



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

“DETERMINACIÓN DE LA IMPORTANCIA RELATIVA DE
LOS RECURSOS C_3 Y C_4 -MAC COMO FUENTES DE
PROTEÍNA PARA *LIOMYS PICTUS* (RATÓN DE
ABAZONES) EN LA ESTACIÓN DE BIOLOGÍA
“CHAMELA”, JALISCO, A TRAVÉS DE UN ANÁLISIS DE
ISÓTOPOS ESTABLES DE CARBONO Y NITRÓGENO.”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(ORIENTACIÓN: BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

GUSTAVO RAMÍREZ HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS: DOCTOR LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO

MÉXICO, D.F.

JULIO, 2008



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.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al apoyo recibido por el sistema de becas del CONACYT (no. de registro de becario 200107).

A los miembros del comité tutorial:

Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

Dr. Enrique Martínez Meyer

Dr. Alfonso Valiente Banuet

DEDICATORIA

A mi hijo Iván por ser el motor de mi vida y la razón para encontrar nuevas metas.

A mis padres Cecilia Hernández y Ambrosio Ramírez, mi hermano Alejandro y toda mi familia por su apoyo constante, consejos y estímulos.

Muchas gracias.

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo por su apoyo, paciencia y confianza, y a los miembros de mi comité tutorial por su guía a lo largo de mi trabajo de tesis.

A todo el personal académico, administrativo y de intendencia de la Estación de Biología "Chamela" por su apoyo, ayuda constante y todos los momentos agradables que pasé con ellos durante mis estancias, y muy en especial a Lucy y al señor Luis Conrado Vidrio por su amistad y confianza.

A la M. en C. Martha Olvera por su invaluable colaboración para la determinación de mi material biológico. A las M. en C. Julieta Vargas, Yolanda Hortelano y al Dr. Fernando Cervantes por las facilidades prestadas para trabajar en la colección mastozoológica del IBUNAM. Al Dr. Luis Zambrano por permitir el procesado de mis muestras en su laboratorio.

A mis compañeros y amigos de la Escuela Nacional de Danza Folklórica, Alfredo Tapia, Miguel A. Chávez, José Luis Tiscareño y Ruth Canseco por las facilidades que me prestaron para llevar a cabo mis salidas al campo y por todas sus enseñanzas y momentos inolvidables que pasé con ustedes. Los extraño.

A mis padres, mi hermano y toda su familia y a Mirka por estar siempre conmigo en las buenas y en las malas y tener fe en mí.

A Nabila por toda su ayuda. Gracias a ti estoy cumpliendo una meta más en mi vida.

A todos mis amigos de la FES Iztacala (Omar, Omar Alejandro, Luis, Katia, Heidi, Charly, Sonia, Susana y Araceli) y a mis compadres Santiago, Karina y mis segundos hijos Ramsés y Nínive que siempre están cuando los necesito y se han convertido en mi segunda familia.

A Angélica por llegar a mi vida en el momento más oportuno a rescatarme de mi soledad y mi tristeza y darme una razón más para sonreír, soñar y esforzarme cada día en ser mejor persona. Esto es para ti. Gracias, te amo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
HIPÓTESIS.....	8
OBJETIVOS.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
RESULTADOS.....	15
DISCUSIÓN.....	20
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25

RESUMEN

Se determinó la importancia relativa de las semillas producidas por plantas con vías fotosintéticas C_3 y C_4 -MAC y de los insectos que se alimentan de estas plantas, como fuentes de proteína para *Liomys pictus* en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México, mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Este método permite estimar los patrones de alimentación a mediano y largo plazo, basándose en las diferencias isotópicas de los alimentos potenciales (semillas C_3 , semillas C_4 -MAC e insectos) y de la sangre de los roedores durante el transcurso de las temporadas del año. No se encontraron diferencias estacionales en el uso relativo de semillas e insectos ni en el uso de fuentes C_3 y C_4 -MAC en la dieta de los roedores. Las semillas C_3 fueron la fuente prioritaria de proteína para *L. pictus* durante todo el año. Estos resultados indican una alta dependencia de los recursos vegetales como parte de la dieta de *L. pictus* y ayudan a trazar el origen específico de la proteína asimilada por esta especie, a diferencia de los trabajos realizados con métodos tradicionales de estudio de hábitos alimenticios. Se recomienda seguir el patrón alimentario de *L. pictus* en otros ecosistemas como la selva mediana subperennifolia o de matorral xerófilo y en otras especies de roedores.

INTRODUCCIÓN

Existe la impresión de que nuestro planeta puede llegar a ser un lugar inhóspito y difícil de sobrevivir en ciertas ocasiones. A pesar de ello, los conceptos de la ecología tradicional señalan que la Tierra pareciera ser un sitio con plenitud de espacio para todas las especies que lo habitan y en donde éstas a su vez raramente llegan a utilizar más de una pequeña fracción de los recursos disponibles (White, 1993).

Los recursos de los que se valen las especies en su ambiente pueden definirse como cualquier sustancia o elemento, vivo o muerto que sea esencial para la supervivencia, crecimiento y reproducción de un individuo, siendo el alimento el recurso primordial para la vida de miles de especies. El alimento aporta las sustancias químicas necesarias para el mantenimiento de la maquinaria bioquímica de la vida (carbono, nitrógeno, oxígeno, hidrógeno, azufre, entre otros). Sin embargo, el suplemento químico proveniente de los recursos alimenticios no es ilimitado, y aunque en ocasiones sea abundante en el ambiente, puede variar su disponibilidad para los seres vivos dependiendo del tipo de recurso y la especie en cuestión (White, 1993). El carbono, el hidrógeno y el oxígeno son abundantes y fácilmente disponibles en el ambiente. El nitrógeno es igualmente abundante, pero casi todo permanece inaccesible para los organismos, pues del total de este elemento presente en la Tierra, el 99.95% se encuentra inerte en forma de gas en la atmósfera (Sprent, 1987). De este modo el nitrógeno se encuentra fuera de alcance para la síntesis biológica a excepción de la pequeña fracción fijada por microorganismos, o la también mínima proporción de nitrógeno que llega a combinarse con otras sustancias químicas y que potencialmente esté disponible para los seres vivos en forma de materia orgánica. El nitrógeno es el segundo nutriente más requerido por los organismos solo después del carbono. Es un constituyente clave de las células. Sin el nitrógeno no se podrían construir las proteínas, las cuales a su vez, son las estructuras fisicoquímicas fundamentales de toda la vida en el planeta. Ningún organismo, puede sobrevivir sin un adecuado suplemento de nitrógeno para llevar a cabo la síntesis de proteínas.

Por lo tanto, de todos los elementos esenciales para la vida en la Tierra, el nitrógeno es uno de los menos disponibles y en consecuencia uno de los más limitantes (Rosswall, 1983).

Si consideramos la transferencia de nutrientes que se da en las cadenas alimenticias en los diferentes ecosistemas, podemos darnos cuenta que los herbívoros o consumidores primarios se enfrentan a recursos alimenticios fácilmente accesibles pero compuestos principalmente por polímeros de carbono poco o nada digeribles, mientras que los compuestos nitrogenados aunque puedan ser abundantes en las plantas se encuentran en forma de moléculas poco dispersas, disponibles en un tiempo limitado o difícilmente digeribles (Martín y Kukor, 1984). De tal modo que los herbívoros aprovechan cualquier oportunidad para encontrar y consumir las partes de las plantas, en las cuales el nitrógeno está presente en formas más simples y fácilmente asimilables considerando inclusive que la disponibilidad del nitrógeno en estas formas químicas y en una cantidad suficiente se puede dar solo en ciertos períodos de la vida de las plantas (White, 1993).

