



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

IDENTIFICACION DE LOS HABITOS ALIMENTICIOS  
DEL MURCIELAGO *Dermanura phaeotis*  
(Chiroptera: Phyllostomidae) POR MEDIO DE  
ISOTOPOS ESTABLES DE NITROGENO Y  
CARBONO EN "LOS TUXTLAS", VERACRUZ.

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 :  
WALDEMAR GERARDO DIAZ CAMACHO



DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO

2004



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA 14  
MEXICO

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Identificación de los hábitos alimenticios del Murciélago *Dermanura phaeotis* (Chiroptera: Phyllostomidae) por medio de Isótopos Estables de Nitrógeno y Carbono en "Los Tuxtlas", Veracruz.


realizado por Waldemar Gerardo Díaz Camacho

con número de cuenta 8759442-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

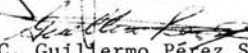
Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

  
Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo.


Propietario

  
M. en C. Guillermo Pérez Saldaña.

Propietario

M. en C. Jorge Inés Calderón Vega.

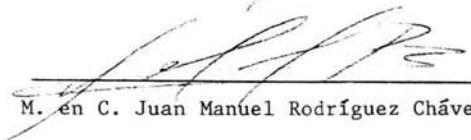
Suplente

Biól. José León Pérez. 

Suplente

Biól. Baldo Altube Moreno. 

Consejo Departamental de Biología

  
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez.

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

**Esta tesis esta dedicada a:**

La base de mi vida, mis padres (Gloria y Abel):

Por darme siempre su apoyo y amor.

A mis hermanos: Salvador, Manuel y Judith, porque sé que creen en mi.

A mis amores para toda la vida mis hijos:

**ALEXIS Y ALINE**

Para ser el mejor ejemplo que se les pueda dar en la vida.

A mi querida y adorada esposa:

**JACQUELINE**

Gracias por soportarme, esos días de ausencia en el campo y en la elaboración del texto.

A mis sobrinos: Elsa, Abel, Cintia, Viridiana, Benjamín y Carlos. Porque los quiero.

A mis amigos por siempre, a los que le debo mucho, por enseñarme a ser leal:

Fernando Cazares mi querido viejo, esas caminatas al Popo ya las extraño.

Baldo mi apreciable T Rex, gracias por ser tan tirano conmigo.

Elizabeth Gutiérrez gracias por darme tu cariño, confianza y amistad.

Elizabeth Becerril, gracias por darme tú amistad.

Adrián Fuentes, mi maestro, mi apoyo gracias por tú confianza, amistad y sobre todo por enseñarme a recordar a los amigos.

A mis amigos y compañeros en el campo: Malli, Paty, Alejandra, juancho, esas noches en la selva, nunca las olvidare, gracias por ser mis amigos.

A mis compañeros de laboratorio: Nichte, Leticia, Daniel y Adriana, gracias por orientarme en los inicios de este trabajo.

A mis compañeros y amigos de la sala de energía del Universum: Juan Ramón, Miguel, Norma, Paulina, Jeannette, Gordito, Moni, Ricky, Mauricio, Anita, Con ustedes comprendí a fondo lo que es la convivencia, gracias por recordarme que existe.

A mis compañeros y amigos de trabajo en Montaje: Javier, Cesar y Saúl. Gracias por tolerar mis ausencias en la elaboración y proceso de este trabajo.

A todos mis profesores, porque sembraron la semilla del conocimiento y cada uno en su tiempo, la regó y cuidó para desarrollar mi vida profesional.

Pido mil disculpas a todos aquellos a los que pueda haber omitido, por causa de la fatiga mental.

A la grandiosa y cada vez mas mermada selva de "Los Tuxtlas", paraíso en la tierra, para los hombres que te sepan cuidar.

## **Agradecimientos**

Agradezco enormemente al Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo mi querido Bwana, por su infinita paciencia al tolerar la tardanza en concluir este trabajo, en brindarme la confianza para realizarlo y permitirme demostrarle que si se pudo terminar.

Al M. En C. Guillermo Pérez Saldaña, quien leyó y me dio sus opiniones para conformar este trabajo.

Al M. En C. Jorge Inés Calderón Vega, por su valiosa y detallada revisión a esta tesis, gracias por los comentarios.

Al Biólogo José León Pérez, agradezco tus apreciaciones y tu valiosa cooperación.

Al Biólogo Baldo Altube Moreno, Gracias mil por tu asesoramiento, por tu apoyo y consejos además de enseñarme a cumplir.

Al Dr. Keith Hobson del Servicio Canadiense de Vida Silvestre, gracias por su valiosa cooperación para realizar el análisis isotópico, base de este trabajo.

A la M. En C. Martha Olvera de la colección de semillas del IBUNAM, por su ayuda en la identificación de semillas.

Al Biólogo Álvaro Campos de la Estación de Biología de "Los Tuxtlas", por su inapreciable ayuda en la identificación de frutos y semillas.

Al Biólogo Tomas Martínez Cruz del IBUNAM por su apoyo en la identificación de los insectos colectados.

Al CONACYT por el apoyo de la beca 31849-N.





	1
<b>Resumen</b>	2
<b>Introducción</b>	3
<b>Justificación</b>	8
<b>Diagnos de la especie</b>	9
<b>Objetivos</b>	13
<b>Zona de estudio</b>	14
<b>Material y métodos</b>	17
<b>Resultados</b>	22
<b>Discusión</b>	29
<b>Conclusiones</b>	33
<b>Bibliografía citada</b>	34
<b>Apéndice I</b> Valores isotópicos de las muestras sanguíneas de <i>Dermanura phaeotis</i>	45
<b>Apéndice II</b> Valores isotópicos de las plantas colectadas en "Los Tuxtla", Veracruz.	47
<b>Apéndice III</b> Lista de especies vegetales colectadas en "Los Tuxtla", Veracruz	51
<b>Apéndice IV</b> Diagnos de frutos que se observo consume <i>Dermanura phaeotis</i>	53
<b>Apéndice V</b> Valores isotópicos de los insectos colectados en "Los Tuxtla", Veracruz.	54



## Resumen

El presente trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical de la UNAM en "Los Tuxtlas", Veracruz. Con el objetivo de determinar la importancia de insectos y plantas como fuente de proteínas en la alimentación del murciélago frugívoro *Dermanura phaeotis*. Para ello, se usó el análisis de isótopos estables de nitrógeno. Además, se incorporó al estudio el análisis de isótopos estables de carbono para determinar la ruta fotosintética de las fuentes de proteína utilizadas por estos quirópteros.

Durante un año se examinaron los cambios en la alimentación de este murciélago en función de su actividad reproductiva y de la disponibilidad de frutos en la zona. El análisis de isótopos estables fue realizado con muestras de sangre obtenidas de animales vivos ya que este material da información integrada de la dieta del animal en las 2-3 semanas previas a su captura. A partir de estos análisis, se encontró que *D. phaeotis* se alimentó exclusivamente de frutos  $C_3$  durante todo el año, sin recurrir a fuentes alternas de proteínas, aún durante la época reproductiva.



## Introducción

Las selvas del trópico húmedo del sureste de México son parte de los ecosistemas terrestres naturales más complejos y diversos del planeta (Coates-Estrada *et al.*, 1985; Arita y León, 1995). En estas selvas, los murciélagos son los mamíferos nocturnos predominantes y su diversidad taxonómica se refleja en la gran variedad de alimentos que consumen, particularmente en los miembros de la familia Phyllostomidae (Pacheco y Salazar, 1990; Álvarez y Álvarez Castañeda, 1991; Álvarez *et al.*, 1994; Estrada y Coates-Estrada, 1995; Gaona, 1997). La dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros esta influenciada por la abundancia estacional de frutos y flores, (Greenhall, 1976.)

Dado que los requerimientos nutricionales se incrementan durante los periodos reproductivos (Berg y Kolenbrander, 1970), el consumo de fuentes ricas en proteínas debe ser particularmente importante para los murciélagos frugívoros durante esta época (Arita y Martínez, 1990). Sin embargo, estudios experimentales recientes han demostrado que algunas especies de murciélagos frugívoros filostómidos son capaces de obtener sus requerimientos mínimos de proteína mediante una alimentación exclusiva de frutos (Herbs, 1986; Delorme y Thomas 1996, 1999). Otro estudio sobre la calidad nutricional de varias especies de higos (*Ficus spp.*) indica que estos contienen altas cantidades de aminoácidos y minerales, por lo que los murciélagos frugívoros pueden satisfacer sus requerimientos nutricionales a partir de una mezcla de distintas especies de estos frutos (Wendeln *et al.*, 2000).

Para evaluar en qué medida los murciélagos frugívoros en libertad complementan su alimentación con fuentes ricas en proteína (como los insectos), existe una diversa batería de métodos de estudio. Tradicionalmente, estos métodos han consistido en el examen visual del contenido de heces, estómagos, o regurgitaciones (Thomas, 1988). Recientemente, se ha incorporado el análisis de isótopos estables a este grupo de métodos (Fleming *et al.*, 1993; Herrera *et al.*, 1993, 1998, 2001a, 2001b, 2002). A continuación describiré las bondades y limitaciones de estos métodos.



**1) El método tradicional.** Los métodos que se usan tradicionalmente para analizar las dietas de los murciélagos consisten en el examen visual del contenido de alimento no digerido en heces, estómagos, regurgitaciones y desechos depositados en sus refugios diurnos (Kunz y Nagy, 1988; Flores, 1999.). Estos métodos ofrecen información sobre la identidad taxonómica del alimento ingerido. Sin embargo, dado que se basan en la presencia de material no digerido (por ejemplo, restos de exoesqueleto de insectos, semillas, pulpa, etc.), no ofrecen información sobre el grado de asimilación de estos alimentos y por ende de su importancia nutricional. Además, en la mayoría de los casos la información obtenida refleja tan solo lo que el animal ingirió en las horas previas a la colecta de la muestra haciendo difícil el registro de patrones tróficos a mayor plazo.

Por último, en algunos casos la ingestión de algunos alimentos no se detecta ya que el murciélago desecha las partes que no puede digerir, como el exoesqueleto de algunos artrópodos o las semillas de algunos frutos (Gardner, 1977; Thomas, 1988), lo cual hace que este tipo de análisis resulte incompleto.

**2) El método isotópico.** Un isótopo (*Iso* = Igual; *topo* = Forma) es un átomo de un elemento que tiene la misma cantidad de protones y electrones, pero no la misma cantidad de neutrones y por tanto tiene diferente masa atómica (McKown, 1965).

En las últimas décadas las variaciones naturales en las proporciones de isótopos estables han sido aprovechadas para determinar rutas fotosintéticas, estimar balances de agua, rastrear fuentes de Nitrógeno (Handley y Raven, 1992), monitorear movimientos de nutrientes a través del ecosistema (Ehlenringer *et al.*, 1986), y seguir movimientos migratorios (Hobson y Wassenaar, 1997).

El análisis de isótopos estables es un método alternativo para determinar patrones generales de alimentación y se basa en la existencia de variaciones naturales en la composición isotópica principalmente  $^{14}\text{N}$  y  $^{15}\text{N}$  y  $^{12}\text{C}$  y  $^{13}\text{C}$  (Fleming, 1995; Adams y Sterner, 2000) de grupos generales de alimentos (Salisbury y Ross, 1969). Estas diferencias en la composición de isótopos de diferentes fuentes alimenticias (por ejemplo, alimento animal vs. alimento vegetal, alimento terrestre vs. alimento marino) a su vez se reflejan en la composición de los tejidos del animal que



se alimenta de ellas (Fleming, 1995; Herrera *et al.*, 2001a) a diferencia de las técnicas tradicionales (que sólo ofrecen información sobre lo que el animal ha ingerido), el método isotópico proporciona información sobre lo que el animal ha asimilado.

El análisis isotópico ofrece un intervalo en la escala temporal en la resolución de los patrones alimenticios dependiendo del metabolismo del tejido analizado (Fleming, 1995). Por ejemplo, el análisis de la sangre refleja la alimentación promedio del organismo de 2-3 semanas antes de su colecta (Hobson y Clark, 1992b), el análisis de tejido muscular da información de 1-2 meses previos, el pelo ofrece información de hasta 4-6 meses, el hígado provee información de 6.4 días, el cerebro da datos de 28.2 días y los tejidos grasos aportan información de 15.6 días (Tieszen *et al.*, 1983).

**3) Enriquecimiento Trófico de nitrógeno.** En el ciclo del nitrógeno, existe un fenómeno conocido como enriquecimiento trófico que consiste en que los tejidos del animal se enriquecen en  $^{15}\text{N}$  con respecto a su alimento. La magnitud de este enriquecimiento es particularmente útil para estimar la contribución relativa de fuentes de alimento animales y vegetales (Adams y Sterner, 2000). El enriquecimiento trófico del nitrógeno ocurre durante la síntesis de aminoácidos en los animales, lo que da como resultado la retención preferencial del isótopo pesado ( $^{15}\text{N}$ ) y la excreción preferencial del isótopo ligero ( $^{14}\text{N}$ ) (De Niro y Epstein, 1980; Adams y Sterner, 2000). Este enriquecimiento fluctúa de 2 a 5‰, con un valor promedio de 3.5‰ (Adams y Sterner, 2000; Herrera *et al.*, 2001a).

Las bases químicas del fraccionamiento involucran las bajas frecuencias de vibración de los anillos químicos del  $^{15}\text{N}$  comparado con los del  $^{14}\text{N}$ , por lo que el  $^{15}\text{N}$  tiende a formar anillos de mayor energía lo que reduce la probabilidad de que sea utilizado en las reacciones químicas (Adams y Sterner, 2000). Los grupos amino que contienen  $^{14}\text{N}$  son favorecidos durante la transaminación y la desaminación, lo cual da como resultado la excreción preferencial del isótopo ligero y la acumulación del isótopo pesado  $^{15}\text{N}$  (Gannes *et al.*, 1997; Schoeller, 1999).



