o tener flexibilidad de dieta para satisfacer sus demandas energéticas y nutricionales (Stoner y Timm 2011).

Los murciélagos nectarívoros neotropicales (Phyllostomidae: Glossophaginae) son cruciales para el mantenimiento de la diversidad vegetal, ya que polinizan al menos 750 especies de plantas neotropicales agrupadas en 250 géneros (Heithaus 1982; Fleming et al. 2005). La relación evolutiva entre éstos murciélagos y las plantas que polinizan, han derivado en adaptaciones fisiológicas y morfológicas que facilitan el consumo de una dieta rica en agua, azúcares y pobre en nutrientes (Baker y Baker 1973; Baker et al. 1998). Tales adaptaciones incluyen bajos requerimientos de nitrógeno (Howell 1974; Herrera et al. 2001b), riñones diseñados para eliminar grandes cantidades de agua (Schondube et al. 2001), altas tasas de digestión y absorción de azúcares (Ramirez et al. 2005; Voigt y Speakman 2007), modificaciones craneodentales, de la lengua y pelaje que ayudan a la extracción eficiente del néctar y a la colecta de polen (Muchhala 2006; Tschapka et al. 2008; Muchhala y Thomson 2010; Tschapka et al. 2015).

Sin embargo, los elevados requerimientos energéticos diarios, así como el grado de especialización de la dieta que tienen las distintas especies de murciélagos nectarívoros, pueden limitar su capacidad de explotar otros recursos alimentarios (McNab 1969; Howell 1974; Horner et al. 1998; Tschapka 1999; Cruz-Neto et al. 2001). Aunado a esto, la cantidad de energía que estos animales pueden obtener también depende de la disponibilidad estacional del alimento, su comportamiento de forrajeo y de las características fisiológicas y morfológicas de su tracto digestivo (Cruz-Neto et al. 2001; Voigt 2003; Tschapka 2005; Ayala-Berdón et al. 2008; Ayala-Berdón y Schondube 2011; Ayala-Berdón et al. 2011; Gonzalez-Terrazas et al. 2012). Esto sugiere que algunas especies de murciélagos nectarívoros podrían desarrollar plasticidad digestiva en respuesta a cambios en la calidad de su dieta (Ayala-Berdón y Schondube 2011), sin embargo esto no ha sido demostrado.

Para probar esta idea, elegí como modelo de estudio al murciélago filostómido lenguetón de Pallas (*Glossophaga soricina*). Posee un amplio rango de distribución que abarca desde el norte de Argentina hasta el norte de México, y desde el nivel del mar hasta los 2600 msnm (Alvarez et al. 2001). Esta especie es relativamente abundante a lo largo de su distribución, y es tolerante a diversos componentes de la perturbación humana (Stoner 2005; Avila-Cabadilla et al. 2014). Aunque *G. soricina* pertenece al gremio trófico de los murciélagos nectarívoros, también puede considerarse como omnívoro, ya que presenta un amplio espectro de dieta que incluye frutas e insectos, principalmente en ecosistemas como el BTC (Herrera et al. 2001b; Tschapka 2005; Sperr et al. 2011). El objetivo de este trabajo fue describir y comparar los cambios que ocurren en la morfología digestiva del murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina*, entre la temporada seca y lluviosa en un sitio de BTC del occidente de México. Planteo la hipótesis de que el murciélago *Glossophaga soricina* será capaz de modificar atributos de su morfología digestiva como una respuesta plástica, ante cambios en el tipo/calidad de su dieta ocasionados por la estacionalidad del BTC.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Analizar los cambios que ocurren en la morfología digestiva del murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina*, entre la temporada seca y lluviosa en un sitio de bosque tropical caducifolio (BTC), en el occidente de México.

2.2. Objetivos particulares

- Describir la morfología intestinal gruesa y fina de *G. soricina*.
- Describir los cambios que ocurren en la morfología digestiva de *G. soricina*, entre las temporadas seca y lluviosa en el BTC.
- Relacionar los cambios en la morfología digestiva de *G. soricina* con la variación estacional de su dieta en el BTC.

3. Antecedentes

3.1. El concepto de plasticidad digestiva

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo para producir distintos fenotipos ante cambios ambientales (Piersma y Drent 2003; Pigliucci 2013). Consiste en modificaciones de uno o varios atributos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento que aseguran la homeostasis de los individuos. La plasticidad fenotípica puede manifestarse varias veces durante el ciclo de vida de un individuo (Piersma and Lindstrom 1997), y es clave para mantener la condición corporal de los individuos, mantener poblaciones estables, y el equilibrio de diversas interacciones ecológicas (Miner et al. 2005; Nussey et al. 2007; Reed et al. 2010).

El sistema digestivo de los vertebrados responde a cambios en las características físicas y químicas de su dieta, y funciona como un vínculo dinámico entre los individuos y la energía y nutrientes disponibles en el ambiente (Starck 1999; Barboza et al. 2010; Clissold et al. 2010). La plasticidad digestiva consiste en aumento del consumo de alimento, cambios en la actividad de enzimas digestivas, incrementos en el volumen total del estómago y de secciones del tracto intestinal, así como incrementos en la superficie de la mucosa del mismo (Castle y Wunder 1995; Piersma and Lindstrom 1997; Sabat et al. 1998; Starck 2003). Estos cambios confieren a los individuos la capacidad de modificar sus tasas de obtención y asimilación de nutrientes, para ajustar sus demandas energéticas a la variación de recursos alimentarios (Levey y Karasov 1992; Karasov 1994; 1996).

Las capacidades plásticas que garanticen mantener un consumo constante de energía son importantes en animales endotermos. Los mamíferos y las aves mantienen una temperatura corporal estable independiente de la ambiental, ya que son capaces de regular la producción y pérdida de calor mediante procesos metabólicos que controlan la actividad enzimática dentro de su cuerpo (Tucker 1970; Speakman 1997; Blake 2005). Sin embargo, este constante ajuste de su temperatura corporal incrementa su tasa metabólica basal y sus requerimientos energéticos diarios (Hulbert and Else 2004; Boyles et al. 2011). Por esto, la variación en la disponibilidad y calidad de los componentes de su dieta es uno de los principales problemas que enfrentan estos animales, ya que su elevado metabolismo requiere de la búsqueda continua, y la obtención de suministros de energía (Nagy et al. 1999). Aquellos individuos que no sean capaces de migrar o hibernar para tolerar los cambios ambientales, deberán ser plásticos a nivel digestivo para sostener un balance entre sus demandas energéticas y la energía disponible en el ambiente (Kingsolver et al. 2002; Starck y Rahmaan 2003).

3.1.1. Casos de plasticidad digestiva en aves

Los vertebrados terrestres tienen una elevada capacidad de desarrollar plasticidad digestiva como respuesta a cambios en su dieta, a sus requerimientos energéticos o variaciones climáticas (Starck and Wang 2005). Por ejemplo, las aves omnívoras que cambian su dieta de insectos a frutos de forma estacional, no experimentan cambios en su morfología intestinal, mantienen una misma tasa de absorción de azúcares y proteína, pero disminuyen su tiempo de retención intestinal cuando se alimentan de fruta (Levey y Karasov 1989). Esto indica que los tiempos cortos de retención son una importante adaptación para el consumo de una dieta basada en frutas (Levey y Karasov 1992). De manera similar, aves que consumen altos contenidos de fibra en la dieta, experimentan aumentos en el tamaño de la molleja y el largo

de su intestino delgado, esto se debe a la proliferación de células de cripta en el intestino, las cuales secretan un medio acuoso alcalino que facilita la absorción de nutrientes (Starck y Rahmaan 2003).

Las aves insectívoras consumen más alimento cuando son expuestas a bajas temperaturas y a periodos de actividad física intensa, consumen mas alimento para satisfacer sus demandas energéticas adicionales. Si estas condiciones se mantienen durante varios días, esto puede conllevar un aumento en el volumen y largo del intestino delgado para mejorar la asimilación de nutrientes adicionales (Dykstra y Karasov 1992). Las aves migratorias experimentan cambios drásticos en los órganos asociados a la adquisición y procesamiento de energía durante el periodo de migración, como resultado de la alta demanda energética de esta actividad y a cambios en la calidad de la dieta durante el proceso de la migración (McWilliams y Karasov 2001; van Gils et al. 2006).

La actividad de enzimas digestivas también es un atributo plástico del sistema digestivo de las aves que está influenciado por la calidad de la dieta (Karasov 1994; Ciminari et al. 2001). La actividad de la aminopeptidasa-N es mayor en especies insectívoras que en las granívoras, las cuales tienen una mayor concentración de las enzimas maltasa y sacarasa asociadas a una dieta rica en carbohidratos. Sin embargo, cuando ambos grupos de aves son alimentadas con dietas sintéticas libres de carbohidratos, equilibran la actividad de las tres enzimas independientemente del gremio alimentario. Esto indica que la modulación de enzimas digestivas es determinante cuando las aves se enfrentan a cambios en la composición de la dieta, incluso en estadios tempranos del desarrollo (Sabat et al. 1998; Caviedes-Vidal et al. 2000; Brzek et al. 2009).

Otros órganos que no están relacionados directamente con el procesamiento digestivo de las aves, también pueden experimentar cambios en respuesta a diferencias en la cantidad y calidad del alimento disponible. Por ejemplo, los riñones de aves que consumieron dietas con 30% de proteína fueron más grandes que aquellos alimentados con una dieta al 7%, en respuesta a la necesidad de excretar grandes cantidades de urea y ácido úrico como resultado del metabolismo de proteínas (Sabat et al. 2004).

3.1.2. Casos de plasticidad digestiva en pequeños mamíferos

Los roedores son el grupo de mamíferos más ampliamente estudiado en el contexto de la plasticidad digestiva (Naya 2008). La estacionalidad afecta la composición, calidad y disponibilidad del alimento, y las especies que deben alimentarse con dietas de baja calidad modifican su comportamiento de alimentación y algunos atributos morfofisiológicos de su sistema digestivo para mantener un balance de energía positivo (Borkowska 1995; Derting y Noakes 1995; Voltura 1997; Nespolo 2000). Algunas especies modifican sus respuestas de consumo y pueden aumentar la masa y el largo de su intestino hasta un 60% en respuesta a un aumento en la demanda de energía o a disminuciones en la calidad de la dieta (Green y Millar 1987; Bozinovic et al. 1988; Castle y Wunder 1995).

Las especies que hibernan pueden modificar gradualmente el largo de las vellosidades y el área de mucosa intestinal, aumentándolas gradualmente del invierno al verano y disminuyéndolas en otoño. Esto indica que las áreas específicas de absorción tienen una respuesta compensatoria que controla la atrofia digestiva durante la hibernación (Carey 1990). Algunas especies herbívoras como la tuza nortea (*Thomomys bottae*), tienen la capacidad de aumentar en poco tiempo (15-20 días) el tamaño del ciego y el largo de su intestino como respuesta al aumento del contenido de fibra en su dieta. Este aumento en la morfología

digestiva está relacionado con la condición corporal de los individuos y sugieren que la fermentación digestiva en esta especie es determinante cuando disminuye la calidad de su dieta (Loeb et al. 1991). Sin embargo, otros roedores herbívoros como el degú (*Octodon degus*) tienen un bajo desempeño digestivo, lo que supone una limitante evolutiva relacionada con la especialización de la dieta (Sabat y Bozinovic 2008).

La altitud y la temperatura también limitan el desempeño fisiológico y la capacidad de plasticidad digestiva en los roedores. La masa de los órganos digestivos aumenta como resultado de las bajas temperaturas y de un elevado consumo de alimento de menor calidad, mientras que la masa de los pulmones y el hematocrito aumentan a causa de la hipoxia (Hammond et al. 2001). Especies que se alimentan con dietas variables en su contenido de proteína, pueden consumir hasta 120% más alimento en ambientes templados en comparación con los cálidos. Este aumento de la respuestas de consumo demanda un incremento en el tamaño del estómago, hígado y riñones para procesar un mayor volumen de alimento y eliminar el exceso de urea (Hammond y Janes 1998; Sørensen et al. 2010).