Entre los tejidos vegetales ricos en proteínas y por lo tanto óptimos como fuentes de nitrógeno para los herbívoros, se encuentran las flores, el polen, los frutos, las semillas y las hojas verdes de las plantas. Esta alta concentración de proteínas hace de estas estructuras recursos alimenticios ampliamente utilizados por una gran variedad de animales herbívoros, entre ellos un considerable número de especies de mamíferos pequeños, entre los que destacan los roedores.

Pocos roedores son estrictamente herbívoros, pues muchos incorporan alimentos de origen animal a sus dietas (generalmente insectos), especialmente en la temporada reproductiva. Sin embargo, todas las especies de roedores se alimentan selectivamente de tejidos vegetales con una alta concentración de nitrógeno digerible, y habitan lugares donde este tipo de alimentos es abundante. Algunas especies como *Rattus rattus* y *Mus musculus* y las ratas del género *Neotoma* que son especies ubicuas, agresivas y oportunistas que han aprovechado su proximidad con el ser humano para la obtención de alimento, siguen siendo altamente selectivas en ambientes naturales pues eligen consumir solamente algunas especies de plantas y particularmente sus retoños, flores,

semillas y una variedad de recursos de origen animal. La abundancia del nitrógeno en ciertas estructuras de las plantas y particularmente en las semillas sirve como aporte nutricional que permite que las hembras de los roedores puedan tener crías repetida y exitosamente y así permitir que los nuevos individuos sobrevivan en una proporción suficiente para asegurar la continuidad de su especie. Por lo tanto, cuando la vegetación decrece en el ambiente también lo hacen las poblaciones de roedores (White, 1993).

A su vez, los roedores tienen un impacto en el tipo de plantas presentes en los ecosistemas, su abundancia, distribución, formas y reproducción (Golley *et al.*, 1975), pues como consecuencia de sus hábitos alimenticios, se encargan de la depredación y dispersión de semillas y plántulas de una gran variedad de especies vegetales (Kowalski, 1980). De aquí surge la importancia y la necesidad de estudiar los hábitos de alimentación de los roedores a través de métodos variados que permitan definir las relaciones entre éstos y las poblaciones vegetales. Tradicionalmente, los hábitos alimentarios de los roedores se han estudiado mediante la identificación de patrones celulares de partes vegetales por tinción. Este método se basa en la determinación de hábitos alimenticios identificando fragmentos de epidermis de tallos de plantas encontrados en el estómago de los roedores y comparando los patrones que muestran las células teñidas de dichos fragmentos con muestras epidermales de especies vegetales conocidas (Williams, 1962). La variante más sencilla y práctica del método anterior es el análisis del contenido estomacal y las excretas de los animales auxiliándose generalmente por un microscopio de disección o estereoscópico, siendo particularmente útil para describir dietas de mamíferos que se alimentan de plantas e insectos. Este método permite identificar el último alimento consumido por los animales y determinar el porcentaje de ocurrencia de ciertos tipos de recursos en la dieta de los animales (Romero-Almaraz *et al.*, 2000). Una desventaja de este método es el hecho de que la determinación de la dieta depende de la digestibilidad de los alimentos y en consecuencia se puede sobreestimar la importancia relativa de recursos poco digeribles. Además, el análisis del contenido estomacal y las excretas no ofrecen información respecto a la proporción de alimento

asimilado por el animal y por lo tanto no ayuda a cuantificar la importancia nutricional de cada tipo de alimento (Herrera *et al.*, 1993).

Un método cuyo empleo está incrementándose rápidamente es el uso de las técnicas de identificación y cuantificación de isótopos estables de ciertos elementos químicos para resolver problemas ecológicos relacionados con los patrones o hábitos alimenticios de los animales. Los datos que aportan estas técnicas dan información, tanto de las fuentes de donde provienen dichos isótopos, como de los procesos en los que están involucrados (Peterson y Fry, 1987). Los ecólogos hacen uso de estos estudios para delinear el flujo de carbono y de nitrógeno a través de los ecosistemas y determinar las dietas generales de diversas especies en ecosistemas particulares (Herrera *et al.*, 1993).

El análisis de isótopos estables (^{13}C , ^{15}N ó ^{34}S por ejemplo) es una herramienta para seguir los patrones de alimentación, porque la composición isotópica de los tejidos de los consumidores puede, frecuentemente, estar relacionada con la composición isotópica de los alimentos. En este sentido, las técnicas de isótopos estables para determinar hábitos alimenticios presentan algunas ventajas importantes por encima de los métodos tradicionales de análisis de excretas o contenido estomacal, pues en primer lugar la estimación isotópica de la dieta está basada en alimentos asimilados en los tejidos y no solamente ingeridos por los consumidores. Por otra parte, se puede realizar un seguimiento de la dieta a mediano o largo plazo de acuerdo con los tiempos de fijación en los tejidos y la vida media del isótopo en cuestión (Hobson y Clark, 1992). Las técnicas isotópicas permiten también hacer una cuantificación del uso de fuentes alimenticias de origen vegetal o animal dado que tienden a incrementarse las proporciones de ^{15}N y en menor medida las de ^{13}C fijados por los organismos conforme se avanza en los niveles tróficos. Además, el análisis isotópico posibilita una discriminación de las fuentes de producción primaria en la dieta de los organismos, pues las plantas con metabolismo C_4 y las que tienen metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC) presentan un mayor enriquecimiento de ^{13}C que las plantas que emplean la vía

metabólica C₃ o ciclo de Calvin, aunque es difícil diferenciar entre las dos primeras únicamente con el uso de isótopos de carbono (Kelly, 1999).

Existen varios trabajos que han empleado el análisis de isótopos estables para determinar patrones de alimentación. Por ejemplo, para conocer la composición isotópica de carbono y oxígeno en la fauna del desierto (Smith *et al.*, 2002), conocer a través de las huellas de ¹³C y ¹⁵N los cambios estacionales y anuales en la dieta de la marta americana (Ben-David *et al.*, 1997), o para evaluar la importancia relativa de diferentes recursos como fuentes de proteína para los murciélagos fitófagos y las aves de la selva baja caducifolia (Herrera *et al.*, 1993, 2006).

Este enfoque ha sido también utilizado en roedores, por ejemplo para determinar la influencia de los recursos de origen marino en las especies de roedores en regiones insulares (Stapp y Polis, 2003); para evaluar el impacto de las especies de roedores introducidas en islas sobre la fauna local (Quillfeldt *et al.*, 2008); y para estimar el efecto de la degradación de la cubierta vegetal en el nivel trófico de los roedores del bosque tropical (Nakagawa *et al.*, 2007). Por tanto, el análisis de isótopos estables representa una opción para cuantificar el origen de las fuentes de proteína asimilada en la dieta de los roedores con el fin de entender su ecología alimenticia y su efecto en la dinámica de la vegetación de los ecosistemas.

