



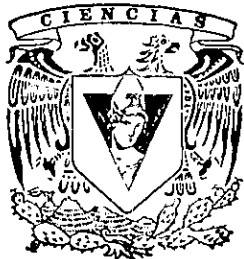
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACION ESTACIONAL DE HABITOS
ALIMENTICIOS EN *Sturnira lilium* Y *Artibeus*
jamaicensis (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)
MEDIANTE EL USO DE MARCADORES ISOTOPICOS
DE CARBONO Y NITROGENO.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A N :
ADRIANA MANZO ANDRADE
DANIEL ALFONSO ESTRADA BARCENAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO



2000

000000



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
AVANZADA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

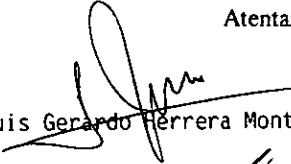
Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
Variación estacional de hábitos alimenticios en Sturnira lilium y Artibeus jamaicensis
(Chiroptera: Phyllostomidae) mediante el uso de marcadores isotópicos de Carbono y
Nitrógeno.


realizado por Adriana Manzo Andrade
Daniel Alfonso Estrada Bárcenas

con número de cuenta 9237815-5 , pasante de la carrera de
9559999-3


Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

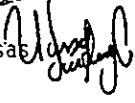
Atentamente

Director de Tesis Propietario  Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

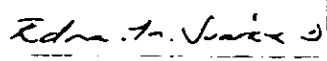
Propietario Dr. Víctor Sánchez Cordero 

Propietario M. en C. Livia León Paniagua 

Suplente Biól. Ricardo León Rico 

Suplente Biól. Nansy Mónica Sánchez Casas 

Facultad de Ciencias
UNAM
Consejo Departamental de Biología



DRA. EDNA MARIA SUAREZ DIAZ

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

AGRADECIMIENTOS

A nuestros sinodales, Dr. L. Gerardo Herrera, Dr. Víctor Sánchez-Cordero, M. en C. Livia León, Biól. Nancy Sánchez, Biól. Ricardo León por las revisiones y sugerencias que hicieron a este trabajo.

Especialmente al Dr. L. Gerardo Herrera por la dirección y apoyo brindado para el desarrollo y término de este trabajo, sin el cual no hubiera sido posible realizarlo.

A nuestros amigos y compañeros del laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología, Leticia Mirón, Nicté Ramírez, Elizabeth Gutiérrez, Waldemar Díaz y Baldo Altube por la amistad ofrecida y los momentos gratos compartidos.

Al personal de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas" (IBUNAM) que colaboró de alguna forma durante el trabajo de campo.

A la M. en C. Martha Olvera del Instituto de Biología por su valiosa ayuda en la identificación de semillas.

Al Biól. Tomás Martínez Cruz del Instituto de Biología quién nos prestó su ayuda para la identificación de insectos.

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

Y por último a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por la asistencia económica prestada al proyecto IN206998 y al Programa de Becas para Tesis de Licenciatura por Proyectos de Investigación (PROBETEL) por la beca otorgada.

*A mis padres, Roberto y Rosalía
ya que sin su apoyo no hubiera logrado
alcanzar este primer gran paso.*

*A mi hermana, Leticia
quién siempre estuvo cerca
tendiéndome la mano en todo momento.*

*A los amigos con quienes compartí
tristezas y alegrías y que me han
brindado siempre su valiosa amistad
y en especial a Verónica,
Roberto, Paco, Erika y Bárbara.*

*A Daniel, el amigo que me ha enseñado
a amar la vida y gracias al cual
he conocido aquella sensación efímera
que muchos llaman felicidad.*

ADRIANA

Considero que a la primera persona que debo dar muchas gracias y no tan solo por esta tesis, si no por todas las enseñanzas que me dio en la vida, es a mi abuelita Conchita, posteriormente a mi familia, que me apoyo en cada aspecto, de mis estudios y de mi camino, gracias por dejarme escoger mi destino.

Una parte importante a la que debo gran realización de mi vida profesional, es mi compañera de tesis, mas que una amiga, Adriana, que recuerde que siempre hay un cariño de mi para ella.

Gracias a mi padre, por formarme y decirme lo difícil de la vida, a mi madre por que me exigió mucho, y así aprendí a exigirme a mi mismo, a mi hermano por haberme aguantado, y mi pequeña hermana por tan solo mirarme con esa linda cara.

Fundamental para mi es la amistad, así que me llevaría mas de mil hojas agradecer a cada amigo, y considero que en su momento cada uno fue muy importante en mi vida, por lo que empezar e de acuerdo como los conocí:

Desde pequeño tuve grandes amigos como Alejandro Zapata, o Ericka Lima, en el inicio de juventud quien puede olvidar a Uriel Cedillo, Abel Martínez, o Salvador González.

En la Preparatoria conocí a uno de los mejores, Jorge Salas, pero sin olvidar a Anayanzín Díaz, Alejandro Valencia y demás compañeros que son muy importantes.

Ya en la Universidad que más pude pedir con un par de amigos fuera de serie que son de los mejores biólogos de mi generación: Francisco Franco y Roberto Cuevas. Aunque nada sería sin haber conocido a Erika, Barbara, Karime, Marcela, Catalina o posteriormente a Mary o Ivan, y muchos más que pusieron su granito de arena en mí.

Quise poner al final a los amigos que me enseñaron a hacer un poco de locuras, y vivir un poco más, como lo es el Compañero, el Gorra, el Gordo, el Visven, Luigi, el Pollo, el Cremas, el Seras, el Cobra, el Chachís y espero que esta tesis sirva como aliciente para que todos logren lo que quieran haciendo lo que nos gusta en esta vida, viendolo desde cualquier punto de vista como me lo enseñó una amiga la Srta. Rueda, y espero tan solo ver la del Camarón, pero su tesis.

Y un párrafo especial para alguien que le debo todos mis desvelos nocturnos, gracias JR.

DANIEL

CONTENIDO

	Página
Agradecimientos	
Resumen.....	1
Introducción.....	2
Generalidades.....	2
Hábitos alimenticios.....	3
Relación entre la variación en la dieta, la reproducción y la fenología del hábitat.....	8
Técnicas tradicionales para el estudio de hábitos alimenticios en murciélagos.....	10
Técnica de Isótopos estables.....	12
Objetivos e hipótesis.....	16
Materiales y métodos.....	18
Descripción del área de estudio.....	18
Colecta y toma de muestras.....	23
Datos reproductivos.....	24
Revisión visual de excretas.....	24
Técnica de isótopos estables.....	25
Estimación de la contribución relativa de plantas e insectos.....	25
Resultados.....	29
Actividad Reproductiva.....	29
Contenido de Heces Fecales.....	31
Composición Isotópica.....	32
Comparación entre especies y dentro de cada especie.....	34
Discusión.....	35
Actividad reproductiva.....	35
Contribución relativa de plantas e insectos.....	36
Comparación entre especies y dentro de cada especie.....	41
Conclusiones.....	42
APENDICE I. Biología de <i>Artibeus jamaicensis</i> y <i>Sturnira lilium</i>	44
APENDICE II. Especies vegetales consumidas por <i>A. jamaicensis</i> presentes en "Los Tuxtlas" Veracruz.....	52
Literatura Citada.....	54

RESUMEN

El objetivo de la presente investigación fue analizar la importancia relativa de alimentos de origen animal y vegetal en los hábitos alimenticios de *Artibeus jamaicensis* y *Sturmira lilium*, dos especies de murciélagos frugívoros de la Familia Phyllostomidae, así como las posibles variaciones en su dieta influenciadas por cambios estacionales en la abundancia de los recursos alimenticios y/o su estado reproductivo.

El estudio se desarrolló en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBLT), en Veracruz. Los muestreos se realizaron cada dos meses durante un año en el cual se obtuvieron muestras de sangre de ejemplares de ambas especies para su posterior análisis isotópico.

A partir de los resultados de este análisis se estimaron las proporciones de insectos y frutos consumidos por *Artibeus jamaicensis* y *Sturmira lilium*, lo cual indica que ambas especies se alimentan predominantemente de frutos durante el año.

Los resultados obtenidos indican que no se presentan cambios de nivel trófico en ninguna especie a lo largo del año ya que las fluctuaciones en las proporciones de frutos consumidos por ambas especies no presentan variaciones estadísticamente significativas. Además, el tipo de alimento consumido no tiene relación con el estado reproductivo ni con el sexo de los organismos.

INTRODUCCIÓN

Generalidades

Los representantes del Orden Chiroptera son el grupo de mamíferos que después de los roedores posee el mayor número de especies a nivel mundial (Nowak, 1983) y nacional (Ceballos *et al.* , 1993). Habitan gran parte de las zonas templadas y tropicales del mundo estando ausentes en algunas islas oceánicas, y en regiones muy frías.

Este orden se divide en dos subordenes: Megachiroptera y Microchiroptera. Los primeros, comúnmente llamados zorros voladores, se distribuyen exclusivamente en el Viejo Mundo y están representados por la familia Pteropodidae; por su parte los Microchiroptera están distribuidos en todo el mundo dentro de 17 familias (Nowak, 1983).

Los murciélagos son parte importante de la riqueza faunística de nuestro país, constituyendo alrededor del 15% de la diversidad de microquirópteros a nivel mundial (137 de un total de 927 especies; Ceballos *et al.* , 1993; Sánchez, 1998). Se distribuyen a lo largo de todo el territorio mexicano, desde hábitats áridos hasta bosques tropicales. Se refugian en cuevas, grietas, cavidades de árbol, construcciones, e incluso en lugares más expuestos como las ramas de los árboles. En zonas donde las condiciones invernales son severas estos mamíferos pueden hibernar o presentar hábitos migratorios (Nowak *et al.*, 1983; Sánchez, 1998).

El 68% de las especies de murciélagos mexicanos son insectívoros o se alimentan de otros invertebrados pequeños, el 16% son frugívoros y el 9% ingieren néctar o polen, mientras que el 5% consumen vertebrados pequeños y el 2% se alimentan de sangre (Sánchez, 1998).

Hábitos alimenticios en la Familia Phyllostomidae

Para entender la ecología de las especies es importante el estudio de sus hábitos alimenticios ya que éstos tiene una estrecha relación con muchos aspectos de su biología como el comportamiento (Howell *et al.* , 1974) y la reproducción.

Los murciélagos de la familia Phyllostomidae despliegan una gran variedad de preferencias alimenticias y relativamente pocas especies tienen un régimen alimenticio estricto (Gardner, 1977). De manera general pueden presentar alguno de los siguientes tipos de alimentación: carnívora, nectivoria, frugivoria y sanguinivoria (Fleming, 1988).

Los miembros de la subfamilia Stenoderminae, a la cual pertenecen las especies estudiadas, están especializados anatómicamente para la frugivoria (Fleming, 1988). Este tipo de alimentación está ampliamente difundido entre los vertebrados, sin embargo, muchas especies frugívoras al parecer complementan su dieta con otros tipos de alimento, ya que al consumir únicamente frutos ricos en

carbohidratos y pobres en proteína, no serían capaces de suplir adecuadamente sus requerimientos de nitrógeno (Thomas, 1984).