La capacidad de adaptación digestiva de los roedores puede variar entre sexos (Sassi et al. 2007). Las hembras de roedores herbívoros en ambientes templados tienen la capacidad de aumentar el tamaño del estómago, el largo del intestino delgado y del ciego. Esto ocurre durante el verano, cuando las hembras tienen requerimientos energéticos elevados a causa de la preñez y lactancia y cuando el alimento es escaso o de baja calidad nutricional (Schwaibold y Pillay 2003). Durante el otoño, las hembras no reproductivas de especies de hábitos subterráneos tienen intestinos más largos que las reproductivas. Igualmente, la actividad de enzimas digestivas como la sacarasa, maltasa y aminopeptidasa-N es mayor en hembras capturadas durante el otoño (no reproductivas), que en las capturadas en invierno (reproductivas). Esto muestra que la plasticidad digestiva es utilizada por las hembras como

una estrategia para generar reservas de nutrientes y energía antes de enfrentar las demandas energéticas impuestas por los periodos reproductivos y el invierno (del Valle et al. 2011).

La respuesta adaptativa del tracto digestivo de los roedores varía en función de sus demandas energéticas. Se ha visto que roedores alimentados con dietas equicalóricas y expuestos a distintas temperaturas (26°C y 12°C), mostraron cambios en la distribución de la digestión en el intestino, mientras que los individuos expuestos a 0°C incrementaron sus demandas energéticas y aumentaron la masa de los órganos digestivos (Naya et al. 2005). Las especies herbívoras que viven en ambientes fríos y áridos, y que se alimentan durante largos periodos con dietas de baja calidad, aumentan su consumo de alimento, el tiempo de retención intestinal y la digestibilidad de materia seca; y además utilizan la coprofagia para cambiar sus comunidades de microorganismos intestinales y maximizar la absorción de nutrientes (Sassi et al. 2010).

Otros mamíferos como los marsupiales, también son sensibles y adaptables a los cambios en su dieta. La marmosa elegante (*Thylamys elegans*) es una especie insectívora que modula de forma estacional la actividad de enzimas disacaridasas como la sacarasa, maltasa, y trehalasa para ampliar su nicho trófico a un espectro oportunista durante el invierno (Sabat y Bozinovic 1994). Sin embargo, otras especies como el monito de monte (*Dromiciops gliroides*) no pueden cumplir sus requerimientos energéticos a base de insectos o de fruta, aunque también puede modificar en la actividad de enzimas como la sacarasa, maltasa y la aminopeptidasa-N, deben consumir una dieta mixta de ambas fuentes de alimento para complementar sus requerimientos energéticos y nutricionales a largo plazo (Cortés et al. 2011).

3.2. Plasticidad digestiva en el Orden Chiroptera

El Orden Chiroptera es el segundo grupo de mamíferos más diverso del planeta y el más diverso ecológicamente entre los mamíferos terrestres (Kalko 1997). Existen más de 1300 especies de murciélagos que se distribuyen en todos los ecosistemas terrestres, con excepción de las zonas polares (Fenton y Simmons 2014; Simmons 2005). Según su ecología trófica, los murciélagos pueden agruparse en insectívoros, carnívoros, hematófagos, nectarívoros y frugívoros (Simmons y Conway 2003). Debido a su diversidad funcional y a la abundancia de las especies, los murciélagos son clave para los ecosistemas en los que habitan (Kalko 1998) ya que proporcionan importantes servicios ecosistémicos como supresores de poblaciones de insectos y vertebrados, polinizadores y dispersores de semillas (Kunz et al. 2011).

Los murciélagos son altamente sensibles a los cambios en la composición, calidad y disponibilidad del alimento. La amplitud de gremios tróficos permite que consuman una amplia diversidad de recursos alimentarios, pero la capacidad de las especies para explotarlos depende de sus requerimientos energéticos diarios y del grado de especialización de su dieta (McNab 1969; Cruz-Neto et al. 2001; Speakman y Thomas 2003). Además, la cantidad de energía que pueden obtener del ambiente está limitada por la variación estacional y por características intrínsecas de cada especie, como son sus periodos reproductivos, su comportamiento de forrajeo y sus limitantes fisiológicas y morfológicas digestivas (Heithaus et al. 1975; Voigt 2003; Tschapka 2005; Ayala-Berdón et al. 2008; 2011; Gonzalez-Terrazas et al. 2012).

La plasticidad digestiva puede ser una estrategia adaptativa ampliamente distribuida dentro del Orden Chiroptera, pero existe poca evidencia que demuestre que los murciélagos sean capaces de modificar su sistema digestivo para adaptarse a variaciones específicas en la calidad de su alimento. Por ejemplo, el murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) puede consumir fruta e insectos en una sola noche de forrajeo. Debido a que su estómago está dividido en dos cámaras, puede separar los componentes sólido y líquido de la fruta para procesarlos de forma independiente. Además, el pH de su estómago varía gradualmente de 2.5 a 6 durante el tiempo de forrajeo (9:00 pm- 7:00 am). Esto demuestra que el estómago de *A. jamaicensis* funciona de acuerdo a las características bioquímicas y biomecánicas del alimento, y que diversos procesos digestivos, como la actividad de las enzimas digestivas pueden ser modulados durante una sola noche de forrajeo (Zharova 1992).

El nitrógeno es un nutriente escaso en frutos consumidos por murciélagos frugívoros, por lo que algunas especies como *Sturnira lilium*, *Carollia brevicauda* y *C. perspicillata* pueden alternar sus preferencias de consumo de forma estacional, alimentándose de frutos durante la temporada lluviosa, e incorporando insectos a su dieta durante la temporada seca (Herrera et al. 2002; Mello et al. 2004; 2008). Esto sugiere que algunas especies deben tener adaptaciones fisiológicas a nivel digestivo para compensar la falta de nitrógeno en sus dietas (Voigt et al. 2011). En un ensamble de especies simpátricas de murciélagos frugívoros, el valor de $\delta^{15}\text{N}$, que indica cambios en el nivel trófico de los animales, fue mayor en *Carollia castanea*, seguido por *C. brevicauda* y *C. sowelli*, y *C. perspicillata*. Esto indica que la insectivoría en algunas especies de murciélagos frugívoros es frecuente y debe estar asociada a cambios en las características digestivas que determinen la amplitud de dieta de las especies y sus interacciones ecológicas (York and Billings 2009).

Los murciélagos nectarívoros viven al borde de un balance negativo de energía (Speakman y Thomas 2003), por lo que la presencia de adaptaciones a nivel digestivo permitiría a estas especies mantener un consumo de energía constante ante situaciones de déficit alimenticio (del Rio y Restrepo 1993; Ayala-Berdón et al. 2008). Especies como *Glossophaga soricina* incrementan sus respuestas de consumo durante la temporada seca en comparación con la lluviosa, lo que permite a los individuos, hasta cierto límite, aumentar la cantidad de alimento que ingieren, cuando hay cambios en el ambiente (Ayala-Berdón et al. 2009).

Algunas especies de murciélagos insectívoros también muestran cambios en la conducta de forrajeo asociados a la migración de sus presas. El murciélago nóctulo mayor *Nyctalus lasiopterus* (Vespertilionidae) se alimenta de insectos la mayor parte del año, pero durante el otoño, cuando ocurre la migración de aves paserinas a la región sur de España, *N. lasiopterus* modifica su frecuencia de ecolocalización para cazar aves al vuelo (Ibanez et al. 2001; Popa-Lisseanu et al. 2007). Dicho cambio de dieta también debe estar asociado a cambios en la morfología y fisiología de su sistema digestivo (Bontadina y Arlettaz 2003), sin embargo este aspecto de su biología aún no ha sido estudiado.

Otros murciélagos vespertilionidos como el murciélago pálido (*Antrozous pallidus*), también tienen hábitos de forrajeo plásticos. Esta especie principalmente insectívora, consume el polen y néctar de las flores del cardón (*Pachycereus pringlei*) durante la tarde, las cuales también son visitadas durante la noche por el murciélago nectarívoro *Leptonycteris yerbabuena* (Frick et al. 2009). El consumo de néctar y polen por *A. pallidus* aumenta durante la primavera, cuando los recursos florales son abundantes. Esto indica que el grado de plasticidad de dieta en *A. pallidus* está determinada por adaptaciones fisiológicas a nivel digestivo, las cuales le permiten competir con otras especies por los mismos recursos, además de consumir alimentos ricos en carbohidratos (Frick et al. 2014). Otras especies insectívoras

como el murciélago pescador de vientre blanco (*Noctilio albiventris*: Noctilionidae), y el murciélago negro pequeño (*Myotis nigricans*: Vespertilionidae), también incorporan fruta y polen en sus dietas (Gonçalves et al. 2007; Novaes et al. 2015).

4. Metodología

4.1. Área de estudio.

El trabajo de campo se realizó en el Municipio de Autlán de Navarro, al suroeste del Estado de Jalisco, México (Figura 1). El área de estudio se localiza entre los 19°42'44" y 19°53'52" N, y 104°14'10" y 104°25'38" O. El promedio de elevación de la zona es de 900 msnm. El tipo de clima es semiseco en el otoño e invierno, y subcalido y subhmedo durante la primavera y verano (Ibarra-Cerdeña et al. 2005). La temperatura promedio anual en el sitio de estudio es de $23.34^{\circ}\text{C} \pm 0.65 \text{ EE}$, mientras que el promedio de precipitación anual es de $1.84 \text{ mm} \pm 0.50 \text{ EE}$ (CNA 2012).

El tipo de vegetación predominante en el sitio es la selva seca, que se caracteriza por tener dos periodos estacionales contrastantes con marcados cambios fenológicos (Ibarra-Cerdeña et al. 2005; Ibarra-López 2012). La temporada seca, que va de noviembre a mayo, presenta una temperatura promedio de $22.06^{\circ}\text{C} \pm 0.80 \text{ EE}$, con una precipitación promedio de $0.54 \text{ mm} \pm 0.13 \text{ EE}$. La temporada lluviosa que abarca de junio a octubre, tiene un promedio de temperatura de $25.14^{\circ}\text{C} \pm 0.30 \text{ EE}$, con una precipitación promedio de $3.66 \text{ mm} \pm 0.47 \text{ EE}$.

4.2. Captura y manejo de murciélagos.

La captura de murciélagos se realizó durante los meses de mayo (estación seca) y septiembre (estación lluviosa). El sitio de captura fue la mina de San Francisco, localizada a 8 km al NE de la Ciudad de Autlán de Navarro. Se colocaron redes de niebla (9.0 x 2.5 m) en la entrada de la cueva y a nivel del suelo, las cuales permanecieron abiertas por dos horas (19:00-21:00 h). Se capturaron 16 individuos machos adultos no reproductivos de la especie *Glossophaga soricina* (8/temporada). Debido a que la identificación de las especies del género *Glossophaga* es muy difícil en campo, utilizamos la morfología dental como rasgo morfológico distintivo de *G. soricina*, el cual diferencia a esta especie por tener incisivos inferiores comparativamente grandes, usualmente en contacto unos con otros y formando un arco continuo entre los caninos; los incisivos superiores son muy procumbentes (Webster and Jones 1984; Álvarez et al. 1994; Medellín et al. 2008).

Los cuales se mantuvieron en cautiverio durante 10 h, alimentados con una mezcla de plátano y bebida comercial de soya. Después del tiempo de cautiverio, se registró la masa corporal de cada individuo y se sacrificaron por asfixia en una cámara de éter. El sacrificio de los individuos se realizó de acuerdo al protocolo aprobado y recomendado por el Comité de Uso y Cuidado Animal de la American Society of Mammalogists (ACUC-ASM) (Sikes et al. 2011). Posteriormente, se extrajeron el estómago e intestino siguiendo el protocolo utilizado por Gadelha-Alves et al. (2008) y se almacenaron en nitrógeno líquido dentro de crioviales (5 ml) con solución salina fría al 10%. El resto de los cuerpos se preservaron en un ultracongelador (-70°C) para realizar posteriores análisis de composición corporal.

