

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



INTERACCIONES ENTRE *Sturnira ludovici* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) Y PLANTAS DEL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA EN LA SIERRA DE MANANTLAN, JALISCO, MEXICO: UNA APROXIMACION MUTUALISTA.

TESIS PROFESIONAL

PARA OBTENER EL TITULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA
P R E S E N T A

JORGE ERNESTO SCHÖNDUBE FRIEDEWOLD
GUADALAJARA, JALISCO, AGOSTO 1994



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
Facultad de Ciencias Biológicas

Expediente.....

Número

Sección

C. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

P R E S E N T E . -

Manifestamos a usted, que con esta fecha ha sido aprobado el tema de tesis "INTERACCIONES ENTRE Sturnira ludovici (CHIROPTERA:PHYLLOSTOMIDAE) Y PLANTAS DEL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA, EN LA SIERRA DE MANANTLAN JALISCO, MEXICO: UNA APROXIMACION MUTUALISTA" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicha Tesis el M. C. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos.

A T E N T A M E N T E
 "PIENSA Y TRABAJA"



FACULTAD DE
 CIENCIAS BIOLÓGICAS

Las Agujas Zapopan, Jal. 27 de Enero de 1994

EL DIRECTOR

DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

EL SECRETARIO

M. EN C. MA. GEORGINA GUZMAN GODINEZ

c.c.p.- M.C. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos, Director de Tesis.-pte.
 c.c.p.- El expediente del alumno

EPB/MGGG/cglr.

Al contestar este oficio cítese fecha y número

C. DR. FERNANDO ALFARO BUSTAMANTE

Director de la Facultad de Ciencias Biológicas
de la Universidad de Guadalajara.

P R E S E N T E.

Por medio de la presente, nos permitimos informar a usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el (la) Pasante Jorge Ernesto Schondube Friedewold código número 090082396 con el título "INTERACCIONES ENTRE *Sturnira Ludovici* (CHIROPTERA:PHYLLOSTOMIDAE) Y PLANTAS DEL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA, EN LA SIERRA DE MANANTLAN JALISCO, MEXICO:UNA APROXIMACION MUTUALISTA".

consideramos que reúne los meritos necesarios para la impresión de la misma y la realización de los exámenes profesionales respectivos.

Comunicamos la anterior para los fines a que haya lugar.

A T E N T A M E N T E

Guadalajara, Jal. a 25 de Julio de 1994

EL DIRECTOR DE TESIS



M.C. LUIS IGNACIO INIGUEZ DAVALOS

SINODALES

1. DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS
Nombre completo
2. M.C. SERGIO GUERRERO VAZQUEZ
Nombre completo
3. M.C. VICTORIA CARRILLO CAMACHO
Nombre completo



Firma



Firma



Firma

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS.
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA.

INTERACCIONES ENTRE Sturnira ludovici (CHIROPTERA:
PHYLLOSTOMIDAE) Y PLANTAS DEL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA EN LA
SIERRA DE MANANTLAN, JALISCO, MEXICO: UNA APROXIMACION MUTUALISTA.

TESIS DE LICENCIATURA

Jorge Ernesto Schöndube Friedewold
Director de Tesis: M. en C. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos
Asesor de Tesis: Dr. Eulogio Pimienta Barrios

Vosotros que veis en la oscuridad,
decidme, ¿qué habéis descubierto?

Clark Ashton Smith

*Suena una voz en el viento
que te prohíbe el gozo y la risa;
y la Noche te negará
la paz de cielo estrellado;
y el día tendrá un sol,
que te hará anhelar la noche.*

Lord Byron

*No hay nada seguro salvo lo incierto,
lo que no es para todos evidente es lo más oscuro;
sólo cuando quedo atrapado en las dudas puedo estar seguro.
Solo ante los enigmas y no ante las trampas de la Lógica
se rinde el conocimiento para descorrer su telón...*

Francois Villon.

Pa' mi Amá y mi Apá, Elisabeth y Otto, creo que ustedes saben bien por qué.

Pa' la Güera, con un chingo de cariño.

Pa' el David por ser mi sangre (sensu Holdstock).

Para mi Oma, con todo mi amor.

Para Nacho, Chuta Domene, el M.C. Genaro Gabriel Ortiz, y el Dr. Pimienta, mis mejores maestros.

Para Marisela Sosa, murcielaquera sudamericana. Descansa en paz buena amiga.

Pa' los hijos de la noche, esas sombras llamadas "murciégalos".

AGRADECIMIENTOS:

Al M.C. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos (Nacho) por su amistad, la dirección de este proyecto, la corrección del manuscrito, su apoyo constante, las tazas de café, por presentarme a esos peludos seres voladores llamados murciélagos y haberme aguantado más de un año.

Al M.C. Enrique Jardel Pelaez, Director del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad, por su apoyo y confianza al haber fungido como mi tutor académico durante la realización de esta tesis.

Al Dr. Eulogio Pimienta Barrios por todos los apoyos que me brindó durante mi carrera, su confianza, consejos y regaños. Por abrirme las puertas de su laboratorio y permitirme realizar ahí los análisis de nutrimentos de mis frutos.

A mis sinodales de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Guadalajara: Dr. Eulogio Pimienta Barrios, M.C. Victoria Carrillo, y M.C. Sergio Guerrero, por sus correcciones y aportaciones a mi proyecto.

A la administración del IMECBIO, por aceptarme como alumno único, lidiar con mis calificaciones, facilitarme mis salidas de campo y permitirme subir a Las Joyas en muchas ocasiones sin estar calendarizado.

A la Coordinación de Investigación del Area de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara, por la beca otorgada para la realización de este proyecto.

Al M.C. Ramón Cuevas G., y al M.C. Francisco Santana por su apoyo en la identificación de las especies vegetales con las cuales trabajé.

A Victor Sánchez, Ruben Ramírez, y Francisco Hernández por todas las facilidades y ayuda brindadas durante mis estancias de trabajo en la Estación Científica Las Joyas. A Ludi, Meche, Norma, y Chela por hacer posible mi trabajo de campo al cocinar de maravilla, hacer las mejores tortillas del mundo y servirme doble ración en cada comida.

A mi "asis" Lilia Margarita Leon, por sus desvelos, desmañadas, y largas horas de compañía durante la primera fase del trabajo de campo. Sin ella este trabajo nunca hubiera escapado al caos inicial en el que se vió envuelto.

A David Hernández Conrique, compañero de proyecto, competencia y compinche de largas noches de captura, por su ayuda en el campo, las discusiones, y toda la información compartida.

A mi Ales, el Zanate, y el Panchito, por esas noches de dominó en Las Joyas y un inolvidable día de campo en el Almeal.

Al Tosca, el Ales, el Zanate, el Panchito, la Churros, Nepote, Auxilio, Jaime y los demás estudiantes de la SCA, y todos los voluntarios que chambearon conmigo de día y de noche para terminar este proyecto.

A Luci, por su apoyo, paciencia, y ayuda invaluable durante las dos semanas que tardamos en analizar los nutrimentos de los frutos y las excretas en el Laboratorio de Fisiología Vegetal.

A la Jefa Contreras, por su amistad, alegría, interrupciones, sus chiles rellenos, levantadas de ánimo, y compartir su amor por la vida y las aves conmigo.

A David Valenzuela, mi hermano. Por su cariño, entusiasmo, ideas, y por haber impedido que me convirtiera en antropólogo.

A los "Uy Uy Uy" (D.M., He Man, Chanflas, Lacrin, Abdul, y el negro Masagua) por soportar a un elfo pelon, y por las cabezas de dragón que cuelgan sobre mi chimenea.

Al Eric por su música, y la pasión compartida por el "Bosque Mitago".

A los caballeros.

A los Orates.

A todos los medievales.

A los "Bunga".

Al taller de evolución.

A Gaby, Legaspi, Chela, Liz, Claudia, a las Tantias, Arturo, Roger, Geno, Martha, Lazaro, Charo, Pio, Oscar, Bruce y todos los miembros del IMECBIO, por su amistad, compartir su trabajo conmigo, y hacerme sentir como parte de un equipo.

A todas las personas que de una u otra forma contribuyeron y ayudaron a que este proyecto se llevara a cabo.

Muchas Gracias.

INDICE:

INTRODUCCION.....	9
ANTECEDENTES.....	12
*Descripción de la especie.....	12
*Fruigvoría en murciélagos.....	15
*Procesos digestivos de los murciélagos frugívoros y su importancia ecológica.....	18
HIPOTESIS.....	21
OBJETIVOS.....	21
AREA DE ESTUDIO.....	22
*Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán.....	22
*Estación Científica Las Joyas.....	24
MATERIAL Y METODOS.....	26
*Características morfológicas de los frutos.....	26
*Métodos de captura de murciélagos.....	26
*Cautiverio.....	28
*Experimentos para conocer la redituabilidad de los principales frutos, con base en dietas estrictas.....	29
*Observaciones de manejo de frutos.....	30
*Análisis de nutrimentos en frutos y excretas (efectividad digestiva).....	30
*Pruebas de consumo de frutos.....	32
*Velocidad y tasa de germinación de semillas.....	33
*Remoción de frutos en el campo.....	33
*Análisis de datos.....	33
*Nota metodológica sobre <u>Conostegia volcanalis</u>	34
RESULTADOS.....	35
*Especies consumidas por <u>Sturnira ludovici</u> , y características morfológicas de los frutos.....	35
*Redituabilidad de frutos, con base en dietas estrictas.....	46
*Observaciones de manejo de frutos: -Consumo de los frutos y partes descartadas.....	56
-Tiempos de tránsito en el tracto digestivo y manejo de los frutos.....	57
*Análisis de nutrimentos en frutos y excretas (efectividad digestiva).....	60
*Azúcares y proteínas aprovechados, y su valor energético.....	63
*Velocidad y tasa de germinación de semillas.....	65
*Remoción de frutos en el campo.....	71
DISCUSION.....	76
*Especies consumidas por <u>Sturnira ludovici</u> , y	

sus características morfológicas.....	76
*Dietas estrictas, manejo de frutos, nutrimentos presentes en los frutos, y efectividad digestiva.....	81
*Remoción de frutos, germinación de semillas, y algunas consideraciones sobre dispersión de semillas.....	88
*Coadaptación entre <u>Sturnira ludovici</u> y <u>Solanum brachystachys</u> , en el bosque mesófilo de Las Joyas.....	91
CONCLUSIONES.....	93
*Especies consumidas por <u>Sturnira ludovici</u> y características morfológicas de los frutos.....	93
*Redituabilidad de frutos con base en dietas estrictas.....	93
*Manejo de los frutos y partes descartadas.....	94
*Nutrimentos presentes en los frutos, tiempos de tránsito en tracto digestivo y manejo de los frutos, y efectividad digestiva.....	94
*Azúcares y proteínas aprovechadas, y su valor energético.....	94
*Tasas y velocidades de germinación de semillas.....	94
*Remoción de frutos en campo.....	95
*Interacciones entre <u>Sturnira ludovici</u> y plantas del bosque mesófilo de montaña en Las Joyas.....	95
APENDICE I: Hojas de campo.....	96
APENDICE II: Fotografías.....	100
APENDICE III: Jaulas individuales para los experimentos de redituabilidad y manejo de frutos.....	104
BIBLIOGRAFIA.....	107

RELACION DE FIGURAS, CUADROS, Y FOTOGRAFIAS:

FIGURAS:

*Figura 1. Mapa de distribución de <u>Sturnira ludovici</u>	13
*Figura 2. Craneo de <u>Sturnira ludovici</u>	14
*Figura 3. Mapa de ubicación del área de estudio.....	23
*Figura 4. Redituabilidad de <u>Solanum brachystachys</u>	47
*Figura 5. Redituabilidad de <u>Solanum aphyodendron</u>	48
*Figura 6. Redituabilidad de <u>Conostegia volcanalis</u>	49

*Figura 7. Regresión <u>Solanum brachystachys</u>	50
*Figura 8. Regresión <u>Solanum aphyodendron</u>	51
*Figura 9. Regresión <u>Conostegia volcanalis</u>	52
*Figura 10. Controles al experimento de redituabilidad.....	53
*Figura 11. Regresión del control 1.....	54
*Figura 12. Regresión del control 2.....	55
*Figura 13. Germinación de semillas de <u>S. brachystachys</u>	66
*Figura 14. Velocidad de germinación de <u>S. brachystachys</u>	67
*Figura 15. Germinación de semillas de <u>S. aphyodendron</u>	69
*Figura 16. Velocidad de germinación de <u>S. aphyodendron</u>	70
*Figura 17. Remoción de <u>S. brachystachys</u>	73
*Figura 18. Remoción de <u>S. aphyodendron</u>	74
*Figura 19. Remoción de <u>C. volcanalis</u>	75
*Figura 20. Diagrama de relación entre el tamaño de la semilla y varios parámetros ecológicos.....	80
*Figura 21. Jaula individual para los experimentos de redituabilidad y manejo de frutos.....	106

CUADROS:

*Cuadro 1. Murciélagos frugívoros del bosque mesófilo de montaña.....	26
*Cuadro 2. Tamaño de los frutos.....	36
*Cuadro 3. Peso de los frutos.....	37
*Cuadro 4. Número de semillas en los frutos.....	38
*Cuadro 5. Ancho de las semillas.....	39
*Cuadro 6. Longitud de las semillas.....	40
*Cuadro 7. Olor y color de los frutos.....	41
*Cuadro 8. Formas de agrupación, y posición de los frutos....	42
*Cuadro 9. Posición de los frutos con respecto al follaje....	43
*Cuadro 10. Manejo y partes descartadas de los frutos.....	58
*Cuadro 11. Tiempos de manejo y tránsito en tracto digestivo.	59
*Cuadro 12. Contenido de azúcares de los frutos.....	61
*Cuadro 13. Contenido de proteínas de los frutos.....	62
*Cuadro 14. Nutrientes asimilados y energía obtenida/día....	64
*Cuadro 15. Velocidad de germinación de <u>S. brachystachys</u>	68
*Cuadro 16. Velocidad de germinación de <u>S. aphyodendron</u>	68
*Cuadro 17. Remoción de frutos.....	72

FOTOGRAFÍAS:

*Fotografía 1. Bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas.....	101
*Fotografía 2. <u>Sturnira ludovici</u>	102
*Fotografía 3. <u>S. ludovici</u> durante los experimentos de redituabilidad, consumiendo <u>Solanum brachystachys</u>	103

INTRODUCCION:

Ecológicamente hablando, una comunidad comprende a todas las poblaciones de organismos que se encuentran presentes en la misma área interactuando entre sí. Estas interacciones funcionan como fuerzas de selección natural, regulando la composición de especies dentro de la comunidad, y el tamaño de cada población (Fleming, 1991a).

Las interacciones entre diferentes poblaciones pueden ser enormemente variadas y complejas, pudiéndose clasificar dentro de tres categorías básicas: competencia, depredación y mutualismo (Soberon, 1989; Curtis y Barnes, 1989). Podemos resaltar al mutualismo como una asociación donde los miembros implicados se benefician uno al otro, incrementando sus aptitudes reproductivas, llegando a alterar sus dinámicas poblacionales y a establecer patrones evolutivos de gran importancia ecológica (Ahmadjian y Paracer, 1986; Begon et al., 1986; Futuyma, 1986; Fleming, 1992).

Para los ecosistemas terrestres, se han establecido cuatro categorías básicas de mutualismos: los mutualismos de "almacenamiento y transformación" de alimentos (e.g. micorrizas, simbiontes digestivos), los mutualismos de protección (e.g. hormigas y acacias), la polinización, y la frugivoría. En esta última, los animales ganan una fuente de nutrición, mientras las plantas ganan movilidad para sus semillas, recibiendo las siguientes ventajas: escapar de enemigos naturales y competidores (i.e. depredadores y plantas "madre"), colonizar nuevos habitats, e incrementar el flujo genético y las tasas de entrecruzamiento (Ahmadjian y Paracer, 1986; Begon et al., 1986; Futuyma, 1986; Fleming, 1988, 1991a).

Aproximadamente 250 especies de murciélagos dentro de dos familias (Pteropodidae y Phyllostomidae), dependen en forma parcial o total de los vegetales como fuente alimenticia, siendo considerados como los mejores dispersores dentro de los mamíferos, y teniendo un importante efecto sobre la regeneración y sucesión de los bosques tropicales (Vázquez-Yanes et al., 1975; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Heithaus, 1982; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Thomas, 1984, 1988; Orozco-Segovia et al., 1985; Dinerstein, 1986; Charles-Dominique, 1986; Fleming, 1988, 1992).

En el Nuevo Mundo, los filostómidos son responsables de dispersar semillas de cientos de especies de plantas, incluyéndose árboles, arbustos, lianas y epífitas. Las familias más frecuentemente dispersadas, son: Myrtaceae (con 8 géneros), Moraceae (7 géneros), Palmae (7 géneros), Sapotaceae (7 géneros), Piperaceae y Solanaceae (ambas con pocos géneros pero muchas especies). En los trópicos del Viejo Mundo, los murciélagos pteropódidos se alimentan de los frutos de por lo menos 144 géneros, distribuidos en 55 familias (Gardner, 1977; Heithaus, 1982; Thomas, 1984; Fleming, 1988).

Los beneficios de esta relación mutualista no resultan del esfuerzo consciente de los animales por cooperar con las plantas. Por el contrario, aparecen únicamente como consecuencia del comportamiento y la búsqueda de alimento por parte de los frugívoros y de las estrategias de algunas plantas para maximizar la sobrevivencia de sus propágulos (Begon *et al.*, 1986; Futuyma, 1986; Ricklefs, 1990; Fleming, 1988, 1992). Así, el mutualismo existente se desarrolla como un conflicto evolutivo de intereses, donde las plantas se encuentran bajo la presión selectiva de maximizar sus aptitudes reproductivas, por medio de optimizar la distribución espacio-temporal de sus semillas con base en una mayor movilidad de éstas (Thomas, 1984; Fleming, 1988, 1992).

Los animales por su parte, también se encuentran bajo la presión de maximizar su reproducción, pero ellos lo hacen independientemente de las metas evolutivas que presentan las plantas de las que se alimentan. Una baja movilidad (para reducir costos energéticos y riesgo de depredación), y poca constancia hacia un solo alimento (para obtener una dieta nutricionalmente balanceada), son tendencias favorables al animal durante el forrajeo, que son contrarias a las necesidades de dispersión de las plantas (Gardner, 1977; Morrison, 1980; Heithaus, 1982; Thomas, 1984; Fleming, 1986, 1988).

Evolutivamente, la frugivoría y la polinización se encuentran íntimamente ligadas a la radiación adaptativa de las plantas con flores, iniciada a finales del Cretáceo (Heithaus, 1982; Fleming, 1988; Herrera, 1989; Martínez del Río y Bullock, 1990; Martínez del Río *et al.*, 1992). En este proceso de coevolución difusa entre vertebrados y angiospermas (*sensu* Janzen (1980) y Heithaus (1982)), las últimas se han especializado en atraer distintos grupos de visitantes, por medio de producir "síndromes" florales y de frutos (Van der Pijl, 1969; Heithaus, 1982; Fleming, 1988).

Las características de los frutos asociadas con el síndrome descrito para las especies consumidas por murciélagos filostómidos, reflejan las pautas de actividad, los tamaños y capacidades sensoriales de éstos. Así, los frutos con el síndrome de la quiropterocoria son de colores inconspicuos, producen olores fuertes, se encuentran colocados fuera del follaje, presentan un gran número de semillas de tamaño pequeño, y una cáscara suave (Van der Pijl, 1969; Heithaus, 1982; Howe, 1986; Fleming, 1988).

La relación mutualista establecida a través de la frugivoría entre los murciélagos y las plantas, tiene resultados directos a nivel de poblaciones, afectando la sobrevivencia individual y las dinámicas reproductivas tanto de los murciélagos como de las plantas (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Heithaus, 1982; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Dinerstein, 1986). A nivel de comunidades, los murciélagos influyen y ayudan a conservar la diversidad vegetal de los bosques tropicales, contribuyendo a la sobrevivencia de algunas especies de plantas a través de la dispersión y la formación de

bancos de semillas dentro de los mismos (Heithaus, 1982; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Charles-Dominique, 1986; Fleming, 1988; Thomas, 1991).

Existen dos tipos de factores que influyen sobre la selección de alimento por los murciélagos (determinando en gran parte el sistema mutualista): extrínsecos e intrínsecos. Los factores extrínsecos incluyen la abundancia, diversidad y estacionalidad de los frutos, la distancia entre plantas con frutos, el tamaño, forma y dureza de los frutos, las características nutricionales que presentan, y los riesgos de depredación que están involucrados en su obtención. Los factores intrínsecos, por otro lado, serían el tamaño del animal, su estatus social y reproductivo, y su capacidad de asimilar los nutrimentos presentes en su alimento (Fleming, 1986, 1988, 1992).

La importancia de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas y la existencia de un mutualismo entre ellos y algunas plantas tropicales, han sido documentados para selvas altas perennifolias (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Heithaus, 1982; Bonaccorso y Humphrey, 1984; , 1991; Dinerstein, 1986; Charles-Dominique, 1986; Fleming, 1986, 1988, 1991; ; Cox et al., 1991; Fujita y Tuttle, 1991;), praderas tropicales (Thomas, 1984), matorrales espinosos (Soriano et al., 1991; Sosa, 1992) y selvas bajas caducifolias (Heithaus et al, 1975), distribuidas a lo largo de todo el cinturón tropical. Sin embargo, poco se conoce de estos procesos en el bosque mesófilo de montaña, al que podríamos definir como un bosque subtropical de montaña (Jardel, 1992).

El bosque mesófilo de montaña (BMM), es un tipo de vegetación que presenta una alta diversidad de especies, con un alto porcentaje de endemismos, constituyéndose como islas biogeográficas, relictos de lo que en el pasado fue un bosque con distribución más amplia (Rzedowski, 1978; Toledo, 1982). Este tipo de vegetación se encuentra amenazado en nuestro país, cubriendo actualmente menos del 1% del territorio nacional, debido a la sobreexplotación forestal y a la apertura de áreas agrícolas (Rzedowski, 1978). Muchos aspectos de su dinámica son poco conocidos en la actualidad (Iñiguez Dávalos, 1993).

En la Estación Científica Las Joyas, más de un 50% de los murciélagos frugívoros capturados pertenecen a la especie Sturnira ludovici, por lo que podemos considerar que ésta domina la comunidad de murciélagos frugívoros del BMM (Iñiguez Dávalos, 1987, 1993 y datos no publicados). Por lo tanto, la información generada sobre Sturnira ludovici, es de suma importancia en el conocimiento de fenómenos como la quiropterocoria dentro del BMM.

ANTECEDENTES:**DESCRIPCION DE LA ESPECIE:****CLASIFICACION:**

Reino: Animal.

Phyllum: Chordata

Subphyllum: Vertebrata.

Clase: Mamalia.

Subclase: Theria.

Infraclase: Eutheria.

Orden: Chiroptera.

Suborder: Microchiroptera

Familia: Phyllostomidae.

Subfamilia: Sturnirinae.

Genero: Sturnira.Especie: ludovici.Nombre científico: Sturnira ludovici Anthony, 1894.