Las proteínas son requeridas por los organismos como fuentes de nitrógeno y de aminoácidos esenciales necesarios para la construcción y el mantenimiento de los tejidos corporales. Un organismo mantiene un equilibrio de nitrógeno cuando ingiere la suficiente cantidad de proteína para sustituir el nitrógeno endógeno perdido por excreción en la orina y heces fecales (Morrison, 1980).

Así por ejemplo, algunas aves y mamíferos frugívoros como los murciélagos filostómidos, que consumen frutos con bajo contenido proteínico, podrían requerir complementar su alimentación con la ingesta de fuentes ricas en proteína como los insectos (Ayala *et al.*, 1973; Thomas, 1984) e incluso con hojas (Kunz *et al.*, 1995). En cambio, otros murciélagos frugívoros como los pteropódidos, no consumen tales fuentes adicionales de proteína, por lo que se ha llegado a pensar que podrían cubrir sus requerimientos mínimos de nitrógeno al consumir mayor cantidad de fruta es decir mediante una sobreingesta de energía (Thomas, 1984).

En el caso del filostómido *Carollia perspicillata*, la hipótesis de la sobreingesta de energía no se cumple, ya que esta especie es capaz de cubrir sus requerimientos de nitrógeno antes que los energéticos (Delorme *et al.*, 1996). Lo anterior está relacionado con la cantidad de nitrógeno que el alimento (fruto) pueda proveer al murciélago y los propios requerimientos de la especie.²¹

Así por ejemplo, de un análisis de cinco especies de frutos como fuente de nitrógeno para *Carollia perspicillata* se encontró que todos, a excepción de *Ficus* sp. pueden satisfacer los requerimientos de nitrógeno de murciélagos en estado reproductivo inactivo, en tanto que para las hembras lactantes, solo *Piper amalago* provee el nitrógeno necesario (Herbst, 1986). No obstante se ha reportado la ingesta de insectos durante la época reproductiva para esta especie (Fleming et al., 1972).

Se ha observado que en condiciones de cautiverio *A. jamaicensis* y *Rousettus aegyptiacus* (Pteropódidae) ingieren un gran volumen de fruta, que se traduce en un alto consumo de energía sin alterar su masa corporal. Por lo tanto, la regulación de su masa corporal no depende de la cantidad de fruta o energía metabolizable ingerida, sino que es hecha mediante un ajuste en la tasa metabólica y los requerimientos reales de energía posiblemente sean más bajos que la cantidad de energía metabolizable consumida. Sin embargo se ha demostrado que algunas especies de murciélagos frugívoros como *C. perspicillata*, *A. jamaicensis* y algunos pteropódidos pueden cubrir sus requerimientos de nitrógeno sin que los insectos u hojas sean fundamentales en su dieta, es decir, a partir de una dieta de frutos (Delorme et al. , 1999).

En un estudio acerca de los murciélagos frugívoros como dispersores de plantas tanto *A. jamaicensis* como *S. liliium* son consideradas como frugívoras obligadas (Simmons et al. , 1997), categoría considerada por Bonaccorso (1984) para aquellas especies en las cuales los frutos constituyen más del 90% de su

alimentación a lo largo del año. No obstante, existen algunos registros del consumo de otro tipo de alimento por estas especies, para lo cual se presenta a continuación un breve resumen de sus hábitos alimenticios.

- *Artibeus jamaicensis*

En general *A. jamaicensis*, como ya se mencionó, es principalmente frugívoro y considerado como generalista, aunque también se le reporta como especialista dada su preferencia por el consumo de higos, como en la región de Chamela Jalisco (Ramírez, 2000). En la Isla de Barro Colorado, Morrison (1978) observó en *A. jamaicensis* el consumo de frutos de diferentes especies pero principalmente de *Ficus* spp, aún en las épocas en donde su abundancia era rebasada por las otras especies. Esta preferencia puede ser atribuida al alto contenido calórico y nutritivo de los higos, además de que están disponibles durante todo el año (Morrison, 1978). Otras especies vegetales consumidas por *A. jamaicensis* se reportan en el Apéndice I.

En un estudio realizado en Panamá y Costa Rica (Fleming *et al.*, 1972) encontraron que el 66% del contenido estomacal de 916 individuos de *A. jamaicensis* corresponde a plantas, el 25% a insectos y el 9% a materia no identificada. Flores (1999) encontró evidencia del consumo de insectos (Coleoptera) por *A. jamaicensis* en Yucatán, en el periodo de diciembre a febrero.

En un estudio realizado sobre costos energéticos, se observó que *A. jamaicensis* ingiere suficiente fruta para suplir solo el 49.5% de sus requerimientos proteínicos, por lo cual suplementa su dieta con insectos (Thomas, 1984). Otros autores también reportan para este género el consumo de insectos, por ejemplo en la revisión sobre hábitos alimenticios realizada por Gardner (1977), encontró la ingesta de polen y de insectos.

Stumira liliium

En lo que respecta a *S. liliium*, esta especie se alimenta de una gran variedad de frutos, aunque son comunes los reportes del consumo de insectos. En Yucatán se ha observado el consumo de insectos por esta especie, aunque su principal alimento es la fruta; en Brasil, presenta una dieta mixta que incluye frutos e insectos y en Perú por medio de la revisión de heces fecales, se observó el consumo de *Cecropia* sp. y *Piper* sp. (Gardner, 1977).

Por otro lado, en Costa Rica y Panamá se encontró que de 64 individuos de *S. liliium*, todos resultaron ser 100% frugívoros al analizar sus contenidos estomacales (Fleming *et al.*, 1972). También en Costa Rica, Howell y Burch (1974), reportaron que *S. liliium* consume insectos (Lepidoptera), polen (*Ceiba* sp.) y frutos de *Piper* sp., *Licania* sp., *Muntingia* sp., algunas Melastomaceae y Solanaceae en el mes de abril, mientras que en mayo y junio se alimenta de *Acnistus* sp. y *Solanum* sp., respectivamente.

Relación entre la variación en la dieta, la reproducción y la fenología del hábitat.

Los hábitos alimenticios de muchas especies de murciélagos pueden variar estacionalmente a causa de la fenología de las especies vegetales de su hábitat, dado que cambia la disponibilidad del alimento. En el caso de los murciélagos frugívoros, esto se debe a que en zonas estacionalmente bien definidas los periodos de floración y fructificación se presentan generalmente poco después de iniciada la época de lluvias. Por lo tanto, en épocas con escasez de frutos, es decir durante la temporada de secas, los murciélagos frugívoros al parecer complementar su dieta con otros tipos de alimento como flores, insectos o polen (Bonaccorso *et al.*, 1984; Wilson, 1979). En estas zonas al inicio de la estación lluviosa hay una abundancia máxima de frutos e insectos, la cual disminuye durante la estación seca (Janzen, 1967). Este fenómeno se presenta en "Los Tuxtlas", donde los picos de fructificación se encuentran dentro de la temporada de lluvias, uno al inicio de ésta y otro durante la época de "nortes" (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997), aún cuando la estacionalidad no sea muy alta ya que la época de secas es tan solo de Marzo a Mayo.

Los murciélagos al igual que otros mamíferos, paren sus crías cuando las condiciones energéticas son favorables para el óptimo desarrollo de los neonatos (Fleming *et al.*, 1972; Wilson, 1979); por lo tanto, en lugares donde la disponibilidad de alimento varía en el tiempo, los ciclos reproductivos son principalmente estacionales, y en aquellos donde no hay variación, la reproducción

podría ser acíclica (Fleming *et al.*, 1972). Por ejemplo en un bosque tropical de la isla de Barro Colorado en Panamá la reproducción de los murciélagos frugívoros coincide con los periodos de máxima abundancia de frutos (Bonaccorso *et al.*, 1984). Otro factor que puede intervenir en mayor o menor medida es el fotoperiodo, particularmente en los hábitats más septentrionales (Wilson *et al.*, 1970).

Por otro lado, durante la época reproductiva los requerimientos de nitrógeno de los murciélagos frugívoros aumentan, y de no contar con la cantidad mínima la reproducción puede no llevarse a cabo, por lo que deben consumir frutos con mayor contenido proteico o bien alternar el consumo de otras fuentes de nitrógeno como los insectos (Delorme *et al.* , 1996).

Así por ejemplo, los frutos de *F. inspida* resultan ser una fuente inadecuada de nitrógeno para *A. jamaicensis*, por lo cual puede especializarse en el consumo de *Piper* sp. que es un fruto rico en nitrógeno (Herbst,1986), o bien como en el caso de *Glossophaga soricina*, que puede cambiar de una dieta mixta de plantas e insectos a una más estrictamente frugívora durante el inicio de la estación de lluvias (Howell *et al.*, 1974). Por el contrario, en el caso del murciélago insectívoro, *Micronycteris hirsuta* en la isla Orchid en Panamá se alimenta principalmente de fruta en la estación seca y de insectos en la estación húmeda. (Wilson, 1971). En el caso de otra especie frugívora, *C. perspicillata*, Fleming *et al.* (1972) reportaron la presencia de insectos en el estómago de murciélagos colectados, cuando el número de hembras lactantes era alto. Por lo tanto cada especie es capaz de

cubrir sus necesidades nutricionales de forma distinta, dependiendo de su propia biología, además de que la distribución espacio-temporal de las plantas con frutos y de la biomasa de los frutos de cultivos puede influenciar el ciclo reproductivo de los murciélagos (Bonaccorso *et al.* , 1984).

Técnicas tradicionales para el estudio de hábitos alimenticios en murciélagos

Para estudiar los hábitos alimenticios de los murciélagos se cuenta con algunas técnicas tradicionales, como el examen visual de excretas, la revisión de contenidos estomacales y la identificación de polen y semillas encontrados sobre el pelaje de los animales o depositados en sus refugios y perchas.

La revisión de heces fecales y de contenidos estomacales son dos tipos de análisis muy útiles en la identificación de polen, ya que muchos granos se conservan en el tracto digestivo de los murciélagos y son desechados de igual forma en las heces fecales. (Kunz, 1988; Wilson, 1971).

En algunas ocasiones resulta difícil identificar los insectos presentes en las heces fecales, primero porque muchos murciélagos no consumen las partes externas de los insectos, básicas en la determinación taxonómica, y únicamente tragan las porciones blandas (Ayala *et al.* , 1973) y segundo porque en ocasiones falta información del tipo de insectos consumidos por éstos. Por otro lado, en la mayoría de los casos, no es posible identificar taxonómicamente los restos de

frutos masticados presentes en tractos digestivos si no están las semillas asociadas, las cuales se reconocen fácilmente si se cuenta con un catálogo y/o asesoría adecuados (Gardner, 1977).

La revisión de contenidos estomacales, es en algunos casos riesgosa ya que pueden sacrificarse hembras grávidas o murciélagos con el estómago vacío (Howell *et al.*, 1994). Si bien dichas técnicas brindan información precisa del tipo de alimento consumido por los murciélagos, no aportan información a largo plazo en cuanto a dietas generales y posiciones tróficas en estudios cortos (Fleming, 1995).