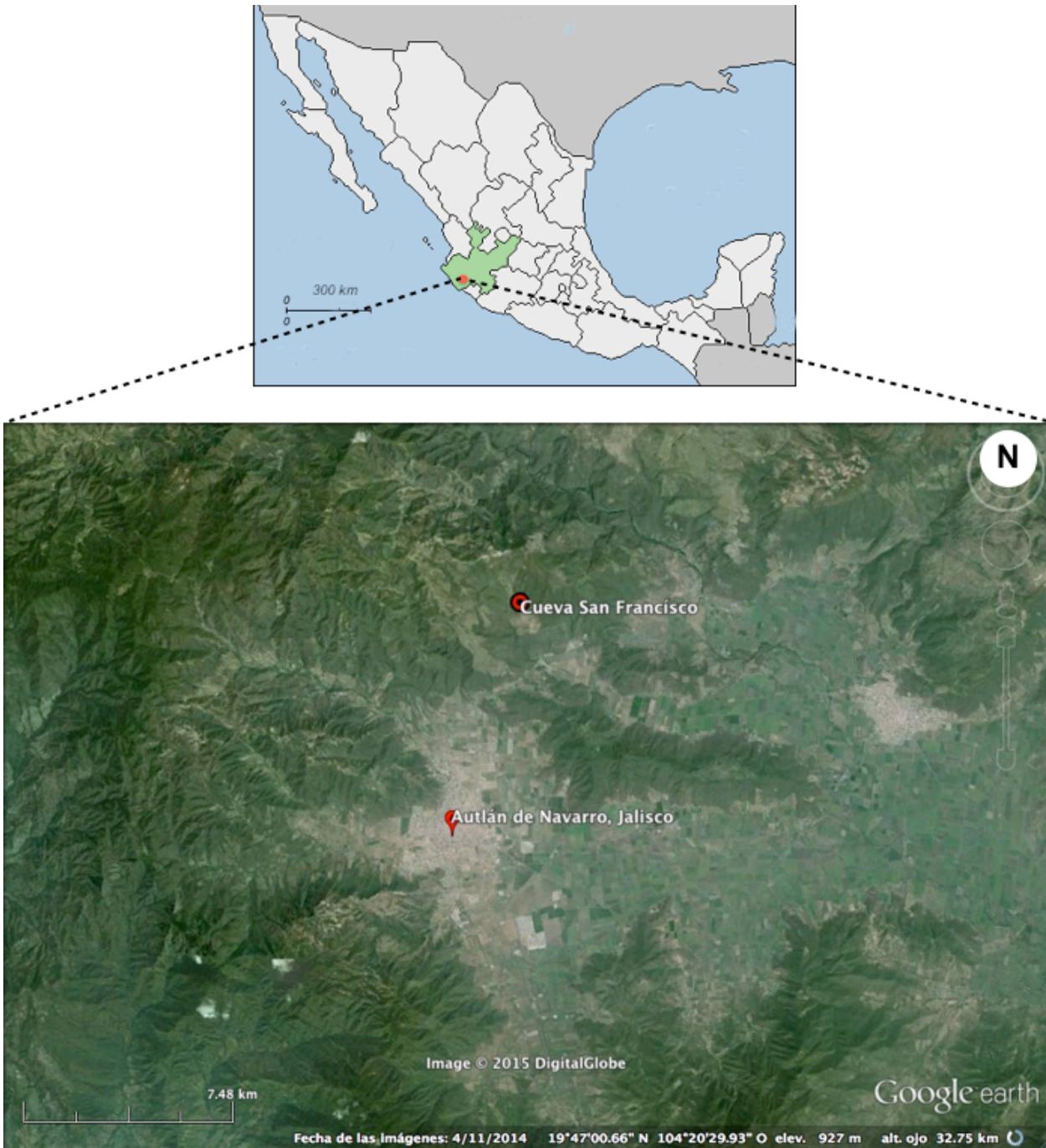


Figura 1. Localización del área de estudio. Se muestra la ubicación del Municipio de Autlán de Navarro, Jalisco. También se muestra la ubicación de la Cueva San Francisco.

4.3. Análisis de la morfología digestiva

4.3.1. Morfología digestiva gruesa

Para analizar los cambios en la morfología gruesa del tracto digestivo se separó el estómago del intestino. Para eliminar los restos de alimento, cada órgano fue lavado con una corriente de solución salina fría (10%), posteriormente se pesaron por separado en una balanza analítica Ohaus-Pioneer™ Plus modelo PA84C con 0.0001g de sensibilidad. El largo del intestino se midió utilizando una regla de plástico convencional de 30 cm. La medición de cada variable (masa y largo) se realizó tres veces y se utilizó el valor promedio como dato único. La mitad de las muestras de intestino (cuatro por temporada) se destinaron para el análisis de morfología fina, y el resto se conservó en un ultracongelador (-70°C) para realizar posteriores ensayos de actividad enzimática.

4.3.2. Morfología digestiva fina

Para observar cambios en la morfología fina se fijó cada intestino en una solución de formol (10%) y posteriormente se dividieron en tres secciones de igual longitud: proximal (duodeno), media (yeyuno) y distal (íleon). Cada sección se preparó en bloques de parafina, de los cuales se obtuvieron cortes transversales de 5 µm de espesor con un micrótomo electrónico (Estrada-Flores and Uribe-Aranzábal 2012). De cada bloque se eligieron 60 cortes de la porción central y se separaron en 3 grupos (20 cortes/grupo), los cuales fueron montados en un portaobjetos (lámina). Para observar las distintas estructuras de los cortes, cada lámina fue preparada con las técnicas de tinción azul alciano, ácido peryódico de Schiff (PASS) y Van Gieson (Carson y Hladik 2009).

En total, se seleccionaron 1440 cortes (720/temporada, 180/intestino, 60/sección, 20/tinción), los cuales se fijaron y tiñeron en 72 láminas (36/temporada, 9/intestino, 3/sección, 1/tinción). Posteriormente, se utilizó un microscopio Olympus FV10 con iluminación Keller para seleccionar los 4 mejores cortes de cada lamina, y generar imágenes confocales (4x, 10x, 20x) de alta calidad digital para cada uno. El análisis de las imágenes se realizó sobre 288 imágenes (4/tinción, 12/sección, 36/intestino, 144/temporada), representativas del 20% del total de cortes fijados y teñidos. Todo el trabajo de histología y microscopía se realizó en la unidad de histología e imagenología del Instituto de Fisiología Celular de la UNAM.

La mayoría de las variables (Tabla 1) se midieron sobre la imagen completa de cada corte (Figura 2A). Para medir el grosor de la pared intestinal y el número de vellosidades intestinales (Figura 2B), se asumió la imagen de cada corte como un círculo uniforme. Cada imagen fue dividida en cuatro secciones y se eligió una de estas aleatoriamente. Para realizar las mediciones en cada sección se trazó una referencia de 200 μ sobre el borde exterior de cada imagen. El análisis de las imágenes se efectuó con el programa de licencia libre ImageJ (Rasband n.d.). Ya que todas las variables (Tabla 1), se midieron sobre la imagen de 4 cortes, se utilizó el valor promedio como dato único para el análisis estadístico.

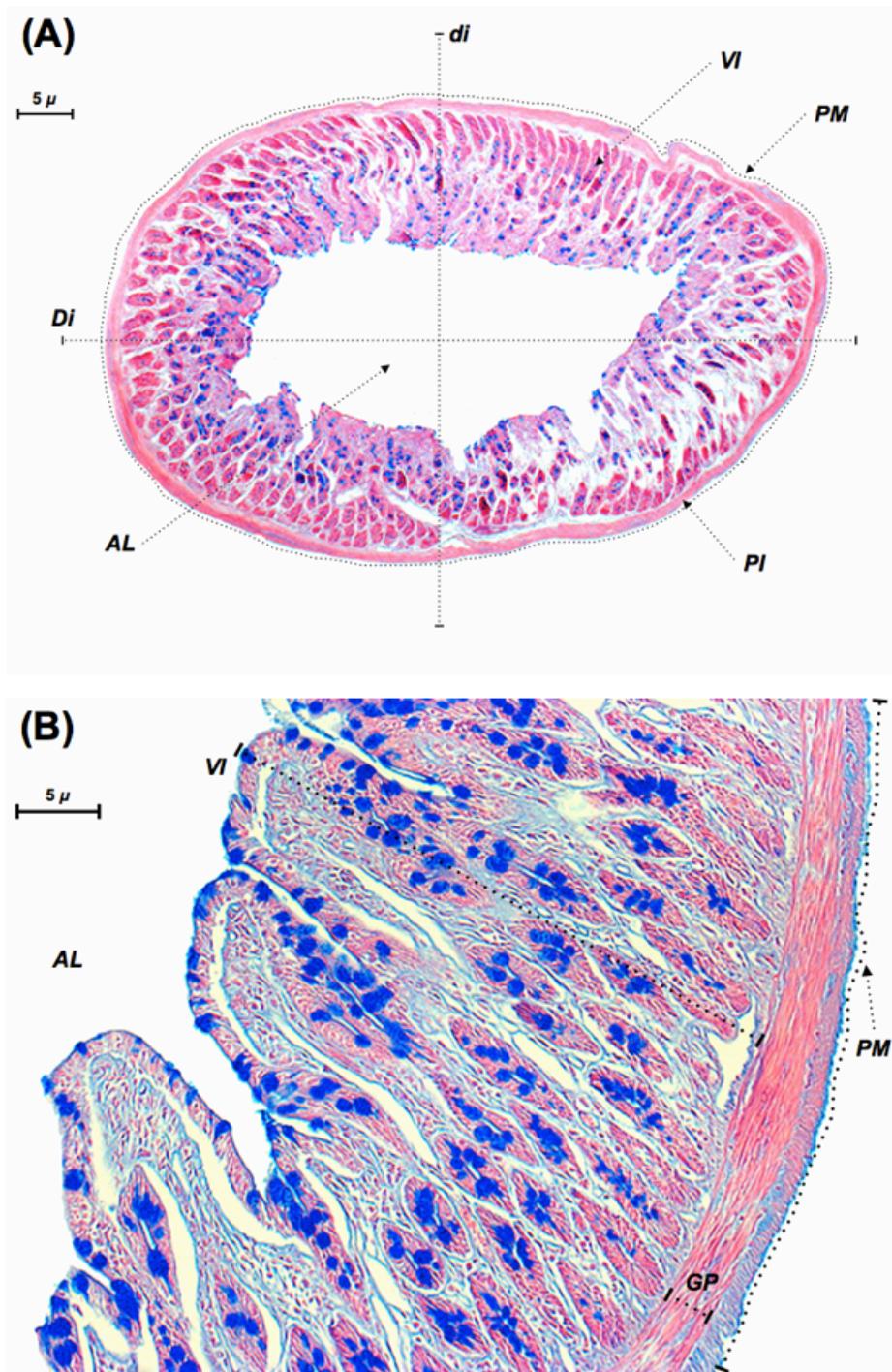


Figura 2. Corte transversal en tinción azul alciano del intestino de *Glossophaga soricina*. Los aumentos utilizados son 4x (A) y 10x (B). *Di*: Diámetro mayor, *di*: diámetro menor, *PM*: perímetro del tubo intestinal, *PI*: pared intestinal, *VI*: vello intestinal, *GP*: grosor de pared intestinal, *AL*: área de lumen.

Cuadro 1. Descripción de las variables observadas en la morfología digestiva gruesa y fina del murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina*.