Sturnira ludovici es un murciélago neotropical de distribución amplia, encontrándose desde el sur de Sinaloa, hasta Venezuela (figura 1). Su piel presenta tonalidades que van del gris al café amarillento, pasando por el café claro; puede presentar manchas oscuras en los hombros o cuello, como resultado de secreciones glandulares. La longitud del cuerpo y la cabeza es de 65 a 75 mm. Mantiene un parecido externo con S. lilium; sin embargo en promedio es de mayor tamaño (antebrazo entre 40.3 y 46.5 mm), presentando un rostrum más alargado. Los incisivos inferiores son marcadamente bilobulados en individuos jóvenes, aunque esto es menos notorio en los adultos por desgaste. Su segundo molar superior se encuentra girado hacia la parte interna, y no está alineado con el primer molar (figura 2). Carece de cola, y el uropatagio es reducido, encontrándose como una banda muy delgada; las patas y la parte interior de las piernas están profusamente cubiertos de pelo (Hall, 1981; Eisenberg, 1989; Emmons, 1990).

El conocimiento sobre la biología y los hábitos alimentarios de Sturnira ludovici es muy reducido; aunque es mencionado esporádicamente en la literatura, sólo podemos considerar de importancia una cita (Dinerstein, 1986). Gardner (1977) en su revisión sobre la dieta de los murciélagos filostómidos, únicamente lo reporta como frugívoro, aunque Emmons (1990) menciona que también consume néctar y polen. Dinerstein (1983, 1986) reporta, para un bosque de niebla de Costa Rica, que S. ludovici se alimenta de 27 especies de frutos (principalmente de plantas que crecen en áreas perturbadas), resaltando por su importancia los géneros Solanum y Piper. Fleming (1986) menciona que el género Sturnira presenta hábitos generalistas, con preferencias sobre frutos relativamente ricos en proteínas (e.g. Solanum y Piper).

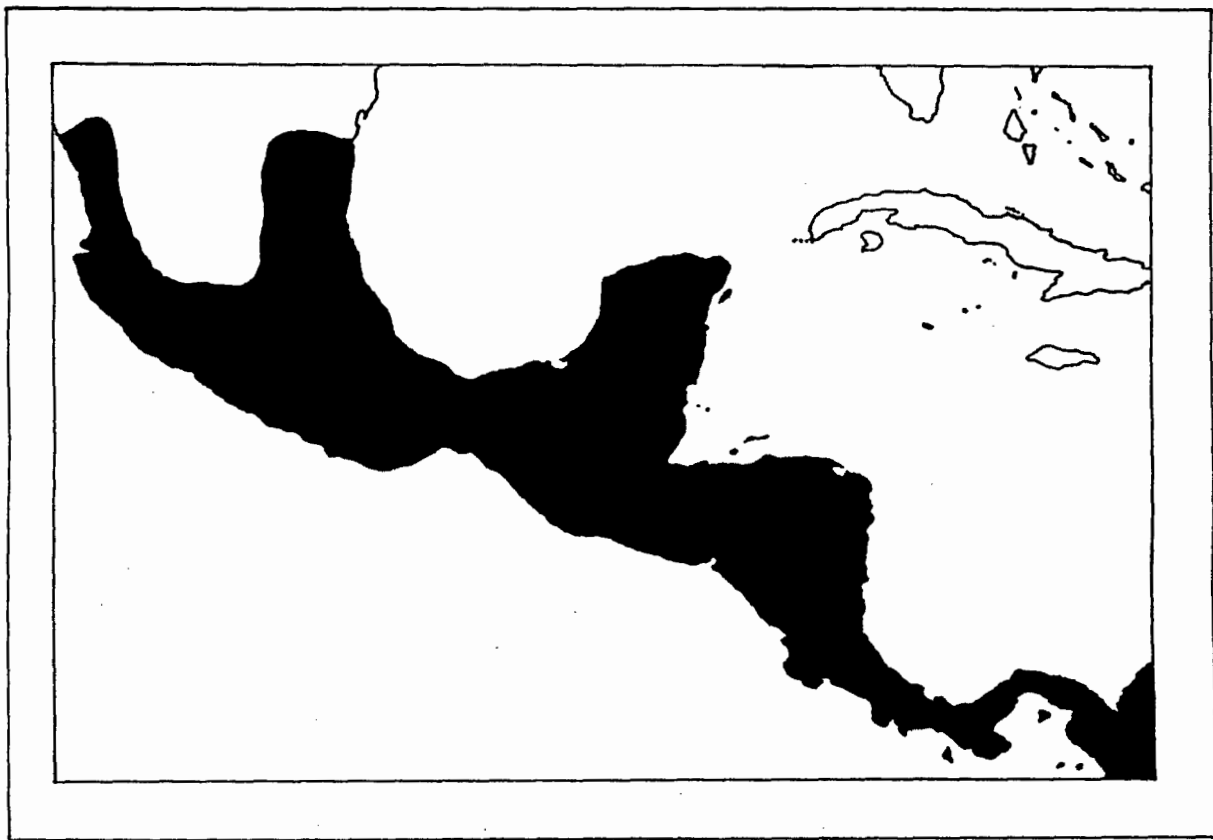


Figura 1. Mapa de distribución de *Sturnira ludovici*. Tomado de Hall, 1981.

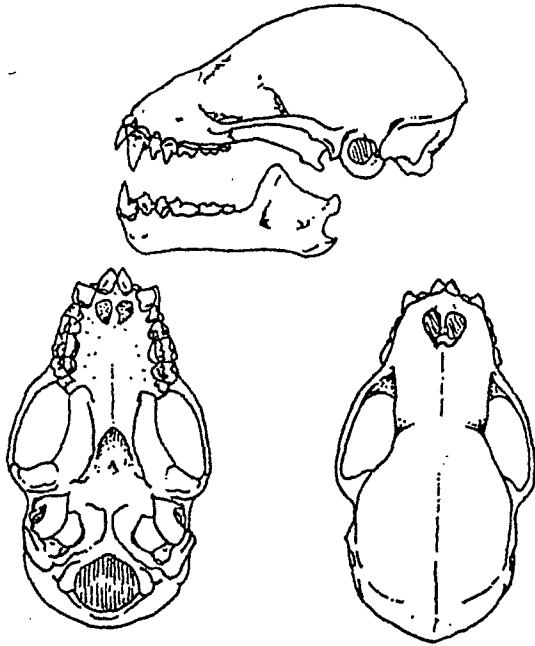


Figura 2. Cráneo de *Sturnira ludovici*. Tomado de Hall, 1981.

FRUGIVORIA EN MURCIÉLAGOS:

Gardner (1977) señala que en América, la familia Phyllostomidae se alimenta de 179 géneros de plantas. Fleming (1986) reporta el consumo de 96 géneros neotropicales y 145 paleotropicales; sin embargo, el conocimiento sobre los hábitos alimentarios particulares de cada una de la especies de murciélagos frugívoros es escaso, y en muchos casos se reduce a reportes marginales (Gardner, 1977).

Las especies mejor conocidas con respecto a sus hábitos alimentarios son Carollia perspicillata y Artibeus jamaicensis (Vazquez-Yanes et al., 1975; Gardner, 1977; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Orozco-Segovia et al., 1985; Fleming y Heithaus, 1986; Fleming, 1981, 1986, 1988, 1991). Gardner (1977) reporta el consumo de frutos de 92 especies de plantas por A. jamaicensis. Estudios realizados en los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, dentro de una cueva utilizada como refugio por una colonia de ésta especie, han mostrado su relación con 25 especies de plantas tanto de vegetación secundaria como de bosque maduro (Vazquez-Yanes et al, 1975). Diez años después, en el mismo sitio se encontró un aumento en el número de especies consumidas, llegando éste a 38, con un incremento del número de especies de vegetación secundaria como un resultado de los procesos de deforestación de la zona (Orozco-Segovia et al., 1985). Para la isla de Barro Colorado en Panama, Humphrey y Bonaccorso (1979) reportan la presencia de 6 a 19 especies de árboles con frutos disponibles cada mes, con dos picos de fructificación al año (uno durante la época seca y el otro en la temporada de lluvias).

Para Carollia perspicillata se ha reportado una alimentación con base en 23 especies de frutos, distribuidas en 10 géneros de plantas, entre los cuales destaca Piper como el más importante con 11 especies consumidas (Gardner, 1977; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fleming y Heithaus, 1986; Fleming, 1981, 1986, 1988, 1991). Bonaccorso y Humphrey (1984) mencionan que C. perspicillata tiende a consumir insectos durante la época de lactancia, y tanto Gardner (1977) como Fleming y Heithaus (1986) reportan a la especie como nectarívoro ocasional.

La disponibilidad del recurso fruto en el tiempo y el espacio, junto con sus características nutricionales y los procesos de fisiología digestiva de los murciélagos frugívoros tiene un efecto importante sobre los patrones de forrajeo, las especies de frutos incluidos en la dieta, y la amplitud de los nichos utilizados por éstos (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fleming, 1988; Martínez del Río, en prensa; Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Estudios en selva baja caducifolia en Costa Rica, han mostrado que la falta de frutos durante la época seca del año, conduce a los murciélagos frugívoros a incluir néctar y polen en su dieta (Heithaus et al., 1975; Fleming y Heithaus, 1986).

Pocas plantas tienden a tener néctar o frutos nutricionalmente "completos", de modo que satisfagan todos los requerimientos nutricionales de los murciélagos (Howe, 1993; Martínez del Río, en prensa). Howell (1974) probó que Leptonycteris curasoae alimentado únicamente con néctar, perdía peso y moría entre 4 y 10 días, aunque obtuviera de esa dieta suficiente energía para satisfacer sus requerimientos metabólicos. Así, por lo general los animales que participan en este tipo de mutualismos, no basan su dieta en una sola especie de planta, debido a los bajos contenidos proteícos del néctar y la pulpa de los frutos (Herrera, 1986; Howe, 1986, 1993; Fleming, 1986; Martínez del Río, en prensa).

El valor de la fruta como fuente de proteínas para los frugívoros, depende de tres factores: 1) la cantidad y la calidad de las proteínas presentes en el fruto; 2) la habilidad digestiva del frugívoro; y 3) los requerimientos de proteínas que éstos presenten (los cuales pueden aumentar drásticamente durante los periodos reproductivos, principalmente la lactancia) (Herbst, 1986; Martínez del Río, en prensa). Tanto las aves como los murciélagos frugívoros deben presentar requerimientos proteícos inusualmente bajos, o una alta capacidad de asimilación de proteínas, como respuesta a la poca cantidad de este nutrimento presente en los frutos (Thomas, 1984; Levey y Karasov, 1989). Han sido planteadas, por diversos autores, tres estrategias diferentes por medio de las cuales los murciélagos frugívoros satisfacen sus requerimientos básicos de proteínas:

1) Los filostómidos tienden a complementar su dieta con polen e insectos, con el fin de satisfacer sus necesidades proteícas, que en muchos casos una dieta a base de frutos no puede mantener (Gardner, 1977; Thomas, 1984).

2) Los pteropódidos tienden a consumir grandes cantidades de frutos (sobrepasando sus necesidades energéticas), con tal de lograr reunir las cantidades mínimas de proteínas necesarias para su sobrevivencia (Thomas, 1984). Observaciones similares se han hecho para el murciélago filostómico A. jamaicensis, que tiende a consumir grandes cantidades de Ficus por noche, sobrepasando ampliamente sus requerimientos en carbohidratos (Morrison, 1980).

3) Martínez del Río (en prensa), menciona la existencia de frutos ricos en proteínas entre el gran número de especies que son consumidas por los murciélagos, lo que debe permitirles sustentar una dieta exclusiva en fruta. Dinerstein (1986) corrobora este argumento, al haber encontrado que S. ludovici en los bosques de niebla de Monteverde, Costa Rica, durante su época de lactancia no suplementa su dieta con insectos, y tiende a consumir frutos más ricos en azúcares. Fleming (1986) diferencia frutos neotropicales relativamente ricos en proteínas (i.e. Solanum y Piper), de otros pobres en estos nutrimentos (Cecropia y Ficus). Las características nutricionales de los frutos consumidos tenderán a modificar los patrones de consumo y forrajeo de los murciélagos, pudiéndose

establecer dos grupos: 1) Especialistas, que forrajejan grandes cantidades de frutos de baja calidad (e.g. A. jamaicensis en Ficus); y 2) Generalistas, que se alimentan utilizando bajas cantidades de un espectro más amplio de frutos con mayores contenidos de proteínas (e.g. S. ludovici en Solanum y Piper).

Las interacciones existentes entre murciélagos frugívoros y plantas a través de la evolución han llegado a establecer patrones de coevolución difusa entre estos dos grupos, desarrollándose el síndrome de la quiropterochoria. Los frutos de las plantas que presentan este síndrome, tienden a ser visualmente inconspicuos, con olores fuertes y posiciones expuestas en el follaje o en ramas de la periferia, permaneciendo unidos a la planta hasta su madurez (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Heithaus, 1982; Charles-Dominique, 1986; Howe, 1986; Fleming, 1988, 1991a). También han sido encontrados patrones nutricionales, donde estos frutos presentan concentraciones relativamente bajas de grasas y proteínas, y cantidades mayores de azúcares (en muchos casos disacáridos) (Fleming, 1986, 1988; Martínez del Río, en prensa; Martínez del Río y Restrepo, en prensa).

Se ha propuesto que la evolución de la diversidad de las flores y los frutos, se debe en parte a la presión selectiva ejercida por los animales que se alimentan de estas estructuras (Herrera, 1989; Martínez del Río et al., 1992). Considerando a las flores y a los frutos como "presas que quieren ser comidas", se asume que sus características son consecuencia de las decisiones que los polinizadores y los dispersores realizan al alimentarse, modificándose no sólo la forma y color de los frutos, sino también sus contenidos nutricionales y en muchos casos, sus patrones fenológicos (Fleming, 1986, 1988; Martínez del Río y Bullock, 1990; Martínez del Río, et al., 1992).

Humphrey y Bonaccorso (1979) y Dinerstein (1983, 1986), han probado que los picos reproductivos de A. jamaicensis, S. ludovici y Dermanura tolteca se encuentran sincronizados con los máximos picos de fructificación, tanto en la isla de Barro Colorado como en el bosque de niebla de Monteverde; demostraron que la dinámica poblacional de estas tres especies esta influida directamente por los patrones fenológicos de las plantas en las que se alimentan. De este modo, podemos decir que existen presiones mutuas entre los frugívoros y las plantas de las que alimentan, estructurándose patrones de coadaptación o coevolución difusa (Heithaus, 1982).

Thomas (1984, 1991) ha encontrado patrones mutualistas importantes entre pteropódidos y las plantas de dos tipos de vegetación en Africa, mostrando que la regeneración de selvas húmedas en ese continente en gran manera es dada por murciélagos frugívoros de esa familia. En áreas de regeneración en sabanas tropicales de Costa de Marfil, encontró que un 75% de los frutos de 8 especies de árboles de selvas cercanas eran removidos durante la noche, y un 95% de las semillas de estas especies que fueron

encontradas en las áreas de regeneración fueron dispersadas por murciélagos. En comparación, las semillas dispersadas por aves y monos, aunque representaban una remoción del 25% de los frutos producidos, sólo alcanzaron un 5% en zonas de regeneración. Además, Thomas encontró que las semillas dispersadas por murciélagos, aumentaban sus posibilidades de eludir la depredación en un 45%, y tenían tasas de germinación 90% más altas que las semillas de frutos no consumidos. Patrones similares han sido mostrados en Guyana francesa, donde se ha observado que un 97% de la lluvia de semillas en áreas deforestadas es realizada por murciélagos, debido en gran parte a que éstos excretan comúnmente durante el vuelo, mientras que las aves tienden a hacerlo perchando (Charles-Dominique, 1986). Para selvas bajas caducifólias, a comparación con bosques tropicales húmedos, no se han encontrado patrones claros de la importancia de los murciélagos frugívoros como dispersores; la presencia de un período seco prolongado en éstas permite que el viento juegue un papel importante en la dispersión de una gran cantidad de especies (Humphrey y Bonaccorso, 1979).

Con base en los patrones mutualistas estudiados en los pteropódidos en las islas del Pacífico Sur por Cox et al. (1991) y Fujita y Tuttle (1991), y en África por Thomas (1984, 1991), y la estrecha relación existente entre filostómidos y plantas neotropicales, mostrada por Dinerstein (1983, 1986), Humphrey y Bonaccorso (1979), Bonaccorso y Humphrey (1984), Fleming (1982, 1986, 1988 y 1992), Heithaus (1982, et al 1975) Vázquez-Yañes et al. (1975), Orozco-Segovia et al. (1985) y Charles-Dominique (1986) entre otros, es de esperarse encontrar relaciones mutualistas similares entre los murciélagos frugívoros y las plantas de bosque mesófilo de montaña.

PROCESOS DIGESTIVOS DE LOS MURCIELAGOS FRUGIVOROS Y SU IMPORTANCIA ECOLOGICA:

Se conoce poco de los procesos digestivos de los murciélagos frugívoros, y poca importancia se les ha dado en el contexto del comportamiento y papel que estos animales juegan en los procesos ecológicos (Martínez del Río y Restrepo, en prensa; Martínez del Río, en prensa). Esto es inadecuado, si consideramos que tanto la estructura, como la eficiencia del tracto digestivo pueden determinar la diversidad de la dieta y la amplitud de nicho utilizado por estos organismos (Martínez del Río, en prensa; Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Así mismo, los procesos digestivos establecen los límites para la metabolización de la energía y la toma de nutrimentos, determinando las tasas de crecimiento y reproducción de los seres vivos (Karasov et al, 1986; Martínez del Río y Karasov, 1990).

La falta de microorganismos con funciones fermentativas en los tractos digestivos de murciélagos y aves, los hacen depender exclusivamente de sus sistemas enzimáticos para la asimilación de

grasas, azúcares y proteínas específicas. Así, los procesos de asimilación de nutrimentos y las tasas metabólicas de los frugívoros, quedan determinadas por la relación existente entre la actividad enzimática que éstos presentan, las tasas de absorción de nutrimentos y los tiempos de retención intestinal (Martínez del Río et al, 1992). Por lo tanto, la actividad enzimática debe mostrar una estrecha correlación con los hábitos alimentarios de los murciélagos frugívoros (Hernández, 1989; Hernández y Martínez del Río, 1992; Martínez del Río, 1992, en prensa).

En el único trabajo existente sobre la fisiología digestiva de murciélagos filostómidos, se analizó la actividad de disacaridasas en cinco especies. Sus resultados muestran una alta capacidad de asimilación de disacáridos (sacarosa y maltosa principalmente), intermedia a las existentes en colibríes (alta actividad de la disacaridasa sacarasa) y paserinos (baja o nula actividad de disacaridasas). Morrison (1978, 1980) y Howell (1974), determinaron qué tanto Artibeus jamaicensis, como Leptonycteris curasoae presentan actividades enzimáticas que les permitirían obtener en una sola hora, toda la energía necesaria para sustentarse durante un día entero; por lo tanto, en estas especies el factor limitante no es la acción enzimática, sino la cantidad y calidad de nutrimentos presentes en la dieta (Fleming, 1986; Hernández y Martínez del Río, 1992).

Los estudios existentes sobre composición de nutrimentos en nectar y pulpa, se han basado en el análisis proximal de nutrimentos para analizar la relación entre el contenido nutricional de las recompensas de las plantas y el comportamiento de los polinizadores y frugívoros; este tipo de análisis es demasiado general y no considera la importancia de compuestos específicos en las dietas de estos animales. Esto sugiere que los análisis proximales de nutrimentos son de un grano demasiado grueso para funcionar como herramientas de análisis en estudios sobre coevolución y nutrición (Martínez del Río, en prensa; Martínez del Río y Restrepo, en prensa).

El beneficio neto que los frugívoros obtienen de los frutos, está determinado por la recompensa en forma de nutrimentos presentes en la pulpa del fruto, y por el tiempo y esfuerzo relativo requerido para adquirir y procesar esta recompensa (Heithaus, 1982; Martínez del Río y Restrepo, en prensa); esta relación es definida por Herbst (1988) con el nombre de efectividad digestiva. Esto, en conjunto con los patrones de manejo de los frutos, tiene consecuencias importantes sobre las cantidades de frutos que los murciélagos frugívoros consumen, y la efectividad que presentan como dispersores (Morrison, 1978, 1980; Herbst, 1988; Martínez del Río, en prensa). La redituabilidad que presenta un fruto se ve directamente afectada por dos tipos de factores: 1) los factores preingesta (el tamaño, y los tiempos de búsqueda y manejo del fruto); y 2) los factores postingesta (la digestibilidad y calidad nutricional del fruto, y las tasas de procesamiento del

frugívoro) (Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Los primeros se determinan a través de mecanismos conductuales, mientras que los segundos lo hacen por mecanismos fisiológicos.

La digestibilidad del fruto está estrechamente relacionada con el número y tamaño de las semillas que éste contiene, ya que éstas reducen la capacidad del tracto digestivo, al constituir entre el 30 y el 40 % de la masa total seca de la mayoría de los frutos silvestres; aumentando por otro lado el gasto energético del vuelo (Fleming, 1988; Martínez del Río y Restrepo, en prensa)

Los medios que los frugívoros emplean para deshacerse de las semillas tienen importantes consecuencias para las plantas, ya que influyen sobre los patrones de deposición de las semillas y por lo tanto, en la eficiencia de la dispersión (Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Existen diversas estrategias de manejo de las semillas por los murciélagos frugívoros, reportadas por varios autores:

- Descartar las semillas durante el manejo del fruto, sin llegar a ingerirlas (Thomas, 1984; Fleming 1986; Martínez del Río y Restrepo, en prensa).

- Generar eyectas con semillas, por medio de presionar el fruto contra el paladar con la lengua, tragando básicamente el jugo de la pulpa, y escupiendo las fibras indigeribles y semillas (Morrison, 1978, 1980).

- Tragar las semillas, pero tener tiempos cortos de tránsito en el tracto digestivo, deshaciéndose así rápidamente de las semillas (Fleming 1988; Martínez del Río y Restrepo, en prensa).

- Algunas aves separan las semillas de la pulpa dentro del tracto digestivo, utilizando la molleja para guardarlas; una vez digerida la pulpa, las semillas son liberadas y excretadas (Levey, 1987; Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Se desconoce el uso de mecanismos similares por parte de los murciélagos (Martínez del Río y Restrepo, en prensa).

Para los animales frugívoros, el tamaño y las características físicas de las semillas tienen fuertes repercusiones sobre sus procesos digestivos, de selección y manejo de la fruta. Para las plantas el tamaño de las semillas se muestra como el resultado de presiones selectivas, entre las cuales destacan el estado sucesional en el que se encuentren presentes, su habitat, y los depredadores que las semillas tengan. A su vez, influenciando la movilidad de los propágulos, el tamaño del fruto, y el tamaño y composición de la comunidad de dispersores. Así, tanto las presiones del medio, como la selectividad de los frugívoros, actúan evolutivamente sobre las características de las semillas, influyendo sobre la sobrevivencia de éstas y su germinación (Fleming, 1988, 1991a; Martínez del Río, en prensa; Martínez del Río y Restrepo en prensa).