Liomys pictus es un roedor heterómido que se encuentra prácticamente restringido a México, distribuyéndose a todo lo largo de la costa del Pacífico (Hall, 1980). Al ser una especie granívora, ejerce una gran influencia en la dinámica de la vegetación. Ha sido una especie recurrente en las investigaciones relacionadas con la descripción de la historia de vida de los pequeños mamíferos (Pérez-Saldaña, 1978). La dinámica poblacional de *L. pictus* está relacionada con variaciones en la productividad de la vegetación y en la disponibilidad del alimento a lo largo del año, pudiéndosele encontrar en una gran variedad de tipos de vegetación desde matorrales xerófilos, selvas bajas y bosques de pino-encino (Ceballos y Miranda, 1986).

En la Estación de Biología "Chamela", Jalisco se han hecho numerosos estudios con *L. pictus*, particularmente acerca de las especies de plantas de las cuales se alimenta, registrándose 114 especies en sus abazones (Mendoza, 2002). La composición de su dieta varía estacionalmente, ya que depende de la disponibilidad espacial y temporal de los recursos alimenticios. Este roedor transporta un número considerable de semillas, las cuales son almacenadas en sus madrigueras. La mayoría de éstas son consumidas; sin embargo, algunas llegan a germinar. Es por esto que los ratones de abazones son considerados entre los más importantes depredadores y dispersores de algunas especies de plantas (Ceballos y Miranda, 1986).

En la región de Chamela, las poblaciones de *L. pictus* se encuentran en buen estado de conservación; esto, aunado a la gran cantidad de recursos que utiliza, la facilidad de almacenarlos y las múltiples relaciones que mantiene con otros organismos, la hacen una especie cuyo estudio puede aportar información sobre la estructura y el funcionamiento de la selva baja caducifolia (Mendoza, 2002). Además, es una especie ideal para los estudios de cambio estacional de hábitos alimenticios tanto a través de técnicas tradicionales como son el análisis de excretas o del contenido estomacal (Romero-Almaraz *et al.*, 2000), así como también por las técnicas de análisis de las concentraciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

Es por ello que en el presente trabajo se determinó la importancia relativa que tienen los alimentos de origen vegetal y animal como fuentes de proteína en la dieta anual de *Liomys pictus* en zonas de selva baja caducifolia de la Estación de Biología "Chamela", Jalisco a través del análisis de la composición isotópica de sus tejidos. Además, se estimó el origen fotosintético de las fuentes de alimento (vías C₃ y C₄-MAC). Los recursos alimenticios varían en su disponibilidad dada la marcada estacionalidad de las lluvias que presenta esta localidad por lo que el estudio se realizó durante un año.

HIPÓTESIS

Dada la mayor presencia de especies vegetales con metabolismo fotosintético C_3 y la fenología de éstas, que acumula un abundante banco de semillas en la temporada seca, contrastando con una disminución de la biomasa de los insectos en esta misma temporada en la selva baja caducifolia de Chamela, *Liomys pictus* hará un mayor uso de los recursos de origen vegetal de tipo C_3 como fuentes de proteína durante la temporada seca.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Determinar la importancia relativa de las semillas de plantas C_3 y C_4 -MAC y los insectos que se alimentan de dichas plantas como fuentes de proteína para *Liomys pictus*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la composición isotópica de carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N) en muestras de sangre de roedores, en semillas e insectos.
- Determinar la contribución relativa de los recursos C_3 y C_4 -MAC en la dieta de *Liomys pictus* a lo largo del año.
- Analizar las variaciones en la dieta de *L. pictus*, reflejadas por las concentraciones ^{13}C y ^{15}N de su sangre de acuerdo con los tipos de recursos alimenticios y la disponibilidad estacional de los mismos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio.

El estudio se realizó en la Estación de Biología "Chamela", Jalisco, México (19 °30' N, 105 ° 03' W), dependiente de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación de Biología se encuentra dentro del área de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala que resguarda una importante zona de selva baja caducifolia y pequeñas áreas de selva mediana subperennifolia, manglares, vegetación acuática de lagunas y esteros, vegetación riparia, dunas costeras y matorral xerófilo (Noguera *et al.*, 2002).

El clima de la localidad es tropical, cálido subhúmedo, con un patrón de precipitaciones marcadamente estacional. La sequía se presenta de noviembre a junio, algunas veces interrumpida por lluvias ligeras o fuertes en diciembre o enero. La temperatura promedio anual es de 24.6° C y la máxima promedio es de 30.3° C (García-Oliva *et al.*, 2002).

La selva baja caducifolia es el tipo de vegetación predominante dentro de la estación (Ceballos y Miranda, 1986). Las familias más representadas son Leguminosae y Euphorbiaceae, seguidas de otras como Convolvulaceae, Malvaceae, Solanaceae y Poaceae (Lott y Atkinson, 2002), todas ellas con metabolismo fotosintético de tipo C₃ con excepción de Poaceae cuya fotosíntesis es de tipo C₄, mientras que Cactaceae (con metabolismo MAC) no se encuentra entre las familias más importantes por su número de especies (Lott y Atkinson, 2002). Este bosque está definido por la pérdida de las hojas durante períodos de cinco a ocho meses del año (Noguera *et al.*, 2002). La fenología del estrato arbóreo se caracteriza por un punto máximo de floración al comienzo y al final de la temporada lluviosa, y un incremento de la biomasa de los artrópodos en esta misma temporada. La producción de frutos y semillas es más elevada en la temporada seca (Bullock y Solís-Magallanes, 1990), mientras que la biomasa de los artrópodos se incrementa en la temporada lluviosa (Lister y García, 1992).

Captura de organismos.

Se llevaron a cabo capturas mensuales de roedores entre junio del 2005 y diciembre del 2006 con la finalidad de abarcar tanto la estación lluviosa como la de sequía en la región. Se colocaron 100 trampas tipo Sherman cebadas con avena en hojuelas y distribuidas en cuadros a una distancia de 5 m aproximadamente entre trampas. Las trampas se ubicaron en dos áreas de muestreo dentro de las instalaciones de la Estación de Biología en la parte correspondiente a la vegetación de la selva baja caducifolia en las veredas “chachalaca” y “verdín”.

Las trampas se dejaron activadas durante tres días en cada área de muestreo siendo revisadas diariamente en busca de los organismos capturados. Se tomó registro de la especie de cada organismo, su sexo, su condición reproductiva basada en el aspecto externo de los genitales y las medidas somáticas correspondientes a la longitud del cuerpo, longitud de la cola, longitud de la pata derecha y longitud de la oreja derecha en milímetros, así como el peso en gramos (Romero-Almaraz *et al.*, 2000).

Colecta de muestras.

Se empleó sangre de los roedores para el análisis isotópico debido a que la proteína es el componente orgánico principal de este tejido (Withers, 1992), y por lo tanto el análisis de carbono y nitrógeno de la sangre deben reflejar la composición isotópica de la proteína ingerida por el animal. Además, la vida media del carbono en la sangre es de alrededor de 16 días (MacAvoy *et al.*, 2005) por lo que el análisis de este tejido refleja la dieta del animal en las 2-4 semanas previas a su captura y su colecta permite el muestro múltiple del mismo individuo (Hobson y Clark, 1992).

Los ratones capturados fueron colocados en bolsas plásticas para ser anestesiados con éter sulfúrico para evitar al máximo el estrés de los animales causado por la manipulación y

obtener muestras de sangre por corte de la punta de la cola con ayuda de capilares heparinizados (Baker, 1980). En cada caso se obtuvieron 100 a 200 μ l de sangre colocando cada muestra en frascos viales de plástico con 1ml de etanol al 75% (Herrera *et al.*, 2001). Finalmente cada organismo fue marcado por ectomización de falanges con fines de registro de captura y recaptura para posteriormente ser liberado en el mismo sitio donde fue capturado una vez que la anestesia dejaba de surtir efecto (Ramírez, 2002).