Variab les	Descripción	Diopt ría
Masa del estómago	Promedio de cuatro mediciones del peso fresco (g) del estómago.	---
Masa del intestino	Promedio de cuatro mediciones del peso fresco (g) del intestino.	---
Largo del intestino	Promedio de cuatro mediciones de la longitud total (cm) del intestino.	---
Diámetro intestinal	Promedio del diámetro externo mayor (mm) (D_i) y el diámetro externo menor (d_i) del tubo intestinal.	4x
Perímetro intestinal	Circunferencia externa (mm) del tubo intestinal.	4x
Área intestinal	Superficie total (mm^2) de la imagen del tubo intestinal.	10x
Área de las vellosidades intestinales	Superficie ocupada (mm^2) por las vellosidades intestinales dentro del tubo intestinal.	10x
Vellosidades intestinales	Número de vellos completos, observados desde su base hacia el interior de la pared intestinal en un segmento de 200 μ .	20x
Área del lumen	Diferencia (mm^2) entre el área intestinal y el área de las vellosidades.	10x
Grosor de pared intestinal	Promedio de cuatro mediciones realizadas a la pared intestinal cada 50 μ sobre un segmento de 200 μ trazado sobre la circunferencia del tubo intestinal.	20x
Área nominal	Producto (mm^2) entre el largo total del intestino y el perímetro del tubo intestinal.	---
Volumen intestinal	Expresado en (mm^3), es el cálculo de $(\pi) (r^2) (h)$. En donde: $\pi = 3.1416$, $r^2 =$ el valor del radio elevado al cuadrado, $h =$ la longitud de cada sección intestinal.	---

4.4. Análisis estadístico.

Se realizó una regresión lineal simple para establecer una relación alométrica entre la morfología gruesa y la masa corporal de los individuos. Se aplicó el mismo procedimiento para probar una relación entre la masa, volumen, área nominal del intestino y su largo. Todas las variables utilizadas en el análisis de regresión lineal fueron transformadas a logaritmo. Antes de realizar pruebas de hipótesis, se aplicó la prueba de Shapiro-Wilks (Forthofer et al. 2006) para probar la normalidad de las variables de morfología gruesa y fina. Posteriormente se aplicó una prueba de *t* de Student (Quinn and Keough 2002) para comparar la media de las variables de morfología gruesa entre las temporadas seca y lluviosa. Finalmente se utilizó un ANOVA factorial de 2 vías (Quinn and Keough 2002) para comparar los cambios en la morfología fina entre temporadas (seca, lluviosa), entre secciones intestinales (proximal, media, distal), y la interacción entre estas variables (temporada*sección intestinal).

5. Resultados

5.1. Relaciones alométricas entre variables digestivas

La masa del estómago se relacionó positivamente con la masa corporal de los individuos ($R^2 = 0.929$, $p < 0.0001$). La masa del intestino también se relacionó con la masa corporal de los individuos ($R^2 = 0.382$, $p = 0.0005$). La masa del intestino y su largo no se relacionaron ($R^2 = 0.184$, $p = 0.096$). El área nominal del intestino se correlacionó con su volumen ($R^2 = 0.844$, $p = 0.001$). También se observó una relación entre el volumen del intestino y su largo ($R^2 = 0.670$, $p = 0.013$).

5.2. Cambios estacionales en la morfología digestiva gruesa de *Glossophaga soricina*.

La masa del estómago de *G. soricina* fue de ($\bar{X} = 0.62 \text{ g} \pm DE = 0.06$), el cual incrementó significativamente ($t_{(14)} = 2.88$, $p = 0.014$), durante temporada de lluvias ($\bar{X} = 0.65 \text{ g} \pm DE = 0.04$), que en la temporada seca ($\bar{X} = 0.58 \text{ g} \pm DE = 0.06$) (Figura 3). La masa del intestino ($\bar{X} = 0.52 \text{ g} \pm DE = 0.12$), también aumentó significativamente entre temporadas ($t_{(14)} = 5.94$, $p < 0.0001$), siendo mayor en la temporada de lluvias ($\bar{X} = 0.62 \text{ g} \pm DE = 0.08$), que en la de secas ($\bar{X} = 0.42 \text{ g} \pm DE = 0.05$) (Figura 3). El largo intestinal ($\bar{X} = 15.65 \text{ cm} \pm DE = 1.31$), también mostró un aumento significativo ($t_{(14)} = 2.17$, $p = 0.048$), durante la temporada lluviosa ($\bar{X} = 16.29 \text{ cm} \pm DE = 1.55$), en comparación con la seca ($\bar{X} = 15.01 \text{ cm} \pm DE = 0.61$) (Figura 3). El incremento relativo al promedio de las variables de morfología digestiva gruesa de *G. soricina* entre temporadas fue de 0.07 g (11.29 %) para la masa del estómago, 0.2 g (38.46 %) para la masa del intestino, y de 1.28 cm (8.17 %) para su largo.

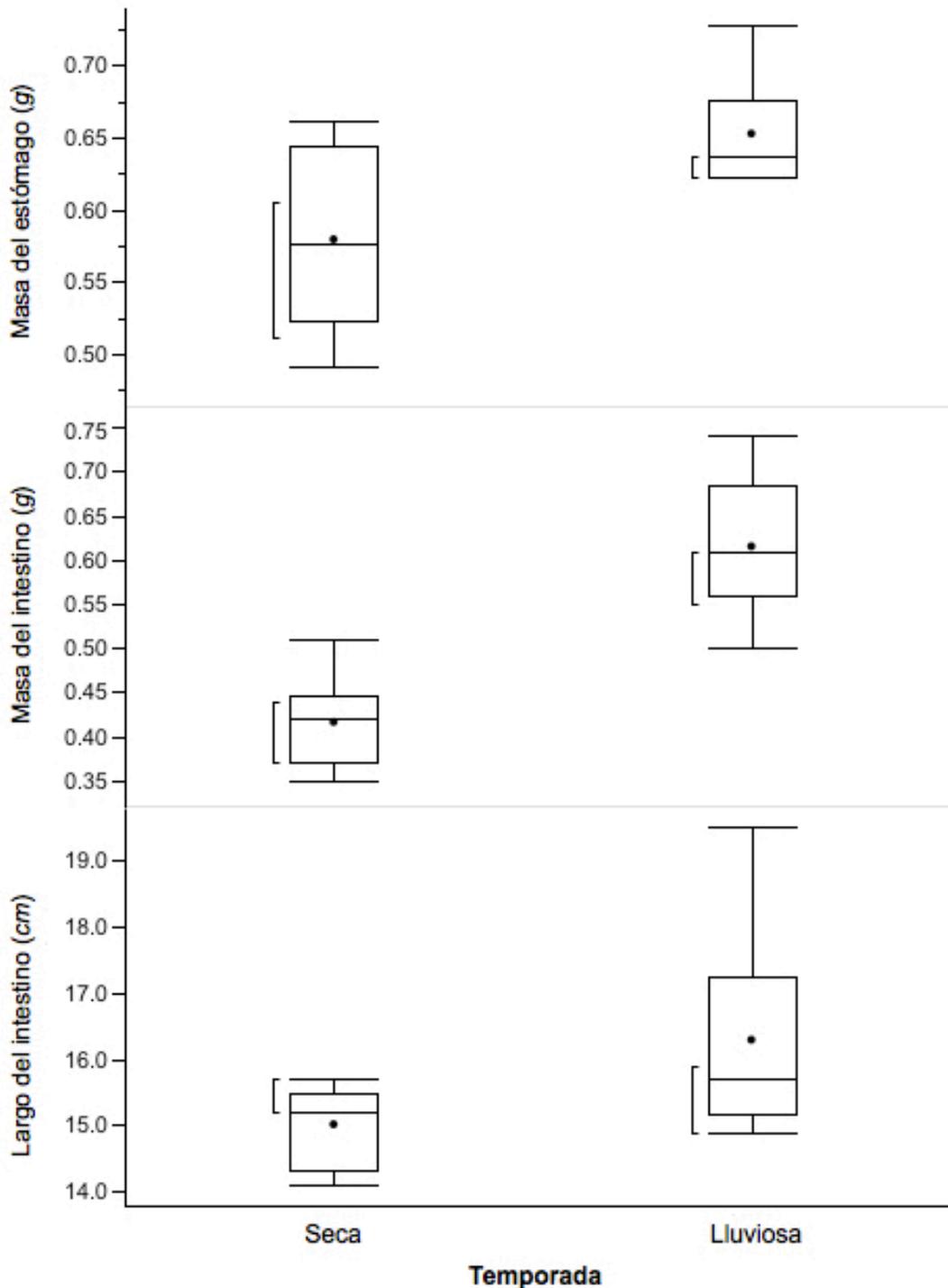


Figura 3. Diagrama de de cajas y bigotes que muestra los cambios estacionales en la morfología digestiva gruesa de *G. soricina*. Las cajas representan el segundo y tercer cuartil (25% -75% de los datos), las líneas indican el primer y cuarto cuartil, la línea dentro de las cajas representa la mediana de cada grupo y los círculos negros indican la media. El corchete junto a las cajas señala el 50% de los datos ($n = 8$ individuos por temporada).

5.3. Cambios estacionales en la morfología fina intestinal de *Glossophaga soricina*

El ANOVA factorial de 2 vías mostró que el diámetro del tubo intestinal fue significativamente mayor durante la temporada lluviosa con respecto a la temporada seca ($F_{(1,18)}= 15.20$, $p= 0.0011$) (Tabla 2), sin haber cambios significativos entre las diferentes secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 0.979$, $p= 0.395$). El perímetro del intestino también incrementó significativamente durante la temporada lluviosa en comparación con la seca ($F_{(1,18)}= 14.73$, $p= 0.0012$) (Tabla 2), sin cambios entre secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 1.866$, $p= 0.184$). El área del tubo intestinal también fue significativamente mayor en la temporada lluviosa que en la seca ($F_{(1,18)}= 9.46$, $p= 0.007$) (Tabla 2), sin diferencias significativas en las secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 2.077$, $p= 0.154$). El área del lumen no mostró cambios significativos entre temporadas ($F_{(1,18)}= 1.91$, $p= 0.1833$), ni entre secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 0.05$, $p= 0.9507$).

El área de las vellosidades intestinales fue significativamente mayor durante la temporada de lluvias ($F_{(1,18)}= 11.578$, $p= 0.003$) (Tabla 2). También se observaron incrementos significativos del área de las vellosidades entre secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 3.949$, $p= 0.038$), siendo mayor el cambio en el área de la sección proximal ($\bar{X}= 5.63 \text{ mm}^2 \pm DE= 1.47$), que la distal ($\bar{X}= 3.01 \text{ mm}^2 \pm DE= 1.52$). El número de vellosidades también fue significativamente mayor en la temporada de lluvias, que en la temporada seca ($F_{(1,18)}= 8.38$, $p= 0.0097$) (Tabla 2), sin haber diferencias significativas entre las distintas secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 1.70$, $p= 0.2105$). El grosor de la pared intestinal también aumentó significativamente durante la temporada de lluvias ($F_{(1,18)}= 12.294$, $p= 0.003$) (Tabla 2). Este incremento fue distinto entre secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 6.668$, $p= 0.007$); en donde la

sección proximal ($\bar{X}= 83.92 \mu \pm DE= 12.71$) y la distal ($\bar{X}= 87.26 \mu \pm DE= 9.67$) presentaron mayores diferencias que la sección media del intestino ($\bar{X}= 69.30 \mu \pm DE= 9.60$).

El área nominal del intestino también aumentó significativamente durante la temporada lluviosa, en comparación con la de secas ($F_{(1,18)}= 25.47$, $p < 0.0001$) (Tabla 2), pero sin cambios significativos entre secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 2.15$, $p= 0.1453$). El volumen del intestino también fue significativamente mayor durante la temporada lluviosa ($F_{(1,18)}= 18.36$, $p= 0.0004$) (Tabla 2), sin diferencias entre secciones intestinales ($F_{(2,18)}= 0.87$, $p= 0.4371$). El incremento relativo al promedio para cada variable de la morfología digestiva fina de *G. soricina* varió entre un 25 y un 50% (Tabla 2). Para ninguna de estas variables se encontró un efecto de la interacción entre la estacionalidad y la sección intestinal.

Cuadro 2. Cambios estacionales (Media \pm DE) observados en la morfología fina intestinal del murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina* en un bosque tropical caducifólio del Occidente de México. El porcentaje (%) de variación está calculado respecto del valor total de la media de los datos para cada temporada (n= 8).

