



**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA DE PUEBLA**

ESCUELA DE BIOLOGÍA

**DERIVACIÓN ESTACIONAL DE LA PROTEÍNA EN LA
QUIROPTEROFAUNA FRUGÍVORA DE UN ECOSISTEMA
DESÉRTICO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA

TERESA LÓPEZ ROMERO

DIRECTOR

DOCTOR LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO



PUEBLA, PUE.

MARZO, 2014

DEDICATORIA

A mis padres Paula Romero y Felicitos López por el apoyo incondicional durante estos siete largos años. Y sobre todo a ti mamá, por la paciencia que me tuviste.

A mi hermana pequeña Ana, que a pesar de hacerme enojar te quiero mucho.

A mis hermanos Adriana y Javier porque aunque no están con nosotros, la distancia no ha sido un impedimento para crecer como una familia. Me hubiera encantado que estuvieran presentes en este día. Gracias por su apoyo hermanos. Los extraño.

Al nuevo integrante de la familia, mi sobrinito Ángel, no sabes las ganas que tengo de abrazarte.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, por su apoyo y asesoría durante la realización de este proyecto.

Al sistema de becas CONACYT por el apoyo recibido.

A mis revisores, M. en C. Concepción López y al Dr. Jesús Martínez por el tiempo dedicado a mi proyecto. Gracias por sus observaciones.

A Gustavo Ramírez, mi amigo y compañero de campo, por todas tus enseñanzas y conocimientos que compartiste conmigo. Y a Claudia, por ese espíritu tan positivo y alegre, hicieron que las salidas de campo se tornaran tan agradables y tan esperadas.

A Don Gerardo y a Don Senén por su apoyo para la realización de mi proyecto de investigación. Que afortunados son de vivir en Zapotitlán.

Al Maestro Sergio Espinosa, por su amistad y apoyo. Muchas gracias maestro.

Al Biólogo Misael López, por su asesoría para la realización de una pieza clave de mi proyecto.

A mis amigos, Ely, Gaby, Vero, Xio, Coral y Paco por su amistad durante los cinco años de carrera. Su amistad, confianza y apoyo hicieron que esos cinco años fueran los mejores de mi vida. Y aunque será muy difícil volver a estar reunidos, siempre los voy a recordar. Los quiero y extraño mucho.

A mis amigos de la prepa Nancy, Kary, Mimis, Laura, Ángeles, Pedro, Omar, Mora, Miguel que aunque les he quedado mal, siempre se acuerdan de mi. Los quiero y extraño amigos.

A ti Fernando por tu amor, apoyo, paciencia, comprensión y por la motivación que me diste para la culminación de este proyecto. Gracias amor. Vamos por la tuya eh.

A mi familia por su confianza y apoyo durante este largo camino, y que gracias a ustedes hoy estoy finalizando una etapa muy importante en mi vida. Los quiero mucho.

INDICE

RESUMEN	
1 INTRODUCCIÓN.....	1
2 OBJETIVOS.....	7
2.1. Objetivo General.....	7
2.2. Objetivos Particulares.....	7
3 HIPÓTESIS.....	7
3.1. Predicciones.....	7
4 DESCRPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	8
4.1. Zapotitlán de las Salinas, Puebla.....	9
4.2. Sitios de muestreo.....	11
5 MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
5.1. Capturas.....	13
5.2. Colecta y preparación de frutos e insectos.....	13
5.3. Colecta y preparación de muestras de sangre.....	14
5.4. Colecta y análisis de heces fecales.....	14
5.5. Análisis isotópico.....	15
5.6. Contribución relativa de fuentes CAM y C3 de alimento.....	16
5.7. Análisis estadístico.....	17
6 RESULTADOS.....	18
6.1. Composición isotópica.....	18
6.2. Contribución de C de fuentes vegetales CAM y C3.....	22
6.3. Análisis de las heces fecales.....	23
7 DISCUSIÓN.....	26
8 CONCLUSIONES.....	29
9 LITERATURA CITADA.....	30

RESUMEN

En este estudio se determinó la importancia de los recursos CAM y C3 como fuentes de alimento en dos especies de murciélagos *Artibeus jamaicensis* y *Sturnira hondurensis*, durante las temporadas de secas y de lluvias en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Se colectaron muestras de frutos carnosos e insectos nocturnos de la zona de estudio, así como muestras de sangre y de las heces fecales de los murciélagos. Mediante el análisis de isótopos estables de carbono en las muestras de sangre se determinó la contribución relativa de proteína de las fuentes vegetales (CAM y C3). Debido a que no hubo una clara separación en la composición isotópica de nitrógeno entre las fuentes vegetales y animales de los alimentos, no se utilizó este elemento para estimar su contribución relativa como fuente de alimento. Los frutos y los insectos colectados se analizaron isotópicamente y fueron utilizados como referencia para el análisis. Las heces fecales se examinaron visualmente para identificar taxonómicamente los alimentos ingeridos y evaluar el uso de fuentes animales y vegetales como alimento. El análisis isotópico de los alimentos los separó en cuatro tipos: frutos CAM, frutos C3, insectos CAM e insectos C3. El uso de las fuentes C3 fueron la principal fuente de proteína para las especies *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* durante las dos temporadas, por lo que estas especies logran cubrir sus requerimientos proteicos con una dieta exclusiva de frutos C3. El examen del contenido de las heces fecales reveló que *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* son especies especialistas de los frutos de las familias Moraceae y Sapotaceae, debido a que en la mayoría de las excretas se encontraron semillas de *Ficus* spp. y pulpa de *Manilkara zapota*.

1. INTRODUCCIÓN

La herbivoría es la interacción planta-animal más frecuente en la naturaleza (Weis y Berenbaum, 1989) y juega un papel importante en la estructuración de las comunidades vegetales (Harper, 1969; Janzen, 1970; Roldan, 1997). Los herbívoros pueden especializarse en recursos específicos como las hojas, la corteza, la savia, las raíces, las semillas, los frutos, el néctar y el polen (Dyer *et al.*, 1993), por lo que este grupo de organismos pueden actuar como depredadores, polinizadores y dispersores de plantas. Los recursos alimentarios que usan estos animales pueden ser fácilmente accesibles, pero su composición química es altamente variable, ya que pueden estar constituidos por nutrientes con características tan disimiles como los carbohidratos y las proteínas (Martín y Kukor, 1984).

Las proteínas y los carbohidratos contenidos en los recursos vegetales (Stryer, 1990), son responsables de gran parte de las funciones estructurales y metabólicas de los herbívoros. Las proteínas cumplen funciones enzimáticas, conforman la estructura de las células y permiten la formación de tejidos y órganos (Lehninger, 1981). Por su parte, los carbohidratos actúan como una fuente prioritaria de energía para los animales, siendo las biomoléculas más abundantes en los tejidos vegetales (Karp, 2007).

El estudio de los animales frugívoros es de particular interés, ya que estas especies se encargan de llevar a cabo la dispersión de las semillas contenidas en los frutos (Fleming y Heithaus, 1981; Orozco-Segovia *et al.*, 1985). Los animales frugívoros se alimentan de recursos que están disponibles no solo en el hábitat en que se encuentran, sino que pueden desplazarse hacia hábitats contiguos en su búsqueda, por lo que juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de las plantas (Fleming, 1988; Galindo, 1998; López y Vaughan, 2004).

Un grupo particularmente interesante lo representan los murciélagos frugívoros de la Familia Phyllostomidae, ya que al consumir los frutos tiene un gran impacto en la dispersión de semillas de una gran variedad de especies vegetales (Fleming y Heithaus, 1981; Orozco-Segovia *et al.*, 1985; Fleming, 1986, 1988; Fleming y Sosa 1994; Hernández-Conrique *et al.*, 1997; Hodgkinson *et al.*, 2003; Lobova *et al.*, 2003) en diferentes ecosistemas como bosques tropicales, selvas bajas y ecosistemas desérticos (Ceballos y Navarro, 1991; Fa y Morales, 1993; Goldman y Moore, 1946). Por ejemplo, especies como el murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*), consumen hasta 27 especies de plantas, siendo las Familias Moraceae y Sapotaceae las más representativas de su dieta (Flores-Martínez *et al.*, 1999). Del mismo modo, frutos de los géneros *Conostegia*, *Epiphyllum*, *Ficus*, *Fuchsia*, *Lysiantes*, *Prunus*, *Rhamnus* y *Solanum* forman parte de la dieta de los murciélagos frugívoros en bosques mesófilos (Iñiguez, 2005). Así mismo, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Chiroderma villosum*, *Dermanura phaeotis*, *Glossophaga. soricina*, *Sturnira liliun*, y *S. ludovici* en Los Tuxtlas, Veracruz se alimentan de los géneros *Brosimum*, *Cecropia*, *Eugenia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum*, y *Spondias* (Galindo, 1998).