En cada período de muestreo se colectaron muestras de semillas y frutos del suelo y en algunos casos directamente de las plantas, en las mismas áreas y cuadros destinados a la captura de los roedores. Las muestras colectadas fueron colocadas en bolsas de papel y en el caso de encontrar frutos con pulpa, éstos fueron prensados para su secado o se tomaron muestras de su pulpa preservándolas en alcohol al 75% (Herrera *et al.*, 2001). Todo el material fue almacenado en refrigeración hasta su fumigación y determinación hasta el nivel taxonómico más bajo posible en la colección de frutos y semillas del Herbario Nacional del Instituto de Biología de la UNAM y su posterior análisis isotópico.

Durante dos noches de cada período de muestreo se colectaron insectos con ayuda de una trampa de luz y la búsqueda directa en la vegetación y en el suelo en cada área de trabajo (Gaviño de la Torre *et al.*, 1975). Los organismos capturados se preservaron en frascos plásticos con alcohol al 75% para su determinación taxonómica hasta el nivel más bajo posible con la ayuda de claves y de los especialistas de la colección de insectos del Instituto de Biología de la UNAM. Posteriormente a la determinación se llevó a cabo la toma de muestras de cada espécimen para su análisis isotópico, consistentes en porciones del tubo digestivo o tejido muscular; las muestras fueron preservadas en frascos viales con 1ml de alcohol al 75% hasta su preparación para su análisis.

Análisis isotópico.

Las muestras de sangre, endospermo de semillas o semillas completas y órganos de insectos fueron secadas en una estufa de 35 a 40° C durante dos o tres días dependiendo de la humedad de las muestras. Una vez secadas, fueron pulverizadas en un mortero de porcelana y el polvo fue almacenado en frascos viales en refrigeración. En el caso de las especies de semillas colectadas se hicieron homogeneizados del polvo de varias semillas de la misma especie si estas eran de un tamaño muy reducido para la obtención de una muestra útil de endospermo. Las muestras pulverizadas fueron preparadas para su análisis isotópico pesándolas en una balanza analítica para encapsular de 0.8 a 1.2 mg de muestras de sangre de roedores y órganos de insectos, y de 2 a 3 mg en el caso de los pulverizados de semillas en cápsulas de aluminio de 3.5 x 5 mm. Los encapsulados fueron colocados en frascos viales asignándoles una clave numérica precedida por una letra (S = semilla, I = insecto, B = sangre) para su identificación durante y después del análisis isotópico.

El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las muestras se llevó a cabo en la Universidad de Miami, con la ayuda de un analizador de carbono, nitrógeno e hidrógeno Eurovector™ conectado a un espectrómetro de masas GV Isoprime™ (GV, Manchester, Reino Unido) y considerando valores de ± 0.1 ‰ como medidas de error tanto para el carbono como para el nitrógeno.

Las proporciones de isótopos estables se expresaron en valores δ , es decir desviaciones de partes por mil (‰) a partir de estándares internacionales de referencia (roca caliza marina para el carbono y el aire para el nitrógeno), de acuerdo con la siguiente ecuación:

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

Donde X representa el isótopo correspondiente (^{15}N ó ^{13}C) y R es la proporción de $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ ó $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ del estándar de referencia y las muestras. Se empleó un modelo mixto considerando a las semillas e insectos como recursos alimenticios, para determinar la dieta de los roedores. Este modelo estima las distancias entre los valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ encontrados en la sangre de los organismos y los valores de sus fuentes alimenticias potenciales (semillas C_3 , semillas C_4 -MAC e insectos). Los valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos en los alimentos fueron previamente corregidos para calcular las proporciones de nitrógeno asimilado, con los siguientes factores de enriquecimiento trófico: 1.4‰ para carbono y 2.7‰ para el nitrógeno en el caso de las semillas y 1.4‰ para el carbono y 3.2‰ para el nitrógeno en el caso de los insectos (Lynne y MacAvoy, 2005).

Con los valores $\delta^{15}\text{N}$ corregidos de los recursos alimenticios potenciales se calculó la proporción de nitrógeno asimilado a partir del consumo de semillas con la siguiente ecuación: $p = (\delta\text{Nr} - \delta\text{Ni}) / (\delta\text{Ns} - \delta\text{Ni})$ y la proporción de nitrógeno asimilado a partir de insectos, correspondiente a $1-p$. Donde p representa la proporción de nitrógeno asimilado por los roedores a partir de las semillas; δNr es el valor isotópico de nitrógeno de los roedores, δNi es el valor isotópico de nitrógeno de los insectos y δNs es el valor isotópico de nitrógeno de las semillas. La proporción de carbono asimilado a partir de fuentes C_3 se calculó con la ecuación: $p = (\delta\text{Cr} - \delta\text{C}_{\text{C}_4\text{-MAC}}) / (\delta\text{CC}_3 - \delta\text{C}_{\text{C}_4\text{-MAC}})$. Donde p es la proporción de carbono asimilado por los roedores a partir de fuentes C_3 , δCr es el valor isotópico de carbono de los roedores, $\delta\text{C}_{\text{C}_4\text{-MAC}}$ es el valor isotópico de carbono de las fuentes C_4 -MAC y $\delta\text{C}_{\text{C}_3}$ es el valor isotópico de las fuentes C_3 .

Con los datos obtenidos de las proporciones de nitrógeno y carbono asimilado se calcularon los porcentajes de contribución a la dieta de las semillas y las fuentes C_3 ($\% = p \times 100$) tanto para la temporada seca (junio, julio y noviembre del 2005; enero-junio, octubre-diciembre del 2006) como la lluviosa (septiembre del 2005, julio-septiembre del 2006) de acuerdo a los datos climatológicos y de precipitaciones para la Estación de Biología "Chamela".

Análisis estadístico.

Se llevaron a cabo análisis de varianza de dos factores (ANOVA) con las temporadas del año y el sexo de los roedores como factores, para buscar variaciones significativas en la dieta de los organismos entre temporadas seca y lluviosa y el sexo de los mismos (Parker, 1986). Para dichos ANOVAS se emplearon los datos de proporciones de nitrógeno asimilado de las semillas y carbono asimilado de las fuentes C₃ previamente transformados en arcoseno para cumplir con el supuesto de distribución normal de los datos.

RESULTADOS

Se obtuvieron 71 muestras de sangre correspondientes a la captura y recaptura de 51 roedores pertenecientes a la especie *Liomys pictus* con excepción de dos ratones de los géneros *Peromyscus* y *Baiomys*. También se colectaron diferentes tipos de semillas y frutos del suelo, de los cuales cinco se determinaron hasta el nivel de familia, cinco hasta género, y 32 hasta especie pertenecientes a las familias Anacardiaceae, Araliaceae, Bignoniaceae, Cactaceae, Cochlospermaceae, Combretaceae, Compositae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Poaceae, Julianaceae, Leguminosae, Moraceae, Sapindaceae y Sterculiaceae. Dos muestras no pudieron ser identificadas. En total se obtuvieron 111 muestras de plantas para su análisis isotópico. Finalmente se colectaron 47 muestras de insectos pertenecientes a los órdenes Hemiptera, Coleoptera y Lepidoptera.

Análisis isotópico y estadístico.