Variables	Total	Seca	Lluvias	(%) variación
Diámetro (mm)	0.54 \pm 0.11	0.47 \pm 0.02	0.61 \pm 0.09	25.49
Perímetro (mm)	2.66 \pm 0.55	2.31 \pm 0.13	3.00 \pm 0.47	25.79
Área del tubo (mm ²)	5.07 \pm 2.41	3.79 \pm 0.60	6.35 \pm 2.58	50.5
Área de lumen (mm ²)	1.38 \pm 1.15	1.03 \pm 0.32	1.73 \pm 1.49	50.34
Área de vellosidades (mm ²)	3.69 \pm 1.76	2.76 \pm 0.44	4.62 \pm 1.87	50.56
Número de vellosidades	9.29 \pm 2.20	8.17 \pm 0.55	10.42 \pm 2.35	24.22
Grosor de pared (μ m)	70.98 \pm 17.78	61.79 \pm 17.77	80.17 \pm 12.69	25.9
Área nominal (mm ²)	134.68 \pm 30.17	113.14 \pm 22.28	156.22 \pm 19.86	31.99
Volumen intestinal (mm ³)	12.06 \pm 4.90	8.74 \pm 3.16	15.38 \pm 4.00	55.08

Cuadro 3. Cambios estacionales (Media \pm DE) en la composición corporal de *Glossophaga soricina* en un bosque tropical caducifolio del Occidente de México. El Valor *p* corresponde al de una prueba t de Student (n= 16). El asterisco (*) indica diferencias significativas entre estaciones.

Variab les	Total	Seca	Lluvias	Valor <i>p</i>
Masa corporal (g)	10.06 \pm 0.80	10.53 \pm 0.56	9.59 \pm 0.74	0.013*
Proteína (g)	1.00 \pm 0.30	1.25 \pm 0.16	0.76 \pm 0.16	<.0001*
Grasa (g)	1.79 \pm 0.44	1.52 \pm 0.14	2.06 \pm 0.49	0.017*
Agua (g)	5.27 \pm 0.45	5.49 \pm 0.48	5.06 \pm 0.30	0.057
Ceniza (g)	0.06 \pm 0.04	0.08 \pm 0.04	0.04 \pm 0.03	0.074

6. Discusión

Los resultados muestran que el murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina* presenta plasticidad en la morfología de su tracto digestivo. Esta plasticidad en la morfología puede implicar cambios importantes en las capacidades digestivas de la especie, si consideramos la estrecha relación que existe entre morfología y fisiología del sistema digestivo (Karasov and Douglas 2013). El tamaño de las características de morfología gruesa del tracto digestivo se correlacionó positivamente con la masa corporal de los individuos, esto significa que individuos con mayor masa corporal presentaron órganos digestivos más grandes. Además, los órganos digestivos mostraron importantes cambios morfológicos asociados al cambio de estación, principalmente el aumento del tamaño del estómago y del intestino durante la temporada de lluvias.

Trabajos previos sobre plasticidad digestiva muestran que el tamaño de los órganos digestivos de los roedores pueden aumentar hasta 60% en respuesta a cambios en la calidad y cantidad del alimento (Green y Millar 1987; Bozinovic et al. 1988), pero en el caso de *G. soricina* este incremento fue menor al 40%. El principio de sinmorfosis establece que ciertas restricciones en el diseño de los animales pueden comprometer su desempeño (Diamond 2002), lo cual es particularmente notable en el caso de animales voladores como los murciélagos. Estos mamíferos tienen una limitante de peso impuesta por la relación entre la morfología de sus alas, su capacidad muscular para generar impulso al volar, y sus altas tasas metabólicas (Becker et al. 2013). Debido a esto, el aumento en la masa de los órganos digestivos durante la temporada lluviosa podría imponer un considerable aumento de los

costos de vuelo, y por lo tanto un incremento del gasto energético diario para los murciélagos durante sus periodos de actividad y forrajeo.

Para evitar esto, los murciélagos pueden adoptar estrategias de historia de vida, en las que el aumento de la masa del tracto digestivo se vea balanceado con otros cambios corporales, de modo que los costos de esta plasticidad no sean altos. Datos adicionales a este trabajo muestran que durante la temporada seca, la masa corporal de los individuos aumenta debido al incremento significativo de grasa y proteína (Cuadro 3), mientras que la masa de los órganos digestivos disminuye. Esto sugiere que el incremento en la masa corporal y de los órganos digestivos de *G. soricina* están compensados estacionalmente para mantener un peso estable entre temporadas, y evitar compromisos energéticos adicionales impuestos por el incremento de la masa de los órganos digestivos.

Se considera que los cambios en la morfología digestiva de *G. soricina* son una respuesta plástica a la variación estacional en la disponibilidad, y tipo de alimentos presentes en el área de estudio. Estos cambios están relacionados y se compensan adicionalmente con variaciones significativas en la condición corporal de los individuos. Durante la temporada seca *G. soricina* consume alimentos de fácil digestión, principalmente néctar y polen de cactáceas columnares y otras especies de plantas del BTC (Stoner 2002). Una dieta rica en néctar y polen es de fácil digestión y rica en energía (Baker y Baker 1973; Baker et al. 1998). El polen contiene un elevado nivel de proteína cruda (hasta un 65%), almidones, nitrógeno, esteroides y lípidos (Roulston y Cane 2000). El néctar es una solución de azúcares en agua, compuesta principalmente por los monosacáridos glucosa y fructosa, y el disacárido sacarosa (Baker et al. 1998), con un bajo contenido de proteína, pocos aminoácidos como prolina y tirosina, y trazas de electrolitos como potasio y sodio (Nicolson and Fleming 2003; Nepi et al. 2012). Debido a su composición, los componentes alimenticios del néctar son fácilmente

asimilables por la mayor parte de los animales (Herrera 1999; Martínez del Río et al. 2001), por lo cual no se requiere tener un sistema digestivo complejo (Karasov et al. 2011).

Durante la temporada lluviosa, *G. soricina* se alimenta de una dieta más compleja, compuesta principalmente de fruta e insectos (Heithaus 1974; Herrera et al. 2001a). Una dieta rica en fruta e insectos, aunque también tiene un alto contenido energético, presenta retos importantes para ser asimilada de forma eficiente, sobre todo por la presencia de algunos elementos de las frutas como la cáscara, pulpa, semillas y la cubierta de quitina de los insectos. Las frutas consumidas por murciélagos tienen altos contenidos de azúcares monosacáridos como fructosa y glucosa (del Río y Karasov 1990; Baker et al. 1998), vitaminas, minerales (Chivers and Langer 1994) y metabolitos secundarios que pueden afectar el tiempo de retención intestinal (Baldwin and Whitehead 2014). Los insectos aportan polisacáridos como la quitina y el glucógeno, disacáridos no aprovechables como la trehalosa, proteína animal, además de colesterol y triglicéridos (Bell 1990; Schondube et al. 2001; Barboza et al. 2008; Arrese y Soulages 2010; Strobel et al. 2013). La digestión y asimilación de fruta requiere de tractos digestivos más largos y con mayor área luminal, que permitan procesar de forma eficiente el volumen de comida ingerido (del Río y Restrepo 1993). Adicionalmente se requiere de un mayor engrosamiento de la parte muscular del intestino que permita llevar a cabo una mayor peristalsis para transportar el alimento y sus componentes indigeribles (semillas, cáscara y restos de insectos) a lo largo del intestino (Karasov y Douglas 2013). Esto podría explicar el aumento en el grosor de la pared intestinal de *G. soricina*, lo que representa un incremento de masa muscular en la zona de procesamiento y en la de excreción del intestino.

El cambio a una dieta compuesta por fruta e insectos explicaría el aumento de tamaño de las variables cuantificadas en el análisis de morfología digestiva gruesa. Estos cambios en la dieta de *G. soricina*, son importantes considerando que durante la temporada lluviosa el quimo es más ácido, denso y ocupa más espacio de almacenamiento en el estómago e intestino delgado (Zharova 1992). Adicionalmente, el consumo de insectos como parte importante de su dieta indica que *G. soricina* tiene características digestivas que le permiten extraer los nutrientes y energía de alimentos de origen animal. Confirmando que esta especie, aunque obtiene la mayor parte de su energía del néctar floral en diversos momentos del año, puede ser catalogada como una especie de dieta generalista (Stoner 2002).

Estudios recientes han demostrado que uno de los primeros murciélagos nectarívoros (*Palynephyllum antimaster*), fue una especie generalista que incorporaba insectos a su dieta, por lo que la insectivoría en *G. soricina* es un rasgo ancestral conservado durante la evolución de esta especie (Yohe et al. 2015). La morfología dental y el funcionamiento del estómago de especies del género *Glossophaga* es similar a la de algunas especies de murciélagos insectívoros (Forman 1971, 1972). La insectívora en *G. soricina* presenta otras adaptaciones evolutivas como la modulación de su frecuencia de ecolocalización, lo que le permiten cazar activamente presas de los ordenes Coleoptera, Diptera y Lepidoptera durante la mayor parte del año (Herrera et al. 2001b; Clare et al. 2013).

Desde un punto de vista nutricional, la quitina es el principal componente del exoesqueleto de los insectos (Barboza et al. 2008), y aunque es un carbohidrato de alto contenido energético, es indigerible para las enzimas del tracto digestivo de la mayoría de los mamíferos (Strobel et al. 2013). Sin embargo, los murciélagos insectívoros son capaces de digerir la quitina directamente en el estómago, mediante la actividad ácida de la enzima quitinasa (Strobel et al. 2013). Debido a su estrecha similitud en cuanto a hábitos alimentarios

y rasgos funcionales digestivos con los murciélagos insectívoros, es posible que el estómago de *G. soricina* tenga la capacidad para digerir un porcentaje considerable de la quitina presente en los insectos que consume durante la temporada lluviosa. Sin embargo, este es un tema que debe ser investigado en el futuro.

El intestino delgado de los vertebrados es el órgano principal donde se realiza la digestión enzimática y la absorción de nutrientes, y tiene la capacidad de adaptarse morfológica y funcionalmente a estímulos ambientales (Starck 1999; 2005). La capacidad del intestino para almacenar y digerir material alimenticio afecta la capacidad de los animales para absorber nutrientes y almacenar energía (Derting and Noakes 1995). El aumento del diámetro, perímetro y área del tubo indican que el intestino de *G. soricina* se engrosa, lo que se refleja en el aumento de área nominal (superficie de absorción) y del volumen del intestino durante la temporada de lluvias. Estos resultados coinciden con los reportados para especies de roedores y aves que experimentan cambios estacionales en la calidad y composición de su dieta (Derting and Noakes 1995; Voltura 1997; McWilliams and Karasov 2001). En estos animales, los incrementos en el área nominal (superficie de absorción) y en el volumen intestinal incrementan el tiempo de retención del alimento, y optimizan la absorción de nutrientes. En el caso de *G. soricina* podemos asumir que estos mismos cambios morfológicos también están asociados con cambios en el tiempo de retención del alimento, y en la capacidad de asimilación en el intestino durante la temporada lluviosa.

La capacidad digestiva se refiere a la habilidad que tienen los animales para asimilar los nutrientes presentes en dietas de diferente calidad, está directamente relacionada con el volumen intestinal y mantiene una relación inversa con la calidad de la dieta (Ayala-Berdón and Schondube 2011; Griffen and Mosblack 2011; Saldaña-Vázquez et al. 2015). La capacidad digestiva de algunas especies de murciélagos nectarívoros neotropicales está

determinada por la tasa de digestión, el tiempo de tránsito intestinal y su volumen (Ayala-Berdón et al. 2013). En este caso, el largo y el volumen del intestino de *G. soricina* se correlacionaron positivamente, por lo tanto podemos esperar que los cambios en el tamaño del intestino de esta especie, sean una respuesta plástica que le permita aumentar su capacidad digestiva, cuando la calidad de su alimento cambia. Los cambios estacionales en la dieta de *G. soricina* no representan una disminución en su calidad, pero sí en su composición nutricional y grado de digestibilidad. El aumento en el largo del intestino sugiere que *G. soricina* incrementa el tiempo de tránsito intestinal durante la temporada lluviosa, por lo que la capacidad digestiva también es un atributo plástico de esta especie, el cual le permite mantener una constante asimilación de nutrientes durante el cambio de dieta entre periodos estacionales.