**4) Determinación de rutas fotosintéticas.** En el ciclo del Carbono, el análisis de los Isótopos de carbono es útil, entre otras cosas, para determinar el origen fotosintético de la dieta del animal, debido a que existen diferencias en las proporciones de  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  en la composición de este elemento de acuerdo a la vía fotosintética que utilicen las plantas. Las plantas que usan la vía del Ciclo Calvin-Benson (85% de las plantas) tienen relativamente menos  $^{13}\text{C}$  que  $^{12}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C} = -24$  a  $-30\text{‰}$ ) que las plantas que usan el Ciclo  $\text{C}_4$  o Hatch-Slack (5% de las plantas fanerógamas) ( $\delta^{13}\text{C} = -10$  y  $-16\text{‰}$ ) y las que usan el Ciclo CAM como las cactáceas o agaváceas ( $\delta^{13}\text{C} = -12\text{‰}$ ) (Smith y Epstein, 1971; Lajtha y Marshall, 1994; Guerrero y Berlanga, 2001).

Los animales incorporan estos valores en sus tejidos lo que posibilita el cálculo de la contribución relativa de cada tipo de alimento (Fleming, 1995). Al igual que en el nitrógeno, existe también fraccionamiento trófico del carbono asociado a varios procesos como la pérdida preferencial del  $^{13}\text{C}$  en el  $\text{CO}_2$  durante la respiración, la incorporación preferente de compuestos de  $^{13}\text{C}$  durante la digestión, o el fraccionamiento metabólico durante la síntesis de diferentes tipos de tejido (De Niro y Epstein 1977; Gannes *et al.*, 1997). La magnitud del fraccionamiento trófico del carbono es muy pequeña ( $< 1\text{‰}$ ) y por tanto no es tan útil como la del nitrógeno para determinar niveles tróficos.

**5) Antecedentes del uso del análisis de isótopos estables en murciélagos.** El método de isótopos estables tuvo una rápida expansión en las investigaciones ecológicas en la década de los 80's (Lajtha y Marshall, 1994). Recientemente, el análisis de Isótopos estables se ha implementado como una herramienta para el estudio de patrones alimentarios y movimientos migratorios en los murciélagos.

Des Marais *et al.*, (1980) estudiaron la estructura y contenido de  $^{13}\text{C}$  de alcanos en la región de Carlsbad relacionando las dos vías fotosintéticas de las plantas locales y los hábitos alimenticios de los insectos consumidos por los murciélagos *Tadarida brasiliensis* y *Myotis velifer*. Fleming *et al.*, (1993) utilizaron músculo como fuente de tejido para determinar qué tipo de vegetación ( $\text{C}_3$  o  $\text{C}_4$ -CAM) era más importante en la dieta de los murciélagos nectarívoros *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae*.



Herrera *et al.*, (1993) mediante el análisis isotópico de  $^{13}\text{C}$  en tejido muscular encontraron que el murciélago pálido *Antrozous pallidus* obtiene cantidades importantes de  $^{13}\text{C}$  de plantas CAM en áreas donde existen flores quirópterofilicas de cactáceas y agaváceas.

Ceballos *et al.*, (1997) utilizaron el análisis de isótopos estables en una selva seca de México y encontraron que *L. curasoae* se alimenta principalmente de plantas  $\text{C}_3$  todo el año, con valores más altos de  $^{15}\text{N}$  en la temporada de lluvias que en la temporada de secas. Herrera *et al.*, (1998) determinaron la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  en 21 especies de murciélagos de una comunidad del sureste de México logrando separar diferentes niveles tróficos.

Herrera *et al.*, (2001a) evaluaron la importancia de las plantas e insectos en la dieta de dos especies de murciélagos (*Artibeus jamaicensis* y *G. soricina*) en la selva seca de Chamela, México. Mediante el análisis de Isótopos estables de Carbono y Nitrógeno, de acuerdo a su análisis, *A. jamaicensis* es netamente frugívoro alimentándose de plantas  $\text{C}_3$ , mientras que *G. soricina* es una especie omnívora que obtiene una parte importante de su alimento de insectos  $\text{C}_3$ . Herrera *et al.* (2001b) mediante el análisis isotópico de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  estimaron la importancia relativa de frutos e insectos como fuente de proteínas en la dieta de los murciélagos *A. jamaicensis* y *Sturnira lilium*, en selva húmeda de "Los Tuxtlas" México.

Gutiérrez (2001) encontró que *Carollia brevicauda* se alimento de plantas  $\text{C}_3$ , logrando cubrir sus necesidades de proteína con una dieta exclusiva de frutos, incluso en periodos de reproducción. Herrera (2003) encontró que *Vampirodes caraccioli* satisface sus requerimientos proteicos con una dieta exclusiva de frutos (95.33%) de metabolismo fotosintético  $\text{C}_3$  (89.17%), sin importar la época del año o estado reproductivo del murciélago. Altube (2003) encontró que en *Uroderma bilobatum* la contribución relativa de plantas  $\text{C}_3$  como fuente de proteínas fue mayor que la aportada por los insectos.



## Justificación

Desgraciadamente, el conocimiento ecológico sobre los mamíferos mexicanos es muy pobre en comparación con el taxonómico, desconociéndose los aspectos básicos de su historia natural como son: el patrón de reproducción, la dieta y las interacciones con otros organismos (Arita y Paniagua, 1995).

Este estudio se realizó durante un año para determinar la importancia en las variaciones de nitrógeno y carbono, en la interacción planta-animal con base a la fenología de la fructificación de la zona y la actividad reproductiva del murciélago *Dermanura phaeotis*.

Como las proteínas son indispensables en el cuerpo, ya sea como parte de los tejidos o como agentes específicos en la digestión, oxidación, respiración o como hormonas, las necesidades básicas pueden ser incrementadas por demandas extras debidas al crecimiento, la reproducción y la lactancia. (Berg y Kolenbrander, 1970; Jenness y Studier, 1976).

Estudios hechos a la leche de los murciélagos frugívoros encontraron que es de alto contenido en grasas y carbohidratos, con bajos contenidos de proteínas, comparativamente con la de murciélagos insectívoros. (Jenness y Studier, 1976).

Se examinó la importancia de las fuentes de proteínas asociadas a su actividad reproductiva.





## Diagnosis

**1) Clasificación del murciélago frutero pigmeo *Dermanura phaeotis*.** De acuerdo a análisis de caracteres filogenéticos, se concluyó que el género *Artibeus*, actualmente, es una ensambladura polifilética y se recomendó que la especie más pequeña en el grupo se colocara en el género separado *Dermanura*. Knox (1979); Ceballos y Galindo (1984); Owen (1987); Ticul-Álvarez (1991) Álvarez (1994) y varios autores más llegaron a esta consideración de que eran especies diferentes.

La más reciente clasificación del murciélago frutero pigmeo dada por Villa (2003) es:

Familia: Phyllostomidae.

Subfamilia: Phyllostominae.

Tribu: Stenodermatini

Género: *Dermanura* (derma, piel, oura, cola = Cola membranosa).

Especie: *D. phaeotis* (Miller, 1902).

Swanepoel y Genoways, (1977); Knox y Carter, (1979) y Villa, (2003). Mencionan que la especie *Dermanura phaeotis* presenta tres subespecies:

\* *D. p. phaeotis* se localiza en la vertiente del caribe desde Veracruz hasta Sudamérica, es la más grande de las subespecies.

\* *D. p. nanus* se localiza en la vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Oaxaca, es la subespecie más pequeña, tiene el rostro pequeño.

\* *D. p. palatina* se encuentra en la vertiente del Pacífico desde Chiapas hasta Costa Rica, su población es mediana en talla.



**Características Generales.** Son de tamaño pequeño, el rostro con pelaje y bandas faciales blancas, poco definidas. Hoja nasal presente y bien desarrollada, la herradura de la hoja nasal tiene un borde bien definido, diferenciándola del labio superior. Uropatagio poco escotado y ancho, fleco de pelaje en el centro del borde del uropatagio, sin cola visible. Dorso de color variable de pardo a grisáceo o negro, pelaje corto y suave, línea dorsal ausente. Cráneo de 19.3 mm, pata 9-12 mm. Su fórmula dentaria es I 2/2; C 1/1; P 2/2; M 2/2 = 28. Borde de las orejas amarillento con un promedio de 16 mm. Con una longitud promedio del cuerpo de 55 mm. Antebrazo menor a 48 mm. Su peso va de 7-15 g, en promedio (Fig. 1), (Ceballos y Galindo, 1984; Coates-Estrada y Estrada, 1986; Álvarez *et al.*, 1994; Sánchez y Romero, 1995; Medellín *et al.*, 1997; Villa 2003).



Fig. 1 Rostro de *Dermanura phaeotis*. (Tomado de Coates-Estrada, 1985)

**Variaciones por la edad.** En los juveniles se presenta la epífisis cartilaginosa y las cúspides dentales desgastadas, en los adultos no se distinguen sobre la base las siete medidas craneales, (Swanepoel y Genoways, 1979).

**Variaciones Sexuales Secundarias.** No hay dimorfismo sexual significativo con respecto a las medidas externas y craneales, (Swanepoel y Genoways, 1979).



**Selección de Medidas.** En holotipos de *D. phaeotis* en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Kansas.

# De Catalogo del 106145 al 50, 53 y 55.

Siendo 4 hembras y 4 machos, todos fueron colectados en Nicaragua.

Presentaron las siguientes medidas corporales: Antebrazo 34.2-37.2; fémur 18.1-19.4; largo del condilo basal 15.7-17.2; arco zigomático 10.6-11.8; Constricción postorbital 4.3-4.8; amplitud del cráneo 8.4-9.0; largo de los dientes maxilares 5.6-5.8; Largo de los molares superiores 7.4-7.7, (Swanepoel y Genoways, 1979).

**Reproducción.** *D. phaeotis* presenta un patrón reproductivo poliestríco bimodal con dos nacimientos por año, en cada parto la hembra pare de 1 a 2 crías (Fleming *et al.*, 1993; Wilson, 1979; Nowak y Paradiso, 1983; Ceballos y Galindo, 1984; Álvarez-Castañeda y Álvarez, 1991; Villa, 2003).

Sánchez y Romero (1995) en Tabasco, registran actividad reproductiva de marzo a mayo y de septiembre a enero, mientras que Álvarez-Castañeda y Álvarez (1991) encontraron en Chiapas hembras reproductivas de marzo a mayo y de septiembre a noviembre. Para Centroamérica Fleming *et al.*, (1972) reportan hembras reproductivas en Panamá en los meses de enero, febrero, marzo, abril junio y agosto.

**Hábitos y hábitat.** Forman colonias de 10 a 15 individuos, a veces son solitarios, son muy activos cuando la oscuridad es completa, habitan en cuevas, en oquedades de árboles como los *Ficus* estranguladores y en el follaje, en las selvas maduras o bien en acahual y cultivos. Se encuentran asociados, principalmente, con la vegetación del bosque lluvioso, a elevaciones que van desde el nivel del mar hasta los 1,220 m. Construye sus refugios en hojas de *Heliconia* o de plátano. Transportan su alimento a sitios cercanos al lugar donde duermen o viven. Presentan un tiempo de digestión del alimento especialmente corto aproximadamente de 15 a 20 minutos, que es poco para la acción bacteriana o para la acción química de las enzimas (Nowak y Paradiso, 1983; Coates-Estrada y Estrada, 1986; Ceballos y Miranda, 1986; Sánchez y Romero, 1995). Schulze, *et al.*, (2000) hallaron que *D. phaeotis* es un indicador del grado de alteración del medio.



**Alimentación.** La subfamilia Stenodermatinae son considerados como frugívoros, aunque varias de sus especies consumen partes florales como son: polen, néctar, insectos y larvas contenidas en los frutos, no es así el caso de *D. phaeotis*, al cual solo consume frutos (Gardner, 1977; Nowak y Paradiso, 1983; Coates-Estrada y Estrada, 1986; Ceballos y Miranda, 1986; Sánchez y Romero, 1995; Villá, 2003).

**Distribución.** Se encuentra desde Sinaloa y Veracruz en México por la costa del Golfo y del Océano pacífico (Fig. 2), hasta Colombia en Sudamérica, hasta una altitud de 1,300 m, en la selva alta perennifolia o en zonas de vegetación muy exuberante y húmeda, (Knox, 1976; Ceballos y Miranda, 1986; Álvarez-Castañeda y Álvarez, 1991). Sánchez y Romero (1995) lo consideran muy abundante en el sureste mexicano.



Fig. 2 Mapa de distribución de *D. phaeotis* (tomado de Medellín *et al.*, 1997).

**Cariología.** Baker (1979) reportó con respecto a la cariólogía de *D. phaeotis* que presenta un número diploide de 30, con el cromosoma X subtelocéntrico y el cromosoma Y submetacéntrico.



## Objetivo general

- Determinar la contribución relativa de proteínas de fuentes vegetales y animales y su origen fotosintético ( $C_3$  y  $C_4$ -CAM) en la alimentación de *Dermanura phaeotis*, además de su variación durante un ciclo anual en función de su actividad reproductiva y la fenología de fructificación.

## Objetivos particulares

- Determinar la composición isotópica de carbono y nitrógeno en muestras de sangre de *D. phaeotis* por bimestre durante un año.
- Determinar la composición isotópica de carbono y nitrógeno en frutos e insectos presumiblemente consumidos por *D. phaeotis* por bimestre durante un año.
- Determinar taxonómicamente los alimentos consumidos por *D. phaeotis* mediante el examen visual del contenido de las heces.
- Determinar el patrón reproductivo de *D. phaeotis*.