Además, ciertas semillas de especies vegetales no germinan si no han escarificado al pasar por el tracto digestivo de los murciélagos, por lo que también promueven el flujo genético de las plantas, reducen los patrones de competencia y hacen menos obvias las semillas para sus depredadores (Gutiérrez, 2001). Por lo tanto, la participación de los murciélagos frugívoros es trascendental en el proceso de la regeneración y mantenimiento de la diversidad vegetal.

El estudio sobre el tipo de alimentación de los murciélagos frugívoros es importante para entender su ecología y comportamiento. Puesto que los frutos son una fuente de nutrientes y energía, la mayoría contienen bajos niveles de proteína (Thomas, 1984) y aunque pareciera que son un recurso que en apariencia siempre está disponible, la dieta y estrategia de forrajeo de los murciélagos frugívoros está determinada por su crecimiento, fluctuaciones poblacionales y estado reproductivo (Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fleming, 1986), los cuales están asociados a la

abundancia espacio-temporal de los frutos y a sus características nutricionales (Dinerstein, 1986; Fleming, 1992).

Por ejemplo, la dieta de los murciélagos frugívoros Neotropicales se basa en alimentos ricos en carbohidratos y agua pero son considerados pobres en nitrógeno (N), por lo que el consumo de insectos ha sido sugerido por varios autores como un medio para obtener la proteína necesaria para su crecimiento y reproducción (Gardner, 1977; Thomas, 1984; Courts, 1998). Por el contrario, se ha demostrado experimentalmente que algunas especies son capaces de cubrir sus requerimientos de proteína con una dieta exclusiva de frutos, sin tener que ingerir insectos u otros recursos de alto valor proteico (Herbst, 1986; Delorme y Thomas, 1999). Por lo tanto, muchas especies de murciélagos frugívoros pueden seleccionar y variar su alimento, especializándose en diferentes especies de plantas o insectos, conforme se tornan disponibles a lo largo del año, cuando la presencia de frutos es escasa (Fleming, 1986).

Tradicionalmente, los estudios enfocados a hábitos alimentarios de murciélagos se han valido de técnicas convencionales, que van desde la evaluación de la disponibilidad de flores y frutos, el análisis del contenido estomacal y fecal (Álvarez y González-Quintero, 1970; Thomas, 1988; Whitaker, 1988), las regurgitaciones y las observaciones directas de animales en libertad (Fleming *et al.*, 1995; Herrera *et al.*, 2002).

En particular, el análisis del contenido estomacal y fecal proporcionan información taxonómica del alimento que el animal ha consumido en las últimas horas o minutos previos a su captura (Hobson y Clark, 1992; Kelly, 2000) por lo que se puede 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 que la composición de la dieta depende de la digestibilidad de los alimentos y en consecuencia se puede sobreestimar la importancia relativa de recursos poco digeribles (Fleming, 1995). Además, la revisión de los contenidos estomacales y fecales no revela información de la proporción del alimento asimilado por el animal y por lo tanto, no son un método apropiado para cuantificar

la importancia nutricional de los recursos alimenticios (Herrera *et al.*, 2001a; Voigt *et al.*, 2005).

Durante las últimas dos décadas se ha incrementado el uso de las variaciones naturales de isótopos estables de carbono (C) y nitrógeno (N) (Martínez del Río y Wolf, 2005; Koch, 2007), como una alternativa a los métodos tradicionales para determinar la dieta y las estrategias de forrajeo que utilizan los animales (De Niro y Epstein, 1978).

Esta técnica permite inferir patrones de alimentación generales, basados en la asimilación de los nutrientes en los tejidos del animal (De Niro y Epstein, 1978; Tieszen *et al.*, 1983; Hobson y Clark, 1992). Esto se debe a que las plantas incorporan los isótopos de C a través de diferentes vías fotosintéticas (C3, C4-CAM), mientras que los isótopos del N son incorporados del suelo a través de la fijación bacteriana. Por su parte, los animales incorporan estos isótopos directamente de las plantas en caso de ser herbívoros o indirectamente si son carnívoros (De Niro y Epstein, 1978).

Además, se puede obtener información de las dietas a mediano o largo plazo dependiendo de la tasa metabólica del tejido analizado (Tieszen *et al.*, 1983; Hobson y Clark, 1992), desde unos pocas horas (aliento y plasma), días (hígado), semanas (sangre), meses (pelo), hasta años (huesos; Wolf *et al.*, 2009; Voigt *et al.* 2010; Tieszen *et al.*, 1983; Hobson y Clark, 1992; Cryan *et al.*, 2004).

El análisis de los isótopos estables de C ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$), se emplea principalmente para determinar si un animal se alimenta de fuentes con distinto origen fotosintético (Hobson y Clark, 1992). Con base en la vía fotosintética, las plantas presentan diferentes proporciones de isótopos estables de $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$, las cuales se incorporan en los tejidos de los consumidores (Vander-Zanden y Rasmussen, 1999). Por ejemplo, las plantas que utilizan el ciclo de Calvin o plantas C3 (árboles y arbustos) tienen un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -27‰ con un rango de -34 a -22‰, mientras que las plantas con vía fotosintética de Hatch-Slack o plantas C4 (la mayoría de los pastos) o las que utilizan el Metabolismo Ácido

Crasuláceo o plantas CAM (cactáceas) tienen un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -12‰ con un rango de -20 a -9‰ (Ambrose y De Niro, 1986). El fraccionamiento trófico de los isótopos estables de C aumenta 1‰ por nivel trófico (Schoeninger y De Niro, 1984; Fry, 1988), debido a que durante la respiración hay una pérdida preferencial de C en forma de $^{12}\text{CO}_2$ durante la oxidación del grupo Acetyl CoA derivado del catabolismo de lípidos, proteínas y carbohidratos (Hobson *et al.*, 1993).

Por su parte, los isótopos estables de N ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) permiten cuantificar la contribución relativa de las fuentes de alimento de origen animal y vegetal en la dieta de un animal, así como determinar su nivel trófico, gracias a un proceso denominado enriquecimiento trófico (Fleming, 1995). Este enriquecimiento trófico consiste en el aumento de la proporción $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ en los tejidos de los consumidores en relación a su alimento debido a que los organismos excretan N preferentemente en forma de ^{14}N (Steele y Daniel, 1978; Peterson y Fry, 1987) dándose un enriquecimiento de ^{15}N en sus tejidos de alrededor de 3.5‰ por nivel trófico (Peterson *et al.*, 1985; Vander Zander y Rasmussen, 2001).

En la actualidad, el análisis de isótopos estables de C y N se ha empleado en varios trabajos. Por ejemplo, para determinar los niveles tróficos y las fuentes de proteína en la dieta de la avifauna en una selva tropical (Herrera *et al.*, 2003) y en un ecosistema desértico (Herrera *et al.*, 2013), y para evaluar la importancia relativa de las semillas producidas por plantas (C3 y C4-MAC) y de los insectos como fuentes de proteína para el ratón *Liomys pictus* en una selva baja caducifolia (Ramírez y Herrera, 2010).

Este enfoque ha sido también utilizado en murciélagos. Por ejemplo, Herrera *et al.* (2001b), evaluaron a través de isótopos estables de C y N la importancia relativa de plantas e insectos como fuentes de proteína en dos especies de murciélagos: *A. jamaicensis* (frugívoro) y *G. soricina* (nectarívoro), en el caso de *A. jamaicensis* se concluyó que obtuvo todos sus requerimientos proteicos exclusivamente de recursos vegetales sin variaciones estacionales ni sexuales. En contraste, *G. soricina* dependió principalmente de insectos, excepto

en las hembras que hacen un uso equivalente de plantas e insectos a principios de la estación lluviosa y a mediados de la estación seca.

Del mismo modo, Herrera *et al.* (1993), con el uso de isótopos estables de C, encontraron que el murciélago *Antrozous pallidus* (Vespertilionidae), presenta una variación geográfica significativa en la composición de C durante los periodos de floración de cactáceas y agaváceas (plantas CAM). Este patrón isotópico indica que este murciélago probablemente visita las flores para alimentarse de los insectos, lo que permite la polinización de plantas CAM y al mismo tiempo podría representar un estadio temprano en la evolución de la nectarivoría y la frugivoría en la familia Vespertilionidae.

El Valle de Tehuacán es reconocido por su gran riqueza vegetal, particularmente en Zapotitlán de las Salinas sobresalen los grandes bosques de cactáceas, esto hace que el uso de las fuentes CAM de alimento predominen sobre las fuentes C3 en los murciélagos nectarívoros de ambientes desérticos (Herrera *et al.*, 2013); sin embargo, la importancia de estos ecosistemas en los murciélagos frugívoros no se ha estudiado con detalle. Además del papel ecológico que juegan estas especies frugívoras al considerarlos uno de los principales dispersores de semillas, lo que provoca la regeneración de bosques. Por tal motivo, el presente estudio se realizó con el propósito de examinar la importancia de las fuentes de alimento CAM para las especies de murciélagos frugívoros del desierto de Tehuacán, en la comunidad de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

- Determinar la derivación estacional de la proteína en la quiropterofauna frugívora de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

2.2. Objetivos Particulares

- Determinar la composición isotópica de C y N de frutos e insectos en la zona de estudio.
- Determinar la composición isotópica de C y N de las muestras de sangre de la quiropterofauna frugívora.
- Analizar el contenido de las excretas para determinar el uso de plantas e insectos como alimento.