La adaptación intestinal de los mamíferos se relaciona con el tipo y la concentración de nutrientes presentes en su dieta, y se manifiesta de forma diferencial en las secciones del intestino que tienen diferencias funcionales para incrementar la capacidad de asimilación total de nutrientes (Drozdowski and Thomson 2006). El incremento en el número de vellosidades intestinales en el tracto digestivo de *G. soricina* durante la temporada lluviosa indica que la capacidad de absorción intestinal de esta especie también aumenta, al incrementarse el área total de absorción. El duodeno es la parte del intestino con mayor actividad enzimática, en donde se realiza la separación y parte de la absorción de proteínas y grasas (Drozdowski and Thomson 2006).

Algunas especies de aves generalistas que consumen insectos de forma estacional (Witmer and Martínez del Rio 2001; Lv et al. 2014), así como especies de roedores con dietas ricas en nitrógeno (Liu et al. 2012), pueden desarrollar un mayor número de vellosidades e incrementan su capacidad de absorción en el duodeno. En el caso de *G. soricina*, el aumento del área de las vellosidades en esta zona puede estar ligada a la digestión y absorción de

azúcares como la sacarosa, proveniente del néctar y la fruta, y de proteínas y grasas presentes en los insectos. Otras funciones del duodeno son regular la velocidad del vaciado gástrico y del movimiento a lo largo del intestino. En este caso, el aumento en el grosor de la pared en el duodeno y en el yeyuno sugieren que *G. soricina* puede modular el tiempo de retención y tránsito intestinal para optimizar la absorción de nutrientes durante la temporada de lluvias.

Por otra parte el incremento de la pared intestinal en el íleon, sugiere un incremento de los movimientos peristálticos para la facilitar las funciones de excreción. Aunque no se evaluó en este estudio, probablemente la actividad de enzimas digestivas como la aminopeptidasa-N también muestren un patrón de cambio estacional en el tracto digestivo de *G. soricina*. Es posible que de manera similar a lo encontrado en aves (Sabat et al. 1998; Levey et al. 1999; Caviedes-Vidal et al. 2000), y otros mamíferos (Sabat et al. 1999; del Valle y Mañanes 2008; Cortés et al. 2011), la actividad total y la cinética de enzimas digestivas específicas debe ser un atributo clave en el desarrollo de la plasticidad digestiva en *G. soricina* y otras especies de murciélagos.

Las características histológicas y morfológicas del tracto digestivo de los murciélagos glosófagos reflejan la divergencia de estas especies en cuanto a hábitos alimentarios (Forman 1971). Los factores intrínsecos asociados con la digestibilidad de nutrientes limita la capacidad de los murciélagos filostómidos para explotar alimentos con distintas características morfológicas y nutricionales (Saldaña-Vázquez 2014). Otras especies de murciélagos nectarívoros neotropicales como *Anoura geoffroyi* y *A. caudifer* que consumen insectos de forma estacional (Caballero-Martínez et al. 2009; Barros et al. 2013) también podrían ser plásticos a nivel digestivo. Sin embargo otras especies cercanamente emparentadas como *Glossophaga commissarisi* son menos eficientes para extraer la energía de una dieta a base de frutos y no son capaces de modificar la morfología de su sistema digestivo (Kelm et al. 2008),

lo que sugiere que la plasticidad digestiva podría ser limitada en especies de hábitos alimentarios más especializados.

En combinación con la destrucción del hábitat y otros factores de degradación ambiental, el cambio climático representa una seria y creciente amenaza para la biodiversidad (Walther et al 2002). Los murciélagos y sus servicios ecosistémicos pueden verse afectados seriamente debido a los efectos del cambio climático, ya que el clima regula la disponibilidad de alimento, periodos de hibernación, migración, frecuencia y duración de torpor, la tasa de gasto energético, así como las tasas de reproducción y desarrollo de los juveniles (Sherwin et al. 2012). La plasticidad digestiva estacional de *G. soricina*, y tal vez de otras especies de murciélagos nectarívoros, puede ser parte de un conjunto de adaptaciones que les permita a estos mamíferos responder a cambios drásticos en su ambiente. Estas adaptaciones pueden involucrar estrategias de termorregulación como el uso de torpor, cambios en su balance de agua, y de sus capacidades de asimilación de azúcares, proteínas y ácidos grasos. Sin embargo, es importante considerar que estas adaptaciones y las capacidades que pueden conferir a las especies, pueden estar determinadas por su rango de distribución, requerimientos de hábitat, la especialización de la dieta y su nicho térmico. Bajo este enfoque, la capacidad de desarrollar plasticidad digestiva sería limitada en aquellas especies con requerimientos más especializados.

7. Conclusiones

1. El murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae) es plástico a nivel digestivo. Esta plasticidad parece darse como respuesta a los cambios estacionales de su dieta.
2. El aumento de la masa de los órganos digestivos está compensada estacionalmente con la disminución masa corporal de los individuos para mantener un peso estable entre temporadas, y evitar compromisos energéticos adicionales impuestos por el incremento de la masa de los órganos digestivos.
3. Los cambios observados en la morfología digestiva gruesa de *G. soricina* están orientados para digerir de forma más eficiente una dieta más compleja. Principalmente, el aumento del largo del intestino favorece el aumento del tiempo de tránsito intestinal durante la temporada lluviosa, cuando su dieta se compone principalmente de fruta e insectos. El incremento del volumen intestinal (capacidad digestiva) le permite mantener una constante asimilación de nutrientes durante el cambio de dieta entre periodos estacionales.
4. Los cambios en la morfología digestiva fina de *G. soricina* también ocurren en zonas específicas de su intestino, y pueden estar dirigidos a modular o incrementar el tiempo de retención intestinal, maximizar la absorción de nutrientes, y facilitar las funciones de excreción durante la temporada lluviosa.

Literatura citada

- AGRAWAL, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294:321–326.
- ÁLVAREZ, T., S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, Y J. C. LÓPEZ-VIDAL. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Co-Edición No. 2. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I. P. N.
- ALVAREZ, J., M. R. WILLIG , Y J. K. JONES JR. 2001. *Glossophaga soricina*. *Mammalian Species* 1–7.
- ARRESE, E. L., Y J. L. SOULAGES. 2010. Insect fat body: energy, metabolism and regulation. *Annual Review of Entomology* 55:207-225.
- AVILA-CABADILLA, L. D., K. E. STONER, Y J. M. NASSAR. 2014. Phyllostomid bat occurrence in successional stages of Neotropical dry forests. *PLoS ONE* 9:e84572.
- AYALA-BERDÓN, J., Y J. E. SCHONDUBE. 2011. A physiological perspective on nectar-feeding adaptation in phyllostomid bats. *Physiological and Biochemical Zoology*: 84:458–466.
- AYALA-BERDÓN, J., J. E. SCHONDUBE, Y K. E. STONER. 2009. Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *Journal of Comparative Physiology B*: 179:553–562.
- AYALA-BERDÓN, J., J. E. SCHONDUBE, K. E. STONER, N. RODRÍGUEZ-PEÑA, Y C. M. DEL RÍO. 2008. The intake responses of three species of leaf-nosed Neotropical bats. *Journal of Comparative Physiology B*: 178:477–485.
- AYALA-BERDÓN, J., N. RODRÍGUEZ-PEÑA, M. ORDUÑA-VILLASEÑOR, K. E. STONER, D. H. KELM, Y J. E. SCHONDUBE. 2011. Foraging behavior adjustments related to changes in nectar sugar concentration in phyllostomid bats. *Comparative Biochemistry and Physiology A*: 160:143–148.
- AYALA-BERDÓN, J., R. GALICIA, C. FLORES-ORTÍZ, R. A. MEDELLÍN, Y J. E. SCHONDUBE. 2013. Digestive capacities allow the Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold environments. *Comparative Biochemistry and Physiology A*: 164: 622–628.
- BAKER, H. G., Y I. BAKER. 1973. Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature*. 241: 543-545.
- BAKER, H. G., I. BAKER, Y S. A. HODGES. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559-586.
- BALDWIN, J. W., Y S. R. WHITEHEAD. 2014. Fruit secondary compounds mediate the retention time of seeds in the guts of Neotropical fruit bats. *Oecologia* 177: 453–466.

- BARBOZA, P. S., A. BENNET, J. H. LIGNOT, R. I. MACKIE, T. J. MCWHORTER, S. M. SECOR, N. SCOVGAARD, M. A. SUNDSET, Y T. WANG. 2010. Digestive challenges for vertebrate animals: microbial diversity, cardiorespiratory coupling, and dietary specialization. *Physiological and Biochemical Zoology* 83:764–774.
- BARBOZA, P. S., K. L. PARKER, Y I. D. HUME. 2008. *Integrative Wildlife Nutrition*. Springer Science & Business Media.
- BARROS, M. A. S., A. M. RUI, Y M. E. FABIAN. 2013. Seasonal variation in the diet of the bat *Anoura caudifer* (Phyllostomidae: Glossophaginae) at the southern limit of its geographic range. *Acta Chiropterologica* 15: 77–84.
- BECKER, N. I., J. A. ENCARNÇÃO, M. TSCHAPKA, Y E. KALKO. 2013. Energetics and life-history of bats in comparison to small mammals. *Ecological Research* 28: 249-258.
- BELL, G. P. 1990. Birds and mammals on an insect diet: A primer on diet composition analysis in relation to ecological energetics. *Studies in Avian Biology* 13:416-422.
- BLAKE, R. W. (ED.). 2005. *Efficiency and Economy in Animal Physiology*. Cambridge University Press.
- BONTADINA, F, Y R. ARLETTAZ. 2003. A heap of feathers does not make a bat's diet. *Functional Ecology* 17:141-145.
- BORKOWSKA, A. 1995. Seasonal changes in gut morphology of the striped field mouse (*Apodemus agrarius*). *Canadian Journal of Zoology* 73:1095–1099.
- BOYLES, J. G., UNDEFINED AUTHOR, B. SMIT, Y A. E. MCKECHNIE. 2011. Adaptive thermoregulation in endotherms may alter responses to climate change. *Integrative and Comparative Biology* 51:676–690.
- BOZINOVIC, F., C. VELOSO, Y M. ROSENMAN. 1988. Changes of the digestive tract of *Abrothrix andinus* (Cricetidae): effect of diet quality and energy requirements. *Revista Chilena De Historia Natural* 61:245–251.
- BRZEK, P., K. KOHL, E. CAVIEDES-VIDAL, Y W. H. KARASOV. 2009. Developmental adjustments of house sparrow (*Passer domesticus*) nestlings to diet composition. *Journal of Experimental Biology* 212:1284–1293.
- BULLOCK, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology* 36:297–316.
- CABALLERO-MARTÍNEZ, L. A., I. V. RIVAS-MANZANO, Y L. I. AGUILERA-GÓMEZ. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 25:161–175.
- CAREY, H. V. 1990. Seasonal-Changes in mucosal structure and function in ground-squirrel intestine. *American Journal of Physiology* 259:R385–R392.