## Hipótesis

I) Si los frutos no proporcionan los requerimientos proteínicos necesarios para el murciélago entonces:

- 1) En el periodo reproductivo, al aumentar las necesidades proteínicas de *D. phaeotis* éste recurrirá a fuentes ricas en proteína, como los insectos.
- 2) La importancia de los frutos será mayor en el periodo no reproductivo, ya que las necesidades proteínicas serán menores y por lo tanto los frutos cubrirán estos requerimientos proteínicos.

II) Si los frutos son suficientemente ricos en proteínas entonces:

- 3) Los frutos serán el principal aporte de proteínas durante el año, incluso en la época reproductiva, variando su importancia de acuerdo a la disponibilidad estacional de este recurso en el ambiente.

III) Dado que las plantas con vía fotosintética  $C_3$  son predominantes en las selvas lluviosas, las fuentes de proteína en la alimentación de este murciélago serán principalmente  $C_3$ .



## Zona de estudio

El estudio fue realizado en los alrededores de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM). La estación es una reserva de 700 ha dedicada a la conservación y el estudio de las selvas del trópico húmedo de México (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Flores y Gerez, 1994). La estación se ubica en el sur del estado de Veracruz, en la vertiente del Golfo de México, en la serranía del mismo nombre a  $95^{\circ} 04'$  y  $95^{\circ} 09'$  de longitud O y  $18^{\circ} 34'$  y  $18^{\circ} 36'$  de latitud N; (Coates-Estrada *et al.*, 1985; Sánchez-Garfías *et al.*, 1991; Lozano y Martínez, 1990) (Fig. 3).



Fig. 3 Mapa de localización de la zona de estudio (modificado de Lozano, 1990)



**Clima.** El área de la estación es una zona especialmente lluviosa con una precipitación promedio anual de 4,900 mm de naturaleza estacional, con una época de secas que va de marzo a mayo y una época de lluvias que va de junio a febrero, además de ser afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte desde noviembre hasta febrero (Coates-Estrada y Estrada 1985). El clima de la estación es Af (m)w'(i)g, Cálido-húmedo, con temperatura media anual de aproximadamente 25° C, aunque durante los nortes puede disminuir hasta los 10 °C, (Sánchez-Garfias *et al.*, 1991 y Montañés, 1996).

**Vegetación.** La región de "Los Tuxtlas" originalmente era una selva alta perennifolia representada por árboles altos de troncos gruesos y lisos, con lianas, epifitas y palmas (Toledo, 1988; Flores y Gerez, 1994; Ibarra *et al.*, 1997). Actualmente, la zona se caracteriza por la presencia de selva, que alterna con zonas de cultivo, potreros, y acahuals o áreas en regeneración (Coates-Estrada *et al.*, 1986).

La vegetación dominante esta conformada por *Bernoullia flammea*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Bursera simaruba* y *Sabal mexicana*, con una agrupación rica en especies de Lauráceas como *Poulsenia armata* y *Nectandra salicifolia* (Gómez Pompa, 1977; Chazaro, 1986; Rzedowski, 1988; Lozano y Martínez, 1990; Sánchez-Garfias *et al.*, 1991; Ibarra *et al.*, 1997). Otras especies características de esta comunidad son *Astrocaryum mexicanum*, *Trophis mexicana*, *Cymbopetalum baillonii*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Guarea glabra*, *Dendropanax arboreus* y *Stemmadenia donnell-smithii*. Como la selva es muy dinámica, pueden variar las especies dominantes, aun en parches muy cercanos entre sí (Lozano y Martínez, 1990; Sánchez-Garfias *et al.*, 1991).

Los frutos carnosos están disponibles todo el año, pero existe un pico con mayor biomasa entre abril y julio y un pico menor de biomasa entre septiembre y octubre (Estrada y Coates-Estrada, 2001). Entre las especies de plantas que producen frutos carnosos, destacan *Cecropia obtusifolia*, *Ficus yoponensis*, y *Piper auritum* que son plantas de las denominadas pioneras (observación personal). La floración se concentra durante la época de secas (Ibarra *et al.*, 1997).



**Vertebrados terrestres.** Existen 250 especies de aves y 150 de reptiles y anfibios, además de 128 especies de mamíferos terrestres (28.3% de la mastofauna nacional), pertenecientes a 94 géneros, 30 familias y a 10 ordenes. Los ordenes mas diversos son Chiroptera con 74 especies, Rodentia con 19 y Carnívora con 17. (Toledo, 1988; Martínez y Sánchez-Cordero, 1997). En las selvas húmedas los murciélagos son los mamíferos nocturnos predominantes, siendo los frugívoros los más abundantes con cerca del 50%, siguiendo los insectívoros con un 39%, los nectarívoros con un 5%, los hematófagos con un 3% y los piscívoros con un 3%. Aun cuando existe en los murciélagos la especialización alimenticia, es necesario indicar que pueden complementar su dieta con otras fuentes de alimento (Coates-Estrada y Estrada, 1985; Estrada y Coates-Estrada, 1995).





## Material y Métodos

**Captura de ejemplares.** Se realizaron salidas cada dos meses a la zona de estudio durante un año a partir de enero de 1999, abarcando dos estaciones (estación húmeda y estación seca) las cuales fueron determinadas por la presencia de humedad (Coates-Estrada y Estrada, 1985; Sánchez-Garfias *et al.*, 1991 y Montañés, 1996), capturándose en promedio 10 murciélagos (5 machos y 5 hembras de *Dermanura phaeotis*) por salida, mediante la utilización de 6 redes de niebla de 12 x 2 m. El muestreo se hizo en tres sitios cercanos a cuerpos de agua durante 4 noches por salida. La determinación taxonómica se llevó a cabo utilizando las claves cícotómicas para murciélagos de Medellín *et al.*, (1997).

**Ubicación de los sitios de colecta.** La colecta se realizó en los siguientes puntos (Fig. 4), obteniendo las coordenadas mediante un geoposicionador satelital.

- 1.- La Huerta "El Saraguato" se localiza a  $18^{\circ} 36' 42.9''$  de latitud N y  $95^{\circ} 5' 52.3''$  de longitud O y se caracteriza por ser una zona de cultivo de árboles frutales, junto con parches de selva.
- 2.- "Laguna Escondida" se localiza a  $18^{\circ} 35' 17.2''$  de latitud N y  $95^{\circ} 05' 16.7''$  de longitud O y se caracteriza por la presencia de un gran cuerpo de agua rodeada de potreros y selva.
- 3.- "Sendero Darwin" se localiza a  $18^{\circ} 34' 59.9''$  de latitud N y  $95^{\circ} 04' 25''$  de longitud O y es un parche de selva que rodea a la estación.

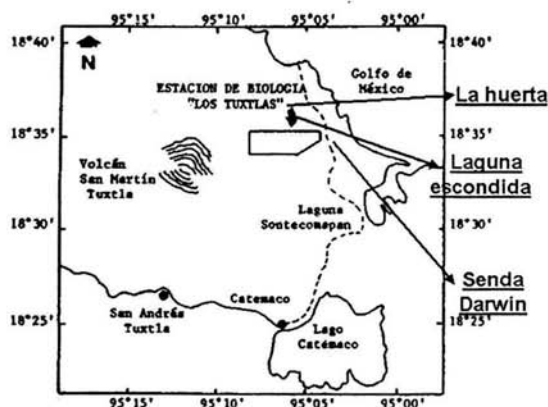


Fig. 4 Mapa de localización de los sitios de colecta. (Tomado de Coates-Estrada, 1985)



**Colecta de muestras.** En cada ocasión se registró el sexo y la actividad reproductiva. En los machos se reconocieron dos estados: activos (escrotados) e inactivos (no escrotados). A las hembras, se les clasificó en inactivas, preñadas o lactantes al realizarles palpaciones a nivel del bajo vientre y la observación de la presencia de glándulas mamarias desarrolladas y alopecia en la zona axilar. Cada murciélago fue colocado en un bote de plástico de un litro durante 30 minutos para coleccionar sus heces. Al final de este periodo, a cada individuo se le hizo un corte de pelo del dorso a manera de marca para evitar que se le procesara doblemente en la misma salida. A los ejemplares capturados se les tomó una muestra de 80  $\mu$ l de sangre de la vena del antebrazo (Fig. 5), conservándose la muestra en refrigeración a 4°C en un vial rotulado con etanol al 70%, según el criterio propuesto por Berg y Kolenbrander (1970).

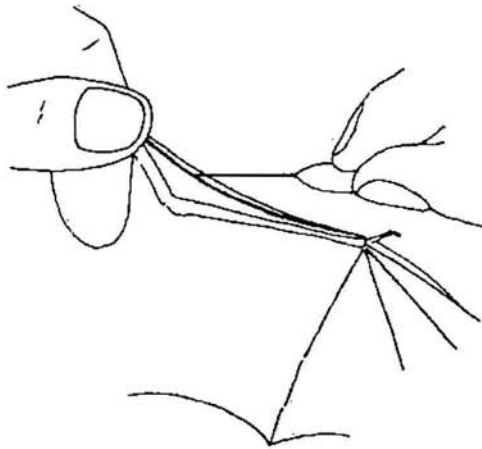


Fig. 5 Esquema de la obtención de la muestra de sangre del antebrazo (Kunz y Nagy, 1988).

Paralelo a este trabajo, se colectaron frutos carnosos de especies presumiblemente consumidas por murciélagos durante los días de muestreo en 10 transectos de 4 m de ancho por 1 Km de largo dentro de la estación. El material fue rotulado con el lugar de colecta y fecha. Además, se capturaron insectos nocturnos con la ayuda de trampas de luz UV que pudieran ser utilizados como alimento por los quirópteros. Esta actividad se realizó cerca de las zonas donde se colocaron las redes de niebla, el material colectado se depositó en frascos con etanol al 70%.



**Procesamiento de muestras en el laboratorio.** Las muestras de sangre y frutos fueron deshidratadas completamente en una estufa a 45° C por 24 horas en el IBUNAM y mantenidas en refrigeración hasta su análisis isotópico (Ben David *et al.*, 1997a). Los frutos e insectos fueron determinados taxonómicamente en el IBUNAM.

Cada muestra fecal fue esparcida en una caja de Petri y revisada al microscopio óptico para registrar valores porcentuales de cada tipo de alimento (frutos e insectos), de acuerdo a los criterios tomados por Whitaker (1988) mediante una valoración visual de volumen relativo ocupado por estos. Los diferentes tejidos fueron depositados en viales rotulados y cuando fué posible se determinaron taxonómicamente.

**Análisis de isótopos estables.** Las muestras se enviaron al Laboratorio del Servicio Canadiense de Vida Silvestre en donde fueron pulverizadas por medio de un mortero para su análisis isotópico. Posteriormente, se pesó 1mg de cada muestra y se sometió a combustión en un analizador elemental Robo-prep a 1800° C. Los gases resultantes fueron separados y analizados en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa 20:20 (EMFC) para obtener radios isotópicos expresados en notación  $\delta$  que implica partes por mil (‰) de ambos elementos. El EMFC involucró la medición secuencial automatizada de las muestras de sangre, frutos e insectos. Estas proporciones de Isótopos estables se denotan en partes por mil con relación a un estándar internacional. Para el carbono se usó el PDB (Pee Dee Belemnite piedra Caliza del Gran Cañón en E. U.) y para el nitrógeno el aire atmosférico ( $N_2$ ) se utilizó como referencia de laboratorio albúmina de huevo para cada 5 muestras con el fin de comparar las mediciones entre muestras (Ben-David *et al.*, 1997a).

Para ambos análisis isotópicos se usaron muestras de sangre de murciélagos. Ya que el carbono y el nitrógeno encontrado en la sangre son principalmente de origen proteínico (Whithers, 1992), el análisis de estos elementos indica el origen alimentario de la proteína asimilada por el animal asumiendo que la proteína endógena no es catabolizada por el estrés alimentario u otros procesos (Hobson *et al.*, 1993).



La tasa de recambio de carbono y Nitrógeno en murciélagos no ha sido determinada, pero se asume que debe ser similar para ambos elementos a la tasa de recambio de carbono en la sangre de aves que es alrededor de 12 días (Hobson y Clark, 1992a). Por tanto, el análisis de la sangre refleja la alimentación promedio del organismo en las 2 semanas previas a la colecta de las muestras.

La proporción isotópica de carbono y nitrógeno (Fleming, 1995) se obtuvo de la fórmula:

$$\delta X = [(R \text{ de la muestra} - R \text{ estándar} / R \text{ estándar}) - 1] \times 1000$$

$$\text{Donde } X = {}^{13}\text{C} \text{ o } {}^{15}\text{N}; R = {}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C} \text{ ó } {}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$$

Basado en 100 diferentes replicas de estándares de laboratorio, se estimó el error estándar como  $\pm 0.3 \text{ ‰}$  para valores de nitrógeno y  $\pm 0.1 \text{ ‰}$  para valores de carbono. Posteriormente, se estimó la contribución relativa de frutos e insectos a la dieta de cada murciélago usando el siguiente modelo de balance de masas (Fleming, 1995):

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{sangre}} = p (\delta^{15}\text{N}_{\text{frutos}} + \alpha_f) (1-p) (\delta^{15}\text{N}_{\text{insectos}} + \alpha_i)$$

donde:

$p$  es la contribución de los frutos de la dieta que son asimilados en el tejido animal,

$\alpha_f$  es el fraccionamiento isotópico con una dieta de frutos, y

$\alpha_i$  es el fraccionamiento isotópico con una dieta de insectos.

Se utilizó la media anual de isótopos de C y N de las muestras colectadas, para cada fuente alimenticia ya que los valores bimensuales no variaron durante al año (Frutos  $F_{5,164} = 1.25$ ,  $P = 0.28$ ; Insectos  $F_{5,141} = 1.51$ ,  $P = 0.18$ ). Los valores promedios ( $\pm$  desviación estándar) de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron para frutos de  $0.61 \pm 1.7 \text{ ‰}$  ( $n = 225$ ) y para los insectos de  $4.2 \pm 3.09 \text{ ‰}$  ( $n = 149$ ).