3. HIPÓTESIS

Los frutos predominan en la alimentación de las especies de murciélagos frugívoros en ambas temporadas de estudio en Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

3.1. Predicciones

1. La contribución relativa de las fuentes de alimento CAM será mayor que la de las fuentes C3 en las temporadas de secas y de lluvias.
2. Los contenidos de las heces estarán compuestos principalmente por semillas y pulpa de frutos.

4. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán se localiza en el Centro de la República Mexicana, y comprende parte de los estados de Puebla y Oaxaca. Su superficie abarca aproximadamente 490,186 hectáreas, donde se presentan diferentes tipos de vegetación, como matorrales secos (matorral xerófilo), pastizales y bosques de diferentes tipos. En esta región existen aproximadamente 2,703 especies de plantas, de las cuales, cerca del 30% son endémicas de esta región (Toledo *et al.*, 2001).

Particularmente, el Valle de Tehuacán presenta condiciones climáticas menos drásticas que son muy diferentes a otras zonas áridas de latitudes más altas, como heladas escasas, temperaturas menores a 40° C (García, 1981), y condiciones limitantes de humedad y lluvias impredecibles (Valiente-Banuet *et al.*, 1991). El Valle también es reconocido por su sorprendente riqueza vegetal, en la que predominan especies de afinidad Neotropical (Dávila *et al.*, 1993; IUCN, 1990; Smith, 1965), y grandes bosques de cactáceas, por lo que es considerado como el centro de diversificación de las cactáceas columnares, con 45 de las 75 especies conocidas para México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996), que alcanzan densidades de 1200 a 1800 individuos por hectárea (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Godínez-Álvarez, 1998).

Los periodos de floración y fructificación de cactáceas se presentan en primavera y verano en la parte Norte del Valle (Rzedowski, 1981; Valiente-Banuet *et al.*, 1996), mientras que en la parte Sur la vegetación es selva baja caducifolia, con especies que florecen en invierno y otoño (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

Los estudios de la fauna de vertebrados en este Valle son escasos, pero la información generada señala que existe una alta diversidad de diferentes grupos (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996).

4.1. Zapotitlán de las Salinas, Puebla

La comunidad de Zapotitlán de las Salinas, se localiza al Sureste del estado de Puebla y se encuentra enclavada en la porción Suroccidental del Valle de Tehuacán. Se ubica en los 18° 20' N, 97° 28' W y comprende una superficie aproximada de 86.76 km² (García, 1981; Toledo *et al.*, 2001; Figura 1).

El clima es cálido y semiárido, determinado principalmente por la Sierra Madre Oriental que detiene las corrientes de viento cargado de humedad provenientes del Golfo de México, formando una sombra de montaña sobre el Valle (Zavala, 1980). La zona presenta un régimen de lluvias de verano, con una precipitación anual de 380 mm y una temperatura promedio de 21.2 °C (García y Falcón, 1993; Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

El suelo está constituido principalmente de yeso y roca caliza, con altos contenidos de salinidad (Toledo *et al.*, 2001). La vegetación está representada principalmente por “tetecheras”, donde *Neobuxbaumia tetetzo* es muy abundante y sobresale notablemente ya que alcanza alturas de 8 m. También se presentan algunos matorrales de *Mimosa luisana*, *Agave marmorata*, *A. macroacantha*, el izotal (*Yucca periculosa*) y los cardonales (*Mitrocereus fulviceps*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Neobuxbaumia macrocephala* y *N. mezcalaensis*; Osorio-Beristain *et al.*, 1996). En el Centro de Zapotitlán de las Salinas se puede encontrar vegetación introducida como *Phoenix dactylifera*, *Manilkara zapota* y *Psidium guajava* y otras como *Ficus* spp. que representan un papel muy importante para el equilibrio ecológico de este ecosistema.

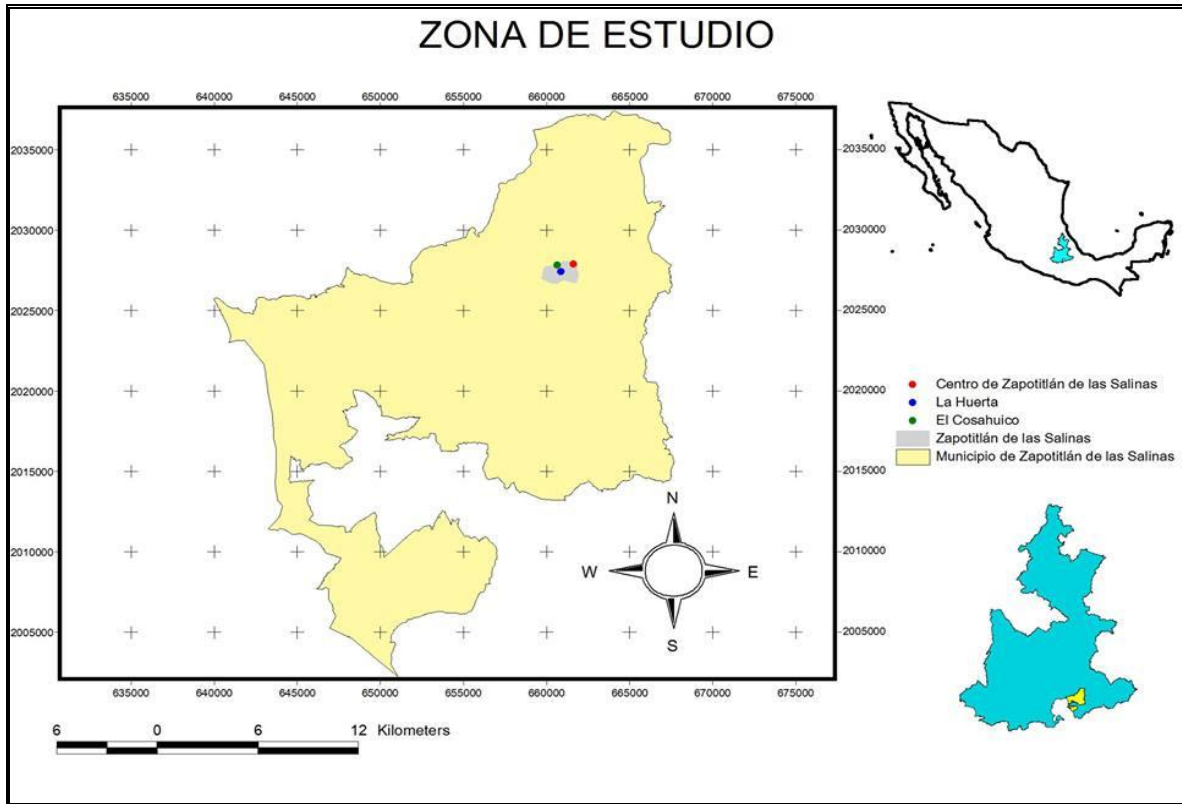


Figura 1. Localización geográfica de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

4.2. Sitios de muestreo

Los lugares de muestreo fueron seleccionados con base en características distintivas propias de los murciélagos frugívoros, como vegetación abundante donde pueden encontrar alimento y al mismo tiempo un lugar de percha para alimentarse; o bien lugares donde puedan hidratarse.

- a) “El Cosahuico” (18°20' 04.0"N, 097°28'47.7"W, 1544 msnm), es una zona perturbada en el que se encuentra un estanque de agua. El sitio está caracterizado por vegetación diversa de cactáceas y agaváceas y por algunos árboles frutales como *P. dactylifera* y *S. palmeri* (Figura 2).



Figura 2. El Cosahuico

- a) “La Huerta”, (18°20' 02.4"N, 097°28'40.6"W, 1547 msnm) es un balneario bien definido por abundante vegetación de árboles frutales como *M. zapota*, *P. dactylifera*, *P. guajava* y *Sideroxylon palmeri*, entre otros (Figura 3).



Figura 3. Balneario La Huerta.

- b) El centro de Zapotitlán de las Salinas (18°19' 49.4" N, 097°28' 32.3"W, 1502 msnm) está caracterizado por la presencia de diversas especies de frutales como *M. zapota*, *S. palmeri*, *P. guajava* y *Ficus* spp. (Figura 4).



Figura 4. Centro de Zapotitlán de las Salinas.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Capturas

Se realizaron seis salidas de cinco días de duración cada mes a la zona de estudio a partir de marzo de 2012. La temporada de secas abarcó los meses de marzo a mayo y la de lluvias de junio a agosto. Los muestreos de murciélagos consistieron en cinco noches de captura con cinco redes de niebla de 6 x 3 m abiertas durante un periodo de cinco horas cada noche, con una revisión cada 20 a 30 minutos (Kunz, 1988, Sosa *et al.*, 2008). Las redes fueron colocadas entre la vegetación y cerca de estanques de agua. Todos los organismos capturados fueron identificados con ayuda de claves para murciélagos (Medellín *et al.*, 2008), además se registró la hora, fecha y sitio de captura.