HIPOTESIS:

Con base en los trabajos realizados por Dinerstein (1983, 1986), Fleming (1986, 1988), Thomas (1984), y Martínez del Río (en prensa), nos planteamos dos hipótesis para guiar el trabajo de campo:

1- La interacción entre Sturnira ludovici y las plantas de bosque mesófilo de montaña dependerá de la calidad nutricional de los frutos, la conducta de S. ludovici y de su capacidad para extraer nutrimentos de éstos.

2- El consumo de frutos de plantas del BMM por Sturnira ludovici no aumentará las tasas de germinación de sus semillas, pero incrementará la velocidad del proceso.

OBJETIVOS:General:

- Describir la interacción mutualista entre Sturnira ludovici y plantas, determinando la efectividad digestiva de los murciélagos y la germinación de semillas de los frutos consumidos en el BMM de la Sierra de Manantlán.

Particulares

- Describir las características morfológicas de los principales frutos consumidos por Sturnira ludovici en BMM.

- Determinar la redituabilidad de los principales frutos consumidos por Sturnira ludovici en el BMM, desde un punto de vista nutricional.

- Conocer la eficiencia que presenta Sturnira ludovici al alimentarse en términos de capacidad de aprovechamiento de nutrimentos, y velocidad de manejo y consumo de los frutos.

- Describir el manejo que Sturnira ludovici da a las semillas de los frutos que consume.

- Conocer la velocidad, tasa de germinación y viabilidad de las semillas de frutos consumidos por Sturnira ludovici, y de frutos no consumidos.

- Determinar en el campo el porcentaje de remoción nocturna/diurna, para las principales especies de frutos consumidos por Sturnira ludovici en el BMM.

AREA DE ESTUDIO:Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán:

Ubicación:

La Sierra de Manatlán, se encuentra situada en la parte suroeste del Estado de Jalisco, formando parte de la Sierra Madre del Sur, la cual se extiende desde la costa de Jalisco hasta Oaxaca. La Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán (RBSM), separa la ciudad de Autlán de la zona costera, localizándose entre las coordenadas 19°26'47" y 19°42'05" de Latitud Norte, 103°51'12" y 104°27'05" de Longitud Oeste, a 52 Km al norte del puerto de Manzanillo (figura 3). Presenta una extensión de 139,575 hectáreas, y abarca dentro de su área de influencia los municipios de Autlán, Casimiro Castillo, Cihuatlán, Cuatitlán, El Grullo, La Huerta, Tolimán y Tuxcacuesco en Jalisco; y Comala, Manzanillo y Minatitlán en Colima (Guzmán, 1985a; Jardel, 1992).

Fisiografía:

La RBSM presenta una topografía accidentada, junto con una gran variación altitudinal (de los 400 a los 2,860 m s.n.m.); en más del 85% de su superficie existen pendientes mayores al 30%. Geológicamente el área se divide en dos zonas: la oriental (Cerro Grande) de tipo sedimentario, constituida por una meseta cárstica que alcanza los 2,500 m s.n.m en su parte más alta; y la occidental, de origen ígneo que presenta las mayores altitudes (2,860 m s.n.m.). Las dos zonas se encuentran divididas por el Puerto de Toxin (Jardel, 1992). Los suelos presentes en la sierra son de desarrollo nulo o incipiente, de baja fertilidad y susceptibles a la erosión, siendo clasificados como Regosoles (Entisoles), y Cambisoles (Inceptisoles) (Jardel, 1992). Dentro de la RBSM existen 17 cuencas hidrográficas, que desembocan en tres sistemas fluviales de importancia regional: el río Purificación, El Ayuquila, y El Marabasco; este último se origina en la misma Sierra de Manantlán (Guzmán, 1985a; Jardel, 1992).

Climas:

La variación altitudinal y la compleja orografía de la zona causa una gran diversidad de climas en el área. Utilizando la clasificación de Köppen, modificada por García (1972), el 40% de la RBSM tiene un clima templado subhúmedo (Cw), el resto presenta climas cálidos subhúmedos (Aw), y semicálidos A(C)w ó (A)Cw (Guzmán, 1985a; Jardel, 1992).

Según la carta de la CETENAL (1970), la temperatura promedio anual varía entre los 12 y 20°C, dependiendo de la altitud. La precipitación media anual es de 900 mm para las partes más secas del área norte, llegando hasta 1,800 mm en las partes altas de la sierra (Jardel 1992). La humedad relativa de la zona según

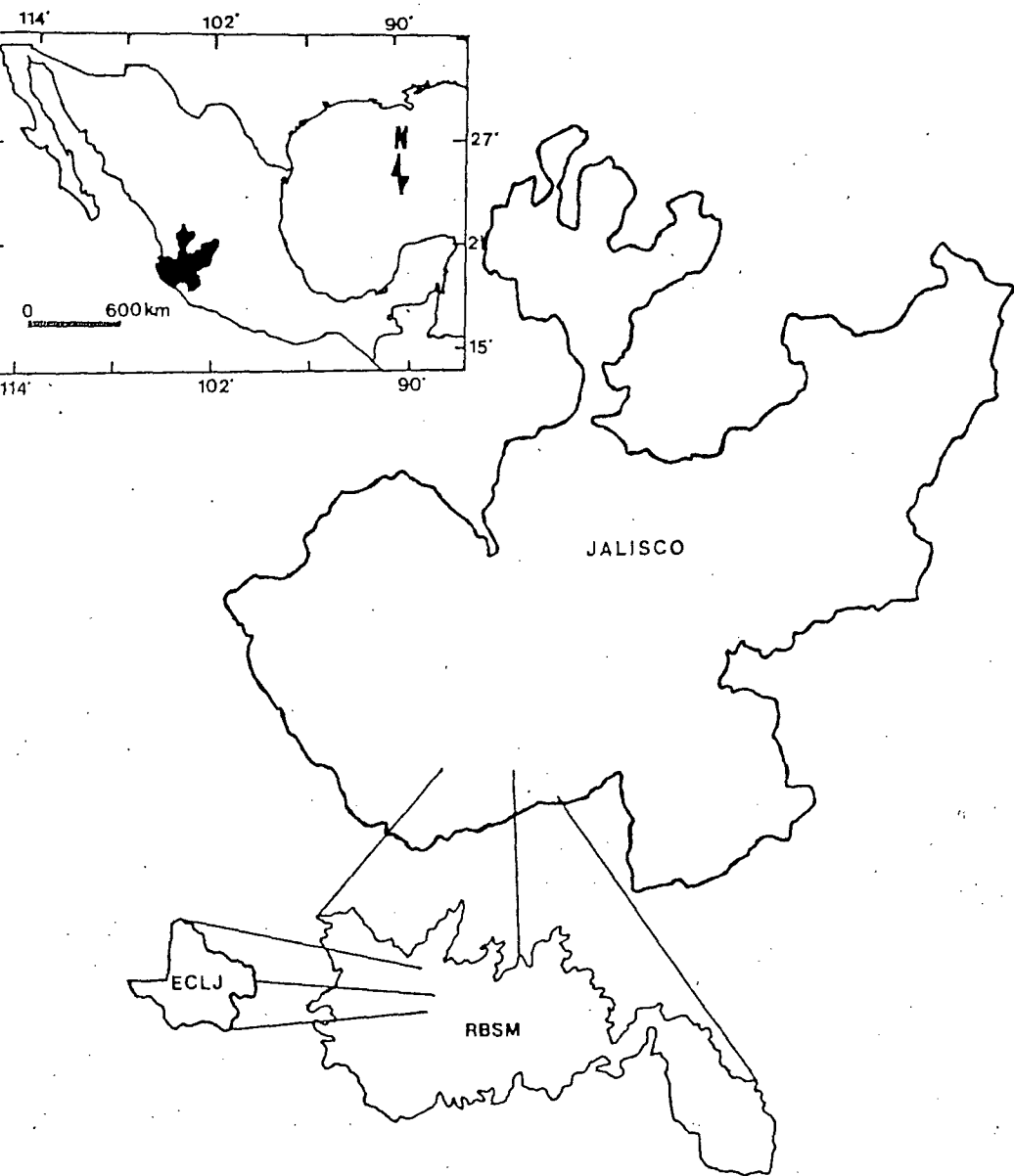


Figura 3. Mapa de ubicación del área de estudio, mostrando la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), y la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán (RBSM). Tomado de Iñiguez Dávalos, 1993.

Rzedowski (1978), es del 70%. El régimen de lluvias es de verano, con una división marcada entre la temporada de lluvias y secas. La temporada de lluvias es de finales de mayo a octubre, con lluvias ocasionales hasta diciembre, o febrero; Los meses más secos son marzo, abril y mayo (Jardel, 1992).

Vegetación:

En la RBSM se encuentran diez tipos de vegetación según la clasificación de Rzedowski (1978), distribuidos en franjas altitudinales: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de oyamel, bosque de encino, bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, vegetación sabanoide, matorral subtropical, bosque de galería, y vegetación secundaria (Guzmán, 1985a; Jardel, 1992). En cuanto a la flora, se han colectado más de 2,600 especies de plantas, representando 865 géneros y 175 familias. las familias mejor representadas son: Compositae (272 spp.), Leguminosae (256 spp.), Gramineae (192 spp.), Orchidaceae (126 spp.), Euphorbiaceae (52 spp.), y Solanaceae (46 spp.) (Vázquez et al, 1990). De las especies colectadas, 25 son endémicas al occidente de México, habiéndose encontrado algunas especies nuevas para la ciencia, y en peligro de extinción (Guzmán, 1985b; Jardel, 1992).

Fauna:

Dentro de la RBSM podemos encontrar 110 especies de mamíferos, pertenecientes a 21 familias, representando el 64% de las especies de este grupo en Jalisco, y el 25% de las especies de mamíferos presentes en la republica mexicana, incluyendo 22 especies endémicas al occidente del país y 2 subespecies endémicas a la Sierra de Manantlán. De estas 110 especies, 56 pertenecen al Orden Chiroptera (Jardel, 1992; Iñiguez Davalos, 1993; Iñiguez Davalos y Santana, 1993). Existen 344 especies de aves, distribuidas en 44 familias, representando el 37% de las especies de aves presentes en México; 36 de las cuales son endémicas al occidente del país (Santana, Com. Pers.; Jardel, 1992). De herpetofauna se han colectado 85 especies, con 13 endemismos, mientras que de peces se conocen 16 especies de 8 familias, con 4 especies endémicas a esta región (Jardel, 1992). De artrópodos se conocen 180 familias de insectos, 6 órdenes de arácnidos y nueve géneros de crustáceos, habiendo especies nuevas para la ciencia (Jardel, 1992).

Estación Científica Las Joyas:

Ubicación y Fisiografía:

La Estación Científica Las Joyas (ECLJ), ocupa un predio que se encuentra en el centro-oeste de la RBSM (figura 3), cubriendo una superficie de 1245 hectáreas, lo que corresponde al 1% de la superficie total de la reserva; 49% de la superficie de la estación presenta pendientes del 10 al 20%. La variación altitudinal en la

ECLJ va de los 1600 a los 2180 m s.n.m.. Geológicamente es una zona volcánica con rocas de tipo extrusivo (traquitas, brecha volcánica, basaltos y andesitas). En un 72% del área se encuentran suelos Alfisoles (según la clasificación de la U.S.D.A.). Los suelos Ultisoles (maduros) ocupan un 23% de la superficie de la ECLJ; presentando en un 5% de su superficie suelos del tipo de los Inceptisoles (suelos jóvenes) (Laboratorio Natural Las Joyas (LNLJ), documento inédito; Jardel, 1992).

Actualmente la ECLJ, es la única área dentro de RBSM que cuenta con facilidades para la investigación y educación ambiental, además de una protección efectiva en el terreno, contando con un destacamento de policía desde 1985. En 1987, se cercó el predio, impidiendo la entrada de ganado en el área (Jardel, 1992).

Vegetación:

En la ECLJ se han identificado cinco tipos de vegetación, ocupando los siguientes porcentajes de la superficie del área: bosque de pino 54.2%, bosque mesófilo de montaña 24.6%, vegetación secundaria 15.6%, bosque de encinos 4.2%, y bosque de galería 1.4%. En los bosques de pino, pino-encino, y pino-mesófilo de Las Joyas, dominan las siguientes especies arbóreas:

Pinus herreraei, P. ocarpa, P. pseudostrobus, Arbutus xalapensis, Quercus glaucescens, Q. magnoliifolia, y Q. eliptica. En el sotobosque dominan: Tephrosia nicaraguensis, Acacia angustissima, Mimosa sp., Galeana pratensis, Piqueria triflora, y Agave sp. entre otras. En el bosque mesófilo de montaña se ha detectado una inmensa diversidad florística, incluyendo las siguientes especies arbóreas: Quercus uxoris, Q. salicifolia, Magnolia iltisiana, M. schdiana, Carpinus caroliniana, Cornus disciflora, Juglans major, Fraxinus sp., Ostrya virginiana, y Tilia mexicana. En el sotobosque, algunas de las especies dominantes son: Ardisia compressa, Solanum spp., Piper sp., Cestrum sp., Euphorbia schlechtendalli, Miconia albicans, Montanoa andersoni, Hyptis albida, Budleia cordata, Cirsium pinnetorum, y Malvaviscus arboreus (LNLJ, documento inédito; Jardel, 1992).

Murciélagos frugívoros:

Del total de 56 especies de murciélagos presentes dentro de la RBSM, 11 son frugívoros y 8 nectarívoros; en la ECLJ se han registrado 8 especies de murciélagos frugívoros y 4 de nectarívoros, considerándolos como frugívoros facultativos (cuadro 1). Destaca Sturnira ludovici por mantener las mayores poblaciones en el área (Iñiguez Dávalos, 1993).

MURCIELAGOS FRUGIVOROS DEL BOSQUE
MESOFILO DE MONTAÑA EN LA ECLJ.

Artibeus intermedius

Artibeus jamaicensis

Centurio senex

Chiroderma salvini

Dermanura azteca

Dermanura tolteca

Sturnira lilium

Sturnira ludovici

FRUGIVOROS FACULTATIVOS

Anoura geoffroyi

Glossophaga comisaricii

Hylonycteris underwoodi

Leptonycteris nivalis

MATERIAL Y METODOS:

Características morfológicas de los frutos:

Dentro de la ECLJ se escogieron tres áreas con bosque mesófilo de montaña: el "Sendero del Tlacuache", la "Cañada de La Tuna", y el "Sendero Xilosuchitlán"; en ellas se hicieron recorridos mensuales de campo de Agosto a Noviembre de 1993, colectando todos las especies de frutos que pudieron ser encontradas. De los frutos colectados de cada especie se tomaron 20 al azar, obteniendo los siguientes datos: tamaño (largo y ancho), peso, color del fruto maduro (inconspicuo o conspicuo), olor, número de semillas, número de semillas abortivas, tamaño de las semillas (largo y ancho), peso de las semillas, y posición en la planta (dentro del follaje o expuesto) (Dinerstein, 1986). Los datos se tomaron con ayuda de un Pie de Rey, y una balanza analítica portátil marca Ohaus, modelo CT200-S.

Métodos de captura de murciélagos:

Para la captura de murciélagos frugívoros, en especial Sturnira ludovici, se utilizo la técnica de captura con redes de niebla, colocadas dentro del bosque mesófilo de montaña.

Selección de sitios:

Los sitios que fueron seleccionados para colocar las redes de niebla cumplieron con alguna o varias de las siguientes características: estar cerca de una fuente de agua, en caminos o cañadas por donde los murciélagos puedan volar libremente, cerca de plantas en fructificación, en áreas accesibles y dentro del bosque mesófilo de montaña.

Redes de niebla:

En esta técnica se emplean redes de nylon muy fino, de color negro (conocidas como redes japonesas, "mist nets", ó redes de niebla), de 6 ó 12 m de largo por 2.5 m de altura, sostenidas por 4 ó 5 cordones un poco más gruesos. Estos cordones tienen en sus extremos asas de cuerda sintética que se emplean para asegurar las redes a los postes (Iñiguez Dávalos, 1987).

La forma en que se trabaja con estas redes es la siguiente (ver Iñiguez Dávalos, 1987):

a) Se elige el sitio más adecuado siguiendo los criterios establecidos.

b) Se limpia el lugar de la vegetación en la que se pueda enredar la red, tratando de alterar lo menos posible el sitio, de modo que la muestra sea representativa de las condiciones

naturales.

c) Se instala uno de los postes (2 tubos de acero galvanizado de 4.5 cm de diametro por 1.5 m, unidos por un cople) sujeto a la altura del cople por dos trozos de ixtle de 5 m de largo, que se amarran a la vegetación, ó cuando ésto no es posible, en estacas clavadas firmemente al suelo.

d) Se pasan tres asas a la parte superior de poste, y 2 a la inferior, teniendo cuidado de que estas se encuentren en orden, para evitar que la red se enrede al extenderla.

e) Se desenrolla la red, procurando no arrastrarla en el piso, pues se enredan muy facilmente en ella hojas y ramas.

f) Las asas del otro lado de la red también se pasan por un poste, el cual se coloca en posición amarrado con otros dos trozos de ixtle a la vegetación. Se debe procurar que los cordeles de la red queden en tensión, pues al caer muchos murciélagos la red tiende a bajar y se puede enredar con las plantas y restos vegetales que hay bajo ella.

g) La red se abre, de manera que queden "bolsas" formadas entre cada cordel. Los murciélagos al chocar con la red caen en éstas bolsas y es donde se enredan.

h) Un vez abierta la red, se va a revisar periódicamente para quitar los murciélagos que hayan caído. Estos se manejan con ayuda de guantes de carnaza gruesa, para evitar recibir mordidas de los animales, y con pinzas de disección provistas con dientes de raton, para facilitar el manejo de los hilos de la red.

i) Los murciélagos se desenredan generalmente de la siguiente manera: primero se liberan las patas y enseguida la cabeza, tratando de dejar libre la espalda del animal durante esta maniobra, de modo que al verlo por su lado dorsal solo esté sujeto por los antebrazos y las alas. Sujetando al animal en esta posición, se procede a liberar un ala pasando los hilos que están sobre el antebrazo hacia el pulgar y los metacarpianos, para que queden hacia el lado ventral externo. Esta maniobra es más facil de realizar si solo se retira de uno a tres hilos por vez. Una vez libre el antebrazo y el pulgar, se jala el ala con cuidado pero firmemente para liberar los metacarpianos y después las falanges. Teniendo libre un ala, se procede de igual modo con la otra. Ya que esté suelto el murciélago, para transportarlo se mete en una bolsa de manta con jareta y se anuda ésta sobre la boca de la bolsa.

j) Una vez terminada la colecta, se procede a guardar las redes en bolsas de plástico individuales. Las redes deben quedar perfectamente limpias de hojas, ramas, e insectos antes de meterlas a sus bolsas.

Datos obtenidos de los murciélagos colectados:

De cada colecta de murciélagos se tomaron los siguientes datos: hora de captura, especie, peso, sexo, edad (con base en la osificación de las falanges (Krusztch y Crichton, 1985)), condición reproductiva (según lo propuesto por Silva-Taboada (1979)), longitud del antebrazo, y área del ala; de ser posible se colectaron excretas para su análisis. Todos los murciélagos identificados como Sturnira ludovici, que fueran adultos y estuvieran inactivos reproductivamente, fueron llevados a cautiverio; los murciélagos de otras especies fueron liberados inmediatamente después de la toma de datos.

Esfuerzo de captura:

Las capturas se llevaron a cabo de los meses de mayo a noviembre de 1993. De los sitios seleccionados (ubicados en el "Sendero del Tlacuache", la "Cañada de La Tuna", y el "Sendero Xilosuchitlán"), se trabajó uno a la vez, colocando de 4 a 6 redes de niebla de 12 X 2.5 m, utilizándolas durante dos noches seguidas, después de las cuales fueron cambiadas a otro de los sitios. Durante las noches de muestreo las redes se abrieron al crepúsculo (19:30 - 20:00 horas), revisándose a las 23:00 y 2:00 horas de la noche, y cerrándose después de la segunda revisión. El número de noches de captura por mes fue variable, dependiendo éste del número de individuos de S. ludovici capturados por noche, y las demandas de murciélagos de esta especie para los experimentos que se estuvieran llevando a cabo.

Cautiverio:

Los Sturnira ludovici capturados fueron mantenidos en cautiverio dentro de un invernadero de plástico de 8 m de largo por 3.5 m de ancho, y 2.5 m de altura, utilizando jaulas cúbicas de tela de mosquitero plástico de 0.6 X 0.6 x 0.6 m, y jaulas individuales: botes de plástico transparentes recubiertos con malla metálica de gallinero de 0.3 m de largo, por 0.25 m de diámetro (ver apéndice III).

Los murciélagos se mantuvieron durante un período de 2 días de aclimatación en las jaulas cúbicas de tela de mosquitero plástico, en forma de pequeñas colonias de 3 a 5 individuos. Aquellos animales que se comportaran normalmente tras ese plazo, eran puestos a prueba por otros 2 días en las jaulas individuales, antes de pasar a los experimentos. Durante los dos períodos de aclimatación se pesó a los animales diariamente, utilizando la pérdida de peso como un criterio para ver su adaptación al cautiverio. La dieta utilizada para mantener a los murciélagos en estos períodos fue una dieta mixta de melón, sandía, papaya, plátano, mango y guayaba. Los animales que se negaron a comer y/o entraron en un estado de torpor, fueron liberados.

Se trató de mantener una temperatura constante dentro del invernadero durante los periodos de cautiverio; sin embargo, esta registró variaciones entre los 25°C (a mediodía), y los 6°C (durante la noche). Por lo tanto se tuvieron que implementar fundas de cartón, y cubiertas de plástico y bajo-alfombra para las jaulas, creando un microambiente donde la temperatura no fuera tan variable (10°C - 20°C), ya que éste es un factor esencial para mantener murciélagos en cautiverio (Wilson, 1988).

Durante el período que se mantuvo a los animales en cautiverio, se les revisó diariamente en busca de heridas en las patas, antebrazos, muñeca, alas y cara; de encontrarse éstas, se aplicó violeta de genciana después de limpiar el área afectada. La presencia de pequeños cortes en los murciélagos cautivos es común debido a la fricción de la piel con superficies extrañas (metal, plástico) (Wilson, 1988).

Todos los experimentos que a continuación se describen, fueron realizados dentro del invernadero, en las condiciones de temperatura mencionadas.

Experimentos para conocer la redituabilidad de los principales frutos, con base en dietas estrictas:

Utilizando información previa de la literatura (Dinerstein, 1983, 1986; Fleming, 1986), y datos obtenidos por Iñiguez Dávalos (Comp. Pers.), se escogieron para los experimentos de dietas estrictas tres especies de frutos, pertenecientes a dos familias botánicas: Solanaceae (Solanum brachystachys, y S. aphydendron); y Melastomataceae (Conostegia volcanalis). Estos frutos fueron elegidos debido a que sus semillas son los que aparecen más frecuentemente en las excretas de S. ludovici en la ECLJ.

Los murciélagos que pasaron el período de aclimatación al cautiverio sin manifestar pérdidas significativas de peso, fueron utilizados en los experimentos de dietas estrictas. En ellos, se utilizaron 6 individuos por especie de fruto, manteniéndolos en las jaulas individuales durante seis días seguidos, con base en una dieta estricta de uno de los tres frutos mencionados; agua y comida ad libitum.