Ya que los factores de fraccionamiento de  ${}^{15}\text{N}$  en tejidos de murciélagos no han sido estimados, se asumió que  $\alpha_f = \alpha_i$  y se usaron los valores promedio ( $3.5 \text{ ‰}$ ) reportados para animales (Hobson y Clark, 1992a; Michener y Schell, 1994). Los insectos tuvieron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  mas altos que los frutos ( $F_{1,315} = 180.47$ ,  $P < 0.001$ ) lo que valida el uso de estas dos categorías de alimentos.



En el caso de fuentes fotosintéticas se utilizó la siguiente fórmula:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{sangre}} = p (\delta^{13}\text{C}_{\text{fuentes C}_3} + \alpha_{\text{C}_3}) + (1-p) (\delta^{13}\text{C}_{\text{fuentes CAM-C}_4} + \alpha_{\text{CAM-C}_4})$$

donde:

$p$  es la contribución de los frutos en la dieta, que son asimilados en el tejido del murciélago,

$\alpha_{\text{C}_3}$  es el fraccionamiento isotópico con una dieta de fuentes  $\text{C}_3$

$\alpha_{\text{CAM-C}_4}$  es el fraccionamiento isotópico con una dieta de fuentes CAM- $\text{C}_4$ .

Ya que los valores de fraccionamiento de Carbono en tejidos de murciélagos no han sido estimados, se asumió que  $\alpha_{\text{C}_3} = \alpha_{\text{CAM-C}_4}$  y se usaron los valores promedio (1‰) reportados para animales (Fleming, 1995). Los promedios ( $\pm$  D. E.) de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  para fuentes CAM- $\text{C}_4$  fueron de  $-15.68 \pm 1.33$  ‰ ( $n = 3$ ) y para fuentes  $\text{C}_3$  de  $-29.07 \pm 1.66$  ‰ ( $n = 222$ ).

**Análisis estadístico.** Se realizó un par de análisis de varianza de dos vías (ANOVA) con el tiempo como factor para determinar la composición isotópica de nitrógeno y carbono en las muestras de sangre de *D. phaeotis* a lo largo del año.

Además se realizó un par de análisis de varianza de dos vías (ANOVA), tomando como factores el tiempo y el sexo, siendo la variable dependiente la contribución relativa de las plantas. Para estimar la variación en la contribución relativa de fuentes animales y vegetales en la alimentación de *D. phaeotis*.

Se realizó otro 2-ANOVA similar para examinar la variación en la contribución relativa de las fuentes de alimento  $\text{C}_3$  y  $\text{C}_4$ -CAM se utilizó como variante dependiente a la contribución relativa de fuentes  $\text{C}_3$ . Los datos fueron transformados a arcoseno antes de realizar el análisis para cumplir con los supuestos del ANOVA. Cuando se encontraron diferencias significativas, se determinó entre que periodos de muestreo se dieron éstas diferencias mediante una prueba post hoc para tamaños de muestras diferentes (Prueba de Spjøtvoll/ Stoline).



## Resultados

**Actividad reproductiva.** Se capturaron 67 ejemplares de *Dermanura phaeotis* a lo largo del año de colecta 32 machos y 35 hembras; obteniéndose en noviembre la mayor cantidad de ejemplares (Tabla 1).

**Tabla 1 Actividad reproductiva por estación seca y estación húmeda de *Dermanura Phaeotis***

Mes	Machos no escrotados	Machos escrotados	Hembras inactivas	Hembras preñadas	Hembras lactantes
<b>Marzo</b>	0	5	3	3	0
<b>Mayo</b>	1	3	1	0	6
<b>Julio</b>	3	2	5	0	0
<b>Septiembre</b>	4	2	1	2	0
<b>Noviembre</b>	9	0	7	0	0
<b>Enero</b>	3	0	6	1	0
<b>Total</b>	20	12	23	6	6



**Fenología de la reproducción.** En la estación seca (marzo a mayo) se encontró el mayor número de hembras y machos con evidencias de actividad reproductiva, además en la estación húmeda (junio a febrero) se encontró indicios de un segundo evento reproductivo (Figs. 6 y 7).

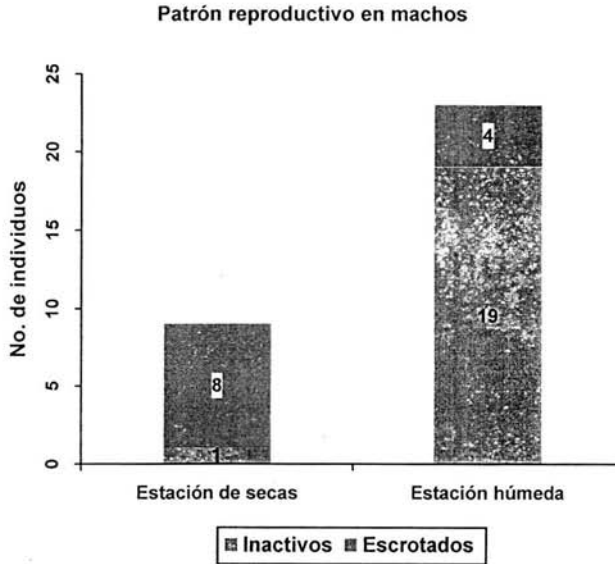


Fig. 6 Actividad reproductiva encontrada en machos por estación climática

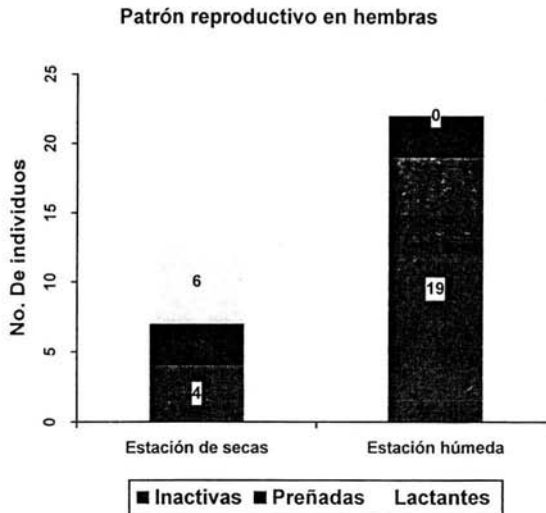


Fig. 7 Actividad reproductiva encontrada en hembras por estación climática



**Contenido de restos de alimento en heces.** De los 67 ejemplares capturados de *D. phaeotis*, se obtuvieron 14 muestras de heces (Tabla 2). De las cuales fue posible identificar taxonómicamente 11 muestras, encontrándose exclusivamente restos de frutos, predominando semillas de diferentes especies de plantas entre el género *Piper* aunque también se encontraron los géneros *Ficus*, *Parathesis*, y *Cecropia*.

**Tabla 2 Porcentaje de los tipos de alimentos encontrados en muestras fecales de *Dermanura phaeotis* durante el año de estudio.**

# muestra	Mes	% Insectos	% Fruto	Especie
1	Marzo	0	100	<i>Piper sp.</i>
2	Marzo	0	100	<i>Ficus sp</i>
3	Marzo	0	100	<i>Piper amalago</i>
4	Mayo	0	100	Sp. 1
5	Mayo	0	100	<i>Piper sp.</i>
6	Julio	0	100	<i>Piper sp</i>
7	Julio	0	100	<i>Ficus obtusifolia</i>
8	Septiembre	0	100	<i>Piper peltata</i>
9	Septiembre	0	100	Sp. 2
10	Noviembre	0	100	<i>Piper sanctum</i>
11	Noviembre	0	100	<i>Parathesis sp.</i>
12	Noviembre	0	100	<i>Ficus sp.</i>
13	Noviembre	0	100	<i>Piper sanctum</i>
14	Noviembre	0	100	<i>Cecropia obtusifolia</i>





**Valores isotópicos de las muestras sanguíneas de *D. phaeotis*.** En el Análisis isotópico en las muestras sanguíneas de *D. phaeotis* no se presentaron cambios significativos en el tiempo en la composición isotópica de nitrógeno ( $F = 5,55 = 1.23$ ,  $p = 0.30$ ) ni de carbono ( $F = 5,55 = 0.34$ ,  $p = 0.88$ ) a lo largo del año (Tabla 3, apéndice 1).

**Tabla 3 Valores isotópicos bimensuales (media  $\pm$  D. E.) de las muestras de sangre de *Dermanura phaeotis*.**

	N	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$
<b>Enero</b>	10	$-26,69 \pm 0,50$	$3,83 \pm 1,40$
<b>Marzo</b>	11	$-26,64 \pm 0,31$	$4,47 \pm 1,31$
<b>Mayo</b>	11	$-26,6 \pm 0,27$	$4,16 \pm 0,75$
<b>Julio</b>	9	$-26,71 \pm 0,37$	$3,68 \pm 0,85$
<b>Septiembre</b>	10	$-26,70 \pm 0,30$	$4,01 \pm 1,14$
<b>Noviembre</b>	16	$-26,46 \pm 0,34$	$2,51 \pm 1,79$
<b>Anual</b>	67	$-26,63 \pm 0,35$	$3,78 \pm 1,43$



**Composición isotópica de los alimentos.** En la siguiente tabla se separaron por composición isotópica los cuatro tipos de alimento presumiblemente consumidos por murciélagos, la cantidad de ejemplares (muestras) colectados son frutos C<sub>3</sub> (221), frutos CAM (3), insectos C<sub>3</sub> (138) e insectos C<sub>4</sub>-CAM (17), dando valores anuales de Carbono y Nitrógeno (Tabla 4; Apéndices 2 y 5).

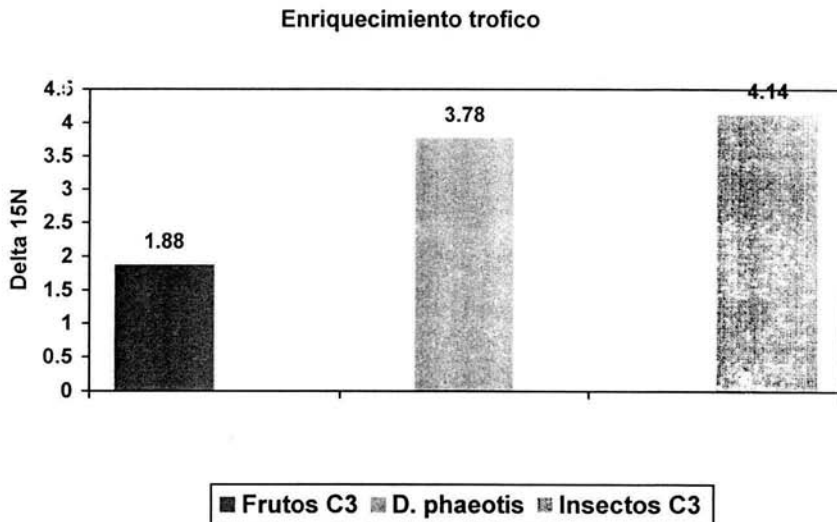
**Tabla 4 Valores isotópicos bimensuales (media ± D. E.) de diferentes alimentos posiblemente consumidos por *Dermanura phaeotis*.**

Alimentos	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Plantas C <sub>3</sub>	221	-29.07 ± 1.67	1.88 ± 2.77
Plantas CAM	3	-15.68 ± 1.33	-3.21 ± 1.45
Insectos C <sub>3</sub>	138	-26.84 ± 2.89	4.14 ± 3.05
Insectos CAM-C <sub>4</sub>	17	-16.12 ± 1.88	4.45 ± 3.62



**Ubicación Trófica.** Con valores de nitrógeno más altos que las plantas (1.88), pero menores a los insectos (4.14), *D. phaeotis* (3.78) ratifica su carácter frugívoro y se considera en una posición intermedia de enriquecimiento trófico (Fig. 8).

**Fig.8 Valores anuales de la composición isotópica.  $\delta^{15}\text{N}$  en *Dermanura phaeotis* y sus potenciales fuentes de alimento**





**Contribución de nitrógeno por fuentes vegetales e insectos a la dieta de *D. phaeotis*.** Según el análisis isotópico se encontró que *D. phaeotis* obtuvo sus fuentes de proteína a partir de plantas en la mayor parte del año, sin encontrarse diferencias significativas entre sexos en algún mes en particular; pero si existieron entre el promedio anual de machos con hembras ( $F_{1,55} = 4.63$ ;  $p = 0.03$ ). Además no se observaron cambios significativos durante el año en cuanto a tiempo ( $F_{5,55} = 1.23$ ;  $p = 0.30$ ) y con respecto a la interacción sexo-tiempo tampoco fue significativa ( $F_{5,55} = 1.47$ ;  $p = 0.21$ ), (Tabla 5).

**Contribución de fuentes  $C_3$  a la dieta de *D. phaeotis*.** Según el análisis isotópico se encontró que *D. phaeotis* se alimentó exclusivamente de plantas  $C_3$  durante todo el año sin encontrarse cambios significativos en cuanto a sexo ( $F_{1,55} = 0.14$ ;  $p = 0.70$ ), tiempo ( $F_{5,55} = 0.34$ ;  $p = 0.88$ ); ni con respecto a la interacción tiempo-sexo la cual tampoco fue significativa ( $F_{5,55} = 1$ ;  $p = 0.42$ ), teniendo valores mínimos de contribución de estas fuentes en Enero, junio y septiembre (98%) y valores máximos en marzo, mayo y noviembre (99%). (Tabla 5).