5.2. Colecta y preparación de frutos e insectos

Durante el periodo de muestreo, se colectaron frutos carnosos colectados cerca de los sitios de captura de los murciélagos (Hernández-Montero, 2009). Al mismo tiempo, se colectaron insectos con una lámpara de luz negra colocada a partir del inicio de captura, dejándola durante tres horas por tres noches por periodo de muestreo en condiciones sin viento ni lluvia. Los insectos fueron preservados en alcohol al 70% (Medina-Gaud, 1977). Los frutos e insectos fueron identificados taxonómicamente en el Laboratorio de Química Analítica y Biotecnología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Posteriormente, se tomó una porción de pulpa de los frutos, y de las partes blandas de los insectos (cuando fue posible), y se secaron en una estufa a 35-45°C por un periodo de 24 a 48 horas. Para el análisis isotópico, cada una de las muestras secadas fue pulverizada en un mortero y se tomaron de 3 a 4 mg de las muestras de los frutos y de 2 a 3 mg de los órganos internos de los insectos para ser encapsuladas.

5.3. Colecta y preparación de muestras de sangre

Para el análisis isotópico se colectó sangre de cada murciélago capturado. Debido a que este tejido es de origen proteico, el análisis isotópico de C y N proporciona información sobre el origen de la proteína. Además, el tiempo medio de recambio del N y el C en la sangre es de alrededor de 16 días (MacAvoy *et al.*, 2005) lo que permite reconstruir patrones alimentarios a mediano plazo, es decir de 2 a 4 semanas previas a su captura. Se tomaron 80 μ l de sangre mediante una punción con una aguja sobre la vena del antebrazo del murciélago con un microcapilar con heparina (Berg y Kolenbrander, 1970). Las muestras de sangre colectadas se depositaron en viales previamente rotulados y fueron posteriormente secadas al sol. Finalmente, las muestras fueron pulverizadas en un mortero y se encapsuló 1mg de cada muestra.

5.4. Colecta y análisis de heces fecales

Los murciélagos se mantuvieron individualmente en bolsas de manta (15 x 10 cm) por 30 minutos para obtener las excretas y se liberaron en el sitio de captura al final de su procesamiento (Galindo-González *et al.*, 2009). Las heces fecales fueron guardadas en viales rotulados (especie y fecha de captura) y preservadas en alcohol etílico al 70% para posteriormente determinar su composición en el laboratorio. El total de las heces de cada individuo se colocó en una caja Petri y se le agregaron aproximadamente de dos a tres gotas de agua para los componentes macroscópicos los cuales fueron clasificados en tres categorías: a) pulpa de frutos, b) semillas y c) partes de insectos (Whitaker, 1988). Las piezas separadas fueron identificadas mediante un microscopio óptico (Olympus CH40, ocular 10X).

5.5. Análisis Isotópico

Las muestras de sangre, así como la pulpa de los frutos e insectos fueron enviadas a la Universidad de Miami (E.U.A) para analizar su proporción de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, mediante un analizador de C y N (EurovectorTM, Manchester, Reino Unido) conectado a un espectrómetro de masas (GV IsoprimeTM, Manchester, Reino Unido).

Este análisis consiste en la comparación de las variaciones isotópicas representadas por un parámetro denominado δX , donde X corresponde al isótopo estable más pesado y expresa la desviación en partes por mil (‰) de las muestras con respecto a un estándar establecido: la piedra caliza marina Pee Dee Belemnite (PDB) para el C, y el nitrógeno atmosférico para el N (Farquhar *et al.* 1989; Peterson and Fry, 1987), a partir de la siguiente ecuación:

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

Dónde:

X: representa el isótopo correspondiente (^{13}C o ^{15}N), y

R: es la proporción de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ del estándar de referencia y las muestras.

El error estimado de las mediciones fue de ± 0.1 ‰ como medidas de error tanto para el C como para el N.

5.6. Contribución relativa de fuentes CAM y C3 de alimento

Para calcular la proporción de C asimilado a partir de fuentes CAM, se utilizó la siguiente ecuación:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{murciélago}} = P (\delta^{13}\text{C}_{\text{fuentes CAM}} + F) + (1-P) (\delta^{13}\text{C}_{\text{fuentes C3}} + F)$$

Dónde:

P= % fuentes CAM;

(1-P)= % fuentes C3;

F= factor de enriquecimiento trófico para el C; para este estudio se consideró un valor de 1‰;

$\delta^{13}\text{C}_{\text{fuentes CAM}}$ = valor promedio de plantas CAM;

$\delta^{13}\text{C}_{\text{fuentes C3}}$ = valor promedio de plantas C3;

$\delta^{13}\text{C}_{\text{murciélago}}$ = valor del $\delta^{13}\text{C}$ del murciélago;

Con los datos obtenidos de las proporciones de C asimilado, se calcularon los porcentajes de contribución a la dieta de las fuentes CAM ($\% = p \times 100$), tanto para la temporada seca (marzo, abril y mayo) como la lluviosa (junio, julio y agosto).

5.7. Análisis estadístico

Se llevaron a cabo análisis de varianza de una vía (ANOVA) para comparar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los alimentos y de la sangre de las especies de murciélagos frugívoros para buscar variaciones significativas entre ellos. En el caso del análisis de la importancia relativa de fuentes de alimento CAM y C3, se utilizó como variable dependiente la contribución relativa de fuentes CAM. Cuando el ANOVA indicaba diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) se realizó una Post-hoc (Tukey HSD). Dichos análisis solo se llevaron a cabo en las especies *A. jamaicensis* y *S. hondurensis*, debido al tamaño de muestra reducido de las otras especies. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica (Statsoft 2010). Para la presentación de los datos del porcentaje de alimento encontrado en las excretas, de la composición isotópica (‰) de las muestras de sangre y de los alimentos y de la contribución relativa (%) se utilizó estadística descriptiva.

6. RESULTADOS

Se capturaron 87 individuos, pertenecientes a las especies *Artibeus jamaicensis* (11 individuos), *A. lituratus* (18 individuos), *Sturnira hondurensis* (31 individuos) y *S. parvidens* (27 individuos), de las cuales se obtuvieron 66 muestras de sangre y 61 muestras de excretas. En la colecta de frutos en total se obtuvieron 10 muestras, que pertenecen a las familias Cactaceae, Moraceae, Myrtaceae y Sapotaceae. Los insectos colectados pertenecen a los órdenes Coleóptera, Hemiptera, Hymenoptera y Lepidoptera.

6.1. Composición isotópica

Con base en los valores isotópicos de C y N, se colectaron cuatro tipos de alimentos: frutos C3, frutos CAM, insectos C3 e insectos CAM (Tabla 1, Figura 5). Hubieron diferencias significativas entre los cuatro grupos de alimento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($F_{(3,19)}=83.109$; $p<0.00001$), las diferencias significativas se encontraron entre los frutos C3 y los frutos CAM ($p<0.0001$), entre los frutos C3 y los insectos C3 ($p<0.0001$), entre los frutos C3 y los insectos CAM ($p<0.0001$), entre los frutos CAM y los insectos C3 ($P<0.0001$), y entre los insectos C3 y los insectos CAM ($p<0.0002$). No existieron diferencias significativas en los $\delta^{15}\text{N}$ entre los grupos de alimento ($F_{(3,19)}=1.7577$; $p=0.18$).

Tabla 1. Valores isotópicos de C y N de los alimentos (media \pm D. S.).

Fuente	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Frutos C3	5	-28.4 ± 1.43	7.8 ± 0.81
Frutos CAM	5	-14.3 ± 0.55	6.2 ± 4.84
Insectos C3	11	-23.2 ± 1.25	9.3 ± 2.54
Insectos CAM	2	-16.0 ± 4.44	10.8 ± 1.59