Diariamente, durante los 6 días del experimento se limpiaron las jaulas, renovando la comida y el agua, obteniéndose los siguientes datos: cantidad de alimento y agua consumida, grado de madurez de la fruta consumida, cantidad de excretas producidas, y el peso del murciélago. Antes de pesar a los animales, se les aislaba en botes plásticos provistos de ventilación durante 30 minutos, en espera de que vaciaran su tracto digestivo, ya que el peso de las excretas en el intestino podía afectar los datos reales del peso del murciélago (Martínez-Gallardo y Sanchez-Cordero, 1993).

Se utilizaron dos controles para este experimento. El primero, para probar que el cautiverio en las jaulas individuales no haría perder peso por estrés a los murciélagos; el segundo, para demostrar que la falta de movilidad dentro de estas jaulas no causaría modificaciones de peso por sedentaridad.

En el primer control se colocó a los murciélagos en las jaulas individuales por 6 días, alimentándolos con la misma dieta mixta utilizada en los períodos de adaptación al cautiverio. Los datos tomados fueron los mismos que en el caso de las dietas estrictas. Al mantener murciélagos en las mismas condiciones de cautiverio que las utilizadas durante las dietas estrictas, intentamos probar que la pérdida de peso no se debe al estrés producido por el cautiverio mismo, sino por la dieta a la que el murciélago está sometido.

En el segundo control los murciélagos fueron mantenidos durante 6 días en forma individual en las jaulas cúbicas de tela plástica de mosquitero. Se les dió como alimento la dieta mixta de frutas ya mencionada, tomándose datos de cantidad de fruta y agua consumida, y de peso de los individuos; debido a las características de las jaulas, no se pudo obtener la cantidad de excretas producidas. El objetivo de este control fue el mantener a los murciélagos cautivos en jaulas donde pudieran revolotear, y probar así que la falta de movimiento en las jaulas individuales no era una causa de cambios en el peso de los animales.

Observaciones de manejo de frutos:

Murciélagos previamente adaptados al cautiverio fueron observados de noche mientras se alimentaban, con ayuda de iluminación artificial. Durante los períodos de observación se mantuvo a los animales en jaulas individuales, dándoles un solo fruto de las tres especies utilizadas en los experimentos de dietas estrictas (Solanum brachystachys, S. aphydendron, y Conostegia volcanelis). Los datos que se recabaron fueron los siguientes: tiempos de manejo y tránsito en tracto digestivo de los frutos, partes descartadas, semillas descartadas, producción de eyectas, presencia y número de semillas en eyectas, número de veces que el murciélago excreta por fruto consumido, número de semillas por excreta y número total de semillas excretadas. Se realizaron 20 observaciones de manejo por especie de fruto.

Análisis de nutrimentos en frutos y excretas (efectividad digestiva):

Las muestras de frutas y excretas colectadas en campo se llevaron al laboratorio donde se congelaron a -4°C hasta su análisis. Los frutos fueron descongelados exponiéndolos a temperatura ambiente por 45 minutos, tras lo cual se les retiró la cáscara y las semillas, conservando únicamente la pulpa. Las

excretas fueron descongeladas de la misma forma, separando las semillas presentes de la materia fecal. Todo el material se homogeneizó por medio de trituración con un mortero de porcelana, llevándose a cabo 4 repeticiones de cada análisis.

-Extracción de azúcares:

Los azúcares solubles presentes en la fruta y las excretas fueron extraídos por el método de Carnal y Black (1989, citado por Tomás Vega, 1992), con algunas modificaciones para poder obtener el contenido de azúcares totales y reductores. El procedimiento es el siguiente:

A un gramo de tejido homogeneizado se le añadieron 5 ml de etanol (80%), calentándose posteriormente a 75°C por 5 minutos, se centrifugó (centrífuga Beckman J2-21, con rotor JA-20) a 10,000 rpm durante 5 minutos. Se colectó el sobrenadante en una probeta, repitiéndose los pasos anteriores con el precipitado. Se combinaron los distintos sobrenadantes obtenidos y se centrifugó a 15,000 rpm (-4°C) por 20 minutos. El sobrenadante obtenido de esta tercera centrifugación se colocó en una probeta y se llevó a un volumen de 25 ml con etanol (80%). De este volumen final se tomaron alícuotas para la determinación de los azúcares totales y reductores (Tomás Vega, 1992).

***Porcentaje de azúcares totales:**

Se obtuvo por el método colorimétrico del fenol descrito por Dubois (1956), siguiendo la rutina de análisis químicos de frutos de laboratorio de postcosecha del Departamento de Pomología de la Universidad de California, Davis, adecuándola al material en estudio.

Del sobrenadante se tomaron alícuotas de 0.1 ml y se colocaron en tubos de ensayo, a los que se agregaron 2 ml de antrona (disuelta en ácido sulfúrico concentrado). Los tubos se agitaron en un Vortex Maxi Mix II Thermolyne, después de lo cual se colocaron en baño maría (80°C) durante 10 minutos. Se dejaron enfriar de 1 a 2 minutos, y por último se registró la absorbancia (espectrofotómetro Perkin-Elmer Junior modelo 35) a 620 nanómetros, utilizando como blanco agua destilada (Tomás Vega, 1992).

La cantidad de azúcares totales se determinó con base en una curva de calibración, empleando diferentes concentraciones de glucosa.

***Porcentaje de azúcares reductores:**

Se utilizó el método calorimétrico de Samagyi (1952) con las modificaciones ya mencionadas para el análisis de azúcares totales.

Se colocaron 0.1 ml de muestra en tubos de ensayo, a los que se agregó 1 ml de reactivo de cobre, el cual es el resultado de la mezcla entre Cu uno (Tartrato de Sodio y Potasio, Carbonato de Sodio y Sulfato de Sodio) y Cu dos (Sulfato de Cobre y Sulfato de Sodio) en relación de 4:1 (cuatro partes de Cu uno por una de Cu dos). Se calentó la mezcla a baño maría (80°C) por diez minutos, dejándola enfriar por 1 o 2 minutos. A cada tubo se le agregó 1 ml de reactivo de Nelson (el cual contiene Molibdato de amonio disuelto en agua destilada, y ácido sulfúrico mezclado con Arsenato de Sodio). Las muestras se agitaron en un vortex Maxi Mix II Thermolyne, dejándose reposar por 30 minutos en la oscuridad. Finalmente se midió la absorbancia (espectrofotómetro Perkin-Elmer Junior modelo 35), a una longitud de onda de 565 nanómetros (Tomás Vega, 1992).

La concentración de azúcares reductores se estimó a partir de una curva de calibración elaborada con glucosa.

-Contenido de proteínas en la pulpa y excretas:

Para la extracción y determinación de las proteínas presentes en la pulpa de la fruta y las excretas se utilizó el método descrito por Choe y Thimann (1975), con algunas modificaciones.

Se utilizaron 2 g de jugo de las muestras obtenido durante la homogeneización de las mismas, mezclándolo con 8 ml de acetona fría de 80%. La mezcla se homogeneizó, y se centrifugó (centrífuga Beckman modelo J2-21, con rotor JA-20) a 10,000 rpm por 5 minutos, a -4°C. Se descartó el sobrenadante, y al precipitado se le añadió la misma cantidad de acetona (80%), realizando con la mezcla una segunda centrifugación a la misma velocidad, tiempo y temperatura que la anterior. Por segunda vez se descarta el sobrenadante, agregando al precipitado final 8 ml de ácido Tricloroacético (10%) frío, almacenando la mezcla en un refrigerador (-10°C) por una hora. Posteriormente se agitó la mezcla en un vortex Maxi Mix II Thermolyne, y se centrifugó a 10,000 rpm durante 20 minutos. Se eliminó el sobrenadante y al precipitado se le adicionaron 3.2 ml de Hidróxido de Sodio (1 N). La mezcla resultante se colocó en baño maría (80%) por 20 minutos, midiendo al enfriarse el volumen final (Tomás Vega, 1992).

La proteína insoluble en acetona (80%) se estimó utilizando el método de Lowry *et al* (1951). La curva de calibración se elaboró con albúmina de suero de bovino y la cantidad de proteína en cada muestra se obtuvo en base a esta calibración.

Pruebas de consumo de frutos:

De los frutos colectados para determinar sus características morfológicas se tomaron 15 de cada especie, y se les ofrecieron como alimento a murciélagos mantenidos en ayuno por un día, dentro

de jaulas individuales. Se les dejó durante una noche con el fruto, y por la mañana se revisó la jaula, viendo si el fruto había sido consumido, o mostraba señales de manipulación. Para cada fruto se realizaron diez repeticiones.

Velocidad y tasa de germinación de semillas:

Se llevaron a cabo experimentos de germinación de semillas, para determinar tanto la velocidad de proceso, como la tasa de germinación. De los frutos de Solanum brachystachys, y S. aphydendron, se tomaron 100 semillas por especie, por tratamiento, siendo éstos los siguientes: semillas extraídas de la pulpa, semillas extraídas de la pulpa y lavadas con agua destilada, y semillas excretadas por S. ludovici. Se colocaron las semillas en cajas de Petri sobre algodón húmedo, cubiertas con papel filtro también húmedo. En cada caja de Petri se colocaron las 100 semillas correspondientes a un tratamiento, dejándose por 21 días a temperatura ambiente bajo el efecto de luz solar indirecta.

Remoción de frutos en el campo:

En tres áreas de bosque mesófilo de montaña dentro de la ECLJ, se marcaron frutos maduros de las siguientes especies de plantas: Solanum brachystachys (100 frutos), S. aphydendron (168 frutos), y Conostegia volcanelis (118 frutos). Las áreas de muestreo fueron: la "Cañada de La Tuna", el "Sendero del Tlacuache", y el "Puerto del Escobedo". Las plantas fueron visitadas durante 14 días, contando los frutos dos veces diarias, por la mañana (al amanecer), y por la tarde (justo antes del anochecer). Los frutos fueron marcados con pequeñas manchas de pintura de uñas, con el fin de buscarlos bajo las plantas y determinar si fueron removidos efectivamente, o cayeron por acción del viento o la gravedad. En el caso de S. aphydendron, esto no pudo llevarse a cabo, debido a la densa cobertura vegetal encontrada bajo las plantas de esta especie. Se marcaron más frutos de S. aphydendron, debido a la presencia de pocos frutos maduros y a la estrategia de fructificación de la planta, que madura pocos frutos a la vez; así, con un mayor número marcado se intentó cubrir frutos con posibilidades de madurar durante el muestreo de 14 días.

Análisis de datos:

Para los experimentos de redituabilidad de frutos con base en dietas estrictas se llevaron a cabo análisis de varianza para encontrar diferencias significativas entre los tratamientos, utilizándose también análisis de regresión lineal simple y correlación para analizar el comportamiento del peso de los murciélagos a lo largo de los días de experimentación.

Para los datos de características morfológicas de los frutos, y su relación con los frutos consumidos por S. ludovici, se llevaron a cabo análisis de varianza, algunas regresiones lineales simples y correlaciones, así como algunas pruebas de ji cuadrada. El resto de la tesis maneja solo datos descriptivos, por lo que se utilizaron medidas descriptivas.

Hojas de datos:

Para cada experimento se diseñaron hojas de campo para el vaciado de los datos, estas hojas pueden ser consultadas en el apéndice I.

Nota metodológica sobre Conostegia volcanalis:

El tamaño de las semillas de este fruto (menos de 1.5 mm de largo por 0.1, o 0.2 mm de ancho aproximadamente), y la gran cantidad de éstas presentes en los frutos (más de quinientas semillas/fruto) fué una seria limitante metodológica para varios de los análisis realizados durante este trabajo. No fue posible determinar el número de semillas por fruto, como tampoco el número de semillas descartadas, presentes en las eyectas, o excretadas por Sturnira ludovici durante las observaciones de manejo. Tampoco fue posible realizar pruebas de germinación de semillas con este fruto.

RESULTADOS:Especies consumidas por Sturnira ludovici y características morfológicas de los frutos:

Entre los meses de agosto y septiembre de 1993 se recolectaron 14 especies de plantas con frutos en las áreas de colecta dentro de bosque mesófilo de montaña. Las especies colectadas son las siguientes:

Solanaceae:

- Solanum brachystachys Dunal.
- Solanum aphyodendron S. Knapp.
- Solanum appendiculatum H. & B. ex Dunal.
- Lysiantes surotatensis J.L. Gentry.

Myrsinaceae:

- Parathesis villosa Lundell.
- Rapanea jurgensenii Mez.

Rhamnaceae:

- Rhamnus hintonii M.C. & L.A. Johnst.
- Rhamnus sp.

Aquifoliaceae:

- Ilex brandegeana Loes.

Araliaceae:

- Dendropanax arboreus (L.) Decne & Planch.

Boraginaceae:

- Tournefortia petiolaris A.DC.

Melastomataceae:

- Conostegia volcanalis Standl. & Steyerf.

Onagraceae:

- Fuchsia microphylla H.B.K.

Vitaceae:

- Vitis berlandieri Planch.

Las siguientes características de los frutos fueron analizadas: ancho, largo, volumen (obtenido de considerar los frutos como esferas, sacando un promedio del largo y el ancho y obteniendo un radio, para aplicar la fórmula del volumen de una esfera), peso, número de semillas, largo y ancho de las semillas, color, olor, si estaban agrupados o en forma individual, y si se encontraban expuestos con relación al follaje. Las categorías para agrupar las especies respecto a cada característica fueron determinadas con base en un análisis sobre grupos homogéneos.

En cuanto al tamaño de los frutos expresado en volumen (mm^3), podemos dividir los frutos en tres grupos: Grupo I (menores de 100 mm^3), Grupo II (entre 100 y 300 mm^3), y Grupo III (mayores de 300 mm^3) (cuadro 2). Los frutos consumidos presentan una distribución cercana a la normal entre los diversos tamaños. Aunque cargándose hacia aquellos que presentan un mayor volumen (Solanum aphyodendron, C. volcanalis, y S. brachystachys).

Cuadro 2. Frutos analizados por categorías de tamaño. Los datos en los cuadros indican el grupo al que el fruto pertenece (ver texto), y la media aritmética de su tamaño en mm^3 . El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici.

Especie	Grupo I	Grupo II	Grupo III
<u>Tournefortia petiolaris</u>	55.02		
<u>Fuchsia microphylla</u> *	87.36		
<u>Rhamnus sp.</u>		112.05	
<u>Lysiantes surotatensis</u> *		132.09	
<u>Rapanea jurgensenii</u>		152.45	
<u>Rhamnus hintonii</u> *		153.65	
<u>Ilex brandegeana</u>		159.41	
<u>Parathesis villosa</u>		163.75	
<u>Vitis berlandieri</u>		165.06	
<u>Solanum aphyodendron</u> *		226.97	
<u>Solanum appendiculatum</u>		230.8	
<u>Dendropanax arboreus</u>		256.25	
<u>Conostegia volcanalis</u> *		258.36	
<u>Solanum brachystachys</u> *			475.2

El análisis de peso también da tres grupos distintos: Grupo I (frutos con peso menor a 0.3 g), Grupo II (frutos con peso entre 0.3 y 0.8 g), y Grupo III (frutos con un peso mayor a 0.8 g) (cuadro 3). La distribución de los frutos consumidos es hacia los que presentan un mayor peso (50% de los frutos consumidos pertenecen al Grupo III).

Cuadro 3. Frutos analizados por categorías de peso. Los datos en los cuadros indican el grupo al que el fruto pertenece (ver texto), y la media aritmética de su peso en gramos. El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici.

Especie	Grupo I	Grupo II	Grupo III
<u>Tournefortia petiolaris</u>	0.187		
<u>Fuchsia microphylla</u> *		0.342	
<u>Rhamnus sp.</u>		0.465	
<u>Lysiantes surotatensis</u> *		0.542	
<u>Ilex brandegeana</u>		0.568	
<u>Vitis berlandieri</u>		0.581	
<u>Parathesis villosa</u>		0.585	
<u>Rapanea jurgensenii</u>		0.599	
<u>Dendropanax arboreus</u>		0.626	
<u>Rhamnus hintonii</u> *		0.641	
<u>Solanum appendiculatum</u>			0.860
<u>Solanum aphyodendron</u> *			0.877
<u>Conostegia volcanalis</u> *			0.989
<u>Solanum brachystachys</u> *			1.390

Solanum brachystachys, S. aphyodendron, y Conostegia volcanalis, los tres frutos encontrados con mayor frecuencia en las excretas de Sturnira ludovici en el campo, mantienen la siguiente relación pulpa-fruto: 30% del peso de un fruto de Solanum brachystachys es pulpa; mientras que ésta ocupa el 25% de los frutos de S. aphyodendron, y el 60% en Conostegia volcanalis.

Los frutos pueden catalogarse en tres grupos en cuanto al número de semillas que presentan ; Grupo I (con 5 semillas o menos), Grupo II (entre 6 y 50 semillas), y Grupo III (más de 50 semillas) (cuadro 4). De los frutos consumidos, 83.3% (5 especies), presentan más de 17 semillas, ocupando el 75% (3 de 4) de los frutos presentes en el Grupo II, y el 100% de los que se encuentran en el Grupo III.

Cuadro 4. Frutos en categorías por número de semillas. Los datos en los cuadros indican el grupo al que el fruto pertenece (ver texto), y la media aritmética de su número de semillas. El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici.

Espece	Grupo I	Grupo II	Grupo III
<u>Parathesis villosa</u>	1		
<u>Tournefortia petiolaris</u>	2		
<u>Rapanea jurgensenii</u>	2.61		
<u>Rhamnus sp.</u>	2.93		
<u>Rhamnus hintonii</u> *	2.95		
<u>Vitis berlandieri</u>	2.95		
<u>Ilex brandegeana</u>	4		
<u>Dendropanax arboreus</u>	5		
<u>Solanum appendiculatum</u>		14.4	
<u>Fuchsia microphylla</u> *		17.1	
<u>Lysiantes surotatensis</u> *		30.68	
<u>Solanum brachystachys</u> *		35.15	
<u>Solanum aphyodendron</u> *			150
<u>Conostegia volcanalis</u> *			más de 500

Para el tamaño de las semillas también tenemos tres grupos homogéneos tanto en el ancho (Grupo I, menos de 1.8 mm; Grupo II, entre 1.8 y 4 mm; y Grupo III, mayor de 4 mm) (Cuadro 5), como en el largo (Grupo I menos de 4 mm; Grupo II entre 4 y 7 mm; y Grupo III mayores de 7 mm) (cuadro 6). Cinco de los frutos consumidos (83.3%) se encuentran entre los seis frutos con semillas de menor tamaño según las categorías de ancho y largo de semilla.

Cuadro 5. Frutos en categorías por ancho de semillas. Los datos en los cuadros indican el grupo al que el fruto pertenece (ver texto), y la media aritmética del ancho de sus semillas. El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici.

Espece	Grupo I	Grupo II	Grupo III
<u>Conostegia volcanalis</u> *	menos de 1		
<u>Fuchsia microphylla</u> *	1.15		
<u>Solanum aphyodendron</u> *		1.97	
<u>Solanum appendiculatum</u>		2.32	
<u>Solanum brachystachys</u> *		2.78	
<u>Lysiantes surotatensis</u> *		2.88	
<u>Ilex brandegeana</u>		3.13	
<u>Tournefortia petiolaris</u>			4.15
<u>Vitis berlandieri</u>			4.26
<u>Rhamnus sp.</u>			4.54
<u>Rhamnus hintonii</u> *			4.57
<u>Dendropanax arboreus</u>			4.95
<u>Rapanea jurgensenii</u>			5.09
<u>Parathesis villosa</u>			6.26

Cuadro 6. Frutos por categorías de longitud de la semilla. Los datos en los cuadros indican el grupo al que el fruto pertenece (ver texto), y la media aritmética de la longitud de semillas. El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici.

Espece	Grupo I	Grupo II	Grupo III
<u>Conostegia volcanalis</u> *	menos de 1.5		
<u>Fuchsia microphylla</u> *	2.12		
<u>Solanum aphyodendron</u> *	2.43		
<u>Solanum brachystachys</u> *	3.67		
<u>Lysiantes surotatensis</u> *	3.67		
<u>Solanum appendiculatum</u>	3.68		
<u>Rapanea jurgensenii</u>	3.97		
<u>Tournefortia petiolaris</u>		5.4	
<u>Vitis berlandieri</u>		5.7	
<u>Rhamnus sp.</u>		5.84	
<u>Rhamnus hintonii</u> *		5.91	
<u>Ilex brandegeana</u>		6.1	
<u>Parathesis villosa</u>		6.17	
<u>Dendropanax arboreus</u>			7.7

Para la categoría de color utilizamos solo dos variables: frutos que no presentan colores brillantes o llamativos (Inconspicuos), y frutos de colores llamativos (Conspicuos). En el caso del olor, también se utilizaron dos variables: sin olor o con olor (percibible por los humanos) (cuadro 7).

Cuadro 7. Frutos por categorías de olor y color. El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici. La columna con la C bajo el cuadro de Color, indica el color que presentan los frutos maduros: C=Cafe; N=Naranja; M=Morado; R=Rojo; T=Translucido-blanquecino; y V=Verde.

Especies	Olor		Color		
	Sin Olor	Con Olor	C	Inconspicuo	Conspicuo
<u>Fuchsia microphylla</u> *		X	M		X
<u>Rhamnus hintonii</u> *		X	M		X
<u>Solanum brachystachys</u> *		X	V	X	
<u>Solanum aphyodendron</u> *		X	V	X	
<u>Conostegia volcanalis</u> *	X		C	X	
<u>Lysiantes surotatensis</u> *	X		R		X
<u>Ilex brandegeana</u>		X	C	X	
<u>Rapanea jurgensenii</u>		X	M		X
<u>Solanum appendiculatum</u>	X		N		X
<u>Parathesis villosa</u>	X		R		X
<u>Dendropanax arboreus</u>	X		M		X
<u>Rhamnus sp.</u>	X		M		X
<u>Vitis berlandieri</u>	X		N		X
<u>Tournefortia petiolaris</u>	X		T	X	

Clasificamos a los frutos dentro de la categoría de "Agrupación", como frutos en Racimo, o fruto Individual. La categoría de "Posición", dividió a los frutos en Pendulados o Erectos. Un 66.6% de los frutos consumidos están agrupados en racimos y aunque cambia el patrón de especies, se mantiene el mismo porcentaje para la categoría de pendulados.

Cuadro 8. Frutos por categorías de Agrupación y Posición. El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici.

Especie	Agrupación		Posición	
	Racimo	Individual	Pendulados	Erectos
<u>Fuchsia microphylla</u> *		X	X	
<u>Lysiantes surotatensis</u> *		X		X
<u>Rhamnus hintonii</u> *	X		X	
<u>Conostegia volcanalis</u> *	X			X
<u>Solanum brachystachys</u> *	X		X	
<u>Solanum aphyodendron</u> *	X		X	
<u>Rhamnus sp.</u>		X	X	
<u>Tournefortia petiolaris</u>	X		X	
<u>Vitis berlandieri</u>	X		X	
<u>Rapanea jurgensei</u>	X		X	
<u>Solanum appendiculatum</u>	X		X	
<u>Parathesis villosa</u>	X		X	
<u>Ilex brandegeana</u>	X		X	
<u>Dendropanax arboreus</u>	X		X	

Se consideraron dos categorías para la posición de los frutos con respecto al follaje: Frutos Expuestos, que pudieran ser tomados por los murciélagos al vuelo; y Frutos No Expuestos, ocultos en el follaje, o colocados entre o bajo las hojas, obligando a Sturnira ludovici y otros frugívoros a posarse en la planta para poder alimentarse (cuadro 9). Un 66.6% de los frutos consumidos pertenecen a la categoría de expuestos.