Por su parte, la identificación de restos de alimento encontrados en los sitios de refugio, provee información precisa del tipo de alimento consumido por los murciélagos, siempre y cuando se puedan asociar con exactitud dichos restos con los organismos que los desecharon. Esto es posible por ejemplo, si en el refugio no hay más de una especie (Gardner, 1977).

La limitación principal de los métodos tradicionales radica en que no es posible determinar la importancia nutricional de los diferentes tipos de alimento consumidos por el animal, dado que el análisis se basa en los restos de alimento no digeridos y no en la cantidad de nutrimentos asimilados por el mismo.

Se han desarrollado métodos complementarios a las técnicas tradicionales comúnmente utilizadas para el estudio de los hábitos alimenticios. Uno de estos

métodos, es el análisis de las variaciones naturales de isótopos estables, principalmente el carbono (^{12}C y ^{13}C), y nitrógeno (^{14}N y ^{15}N) dado que éstos son asimilados por los murciélagos al alimentarse y, en el caso concreto del presente estudio, variaciones en su composición reflejan cambios en su dieta (Fleming, 1995b; Herrera *et al.*, 1998).

Técnica de Isótopos estables

Esta técnica tiene aplicaciones en el estudio de una amplia variedad de procesos biológicos y físicos tales como fluctuaciones a largo plazo en la temperatura global del aire, patrones globales del ciclo del CO_2 y del agua (Peterson *et al.*, 1987), los movimientos de energía y nutrientes a lo largo de los ecosistemas, (Tieszen *et al.*, 1989) y recientemente se ha implementado para el estudio de los hábitos alimenticios en murciélagos (Ceballos *et al.*, 1993; DesMarais *et al.*, 1998; Fleming *et al.*, 1993; Herrera *et al.* 1993). Una ventaja de la técnica de isótopos estables sobre las técnicas que tradicionalmente se utilizan en el estudio de los hábitos alimenticios es que estas últimas refieren solamente el tipo de alimento ingerido por el organismo, mas no lo asimilado por el mismo como en el caso de la primera.

Además esta técnica aplicada a diferentes tejidos del organismo nos permite obtener información de la dieta de un animal desde días (hígado), semanas (sangre), meses (músculo) o años (hueso) atrás, dado que varían los

tiempos de incorporación de los isótopos de acuerdo con el metabolismo del tejido (Tieszen *et al.*, 1983).

En el caso de los estudios sobre hábitos alimenticios en murciélagos, los isótopos estables que se han analizado han sido los de carbono y nitrógeno dado que son directamente asimilados por los murciélagos al alimentarse y por lo tanto las variaciones en su composición reflejan cambios en la dieta de los organismos (DeNiro *et al.*, 1978)

Mediante el análisis de isótopos estables, se obtiene un valor denominado δ , que indica la proporción de los dos isótopos de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) o nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) encontrada en muestras de tejido vegetal o animal. Este valor representa la desviación por mil de dicha proporción, con respecto a un estándar establecido, y se obtiene usando la fórmula :

$$\delta X \text{‰} = \frac{\text{R de la muestra} - \text{R estándar}}{\text{R estándar}} \times 1000$$

donde $X = ^{13}\text{C}$ o ^{15}N y $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (Fleming, 1995).

Los estándares de referencia para carbono y nitrógeno se obtienen de piedra caliza de la formación PeeDee del Gran Cañón en Estados Unidos y de N_2 atmosférico respectivamente (Martinelli, 1988).

El proceso para determinar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de muestras de tejido animal o vegetal consiste en secar y pulverizar cada muestra para someterla a combustión, posteriormente se separan los gases resultantes para analizarlos en un espectrómetro de masas de flujo continuo y así determinar las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno de la muestra.

Existen naturalmente dos isótopos de carbono (^{12}C y ^{13}C) y dos de nitrógeno (^{14}N y ^{15}N). Los isótopos más pesados de C y N son menos comunes en la atmósfera que los más ligeros. En el caso del carbono existe un 98.89% de ^{12}C y 1.11% de ^{13}C y para el nitrógeno un 99.64% de ^{14}N y un 0.36% de ^{15}N . Ambos isótopos son incorporados por las plantas durante la fotosíntesis y la fijación de nitrógeno, y los animales los obtienen directamente de las plantas si son herbívoros o indirectamente como los carnívoros (Fleming, 1995).

Existen diferencias en la composición isotópica de los compuestos que intervienen en los procesos biológicos, gracias a lo cual es posible utilizar los valores de δ como trazadores en estudios ambientales. Tales diferencias se dan como resultado de la discriminación (fraccionamiento) de uno de los isótopos en el transcurso de reacciones físicas, fisicoquímicas o biológicas (Martinelli, 1988).

El fraccionamiento ocurre tanto en plantas como en animales y debido a su existencia es posible determinar la posición trófica de animales que consumen

alimento de composición isotópica conocida. Este fraccionamiento ocurre a nivel molecular en los procesos de respiración y excreción de nitrógeno. La proporción de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ aumenta aproximadamente 1 ‰ de un nivel trófico al siguiente debido a que el ^{12}C tiene mayor afinidad con el complejo enzimático piruvato-deshidrogenasa que forma Acetyl CoA dentro del Ciclo de Krebs, así que se pierde en mayor proporción que el ^{13}C por medio de esta vía. Por el contrario la proporción de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ aumenta porque los organismos excretan nitrógeno preferentemente en forma de ^{14}N dándose un enriquecimiento de ^{15}N de entre 3 y 5 ‰ por nivel trófico. (Fleming, 1995).

La presente investigación se llevó a cabo principalmente en una Selva Alta Perennifolia ubicada en la región de "Los Tuxtlas" Veracruz, con el propósito de conocer cómo cambia la contribución alimenticia de plantas e insectos en los murciélagos frugívoros *A. jamaicensis* y *S. liliium* en relación con el sexo, estado reproductivo y la época del año mediante el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono.

Objetivo General

Analizar la importancia relativa de alimentos de origen vegetal y animal en la dieta de dos especies de murciélagos considerados frugívoros *Artibeus jamaicensis* y *Stumira liliium* mediante el uso de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno a lo largo de un año en una Selva Alta Perennifolia.

Objetivos particulares

- Determinar la composición isotópica de carbono y nitrógeno de la sangre de *Stumira liliium* y *Artibeus jamaicensis* en diferentes épocas del año.
- Determinar la composición isotópica de carbono y nitrógeno de las plantas e insectos colectados presumiblemente consumidos por *Stumira liliium* y *Artibeus jamaicensis*.
- Complementar esta información con la identificación taxonómica de restos alimenticios encontrados en excretas de *Stumira liliium* y *Artibeus jamaicensis* mediante la revisión visual de las mismas.
- Determinar el estado reproductivo de los murciélagos.

Metas

Interpretar la variación estacional en los hábitos alimenticios de las especies estudiadas, en función de su estado reproductivo y la fenología de su hábitat.

Determinar las diferencias alimenticias dadas entre sexos de manera estacional en ambas especies.

Analizar las diferencias alimenticias existentes entre las dos especies considerando su papel ecológico.

Hipótesis

- *Stumira liliium* y *Artibeus jamaicensis* cambiarán de nivel trófico (de frugívoro a insectívoro) a lo largo del año de acuerdo con la disponibilidad de alimento y su estado reproductivo.
- Las hembras de *Stumira liliium* y *Artibeus jamaicensis* presentarán proporciones más altas de consumo de insectos que los machos durante la época reproductiva, por los altos requerimientos de proteína durante el periodo de gestación y lactancia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

Localización

El sitio de estudio fue la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBLT) del Instituto de Biología de la UNAM, zona representativa del trópico húmedo de México. La Estación cuenta actualmente con 640 ha, y está ubicada en el sur del Estado de Veracruz en el municipio de San Andrés Tuxtla, a una altitud de 150-530 msnm. Se encuentra entre los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte y los 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste (Fig. 1). La reserva está localizada en la vertiente este del volcán San Martín Tuxtla ocupando un terreno inclinado, lo que indica la variación de su altitud (Dirzo, *et al.*, 1997).

Clima

La región de "Los Tuxtlas" presenta el grupo de clima cálido A y el subgrupo semicálido A(C), de acuerdo a la clasificación de Koeppen modificada por García (1981). El primero caracterizado por una temperatura media anual mayor de 22°C, mientras que para el segundo la temperatura media anual es de 18°C. Cabe mencionar que dada la presencia de cañadas, depresiones, pequeños valles, etc. existe en la región heterogeneidad microclimática (Soto *et al.*, 1997).

La precipitación media anual del lugar es de 4900 mm siendo de carácter estacional, ya que entre marzo y mayo ocurre la "época de secas" con una precipitación mensual media de 111.7 mm, en tanto que en la "época de lluvias" que va de junio a febrero tiene una precipitación mensual media de 486.2 mm. De septiembre a febrero, la zona donde se ubica la estación se ve afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte. Los vientos resultantes de este fenómeno son conocidos localmente como "nortes" (Coates-Estrada *et al.*, 1986).

Vegetación

En general la flora de la región de "Los Tuxtlas" pertenece al Reino Biogeográfico Neotropical, y dentro de este, a la Región Caribeña y a la Provincia de la Costa del Golfo de México (Rzedowski, 1978). De acuerdo con el sistema de Miranda y Hernández el tipo de vegetación de la reserva es de selva alta perennifolia y corresponde a un mosaico de vegetación caracterizada por la presencia de zonas de selva mezcladas con cultivos, pastizales y acahuals (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997)

La floración se presenta durante la época de secas (marzo-mayo), y la fructificación y caída de semillas tienen un pico durante el inicio de la temporada de lluvias (junio-febrero) y otro durante la época de nortes (septiembre-febrero; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

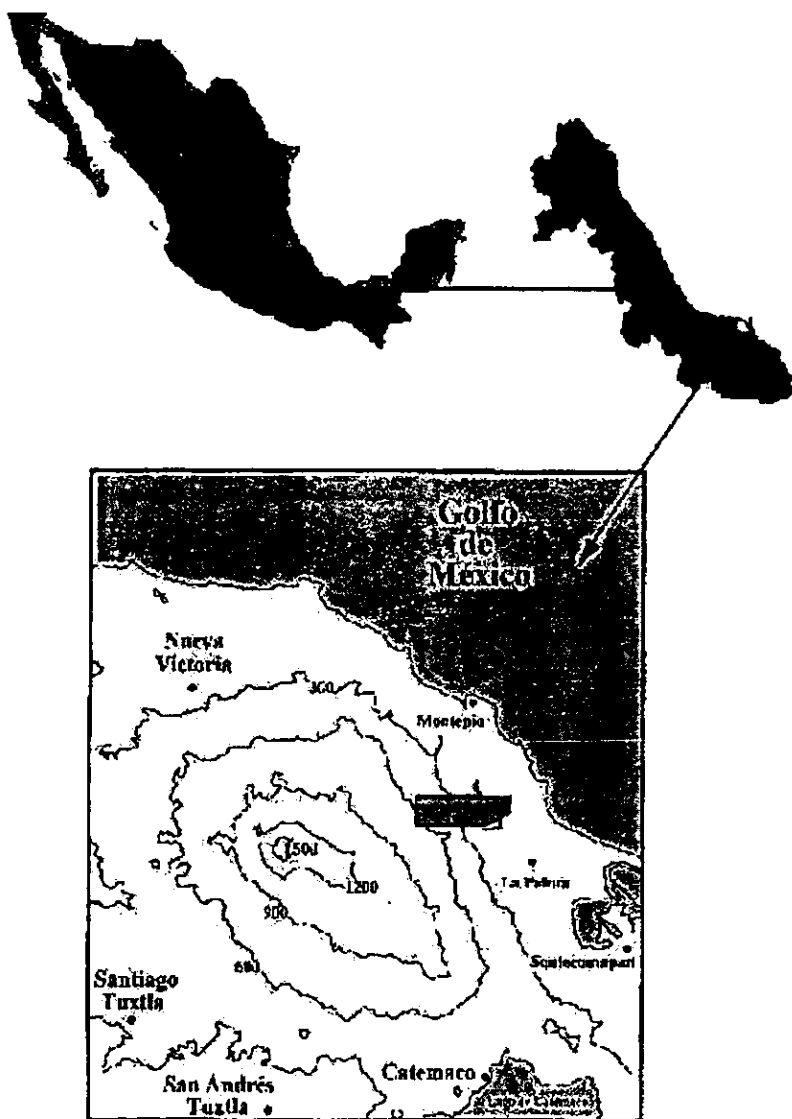


Figura 1. Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBLT).