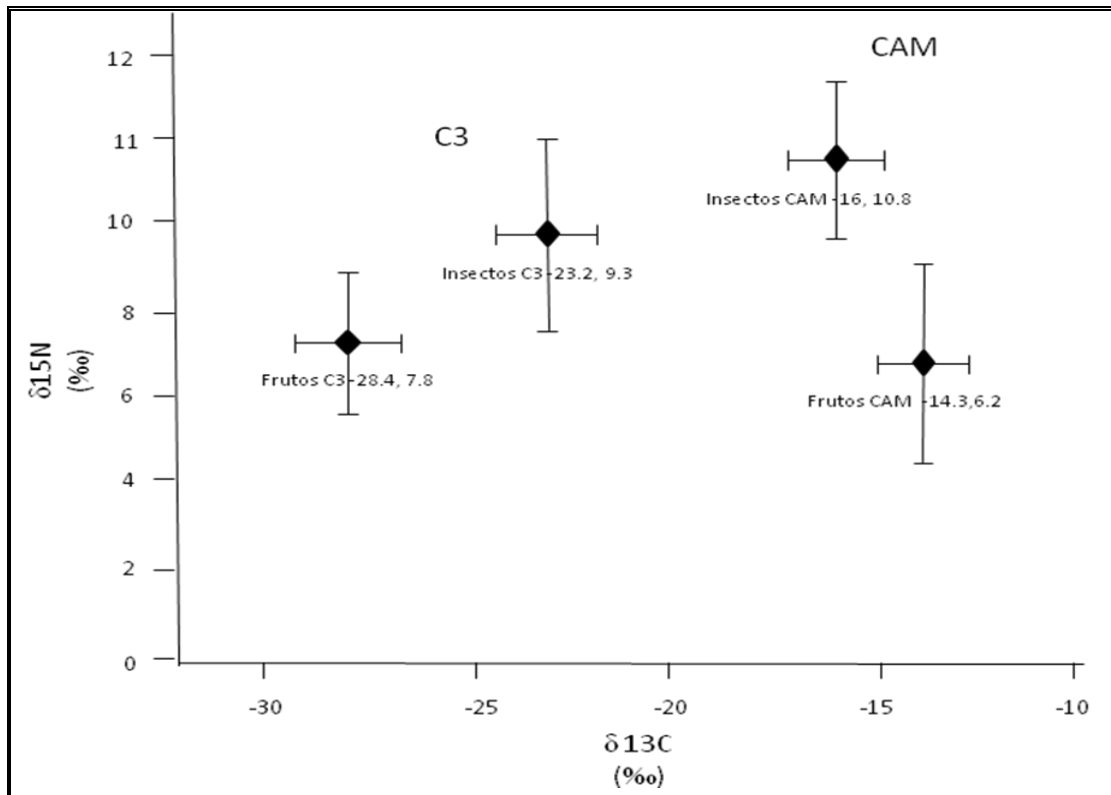


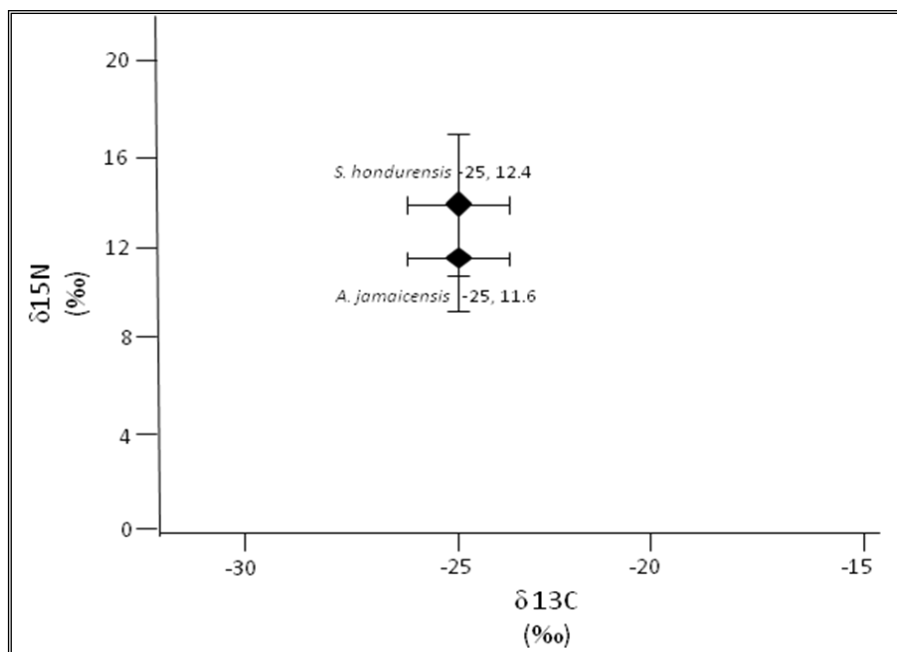
Figura 5. Composición de isótopos estables de C y N (media ± D.S.) de los alimentos.

Hubieron diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la sangre en las temporadas seca y lluviosa en *A. jamaicensis* ($F_{(1,9)}=6.2136$; $p<0.03$) y *S. hondurensis* ($F_{(1,29)}=4.6355$; $p<0.03$), mientras que no las hubo en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (*A. jamaicensis*: $F_{(1,9)}=0.69048$; $p=0.42749$ y *S. hondurensis* ($F_{(1,29)}=0.99725$; $p=0.32624$; Tabla 2, Figura 6). Debido a que *A. lituratus* y *S. parvidens* presentaron una captura durante la temporada seca y la temporada lluviosa, respectivamente, no se sometieron al análisis estadístico.

Tabla 2. Composición isotópica de C y N de las muestras de sangre (media \pm D.S.) de las cuatro especies de murciélagos frugívoros (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *S. hondurensis* y *S. parvidens*), durante las temporadas seca y lluviosa en Zapotitlán de las Salinas, Pue.

Especie	TEMPORADA SECA (Marzo-Mayo)			TEMPORADA LLUVIOSA (Junio-Agosto)		
	N	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	N	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$
<i>A. jamaicensis</i>	7	-25.0 \pm 0.4	11.6 \pm 0.64	4	-24.2 \pm 0.66	11.3 \pm 0.80
<i>A. lituratus</i>	1	-18.4	16.1	16	-24.5 \pm 0.65	11.3 \pm 0.44
<i>S. hondurensis</i>	9	-25.0 \pm 0.60	12.4 \pm 1.62	22	-24.4 \pm 0.68	12.0 \pm 1.03
<i>S. parvidens</i>	6	-24.8 \pm 0.56	12.2 \pm 1.76	1	-25.1	11.2

(A)



(B)

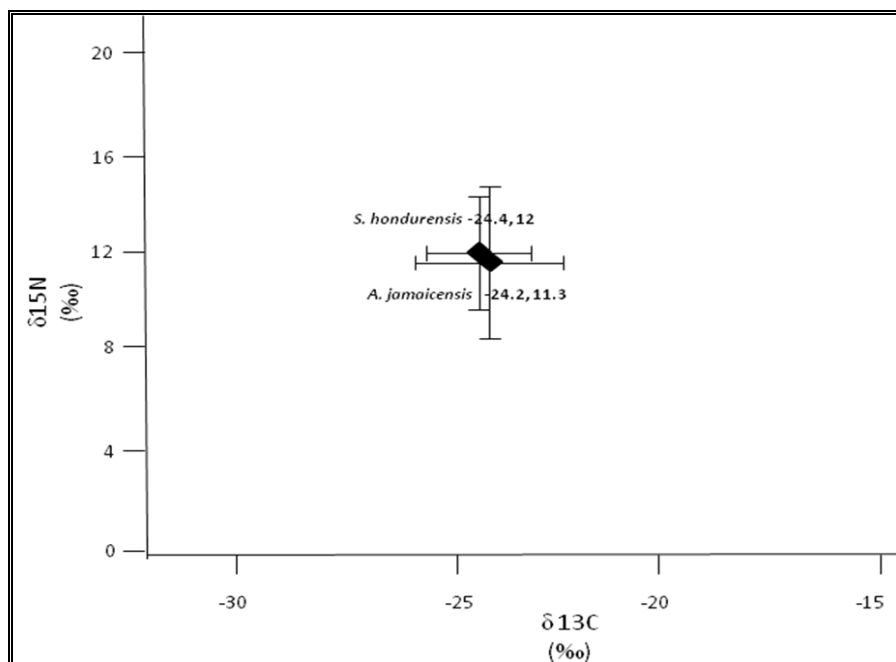


Figura 6. Composición de isótopos estables de C y N (media \pm D.S.) de la sangre de *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* en temporada seca (A) y temporada lluviosa (B).

6.2. Contribución de C de fuentes vegetales CAM y C3

Con base en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, las especies *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* mostraron diferencias en el uso de las fuentes CAM como fuentes de alimento durante las dos temporadas ($F_{(1,9)}=6.2136$; $p<.03$ para *A. jamaicensis* y $F_{(1,29)}=4.6355$; $p<.03$ para *S. hondurensis*). Ambas especies presentaron un mayor uso de las fuentes C3 como fuentes de alimento durante las dos temporadas (Tabla 3, Figura 7). El análisis comparativo no se realizó en *A. lituratus* y *S. parvidens* debido al tamaño de muestra reducido entre temporadas.

Tabla 3. Contribución relativa (media \pm D.S.) de fuentes CAM a la dieta de las especies *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *S. hondurensis* y *S. parvidens* durante las temporadas seca y lluviosa. El porcentaje que falta para alcanzar el 100% corresponde al de plantas C3 en la dieta.