Cuadro 9. Frutos por categorías de su posición con respecto al follaje. El asterisco indica las especies consumidas por Sturnira ludovici.

Especie	Expuestos	No Expuestos
<u>Fuchsia microphylla</u> *	X	
<u>Rhamnus hintonii</u> *	X	
<u>Lysiantes surotatensis</u> *	X	
<u>Conostegia volcanalis</u> *	X	
<u>Solanum brachystachys</u> *		X
<u>Solanum aphyodendron</u> *		X
<u>Rhamnus sp.</u>	X	
<u>Tournefortia petiolaris</u>	X	
<u>Vitis berlandieri</u>	X	
<u>Rapanea jurgensenii</u>	X	
<u>Dendropanax arboreus</u>	X	
<u>Parathesis villosa</u>		X
<u>Ilex brandegeana</u>		X
<u>Solanum appendiculatum</u>		X

Pruebas de Consumo:

De las 14 especies de frutos analizados durante estas pruebas, Sturnira ludovici consumió 6, lo que representa un 42.85% del total de especies analizadas. Las especies pertenecen a 4 familias botánicas:

Solanaceae:

Solanum brachystachys Dunal.
Solanum aphyodendron S. Knapp.
Lysiantes surotatensis J.L. Gentry.

Melastomataceae:

Conostegia volcanalis Standl. & Steyerl.

Rhamnaceae:

Rhamnus hintonii M.C. & L.A. Johnst.

Onagraceae:

Fuchsia microphylla H.B.K.

El 50% de las especies encontradas en la dieta de Sturnira ludovici son solanáceas, mientras que cada una de las demás familias representan un 16.66% de la dieta.

Las especies consumidas corresponden a las siguientes formas de vida:

Arbustivas:

Solanum brachystachys
Solanum aphyodendron
Fuchsia microphylla

Bejuco o trepadoras:

Lysiantes surotatensis

Arbóreas:

Conostegia volcanalis
Rhamnus hintonii

Donde el 50% son arbustivas, 33.3% arbóreas, y 16.66% bejuco o trepadoras.

Relación entre frutos consumidos y sus características morfológicas:

Se llevaron a cabo análisis de varianza con el fin de conocer si existían diferencias estadísticamente significativas entre las características morfológicas de los frutos que son consumidos por Sturnira ludovici, y aquellos que no lo son.

Para el volumen de los frutos, el análisis de varianza mostró

diferencias altamente significativas ($P < 0.00001$; $F = 85.668$). Los frutos consumidos por S. ludovici fueron de mayor tamaño, que aquellos que este murciélago no incluye en su dieta (análisis de rangos múltiples; consumidos $\bar{X} = 222.936 \text{ mm}^3$, no consumidos $\bar{X} = 153.081 \text{ mm}^3$).

El peso de los frutos también muestra diferencias significativas entre los frutos consumidos y los que no lo son ($P < 0.00001$; $F = 60.38$), siendo de mayor peso los primeros ($\bar{X} = 0.7985 \text{ g}$) en relación a los segundos ($\bar{X} = 0.5304 \text{ g}$).

El número de semillas, y el tamaño de éstas (su ancho y su largo) es estadísticamente diferente entre los dos grupos ($P < 0.00001$ para los tres casos; $F = 1000.00$ para número de semillas, $F = 639.185$ para ancho de semillas, y $F = 345.192$ para largo de semillas), siendo mayor el número de semillas presentes en los frutos consumidos ($\bar{X} = 47.24$) que en los que no lo son ($\bar{X} = 3.8342$). Las semillas tienden a ser de menor tamaño en los frutos consumidos (ancho $\bar{X} = 2.675 \text{ mm}$, largo $\bar{X} = 3.5664 \text{ mm}$), que en los no incluidos en la dieta de Sturnira ludovici (ancho $\bar{X} = 4.5502 \text{ mm}$, y largo $\bar{X} = 5.4575 \text{ mm}$). Existe una correlación positiva entre el tamaño del fruto y el número de semillas presentes en él (coeficiente de correlación = 0.3661), y una correlación negativa entre el tamaño del fruto y el tamaño de las semillas que los 14 frutos analizados contienen (coeficiente de correlación = -0.2723). La correlación entre el tamaño de las semillas y el número de éstas presente en el fruto es negativa, con un coeficiente de correlación = -0.54 ; así, podemos decir que conforme aumenta el tamaño del fruto, disminuye el tamaño de las semillas contenidas en él, aumentando el número de éstas.

Se llevaron a cabo pruebas de ji cuadrada (χ^2) para determinar si existía alguna relación entre el color, olor, forma de agrupación, posición y exposición de los frutos, con su consumo por Sturnira ludovici.

Los frutos consumidos presentaron olor en un 66.7% de los casos, mientras que los que no fueron consumidos carecieron de esta característica en un 88.9%, lo que nos da una diferencia estadísticamente significativa al 10% en la prueba de ji cuadrada ($\chi^2 = 2.81250$; $P = 0.09353$).

No existe una diferencia significativa entre el número de frutos que presentan color y aquellos que son inconspicuos en relación a su consumo ($\chi^2 = 1.25$; $P = 0.26$). De los frutos consumidos un 50% presentan colores llamativos (rojos, morados o naranjas), mientras el otro 50% son inconspicuos (color verde o café); para los frutos no consumidos el 77.8% presentan color, mientras sólo el 22.2% son inconspicuos. Por lo tanto, podemos considerar que los frutos consumidos no presentan un patrón de coloración; sin embargo, los frutos no consumidos tienden a ser de colores llamativos.

No existen diferencias estadísticas entre el consumo de especímenes con los frutos agrupados en racimos y de aquellos que se encuentran en forma individual en la planta ($\chi^2=1.11$; $P=0.29$). De los frutos consumidos un 66.7% se encuentran en racimos, mientras que de los no consumidos un 88.9% cae dentro de esta categoría.

Para la posición de los frutos, los frutos erectos sólo se encuentran entre los que son consumidos, representando un 16.7% de éstos. No existen diferencias significativas que muestren este factor como importante para la selección de los frutos ($\chi^2=1.6003$; $P=0.2048$).

Los frutos ocultos bajo el follaje son los más comunes, representando el 66.7% de los frutos consumidos, y el 54.3% de los frutos no consumidos, sin embargo no existen diferencias estadísticamente significativas en la prueba de ji cuadrada ($\chi^2=0.1851$; $P=0.666955$).

Existe una relación entre la presencia de olor en los frutos, su color, y si se encuentran expuestos o dentro del follaje; 60% de los frutos con olor son inconspicuos. Por el contrario, 79.5% de aquellos que carecen de olor presentan colores brillantes. El 60% de los frutos con olor se encuentran dentro del follaje, mientras que el 69.2% de los frutos sin olor se encuentran expuestos. Los frutos con colores llamativos tienden a encontrarse expuestos (69.2% de las especies), mientras que 60% de los frutos con color inconspicuo están ocultos en el follaje. Aunque estos patrones pueden ser explicados en forma de porcentajes, no existen diferencias estadísticamente significativas en el análisis.

En resumen, podemos decir que Sturnira ludovici tiende a tener preferencias por los frutos con un mayor volumen y peso, que presentan un alto número de semillas pequeñas, y olor penetrante. Por el contrario, los frutos no consumidos son pequeños, con pocas semillas de tamaño relativamente grande, no presentan olor y tienen colores llamativos.

Redituabilidad de frutos, con base en dietas estrictas:

En los experimentos con dietas estrictas de Solanum brachystachys, S. aphyodendron, y Conostegia volcanalis, los murciélagos manifestaron pérdidas de peso que van del 16.08 al 21.67% de su peso original (figuras 4, 5 y 6); en los tres casos, la pérdida de peso es estadísticamente significativa al paso de los seis días de experimentación (Regresión lineal; S. brachystachys, $P = 0.00006$; S. aphyodendron, $P = 0.00068$; y C. volcanalis, $P = 0.01826$) (figuras 7, 8 y 9). Aunque las respuestas en pérdida de peso son similares en los tres tratamientos, los murciélagos sólo sobrevivieron a una dieta estricta de S. brachystachys, muriendo al sexto día al ser alimentados con C. volcanalis, y al cuarto día de dieta con S. aphyodendron.

RESPUESTA DEL PESO DURANTE LOS EXPERIMENTOS DE REDITUABILIDAD

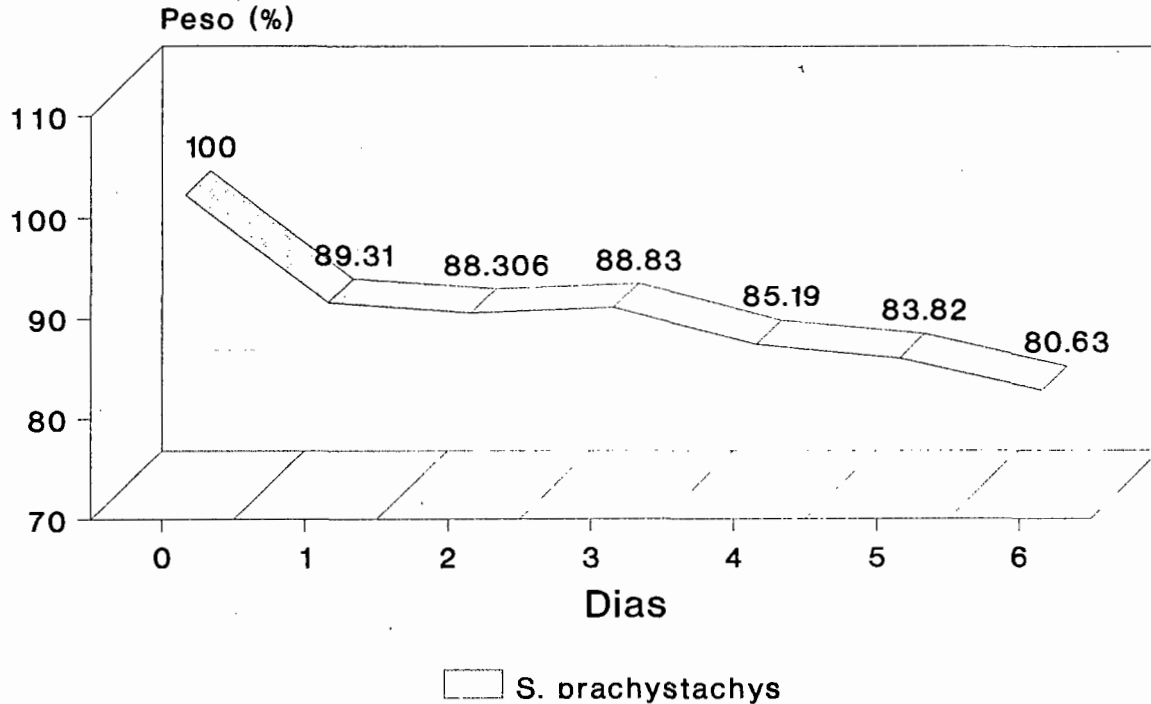


FIGURA 4.

RESPUESTA DEL PESO DURANTE LOS EXPERIMENTOS DE REDITUABILIDAD

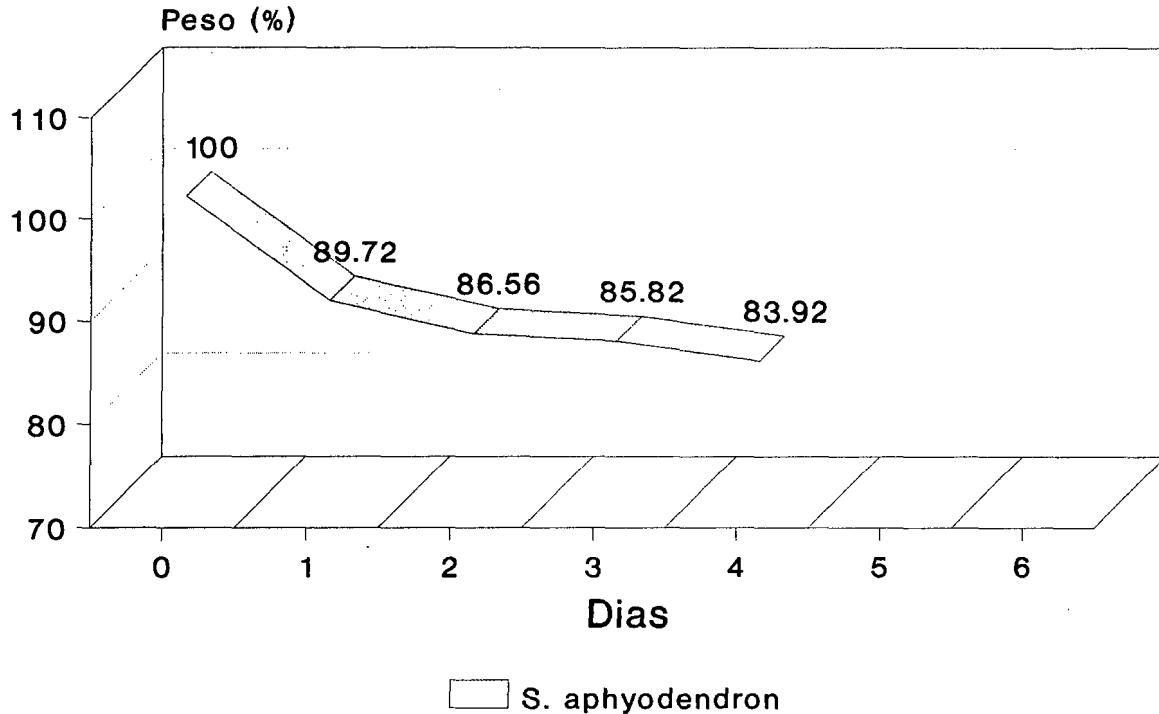


FIGURA 5.

RESPUESTA DEL PESO DURANTE LOS EXPERIMENTOS DE REDITUABILIDAD

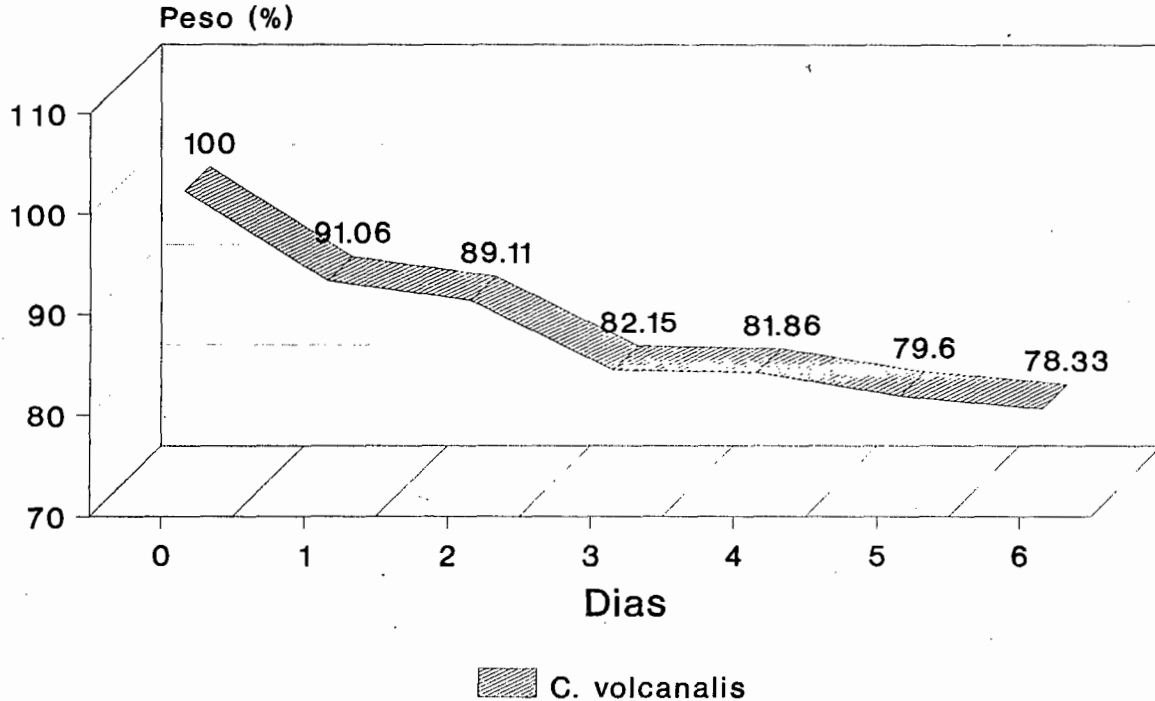
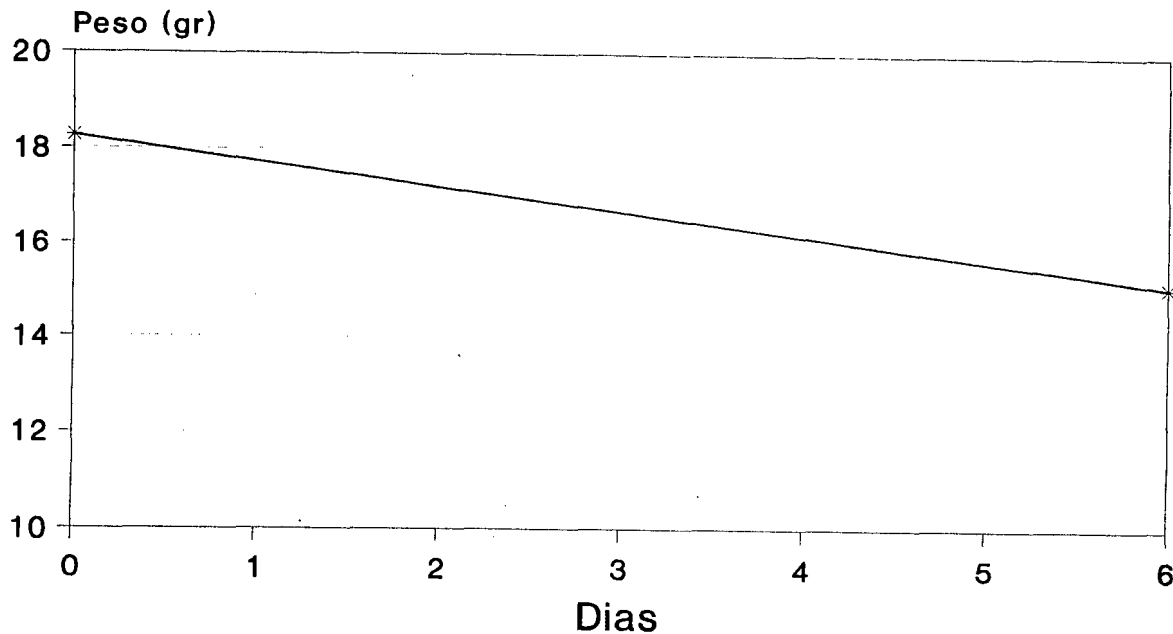


FIGURA 6.