Los promedios de los valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ estacionales obtenidos en las fuentes alimenticias ($N_{C_3} = 105$, $N_{\text{insectos}} = 47$) y en la sangre de los roedores ($N_{\text{sangre}} = 71$) se muestran en la Tabla 1 y la Figura 1. Debido al tamaño reducido de la muestra de las semillas C_4 -MAC ($N = 6$) se consideraron como valores anuales. Se encontraron diferencias entre los valores $\delta^{13}\text{C}$ de las semillas C_3 y C_4 -MAC ($F_{1, 60} = 311.4$, $p < 0.001$) pero no entre los valores $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{1, 57} = 0.21$, $p = 0.64$). Los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron diferentes entre semillas C_3 e insectos ($F_{1, 86} = 25.6$, $p < 0.001$ para el carbono; $F_{1, 89} = 15.4$, $p < 0.001$ para el nitrógeno). Hubieron diferencias estacionales en los $\delta^{13}\text{C}$ de las semillas ($F_{1, 60} = 9.7$, $p = 0.002$) pero no las hubo para los $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{1, 58} = 0.10$, $p = 0.75$). Los insectos no mostraron diferencias estacionales en sus valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{1, 30} = 1.75$, $p = 0.19$ para el carbono; $F_{1, 30} = 1.12$, $p = 0.29$ para el nitrógeno). Hubieron diferencias estacionales en los $\delta^{13}\text{C}$ de los roedores ($F_{1, 52} = 8.72$, $p = 0.004$) pero no las hubo para los valores $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{1, 52} = 2.49$, p

=0.12). En el caso de los individuos capturados más de una vez, sus valores isotópicos se mantuvieron prácticamente sin cambios (Tabla 2).

Las semillas fueron la principal fuente de proteína tanto en la temporada seca como en la lluviosa en la dieta de *Liomys pictus* (Figura 2B). Los recursos con origen fotosintético C₃ fueron prácticamente los únicos que *L. pictus* emplea como parte de su dieta (Figura 2A).

No hubo diferencia estacional en el uso de las semillas y los insectos como fuente de Nitrógeno ($F_{3,50} = 2.3$, $p = 0.07$), ni en el uso de fuentes C₃ y C₄-MAC de carbono ($F_{3,50} = 0.94$, $p = 0.42$) (Datos no mostrados).

Tabla 1. Composición de isótopos estables de carbono y nitrógeno (promedio \pm D. E.) de los tipos de alimentos potenciales (semillas C₃ y C₄-MAC e insectos) y de la sangre de los roedores en la estación de Biología Chamela, Jalisco, México de junio del 2005 a diciembre del 2006. Los datos aparecen por estaciones seca y lluviosa con excepción de las semillas C₄-MAC que por tener una muestra muy pequeña se presentan de modo anual.

Tipo de muestra	TEMPORADA SECA		TEMPORADA LLUVIOSA	
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Semillas C ₃	-26.8 \pm 1.7	4.1 \pm 2.0	-27.5 \pm 1.6	4.5 \pm 2.6
Semillas C ₄ -MAC	-14.6 \pm 0.9	3.8 \pm 2.3	-14.6 \pm 0.9	3.8 \pm 2.3
Insectos	-24.7 \pm 1.4	5.9 \pm 2.8	-25.6 \pm 2.6	7 \pm 3.4
Roedores (sangre)	-25 \pm 1.3	7.2 \pm 0.7	-26.1 \pm 1.1	6.8 \pm 0.7

Tabla 2. Valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los roedores capturados y recapturados en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México de junio del 2005 a diciembre del 2006. La letra que sigue a la clave numérica (a, b, c) indica las recapturas subsiguientes del mismo individuo. **M** = macho, **H** = hembra.

Clave de captura y recaptura	Valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Valores $\delta^{15}\text{N}$ (‰)
13 M	-28.0	7.5
13a	-25.2	6.7
22 M	-24.2	7.4
22a	-23.9	7.8
22b	-23.7	7.3
23 M	-24.5	7.1
23a	-23.9	7.0
23b	-24.5	7.0
23c	-26.8	7.1
28 H	-26.0	5.9
28a	-25.3	6.5
30 M	-26.2	6.7
30a	-25.6	7.3
30b	-25.1	7.3
30c	-27.4	7.1
32 M	-25.7	7.5
32a	-25.4	7.4
32b	-25.0	7.1
32c	-24.7	7.0
35 H	-24.9	6.0
35a	-24.7	6.5
36 H	-24.3	7.0
36a	-23.6	7.3
44 M	-25.4	6.8
44a	-26.8	7.3

Figura 1. Representación gráfica de la composición de isótopos estables de carbono y nitrógeno (promedios \pm D. E.) de los alimentos potenciales y de la sangre de los roedores en temporada seca (A) y temporada lluviosa (B).