Sitios de Muestreo

Los muestreos se realizaron en la EBLT y en zonas aledañas a la misma, contando así con un total de seis sitios de muestreos diferentes descritos brevemente a continuación.

- **Laguna Escondida**

La Laguna Escondida se localiza en las inmediaciones del límite norte de los terrenos de la Estación. Es un cuerpo de agua permanente alimentado durante todo el año por un riachuelo que desemboca en su parte meridional y drena por el norte a través de un cauce que termina en el mar cerca de Montepío. La vegetación es característica de zonas perturbadas producto de procesos de sucesión secundaria y actividades agropecuarias.

- **Ejido Ruiz Cortines**

Es un terreno localizado aproximadamente a 3 km al suroeste del poblado de Montepío y es utilizado para el cultivo de cacao, plátano, cítricos y otros frutales, cohabitando con remanentes de selva y un corredor ripario.

- Jardín Botánico de la EBLT

El jardín botánico de la estación está instalado en una zona colindante con potreros. En él se encuentran ejemplares de plantas representativas de la vegetación selvática e incluye parte del cauce natural de un arroyo.

- Estación de Biología Tropical

Este sitio se localizó a 100 m al oeste de las instalaciones de la Estación junto a un riachuelo. La vegetación en el lugar está representada entre otras especies por arboles de *F. yoponensis* y arbustos de *Piper* spp.

- Balzapote

Este sitio se localizó a 500 m del poblado de Balzapote dentro de una zona perturbada por la presencia de potreros. En la zona se encuentra también un arroyo permanente.

- Carretera a Balzapote

Este sitio corresponde a un potrero ubicado aproximadamente a 1.5 km de Balzapote por lo cual la vegetación presente se compone principalmente de gramíneas, con árboles remanentes o adyacentes a una cerca viva.

Colecta y toma de muestras

Los organismos fueron capturados cada dos meses durante un año con redes de niebla (nylon), de aproximadamente 12 x 2 m colocadas en sitios diversos, 4 horas a partir del crepúsculo, que es el período de mayor actividad de los organismos. Una vez liberados de las redes los organismos, se colocaban en botes de plástico para coleccionar las heces fecales, así como para su fácil transportación a la EBLT. En el laboratorio los murciélagos fueron identificados taxonómicamente con ayuda de una clave de campo (Arita *et al.*, 1997), y luego se les extrajo 1 ml de sangre de la vena del ala o del antebrazo. Estas muestras se preservaron con alcohol al 70% hasta ser secadas a 40°C y posteriormente se mantuvieron en refrigeración hasta su análisis isotópico de carbono y nitrógeno en el Canadian Wildlife Service (CWS) en Saskatoon, Saskatchewan. Se capturaron un total de 125 individuos, 63 de *A. jamaicensis* (31 hembras y 32 machos) y 62 de *S. liliium* (28 hembras y 34 machos) que fueron liberados una vez que se tomaron las muestras de sangre.

Para completar el análisis isotópico, se coleccionaron frutos de las especies consumidas por ambas especies de murciélagos de acuerdo a la literatura, y de otras presentes en el lugar (Apéndice I). Por cada especie vegetal se coleccionaron frutos de cinco individuos diferentes junto con algunas hojas para su posterior identificación taxonómica. De igual forma, se coleccionaron insectos capturados manualmente o con la ayuda de trampas de luz dispuestas en los lugares de

muestreo y cerca de las instalaciones de la EBLT. Estas muestras (frutos e insectos) se secaron para poder ser analizadas.

Datos reproductivos

Se determinó el estado reproductivo de las hembras mediante la observación de las glándulas mamarias y la presencia de embriones en el útero mediante la palpación del vientre bajo. Los datos reproductivos registrados se graficaron para obtener los periodos de actividad reproductiva en hembras (gestación, lactancia e inactividad) de las dos especies. No se consideró el estado reproductivo de los machos debido a que su actividad sexual no implica altos requerimientos proteínicos.

Revisión visual de excretas

Se hizo una revisión visual de las heces fecales colectadas con el fin de separar e identificar el material presente. Las semillas encontradas fueron identificadas taxonómicamente por personal del Instituto de Biología, para conocer las especies vegetales consumidas por los organismos y posteriormente se sometieron a análisis isotópico. En los casos en que se encontraron varios tipos de alimento, o bien más de una especie de semilla se hizo una estimación visual del volumen porcentual del contenido de cada categoría de alimento en cada muestra (Whitaker, 1990). Las categorías consideradas fueron: fruto en el caso de

encontrar semillas o pulpa; insectos si se observaban restos de quitina o bien fragmentos de los mismos

Técnica de isótopos estables

El análisis al que fueron sometidas las muestras colectadas (sangre, plantas e insectos) se describe brevemente a continuación: . Cada muestra fue secada y pulverizada con un mortero. Se pesó aproximadamente 1 mg de muestra y se sometió a combustión en un analizador elemental Robo-Prep a 1800 C. Posteriormente los gases resultantes se separaron y analizaron en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa 20:20 (CFIRMS) para estimar las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno de la misma muestra ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente). El CFIRMS involucra la medición secuencial automatizada de las muestras junto con el material de referencia. Se utilizaron como referencia dos estándares de laboratorio (albúmina de huevo) para cada cinco muestras.

Estimación de la contribución relativa de plantas e insectos

Se aplicó un análisis de varianza multivariado (MANOVA) para determinar si los alimentos considerados (frutos e insectos) eran isotópicamente diferentes incluyendo como variables dependientes los $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de plantas e insectos

durante el año. Esta es una condición necesaria para poder estimar la contribución de cada tipo de alimento mediante este método.

Para conocer la contribución de cada tipo de alimento (vegetal o animal) consumido por los organismos, se calcularon las distancias euclidianas (Z) entre los valores individuales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los murciélagos por cada periodo de muestreo y los valores promedio anuales de plantas e insectos (Figura 2). Se hizo una corrección de los valores promedio de plantas e insectos dado que estudios previos indican que existe un enriquecimiento trófico de 1‰ de ^{13}C y de 3‰ de ^{15}N . Con los valores corregidos se calcularon entonces las distancias euclidianas, mediante la fórmula siguiente:

$$Z = \sqrt{(\delta\text{N}_x - \delta\text{N}_y)^2 + (\delta\text{C}_x - \delta\text{C}_y)^2}$$

donde $\delta\text{N}_x = \delta^{15}\text{N}$ del murciélago

$\delta\text{C}_x = \delta^{13}\text{C}$ del murciélago

$\delta\text{N}_y = \delta^{15}\text{N}$ de la planta (insecto)

$\delta\text{C}_y = \delta^{13}\text{C}$ de la planta (insecto)

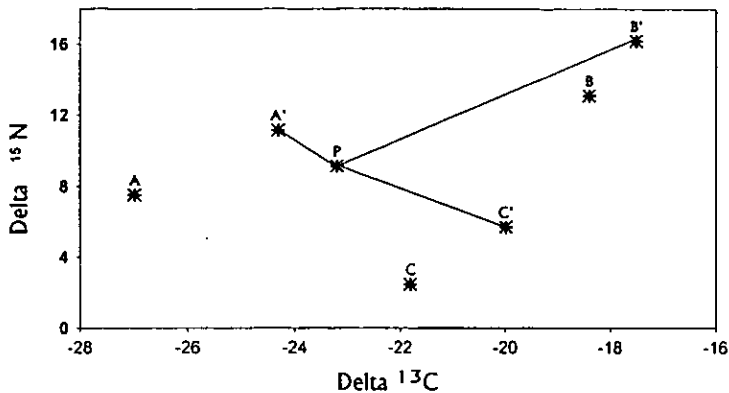


Figura 2. Representación del modelo mediante el cual se calcularon las distancias Euclidianas entre los valores promedio anuales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los tipos de alimento y los valores individuales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cada animal. A, B, C y A', B', C' representan los valores de los diferentes tipos de alimento, los primeros tres sin corregir y los siguientes corregidos con el factor de enriquecimiento trófico correspondiente. P se refiere al valor de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cada murciélago.

Dado que se observaron diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de aproximadamente 3.5‰ entre niveles tróficos (ya que el promedio anual de $\delta^{13}\text{C}$ para plantas es de -30.35 mientras que el $\delta^{13}\text{C}$ de insectos es de -26.91), es posible que el enriquecimiento trófico de ^{13}C sea mayor del esperado (1‰), por lo que también se utilizó un modelo que considerara un valor de enriquecimiento aparente de 3.5‰ para ^{13}C (Modelo 2). Sin embargo, debido a que también se observó que existía una alta variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ con respecto a los de $\delta^{13}\text{C}$ y a que $\delta^{13}\text{C}$ separaba con mayor claridad los distintos niveles tróficos se consideraron dos modelos más. El tercer modelo considerado se basó en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ mientras que el cuarto modelo en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ con un

factor de enriquecimiento de 3.5‰. Las distancias euclidianas para los modelos 3 y 4 se calcularon con las siguientes fórmulas respectivamente:

$$Z = \sqrt{(\delta N_x - \delta N_y)^2} \quad Z = \sqrt{(\delta C_x - \delta C_y)^2}$$

El cálculo de la contribución relativa de cada tipo de alimento en cada modelo se hizo empleando la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de alimento X en la dieta} = (ZX^{-1} / ZA'^{-1} + ZB'^{-1}) \times 100$$

donde ZX es la distancia euclidiana a alguno de los tipos de alimento (A o B).

Esta fórmula propuesta por Ben-David *et al.* (1997) asume que los murciélagos consumen los dos tipos de fuentes alimenticias (plantas e insectos) y que éstas son isotópicamente diferentes entre sí. Debido a que la fórmula considera que el animal se alimenta de las dos fuentes, tiende a sobrestimar el consumo de alimentos que en la naturaleza son ingeridos raramente y a subestimar el consumo de alimentos comúnmente ingeridos. Por esta razón, los valores cercanos a 0% podría realmente representar el nulo consumo de un alimento en particular mientras que los valores cercanos a 100% el consumo exclusivo de un alimento en particular.