Especie	N	TEMPORADA SECA (Marzo-Mayo)	N	TEMPORADA LLUVIOSA (Junio-Agosto)
<i>A. jamaicensis</i>	7	16.86 \pm 2.78	4	22.40 \pm 4.70
<i>A. lituratus</i>	1	64.09	16	20.59 \pm 4.65
<i>S. hondurensis</i>	9	17.16 \pm 4.27	22	21.16 \pm 4.85
<i>S. parvidens</i>	6	18.78 \pm 3.98	1	16.43
Total	23	29.22 \pm 3.68	43	19.81 \pm 4.73

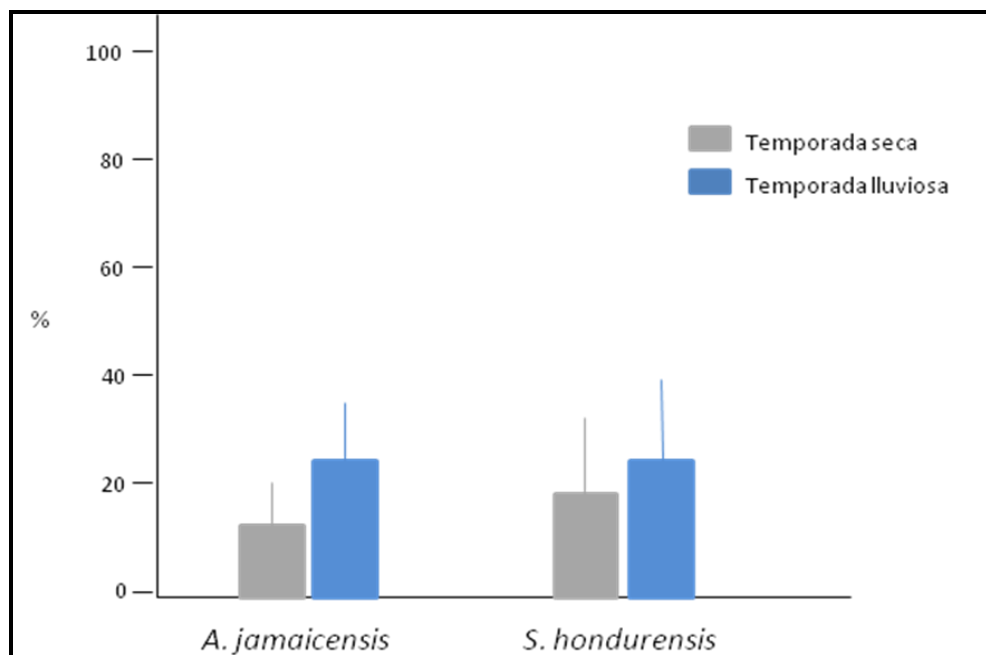


Figura 7. Porcentaje de contribución (promedio \pm D.S.) de las fuentes CAM a la dieta de la especies *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* en las temporadas seca y lluviosa.

6.3. Análisis de heces fecales

La composición de las heces fecales de las especies capturadas consistió principalmente de restos de pulpa, semillas y partes de insectos. Durante la temporada seca, en las cuatro especies se encontraron mayormente restos de pulpa, con un porcentaje medio de semillas; solo *S. parvidens* presentó un porcentaje mínimo de restos de insectos. Para la temporada lluviosa, en *A. jamaicensis* se encontró exclusivamente restos de pulpa, *S. parvidens* presentó un porcentaje casi exclusivo de pulpa con la presencia mínima de semillas, mientras que *A. lituratus* y *S. hondurensis*, presentaron una cantidad mínima de semillas con una presencia media de insectos y un mayor porcentaje de pulpa (Tabla 4).

Tabla 4. Porcentaje de elementos identificados en las heces fecales de las especies *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *S. hondurensis* y *S. parvidens*. El porcentaje corresponde al número total promedio de restos (media \pm D.S) de cada elemento encontrado en las excretas de las especies por temporada.

Especie	n	TEMPORADA SECA (Marzo-Mayo)			N	TEMPORADA LLUVIOSA (Junio-Agosto)		
		Semillas	Pulpa	Insectos		Semillas	Pulpa	Insectos
<i>A. jamaicensis</i>	7	25 \pm 19.8	75 \pm 16.6	0	3	0	100	0
<i>A. lituratus</i>	2	2 \pm 0.22	98 \pm 8.57	0	12	10 \pm 5.72	84 \pm 14	6 \pm 2.3
<i>S. hondurensis</i>	8	6 \pm 1.24	94 \pm 16.9	0	2	2 \pm 0.64	85 \pm 10.3	13 \pm 1.7
<i>S. parvidens</i>	9	23 \pm 1.88	76 \pm 4.01	1 \pm 0.13	18	7 \pm 0.14	93 \pm 1.7	0

Los restos de pulpa encontrados en las heces fecales de todas las especies pertenecen principalmente a *Manilkara zapota* (chicozapote), mientras que la mayoría de las semillas fueron de *Ficus* spp. y los restos de insectos fueron del orden Himenóptera (Tabla 5 y 6).

Tabla 5. Porcentaje de elementos identificados en las heces fecales de las especies *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *S. hondurensis* y *S. parvidens*. Los valores representan el porcentaje en relación al número total encontrado por elemento durante la temporada seca.

Especie	TEMPORADA SECA (Marzo-Mayo)					
	Semillas		Pulpa		Insectos	
	Especie	Porcentaje	Especie	Porcentaje	Orden	Porcentaje
<i>A. jamaicensis</i>	<i>Ficus</i> spp.	99.3	<i>M. zapota</i>	63.3	-----	-----
	<i>S. pruinosis</i>	0.7	<i>S. palmeri</i>	34.7		
			<i>S. pruinosis</i>	2		
<i>A. lituratus</i>	<i>Ficus</i> spp.	86.3	<i>M. zapota</i>	56.4	-----	-----
	<i>S. pruinosis</i>	13.7	<i>S. pruinosis</i>	43.6		
<i>S. hondurensis</i>	<i>Ficus</i> spp.	100	<i>M. zapota</i>	72.61	-----	-----
			<i>S. palmeri</i>	27.39		
<i>S. parvidens</i>	<i>Ficus</i> spp.	98.9	<i>M. zapota</i>	39.2	Himenóptera	86.11
	Otros	1.1	<i>S. palmeri</i>	58.65	Díptera	13.89

Tabla 6. Porcentaje de elementos identificados en las heces fecales de las especies *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *S. hondurensis* y *S. parvidens*. Los valores representan el porcentaje en relación al número total encontrado por elemento durante la temporada lluviosa.

Especie	TEMPORADA LLUVIOSA (Junio-Julio)					
	Semillas		Pulpa		Insectos	
	Especie	Porcentaje	Especie	Porcentaje	Orden	Porcentaje
<i>A. jamaicensis</i>	-----	-----	<i>M. zapota</i>	100	-----	-----
<i>A. lituratus</i>	<i>Ficus</i> spp.	100	<i>M. zapota</i>	85.73	Himenóptera	50.49
			<i>S. pruinosus</i>	14.27	Díptera	49.51
<i>S. hondurensis</i>	<i>Ficus</i> spp.	100	<i>M. zapota</i>	91.01	Himenóptera	95.27
			<i>S. palmeri</i>	8.65	Díptera	4.73
			Otros	0.34		
<i>S. parvidens</i>	Otros		<i>M. zapota</i>	100	-----	-----

7. DISCUSIÓN

El análisis de la composición isotópica de C separó en cuatro tipos los alimentos colectados: frutos C3, frutos CAM, insectos C3 e insectos CAM. En la sangre, el análisis isotópico reveló que *A. jamaicensis* y *S. hondurensis*, especies frugívoras de la quiroptero fauna de Zapotitlán de las Salinas, se alimentan principalmente de fuentes C3 (frutos) durante la primavera y el verano, que corresponden a los periodos de secas y de lluvias, respectivamente. Por otro lado, estos resultados contrastan con mi hipótesis ya que la contribución de fuentes CAM como alimento no fue significativa en ninguna especie en las temporadas de secas y de lluvias.

Con el análisis del contenido de heces fecales se confirma el análisis isotópico, pues la presencia de pulpa y semillas fueron los elementos más representativos, solo en las heces fecales de *S. hondurensis* se encontró una cantidad mínima de restos de insectos durante la temporada de lluvias. Con base en el análisis se demostró que estas especies consumieron con alta frecuencia frutos de *Ficus* spp. y de *M. zapota*, que posiblemente consumen en las Selvas Bajas que rodean al Valle y que están situadas a distancias aproximadas de 15 a 20 km de Zapotitlán de las Salinas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). *A. jamaicensis* es una especie conocida por la considerable distancia que recorre para alimentarse (Tuttle, 1968), lo que podría explicar que en ninguna temporada se encontraran restos de insectos en sus heces. En el caso de *A. jamaicensis*, Herrera *et al.* (2001b), encontraron semillas de varias especies de *Ficus* en las heces a lo largo de un año.

El uso de estos taxos se debe a características distintivas o síndromes como resultado de la interacción entre animales y plantas (Íñiguez-Dávalos, 2005). El síndrome de quiropterocoria, por medio del cual las plantas atraen a los murciélagos para que dispersen sus semillas, se caracteriza por la presencia de frutos expuestos fuera del follaje, de colores inconspicuos, verdes o pardos, con aromas fuertes y con cáscaras suaves (Van der Pijl, 1957; Heithaus, 1982; Fleming, 1988). Por otra parte, la disponibilidad espacio temporal de los recursos es uno de los factores que tiene una mayor influencia sobre el grado de

selectividad en la alimentación de los murciélagos frugívoros (Fleming, 1986). Dependiendo de su disponibilidad, estos mamíferos se alimentan de plantas con un patrón fenológico de tipo “big-bang” o sincrónico, que se caracteriza por la producción de un gran número de frutos durante un periodo breve (por ejemplo, las plantas del género *Ficus*), o bien con una fenología tipo “steady state” o asincrónica, en donde la producción de frutos es reducida pero continua (por ejemplo: *Piper*, *Solanum* y *Cecropia*; Dumont, 2003; Elangovan *et al.*, 1999).