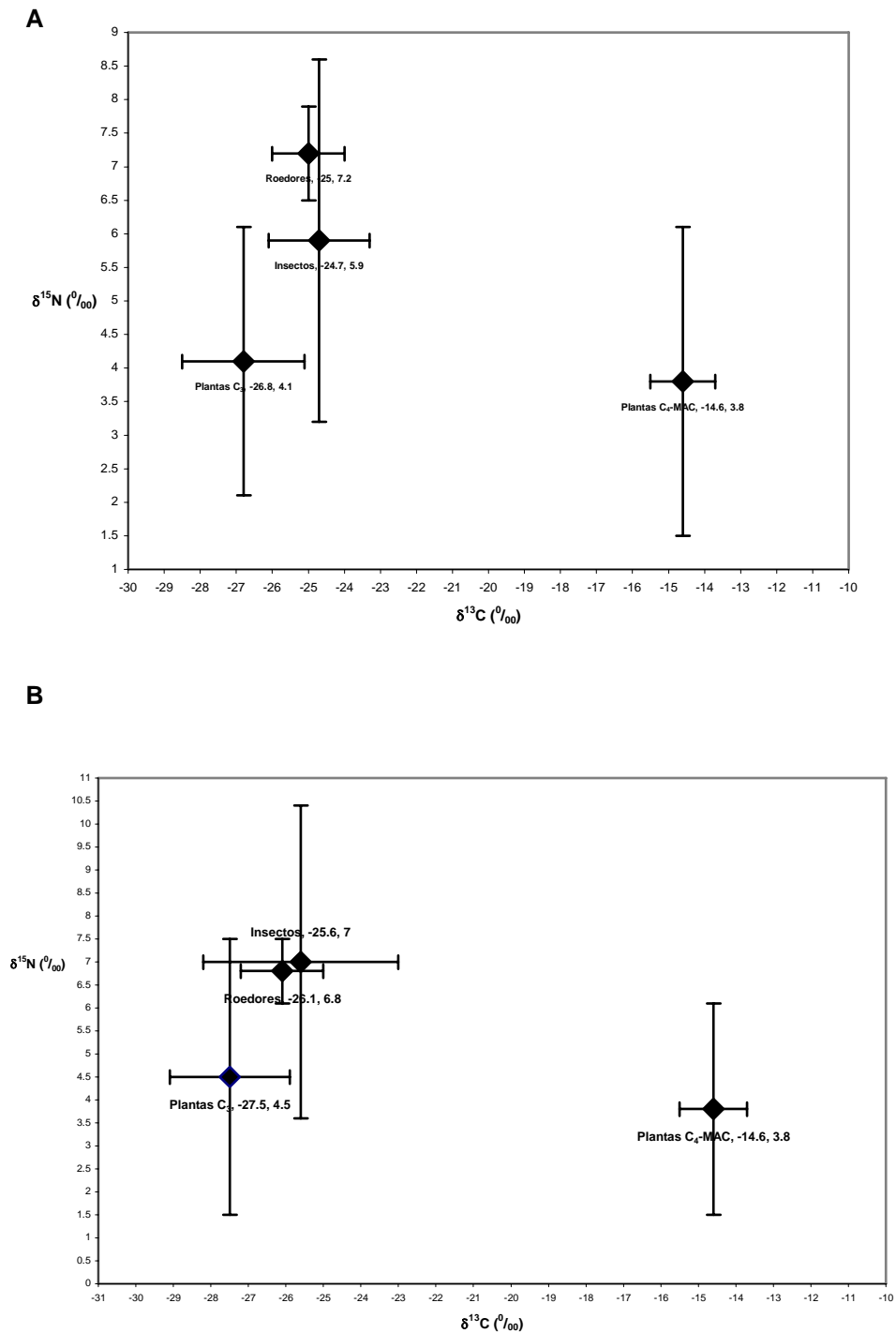
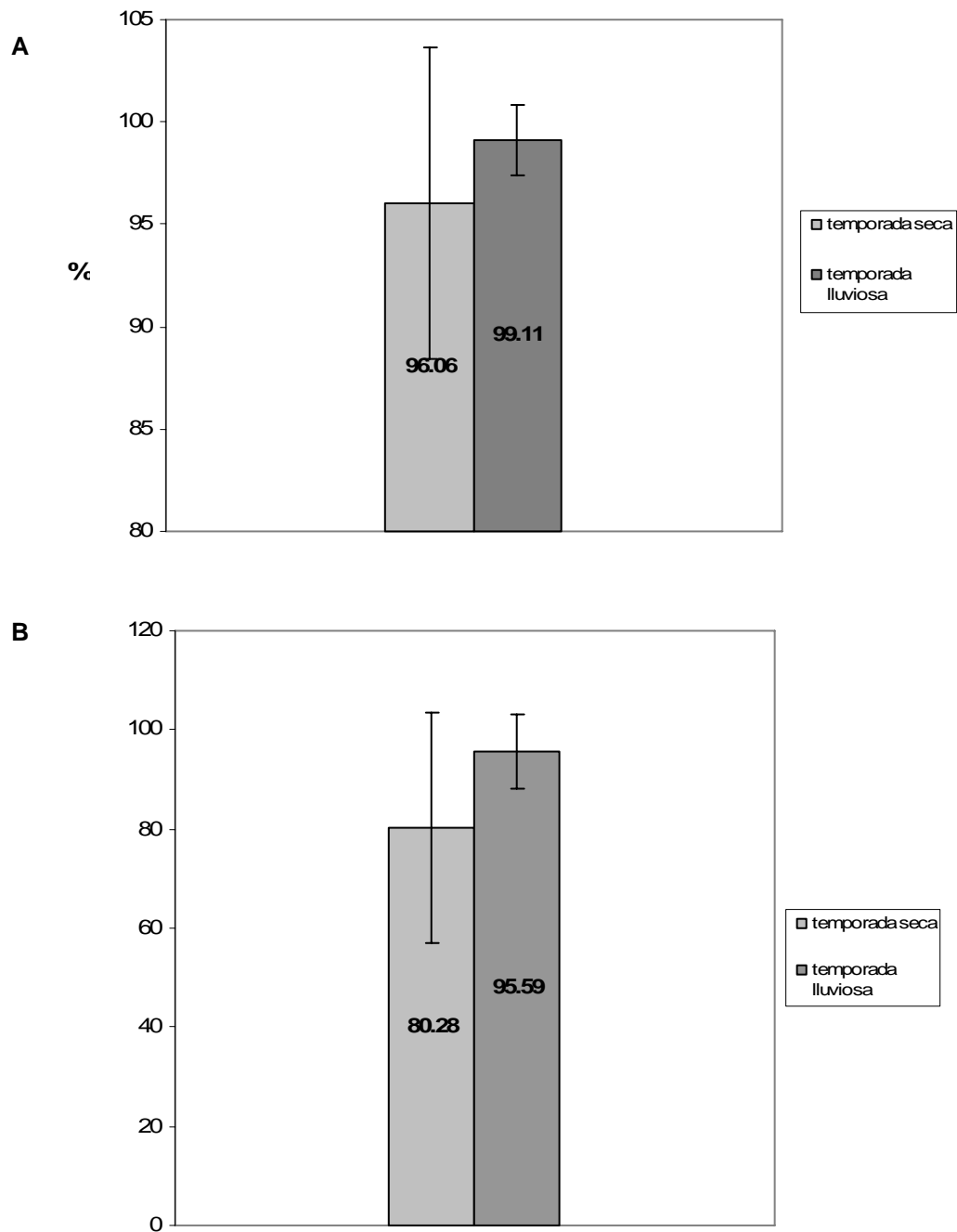


Figura 2. Porcentajes de contribución (promedios \pm D.E.) de los recursos alimenticios C₃ (A) y las semillas (B) a la dieta de *Liomys pictus* en las temporadas seca y lluviosa.



DISCUSIÓN

Los valores $\delta^{13}\text{C}$ aquí reportados reflejan las proporciones de fijación de carbono conocidas para las plantas terrestres C_3 ($\delta^{13}\text{C} = -27 \text{ ‰}$, rango = -35 a -21 ‰) y C_4 -MAC ($\delta^{13}\text{C} = -13 \text{ ‰}$, rango = -14 a -10 ‰) según lo reportado por Boutton (1991) y Ehleringer (1991) que ponen de manifiesto la mayor fijación de isótopos estables de carbono por parte de plantas como los pastos (C_4) o las cactáceas (MAC) en comparación con las plantas de metabolismo fotosintético C_3 (p. ej. las leguminosas), permitiendo una discriminación entre estos tipos de plantas.

En relación con los valores $\delta^{15}\text{N}$ mostrados por los recursos vegetales, los insectos y la sangre de los roedores, éstos muestran el enriquecimiento de ^{15}N tendiente en los tejidos de los consumidores respecto a los recursos vegetales que emplean (Kelly, 1999), pues se puede ver como los valores $\delta^{15}\text{N}$ que presentan los insectos y los roedores son mayores a los de las fuentes vegetales C_3 y C_4 -MAC, lo cual concuerda con los promedios de $\delta^{15}\text{N}$ de las plantas terrestres que van de -8 a 3 ‰ , según Peterson y Fry (1987) y Shearer *et al.*(1983).

Las semillas C_3 fueron la principal fuente de proteína para *Liomys pictus*, aunque en contraste con mi hipótesis, no hubo variación estacional en su importancia. Los nueve roedores recapturados en este estudio presentaron valores $\delta^{13}\text{C}$ que muestran un fraccionamiento de carbono en sangre a partir de fuentes C_3 a lo largo del año, mostrando que no hay variaciones estacionales en la dieta de estos individuos.

Liomys pictus, al igual que la mayoría de los heterómidos muestra la estructura característica de los roedores cuya dieta se basa en semillas, con una mandíbula inferior poco robusta al igual que la musculatura masticatoria (Nikolai y Bramble, 1983). Las observaciones de campo en la región de Chamela han comprobado que esta especie presenta una compleja conducta de selección y recolección de frutos y semillas pertenecientes en su mayoría a plantas C_3 (Combretaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae Euphorbiaceae, Leguminosae, entre otras), dada

la baja abundancia de las especies C₄-MAC en esta región (Herrera *et al.*, 2006). El uso de las semillas como fuente primaria de proteína presenta una gran ventaja por su resistencia a la descomposición que permite su disponibilidad incluso por años (Reichman y Price, 1993).