REGRESION S. BRACHYSTACHYS PESO VS. DIAS



50

FIGURA 7. C.C.=-0.498821 P=0.00006

REGRESION S. APHYODENDRON PESO VS. DIAS

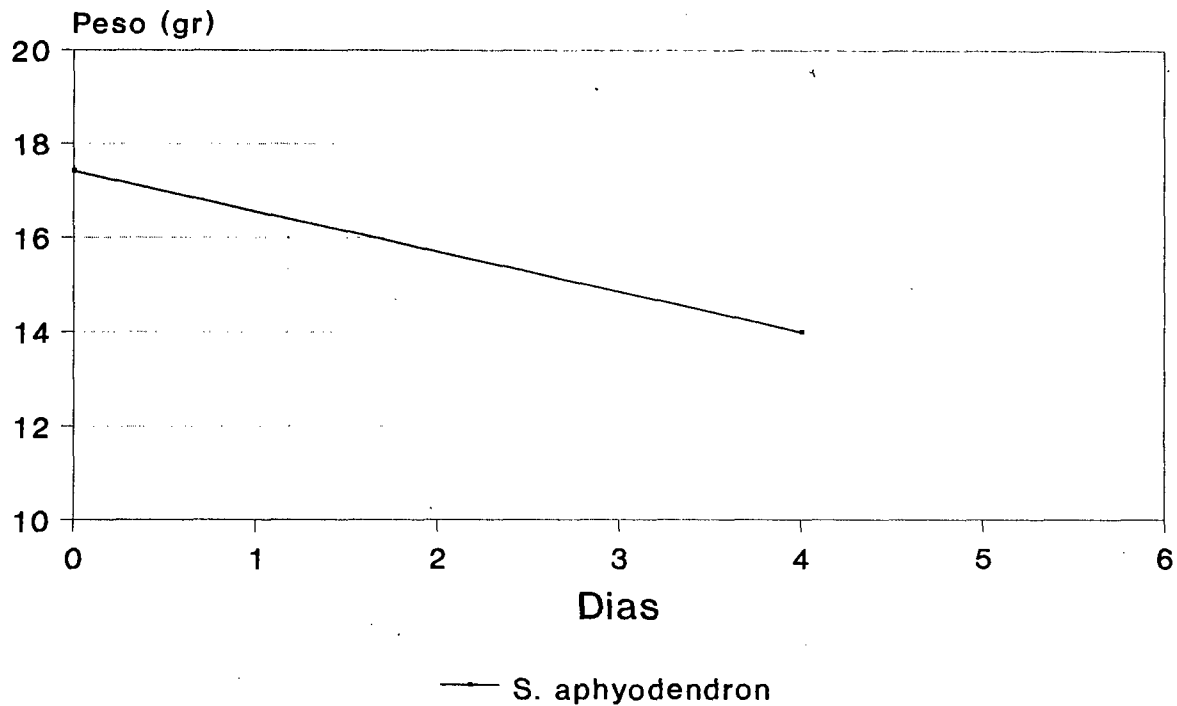


FIGURA 8. C.C.=-0.667905 P=0.00068

REGRESION C. VOLCANALIS PESO VS. DIAS

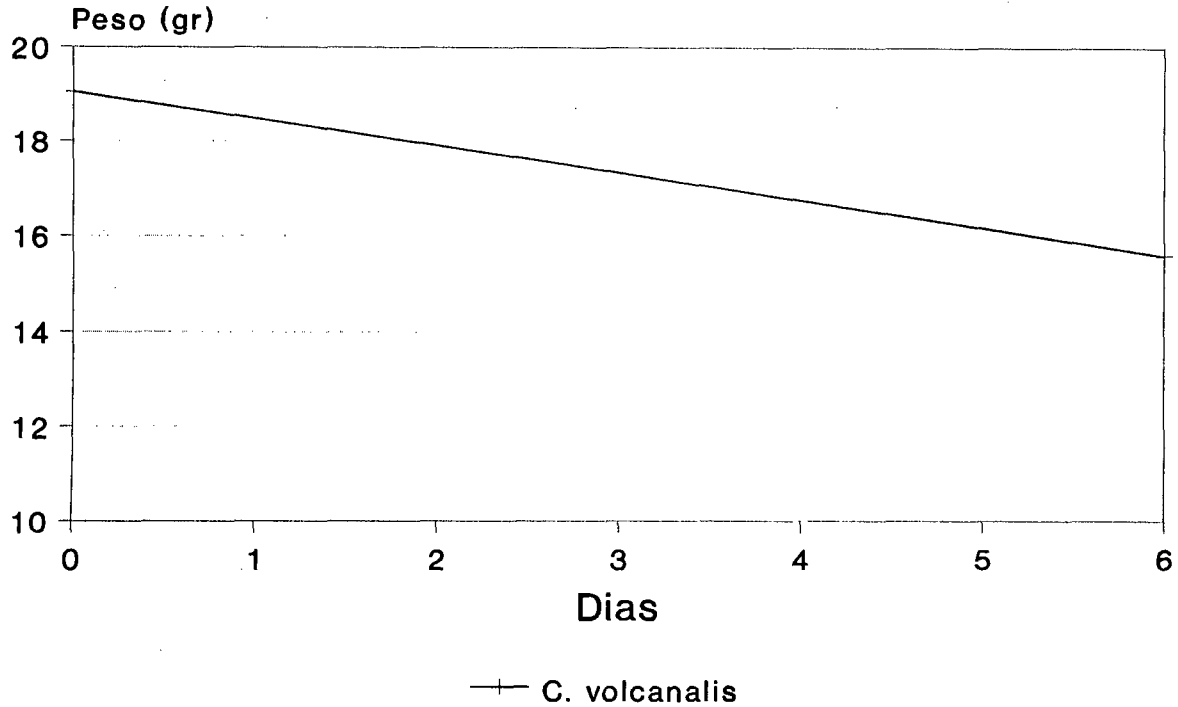


FIGURA 9. C.C.=-0.362639 P=0.01826

RESPUESTA DEL PESO DURANTE LOS EXPERIMENTOS DE REDITUABILIDAD

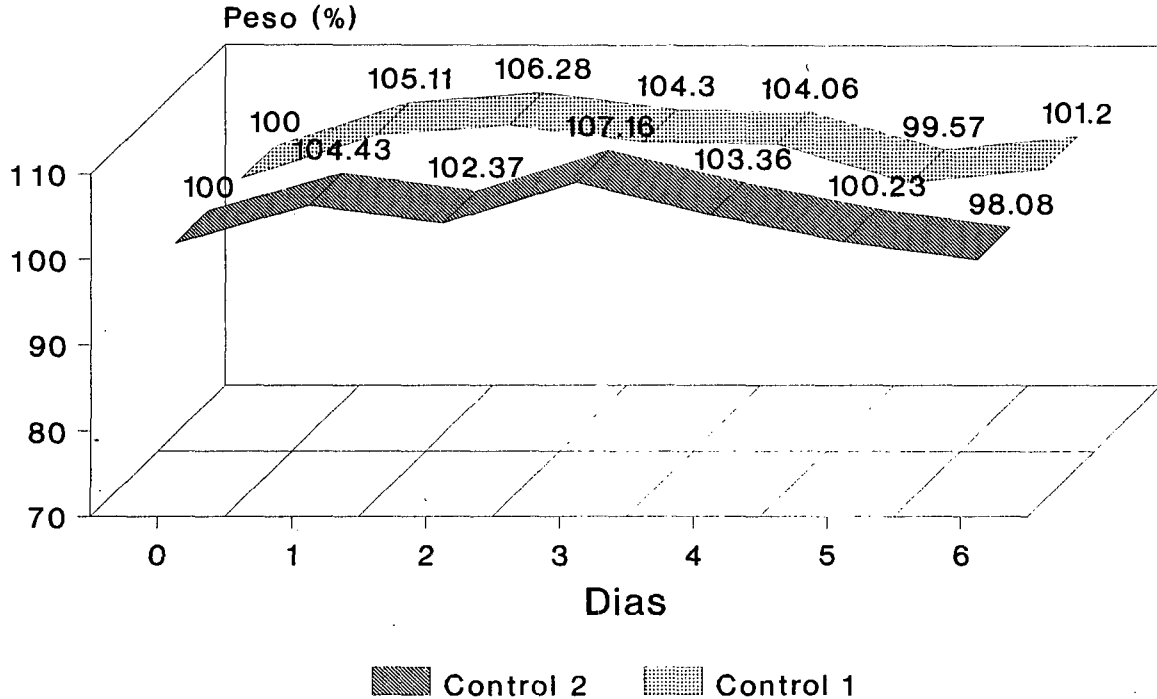
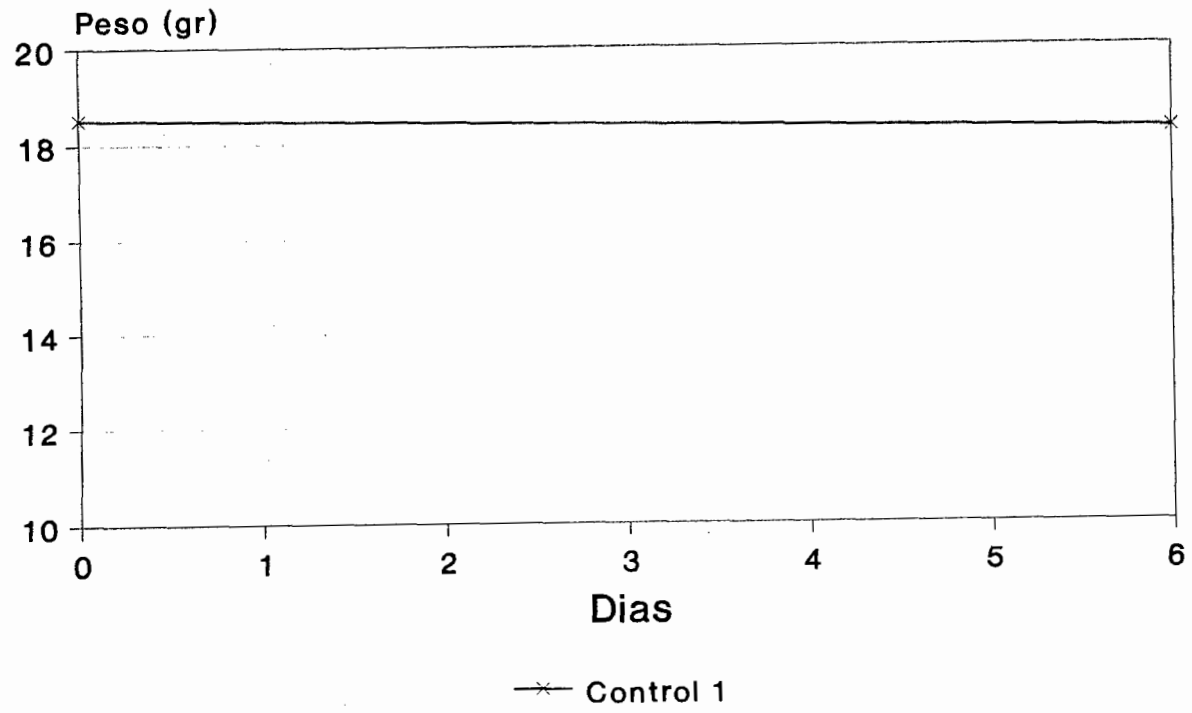


FIGURA 10.

REGRESION CONTROL 1 PESO VS. DIAS



54

FIGURA 11. C.C.=-0.08573 P=0.62436

REGRESION CONTROL 2

PESO VS. DIAS

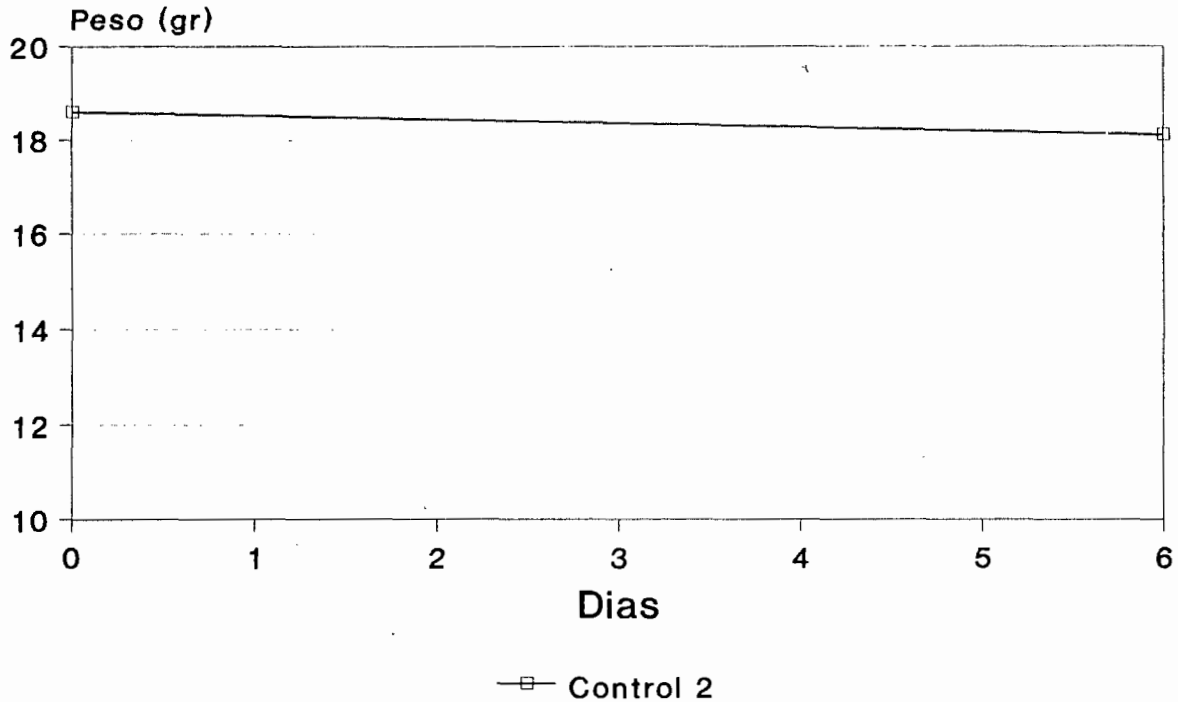


FIGURA 12. C.C.=-0.19123 P=0.27887

Los análisis de regresión lineal y correlación con un intervalo de confianza del 95%, donde se utilizaron como variable independiente los días de experimentación, y como variable dependiente los pesos de los murciélagos, dan los siguientes resultados: S. brachystachys, coeficiente de correlación = -0.4988, y $P = 0.00006$ (figura 7); S. aphyodendron, coeficiente de correlación = -0.6679, y $P = 0.00068$ (figura 8); y C. volcanalis, coeficiente de correlación = -0.3626, y $P = 0.01826$ (figura 9).

En ninguno de los dos controles se encontraron pérdidas significativas de peso para los murciélagos tras los seis días de experimentación (figura 10) (Regresión lineal; control 1, $P = 0.62436$; control 2, $P = 0.17887$), lo que indica que tanto el estrés (control 1), como la falta de movilidad (control 2) no afectaron directamente la pérdida de peso de los murciélagos durante las dietas estrictas. Los resultados obtenidos de los análisis de regresión lineal simple y correlación al 95%, son los siguientes: control 1, coeficiente de correlación = -0.08573, y $P = 0.62436$ (figura 11); y control 2, coeficiente de correlación = -0.1912, y $P = 0.17887$ (figura 12).

El comportamiento del peso de los murciélagos en los 5 tratamientos es estadísticamente diferente (ANOVA; $F = 49.570$, $P < 0.00001$), mostrándonos un análisis de rangos múltiples que éstos se distribuyen en dos grupos homogéneos (los tres frutos en un grupo, y los dos controles en el otro).

La cantidad de alimento consumido por dieta es distinta en los diferentes tratamientos, debiéndose ésto básicamente al tipo de alimento contenido en la dieta: el consumo de fruta en los controles (frutos acuosos, $\bar{X} = 78.5$ g/día), tiende a ser mayor que en los tratamientos con frutos silvestres (Solanum brachystachys, S. aphyodendron, Conostegis volcanalis). Sacando un promedio de consumo diario entre los tres frutos mencionados, obtenemos que Sturnira ludovici consume en promedio 30.51 g de alimento en frutos silvestres diariamente, lo que representa en relación al peso promedio de los murciélagos utilizados (18.2 g/murciélago), el 167.63% del peso de los animales.

Observaciones de manejo de frutos:

Consumo de los frutos y partes descartadas:

Solanum brachystachys:

Sturnira ludovici da un consumo casi total a este fruto, descartando pequeñas porciones de la cáscara y algunas semillas (de 1 a 15 semillas por fruto; $\bar{X} = 5.7$, $s = 4.3$). La cáscara es masticada junto con la pulpa, y expulsada en forma de eyectas, en las que es difícil encontrar semillas (0 - 1 semillas por eyecta; $\bar{X} = 0.5$). El murciélago excreta de 3 a 5 veces por fruto consumido

($\bar{X} = 3.7$), repartiendo equitativamente las semillas en las excretas (de 5 a 9 semillas/excreta, dependiendo de las veces que excrete), para una media de 26 semillas excretadas por fruto consumido (74.28% de las semillas presentes en el fruto) (cuadro 10).

Solanum aphyodendron:

El murciélago al consumir este fruto, muerde la cáscara produciendo un agujero, por el que procede a vaciar la pulpa y las semillas, dejando la cáscara casi intacta y descartando semillas en el proceso (de 8 a 64; $\bar{X} = 22.53$, $s = 15.99$). Hay producción de eyectas, pero éstas son pocas y generalmente se producen al abrir la cascara estando formadas de fibras indigeribles de ésta; se pueden encontrar semillas en las eyectas ($\bar{X} = 2$, $s = 2.76$). S. ludovici excreta de 1 a 3 veces por fruto consumido, excretando un promedio de 125 semillas repartidas en las excretas (de 41 a 125 semillas/excreta). En promedio el murciélago excreta un 83.33% de las semillas presentes en el fruto (cuadro 10).

Conostegia volcanalis:

El consumo de este fruto es incompleto en la mayoría de los casos, descartando S. ludovici entre la mitad y una tercera parte de la pulpa. Las eyectas son raras, y cuando se presentan están constituidas básicamente de cáscara. El murciélago excreta entre 2 y 4 veces por fruto consumido ($\bar{X} = 2.36$). Debido tanto al tamaño reducido de las semillas, como al gran número de éstas presentes en el fruto, fue imposible determinar el número de semillas descartadas y excretadas; sin embargo, debido a la cantidad de pulpa no consumida podemos suponer que se descarta entre la mitad y una tercera parte de las semillas presentes en el fruto (cuadro 10).

Semillas:

Tomando en cuenta la cantidad de semillas presentes en los frutos, y la masa que éstas representan, S. aphyodendron es el fruto con mayor porcentaje de peso en semillas (75% del peso del fruto), y también con el mayor porcentaje de semillas consumidas (83.33% de las semillas/fruto); para S. brachystachys el 65% del peso de sus frutos son semillas, siendo consumido un 74.28% de éstas; C. volcanalis contiene un 40% de su peso en semillas, siendo consumidas entre un 77 y un 50%.

Tiempos de tránsito en tracto digestivo, y manejo de los frutos:

Definimos como tiempo de manejo o consumo, el tiempo que el murciélago emplea en consumir un fruto desde que lo colecta, hasta que lo descarta o termina de ingerir; mientras que el tiempo de

MANEJO DE FRUTOS

Spp.	PARTES DESCARTADAS	EYECTAS	EXCRETAS POR FRUTO	SEMILLAS EXCRETADAS
S.b.	Cascara y semillas (1-15; \bar{X} =5.7, s=4.3)	Presentes 0-1 semillas	3 a 5	\bar{X} = 26 s=3.77
C.v.	Cascara y pulpa (1/3 a 1/2 del fruto)	Presentes Raras	2 a 4	
S.a.	Cascara y semillas (8-64; \bar{X} =22.53, s=15.99)	Presentes 0-8, \bar{X} =2 s=2.76	1 a 3	\bar{X} =125

CUADRO 10.

S.b. = Solanum brachystachys
S.a. = Solanum aphyodendron

C.v. = Conostegia volcanalis

MANEJO DE FRUTOS

(Tiempo en Minutos)

Spp.	TIEMPO DE CONSUMO			TIEMPO DE TRANSITO		
	Min.	Max.	\bar{X}	Min.	Max.	\bar{X}
S.b.	2'49	10'02	6'17	8'44	39'40	24'46
C.v.	1'51	5'16	2'12	4'52	23'25	15'18
S.a.	0'45	3'01	1'15	5'16	15'30	10'20

S.b. ▪ Solanum brachystachys

C.v. ▪ Conostegia volcanalis

S.a. ▪ Solanum aphyodendron

CUADRO 11.

tránsito en el tracto digestivo, considera el tiempo transcurrido desde que es ingerido el primer bocado, hasta que el animal excreta por última vez.

Sturnira ludovici al consumir Solanum brachystachys presenta un tiempo mínimo de manejo del fruto de 2'49" y uno máximo de 10'02", con una media de 6'17"; los tiempos de tránsito en el tracto digestivo para este fruto son: mínimo = 8'44", máximo = 39'40", y \bar{X} = 24'46". Conostegia volcanalis ocupa un segundo lugar, con un tiempo de manejo mínimo de 1'51", máximo de 5'16", y una media de 2'12"; mientras sus tiempos de tránsito son: mínimo = 4'52", máximo = 23'25", y \bar{X} = 15'18". S. aphyodendron es el fruto que presenta los tiempos más bajos de manejo (mínimo = 0'45", máximo = 3'01", y \bar{X} = 1'15"), y de tránsito en su tracto digestivo (mínimo = 5'16", máximo = 15'30", y \bar{X} = 10'20") (cuadro 11).

Análisis de nutrimentos en frutos y excretas (efectividad digestiva):

Azúcares totales y reductores:

Solanum brachystachys fué el fruto más rico en azúcares, presentando 77.3 mg por gramo de peso húmedo de azúcares totales y 39.6 mg por gramo de peso húmedo de azúcares reductores (lo que representa un 51.3% de los azúcares totales). Conostegia volcanalis ocupa el segundo lugar con 25.9 mg por gramo de peso húmedo de azúcares totales y 16.3 mg por gramo de peso húmedo de azúcares reductores (63.1% de los azúcares totales). S. aphyodendron contiene 17.5 mg por gramo de peso húmedo de azúcares totales y 10.3 mg por gramo de peso húmedo de azúcares reductores (58.71% de los azúcares totales) (cuadro 12).

Calculando el porcentaje del peso de los frutos representado por su pulpa, determinamos que los azúcares totales contenidos en un fruto de Solanum brachystachys representan el 7.73% de la pulpa de un fruto en peso húmedo, mientras que los azúcares reductores representan el 3.9% de la pulpa. Para Conostegia volcanalis el 2.59% de su pulpa son azúcares totales, y el 1.63% está representado por azúcares reductores. S. aphyodendron presenta los siguientes porcentajes: azúcares totales = 1.75%, y azúcares reductores = 1.03% de su pulpa en peso húmedo.

Analizando las excretas producidas por Sturnira ludovici al alimentarse de estos tres frutos, pudimos determinar qué porcentajes de los azúcares presentes en los frutos fueron asimilados por el murciélago. Solanum brachystachys presentó las tasas más altas de asimilación, seguido por Conostegia volcanalis, y en tercer lugar S. aphyodendron. Sturnira ludovici asimiló el 74.2% de los azúcares totales y el 84.8% de los azúcares reductores presentes en S. brachystachys; el 62.23% de los azúcares totales y

CONTENIDO DE AZUCARES

(mg/g PESO HUMEDO)

Spp.	A. TOTALES	A. REDUCTORES	% APROVECHADO	
			T	R
S.b.	7.73	3.96 (51.3%)		
Ex. S.b.	1.99	0.602	74.2	84.84
S.a.	1.75	1.032 (58.71%)		
Ex. S.a.	1.64	0.518	6.72	49.85
C.v.	2.59	1.638 (63.1%)		
Ex. C.v.	0.98	0.55	62.23	66.4

CUADRO 12.

LOS DATOS ENTRE PARENTESIS, MUESTRAN QUE PORCENTAJE DE LOS AZUCARES TOTALES SON REDUCTORES.

S.b. ▪ Solanum brachystachys

S.a. ▪ Solanum aphyodendron

C.v. ▪ Conostegia volcanalis

Ex. ▪ EXCRETAS

T ▪ TOTALES

R ▪ REDUCTORES

CONTENIDO DE PROTEINAS

(mg/g PESO HUMEDO)

Spp.	PROTEINAS	% APROVECHADO
S.b.	2.2308	
Ex. S.b.	0.784	64.9
S.a.	0.6478	
Ex. S.a.	0.5529	14.6
C.v.	1.2346	
Ex. C.v.	0.8654	29.93

CUADRO 13.

S.b. = Solanum brachystachys
 S.a. = Solanum aphyodendron
 C.v. = Conostegia volcanalis
 Ex. = EXCRETAS

el 66.4% de los azúcares reductores presentes en Conostegia volcanalis; y únicamente el 6.29% de los azúcares totales y el 49.85% de los azúcares reductores presentes en S. aphyodendron (cuadro 12).

Proteínas:

En cuanto al contenido de proteínas, Solanum brachystachys vuelve a ser el fruto más rico, con 2.2308 mg de proteína por gramo de peso húmedo; Conostegia volcanalis contiene 1.2346 mg por gramo de peso húmedo, y S. aphyodendron presenta 0.6478 mg por gramo de peso húmedo (cuadro 13).

Las proteínas totales contenidas en un fruto de Solanum brachystachys representan el 0.22% de la pulpa de un fruto en peso húmedo. Para Conostegia volcanalis el 0.12% de su pulpa son proteínas, mientras que S. aphyodendron presenta sólo un 0.06% de éste nutrimento en su pulpa (peso húmedo).

Sturnira ludovici aprovecha el 64.9% de las proteínas presentes en Solanum brachystachys, el 29.93% de las contenidas por los frutos de Conostegia volcanalis, y sólo un 14.6% de las proteínas que se encuentran en S. aphyodendron (cuadro 13).

Azúcares y proteínas aprovechadas, y su valor energético:

Conociendo los porcentajes de azúcares y proteínas presentes en los frutos, la cantidad de estos nutrimentos en miligramos por fruto consumido, y los consumos promedio de fruta realizados por Sturnira ludovici diariamente, podemos obtener la cantidad de nutrimentos consumidos por murciélago por día. Así mismo, añadiendo las tasas de aprovechamiento de nutrimentos para cada fruto, obtenemos la cantidad de nutrimentos aprovechados en una dieta estricta de cualquiera de ellos. Con los factores de conversión de gramos de nutrimento a kilojoules (18 kJ/g de proteína, y 17.6 kJ/g de azúcar (Kleiber, 1961; Schmidt-Nielson, 1975), podemos obtener la cantidad de energía obtenida para cada una de las tres dietas estrictas.