- CARSON, F. L., Y C. HLADIK. 2009. Histotechnology. American Society for Clinical Pathology.
- CASTLE, K. T., Y B. A. WUNDER. 1995. Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: effects of food quality and energy need. *Journal of Comparative Physiology B* 164:609–617.
- CAVIEDES-VIDAL, E., D. AFIK, C. M. DEL RÍO, Y W. H. KARASOV. 2000. Dietary modulation of intestinal enzymes of the house sparrow (*Passer domesticus*): testing an adaptive hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 125:11–24.
- CHIVERS, D. J., Y P. LANGER. 1994. *The Digestive System in Mammals*. Cambridge University Press.
- CIMINARI, M. E., D. AFIK, W. H. KARASOV, Y E. CAVIEDES-VIDAL. 2001. Is diet-shifting facilitated by modulation of pancreatic enzymes? Test of an adaptational hypothesis in yellow-rumped warblers. *The Auk* 118:1101-1107.
- CLARE, E. L., H. R. GOERLITZ, V. A. DRAPEAU, M. C. HOLDERIED, A. M. ADAMS, J. NAGEL, E. R. DUMONT, P. D. N. HEBERT, Y M. B. FENTON. 2013. Trophic niche flexibility in *Glossophaga soricina*: how a nectar seeker sneaks an insect snack. *Functional Ecology* 28:632–641.
- CLISSOLD, F. J., B. J. TEDDER, A. D. CONIGRAVE, Y S. J. SIMPSON. 2010. The gastrointestinal tract as a nutrient-balancing organ. *Proceedings of the Royal Society B* 277:1751–1759.
- COMISIÓN NACIONAL DEL AGUA. 2012. Climatología estadística, estación 14019-Autlán, Autlán de Navarro, Jalisco, México.
- CORTÉS, P. A., M. FRANCO, P. SABAT, S. A. QUIJANO, Y R. F. NESPOLO. 2011. Bioenergetics and intestinal phenotypic flexibility in the microbiotherid marsupial (*Dromiciops gliroides*) from the temperate forest in South America. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 160:117–124.
- CRUZ-NETO, A. P., T. GARLAND, Y A. S. ABE. 2001. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology* 104:49–58.
- DE JONG, G. 1995. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *The American Naturalist* 145:493–512.
- DEL RIO, C. M., Y C. RESTREPO. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio* 107/108: 205-216.
- DEL RIO, C. M., Y W. H. KARASOV. 1990. Digestion strategies in nectar-and fruit-eating birds and the sugar composition of plant rewards. *The American Naturalist* 136:618-637.
- DEL VALLE, J. C., Y A. A. L. MAÑANES. 2008. Digestive strategies in the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 150:387–394.

- DEL VALLE, J. C., Y A. L. MAÑANES. 2011. Digestive flexibility in females of the subterranean rodent *ctenomys talarum* in their natural habitat. *Journal of Experimental Zoology A* 315:141–148.
- DERTING, T. L., Y B. A. BOGUE. 1993. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy* 74:59-68.
- DERTING, T. L., Y E. B. NOAKES III. 1995. Seasonal changes in gut capacity in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) and meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Canadian Journal of Zoology* 73:243–252.
- DIAMOND, J. 2002. Quantitative evolutionary design. *Journal of Physiology* 542:337–345.
- DROZDOWSKI, L., Y A. B. R. THOMSON. 2006. Intestinal mucosal adaptation. *World journal of Gastroenterology* 12:4614–4627.
- DYKSTRA, C. R., Y W. H. KARASOV. 1992. Changes in gut structure and function of house wrens (*Troglodytes aedon*) in response to increased energy demands. *Physiological Zoology* 65:422–442.
- ESTRADA-FLORES, E., Y M. C. URIBE-ARANZÁBAL. 2012. Atlas de histología de vertebrados. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- FENTON, M. B., Y SIMMONS N. B. 2014. *Bats: a World of Science and Mystery*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- FLEMING, T. H., N. MUCHHALA, Y F. J. ORNELAS. 2005. New world nectar-feeding vertebrates: Community patterns and processes. Pp. 163–186 in *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero & R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología, UNAM. Instituto de Ecología, UNAM. CONABIO., Mexico.
- FORMAN, G. L. 1971. Gastric morphology in selected mormoopid and glossophagine bats as related to systematic problems. *Transactions of the Illinois Academy of Sciences* 64:273-282.
- FORMAN, G. L. 1972. Comparative Morphological and Histochemical Studies of Stomachs of Selected American Bats. *Kansas Univ. Sci. Bull.* 49:591–729.
- FORTHOFER, R. N., E. S. LEE, Y M. HERNANDEZ. 2006. *Biostatistics: A Guide to Design, Analysis and Discovery*. Academic Press.
- FRICK, W. F., J. R. SHIPLEY, J. F. KELLY, P. A. HEADY, Y K. M. KAY. 2014. Seasonal reliance on nectar by an insectivorous bat revealed by stable isotopes. *Oecologia* 174:55–65.
- FRICK, W. F., P. A. I. HEADY, Y J. P. HAYES. 2009. Facultative nectar-feeding behavior in a gleaning insectivorous bat (*Antrozous pallidus*). *Journal of Mammalogy* 90:1157–1164.

- GADELHA-ALVES, R., A. M. DA SILVA ROZENSZTRANCH, Y O. ROCHA-BARBOZA. 2008. Comparative intestinal histomorphology of five species of phyllostomid bats (Phyllostomidae, Microchiroptera): Ecomorphological relations with alimentary habits. *International Journal of Morphology* 26:591–602.
- GARCÍA-OLIVA, F., A. CAMOU, Y J. M. MAAS. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. Pp. 3–10 in *Historia Natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. Vega, A. García-Aldrete & M. Quesada, eds.). Primera Edición. Instituto de Biología, UNAM., Mexico.
- GHALAMBOR, C. K., J. K. MCKAY, Y S. P. CARROLL. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21:394–407.
- GONÇALVES, F., R. MUNIN, P. COSTA, Y E. FISCHER. 2007. Feeding habits of *Noctilio albiventris* (Noctilionidae) bats in the Pantanal, Brazil. *Acta Chiropterologica* 9:535–546.
- GONZALEZ-TERRAZAS, T. P., R. A. MEDELLÍN, M. KNÖRNSCHILD, Y M. TSCHAPKA. 2012. Morphological specialization influences nectar extraction efficiency of sympatric nectar-feeding bats. *Journal of Experimental Biology* 215:3989–3996.
- GREEN, D. A., Y J. S. MILLAR. 1987. Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology* 65:2159–2162.
- GRIFFEN, B. D., Y H. MOSBLACK. 2011. Predicting diet and consumption rate differences between and within species using gut ecomorphology. *Journal of Animal Ecology* 80:854–863.
- HAMMOND, K. A., Y D. N. JANES. 1998. The effects of increased protein intake on kidney size and function. *Journal of Experimental Biology* 201:2081–2090.
- HAMMOND, K. A., J. SZEWCZAK, Y E. KRÓL. 2001. Effects of altitude and temperature on organ phenotypic plasticity along an altitudinal gradient. *Journal of Experimental Biology* 204:1991–2000.
- HEITHAUS, E. R. 1974. Role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61:675–691.
- HEITHAUS, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 327–367 in *Ecology of Bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Publishing Corporation.
- HEITHAUS, E. R., T. H. FLEMING, Y P. A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841–854.

- HERRERA, L. G. 1999. Preferences for different sugars in neotropical nectarivorous and frugivorous bats. *Journal of Mammalogy* 80:683-688.
- HERRERA, L. G., E. GUTIERREZ, K. A. HOBSON, Y B. ALTUBE. 2002. Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats. *Oecologia* 133:280-287.
- HERRERA, L. G., K. A. HOBSON, A. MANZO, D. ESTRADA, V. SÁNCHEZ-CORDERO, Y G. MÉNDEZ. 2001a. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: Evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica* 33:520-528.
- HERRERA, L. G., K. A. HOBSON, L. MIRON, N. RAMIREZ, G. MÉNDEZ, Y V. SÁNCHEZ-CORDERO. 2001b. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: Evidence from stable-isotope analysis. *Journal of Mammalogy* 82:352-361.
- HOFFMANN, A. A., Y C. M. SGRÒ. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470:479-485.
- HORNER, M. A., T. H. FLEMING, Y C. T. SAHEY. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244:575-586.
- HOWELL, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 48:263-276.
- HULBERT, A. J., Y P. L. ELSE. 2004. Basal metabolic rate: history, composition, regulation, and usefulness. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:869-876.
- IBANEZ, C., J. JUSTE, J. L. GARCÍA-MUDARRA, Y P. T. AGIRRE-MENDI. 2001. Bat predation on nocturnally migrating birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:9700-9702.
- IBARRA-CERDEÑA, C. N., L. I. IÑIGUEZ-DÁVALOS, Y V. SÁNCHEZ-CORDERO. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92:503-509.
- IBARRA-LÓPEZ, M. P. 2012. Comparación de la dieta de dos comunidades de murciélagos nectarívoros: implicaciones ecológicas. Tesis de Maestría. Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Autlan de Navarro, Jalisco.
- KALKO, E. 1998. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101: 281-297.
- KALKO, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pp. 13-43 in *Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the international symposium on biodiversity and systematics in tropical ecosystems* (H. Ulrich, ed.). 1994 edition. Alexander Koenig Research Institute and Zoological Museum, Bonn, Germany.

- KARASOV, W. H. 1994. Digestive adaptations in avian omnivores. Pp. 494–497 in (M. Wahlqvist, ed.). Smith-Gordon, UK.
- KARASOV, W. H. 1996. Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology. in Avian energetics and nutritional ecology (C. Carey, ed.). Chapman and Hall, New York.
- KARASOV, W. H., Y A. E. DOUGLAS. 2013. Comparative Digestive Physiology. *Comprehensive Physiology* 3:741–783.
- KARASOV, W. H., C. MARTÍNEZ DEL RIO, Y E. CAVIEDES-VIDAL. 2011. Ecological physiology of diet and digestive systems. *Annual Review of Physiology* 73:69–93.
- KELM, D. H., J. SCHAER, S. ORTMANN, G. WIBBELT, J. R. SPEAKMAN, Y C. C. VOIGT. 2008. Efficiency of facultative frugivory in the nectar-feeding bat *Glossophaga commissarisi*: the quality of fruits as an alternative food source. *Journal of Comparative Physiology B* 178:985–996.
- KINGSOLVER, J. G., D. W. PFENNIG, Y M. R. SERVEDIO. 2002. Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 17:540–541.
- KUNZ, T. H., E. BRAUN DE TORREZ, D. BAUER, T. LOBOVA, Y T. H. FLEMING. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1–38.
- LEVEY, D. J., Y W. H. KARASOV. 1989. Digestive responses of temperate birds switched to fruit or insect diets. *The Auk* 106:675–686.
- LEVEY, D. J., Y W. H. KARASOV. 1992. Digestive modulation in a seasonal frugivore, the american robin (*Turdus migratorius*). *American Journal of Physiology* 262:711–718.
- LEVEY, D. J., A. R. PLACE, P. J. REY, Y C. M. DEL RIO. 1999. An experimental test of dietary enzyme modulation in pine warblers *Dendroica pinus*. *Physiological and Biochemical Zoology* 72:576–587.
- LIU, Q.-S., Z.-Q. ZHANG, E. CAVIEDES-VIDAL, Y D.-H. WANG. 2012. Seasonal plasticity of gut morphology and small intestinal enzymes in free-living mongolian gerbils. *Journal of Comparative Physiology B* 183:511–523.
- LOEB, S. C., R. G. SCHWAB, Y M. W. DEMMENT. 1991. Responses of pocket gophers (*Thomomys bottae*) to changes in diet quality. *Oecologia* 86:542–551.
- LV, J., Z. XIE, Y. SUN, C. SUN, L. LIU, T. YU, X. XU, S. SHAO, Y C. WANG. 2014. Seasonal plasticity of duodenal morphology and histology in *Passer montanus*. *Zoomorphology* 133:435–443.
- MARTÍNEZ DEL RIO, C., J. E. SCHONDUBE, T. J. MCWHORTER, Y L. G. HERRERA. 2001. Intake responses in nectar feeding birds: Digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American Zoologist* 41:902–915.

- MCNAB, B. K. 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 31:227–268.
- MCWILLIAMS, S. R., Y W. H. KARASOV. 2001. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 128:579–593.
- MEDELLÍN, R. A., H. T. ARITA, Y O. SÁNCHEZ H. 2008. Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. Segunda Edición. Instituto de Ecología. UNAM.
- MELLO, M. A. R., E. K. V. KALKO, Y W. R. SILVA. 2008. Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a brazilian montane Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy* 89:485–492.
- MELLO, M. A. R., G. M. SCHITTINI, P. SELIG, Y H. G. BERGALLO. 2004. Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera : Phyllostomidae) in an Atlantic forest area in southeastern Brazil. *Mammalia* 68:49–55.
- MINER, B. G., S. E. SULTAN, S. G. MORGAN, D. K. PADILLA, Y R. A. RELYEA. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20:685–692.
- MUCHHALA, N. 2006. Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. *Nature* 444:701–702.
- MUCHHALA, N., Y J. D. THOMSON. 2010. Fur versus feathers: pollen delivery by bats and hummingbirds and consequences for pollen production. *The American Naturalist* 175:717–726.
- NAGY, K. A., I. A. GIRARD, Y T. K. BROWN. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19:247–277.
- NAYA, D. E. 2008. Gut size flexibility in rodents: what we know, and don't know, after a century of research. *Revista Chilena De Historia Natural* 81:599-612.
- NAYA, D. E., L. D. BACIGALUPE, D. M. BUSTAMANTE, Y F. BOZINOVIC. 2005. Dynamic digestive responses to increased energy demands in the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). *Journal of Comparative Physiology B* 175:31–36.
- NEPI, M., C. SOLIGO, D. NOCENTINI, M. ABATE, M. GUARNIERI, G. CAI, L. BINI, M. PUGLIA, L. BIANCHI, Y E. PACINI. 2012. Amino acids and protein profile in floral nectar: Much more than a simple reward. *Flora* 207:475–481.
- NESPOLO, R. F. 2000. Desempeño fisiológico, estacionalidad y plasticidad fenotípica en pequeños mamíferos: microevolución de la capacidad de cambio en rasgos termorregulatorios. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 553-563.
- NICOLSON, S. W., Y P. A. FLEMING. 2003. Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution* 238:139-153.