**Tabla 5. Contribución relativa (%) de plantas (nitrógeno) y fuentes  $C_3$  (carbono) en *Dermanura phaeotis*.**

		Promedio $\pm$ D. E.		n	Intervalo
Enero	Plantas	92%	0.08	10	76-100%
	Fuentes $C_3$	98%	0.03		92-100%
Marzo	Plantas	86%	0.03	11	2-100%
	Fuentes $C_3$	99%	0.02		96-100%
Mayo	Plantas	96%	0.03	11	89-100%
	Fuentes $C_3$	99%	0.01		96-100%
Junio	Plantas	96%	0.04	9	88-100%
	Fuentes $C_3$	98%	0.02		93-100%
Septiembre	Plantas	95%	0.07	10	80-100%
	Fuentes $C_3$	98%	0.02		95-100%
Noviembre	Plantas	88%	0.09	16	77-100%
	Fuentes $C_3$	99%	0.01		95-100%



## Discusión

**Actividad Reproductiva.** La mayor actividad reproductiva de *Dermanura phaeotis* se presenta en los meses de marzo a mayo donde se encontraron 9 hembras reproductivas y se presentó un segundo pico de actividad entre los meses de septiembre a enero, en este se encontraron 3 hembras reproductivas. Estas observaciones coinciden en México con lo citado por Estrada y Coates-Estrada (2001) para la misma zona, quienes reportan hembras preñadas o con embrión de marzo a junio y durante septiembre y octubre.

Por su parte Sánchez y Romero (1995) en Tabasco, registran actividad reproductiva de marzo a mayo y de septiembre a enero, mientras que Álvarez-Castañeda y Álvarez (1991) encontraron en Chiapas hembras reproductivas de marzo a mayo y de septiembre a noviembre. Para Centroamérica Fleming (1973) y Wilson (1979) reportan hembras reproductivas en Panamá y Costa Rica respectivamente que coinciden con lo observado en este estudio.

**Patrón Reproductivo y Fenología de la Fructificación.** En este estudio *D. phaeotis* presentó un patrón poliéstrico bimodal, observándose una actividad reproductiva de *D. phaeotis* en dos picos, el primero en la estación seca durante el periodo de marzo a mayo se presentó mayor número de hembras reproductivas y el segundo pico se presentó durante la estación húmeda en el lapso de julio a enero. encontrándose con una menor cantidad de hembras reproductivas

Los datos sobre el patrón reproductivo de los murciélagos neotropicales reportan cuatro patrones reproductivos básicos para murciélagos neotropicales: monoéstrico estacional, poliéstrico estacional, poliéstrico bimodal y poliéstrico no estacional, siendo la lluvia el factor climático más importante que afecta los ciclos reproductivos de los quirópteros en los trópicos pues actúa directamente como una señal externa de inicio de la actividad reproductiva o indirectamente a través de su efecto en la fenología de frutos e insectos (Estrada y Coates-Estrada, 2001).



La zona de "Los Tuxtlas" presenta dos estaciones (húmeda y seca), que son acompañados por fuertes patrones estacionales de floración y fructificación. No existiendo una relación entre hembras preñadas y meses lluviosos pero si existe una asociación positiva entre hembras lactantes y preñadas con los periodos de mayor fructificación. Los periodos que exigen mayor demanda energética para las hembras coinciden con los de mayor abundancia de frutos (Estrada y Coates-Estrada, 2001).

**Hábitos Alimenticios y Análisis de Heces.** En el análisis visual de las 14 heces colectadas se encontró exclusivamente restos de pulpa y semillas que en la mitad de los casos fueron semillas del genero *Piper* sp. En las restantes muestras se encontraron semillas de *Cecropia obtusifolia*, *Ficus* sp., *Parathesis* sp. y otros ejemplares que no fueron determinados. En ningún caso se halló rastros de insectos o polen.

En la literatura hay poca información sobre las especies de frutos consumidas por *D. phaeotis*, Fleming (1972) lo reporta como un frugívoro absoluto (frutos no determinados) en Costa Rica y Panamá, Heithaus *et al.*, (1975) observaron en Costa Rica el consumo de frutos (no determinados) y polen de *Ceiba pentandra*, *Crescentia* sp, *Ochroma lagopus*, y *Pseudobombax septinatum*. Sánchez y Romero (1995) reportan el consumo de frutos de Tomatillo (*Pseudolmedia oxiphyllaria*) y moras en Tabasco; Wendeln *et al.*, (2000) En Barro Colorado, Panamá, reportan el consumo de *Ficus glabrata*.

**Ingesta de proteínas.** Las proteínas son indispensables en el cuerpo, ya sea como parte de los tejidos o como agentes específicos en la digestión, oxidación, respiración o como hormonas, Las necesidades básicas pueden ser incrementadas por demandas extras debidas al crecimiento, la reproducción y la lactancia. (Berg y Kolenbrander, 1970.)

En el presente estudio se observó la tendencia de *D. phaeotis* a alimentarse exclusivamente de frutos independientemente de la temporada del año y el estado reproductivo, teniendo al genero *Piper* como el recurso predominantemente consumido sin encontrarse evidencias de que ingiera polen o insectos, además *Piper auritum* Ligado a sus tasas rápidas de crecimiento y fotosíntesis existen altos



requerimientos de nitrógeno, el cual compensa con una gran capacidad de asimilar nitrato, incrementando está con la disponibilidad en el medio. (Tinoco-Ojanguren, 1997).

Estudios experimentales sostienen que los frugívoros filostómidos *Carollia perspicillata*, *Artibeus jamaicensis* y el pteropódido *Rousettus aegyptiacus* pueden subsistir con una dieta que contenga un 0.5% de N por masa seca consumiendo *Ficus* spp. y reproducirse con dietas de 1.9% de N por masa seca consumiendo *Piper* spp. (Delorme y Thomas 1996, 1999).

Wendeln *et al.*, (2000) analizaron diferentes especies de higos encontrando que todas ellas son adecuadas en contenido de aminoácidos (leucina, lisina, arginina y valina) además de deducir una relación entre el tamaño de los higos con el tamaño del murciélago, en donde animales de menor tamaño (como *Dermanura*) forrajean higos pequeños, los cuales fueron calificados como ricos en valores nutricionales por gramo de peso. Al mismo tiempo, encontraron que una mezcla de diferentes especies de *Ficus* puede aportar el contenido necesario de proteína.

Recientemente se ha encontrado que una fuente adicional de proteínas para los murciélagos frugívoros pueden ser las semillas (Nogueira y Peracchi, 2003). Estrada *et al.*, (1984) encontraron que el fruto de *Cecropia obtusifolia* contiene una alta proporción de proteínas.

Mientras que el polen es una fuente adecuada para satisfacer requerimientos proteínicos, no así el néctar que es una excelente fuente de carbohidratos, pero su contenido de proteína es reducido, (Howell y Burch 1974; Arita y Martínez, 1990; Sánchez, 1988).

**Análisis Isotópico de Nitrógeno.** El análisis isotópico de N reveló que *D. phaeotis* se alimenta predominantemente de frutos durante el año, teniendo éstos su mayor aporte en los meses de mayo-junio (96%) y el menor en marzo (86%) por lo que el carácter frugívoro de este murciélago podría ser mayor y ser del 100%. Considerando el modelo utilizado para calcular las contribuciones relativas de cada alimento, el cual asume que un consumidor se alimenta de todo tipo de recursos,



con lo que se tiende a sobreestimar los alimentos poco consumidos y a subestimar los que se consumen en mayor cantidad (Herrera, 2001a).

Varios autores ubican a los frutos como fuentes pobres en proteína (Fleming, 1972, Ayala y D'Alessandro, 1973, Thomas, 1984 y Courts, 1998) y sugieren que sus consumidores se ven obligados a suplir esta deficiencia consumiendo otros recursos tales como polen e insectos. La presencia de frutos durante casi todo el año y que sus picos de fructificación coinciden con los picos de reproducción de *D. phaeotis*, se considero que no se alimenta de otras fuentes alternas de proteínas. En contraste, experimentos realizados por Herbst (1986) y Delorme y Thomas (1996 y 1999) con dos filostómidos y un pteropódido indican que estos son capaces de cubrir sus necesidades proteínicas consumiendo sólo frutos.

**Análisis Isotópico de Carbono.** El análisis isotópico de Carbono reveló que *D. phaeotis* se alimenta predominantemente de fuentes vegetales con vía fotosintética  $C_3$  durante todo el año, principalmente frutos del genero *Piper sp.* Estos son de color pardo, expuestos, con cientos de semillas, los cuales se encuentran presentes durante todo el año. Coincidiendo el análisis de heces con el isotópico, ya que la determinación de semillas muestra plantas con metabolismo  $C_3$ .





## Conclusiones

- 1.- *Dermanura phaeotis* presenta un ciclo reproductivo poliestríco bimodal en "Los Tuxtlas", Veracruz.
- 2.- Los frutos de *Piper* sp., *Ficus* sp. y *Cecropia obtusifolia*, son los recursos vegetales más consumidos por *D. phaeotis* en el área de estudio
- 3.- El análisis isotópico de la sangre de *D. phaeotis* indica que:
  - a) Las hembras preñadas y lactantes de *D. phaeotis* se alimentan de frutos como fuente de compuestos nitrogenados.
  - b) *D. phaeotis* satisface sus requerimientos de proteínas con una dieta exclusiva de frutos.
  - c) *D. phaeotis* presenta una alimentación basada en productos C<sub>3</sub> en todo del año.



## Bibliografía

- Adams, T. S. y R. W. Sterner. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level  $^{15}\text{N}$  enrichment. 45: 601–607
- Altube M., B. 2003. "Estudio de los hábitos alimenticios del murciélago acampador oscuro *Uroderma bilobatum* (Fam. Phyllostomidae; Subfam Stenodermatinae) Utilizando isótopos estables de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  en "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 76 pp.
- Álvarez-Buylla Rocés, Elena. 1997. Historia natural de especies "*Cecropia obtusifolia*" (chancarro). Pág. 109–114. En González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt (Edts.) Historia Natural de "Los Tuxtlas", UNAM, México.
- Álvarez R; L. 1994. Geografía general del Estado de Oaxaca, 2ª edición. Aumentada y actualizada. Carteles Editores. Oaxaca, Méx. 350 pp.
- Álvarez, Ticul y S. T. Álvarez-Castañeda, 1991. Los murciélagos de Chiapas. ENCB, IPN, México. 170 pp.
- Álvarez, Ticul; S. T. Álvarez-Castañeda y J.C. López Vidal, 1994. Claves para murciélagos mexicanos. CIBN, ENCB, IPN, México 150 pp.
- Arita, H. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. Publicaciones especiales #4, Instituto de Biología, UNAM. México. 35 pp.
- Arita, H. y L. León Paniagua, 1995. Diversidad de mamíferos terrestres. Ciencias. Núm. Especial (7): 13–20.
- Ayala, S. C. y D'Alessandro, A. 1973. Insect feeding behavior of some Colombian fruit-eating bats. Journal of Mammalogy. 54: 266-267.



- Baker, R. J. 1979. Kariology. Pag. 107-155. En Baker, R. J; J. Knox Jones Jr. y D. C. Carter (eds.) Biology of bats of new world family Phyllostomidae. Part III. Special publications the Museum Texas Tech. University, Texas, Tech., Press. Lubbock. Texas.
- Ben-David, M; T. A. Hanley, D. R. Klein y D. M. Schell. 1997a. Seasonal changes in diets of coastal and riverine mink: the role of spawning Pacific salmon. Canadian Journal Zoology 75: 803-811.
- Ben-David, M; R. W. Flynn y D. M. Schell. 1997b. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable analysis. Oecologia 111: 280-291.
- Berg C. P. y H. M. Kolenbrander, 1970. Nitrogen metabolism in the Mammal. Pag. 796-898 En J. W. Campbell (Ed.) Comparative biochemistry of Nitrogen metabolism vol. 2 The Vertebrates, Academic Press. Nueva York.
- Ceballos. G. y C. Galindo, 1984. Mamíferos silvestres de la cuenca de México. Limusa. México. 300 pp.
- Ceballos, G. y A. Miranda, 1986. Los Mamíferos de Chúmela Jalisco. IBUNAM. México. 436 pp.
- Ceballos, G; T. H. Fleming, C. Chávez y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. Journal of Mammalogy 78: 1220-1230.
- Chazaro, M. 1986. La vegetación. Centro de ecodesarrollo. México. 97 pp.
- Coates-Estrada, R., A. Estrada, D. Pashey y W. Barrow, 1985 Lista de las aves de la estación de Biología de "Los Tuxtlas". IBUNAM, México 60 pp.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada, 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología de "Los Tuxtlas", Veracruz. IBUNAM. 151 pp.



- Courts, S. E. 1998. Dietary strategies of the old world fruit bats (Megachiroptera: Pteropodidae), how do they obtain sufficient protein? *Mammal Review* 28: 185-194.
- Delorme, M. y Thomas W. D, 1996. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *Journal Comp. Physiology*, 166: 427-434.
- Delorme, M. y Thomas W. D, 1999. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the Phyllostomidae fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodide fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal Comp. Physiology*, 169: 123-132.
- De Niro, M. J. y S. Epstein. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197: 261-263.
- De Niro M. J. y S. Epstein 1980. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45: 341-351.
- Des Marais, D. J; J. M. Mitchell, W. G. Meinschein y J. M. Hayes. 1980. The carbon isotope biogeochemistry of the individual hydrocarbons in bat guano and the ecology of insectivorous bats in the region of Carlsbad, New Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 44: 2075-2086.
- Dumont E. R. 1999. The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *Journal Zoology* 248: 219-229.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y Vázquez-Yáñez C. 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at "Los Tuxtlas" Mexico. *Biotropica* 16: 315-318.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada, 1995, *Las selvas tropicales de México. Recurso poderoso pero vulnerable*, La Ciencia desde México, SEP-FCE, México, 190 pp.



- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a Neotropical landscape at "Los Tuxtlas", Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 17: 627-646.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bats communities: structure, reproductive cycles and movements patterns. *Ecology* 53: 555-569.
- Fleming, T. H; R. A. Núñez y L. Da Silveira Lobo Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non - migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- Fleming, T. H. 1995. The use of stable isotopes to study the diets of plant-visiting bats. 67: 99-110. En Racey, P. A. y S. M. Swift (Edts.) *Symposium Zoology. Society. London Ecology, Evolution and Behaviour of bats*. Clarendon Press. Oxford.
- Flores Martínez, J. J. 1999. Hábito alimentario del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en Yucatán, México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 64 pp.
- Flores V; O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del suelo. 2ª edición, UNAM, Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Ediciones Tecno-científicas S.A. de C. V. 439 pp.
- Gannes, L. Z; D. M. O'Brien y C. Martínez del Río. 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*. 78: 1271-1276.



- Gaona Pineda, O. 1997, Dispersión de semillas y hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros en la selva lacandona Chiapas, Méx. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 60 pp.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pag. 293-350. En Baker, R. J; J. Knox Jones Jr. y D. C. Carter (edts.) Biology of bats of new world family Phyllostomidae. Part II. Special publications the Museum Texas Tech. University, Texas, Tech., Press. Lubbock. Texas.
- Greenhall, A. M. 1976. Care in Captivity. Pág. 89-131 En Baker, R. J; J. Knox Jones Jr. y D. C. Carter (edts.) Biology of bats of new world family Phyllostomidae. Part I. Special publications the Museum Texas Tech. University, Texas, Tech., Press. Lubbock. Texas.
- Gómez Pompa, A. 1977, Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz, CECSA, INIREB, México, 91 pp.
- Guerrero R. y M. Berlanga 2001. Isótopos estables: Fundamentos y aplicaciones, Actualidad SEM 30: 17-23.
- Gutiérrez C; E. 2001. Importancia de frutos e insectos en la alimentación del murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* (Phyllostomidae) en "Los Tuxtlas", Ver. Mediante el análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno. Tesis Profesional, ENEP-Iztacala, México.
- Handley, LL. y J. A. Raven. 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. Plant. Cell. And Environment. 15: 965-985.
- Heithaus, E. R; P. A. Opler and T. H. Fleming, 1975, Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest, Ecology 56: 844-854.
- Herbst, L. H. 1986. The role of Nitrogen from fruit pulp the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. Biotropica 18: 39-44.



- Herrera Cortes, C. A. 2003. Contribución de fuentes de proteína animal y vegetal a la dieta de *Vampirodes caraccioli* (Chiroptera: Phyllostomidae) de "Los Tuxtlas", Veracruz, utilizando isótopos estables de Carbono y Nitrógeno. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Herrera Montalvo, L. G; T. H. Fleming y J S. Findley. 1993. Geographic variation in carbon composition of the pallid bat, *Antrozous pallidus*, and its dietary implications. *Journal Mammalogy* 74: 601-606.
- Herrera Montalvo, L. G; T. H. Fleming y L. S. Sternberg. 1998. Trophic relationships in a Neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. *Tropical Ecology* 39: 23-29.
- Herrera Montalvo, L. G; K. A. Hobson; L. Mirón M; N. Ramírez P; G. Méndez C. y V. Sánchez-Cordero. 2001a. 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.
- Herrera Montalvo, L. G; K. A. Hobson; A. Manzo A; D. Estrada B; V. Sánchez-Cordero y G. Méndez C. 2001b. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: Evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica* 33 (3): 520-528.
- Hobson, K. A. y R. G. Clark. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes 1: Turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *The Condor*. 94: 181-188.
- Hobson, K. A. y R. G. Clark. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes. II. Factor influencing diet-tissues fractionation. *Condor* 94: 189-197.
- Hobson, K. A; R. T. Alisauskas y R. W. Clark, 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor* 95: 388-394.



- Hobson, K. A. y LL. Wassenaar. 1997. Linking breeding and wintering grounds of neotropical migrants songbirds using stable hydrogen isotopic analysis feathers. *Oecologia* 109: 142-148.
- Howell, D.J. y D. Burch, 1974, Food habits of some Costa Rican bats, *Rev. Biol. Trop.* 21. 281-294.
- Ibarra-Manríquez, G. M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-farfán, 1997, La vegetación Pag. 61 - 82. En González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt (Edts.) *Historia Natural de "Los Tuxtlas"*, UNAM, México.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sánchez Ríos G., 1997. Historia natural de especies *Ficus yoponensis* (Ámate). Pag. 116-119. En González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt (Edts.) *Historia Natural de "Los Tuxtlas"*, UNAM, México.
- Jenness, R. Y E. H. Studier. 1976. Lactación and milk. Pag. 201-218 En Baker, R. J; J. Knox Jones Jr. y D. C. Carter (edts.) *Biology of bats of new world family Phyllostomidae. Part I. Special publications the Museum Texas Tech. University, Texas, Tech., Press. Lubbock. Texas.*
- Knox Jones Jr. y D. C. Carter, 1979. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. Pag.7-38 En Baker, R. J; J. Knox Jones Jr. y D. C. Carter (edts.) *Biology of bats of new world family Phyllostomidae. Part III. Special publications the Museum Texas Tech. University, Texas, Tech., Press. Lubbock. Texas.*
- Kunz, T.H. y K. A. Nagy, 1988. Methods of energy budget analysis. Pag. 277-302. En Kunz T. H. (ed.) *Ecological and behavioural Methods for the study of bats* Smithsonian Institution Press. W.
- Lajtha, K. y J. D. Marshall, 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Pag.1-14. En Lajtha, K. y R. H. Michener, (edts.) *Methods in ecology, stable isotopes in ecology and environmental Science*, Oxford, Blackwell Scientific. Publications.





- Lozano García, M. S. y E. Martínez Hernández, 1990, Palinología de la estación de Biología tropical "Los Tuxtlas", parte I especies arbóreas, IBUNAM, México, 61 pp.
- Manzo Andrade, A. y D. A. Estrada Barcenas, 2000. Variación estacional de hábitos alimenticios en *Sturnira lilium* y *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae) mediante el uso de marcadores isotópicos de Carbono y Nitrógeno. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 62 pp.
- Martínez Gallardo, R. y V. Sánchez-Cordero, 1997, Lista de mamíferos terrestres. Pag. 625–629. En González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt (Edts.) Historia Natural de "Los Tuxtlas", UNAM, México.
- Martínez-Ramos M; G. Ibarra-Manríquez y J. Meave, 1997. En historia natural de especies *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Tomatillo). Pag. 138–143. En González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt (Edts.) Historia Natural de "Los Tuxtlas", UNAM, México.
- McKown, R. 1965. Isótopos fabulosos. Libreros Mexicanos Unidos, México, 214 pp.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez H. 1997, Identificación de los murciélagos de México, claves de campo, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Publicaciones especiales núm. 2, México, 83 pp.
- Michener, R. H. y D. M. Schell. 1994. Stable isotope ratios as tracer in marine and aquatic food webs. Pag. 138-157. En Lajtha, K. y R. H. Michener, (edts.) Methods in ecology, Stable isotopes in ecology and environmental science. Oxford, Blackwell Scientific. Publications.
- Mirón Melo, L. 2000 Análisis isotópico de la dieta de *Glossophaga soricina handleyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chamela, Jalisco Tesis Profesional, FES Zaragoza, México, 42 pp.



- Montañés G., L. 1996, Relación entre la dieta y el patrón de muda prebasica durante la época de otoño de las especies *Euphonia hirundinacea* y *Euphonia gouldi* (Subfamilia Thraupinae) en la región de "Los Tuxtlas" Veracruz. Tesis Profesional, ENEP Iztacala, México, 102 pp.
- Nogueira M. R. y A. L. Peracchi. 2003. Fig-seed predation by 2 species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats. *Journal of Mammalogy* 84 (1): 225-233.
- Nowak, R. M. y J. L. Paradiso, 1983. Pag. 276-278. Walker's Mammals of the world 4th edition, vol. I, The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.
- Owen, 1987. Análisis filogenético de la subfamilia Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). *Publ. Espec. Mus. Tech Univ. Texas*, No. 26: 65 pp.
- Pacheco R., J. y L. Salazar E. 1990, Anatomía gruesa y descriptiva de los quirópteros frugívoros de la costa chica de Guerrero, México, Tesis Profesional conjunta, FES Zaragoza, México. 84 pp.
- 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 Profesional, FES Zaragoza, México. 42 pp.
- Rzedowski, J. 1988, La vegetación de México, Limusa, México. 433 pp.
- Salisbury, F. B, y C. Ross, 1969, Plant physiology. Wodsworth publishing company Inc., Belmont, California, USA. 747 pp.
- Sánchez Hernández, C. y M. L. Romero Almaraz, 1995. murciélagos de tabasco y Campeche una propuesta para su conservación, Cuadernos 24 Instituto de Biología, UNAM, México. 215 pp.



- Sánchez-Garfias, B., G. Ibarra-Manríquez y L. González-García, 1991. Manual de identificación de frutos y semillas anemocoros de árboles y lianas de la estación "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Cuadernos 12. Instituto de Biología, UNAM, México, 86 pp.
- Sánchez O, 1988, El mundo secreto de los murciélagos, ICyT, CONACYT, 10: 41-44.
- Schoeller, D. A. 1999. Isotope fractionation: Why aren't we what we eat? *Journal of Archaeological Science* 26: 667-673
- Schulze, M. D., N. E. Seavy Y D. F. Whitaker. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forest fragments of a slash- and- burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica*. 32(1): 174-184.
- Smith, B. N. y S. Epstein. 1971. Two categories of C/C ratios for higher plants. *Plant Physiology*. 47: 380-384.
- Swanepoel, P. y H. H. Genoways. 1979. Morphometrics. Pag. 13-105. En Baker, R. J; J. Knox Jones Jr. y D. C. Carter (eds.) *Biology of bats of new world family Phyllostomidae. Part III. Special publications the Museum Texas Tech. University, Texas, Tech., Press. Lubbock. Texas.*
- Thomas, D. W. 1984, Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats, *Physiology. Zool.* 57: 457-467.
- Thomas, D.W. 1988, Analysis of diets of plant-visiting bats. Pag. 211-220. En Kunz, T. H. (ed.) *Ecological and behavioural Methods for the study of bats* Smithsonian Institution Press. W.
- Tieszen, L. L; T. W. Boutton, k. G. tesdahl y N. A. Slade, 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia* 57: 32-37.



- Tinoco-Ojanguren, C. 1997. Historia natural de especies *Piper auritum* (acuyo). Pag. 137–138. En González Soriano, E; R. Dirzo y R. C. Vogt (Edts.) Historia Natural de “Los Tuxtlas”, UNAM, México.
- Toledo, U. M 1988, La diversidad biológica de México, Ciencia y desarrollo, 81: 17-30.
- Villa, B. y F. Cervantes. 2003. Los mamíferos de México. Instituto de Biología, UNAM. Grupo Editorial Iberoamericana.
- Wendeln, N. M. C; J. R. Runkle y E. K. V. Kalko. 2000. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. Biotropica. 32: 489-501.
- Whitaker, J. O. 1988, Food habits analysis of Insectivorous bats. Pag.171-189. En Kunz, T. H. (ed.) Ecological and behavioural Methods for the study of bats Smithsonian Press. W.
- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. Pag. 317-378. En Baker, R. J; J. Knox Jones Jr. y D. C. Carter (edts.) Biology of bats of new world family Phyllostomidae. Part III. Special publications the Museum Texas Tech. University, Texas, Tech., Press. Lubbock. Texas.



## Apéndice I

Valores isotópicos de las muestras sanguíneas de *Dermanura Phaeotis*.

No. Catalogo	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
701	Enero-99	4,64	-26,38
735	Enero-99	4,43	-26,57
746	Enero-99	2,21	-26,51
750	Enero-99	4,44	-26,25
1258	Enero-00	4,97	-25,86
1279	Enero-00	2,17	-26,8
1282	Enero-00	5,51	-27,55
1290	Enero-00	1,46	-26,61
1292	Enero-00	3,59	-27,28
1295	Enero-00	4,92	-27,09
798	Marzo-99	3,41	-26,14
828	Marzo-99	4,43	-26,41
830	Marzo-99	5,48	-27,12
832	Marzo-99	5,21	-26,68
834	Marzo-99	4,16	-27,02
837	Marzo-99	3,03	-26,65
841	Marzo-99	3,83	-26,38
847	Marzo-99	4,01	-26,68
789	Marzo-99	4,7	-27,01
795	Marzo-99	7,38	-26,54
840	Marzo-99	3,48	-26,39
S / N de Catalogo	Mayo-98	4,18	-26,7
S / N de Catalogo	Mayo-98	3,52	-27,12
S / N de Catalogo	Mayo-98	2,78	-26,72
S / N de Catalogo	Mayo-98	4,72	-26,74
913	Mayo-99	3,84	-26,46
943	Mayo-99	5,16	-26,54
955	Mayo-99	4,96	-26,29
947	Mayo-99	4,52	-26,34
893	Mayo-99	4,88	-26,66
904	Mayo-99	3,61	-26,81
914	Mayo-99	3,64	-26,19



No catalogo	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
993	Julio-99	3,06	-26,56
994	Julio-99	2,13	-27,09
1024	Julio-99	4,35	-27,46
1047	Julio-99	4,71	-26,31
1048	Julio-99	4,53	-26,57
1049	Julio-99	4,04	-26,82
1055	Julio-99	3,46	-26,7
1032	Julio99	2,95	-26,65
1066	Julio-99	3,13	-26,79
1068	Julio-99	4,41	-26,19
1119	Septiembre-99	4,74	-26,9
1126	Septiembre-99	4,11	-27,27
1129	Septiembre-99	3,66	-27,04
1134	Septiembre-99	1,43	-26,82
1136	Septiembre-99	4,41	-26,66
1146	Septiembre-99	5,4	-26,34
1151	Septiembre-99	4,21	-26,57
1154	Septiembre-99	4,76	-26,54
1157	Septiembre-99	3,42	-26,46
1204	Noviembre-99	5,48	-26,17
1205	Noviembre-99	3,76	-26,69
1219	Noviembre-99	2,98	-26,87
1222	Noviembre-99	0,71	-26,08
1223	Noviembre-99	2,38	-26,8
1224	Noviembre-99	1,31	-26,34
1225	Noviembre-99	0,63	-26,59
1226	Noviembre-99	0,84	-26,01
1228	Noviembre-99	5,02	-26,81
1229	Noviembre-99	0,62	-26,95
1230	Noviembre-99	0,31	-26,55
1231	Noviembre-99	4,47	-26,59
1232	Noviembre-99	4,36	-25,81
1233	Noviembre-99	3,63	-26,16
1234	Noviembre-99	0,74	-26,56
1235	Noviembre-99	2,99	-26,349