Estos cuatro modelos fueron previamente evaluados por Herrera *et al.* (datos no publicados) en una especie de murciélago estrictamente insectívora (*Pteronotus pamelli*) y a partir de este análisis se concluyó que el cuarto modelo ofrecía las conclusiones más acordes con lo que se sabe de la historia natural de esta especie. Por ejemplo, los modelos 1, 2 y 3 predicen un alto consumo de

frutos en ciertas épocas del año mientras que el modelo 4 indica un consumo casi exclusivo de insectos para *P. parnelli*. Por ésta razón y lo expuesto en los párrafos anteriores, se decidió limitar nuestros análisis estadísticos al modelo 4, si bien se describen los resultados de los cuatro modelos con fines ilustrativos.

Se hizo un análisis de varianza de dos vías tomando como variables independientes el sexo y los periodos de muestreo, para el modelo 4. Dado que la contribución relativa de plantas e insectos no son variables mutuamente independientes, para el análisis se utilizó la contribución relativa de las plantas como variable dependiente; esta variable al estar expresada en porcentajes, fue transformada (arco seno) para cumplir con los supuestos del análisis de varianza (Gibbons, 1976).

RESULTADOS

Actividad Reproductiva

La actividad reproductiva para *S. liliium* alcanza valores más altos en los meses de mayo y julio (Fig. 3), mientras que para *A. jamaicensis* ocurre entre marzo y mayo (Fig. 4)

frutos en ciertas épocas del año mientras que el modelo 4 indica un consumo casi exclusivo de insectos para *P. parnelli*. Por ésta razón y lo expuesto en los párrafos anteriores, se decidió limitar nuestros análisis estadísticos al modelo 4, si bien se describen los resultados de los cuatro modelos con fines ilustrativos.

Se hizo un análisis de varianza de dos vías tomando como variables independientes el sexo y los periodos de muestreo, para el modelo 4. Dado que la contribución relativa de plantas e insectos no son variables mutuamente independientes, para el análisis se utilizó la contribución relativa de las plantas como variable dependiente; esta variable al estar expresada en porcentajes, fue transformada (arco seno) para cumplir con los supuestos del análisis de varianza (Gibbons, 1976).

RESULTADOS

Actividad Reproductiva

La actividad reproductiva para *S. liliium* alcanza valores más altos en los meses de mayo y julio (Fig. 3), mientras que para *A. jamaicensis* ocurre entre marzo y mayo (Fig. 4)

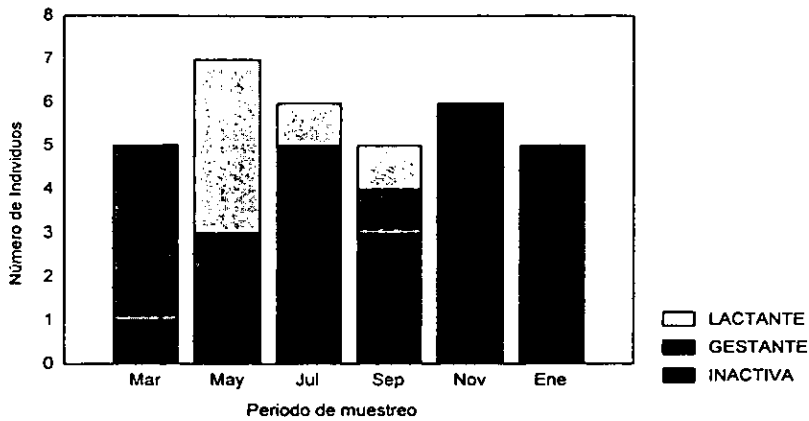


Figura 3. Representación de la actividad reproductiva de las hembras de *S. lilium* a lo largo del año en "Los Tuxtlas", Veracruz.

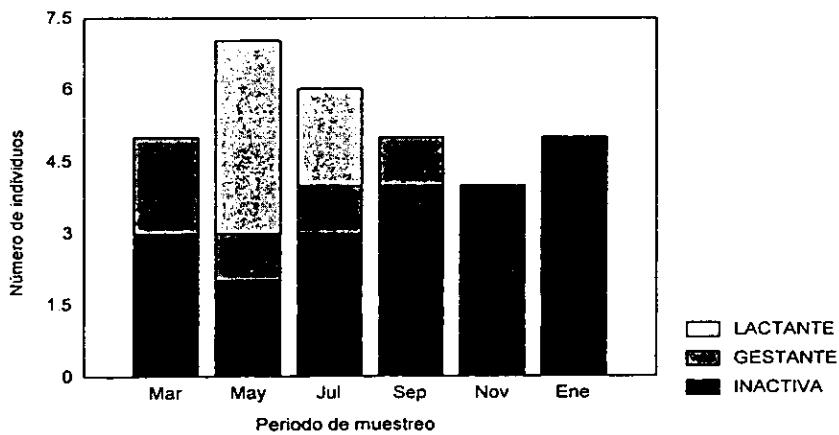


Figura 4. Representación de la actividad reproductiva de las hembras *A. jamaicensis* a lo largo del año en "Los Tuxtlas" Veracruz.

Contenido de Heces Fecales

Ambas especies muestran preferencia por el consumo de frutos, principalmente *A. jamaicensis*, quien aparentemente consume únicamente materia vegetal a lo largo del año, a diferencia de *S. liliium*, quién en el mes de mayo tiene un consumo aparente de insectos del 16%, que corresponde a la muestra de un macho donde el total de la misma eran escamas de lepidópteros.

En los dos casos se observó la presencia de pulpa de fruta y semillas. Éstas últimas correspondieron a *Ficus* sp. (21.42%), *Cecropia* sp. (14.28%), *Piper* sp. (7.14%) y dos especies no identificadas que representan el 57.14%, para *A. jamaicensis*, mientras que para *S. liliium*, se encontró el consumo de *Piper* spp. (60%), *Ficus* sp. (5%) y cuatro especies no identificadas (35%) (Tabla 1).

ESPECIE	Mes de Colecta	No. de individuos	Tipo de Alimento (%)	
			Fruto (pulpa, semillas)	Insectos
<i>Sturnira liliium</i>	Marzo	3	100	0
	Mayo	6	83 ± 40.82	16±40.82
	Julio	4	100	0
	Noviembre	2	100	0
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Marzo	6	100	0
	Mayo	2	100	0
	Julio	2	100	0

Tabla 1. Porcentaje mensual (media ± D.E.) de los diferentes tipos de alimento presentes en las excretas de *S. liliium* y *A. jamaicensis*.

Composición Isotópica

Existieron diferencias significativas entre los valores de plantas e insectos, tanto para el carbono, ($F=13.07$, $p = 0.00796$, $g.l.= 24$) como para el nitrógeno ($F=7.81$, $p= 0.0078$, $g.l.=24$).

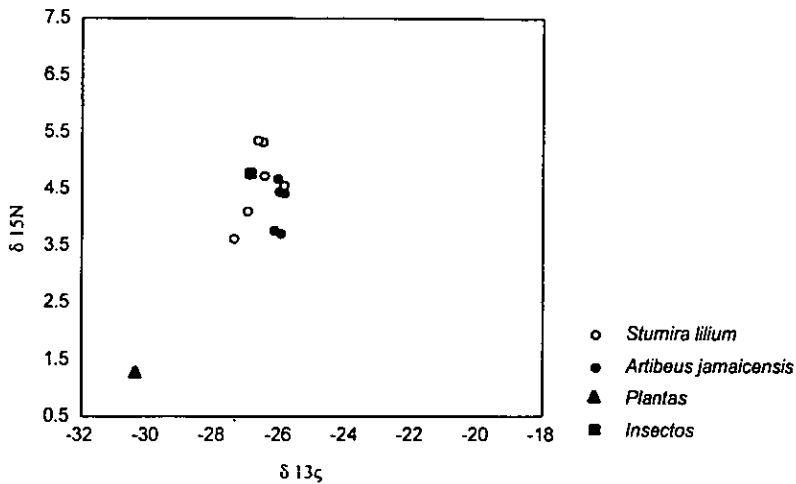


Figura 5. Composición isotópica de *S.lilium* y *A. jamaicensis* (valores promedio por periodo de muestreo) y de plantas e insectos (valores promedio anuales). Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ representan las proporciones de cada uno de los isótopos de carbono ($^{13}C/^{12}C$) o nitrógeno ($^{15}N/^{14}N$).

Para *S. liliium*, el modelo 1 indicó que el consumo de materia vegetal a lo largo del año fue entre 50% y 70% aproximadamente; con el modelo 2 se observó que los porcentajes rebasan el 70% y como máximo llegan aproximadamente al

85%; a partir del modelo 3 estos porcentajes resultaron ser mayores al 90%, a excepción de los meses de marzo y enero; mediante el modelo 4 los porcentajes obtenidos variaron del 90% al 99% (Figura 6).

En lo concerniente a *A. jamaicensis*, los porcentajes de consumo de materia vegetal obtenidos a partir del modelo 1 fueron de entre el 50% y 60%, mientras que en el caso del modelo 2 de alrededor del 85%; del modelo 3 se obtuvieron valores mayores al 90% con excepción del mes de marzo; por último, con base en el modelo 4 se obtuvieron los valores más altos siendo estos de aproximadamente 97% (Figura 7).

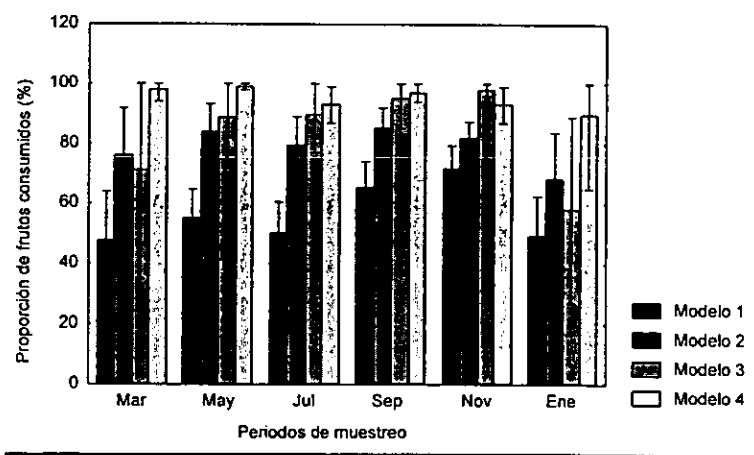


Figura 6. Proporciones (media \pm D.E.) de frutos consumidas por *S. liliium* a lo largo del año, con base en los cuatro modelos analizados.