- NOVAES, R. L., R. SOUZA, E. RIBEIRO, A. SIQUEIRA, A. GRECO, Y R. MORATELLI. 2015. First evidence of frugivory in *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae, Myotinae). Biodiversity Data Journal 3:e6841.
- NUSSEY, D. H., A. J. WILSON, Y J. E. BROMMER. 2007. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology* 20:831–844.
- PIERSMA, T., Y A. LINDSTROM. 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution* 12:134–138.
- PIERSMA, T., Y J. DRENT. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18:228–233.
- PIGLIUCCI, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20:481–486.
- PIGLIUCCI, M. 2013. Phenotypic Plasticity. Beyond Nature and Nurture. Johns Hopkins University Press. Maryland..
- POPA-LISSEANU, A. G., A. DELGADO-HUERTAS, Y M. G. FORERO. 2007. Bats' conquest of a formidable foraging niche: the myriads of nocturnally migrating songbirds. *PLoS ONE* 2:e205
- QUINN, G. P., Y M. J. KEOUGH. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press.
- RAMIREZ, N., L. G. HERRERA, Y L. MIRON. 2005. Physiological constraint to food ingestion in a new world nectarivorous bat. *Physiological and Biochemical Zoology* 78:1032–1038.
- RASBAND, W. S. ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. <<http://imagej.nih.gov/ij/>>.
- REED, T. E., R. S. WAPLES, D. E. SCHINDLER, J. J. HARD, Y M. T. KINNISON. 2010. Phenotypic plasticity and population viability: the importance of environmental predictability. *Proceedings of the Royal Society B* 277:3391–3400.
- ROULSTON, T. H., Y J. H. CANE. 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222:187-209.
- RZEDOWSKY, J. 2006. *Vegetación de México*. 1st edition. CONABIO, México.
- SABAT, P., Y F. BOZINOVIC. 1994. Cambios estacionales en la actividad de enzimas digestivas en el pequeño marsupial chileno *Thylamys elegans*: disacaridasas intestinales. *Revista Chilena de Historia Natural* 62:221-228.
- SABAT, P., Y F. BOZINOVIC. 2008. Do changes in dietary chemistry during ontogeny affect digestive performance in adults of the herbivorous rodent *Octodon degus*? *Comparative Biochemistry and Physiology A* 151:455–460.

- SABAT, P., E. SEPÚLVEDA-KATTAN, Y K. MALDONADO. 2004. Physiological and biochemical responses to dietary protein in the omnivore passerine *Zonotrichia capensis* (Emberizidae). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 137:391–396.
- SABAT, P., F. NOVOA, F. BOZINOVIC, Y C. M. DEL RIO. 1998. Dietary flexibility and intestinal plasticity in birds: a field and laboratory study. *Physiological Zoology* 71:226–236.
- SABAT, P., J. A. LAGOS, Y F. BOZINOVIC. 1999. Test of the adaptive modulation hypothesis in rodents: dietary flexibility and enzyme plasticity. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 123:83–87.
- SALDAÑA-VÁZQUEZ, R. A. 2014. Intrinsic and extrinsic factors affecting dietary specialization in Neotropical frugivorous bats. *Mammal Review* 44:215–224.
- SALDAÑA-VÁZQUEZ, R. A., E. RUIZ-SANCHEZ, L. HERRERA-ALSINA, Y J. E. SCHONDUBE. 2015. Digestive capacity predicts diet diversity in Neotropical frugivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 84:1396–1404.
- SASSI, P. L., C. E. BORGHI, Y F. BOZINOVIC. 2007. Spatial and seasonal plasticity in digestive morphology of cavies (*Microcavia australis*) inhabiting habitats with different plant qualities. *Journal of Mammalogy* 88:165–172.
- SASSI, P. L., E. CAVIEDES-VIDAL, R. ANTON, Y F. BOZINOVIC. 2010. Plasticity in food assimilation, retention time and coprophagy allow herbivorous cavies (*Microcavia australis*) to cope with low food quality in the Monte desert. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 155:378–382.
- SCHLICHTING, C. D. 1989. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience* 39:460–464.
- SCHONDUBE, J. E., L. G. HERRERA-M, Y C. MARTÍNEZ DEL RIO. 2001. Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology* 104:59–73.
- SCHWAIBOLD, U., Y N. PILLAY. 2003. The gut morphology of the African ice rat, *Otomys sloggetti robertsi*, shows adaptations to cold environments and sex-specific seasonal variation. *Journal of Comparative Physiology B* 173:653–659.
- SHERWIN, H. A., W. I. MONTGOMERY, Y M. G. LUNDY. 2012. The impacts and implications of climate change for bats. *Mammal Review* doi: 10.1111/j.1365-2907.2012.00214.x
- SIKES, R. S., W. L. GANNON, Y THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 9(1): 235-253.
- SIMMONS, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529 in *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson & D. M. Reeder, eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- SIMMONS, N. B., Y T. M. CONWAY. 2003. Evolution of ecological diversity in bats. Pp. 493–535 in *Bat ecology* (T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- SOMERO, G. N. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and "losers." *Journal of Experimental Biology* 213:912–920.
- SPEAKMAN, J. 1997. Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals. *The Proceedings of the Nutrition Society* 56:1119–1136.
- SPEAKMAN, J. R., Y D. W. THOMAS. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. Pp. 430–490 in *Bat ecology* (T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- SPERR, E. B., L. A. CABALLERO-MARTÍNEZ, R. A. MEDELLÍN, Y M. TSCHAPKA. 2011. Seasonal changes in species composition, resource use and reproductive patterns within a guild of nectar-feeding bats in a west Mexican dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 27 133-145.
- STARCK, J. M. 1999. Structural flexibility of the gastro-intestinal tract of vertebrates-implications for evolutionary morphology. *Zoologischer Anzeiger* 238:87-101.
- STARCK, J. M. 2003. Shaping up: how vertebrates adjust their digestive system to changing environmental conditions. *Animal Biology* 53:245-257.
- STARCK, J. M. 2005. Structural flexibility of the digestive system of tetrapods: patterns and processes at the cellular and tissue level. Pp. 176–200 in *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates* (J. M. Starck & T. Wang, eds.). Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- STARCK, J. M., Y G. RAHMAAN. 2003. Phenotypic flexibility of structure and function of the digestive system of Japanese quail. *Journal of Experimental Biology* 206:1887-1897.
- STARCK, J. M., Y T. WANG. 2005. *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*. Science Pub Inc.
- STONER, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de Biosfera Chamela-Cuixmala. Pp. 379–395 in *Historia Natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. Vega, A. García-Aldrete & M. Quesada, eds.). Primera edición. Instituto de Biología, UNAM., México.
- STONER, K. E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and abundance in two contrasting tropical dry forests. *Biotropica* 37:591–599.
- STONER, K. E., Y R. M. TIMM. 2011. Seasonally dry tropical forest mammals: Adaptations and seasonal patterns. Pp. 85-106 in *Seasonally Dry Tropical Forests. Ecology and Conservation* (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, and G. Ceballos, eds.) Island Press. Washington.

- STROBEL, S., A. ROSWAG, N. I. BECKER, T. E. TRENCZEK, Y J. A. ENCARNACÃO. 2013. Insectivorous bats digest chitin in the stomach using acidic mammalian chitinase. *PLoS ONE* 8:e72770.
- SØRENSEN, A., D. MAYNTZ, S. J. SIMPSON, Y D. RAUBENHEIMER. 2010. Dietary ratio of protein to carbohydrate induces plastic responses in the gastrointestinal tract of mice. *Journal of Comparative Physiology B* 180:259–266.
- TREJO, I. 2011. Las selvas secas del Pacífico Mexicano. Pp. 41–51 in *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las servas secas del Pacífico de México* (G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel & R. Dirzo, eds.). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, CONANP., Mexico.
- TSCHAPKA, M. 1999. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263:7–21.
- TSCHAPKA, M. 2005. Reproduction of the bat *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican rain forest during frugivorous and nectarivorous periods. *Biotropica* 37:409-415.
- TSCHAPKA, M., E. B. SPERR, L. A. CABALLERO-MARTÍNEZ, Y R. A. MEDELLÍN. 2008. Diet and cranial morphology of *Musonycteris harrisoni*, a highly specialized nectar-feeding bat in western Mexico. *Journal of Mammalogy* 89:924-932.
- TSCHAPKA, M., T. P. GONZALEZ-TERRAZAS, Y M. KNÖRNSCHILD. 2015. Nectar uptake in bats using a pumping-tongue mechanism. *Science Advances* 1:e1500525.
- TUCKER, V. A. 1970. Energetic cost of locomotion in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology* 34:841–846.
- VAN GILS, J. A., T. PIERSMA, A. DEKINGA, Y P. F. BATTLE. 2006. Modelling phenotypic flexibility: an optimality analysis of gizzard size in red knots *Calidris canutus*. *Ardea* 94:409–420.
- VIA, S., R. GOMULKIEWICZ, G. DE JONG, Y S. M. SCHEINER. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 10:212-217.
- VOIGT, C. C. 2003. Reproductive energetics of the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae). *Journal of Comparative Physiology B* 173:79–85.
- VOIGT, C. C., Y J. R. SPEAKMAN. 2007. Nectar-feeding bats fuel their high metabolism directly with exogenous carbohydrates. *Functional Ecology* 21:913–921.
- VOIGT, C. C., A. ZUBAID, T. H. KUNZ, Y T. KINGSTON. 2011. Sources of assimilated proteins in Old and New World phytophagous bats. *Biotropica* 43:108-113.
- VOLTURA, M. B. 1997. Seasonal variation in body composition and gut capacity of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Canadian Journal of Zoology* 75:1714–1719.

- WALTHER, G. R., E. POST, P. CONVEY, A. MENZEL, C. PARMESAN, T. J. C. BEEBEE, J. M. FROMENTIN, O. HOEGH-GULDBERG, Y F. BAIRLEIN. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- WEBSTER, W. D., Y J. K. JONES. 1984. *Glossophaga leachii*. *Mammalian Species* 226:1-3.
- WEST-EBERHARD, M. J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:249-278.
- WITMER, M. C., Y C. MARTÍNEZ DEL RIO. 2001. The membrane-bound intestinal enzymes of waxwings and thrushes: adaptive and functional implications of patterns of enzyme activity. *Physiological and Biochemical Zoology* 74:584–593.
- YOHE, L. R., P. M. VELAZCO, D. ROJAS, B. E. GERSTNER, N. B. SIMMONS, Y L. M. DÁVALOS. 2015. Bayesian hierarchical models suggest oldest known plant-visiting bat was omnivorous. *Biology Letters* 11:20150501.
- YORK, H. A., Y S. A. BILLINGS. 2009. Stable-isotope analysis of diets of short-tailed fruit bats (Chiroptera: Phyllostomidae: *Carollia*). *Journal of Mammalogy* 90:1469–1477.
- ZHAROVA, G. K. 1992. Morphological adaptation of digestive system of the jamaicensis fruit-feeding bat to different types of food. *Doklady Biological Sciences* 324:298–300.