Azúcares:

Sturnira ludovici consume 2.356 g azúcares/día de Solanum brachystachys, 0.7899 g de azúcares/día de Conostegia volcanalis, y 0.5335 g de azúcares por día de S. aphyodendron. Aplicando el factor de conversión a energía de 17.6 kJ/g de azúcares, obtenemos un total de 41.46 kJ/día de S. brachystachys, 13.10 kJ/día de C. volcanalis, y 9.38 kJ/día de una dieta de S. aphyodendron. Debido a los porcentajes de aprovechamiento encontrados para los distintos frutos, las cantidades finales de energía obtenidas por S. ludovici

NUTRIMENTOS ASIMILADOS Y ENERGIA OBTENIDA/DIA

ESPECIE	AZUCARES ASIMILADAS (g/día)	PROTEINAS ASIMILADAS (g/día)	ENERGIA (kJ/día)
S. brachystachys	1.74	0.057	31.55
S. aphyodendron	0.035	0.002	0.691
C. volcanalis	0.49	0.011	8.35

CUADRO 14.

son las siguientes: S. brachystachys = 30.76 kJ/día; C. volcanalis = 8.15 kJ/día; y S. aphyodendron = 0.59 kJ/día (cuadro 14).

Proteínas:

De Solanum brachystachys, Sturnira ludovici obtiene 0.06803 g de proteína diarios, lo que representa 1.22 kJ/día, y con una tasa de aprovechamiento del 64.9% se convierte en 0.7949 kJ/día de proteína. Conostegia volcanalis proporciona 0.03765 g de proteína/día, que con una tasa de aprovechamiento del 29.93% se convierten en 0.2005 kJ proteína/día. S. aphyodendron sólo rinde 0.01975 g de proteína/día, y debido a su tasa de aprovechamiento del 14.6%, S. ludovici sólo recibe de este fruto 0.0519 kJ de proteínas/día (cuadro 14).

Los microgramos de proteína que los tres frutos proporcionan al murciélago diariamente (considerando las tasas de absorción de este nutrimento), son los siguientes: Solanum brachystachys = 57.91 mg/murciélago; Conostegia volcanalis = 11.26 mg/murciélago; y S. aphyodendron = 2.8837 mg/murciélago (cuadro 14).

Energía total:

La energía total que Sturnira ludovici obtiene diariamente de sus dietas, considerando la energía contenida tanto en los azúcares como en las proteínas, es la siguiente: S. brachystachys = 31.55 kJ/día; C. volcanalis = 8.35 kJ/día; y S. aphyodendron = 0.6919 kJ/día (cuadro 14).

Velocidad y tasa de germinación de semillas:

Solanum brachystachys:

Entre los tres tratamientos utilizados (semillas excretadas, lavadas y extraídas de la pulpa), no se encontraron diferencias significativas en cuanto al número de semillas que germinaron (ANOVA $P=0.9998$; $F<0.0001$), teniendo los tres tratamientos tasas de germinación del 100% después de 14 días de experimentación (gráfica 10). Las diferencias entre los tratamientos están en la velocidad de germinación de las semillas siendo más rápida la germinación de las semillas excretadas, seguidas por las lavadas y en tercer lugar las extraídas de la pulpa (cuadro 15; figura 14).

GERMINACION DE SEMILLAS

Solanum brachystachys

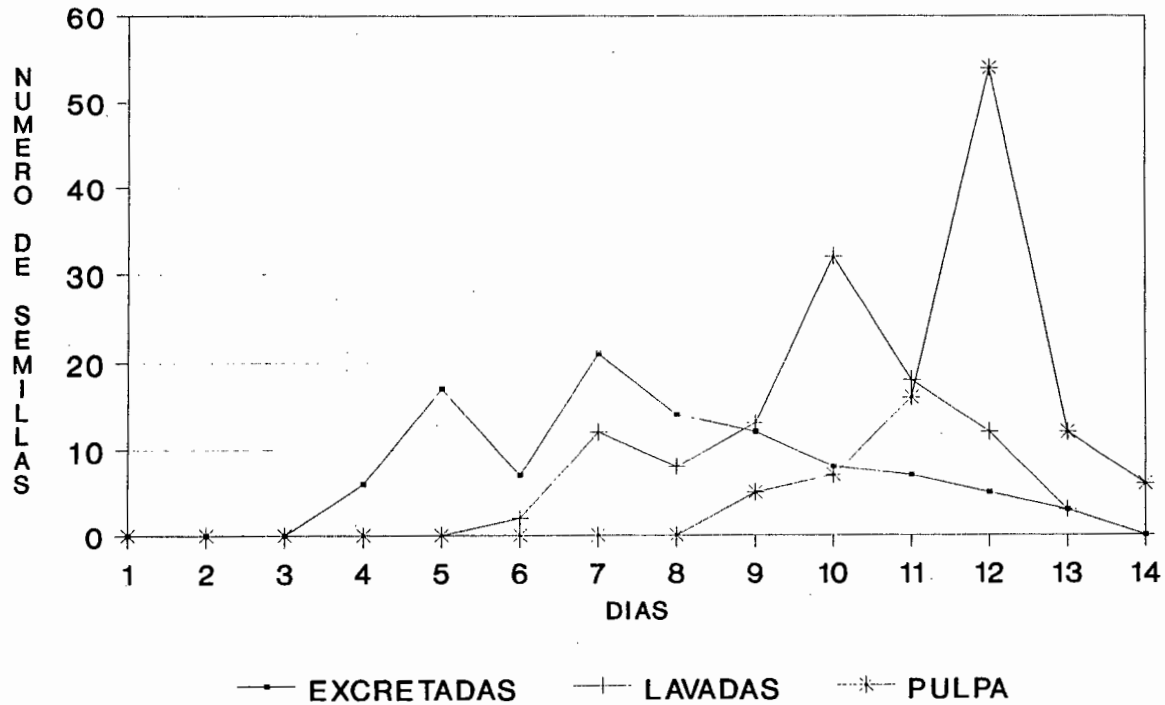


FIGURA 13.

VELOCIDAD DE GERMINACION

Solanum brachystachys

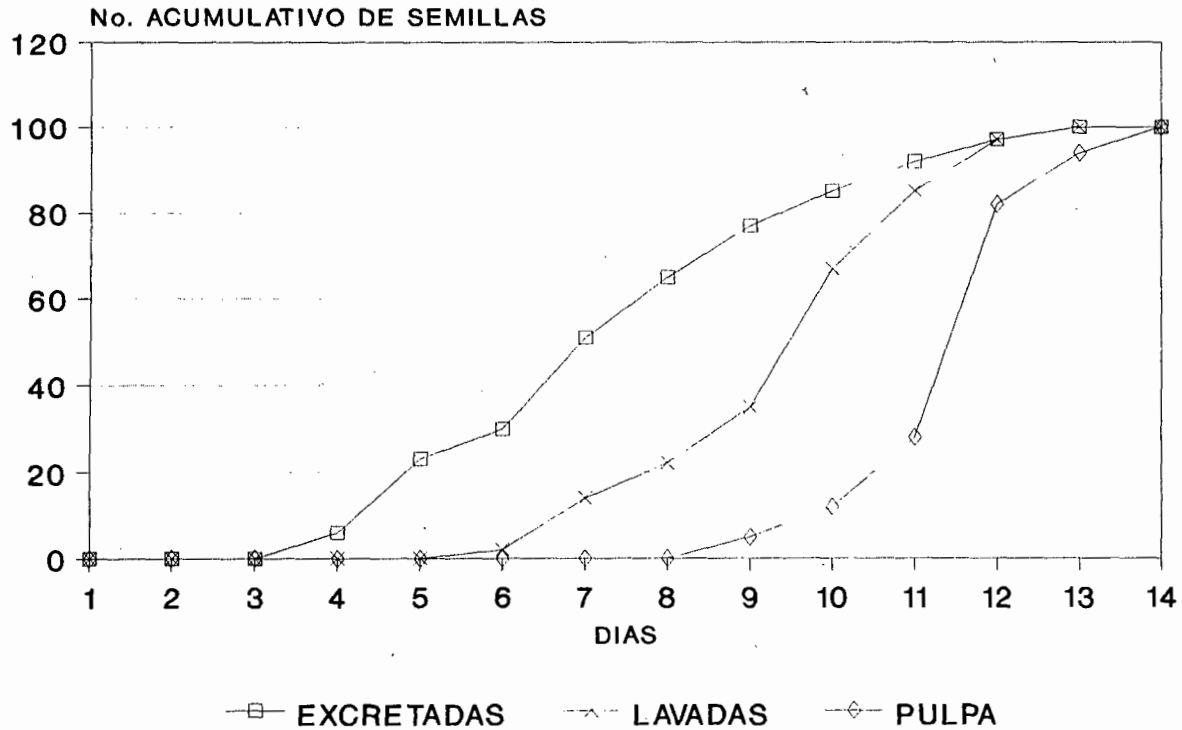


FIGURA 14.

Cuadro 15. Velocidad de germinación de las semillas de Solanum brachystachys en los distintos tratamientos. El porcentaje indica la cantidad de semillas germinadas, mientras que el número en los cuadros expresa el día del experimento que el tratamiento alcanzó el porcentaje indicado.

Tratamiento	1%	25%	50%	75%	100%
Semillas excretadas	4	6	7	9	13
Semillas lavadas	6	9	10	11	13
Semillas de la pulpa	9	11	12	12	14

Solanum aphyodendron:

Existen diferencias significativas entre el número de semillas que germinan en los diferentes tratamientos (ANOVA $P=0.0468$; $F=3.315$), pudiéndose separar dos grupos homogéneos por medio de un análisis de rangos múltiples: 1) semillas excretadas o lavadas ($\bar{X}=7.1428$ semillas germinadas por día), y 2) semillas tomadas de la pulpa ($\bar{X}=0$ semillas germinadas por día). Las tasas de germinación de las semillas excretadas y lavadas es del 100%, mientras que de las semillas extraídas de la pulpa no germinó ninguna durante los 21 días que se les dió seguimiento (figura 15). No existen diferencias en la velocidad de germinación entre los dos primeros tratamientos (cuadro 16; figura 16).

Cuadro 16. Velocidad de germinación de las semillas de Solanum aphyodendron en los distintos tratamientos. El porcentaje indica la cantidad de semillas germinadas, mientras que el número en los cuadros expresa el día del experimento que el tratamiento alcanzó el porcentaje indicado.

Tratamiento	1%	25%	50%	75%	100%
Semillas excretadas	5	6	7	10	12
Semillas lavadas	5	6	7	10	14
Semillas de la pulpa	-	-	-	-	-

GERMINACION DE SEMILLAS

Solanum aphyodendron

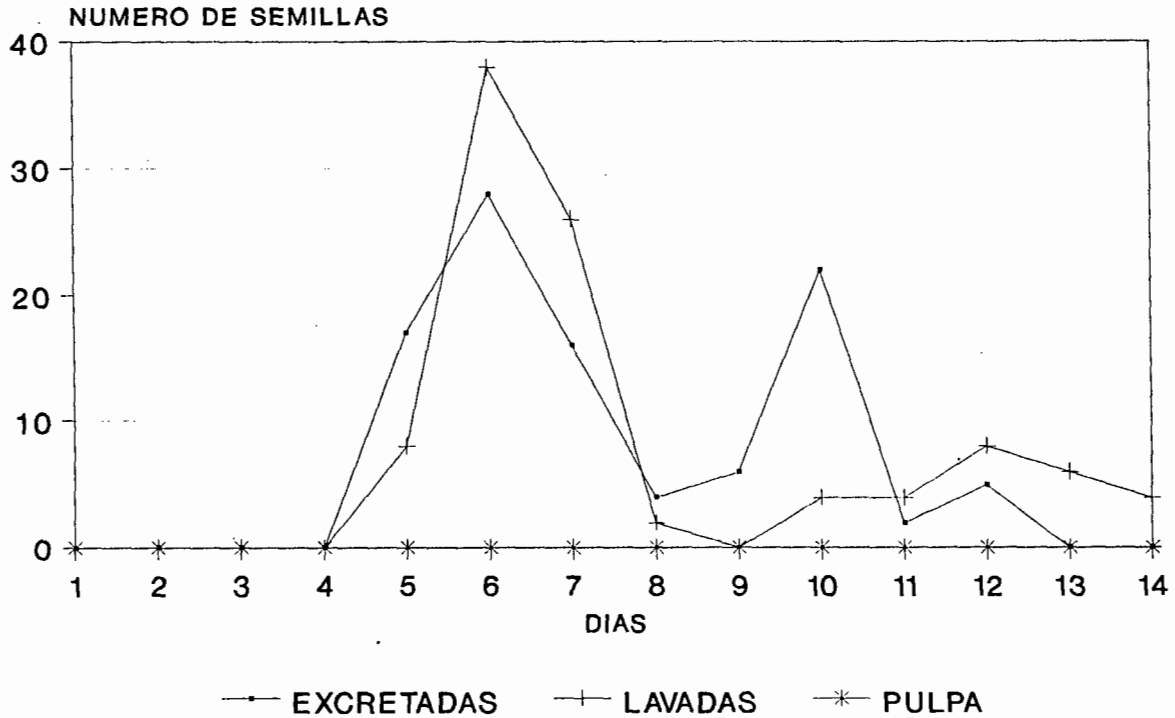


FIGURA 15.

VELOCIDAD DE GERMINACION

Solanum aphyodendron

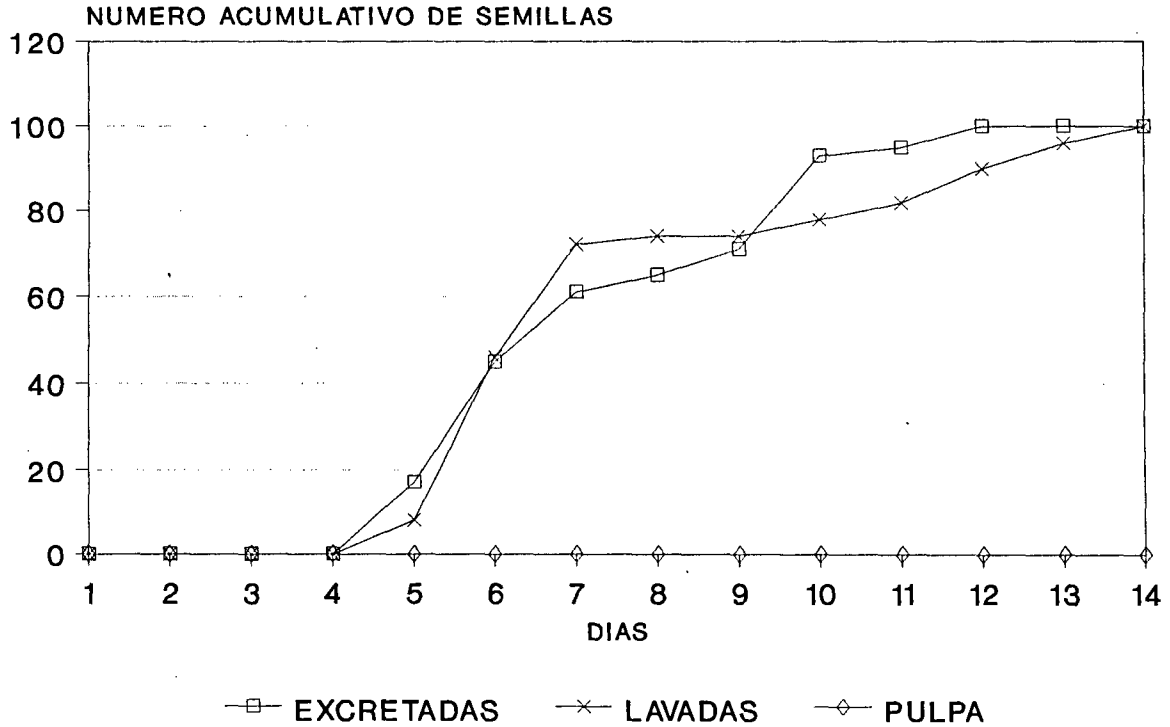


FIGURA 16.

Remoción de frutos en el campo:

Para Solanum brachystachys se marcaron un total de 104 frutos maduros, de los cuales 6 frutos se cayeron (5.76% del total de frutos marcados), y 58 fueron removidos (55.76%) durante el período de muestreo de 14 días. El cien por ciento de la remoción fue nocturna para este fruto (cuadro 17; figura 17).

De Solanum aphyodendron se marcaron un total de 165 frutos, este número mayor de frutos marcados se debió a que las plantas de esta especie presentan grandes cantidades de frutos al mismo tiempo pero sólo maduran unos pocos a la vez, por lo que se trató de cubrir una muestra mayor para obtener frutos maduros durante el muestreo. Del total de frutos marcados no se pudo determinar el número de frutos caídos debido a la gran cantidad de plantas herbáceas que crecen bajo los arbustos de esta especie. Doce frutos fueron removidos de día (7.27% de los frutos marcados), y 36 de noche (21.81%), de lo que obtenemos que un 75% de la remoción de este fruto es nocturna, y el otro 25% diurna (cuadro 17; figura 18).

Se marcó un total de 118 frutos maduros de Conostegia volcanalis, sin que se detectaran frutos caídos. Cinco frutos fueron removidos durante el día (4.23%), mientras que 83 frutos desaparecieron durante la noche (70.33%), lo que nos da un porcentaje de 94.3% de remoción nocturna contra un 5.7% de remoción diurna (cuadro 17; figura 19).

REMOCION

ESPECIE	NOCTURNA	DIURNA	F. C.	T.F.M.
S. brachystachys	100%	0%	5.76%	104
S. aphyodendron	75%	25%	-	165
C. volcanalis	94.3%	5.7%	-	118

CUADRO 17.

F.C. ▪ FRUTOS CAIDOS

T.F.M. ▪ TOTAL DE FRUTOS MARCADOS

REMOCION SOLANUM BRACHYSTACHYS

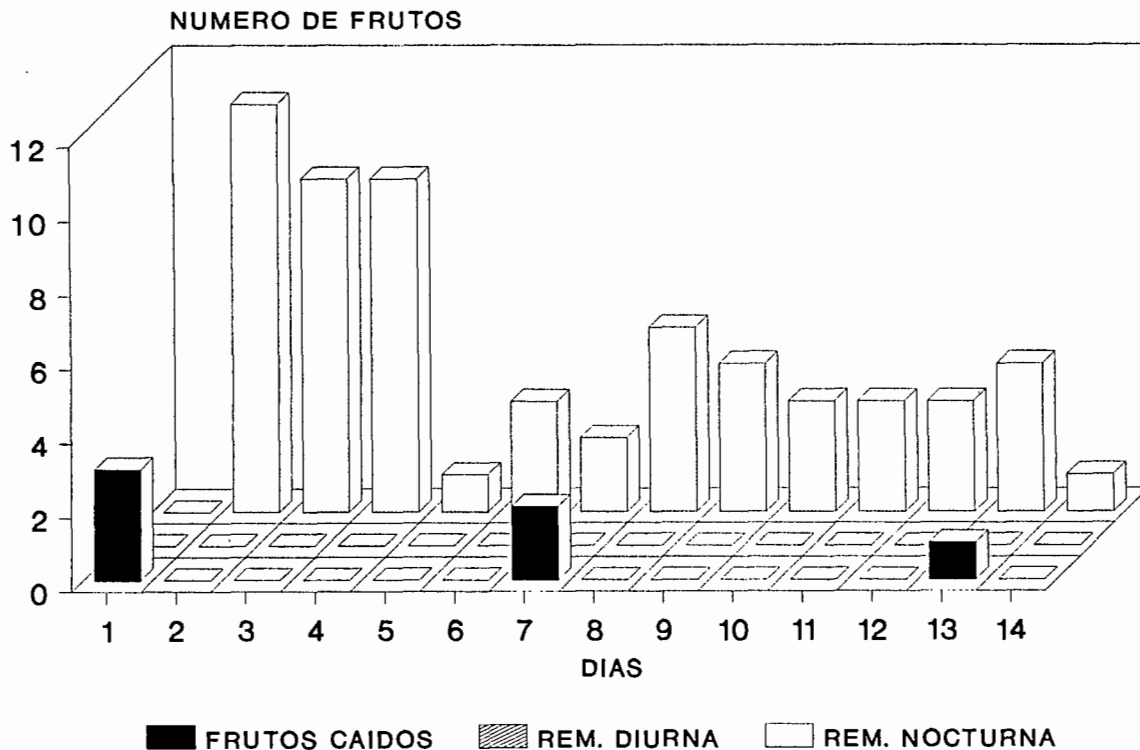


FIGURA 17.

REMOCION SOLANUM APHYODENDRON

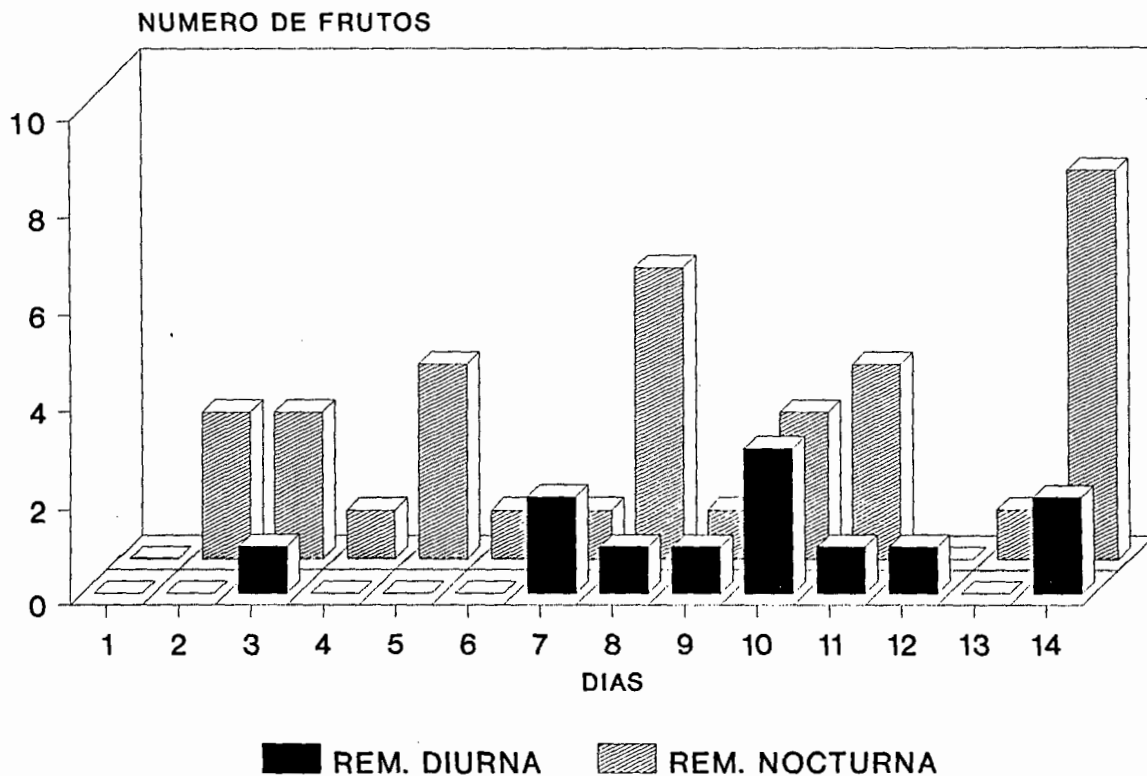


FIGURA 18.