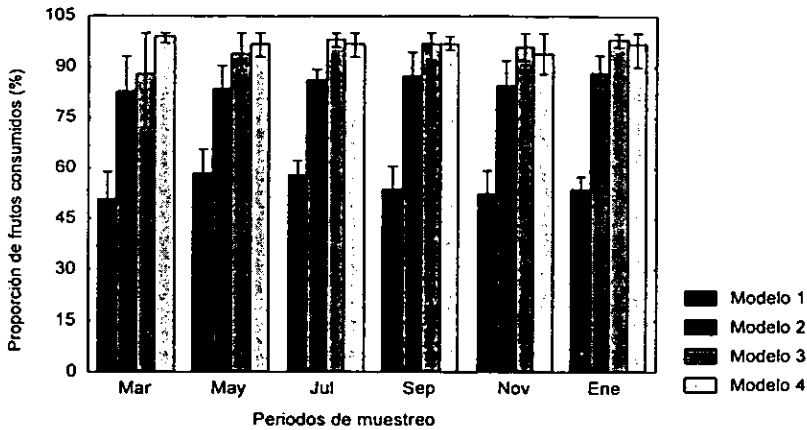


Figura 7. Proporciones (media \pm D.E.) de frutos consumidas por *A. jamaicensis* a lo largo del año, con base en los cuatro modelos analizados.

Comparación entre especies y dentro de cada especie

No existieron diferencias significativas (ANOVA) en la contribución relativa de plantas e insectos entre *A. jamaicensis* y *S. liliium* ($F=1.124$, $p = 0.195$, $g.l.= 1,124$), así como tampoco en el tipo de alimento consumido entre periodos de muestreo a lo largo del año para *A. jamaicensis* ($F= 1.213, p=0.317$, $g.l.=5.48$) y *S. liliium* ($F=1.734$, $p=0.143$, $g.l.=1.51$). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre el tipo de alimento consumido por las hembras y el consumido por los machos tanto para *A. jamaicensis* ($F=1.213$, $p=0.317$, $g. l.=5.48$) como para *S. liliium* ($F=1.032$, $p= 0.342$, $g. l. = 1.51$).

DISCUSION

Actividad reproductiva

La actividad reproductiva más alta para *S. liliium* ocurrió en los meses de mayo y julio coincidiendo con lo reportado para la región de "Los Tuxtlas" donde se han registrado hembras preñadas entre abril y mayo y hembras lactantes, en julio (Coates-Estrada *et al.*, 1986). Para *A. jamaicensis* la mayor actividad reproductiva ocurrió entre Marzo y Mayo, este último, mes en el cual se han encontrado hembras con embriones en el área de estudio (Coates-Estrada *et al.*, 1986).

A partir de la revisión visual de excretas, se encontró un 100% de insectos en la muestra de un macho (testículos escrotados) de *S. liliium* en el mes de mayo. Durante este mes se presenta el mayor número de hembras lactantes para la especie por lo que podría pensarse que la actividad reproductiva influye en su ingesta de insectos como en el caso de *C. perspicillata*, especie que en Panamá y Costa Rica consume insectos en la época en que hay mayor número de hembras lactantes (Fleming *et al.*, 1972). Sin embargo, es precisamente en las hembras donde se observan estos patrones ya que los requerimientos de nitrógeno de los murciélagos reproductivamente activos (hembras preñadas o lactantes) son más altos (Delorme *et al.*, 1996). Además, estadísticamente, lo encontrado no representa una variación significativa en primer lugar porque se trata solamente de un individuo, y en segundo lugar porque la proporción de insectos consumida por

esta especie en el mes de mayo es la más baja encontrada a partir del análisis isotópico (Figura 6).

Contribución relativa de plantas e insectos

Los valores obtenidos de $\delta^{13}\text{C}$ a partir del análisis isotópico de las muestras de sangre y de las plantas e insectos colectados, presentan un enriquecimiento trófico aparente de 3.5‰ aproximadamente, ya que el promedio anual de $\delta^{13}\text{C}$ para plantas es de -30.35 mientras que el $\delta^{13}\text{C}$ de insectos es de -26.91. Este valor difiere del esperado de 1‰ con base en lo reportado en investigaciones similares (Fleming, 1995). Por otro lado el enriquecimiento de ^{15}N coincide, en general, con el valor esperado, es decir, de 3‰. Por lo tanto, como se explicó anteriormente fue necesario emplear cuatro modelos para analizar la importancia relativa de los frutos e insectos en la dieta de las especies en estudio.

Con base en el Modelo 1, se obtuvo que para ambas especies la proporción de materia vegetal es de 50% a 70% aproximadamente, lo cual sugiere un importante consumo de insectos a lo largo del año.

De acuerdo con lo reportado por otros autores y con base en lo obtenido mediante la revisión de excretas, los resultados anteriores subestiman la importancia de los frutos en la dieta de ambas especies, ya que como es sabido se les considera como frugívoros obligados (Simmons, 1997) dado que su

principal alimento es la fruta (Fleming *et al.*, 1972; Gardner, 1977; Flores, 1999). Esta subestimación se debe a que el modelo utilizado considera para el ^{13}C un enriquecimiento trófico teórico de 1‰, siendo que aparentemente éste es de alrededor de 3.5‰. Al respecto se tiene conocimiento a través de otras investigaciones que el enriquecimiento de ^{13}C puede ser de hasta 4‰, en palomas pitayeras (C. Martínez del Río, comunicación personal). Sin embargo, es necesaria la determinación experimental del enriquecimiento de ^{13}C , para poder establecer si las diferencias encontradas representan un enriquecimiento real del isótopo pesado, o bien si se deben a que los murciélagos consuman plantas e insectos con valores de $\delta^{13}\text{C}$ muy diferentes entre sí, es decir, que no se sobrelapan, como puede ocurrir en algunas casos.

Este modelo tampoco fue adecuado para estimar la proporción de materia animal y vegetal consumida por *P. pamelli* ya que indica un consumo de frutos de alrededor de 40% para esta especie (Herrera *et al.*, datos no publicados).

Para el segundo modelo, las proporciones de consumo de frutos fueron más altas sobre todo para *A. jamaicensis* cuyos promedios mensuales se aproximan al 85%, mientras que para *S. liliium* van desde aproximadamente 70% hasta 85%, no obstante estos valores también reflejan un consumo considerable de insectos que de igual manera no coincide con lo observado en las excretas.

La variación entre los datos individuales de cada mes con este modelo fue elevada y nuevamente se refleja un consumo importante de frutos durante todo el año (30% a 40%) para *P. pamelli* (Herrera et al. datos no publicados).

Con base en el tercer modelo se obtuvieron proporciones más elevadas en el consumo de frutos para ambas especies. Para *A. jamaicensis* los promedios mensuales fueron casi todos mayores al 90% lo mismo que para *S. liliium*, a excepción de marzo y enero cuyos promedios fueron más bajos. Al igual que en el modelo anterior la variación entre los datos fue alta sobre todo en el caso de *S. liliium* aunado a que en el caso de *P. pamelli* las proporciones mensuales fueron más altas que en los modelos anteriores, es decir hay una sobreestimación de la contribución de alimento de origen vegetal en su dieta (L. G. Herrera, datos no publicados).

Por último, a partir del cuarto modelo se obtuvieron proporciones altas de contribución vegetal tanto para *S. liliium* como para *A. jamaicensis*. En el caso de *P. pamelli* la contribución relativa de las plantas fue muy baja, lo cual refleja el consumo exclusivo de insectos de esta especie (Herrera, datos no publicados). Por lo tanto, este modelo resulta ser el más apropiado para estudiar la contribución relativa de los tipos de alimentos mencionados, ya que como se explicó tanto en el caso de las especies frugívoras como de la insectívora los resultados observados corresponden a lo conocido para estas especies y está sustentado además con los resultados del examen visual de excretas. Por otro lado, como y se dijo anteriormente, el uso del $\delta^{13}\text{C}$ para diferenciar niveles tróficos

resulta ser una mejor herramienta que $\delta^{15}\text{N}$, y por tanto este modelo al utilizar únicamente el primer elemento nos acerca más confiablemente al conocimiento de los hábitos alimenticios de estas especies.

Cabe señalar, además, que para el modelo 4 la variación entre datos es la más baja obtenida a excepción del mes de enero para *S. liliium*, por lo cual la confiabilidad de los mismos es más alta que en los tres modelos anteriores.

Es importante mencionar además que los modelos utilizados sobrestiman los valores cuando la contribución del alimento es muy baja y subestiman los mismos cuando la contribución es muy alta (Ben-David *et al.*, 1997). Por lo tanto, los valores que en *A. jamaicensis* y *S. liliium* se aproximan al 100% podrían indicar en realidad que estas especies se alimentan exclusivamente de productos vegetales. Similarmente, los valores bajos encontrados en *P. parvelli* indican que esta especie se alimenta exclusivamente de insectos (Herrera, datos no publicados).

Por lo tanto, con base en el modelo 4, *A. jamaicensis* tuvo un consumo de frutos de más del 90% a lo largo del año (Figura 7), lo que puede significar que la fuente principal de nitrógeno no proviene de la ingesta de insectos y, posiblemente, los frutos que consume contengan cantidades de nitrógeno suficientes para cubrir gran parte de sus requerimientos mínimos. De manera similar otro murciélago frugívoro, *C. perspicillata*, es capaz de subsistir a partir del consumo de frutos únicamente, dado que es una especie con requerimientos

bajos de nitrógeno (Delorme *et al.*, 1996). La revisión de excretas también evidencia el consumo principal de frutos en *A. jamaicensis*, que se ve sustentado por estudios recientes que revelan que *A. jamaicensis* es un especie que no necesita de los insectos u otras fuentes alternas de nitrógeno como requerimientos nutricionales fundamentales. Además, es capaz de ajustar su ingesta de fruta para tener un adecuado balance de nitrógeno y regular al mismo tiempo su tasa metabólica evitando almacenar grasa en exceso (debido a la sobreingesta de frutos; Delorme *et al.*, 1999). No obstante, en ocasiones pueden llegar a consumir hojas o insectos (Ayala *et al.*, 1973; Thomas, 1984; Kunz *et al.*, 1995), por lo que se piensa que puede ser capaz de dissociar la ingesta de nitrógeno de la ingesta de energía y así evadir la sobreingesta de frutos (Delorme *et al.*, 1999).

En un estudio similar a éste realizado en Chamela Jalisco, se observó que *A. jamaicensis* consume principalmente alimento de origen vegetal y que los insectos posiblemente contribuyan mínimamente en su alimentación (Ramírez , 2000).

Con respecto a *S. liliium* los porcentajes de consumo de plantas también sobrepasan el 90% siendo este valor el porcentaje más bajo encontrado para esta especie (Figura 6). Al igual que para *A. jamaicensis* se observa que *S. liliium* depende principalmente de los frutos como fuente de energía y nitrógeno por lo cual se puede considerar para la región de "Los Tuxtlas" a estas especies como frugívoros obligados, definidos con base en el criterio utilizado por Bonaccorso *et al.*, (1984) para aquellos murciélagos dependientes de frutos en más de un 90% a

lo largo del año, y con base en una lista publicada por Simmons (1997) de las especies de murciélagos frugívoros obligados y oportunistas en la Guyana Francesa, en donde ambas especies son incluidas.

Comparación entre especies y dentro de cada especie

Es claro que *A. jamaicensis* y *S. liliium* se encuentran en un nivel trófico similar (Figura 5), ya que como se ha explicado su consumo de frutos está por encima del 90% a lo largo del año.