Además, los murciélagos frugívoros se alimentan principalmente de frutos de plantas pioneras y primarias, por lo que desempeñan un papel fundamental en la composición y estructura de las comunidades vegetales, así como en los procesos de regeneración y sucesión de bosques. Por otra parte, son los principales dispersores del género *Ficus* cuyas especies son de vital importancia para el mantenimiento de las poblaciones de frugívoros debido a que son una fuente constante de alimento durante el año, pero sobre todo durante las épocas críticas cuando los recursos son limitados (Galindo, 1998; Muscarella y Fleming, 2007). De igual forma dispersan semillas de especies de importancia económica como las del árbol del chicle (*M. zapota*), del cual se aprovecha su madera, frutos y savia (Kunz *et al.*, 2011).

La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán es ampliamente dominada por cactáceas columnares y matorrales, los cuales presentan una alta productividad anual de flores, frutos y tejidos suculentos. Esta característica al parecer, permite que algunos murciélagos de hábitos herbívoros sean residentes en el Valle (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

Por otra parte, varios autores han postulado que los murciélagos frugívoros suplementan su dieta con proteína derivada de los insectos (Ayala y D’Alessandro, 1973; Heithaus *et al.*, 1975; Gardner, 1977; Thomas, 1984). Sin embargo, Wendeln *et al.* (2000), realizaron un estudio de los valores nutricionales de varias especies de *Ficus*, concluyendo que los murciélagos frugívoros podrían obtener un conjunto de nutrientes completo (aminoácidos esenciales y minerales) al alimentarse de una mezcla de varias especies de *Ficus*. En este estudio, la

presencia de semillas de diferentes especies de *Ficus* en las heces de *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* fue representativa por lo que se podría pensar en un escenario similar al propuesto por Wendeln *et al.* (2000) y proponer que los frutos de *Ficus*, representen una fuente confiable de alimento para satisfacer los requerimientos necesarios de proteína para estas especies.

Aún no es clara la razón por la cual algunas especies frugívoras recurren estacionalmente al consumo de insectos y otras no. Por ejemplo, en *S. liliium* y *Carollia brevicauda* la contribución de insectos a su dieta es importante (Herrera *et al.*, 2002). Por otro lado, Herrera *et al.* (2001a) indican que especies como *A. jamaicensis* y *S. liliium* obtienen el aporte proteico necesario exclusivamente con el consumo de frutos como *Piper* spp., *Ficus* spp. y *Cecropia obtusifolia*; o bien que en *A. jamaicensis*, *Uroderma bilobatum* y *Dermanura phaeotis*, los recursos vegetales son su principal fuente de proteína (Herrera *et al.*, 2002).

Una posible explicación podría ser que los requerimientos de N difieren entre especies y que las especies con altos requerimientos proteicos son forzados a complementar su dieta con insectos cuando los frutos son escasos. Por ejemplo, Delorme y Thomas, (1996) y Herrera *et al.* (2001a) indican que *C. perspicillata* y *A. jamaicensis*, son capaces de obtener sus requerimientos de proteína con el consumo exclusivo de frutos debido a que sus requerimientos de N son bajos (292.8 mg kg^{-0.75} de N al día para *C. perspicillata* y 213.7 mg kg^{-0.75} de N al día para *A. jamaicensis*). Los frutos de *Ficus* son relativamente ricos en proteína; por ejemplo *Ficus* spp. contienen 1.98% (Herrera *et al.*, 2002) y *F. ovalis* 0.57% de N (Herbst, 1986).

Estos resultados, nos muestran que *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* logran cubrir sus requerimientos de proteína con una dieta exclusiva de frutos C3. De manera similar, la composición isotópica y el examen de excretas de *A. jamaicensis* demostró que esta especie se alimenta principalmente de frutos de varias especies de *Ficus* en Chamela, Jalisco (Herrera *et al.*, 2001b).

8. CONCLUSIONES

1. Las fuentes alimenticias (frutos e insectos) fueron separados por su composición isotópica de C.
2. La composición isotópica de C de las muestras de sangre demostró que las especies de murciélagos frugívoros: *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* estudiadas en Zapotitlán de las Salinas obtienen sus requerimientos proteínicos a partir del consumo de los frutos de plantas C3 sin mostrar variaciones entre temporadas (seca y lluviosa).
3. Las fuentes de origen CAM no fueron un elemento importante en la contribución proteínica para estas especies frugívoras.
4. *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* podrían considerarse como murciélagos especialistas en frutos de *Ficus* spp. (Moraceae) y *M. zapota* (Sapotaceae).
5. *A. jamaicensis* y *S. hondurensis* no hacen uso del consumo de insectos para suplementar su dieta.

9. LITERATURA CITADA

- Álvarez, T., y L. González-Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 18: 137-165.
- Ambrose, S. H. y M.J. De Niro. 1986. The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia*. 69: 395-406.
- Ayala, S. C., y A. D'Alessandro. 1973. Insect feeding behavior of some Colombian fruit-eating bats. *Journal of Mammalogy*. 54: 266-267.
- Berg, C. P. y H. M. Kolenbrander. 1970. Nitrogen metabolism in the mammal. En: Campbell, J. W. (ed.). *Comparative biochemistry of nitrogen metabolism*. Vol. 2. The Vertebrates. Academic Press London, pp. 796-898.
- Bonaccorso, J. F. y S. R. Humphrey. 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. *Tropical Rain Forest: The Leeds Symposium*. U. S. A., p 169-183.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. En: Mares, M. A. y D. J. Schmidly (eds.). *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity, and Conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, pp. 167-198.
- Courts, S. E. 1998. Dietary strategies of Old World fruit bats (Megachiroptera: Pteropodidae). How do they obtain sufficient protein. *Mammal Review*. 28: 185-194.
- Cryan, P., M. A. Bogan, R. O. Rye., G. P. Landis y C. L. Kester. 2004. Stable hydrogen isotope analysis of bat hair as evidence for seasonal molt and long-distance migration. *Journal of Mammalogy*. 85(5): 995-1001.
- Dávila, A. P., J. L. Villaseñor, L. R. Medina, R. A. Ramírez, T. A. Salinas, J. Sánchez-Ken y L. P. Tenorio. 1993. *Listado florístico de México. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. U.N.A.M. Instituto de Biología. 195 pp.
- Delorme, M. y D. W. Thomas, 1996. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *Journal of Comparative Physiology, B. Biochemical, Systematic, and Environmental Physiology*. 166: 427-434.

- Delorme, M. y D. W. Thomas. 1999. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomidae fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodide fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative Physiology*. 169: 123-132.
- De Niro, M. J. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica y Cosmochimica Acta*. 42: 495-506.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit eating bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*. 18: 3007-318.
- Dumont, R. E. 2003. Bats and fruit tan ecomorphological approach, 398-429 pp. En: Kunz, T.H. y M.B. Fenton (eds.). *Bat Ecology*. University of Chicago Press. United States of America. 779 pp.
- Dyer, M. I., T. R. Seastedt, C. L. Turner. 1993. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications*. 3:654-665.
- Elangovan, V., G. Marimuthu y T.H. Kunz. 1999. Temporal patterns of individual and group foraging behavior in the short nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*, in south India. *Journal of Tropical Ecology*. 15: 681-687.
- Fa, J.E. y L.M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. Pp. 319-361. En: Ramamoorthy, T. P. R., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological Diversity of Mexico. Origins and distribution*. Oxford University Press, New York. 397 pp.
- Fleming, T. H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. pp. 105-118. En: Estrada, A. y T.H. Fleming (eds.). *Frugivores and Seed dispersal*, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 322 pp.
- Fleming, T. H. 1988. *The short-tailed fruit-bat: a study in plant animal interactions*. The University of Chicago Press, Nueva York. 365 p.
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? 355-391 pp. En: Hunter, M. D., T. Ohgushi, P. W. Price (eds.). *Effects of resources distribution on animal-plant interactions*. Academic Press, San Diego, Calif. 138 pp.