## Apéndice II

### Valores isotópicos las plantas colectadas en “Los Tuxtlas”, Veracruz

N	Plantas colectadas	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
1	<i>Icacorea compressa</i>	Enero-99	0,69	-31,18
2	Sp. 1	Enero-99	10,28	-29,9
3	<i>Piper aduncum</i>	Enero-99	1,36	-30,33
4	<i>Ficus insípida</i>	Enero-99	2,22	-28,56
5	<i>Ficus máxima</i>	Enero-99	3,18	-28,44
6	<i>Solanum rudepannum</i>	Enero-99	6,24	-30,05
7	<i>Solanum umbellatum</i>	Enero-99	1,5	-29,8
8	<i>Solanum umbellatum</i>	Enero-99	6,8	-29,85
9	<i>Cestrum glanduliferum</i>	Enero-99	4,25	-27,56
10	<i>Cestrum glanduliferum</i>	Enero-99	3,39	-28,04
11	<i>Parathesis psychotrioides</i>	Enero-99	0,02	-30,63
12	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Enero-99	6,07	-27,51
13	<i>Paullinia clavigera</i>	Enero-99	1,61	-27,85
14	<i>Paullinia venosa</i>	Enero-99	1,68	-30,37
15	<i>Bursera simaruba</i>	Enero-99	0,81	-26,84
16	<i>Bursera simaruba</i>	Enero-99	1,42	-25,91
17	<i>Ficus yaponensis</i>	Enero-99	4,41	-29,29
18	<i>Piper sp.</i>	Enero-99	5,5	-29,31
19	Sp 2	Enero-99	-0,32	-29,4
20	Sp 3	Enero-99	5,48	-30,72
21	Sp 4	Enero-99	-0,47	-30,53
22	<i>Piper sp.</i>	Enero-99	3,75	-30,26
23	Sp 5	Enero-99	-0,21	-29,59
24	Sp 6	Enero-99	8,1	-29,74
25	<i>Piper sp.</i>	Enero-99	5,11	-27,11
26	<i>Piper sp.</i>	Enero-99	3,71	-29,5
27	<i>Piper sp.</i>	Enero-99	2,38	-29,31
1	<i>Guarea glabra</i>	Marzo-99	2	-27,72
2	<i>Guarea glabra</i>	Marzo-99	2,67	-26,47
5	<i>Guarea glabra</i>	Marzo-99	0,88	-30,69
6	<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	Marzo-99	2,31	-25,44
7	<i>Urera caracasana</i>	Marzo-99	1,32	-28,67
8	<i>Parathesis psychotrioides</i>	Marzo-99	-1,78	-29,22
9	<i>Parathesis psychotrioides</i>	Marzo-99	-1,46	-31,46
10	<i>Guarea grandifolia</i>	Marzo-99	0,9	-28,18



n	Plantas colectadas	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
11	<i>Dialium guianense</i>	Marzo-99	0,94	-27,03
12	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Marzo-99	1,1	-27,47
13	<i>Hampea nutricia</i>	Marzo-99	0,61	-28,87
14	<i>Hampea nutricia</i>	Marzo-99	-2,33	-30,43
15	<i>Hampea nutricia</i>	Marzo-99	-2,38	-31,44
16	<i>Passiflora helleri</i>	Marzo-99	0,06	-28,92
17	<i>Passiflora helleri</i>	Marzo-99	-0,67	-28,81
18	<i>Spondians purpúrea</i>	Marzo-99	7,74	-26,15
19	<i>Spondians purpúrea</i>	Marzo-99	3,6	-25,49
20	<i>Spondians purpúrea</i>	Marzo-99	4,87	-26,96
21	<i>Ficus insípida</i>	Marzo-99	1,16	-26,64
22	<i>Juanulloa mexicana</i>	Marzo-99	1,46	-27,74
23	<i>Cestrum glanduliferum</i>	Marzo-99	4,38	-28,53
24	<i>Citrus sinensis</i>	Marzo-99	2,16	-27,74
25	<i>Cimbopetalum baillonii</i> (2)	Marzo-99	1,17	-32,16
26	<i>Chamaerodea alternans</i>	Marzo-99	-0,46	-33,02
27	<i>Manilkara zapota</i>	Marzo-99	-3,71	-26,17
28	<i>Coffea arabica</i>	Marzo-99	1,15	-30,67
29	Sp 7	Marzo-99	5,28	-24,41
30	<i>Piper lapathifolium</i>	Marzo-99	-0,42	-34,26
31	<i>Piper lapathifolium</i>	Marzo-99	0,4	-34,44
32	<i>Piper lapathifolium</i>	Marzo-99	-1,67	-33,34
33	<i>Piper sanctum</i>	Marzo-99	0,38	-27,5
34	<i>Piper sanctum</i>	Marzo-99	2,7	-26,38
35	<i>Piper sanctum</i>	Marzo-99	-1,75	-27,24
36	<i>Piper sanctum</i>	Marzo-99	2,35	-25,93
37	<i>Piper hispidum</i>	Marzo-99	0,68	-28,55
38	<i>Sapindus saponaria</i>	Marzo-99	6,12	-26,91
39	<i>Capsicum frutescens</i> var.	Marzo-99	0,64	-29,82
40	Sp 8	Marzo-99	2,37	-26,87
41	Sp 9	Marzo-99	7,28	-29,1
42	Sp 10	Marzo-99	2,24	-29,02
43	Sp 11	Marzo-99	1,87	-27,89
44	Sp 12	Marzo-99	1,6	-30,98
45	Sp 13	Marzo-99	-2,93	-16,67
1	<i>Crisophillum mexicanum</i>	Mayo-99	0,68	-28,41
2	<i>Parathesis</i>	Mayo-99	0,15	-30,54
3	<i>Trichilia moschata</i>	Mayo-99	-0,24	-28,69
4	<i>Clarisia biflora</i>	Mayo-99	0,2	-26,77
5	<i>Pseudolmedia oxiphillaria</i>	Mayo-99	0,67	-28,71





ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

49

N	Plantas colectadas	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
6	<i>Malnikara sapota</i>	Mayo-99	-3,68	-27,73
7	<i>Ficus tecolutensis</i>	Mayo-99	1,43	-29,49
8	<i>Eritroxylum panamensis</i>	Mayo-99	-0,62	-27,98
9	<i>Piper sanctum</i>	Mayo-99	2,04	-26,74
10	<i>Brosimum allicastrum</i>	Mayo-99	0,61	-26,09
11	<i>Brosimum allicastrum</i>	Mayo-99	0,49	-25,85
12	<i>Brosimum latencens</i>	Mayo-99	5,5	-29,34
13	<i>Cidium guayaba</i>	Mayo-99	2,56	-29,07
15	<i>Ficus sp.</i>	Mayo-99	1,63	-27,92
16	Sp 14	Mayo-99	3,74	-30,8
1	<i>Ficus sp</i>	Julio-99	2,21	-29,44
2	<i>Piper hispidum</i>	Julio-99	0,84	-29,81
3	<i>Piper sp</i>	Julio-99	3,15	-30,63
4	<i>Piper hispidum</i>	Julio-99	0,65	-29,13
5	<i>Parathesis lenticelata</i>	Julio-99	-3,14	-30,6
6	<i>Citaxylum affine</i>	Julio-99	0,37	-26,69
7	<i>Mappia racemosa</i>	Julio-99	0,46	-27,28
8	<i>Clusia tlava</i>	Julio-99	0,26	-27,38
9	<i>Eugenia sp</i>	Julio-99	0,26	-30,26
10	<i>Ficus pertusa</i>	Julio-99	0,28	-29,55
11	<i>Ficus petenensis</i>	Julio-99	-0,25	-30,5
12	<i>Cidium guayaba</i>	Julio-99	2,54	-28,46
13	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Julio-99	0,77	-28,41
14	<i>Nectandra schiedeana</i>	Julio-99	-0,56	-28,59
15	<i>Ficus insípida</i>	Julio-99	-0,44	-28,71
16	<i>Taberna montana</i>	Julio-99	-1,98	-28,74
17	<i>Oreopanax obtusifolia</i>	Julio-99	-1,17	-29,59
18	<i>Eugenia mexicana</i>	Julio-99	0,19	-31,8
19	<i>Ficus insípida</i>	Ago-99	2,12	-28,61
20	<i>Redia edolis</i>	Ago-99	-0,96	-29,98
21	<i>Cidium guayaba</i>	Ago-99	2,94	-27,98
22	<i>Cynometra retuza</i>	Ago-99	-0,79	-27,98
23	<i>Ficus pertuza</i>	Ago-99	1,35	-29,82
24	<i>Ficus insípida</i>	Agosto-99	2,54	-29,6
25	<i>Piper hispidum</i>	Agosto-99	1,86	-28,57
26	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Agosto-99	2,36	-27,03
1	<i>Sauravia yasicae</i>	Septiembre-99	0,64	-30,12
2	<i>Cynometra retuza</i>	Septiembre-99	-0,03	-28,2
3	<i>Callophyllum brasilense</i>	Septiembre-99	0,26	-28,17
4	<i>Spondias purpúrea</i>	Septiembre-99	7,99	-29,27
5	<i>Pimenta dioica</i>	Septiembre-99	3,74	-25,79
6	<i>Eugenia oerstedea</i>	Septiembre-99	-0,41	-30,19



n	Plantas colectadas	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
7	<i>Epiphyllum crenatum</i>	Septiembre-99	-4,78	-14,16
8	<i>Annona</i> sp	Septiembre-99	4,38	-28,21
9	<i>Birsonima crasifolia</i>	Septiembre-99	2,12	-28,78
10	<i>Parathesis lenticellata</i>	Septiembre-99	-0,17	-31,87
11	<i>Dendropanax arboreus</i>	Septiembre-99	0,96	-31,08
12	<i>Sissus microcarpa</i>	Septiembre-99	-2,88	-27,81
13	<i>Piper</i> sp	Septiembre-99	3,89	-31,28
14	<i>Ficus pertuza</i>	Septiembre-99	0,63	-28,83
1	<i>Paullinia costata</i>	Noviembre-99	0,47	-30,53
2	<i>Eugenia</i> sp	Noviembre-99	-2,56	-27,8
3	<i>Pleuranthodendron lindknii</i>	Noviembre-99	-0,11	-28,16
4	<i>Nectandra ambigens</i>	Noviembre-99	0,39	-29,26
5	<i>Psychotria flava</i>	Noviembre-99	-0,59	-29,45
6	<i>Cynometra retuza</i>	Noviembre-99	-2,13	-27,69
7	Sp 15	Noviembre-99	1,28	-29,98
8	<i>Callophyllum brasiliense</i>	Noviembre-99	-0,25	-28,24
9	<i>Piper hispidum</i>	Noviembre-99	2,22	-28,56
10	<i>Eugenia acapulcensis</i>	Noviembre-99	-1,24	-30,65
11	<i>Ficus pertuza</i>	Noviembre-99	-0,41	-30,32
12	<i>Ficus colubrinae</i>	Noviembre-99	5,51	-29,35
13	<i>Dendropanax arboreus</i>	Noviembre-99	0,64	-30,33
14	<i>Coccoloba hondurensis</i>	Noviembre-99	0,9	-30,16
15	<i>Epiphyllum crenatum</i>	Noviembre-99	-1,91	-16,21
16	<i>Spondias radlkoferii</i>	Noviembre-99	-0,14	-28,41
17	<i>Tapirira mexicana</i>	Noviembre-99	-0,8	-30,21



### Apéndice III

#### Lista de especies vegetales colectadas.

Familia	Especie	Tipo	Fruto
Actinidiaceae	<i>Saurauia yasicae</i>	Ar	Baya
Anacardiaceae	<i>Spondias radkoferi</i>	Ar	Drupa
	<i>S. purpurea</i>	Ar	Drupa
	<i>Tapirira mexicana</i>	Ar	Drupa
	<i>Annona</i> sp.	Ar	Polifolículo
Annónaceae	<i>Cymbopetalum bailonii</i>	Ar	Polifolículo
Apocynaceae	<i>Sttemadenia donnell-smithii</i>	Ar	Folículo
	<i>Taberna alba</i>	Ar	Folículo
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	Ar	Baya
	<i>Oreopanax obtusifolius</i>	Ar	Baya
Arecaceae	<i>Chamaedorea alternans</i>	Hb	Drupa
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Ar	Cápsula
Cactaceae	<i>Epiphyllum crenatum</i>	Ep	Baya
Caesalpiniaceae	<i>Cynometra retusa</i>	Ar	Cápsula
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Ar	Polidrupa
	<i>Coussapoa purpusii</i>	Ar-Ep	Polidrupa
	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Ar	Polidrupa
Clusiaceae	<i>Clusia flava</i>	Ar-Ep	Cápsula
	<i>Rheedia edulis</i>	Ar	Baya
Erythroxylaceae	<i>Erytgrxylum panamense</i>	Ar	Drupa
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rotundatum</i>		
Flacourtiaceae	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Ar	Baya
Icacinaceae	<i>Mappia racemosa</i>	Ar	Drupa
Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i>	Ar	Drupa
	<i>N. schiedeana</i>	Ar	Drupa
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i>	Ar	Drupa
Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i>	Ab	Baya
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> var. <i>glabra</i>	Ar	Cápsula
	<i>G. grandifolia</i>	Ar	Cápsula
	<i>Trichilia moschata</i>	Ar	Cápsula
Moraceae	<i>Brosimum latencens</i>	Ar	Baya
	<i>B. alicastrum</i>	Ar	Baya
	<i>Clansia biflora</i>	Ar	Baya
	<i>Ficus</i> sp.	Ar	Siconos
	<i>F. colubrinae</i>	Ar	Siconos
	<i>F. insipida</i>	Ar	Siconos
	<i>F. maxima</i>	Ar	Siconos
<i>F. pertusa</i>	Ar	Siconos	