En ambas especies se encontraron fuertes tendencias a la frugivoría (Figuras 6 y 7). Sin embargo, a partir de la identificación de las semillas presentes en las excretas, se observan diferentes preferencias. Por ejemplo, mientras que para *A. jamaicensis* el porcentaje de *Ficus* sp. encontrado fue de 21.42%, para *S. liliium* fue de 5% y en el caso de *Piper* sp, para la primera especie se observó un 7%, en tanto que para *S. liliium* fue de 60%.

Al comparar las contribuciones relativas de plantas e insectos a lo largo del año, en cada una de las especies no se encontraron diferencias significativas. Los frugívoros filostómidos se especializan en el consumo de frutos que son abundantes en gran parte del año, pero oportunísticamente pueden cambiar parcialmente de ítem alimenticio ingiriendo flores, insectos u otros (Bonaccorso *et al.*, 1984). Lo anterior es más probable en regiones donde la estacionalidad es alta y por lo tanto la época de fructificación marca el periodo con abundancia de

alimento, y el resto del año cuando hay escasez de frutos los murciélagos frugívoros podrían consumir otro tipo de alimento. En la región de "Los Tuxtias" la estacionalidad no es muy marcada ya que la temporada de lluvias abarca la mayor parte del año (de septiembre a febrero) por lo que el recurso alimenticio para los murciélagos frugívoros de la zona podría ser escaso solo de marzo a mayo (temporada de secas). Por consiguiente este factor (estacionalidad) no parece influir en la necesidad de recurrir a fuentes alternativas de alimento para ninguna de las dos especies tal como se nota en la baja variabilidad de las proporciones porcentuales a lo largo del año.

CONCLUSIONES

- Podemos considerar para la región de "Los Tuxtias", Veracruz a *S. liliium* y *A. jamaicensis* como frugívoros obligados, debido a su dependencia de los frutos de más del 90% a lo largo del año de muestreo (Bonaccorso *et al.*, 1984)
- *S. liliium* y *A. jamaicensis* no muestran cambios significativos de nivel trófico a lo largo del año, por lo tanto, ni el sexo de los organismos ni su estado reproductivo, influyen en el tipo de alimento consumido por los mismos dado que las proporciones de frutos consumidos se mantienen prácticamente constantes.

alimento, y el resto del año cuando hay escasez de frutos los murciélagos frugívoros podrían consumir otro tipo de alimento. En la región de "Los Tuxtlas" la estacionalidad no es muy marcada ya que la temporada de lluvias abarca la mayor parte del año (de septiembre a febrero) por lo que el recurso alimenticio para los murciélagos frugívoros de la zona podría ser escaso solo de marzo a mayo (temporada de secas). Por consiguiente este factor (estacionalidad) no parece influir en la necesidad de recurrir a fuentes alternativas de alimento para ninguna de las dos especies tal como se nota en la baja variabilidad de las proporciones porcentuales a lo largo del año.

CONCLUSIONES

- Podemos considerar para la región de "Los Tuxtlas", Veracruz a *S. liliium* y *A. jamaicensis* como frugívoros obligados, debido a su dependencia de los frutos de más del 90% a lo largo del año de muestreo (Bonaccorso *et al.*, 1984)
- *S. liliium* y *A. jamaicensis* no muestran cambios significativos de nivel trófico a lo largo del año, por lo tanto, ni el sexo de los organismos ni su estado reproductivo, influyen en el tipo de alimento consumido por los mismos dado que las proporciones de frutos consumidos se mantienen prácticamente constantes.

- Debido a que las proporciones de frutos consumidos de ambas especies son siempre mayores al 90%, no existen diferencias entre especies manteniéndose ambos en el mismo nivel trófico.
- Para ambas especies, los frutos ocupan un lugar primordial en sus hábitos alimenticios, por lo cual a partir de ellos logran cubrir sus requerimientos de nitrógeno sin verse en la necesidad de recurrir a fuentes alternativas de proteína, como lo son los insectos. Esto quizá pueda significar que los requerimientos de nitrógeno de estas especies son bajos, como se ha demostrado para algunas especies de murciélagos frugívoros como *C. perspicillata* y el mismo *A. jamaicensis* (Delorme *et al.*, 1996).
- Por último, resulta necesario la determinación experimental del enriquecimiento trófico de los isótopos estudiados en murciélagos para facilitar la interpretación de los resultados de futuros análisis isotópicos.

APENDICE I. Biología de *Artibeus jamaicensis* y *Sturnira lilium*

Artibeus jamaicensis

Diagnosis

Las especies del género *Artibeus* presentes en "Los Tuxtlas", Veracruz son *A. jamaicensis*, *A. intermedius* y *A. lituratus*. *A. jamaicensis* se diferencia de las otras dos especies en la longitud del cráneo que es menor a 30 mm y en la longitud del antebrazo que es menor a 64 mm. Además el uropatagio es desnudo, sin fleco y tienen una coloración dorsal café (Arita *et al.*, 1997).

Características Generales

A. jamaicensis es un murciélago de tamaño mediano y con una amplia variación morfológica de acuerdo con su distribución geográfica. Presenta un par de bandas blancas ubicadas supra e infraorbitalmente, que no siempre son evidentes sobre todo en individuos jóvenes y en las razas oscuras. La hoja nasal está bien desarrollada y presenta un grupo de glándulas sebáceas; las orejas son amplias, triangulares, separadas, puntiagudas, con un trago corto con cuatro o cinco serraciones pequeñas en el margen externo. La coloración es diversa de acuerdo con la subespecie. No tienen cola externa (Ortega *et al.*, en prensa; Figura 9).

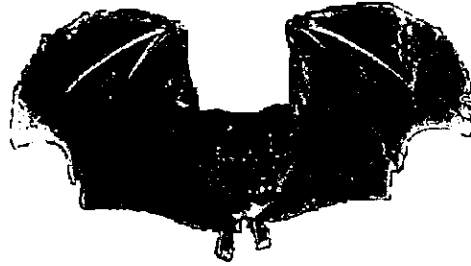


Figura 9. *Artibeus jamaicensis*

Hábitat

Dentro del género es la especie más ampliamente distribuida ocupando una gran variedad de hábitats, siendo los principales los hábitats tropicales húmedos, como el bosque siempre verde. También ha sido encontrado en hábitats tropicales secos y en hábitats modificados por el hombre (Ortega *et al.*, en prensa).

Distribución

Se distribuye desde Sinaloa y Tamaulipas en México hasta Ecuador, Venezuela, Trinidad y Tobago, Grandes y Pequeñas Antillas y desde Brasil al Norte de Argentina (Ortega *et al.*, en prensa ; Figura 10).



Figura 10. Distribución en México de *A. jamaicensis*

Reproducción

El patrón reproductivo encontrado en *A. jamaicensis*, al igual que en muchos frugívoros de la familia Phyllostomidae, es el poliéstrico estacional con dos picos bimodales en preñez y lactancia. Producen dos crías anualmente, una a fines de la estación seca, y otra a mediados de la estación húmeda en hábitats tropicales (Fleming *et al.*, 1972, ; Ortega *et al.*, en prensa).

De acuerdo con los datos reproductivos revisados por Wilson (1979) hay registros para el Estado de Veracruz de hembras preñadas en julio y agosto, lactantes en agosto e inactivas en julio. En particular para la región de "Los Tuxtlas" se han observado hembras preñadas en abril y mayo (Coates-Estrada *et al.*, 1986).

De manera general, Wilson (1979) señala que en algunos lugares la actividad reproductiva de *A. jamaicensis* se da de manera estacional, como es el caso de Providencia en Colombia. Así mismo en El Salvador la actividad reproductiva ocurre durante la estación seca, en tanto que en Panamá y Costa Rica esta especie es poliéstrica estacional.

No obstante, otras investigaciones indican que tanto en Costa Rica, como en Panamá el patrón reproductivo es poliéstrico bimodal, con picos de nacimientos que coinciden con los picos de disponibilidad de flores y frutos en el primer caso, mientras que en el caso de Panamá hay un pico de preñez en enero-febrero y otro en mayo, y de lactancia en abril y julio (Wilson, 1979). De acuerdo con Fleming *et al.* (1972), en Costa Rica, los picos de preñez coinciden con los anteriores, pero los de lactancia varían un poco presentándose en marzo y julio. También en Brasil *A. jamaicensis* exhibe un patrón reproductivo poliéstrico bimodal (Willig 1985), en Trinidad se han capturado hembras preñadas en febrero, marzo, abril y julio y hembras lactantes en abril, junio, julio y septiembre (Goodwin *et al.*, 1961).

Por otro lado, en Colombia el patrón reproductivo de *A. jamaicensis* no corresponde con los anteriores ya que es continuo, y en el caso de la península de Yucatán el patrón encontrado es acíclico (Wilson, 1979). Lo anterior es sugerido dado que en varias zonas se han encontrado hembras preñadas y lactantes durante todo el año (Nowak *et al.*, 1983).

Las hembras de *A. jamaicensis* tienen dos periodos de estro postparto al año, paren una sola cría, y rara vez dos (Ortega *et al.*, en prensa). El primer periodo de mayor actividad reproductiva para esta especie se da a finales de la estación lluviosa, por lo que los nacimientos podrían ocurrir durante los meses secos. En el segundo periodo de actividad reproductiva las hembras pueden retardar el desarrollo embrionario por un periodo de 2.5 meses para que las crías nazcan en condiciones energéticas favorables (Fleming, 1971).

El periodo de gestación es de 3.5 a 4 meses y tomando en cuenta el desarrollo embrionario retardado es de 7 meses (Ortega *et al.*, en prensa).

Sturnira lilium

Diagnosis

Sturnira lilium puede distinguirse de otras especies dentro del género con base en sus características dentales ya que a diferencia de *S. ludovici* (la otra especie presente en "Los Tuxtlas") *S. lilium* tiene los incisivos inferiores trilobulados y no bitobulados (Arita, *et al.*, 1993; Gannon *et al.*, 1989). Además la última falange del tercer dedo es <15 mm en *S. lilium* y >15 mm en *S. ludovici* y por último la longitud del antebrazo varía de 37-45 mm en *S. lilium* a 40-47 mm en *S. ludovici* (Arita *et al.*, 1997).

Características Generales

Stumira lilium es un murciélago de talla media cuya longitud total va de 62 a 65 mm. La hoja nasal es distintiva, corta y amplia al igual que las orejas cuyo trago es cerca de un tercio de la longitud de las mismas. El uropatagio está reducido y presenta pelo largo en su borde. No tienen cola libre (Gannon *et al.*, 1989). El color del pelo es variable dependiendo del sexo, la edad y la localización geográfica (Husson, 1962). Muchos machos poseen glándulas al nivel de los hombros que producen una pigmentación rojiza o amarillenta en el pelo de esta zona, por lo que es comúnmente llamado murciélago de charreteras. (Figura 11)

Las características craneales de la especie incluyen una cresta sagital y caja craneal moderadamente altas. La fórmula dental es 2/2, 1/1, 2/2, 3/3 con un total de 32 piezas (Husson, 1962).



Figura 11. *Stumira lilium*.