- Fleming, T. H. 1995. The use of stable isotopes to study the diets of plants-visiting bats. *Symposia of the Zoological Society of London*. 67: 99-110.
- Fleming, T. H., y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows and the structure of tropical forests. *Biotropica*. 13: 45-53.
- Fleming, T. H. y V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on the reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*. 75: 845-851.
- Flores-Martínez, J.J., J. Ortega y G. Ibarra-Manríquez. 2000. El hábito alimentario del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 4: 22-39.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*. 33 (5): 1182-1190.
- Galindo, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 73: 57-74.
- Galindo-González, J., G. Vázquez-Domínguez, R. A. R. A. Saldaña-Vázquez y J. R. Hernández-Montero. 2009. A more efficient technique to collect sedes dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*. 25: 205-209.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM. México, 239 pp.
- García, E. y Z. Falcon. 1993. Nuevo *Atlas Porrúa de la República Mexicana*. 9ª ed. Editorial Porrúa, Ciudad de México, 219 pp.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. 293-350 pp. En: Baker, J., J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter (eds.). *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae*. Part. II. *Special Publications, The Museum, Texas Tech University*. 13:1-364.
- Godínez-Álvarez, H. O. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*. 39: 21-31.

- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1946. Biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy*. 26: 347-360.
- Gutierrez, E. 2001. *Importancia de frutos e insectos en la alimentación del murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* (Phyllostomidae) en "Los Tuxtlas", Ver. mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno*. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 47 pp.
- Harper, J. L., 1969. The role of depredation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology*. 22:48-62.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. 321-367 pp. En: Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York. 425 pp.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*. 56: 841-854.
- Herbst, L. H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica*. 18(1): 39-44.
- Hernández-Conrique, D., L. I. Iñiguez-Dávalos y J. F. Storz. 1997. Selective feeding by Phyllostomidae bats fruit bats in a subtropical mountain cloud forest. *Biotropica*. 29: 376-379.
- Hernández-Montero, J. R. 2009. *Riqueza, abundancia, equidad y composición de plantas dispersadas por murciélagos filostómidos en cafetales bajo sombra y fragmento de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz*. Tesis de licenciatura. Universidad Veracruzana. 48 pp.
- 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.

- Herrea, L. G., K. Hobson, D. Estrada, A. Manzo, G. Méndez y V. Sánchez-Cordero. 2001a. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica*. 33: 520-528.
- Herrera, L. G., K. Hobson, L. Mirón, N. Ramírez, G. Méndez y V. Sánchez-Cordero. 2001b. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: Evidence from stable-isotope analysis. *Journal of Mammalogy*. 82 (2): 352-361.
- Herrera, L. G., E. Gutierrez, K. A. Hobson, B. Altube, W. G. Díaz y V. Sánchez-Cordero. 2002. Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats. *Oecologia*. 133: 280-287.
- Herrera, L. G., K. A. Hobson, M. Rodríguez, P. Hernández. 2003. Trophic partitioning in tropical rain forest birds: insights from stable isotope analysis. *Oecologia*. 136: 439-444.
- Herrera, L. G., J. Osorio y M.P. Ibarra. 2013. Asymmetric contribution of isotopically contrasting food sources to vertebrate consumers in a subtropical semi-arid ecosystem. *Biotropica*. 45: 357-364.
- Hobson, K. A., R. T. Alisauska, y R.G. 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 R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissue fractionation. *Condor*. 94:181-188.
- Hodgkison, R. S., T. Balding, A. Zubaid y T. H. Kunz. 2003. Fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae) as seed dispersers and pollinators in a lowland Malaysian rain forest. *Biotropica*. 35: 491-502.
- Iñiguez, L. I. 2005. *Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de La Sierra de Manantlán, Jalisco*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- IUCN. 1990. Centre of plant diversity. *An introduction to the project with guidelines for collaborators*. Parchment (Oxford) Ltd., Kew, Inglaterra. 31 pp.

- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*. 104: 501-526.
- Karp, G. 2007. *Biología celular y molecular*. 6ta. Ed. Editorial interamericana. México. D.F. 928 pp.
- Kelly, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal Zoology*. 78:1-27.
- Koch, P. L. 2007. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. En: Wolf, N., S. A. Carleton, C. Martínez del Río (eds.). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*. 23:17-20.
- Kunz, T. H. 1988. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Whashington, D. C. 533 pp.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Loba y T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1223: 1-38.
- Lehninger, A. L. 1981. *Biochemistry*. 6ª Edición. Worth Publishers, INC.535 pp.
- Loba, T. A., S. A. Mori, F. Blanchard, H. Peckham y P. Charles-Dominique. 2003. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany*. 90: 388-403.
- López, J. E. y C. Vaughan. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica*. 6: 111-119.
- MacAvoy, S., S. Macko y L. Ameson. 2005. Growth versus metabolic tissue replacement in mouse tissues determined by stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology*. 83: 631-641.

- Martín, 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. 494 pp.
- Martínez del Río, C. y B. O. Wolf. 2005. Mass balance models for animal isotopic ecology. En: Wolf, N., S. A. Carleton, C. Martínez del Río (eds.). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*. 23: 17.26.
- Medellín, A. R., T. H. Arita y H. O. Sánchez. 2008. *Identificación de los murciélagos de México*. Clave de campo. Instituto de Ecología, UNAM, México. 79 pp.
- Medina-Gaud. S. 1977. *Manual de procedimientos para Colectar, Preservar y Montar Insectos y Otros Artrópodos*. Universidad de Puerto Rico. 24 pp.
- Muscarella, R. y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*. 82(4): 573-590.
- Orozco-Segovia, A., C. Vasquez-Yanes, M. A. Armelia y N. Correa. 1985. Interacciones entre una población de la especie de *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante, en la región de los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 365-377. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo R. (eds.). *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos Bióticos, Xalapa.
- Osorio-Beristain, O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 59: 35-58.
- Peterson, B. J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review Ecology and Systematics*. 18: 293-320
- Peterson, B. J., R. W. Howart y R. H. Garritt. 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science*. 227: 1361-1363.
- Ramírez-Hernández, G. y L. G. Herrera. 2010. Nutritional importance of seeds and arthropods to painted spiny pocket mice (*Lyomis pictus*): the

effects of season and forest degradation. *Canadian Journal of Zoology*. 88: 1226-1234.

- Rojas-Martínez, A. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiroptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana*. 67: 1-23.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, C. M. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. T. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does e generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*. 26: 1065-1077.
- Roldan, A. I. 1997. *El síndrome del bosque vacío: Es un fenómeno recurrente en los bosques neotropicales*. Tesis de Magister en Ciencias. Universidad de Chile, Santiago. 63 p.
- Romero-Almaraz, 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. 200 pp.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México. 432 pp.
- Schoeninger, M.J., y M.J. De Niro. 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 48: 625-639.
- Smith, Jr., C. E. 1965. Flora, Tehuacan Valley. *Fieldiana Botany*. 31: 101.143.
- Sosa, V. J., E. Hernández- Salazar, D. Hernández-Conrique y A. Castro-Luna. 2008. Murciélagos. 348 pp. En: Manson, R., V. Hernández-Ortíz, S. Galinda y K. Mehltreter (Eds.). *Agroecosistemas cafelateros de Veracruz: Biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología A. C. e Instituto Nacional de Ecología. México.
- Steele, K. W., y R. J. Daniel. 1978. Fractionation of nitrogen isotopes by animals: A further complication to the use of variations in the natural abundance of ¹⁵N for tracer studies. *Journal Agricultural Science*. 90: 7-9.
- Stryer, L. 1990. *Bioquímica*. 3ª. Edición. Editorial Reverté, S.A. Pp. 15-42.

- Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology*. 57: 457-467.
- Thomas, D. W. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. 211-220 pp. En: Kunz, T. H. (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 533 pp.
- Tieszen, L., T. Boutton, K. Tesdahi 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.
- Toledo, A., M. T. Valverde y J. Reyes. 2001. *Las plantas de la Región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 80 pp.
- Tuttle, M. D. 1968. Feeding habits of *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy*. 49:787.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y J. A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neubuxbamia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*. 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and néctar-feeding bats in Mexico. *Journal Tropical Ecology*. 12: 1-17.
- Van der Pijil, L. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterocory). *Acta Botánica Neerlandica*. 6: 29-315.
- Vander Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen. 1999. Primary consumer $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80: 1395-1404.
- Vander Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology Oceanography*. 46: 2061-2066.
- Voigt, C., H. Kelm, J. Bradley y S. Ortmann. 2005. *Dietary Analysis of Plant-visiting Bats*. Pp. 594-600.
- Voigt, C., K. Störgel y D. Dechman. 2010. Refueling while flying: Foraging bats combust food rapidly and directly to power flight. *Ecology*. 91(10): 2908-2917.

- Weis A. E. y M. R. Berenbaum. 1989. Herbivorous insects and green plants. Pp. 123-162. En: Abrahamson W.G. (Ed.). *Plant-animal interactions*. McGraw-Hill, New York.
- Wendeln, M. C., J. R. Runkle, E. V. Kalko. 2000. Nutritional value of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica*. 32: 489-501.
- Whitaker, J. O. 1988. Food habits analysis of insectivorous bats. Pp. 171-190. En: Kunz, T. H. (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 533 pp.
- Wolf, N., S. A. Carleton y C. Martínez del Río. 2009. Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*. 23: 17-26.
- Zavala, H. J. 1980. Estudios ecológicos en el Valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Clasificación de la Vegetación. Tesis de Licenciatura. Ciencias, UNAM. 158 pp.