El material colectado por los ratones es almacenado en grandes cantidades en sus madrigueras a lo largo de todo el año (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993; Pérez, 1978), estas madrigueras pueden presentar varios niveles y hasta 65 cm. de profundidad con túneles de escape y cámaras que los ratones emplean como refugios temporales o como nidos (Mendoza, 2002). Estos recursos abundantes en nitrógeno soluble son una fuente importante de proteínas y energía para los roedores que posibilita su reproducción repetida y exitosa, y permite un adecuado y rápido crecimiento de los organismos jóvenes (White, 1993). La conducta de almacenamiento es relevante durante la temporada seca para la región, puesto que la mayoría de las plantas de la selva de Chamela tienen sus períodos de fructificación durante esta temporada (Bullock, Solís-Magallanes, 1988) lo cual acumula un importante banco de semillas en el suelo que queda a disposición de los roedores, mientras que durante la temporada lluviosa cuando la comunidad vegetal de la selva caducifolia presenta su máximo período de floración y disminuye la producción de semillas (Bullock, Solís-Magallanes, 1988), la recolección de las mismas es menor, viéndose ésto reflejado en que el contenido de los abazones de *L. pictus* disminuye de manera considerable (Mendoza, 2002). Por lo tanto, la “alacena” acumulada durante la temporada seca en las madrigueras, se convierte en una importante reserva que provee a los roedores con una dieta basada en alimentos de su preferencia y que en general les aportan cantidades óptimas de nutrientes a lo largo del año (Briones y Sánchez-Cordero, 2008).

Diferentes factores han contribuido a la evolución de la conducta alimentaria de *Liomys pictus*. Los heterómidos probablemente evolucionaron en zonas desérticas, donde las semillas pueden ser muy abundantes, pero las partes verdes de las plantas y los insectos son efímeros, para subsecuentemente desplazarse a ambientes tropicales llevando consigo sus hábitos granívoros (Reichman y Price, 1993). Pero, aunque las semillas son recursos de alto valor proteico

para los heterómidos, su selección y forrajeo del suelo es una labor con un alto costo energético, por lo cual la colecta de una sola semilla es poco benéfico en estos términos y pudo llevar al desarrollo de la conducta de búsqueda de zonas con grandes y concentrados bancos de semillas como las del trópico seco (Reichman, 1981).

La conducta de almacenamiento de semillas y otros alimentos en las madrigueras ha permitido a *L. pictus* resolver los problemas de supervivencia que implican los períodos de estrés causados por las condiciones extremas del ambiente que limitan la disponibilidad de los recursos. La remoción y almacenamiento de semillas es una estrategia para limitar la interacción con posibles competidores (Reichman y Price, 1993). Además, esta estrategia permite la disponibilidad del alimento en futuras épocas de baja productividad.

Por otra parte, se tiene conocimiento de que los insectos llegan a ser una parte importante de la dieta de estos roedores como aporte de agua y proteína durante la temporada lluviosa (Mendoza, 2002). En el caso de las hembras de los roedores en edad reproductiva, estas tienden a un mayor consumo de proteína animal que los machos (White, 1993). En el presente estudio, cuatro hembras de *L. pictus* presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sangre que indican *a priori* un mayor consumo de proteína de origen animal en temporada seca, aunque no hubieron diferencias significativas asociadas al sexo, que evidencien el uso extensivo de insectos como suplemento proteico.

Esta dependencia primordial de *L. pictus* del alimento vegetal como fuente de proteína ha sido encontrada también en estudios isotópicos en otros roedores y vertebrados. Por ejemplo, los roedores múridos de la selva tropical de Salawac, Malasia, muestran un mayor uso de los recursos vegetales en comparación con su baja preferencia por los insectos en las zonas de vegetación primaria (Nakagawa, 2007). El heterómido *Chaetodipus rudinoris* es una especie granívora cuyos valores isotópicos de carbono y nitrógeno cuantificados en sus tejidos revelan un empleo primordial de los recursos vegetales durante los característicos años de bajas precipitaciones en las islas de

la Bahía de Los Ángeles en el Golfo de California (Stapp y Polis, 2003). En la selva baja caducifolia de Chamela, el murciélago fitófago *Artibeus jamaicensis* basa su dieta casi enteramente en frutos C_3 a lo largo del año (Herrera *et al.*, 2001). Así mismo, diferentes especies de aves con hábitos granívoros, frugívoros y/o insectívoros han mostrado una dependencia marcada en las proteínas de origen vegetal, siendo los recursos C_3 los que contribuyen significativamente en la dieta de estos animales (Herrera *et al.*, 2006).

En conclusión, el presente estudio demostró que las semillas C_3 fueron la fuente principal de proteína asimilada para *L. pictus* en la selva baja caducifolia de Chamela. El uso prioritario de las semillas por parte de este heterómido puede ser explicado con base en sus adaptaciones anatómicas (estructura mandibular y dentición) así como conductuales (conducta de recolección y almacenamiento) y por la composición de la vegetación y la fenología de ésta y de los insectos en la selva baja caducifolia de la región de Chamela, antes mencionadas.

Por otra parte, los porcentajes de contribución de las semillas en la dieta de *L. pictus* corroboran el conocimiento de los hábitos alimenticios de esta especie, obtenido por los métodos tradicionales de estudio, como los análisis de las excretas y el contenido gástrico de los organismos, la determinación de las especies vegetales consumidas a partir de la observación del contenido de los abazones o el seguimiento de la dieta en condiciones controladas y de cautiverio que indican que las semillas representan el 98% del material alimenticio que transportan en sus abazones (Mendoza, 2002) y el 95% del alimento almacenado en sus madrigueras (Meza *et al.*, 1998).

En contraste, el poco empleo de proteína animal por parte de *L. pictus* tiene explicación a partir de las diferencias del hábitat que afectan la abundancia de los insectos como recurso alimenticio, pues en los bosques primarios o con un bajo grado de alteración, como en el caso de la selva de Chamela, las poblaciones de insectos tienden a ser menores que en las zonas deforestadas, por lo cual los roedores que habitan bosques primarios disponen de menor cantidad

de insectos para su consumo (Willott *et al.*, 2000). Además, estas áreas con mayor densidad de vegetación son un ambiente de bajo riesgo de depredación donde *L. pictus* puede llevar a cabo su conducta de selección y recolección de semillas (Smythe, 1986).

La principal contribución del presente estudio es que, a diferencia de estudios previos con métodos convencionales, informa específicamente sobre el origen de la proteína asimilada en una especie de roedor. Sería recomendable examinar la generalidad de este patrón alimentario en otros ecosistemas como la selva mediana subperennifolia o de matorral xerófilo donde existen poblaciones de *L. pictus* (Mendoza, 2002), y en otras especies de roedores. Esta información es importante por el papel ecológico que este grupo de vertebrados juega en la dispersión y dinámica de la vegetación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, H. J., R. Lindsay y S. H. Weisbroth. 1980. *The Laboratory Rat. Vol. II. Research Applications*. Academic Press, USA. Pp. 6-10.
- Ben-David, M., R.W. Flynn y D.M. Schell. 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotopes analysis. *Oecologia*, 111: 280-291.
- Boutton, T.W. 1991. Stable carbon isotopes ratios of natural materials II: atmospheric, terrestrial, marine and freshwater environments. En: Coleman, D.C. y B. Fry (eds.) *Carbon isotope techniques*. Academic Press, USA. Pp. 173-186.
- Briones, M. y V. Sánchez-Cordero. 2008. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice (*Liomys pictus*) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 34: 65-71.
- Bullock, S.H. y A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of Canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22(1): 22-35.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. *Los Mamíferos de Chamela, Jalisco. Manual de Campo*. Instituto de Biología, Universidad nacional Autónoma de México. México. Pp. 19-53.
- De Niro, M.J. y S. Epstein. 1978. Influence of diets on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42: 495-506.