Hábitat

Se encuentra en gran variedad de hábitats de bosques húmedos a semiáridos, principalmente en zonas abiertas y húmedas. Acostumbra perchar en cuevas, construcciones y cavidades de árbol (Goodwin *et al.*, 1961; Handley, 1976).

Distribución

Tiene una amplia distribución desde el noroeste de México hacia América Central llegando hasta la región tropical y subtropical de Sudamérica. También se encuentra en las Antillas menores, al Norte de República Dominicana y en Trinidad (Goodwin *et al.*, 1961; Koopman, 1982; Figura 12).



Figura 12. Distribución en México de *S. liliium*

Reproducción

En una revisión hecha por Wilson (1979), reporta para México hembras preñadas y lactantes de *S. liliium* a lo largo de todo el año, aunque en algunas regiones existen picos de actividad reproductiva. Así por ejemplo, para el Estado de Veracruz se registran 21 hembras inactivas en Junio y cuatro hembras preñadas en Julio. En Sinaloa se han capturado hembras preñadas en los meses de mayo, junio y agosto, y en la región de Yucatán en enero, julio y agosto. En Jalisco se han colectado hembras lactantes en abril y de junio a octubre (Gannon *et al.*, 1989). En "Los Tuxtlas", Veracruz, Coates-Estrada *et al.* (1986), encontraron hembras preñadas de la misma especie entre abril y mayo, así como hembras lactantes en julio.

Para *S. liliium* en Costa Rica, los picos de preñez se dan en mayo y diciembre, y los de lactancia en febrero y julio (Fleming *et al.*, 1972), en la Isla Martinica de 13 hembras examinadas en el mes de marzo 11 se encontraron gestantes mientras que en la Isla Dominica en el mes de marzo se capturaron siete hembras en estado gestante (Jones *et al.*, 1976).

En Brasil se han encontrado hembras activas (lactantes y/o preñadas) de abril a diciembre en la región de Cerrado y en febrero, septiembre y octubre en Caatingas (Willig, 1985).

APENDICE II. Especies vegetales consumidas por *A. jamaicensis* presentes en "Los Tuxtlas" Veracruz (* = Especies colectadas para el análisis isotópico).

ANACARDIACEAE

Spondias radikoferi (Fruto)

ARACEAE

Anthurium sp. (Fruto)

ARALIACEAE

Dendropanax arboreus (Fruto)*

AREACEAE

Bactris sp. (Cáscara y pulpa)

BOMBACACEAE

Ochroma pyramidale (Pulpa)

Quararibea funebris (Fruto)

CAESALPINIACEAE

Cynometra retusa (Fruto) *

CAPPARACEAE

Crataeva tapia (Flor, polen y néctar)

CARICACEAE

Carica papaya (Fruto entero)

CECROPIACEAE

Cecropia obtusifolia (Fruto entero)

CLUSIACEAE

Calopyllum brasilense (Fruto)

Clusia flava (Hoja)

Rheedia edulis (Fruto entero)

LAURACEAE

Nectandra ambigens (Fruto)

MALPIGHIACEAE

Malpighia glabra (Cáscara y pulpa)

MONIMIACEAE

Siparuna sp. (Fruto)

MORACEAE

Brosimum alicastrum (Fruto) *

Ficus insipida (Fruto) *

F. maxima (Fruto)

F. obtusifolia (Fruto entero)

F. yoponensis (Fruto) *

Ficus sp. (Fruto entero y hojas)

Poulsenia armata (Fruto) *

PIPERACEAE

Piper aduncum (Fruto)

P. amalago (fruto entero) *

P. auritum (fruto entero) *

P. hispidum (Fruto entero)*

P. lapathifolium (fruto)

P. sanctum (Fruto entero)*

Piper spp. (Fruto entero)

SAPINDACEAE

Sapindus saponaria (Pulpa)

STAPHYLACEAE

Turpinia occidentalis (Fruto)

ULMACEAE

Trema micrantha (Fruto)

LITERATURA CITADA

Allen, G. M. 1939. Bats. Dover publications Inc. New York. USA. 368 pp.

Arita, H.T. 1993. Rarity in neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecological Applications*. 3: 506-517.

Arita, H.T., Medellín, R.A., O. Sanchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México: Clave de campo. *Publicaciones especiales de la asociación mexicana de mastozoología*. 64 pp.

Ayala, S. C. y A. D'Alessandro. 1973. Insect feeding behavior of some Colombian Fruit-eating bats. *Journal of Mammalogy*. 54 (1): 266-267.

Ben-David, M. , Flynn, R. W. y D.M. Schell. 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*. 111: 280-291.

Bonaccorso, F. J. y S. R. Humprey. (1984). Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. *Tropical Rain-Forest: The Leeds Symposium*. 169-183.

Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. pp. 87-108. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Medellín, R.A. Ceballos, G. (eds.). *Asociación Mexicana de Mastozoología*

Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la estación de Biología "Los Tuxtlas".UNAM. México. 151 pp.

Delorme, M. y D.W. Thomas, 1996. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. J. Comp. Physiol., 166: 427-434.

Delorme, M. y D.W. Thomas, 1999. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomidae fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodid fruit-bat (*Rousettus aegypticus*). J.Comp. Physiol. B 169: 123-132.

Dirzo R.1997. Introducción General. pp. 3-6. En: Historia Natural de Los Tuxtlas. E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt. (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

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

Estrada, A., R. Coates-Estrada, y C. Vazquez-Yañez. 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México Biotropica. 16 (4): 315-318.

Fleming, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: Delayed embryonic development in a neotropical bat. *Science*: 171. Pp 402-404.

Fleming, T.H. 1972. Three central american bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*. 53 : 555-569.

Fleming, T. H., 1988. The short-tailed, Fruit bat. *Wildlife Behavior and Ecology Series*. 365 pp.

Fleming, T.H. 1995a. Pollination and frugivory in phyllostomid bats of arid regions. *Mammosiana*. 1: 87-93.

Fleming T. H. 1995b. The use of stable isotopes to study the diets of plants-visiting bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 67: 99-110.

Flores J. M. 1999. Hábito alimentario del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en Yucatán México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 64 pp.

Gannon M. R., M.R., Willig, J. Knox Jones, Jr. 1989. *Sturmira lilium*. *Mammalian Species*. 333: 1-5.

Gardner, A.L. 1977. Feeding habits. pp 293-350. En : R.J. Baker, D.C. Carter and J.K. Jones (eds). Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae. Part II. Special Publications The Museum Texas Tech University.

Gibbons, D.J. 1976. Nonparametric methods for quantity analysis. International Series in Decision Processes; 23. 463 pp.

Goodwin, G.G. y A.M. Green Hall. 1961. A review of the bats of Trinidad y tobago: descriptions, rabies infections and ecology. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 122: 187-302.

Hall, E.R. y W.W. Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. University of Kansas Publications. Museum Natural History. 14 : 165-362.

Handley, C.O., Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser. 20:1-91.

Herbst, L.H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. Biotropica 18: 39-44.

Herrera, L.G., Fleming, T.H. y L.S. Sternberg. 1998. Trophic relationships in a neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. Tropical Ecology 39: 23-29.

Hoefs, Jochen. 1980. Theoretical and experimental principles. En *Stable Isotope Geochemistry*. Springer-Verlag. 208 pp.

Howell, D.J. y D. Burch, 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.* 21: pp 281-294.

Husson, A. M. 1962. The bats of Suriname. *Zool. Verh. Rijksmus Nat. Hist. Leiden.* 58:1-282.

Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M, Dirzo, R. y J. Núñez-Farfán. 1997. Vegetación. Pp 61-181, En *Historia Natural de Los Tuxtlas*. (E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

Janzen, D. H. 1967, Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution.* 21: 620-637.

Jones, K. J. y C.J. Phillips. 1976. Bats of The Genus *Sturmira* in the lesser antilles. *Occasional Papers the Museum Texas Tech University.* 40: 1-16.

Koopman, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp.273-302, En: *Mammalian Biology in South America*. (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.) *Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburg*, 6: 1-539.

ESTA TESIS NO SALE DE LA BIBLIOTECA

Kunz, T. H. y C. A. Díaz. 1975. Folivory in Fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica* 27 (1). : 106-120.

Kunz, T.H. 1988. Methods of assesing the availability of prey to insectivorous bats. pp 191-209. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats. Kunz, T.H. (ed.) Smithsonian Institution Press. pp. 533

Martinelli, L.A.; Victoria, R.L.; Matsui, E.; Forsberg, B.R. y Mozeto, A. A. 1988. Utilizaçao das variaçoes naturais de $\delta^{13}C$ no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquaticos: principios e perspectivas. *Acta Limnol.Brasil.* vol.11. pp 859-882.

Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology.* 59 : 716-723.

Morrison, D.W. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecología,* 45: 270-273.

Nowak, R.M. y J.L. Paradiso. 1983. Walker's Mammals of the World. The Johns Hopkins University Press. 4th Edition. Pp. 278.

Ortega, J. y I. Castro-Arellano. En prensa. *Artibeus jamaicensis*. Mammalian Species.

Ortega J, Arita, H. T. y J. J. Flores. 1998. Guía de Murciélagos del Jardín Botánico. Instituto de Ecología-UNAM. 48 pp.

Peterson, B.J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *A. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.

Ramírez Priego Nicté. 2000. Estudio de los hábitos alimentarios del murciélago *Artibeus jamaicensis* mediante la determinación de variaciones estacionales en su composición isotópica de Carbono y Nitrógeno en la Bahía de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura de Biología. FES Zaragoza, UNAM. 43 pp.

Sánchez, Oscar.1998. Los murciélagos de México. *Biodiversitas*. Año 4. Núm. 20. pp 2-11.

Simmons, N.B. y R. S. Voss. 1997. Appendix I: Obligate or predominant frugivorous bats that may be present at Saül. *Bats as dispersers of plants in the lowland forest of Central French Guiana*. The New York Botanical Garden.

Soto M. y Gama L. 1997. Climas. Pp 7-24, En *Historia Natural de Los Tuxtlas*. (E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiol. Zool.* 57 : 457-467.

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

Tieszen, L. L. y Boutton, T. W. 1989. Stable carbon isotopes in terrestrial ecosystem research. In *Stable carbon isotopes in ecological research*: 166-195. (editores: Rundell, P. W., Ehleringer, J. R. y K. A. Nagy) Springer-Verlag, New York.

Uieda, W y J. Vasconcellos-Neto. 1985. Dispersão de *Solanum* spp. (Solanaceae) por morcegos, na região de Manaus, am, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 2: 449-458.

Willig, M. R. 1985. Reproductive activity of female Bats from Northeast Brazil. *Bats Research News.* 26 :17-20.

Wilson, D. E. 1971. Food habits of *Micronycteris hirsuta* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalia* 35: 107-110.

Wilson, D. E. 1979. Reproductive Patterns. Pp 317-378. En : R.J. Baker, D.C. Carter and J.K. Jones (eds). Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae. Part III. Special Publications The Museum Texas Tech University. 442 pp.

Whitaker, J. O., Jr. 1988. Methods of assessing the availability of prey to insectivorous bats. pp 191-209. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats. Kunz, T.H. (ed.) Smithsonian Institution Press. pp. 533