Familia	Especie	Tipo	Fruto
Moraceae	<i>F. petenensis</i>	Ar	Siconos
	<i>F. tecolutensis</i>	Ar	Siconos
	<i>F. yoponensis</i>	Ar	Siconos
	<i>Pseudolmedia oxiphyllaria</i>	Ar	Drupa
Myrsinaceae	<i>Icacorea compresa</i>	Ar	Drupa
	<i>Parathesis lenticellata</i>	Ar	Drupa
	<i>P. psychotrioides</i>	Ar	Drupa
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	Ar	Drupa
	<i>E. acapulcensis</i>	Ar	Drupa
	<i>E. oerstedeana</i>	Ar	Drupa
Passifloraceae	<i>Passiflora helleri</i>	Be	Baya
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.	Ab	Polidrupa
	<i>P. amalago</i>	Ab	Polidrupa
	<i>P. aduncum</i>	Ab	Polidrupa
	<i>P. auritum</i>	Ab	Polidrupa
	<i>P. hispidum</i>	Ab	Polidrupa
	<i>P. lapathifolium</i>	Ab	Polidrupa
	<i>P. peltata</i>	Ab	Polidrupa
	<i>P. sanctum</i>	Ab	Polidrupa
Plygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i>	Ar	Drupa
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	Ab	
	<i>Psychotria flava</i>	Ar	Baya
Rutaceae	<i>Citrus cinensis</i>	Ar	Hesperidio
Sapindaceae	<i>Paullinia clavigera</i>	Be	Cápsula
	<i>P. costata</i>	Be	Cápsula
	<i>P. venosa</i>	Be	Cápsula
	<i>Sapindus saponaria</i>	Ar	Cápsula
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Ar	Baya
	<i>Manilkara zapota</i>	Ar	Baya
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens</i>	Ar	Baya
	<i>Cestrium glanduliferum</i>	Ar	Baya
	<i>Juanulloa mexicana</i>	Ar-Ep	Baya
	<i>Solanum rudepanum</i>	Ab, Ar	Baya
	<i>S. umbellatum</i>	Ar	Baya
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	Ar	Drupa
Urticaceae	<i>Urera caracasana</i>	Ab	Drupa
Verbenaceae	<i>Citharexylum affine</i>	Ar	Baya
Vitaceae	<i>Cissus microcarpa</i>	Be	Baya
	<i>C. sicyoides</i>	Be	Baya



## APÉNDICE IV

### Diagnosis de frutos que se observo consume *Dermanura phaeotis*.

**El Chancarro.** (*Cecropia obtusifolia*): Es una planta dioica, pionera abundante en los claros naturales de la selva, en las yemas florales femeninas al madurar se producen racimos de tres a cinco espádices sésiles cada uno, conteniendo de 2700 a 4700 achenios "frutos". Las yemas florales masculinas, dan lugar a racimos de 10-15 espádices sésiles. Prácticamente todo el año tiene florescencias. Las infrutescencias son consumidas por los murciélagos y son dispersadas al menos a 500 m. de los progenitores (Álvarez-Buylla, 1997).

**Ámate.** (*Ficus yoponensis*) Es un elemento característico del estrato superior de la selva, no tiene restricción en su establecimiento, presenta como "infrutescencia" al sicono, que se encuentra por pares, aproximadamente con 780-864 flores y 68-144 semillas cada sicono, encontrándose a lo largo del año, con una notable disminución en la época de nortes. Se consideran un recurso atractivo para una amplia variedad de vertebrados entre ellos los murciélagos (Ibarra-Manríquez y Sánchez, 1997).

**Tomatillo.** (*Pseudolmedia oxiphyllaria*) Es un árbol dioico abundante en el área, presentando eventos reproductivos estacionales, fructificando de marzo a mayo, durante este evento puede producir 30 millares de semillas, entre los dispersores de este fruto se encuentran los murciélagos, el tomatillo es un elemento importante en la estructura de la selva. (Martínez-Ramos *et al.*, 1997).

**Hierba santa o acuyo.** (*Piper auritum*) Es un árbol de hasta 5 m. de altura, crece en zonas perturbadas, orillas del camino y arroyos, fructifica continuamente durante el año, produciendo gran cantidad de semillas, uno de sus principales dispersores son los murciélagos. (Tinoco-Ojanguren, 1997).



## Apéndice V

Valores isotópicos de los insectos colectados en “Los Tuxtlas”,  
Veracruz.

n	Insectos colectados	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
1	Coleóptera	Enero-99	1,96	-26,89
2	Blattoidea	Enero-99	-4,26	-27,4
3	Coleóptera	Enero-99	4,03	-21,18
4	Coleóptera	Enero-99	10,33	-23,81
5	Coleóptera	Enero-99	3,91	-27,98
6	Coleóptera	Enero-99	1,46	-24,87
7	Coleóptera	Enero-99	4,67	-20,76
8	Hymenoptera	Enero-99	5,57	-27,84
9	Coleóptera	Enero-99	1,4	-26,34
10	Coleóptera	Enero-99	9,73	-23,16
11	Coleóptera	Enero-99	4,6	-14,42
12	Orthoptera	Enero-99	3,15	-26,46
13	Lepidoptera	Enero-99	4,07	-30,76
14	Lepidoptera	Enero-99	7,78	-28,66
15	Lepidoptera	Enero-99	1,31	-28,57
16	Lepidoptera	Enero-99	8,38	-30,36
17	Lepidoptera	Enero-99	-0,06	-29,81
18	Lepidoptera	Enero-99	5,23	-30,14
19	Lepidoptera	Enero-99	5,25	-30,4
20	Lepidoptera	Enero-99	4,18	-31,42
21	Hemiptera	Enero-99	2,02	-27,34
22	Hemiptera	Enero-99	0,98	-24,96
23	Hemiptera	Enero-99	4,93	-26,79
24	Diptera	Enero-99	5,77	-24,05
25	Diptera	Enero-99	12,31	-26,05
26	Diptera	Enero-99	9,21	-16,38
27	Diptera	Enero-99	5,77	-17,77
28	Coleóptera	Enero-99	13,57	-21,82
29	Diptera	Enero-99	8,69	-25,71
30	Diptera	Enero-99	8,04	-24,32
31	Diptera	Enero-99	6,05	-27,07
32	Diptera	Enero-99	3,93	-25,56
33	Diptera	Enero-99	5,23	-26,56
1	Coleóptera	Marzo-99	13,96	-18,45
2	Hemiptera	Marzo-99	8,45	-24,8



n	Insectos colectados	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
3	Hemiptera	Marzo-99	2,76	-14,13
4	Orthoptera	Marzo-99	2,24	-27,59
5	Coleóptera	Marzo-99	4,31	-27,64
6	Coleóptera	Marzo-99	4,88	-24,55
7	Blattoidea	Marzo-99	-2,81	-27,22
8	Hemiptera	Marzo-99	3,98	-25,79
9	Orthoptera	Marzo-99	2,63	-15,98
10	Orthoptera	Marzo-99	4,56	-27,42
11	Phasmodea	Marzo-99	0,5	-31,74
12	Mantodea	Marzo-99	5,2	-24,45
13	Homoptera	Marzo-99	2,73	-25,49
14	Hemiptera	Marzo-99	6,73	-25,92
15	Hymenoptera	Marzo-99	5,74	-18,27
16	Lepidoptera	Marzo-99	4,53	-22,92
17	Coleóptera	Marzo-99	11,04	-21,09
18	Diptera	Marzo-99	6,31	-22,81
19	Lepidoptera	Marzo-99	5,55	-31,74
21	Lepidoptera	Marzo-99	2,81	-29,72
22	Lepidoptera	Marzo-99	5,21	-30,97
23	Lepidoptera	Marzo-99	4,84	-31,53
24	Lepidoptera	Marzo-99	5,72	-28,73
25	Lepidoptera	Marzo-99	4,23	-26,9
26	Lepidoptera	Marzo-99	0,34	-28,48
27	Lepidoptera	Marzo-99	9,89	-16,66
28	Lepidoptera	Marzo-99	4,85	-31,96
29	Lepidoptera	Marzo-99	4,32	-33,63
31	Lepidoptera	Marzo-99	0,93	-29,27
32	Lepidoptera	Marzo-99	3,33	-27,93
33	Lepidoptera	Marzo-99	1,64	-29,33
34	Lepidoptera	Marzo-99	5,75	-34,84
35	Lepidoptera	Marzo-99	3,85	-26,14
36	Trichoptera	Marzo-99	0,35	-25,77
37	Trichoptera	Marzo-99	2,96	-24,46
38	Trichoptera	Marzo-99	1,11	-24,34
39	Diptera	Marzo-99	2,53	-25,11
40	Lepidoptera	Marzo-99	2,77	-25,41
41	Lepidoptera	Marzo-99	1,58	-23,9
42	Lepidoptera	Marzo-99	2,31	-27,39
43	Lepidoptera	Marzo-99	3,74	-25,46
44	Lepidoptera	Marzo-99	2,86	-25,79
45	Lepidoptera	Marzo-99	2,6	-32,11



n	Insectos colectados	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
1	Lepidoptera	Mayo-99	6,59	-27,53
2	Lepidoptera	Mayo-99	4,81	-30,62
3	Megaloptera	Mayo-99	4,87	-25,51
4	Megaloptera	Mayo-99	2,77	-25,5
7	Megaloptera	Mayo-99	4,93	-25,27
8	Megaloptera	Mayo-99	1,01	-25,72
9	Megaloptera	Mayo-99	4	-13,29
10	Megaloptera	Mayo-99	1,69	-23,19
11	Megaloptera	Mayo-99	-2,37	-28,56
12	Megaloptera	Mayo-99	-0,65	-15,63
13	Megaloptera	Mayo-99	4,25	-23,61
14	Hymenoptera	Mayo-99	0,91	-27,07
15	Diptera	Mayo-99	6,62	-26,13
19	Diptera	Mayo-99	-2,9	-30,45
22	Orthoptera	Mayo-99	2,44	-16,52
23	Orthoptera	Mayo-99	4,16	-26,37
24	Coleóptera	Mayo-99	2,51	-20,36
25	Coleóptera	Mayo-99	3,56	-28,71
26	Trichoptera	Mayo-99	2,96	-25,29
27	Orthoptera	Mayo-99	1,46	-25,56
28	Orthoptera	Mayo-99	4,68	-30,27
29	Orthoptera	Mayo-99	7,07	-27,88
30	Lepidoptera	Mayo-99	7,93	-25,05
31	Lepidoptera	Mayo-99	4,77	-31,52
32	Lepidoptera	Mayo-99	-4,48	-31,18
33	Lepidoptera	Mayo-99	4,7	-24,87
34	Lepidoptera	Mayo-99	-0,16	-26,69
35	Lepidoptera	Mayo-99	2,89	-13,56
36	Lepidoptera	Mayo-99	0,91	-19,53
37	Lepidoptera	Mayo-99	3,84	-28,82
38	Lepidoptera	Mayo-99	1,38	-14,14
39	Lepidoptera	Mayo-99	3,09	-18,24
40	Lepidoptera	Mayo-99	3,3	-14,77
41	Lepidoptera	Mayo-99	6,87	-24,65
42	Lepidoptera	Mayo-99	6,97	-24,95
43	Lepidoptera	Mayo-99	4,16	-27,37
44	Lepidoptera	Mayo-99	3,82	-16,46
45	Lepidoptera	Mayo-99	-0,74	-25,42
1	Diptera	Julio-99	1,49	-28,11
2	Coleóptera	Julio-99	3,3	-23,13
3	Coleóptera	Julio-99	4,45	-29,29
4	Ephemeroptera	Julio-99	2,56	-25,98





n	Insectos colectados	Fecha	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
5	Orthoptera	Julio-99	3,41	-27,81
6	Lepidoptera	Julio-99	0,77	-28,2
7	Lepidoptera	Julio-99	2,28	-26,51
8	Hemiptera	Julio-99	0,29	-28,01
9	Homoptera	Julio-99	2,59	-27,4
10	Trichoptera	Julio-99	4,2	-26,26
11	Hymenoptera	Julio-99	6,02	-24,93
1	Lepidoptera	Septiembre - 00	2,78	-26,23
2	Coleoptera	Septiembre - 00	4,24	-22,86
3	Orthoptera	Septiembre - 00	3,92	-25,62
4	Diptera	Septiembre - 00	5,75	-25,04
5	Hymenoptera	Septiembre - 00	9,75	-21,14
6	Hymenoptera	Septiembre - 00	9,53	-23,24
7	Trichoptera	Septiembre - 00	2,41	-25,59
8	Hemiptera	Septiembre - 00	1,51	-27,65
1	Homoptera	Enero-00	5,47	-28,05
2	Coleoptera	Enero-00	7,14	-25,22
3	Trichoptera	Enero-00	4,77	-28,31
4	Hymenoptera	Enero-00	6,28	-27,54
5	Diptera	Enero-00	4,66	-26,21
6	Diptera	Enero-00	7,3	-25,83
7	Lepidoptera	Enero-00	5,01	-30,03
8	Blattoidea	Enero-00	1,46	-26,03