- Ehleringer, J.R. 1991. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fractionation and its utility in terrestrial plant studies. En: Coleman D.C. y B. Fry (eds.) *Carbon isotopes techniques*, Academic Press, USA. Pp. 187-201.
- García-Oliva F., A. Camou y J.M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Noguera, F., J.H. Rivera, A.N. García y M. Quesada (eds.) *Historia Natural de Chamela*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. 4-10.
- Gaviño de la Torre, G. 1975. *Técnicas Biológicas Selectas de Laboratorio y de Campo*, LIMUSA. México. Pp. 167 y 168.
- Golley, F.B., L. Ryszkowski y J.T. Sokur. 1975. The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields. En: Golley, F.B., K. Petruszewicz y L. Ryszkowski (eds.) *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*, Cambridge University Press. USA. Pp. 229-235.
- Hall, E.R. 1980. *Mammals of North America, Vol. I y II*, John Wiley and Sons. USA. Pp. 1177.
- Herrera, 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 of Mammalogy*, 74(3): 601-606.
- Herrera, L.G., K. Hobson, N. ramírez, G. Méndez y V. Sánchez-Cordero. 2001. Sources of protein in two species of phytophagous bats in seasonal dry forest: Evidence from stable-isotope analysis. *Journal of Mammalogy*, 82(2): 352-361.

- Herrera, L.G., K. Hobson, J.C. Martínez y G.Méndez. 2006. Tracing the origin of dietary protein in tropical dry forest birds. *Biotropica*, En prensa.
- Hobson, K.A. y R. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *The Cooper Ornithological Society*, 94: 181-188.
- Kelly, J.F. 1999. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1-27.
- Kowalski, K. 1980. *Mamíferos. Manual de Teriología*, H. Blume Ediciones. España, Pp. 358.
- Lister, B y A. García. 1992. Seasonality, predation and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology*, 61: 717-733.
- Lott, E y T. Atkinson. 2002. *Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco*. En: Noguera, F., J.H. Rivera, A.N. García y M. Quesada (eds.) *Historia Natural de Chamela*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. 84-86.
- Lynne, A. y S. MacAvoy. 2005. Carbon, nitrogen and sulfur diet-tissue discrimination in mouse tissues. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 989-995.
- MacAvoy, S., S. Macko y L. Arneson. 2005. Growth versus metabolic tissue replacement in mouse tissues determined by stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 631-641.

- Martin, M. y J. Kukor. 1984. Role of mycophagy and bacteriophagy in invertebrate nutrition. En: Klug, M. y C. Reddy (eds.). *Current Perspectives in Microbial Ecology*, American Society of Microbiology. USA.
- Mendoza, A. 2002. *Liomys pictus*. En: Noguera, F., J.H. Rivera, A.N. García y M. Quesada (eds.) *Historia Natural de Chamela*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. 423-425.
- Meza, H.B., Y. Castellanos, A. Mendoza y G. Ceballos. 1998. Estudio comparativo de la estructura y contenido de las madrigueras de *Liomys pictus* en selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia. *Memorias del IV Congreso Mexicano de Mastozoología, Jalapa, Veracruz*.
- Nakagawa, M., F. Hyodo y T. Nakashizuka. 2007. Effects of forest use on trophic levels of small mammals: an analysis using stable isotopes. *Canadian Journal of Zoology*, 85: 472-478.
- Nikolai, J. Y D. Bramble. 1983. Morphology, structure and function in desert heteromyid rodents. En: Reichman, O. Y J. Brown (eds.). *Biology of Desert Rodents*, Great Basin Naturalist Memoirs.
- Noguera, F., J.H. Rivera, A.N. García y M. Quesada (eds.). 2002. *Historia Natural de Chamela*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. xvii y xvii.
- Parker, R.E. 1986. *Estadística para Biólogos*, Ediciones Omega, S.A. España. Pp. 87-91.

- Pérez, G. 1978. *Observaciones sobre la variación morfológica, alimentación y reproducción de Liomys pictus pictus, Rodentia. Heteromyidae*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Peterson, B. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 293-320.
- Quillfeldt, P., I. Schenk, R. McGill, I. Strange, J. Masello, A. Gladbach, V. Roesch y R. Furness. 2008. Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotopes analysis of diet. *Polar Biology*, 31: 333-349.
- Ramírez, G. 2002. *Evaluación de la efectividad de diferentes cebos en la captura de roedores silvestres en la comunidad de San José Deguedó, Estado de México*, Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. Pp. 16-18.
- Reichman, O. 1981. Factors influencing foraging in desert rodents. En: Kamil, A. Y T. Sargent (eds.). *Foraging Behaviour: Ecological, Ethological and Psychological Approaches*, USA.
- Reichman, O y M. Price. 1993. Ecological Aspects of Heteromyid Foraging. En: Genoways H. y J. Brown (eds.). *Biology of the Heteromyidae*, Special publication No. 10. The American Society of Mammalogists. USA. Pp. 719.
- Romero, M., C. Hernández, C. Estrada y R. Owen. 2000. *Mamíferos pequeños. Manual de Técnicas de Captura, Preparación, Preservación y Estudio*, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rosswall, T. 1983. The Nitrogen Cycle. En: Bolin, B. Y R. Cook (eds.). *The Major Biogeochemical Cycles and their Interactions*, Scope 21. Wiley. USA.
- Sánchez-Cordero, V. y T.H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. En: Genoways, H. y J. Brown (eds.). *Biology of Heteromyidae*, Special Publications, American Society of Mammalogists. No. 10. Pp. 719.
- Shearer, G., D. Kohl y R. Virginia. 1983. Estimates of N₂ – fixation from variation in the natural abundance of ¹⁵N in Sonoran Desert plants. *Oecologia*, 56: 365-373.
- Smith, K., D. Zachary y J. Brown. 2002. Isotopic composition of carbon and oxygen in desert fauna: investigations into the effects of diets, physiology and seasonality. *Journal of Environments*, 52: 419-430.
- Smythe, N. 1986. Competition and resources partitioning in the guild of Neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 169-188.
- Sprent, J. 1987. *The Ecology of Nitrogen Cycle*, Cambridge University Press. USA.
- Stapp, P. y G.Polis. 2003. Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodents populations. *Oikos*, 102: 111-123.
- Tieszen, L., T. Boutton, K. Tesdahl y N. 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.
- White, T. 1993. *The Inadequate Environment . Nitrogen and the Abundance of Animals*, Springer-Verlang. Alemania. Pp. 5-260.

- Whithers, P. 1992. *Comparative Animal Physiology*, Saunders College, Fort Worth, Tex. USA.

- Willott, S., D. Lim, S. Compton y S. Sutton. 2000. Effects of selective logging on the butterflies of a Bornean rainforest. *Conservation Biology*, 14: 1055-1065.