REMOCION CONOSTEGIA VOLCANALIS

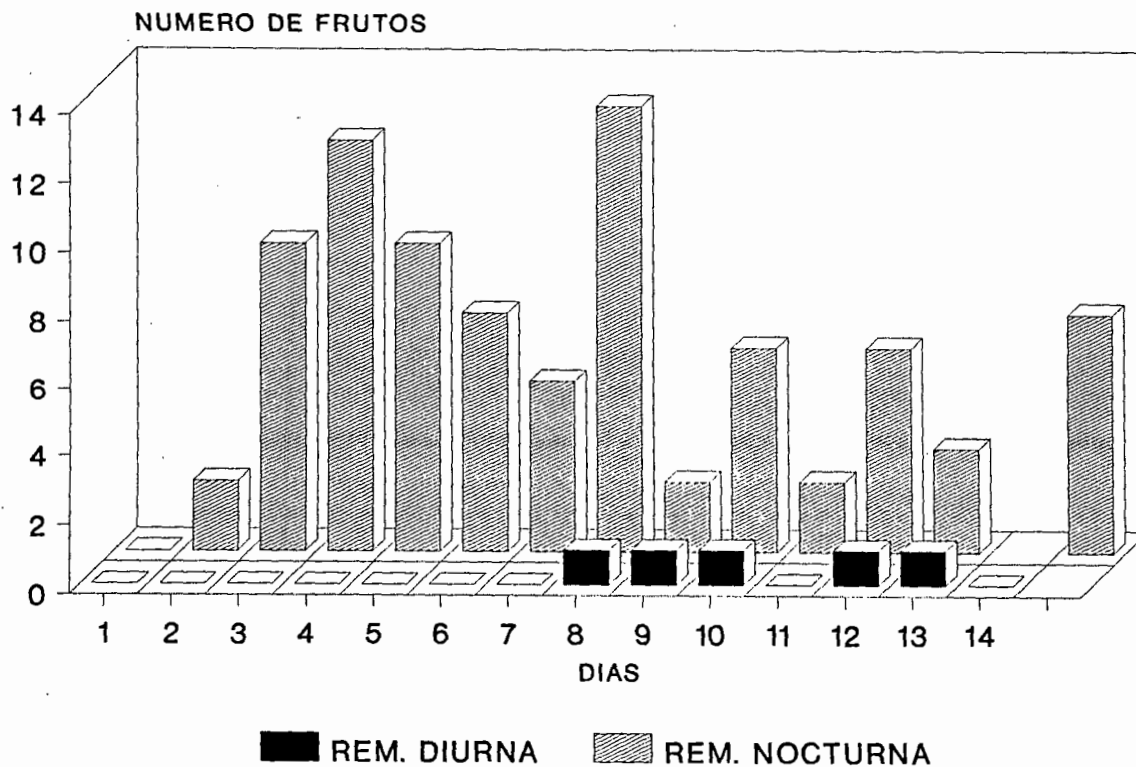


FIGURA 19.

DISCUSION:Especies consumidas por *Sturnira ludovici* y sus características morfológicas:Dieta de *Sturnira ludovici*:

Gardner (1977), en su revisión sobre la dieta de los filostómidos reporta a *Spondias purpurea* como la única especie conocida consumida por *S. ludovici*; incluso menciona la posibilidad de que este murciélago se alimente de sangre. Casi diez años después, con el trabajo de Dinerstein (1986) en Costa Rica, se establece un listado de 27 especies dentro de la dieta de *S. ludovici*, 13 de las cuales pertenecen al género *Piper*, y 7 a *Solanum*. La falta de conocimiento sobre la dieta de este murciélago es grande, considerando su amplia distribución (Hall, 1981; Eisenberg, 1989; Emmons, 1990).

La dieta registrada para *Sturnira ludovici* en la Estación Científica Las Joyas incluye hasta el momento, seis especies, destacando las solanáceas con tres (*Solanum brachystachys*, *S. aphyodendron*, y *Lysiantes surotatensis*, ninguna de las cuales es reportada por Dinerstein). No existen reportes en la literatura que mencionen que *S. ludovici* consume *Conostegia volcanalis*, *Fuchsia microphylla*, o *Rhamnus hintonii*. Incluso el reporte sobre una planta de la familia Rhamnaceae, marca un nuevo registro dentro del listado de familias consumidas por murciélagos filostómidos. La falta de piperáceas en la dieta de *S. ludovici* en Las Joyas, indica la necesidad de realizar un mayor número de muestreos de plantas en el campo y pruebas de consumo con este murciélago.

Emmons menciona a *Sturnira ludovici* como nectarívoro-polinívoro ocasional, y Dinerstein (1986) reporta la presencia de insectos en su dieta. No sabemos si *S. ludovici* consume insectos en la Estación Científica Las Joyas, aunque es bastante probable que lo haga; por otro lado, un 15% de los murciélagos de esta especie capturados, presentaron granos de polen en la cabeza y hombros (Iñiguez-Dávalos, comunicación personal; observaciones personales).

Tanto el género *Sturnira*, como algunos géneros de solanáceas tienen sus centros de diversidad en la región de los Andes. Por esta razón sería posible plantear la hipótesis de una relación evolutiva entre ambos grupos (Gentry y D'Arcy, 1986; Eisenberg, 1989). Nuestros resultados en Las Joyas nos indican que las plantas de esta familia botánica están representadas de manera importante en la dieta del género *Sturnira*, encontrando semillas de solanáceas en un 95% de las excretas colectadas de *Sturnira ludovici* y *S. lilium*; cuando menos una especie de solanácea no consumida por *S. ludovici* se incluye en la dieta de *S. lilium* (Iñiguez Dávalos, comunicación personal; observaciones personales).

Podemos argumentar la posibilidad de una relación evolutiva

como la razón última que explique la preferencia de Sturnira por las solanáceas; sin embargo las tendencias de forrajeo de este murciélago nos brindan una explicación alternativa: Fleming (1986), reporta a Sturnira como un murciélago generalista que forrajea sobre frutos relativamente ricos en proteínas (Solanum, Piper). De este modo las estrategias alimenticias de este murciélago tienden a establecer relaciones de importancia con los géneros mencionados.

Tanto las solanáceas como las piperáceas, son plantas arbustivas comunes en áreas perturbadas, cuyas semillas necesitan de luz solar para germinar (Dinerstein, 1986; Fleming, 1988). Sturnira ludovici tiende a consumir principalmente especies arbustivas de estados sucesionales tempranos, representando éstas el 74% de las especies reportadas para su dieta en Costa Rica (Dinerstein, 1986). En el caso de Las Joyas, Sturnira ludovici repite este patrón, siendo de gran importancia las especies arbustivas en su alimentación (50% de la dieta: Solanum brachystachys, S. aphyodendron, y Fuchsia microphylla), contra un 33.3% representado por especies arbóreas (Conostegia volcanalis y Rhamnus hintonii) y 16.66% restante por una especie de bejuco (Lysiantes surotatensis). Así, podemos decir que existe una relación entre el estado sucesional al que pertenecen ciertas especies de plantas, las perturbaciones presentes en un área, y las especies de murciélagos que vamos a encontrar en ella; Sturnira parece relacionarse con plantas de estados sucesionales tempranos y áreas perturbadas (Dinerstein, 1986). En Las Joyas este parece ser el caso, teniendo en cuenta su historial de perturbaciones (Jardel, 1991).

Patrones en las características físicas de los frutos consumidos por Sturnira ludovici:

Dentro del síndrome de la quiropterocoria (sensu Van der Pijl, 1972), los frutos tienden a presentar olor fuerte, colores no llamativos (como verde o café), y tamaño grande (en el caso del Viejo Mundo), están colocados por fuera del follaje, y presentan cáscara suave (Van der Pijl, 1972), reflejando las pautas de actividad, los tamaños y capacidades sensoriales de los murciélagos (Fleming, 1988). Los frutos consumidos por Sturnira ludovici en Las Joyas tienden a presentar olor fuerte, sin embargo no existe un patrón de coloración claro, y los frutos tienden a estar ocultos en el follaje.

La relación existente entre el olor, el color, y la exposición del fruto en relación al follaje, nos habla de dos patrones de dispersión distintos en las 14 plantas analizadas:

1) Frutos con olor penetrante, sin color, y ocultos bajo el follaje; y 2) Frutos sin olor (cuando menos para el ser humano), con colores llamativos y expuestos fuera del follaje.

El primer caso incluiría muy bien los frutos con síndrome de quiropterocoria, sin embargo ¿Cómo consume estos frutos Sturnira

ludovici, si se encuentran ocultos y no puede tomarlos al vuelo?. Emmons (1990), sugiere que la falta de uropatagio en este género facilita el libre movimiento de las piernas de los murciélagos, permitiéndoles moverse con mucha agilidad a "cuatro patas", lo que ayudaría al murciélago a forrajear en el suelo o desplazándose en ramas. Observaciones realizadas por Hernández Conrique, indican que Sturnira ludovici tiende a posarse y caminar por las ramas de los arbustos para tomar frutos a los cuales no puede acceder en vuelo (Hérrnandez Conrique, comunicación personal). El olor funcionaría como el señuelo para atraer a los murciélagos e indicarles la posición del fruto.

El segundo caso corresponde a plantas consideradas tradicionalmente como dispersadas por aves. ¿Como explicar que algunos de estos frutos sean consumidos por Sturnira ludovici?. La presencia de frutos expuestos puede atraer a los murciélagos que localizarían al fruto por su forma y posición, más que por su olor o color, utilizando su vista y/o ecolocalización para detectarlos, lo que concuerda con reportes sobre el forrajeo de Artibeus jamaicensis (Morrison, 1978). Existe también la posibilidad de que estos frutos presenten olores tenues que atraigan a los murciélagos y a otros dispersores nocturnos, debido a que la liberación de algunos compuestos aromáticos está relacionada con cambios de temperatura, como los que ocurren al caer la noche (Stern, 1988).

Otras características de los frutos consumidos por Sturnira ludovici en Las Joyas y no consideradas por el síndrome de quiropterochoria son: diferencias de tamaño entre frutos pequeños, y el tamaño y número de semillas presentes en los frutos.

Van der Pijl (1972), Heithaus (1982), y Fleming (1988), señalan los frutos de tamaño grande (del tamaño de un mango) como característicos del síndrome de la quiropterochoria, al ser considerados en relación a los murciélagos frugívoros del Viejo Mundo (pteropódidos). Sin embargo los murciélagos frugívoros neotropicales, dado su tamaño no interactúan con frutos tan grandes, y el tamaño podría dejar de considerarse un factor de importancia dentro del síndrome (Howe, 1986; Fleming, 1988). Para los frutos de bosque mesófilo de montaña en Las Joyas, encontramos que la diferencia entre los tamaños de frutos de diferentes especies es una de las características que afectan la selección de frutos por Sturnira ludovici. Esto puede deberse tanto a una estrategia para optimizar el forrajeo, como a la presencia de semillas de menor tamaño en los frutos más grandes de la muestra.

La selección de frutos de tamaño "grande" podría deberse a una estrategia de forrajeo óptimo: frutos de mayor tamaño y peso con semillas pequeñas pueden ofrecer más pulpa. Buscar frutos con mayor cantidad de alimento afecta la cantidad de frutos que el murciélago debe consumir por noche, reduciendo el tiempo de forrajeo, y por lo tanto el gasto de energía y el riesgo de depredación (Heithaus, 1982; Fleming, 1982).

Importancia del tamaño de las semillas para los murciélagos y las plantas:

Martínez del Río y Restrepo (en prensa), mencionan que el tamaño de las semillas afecta directamente la capacidad de tránsito y absorción del tracto digestivo de los frugívoros, ya que ingerir semillas grandes retrasa los procesos digestivos y la obtención de nutrimentos; además funcionan como un lastre extra para frugívoros voladores, limitando su movilidad, y por lo tanto la dispersión de las semillas (Fleming, 1988). Los frugívoros pueden evitar esto de dos maneras: 1) descartando las semillas, y 2) separándolas y dándoles un tratamiento diferente dentro de su tracto digestivo. El primer caso perjudica a la planta, impidiendo una buena dispersión de sus semillas; el segundo caso implica estructuras especiales dentro del tracto digestivo de los frugívoros, como mollejas o modificaciones al esófago para almacenar las semillas, las cuales no han sido encontradas en murciélagos filostómidos (Rouk y Glass, 1970; Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Por lo tanto, la correlación negativa encontrada entre el tamaño de los frutos y el tamaño de las semillas, y la correlación positiva entre el tamaño de los frutos y el número de semillas presentes en ellos, debe tener fuertes repercusiones para Sturnira ludovici.

La selección de frutos con semillas pequeñas por Sturnira ludovici, puede ser interpretada como una estrategia distinta para evitar los trastornos digestivos ocasionados por las semillas de mayor tamaño: evitando consumir los frutos que las contengan, los murciélagos eficientizan el paso de sus alimentos por el tracto digestivo y el funcionamiento del mismo. Herrera (1981), menciona que existe una relación entre el tamaño de las semillas y el estatus del frugívoro como "generalista" o "especialista", siendo más especializados los frugívoros que manejan frutos con semillas de mayor tamaño, lo que reforzaría la hipótesis de Fleming (1986) de Sturnira como un frugívoro generalista.

Si el tamaño de las semillas tiene implicaciones directas sobre la alimentación del murciélago, para la planta representa el resultado de una serie de presiones de selección en las que se incluyen, además de los dispersores, el estatus sucesional de la planta, su selección de habitat, habitat de crecimiento, y los depredadores de las semillas, influyendo directamente sobre la movilidad de los propágulos, el tamaño del fruto, y el tamaño y diversidad de los dispersores (Janzen, 1971; Fleming, 1988) (figura 20).

Con base en todo lo anterior, podemos ver que la dieta encontrada para Sturnira ludovici en Las Joyas, está relacionada con vegetación de estados sucesionales jóvenes presentes en áreas perturbadas, teniendo esto implicaciones sobre la dieta del murciélago y posiblemente sobre los procesos de regeneración y sucesión de estas áreas.

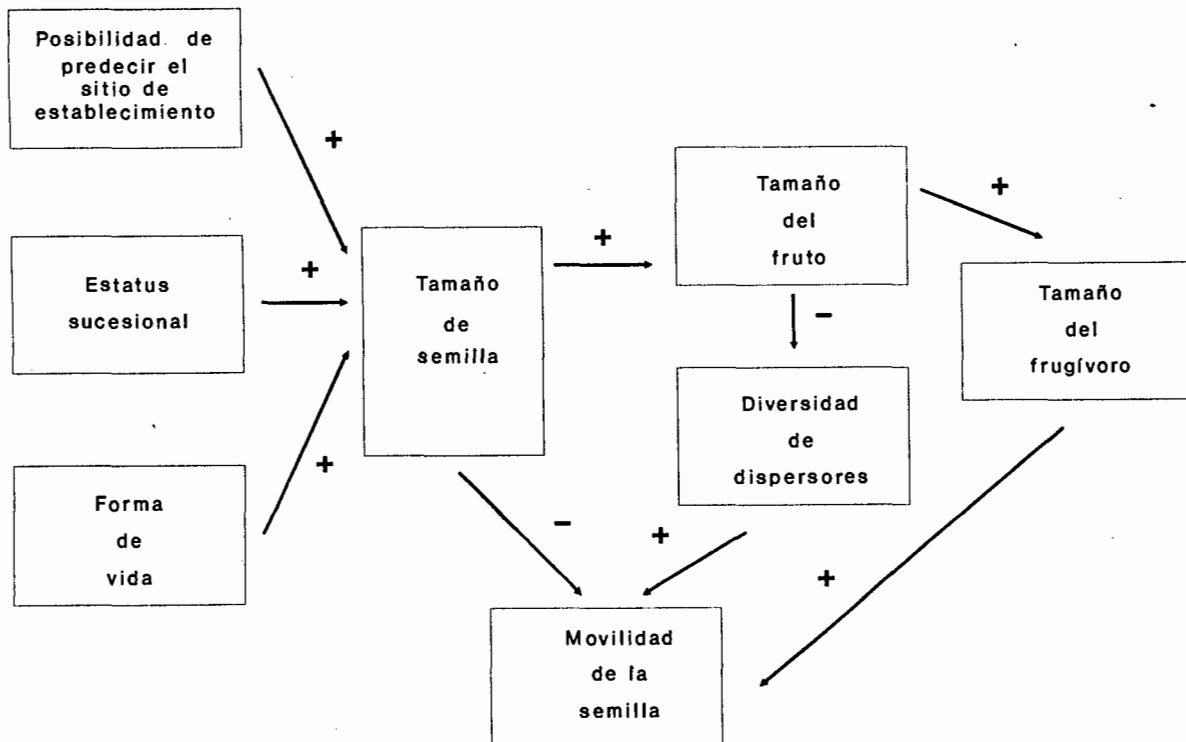


Figura 20. Diagrama esquemático de la relación entre el tamaño de la semilla y varios parámetros ecológicos. Los signos de suma indican correlaciones positivas, en las que la flecha apunta hacia la variable dependiente. El signo de resta indica correlaciones negativas entre las variables. Tomado de Fleming, 1988.

Selección interespecífica Vs. intraespecífica por *Sturnira ludovici*:

Hernández Conrique *et al* (1994), realizaron pruebas de selección de frutos para determinar cuáles características intraespecíficas de *Solanum brachystachys* eran importantes o afectaban su selección por *Sturnira ludovici*, encontrando que sólo el olor era un factor determinante para la selección de los frutos, a diferencia del tamaño y los tipos de agregación que no mostraron diferencias significativas. Estos resultados corroboran los encontrados en este trabajo para las características interespecíficas relacionadas con la selección de frutos por *S. ludovici*, donde solamente son estadísticamente significativas las diferencias en el consumo de frutos con olor, contra aquellos que no lo presentan ($\chi^2=2.81250$; $P=0.09353$). Sin embargo el tamaño es un factor de importancia interespecífica, al ser más consumidas aquellas especies con frutos de mayor tamaño (ANOVA; $P<0.00001$; $F=60.38$).

Dietas estrictas, manejo de frutos, nutrimentos presentes en los frutos, y efectividad digestiva:

Dietas estrictas:

Aunque la meta más importante de todo organismo es lograr el éxito reproductivo, adquirir eficientemente una dieta balanceada se convierte en el mayor problema adaptativo de todos los seres vivos (Fleming, 1988). En el caso de los frugívoros, éste tiene una importancia especial, considerando que la fruta comparada a otros alimentos es, por lo general, nutricionalmente inferior (Howe, 1986; Fleming, 1988).

Desde este punto de vista, los frugívoros no sólo mantendrán patrones de selección relacionados con características de los frutos como su olor, color, tamaño, o los patrones fenológicos que éstos presenten, sino que la calidad nutricional de éstos puede ser un factor sumamente importante para la selección (Morrison, 1980; Thomas, 1984; Howe, 1986; Fleming, 1988). Por otro lado la digestibilidad del alimento ingerido, y la capacidad digestiva del frugívoro (basada en la morfología del tracto digestivo, su actividad enzimática, y los tiempos de paso del alimento por él), son de suma importancia para lograr obtener un balance nutricional correcto, aun en dietas pobres en nutrimentos (Martínez del Río, en prensa; Martínez del Río y Restrepo, en prensa).

Así, la cantidad de nutrimentos presentes en los frutos es un parámetro importante a considerar, al buscar conocer el valor nutricional de un fruto; pero aunque la cantidad de nutrimentos sea relevante, cantidad no es sinónimo de calidad, y en muchas ocasiones la presencia de un nutrimento específico en mínimas

cantidades dentro de la dieta puede hacer la diferencia entre una mala o una buena nutrición (Martínez del Río y Karasov, 1990; Martínez del Río y Restrepo, en prensa; Howe, 1993). Para conocer los mecanismos nutricionales y patrones de fisiología digestiva, se necesitan realizar análisis finos sobre nutrimentos específicos en los frutos, y correlacionarlos con la presencia y actividad de enzimas en el tracto digestivo de los frugívoros (Martínez del Río, en prensa; Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Otra opción, menos detallada, consiste en llevar a cabo dietas estrictas de un solo fruto y ver la relación entre el frugívoro y su alimento, expresada en el peso del frugívoro; un fruto adecuado al frugívoro deberá mantenerlo en buenas condiciones durante el experimento (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1993).

En los experimentos con dietas estrictas realizados en Las Joyas, los resultados nos muestran dos patrones de comportamiento en el peso de los murciélagos. El primer patrón se da en los controles donde los animales mantienen su peso; el segundo patrón lo encontramos en las dietas estrictas de los tres frutos analizados (Solanum brachystachys, S. aphyodendron, y Conostegia volcanalis), donde las pérdidas de peso llevan a los murciélagos a un 88.33% de su peso inicial.

En el caso de los controles, el que los murciélagos mantengan su peso original durante el experimento, nos muestra que el diseño del mismo no afectó el peso de los animales por estrés o por falta de espacio para llevar a cabo movimientos como el vuelo. Por otro lado, el que los murciélagos no perdieran peso, mateniéndose en base a una dieta mixta de frutas, apoya la hipótesis de Martínez del Río (en prensa), donde menciona que una dieta únicamente en base a fruta puede ser suficiente para obtener las proteínas necesarias para los frugívoros, debido a la cantidad de especies de frutos a la que éstos puede recurrir.

Para las dietas estrictas con Solanum brachystachys, S. aphyodendron, y Conostegia volcanalis debemos preguntarnos dos cosas: ¿Por qué, si la pérdida de peso es estadísticamente igual entre los tres frutos, los murciélagos mueren en dos de las dietas y en la tercera no? ¿Por qué existen diferencias en los días que sobreviven los murciélagos en las dietas con S. aphyodendron, y C. volcanalis?. Para contestar estas preguntas es importante considerar tanto la cantidad de nutrimentos presentes en los frutos, como las cantidades asimiladas de éstos, los valores energéticos de los nutrimentos asimilados, y las necesidades metabólicas de los murciélagos.

Conociendo el contenido nutricional de los tres frutos, el consumo promedio de alimento en cada dieta, y los porcentajes de aprovechamiento, obtenemos la energía diaria adquirida por Sturnira ludovici en cada una de las dietas, utilizando los factores de conversión de kilojoules por gramo de nutrimento (17.6 kJ/g azúcar, 18 kJ/g proteína; Kleiber, 1961; Schmidt-Nielsen, 1975): S.

brachystachys = 31.55 kJ/día; C. volcanalis = 8.35 kJ/día; y S. aphyodendron = 0.6919 kJ/día (cuadro 15).

Los miligramos de proteína que los tres frutos proporcionan al murciélago diariamente (considerando las tasas de absorción de este nutrimento), son los siguientes: Solanum brachystachys = 57.91 mg/murciélago; Conostegia volcanalis = 11.26 mg/murciélago; y S. aphyodendron = 2.8837 mg/murciélago (cuadro 15).

La energía necesaria para mantener el metabolismo y los gastos energéticos de vuelo de los murciélagos filostómidos Artibeus jamaicensis, y Carollia perspicillata y el pteropódido Micropteropus pusillus, fluctúan entre los 33.22 kJ/día para M. pusillus (individuos de aproximadamente 18 g de peso) (Thomas, 1984), 42 kJ/día para C. perspicillata (Fleming, 1988), y 39.7 kJ/día para A. jamaicensis (con una masa corporal de 50 g) (Morrison, 1978, 1980). Los requerimientos mínimos de proteína para los mismos murciélagos son 147 mg diarios para M. pusillus, y 307 mg por día para A. jamaicensis (Thomas, 1984). Comparando esto con los resultados obtenidos para Sturnira ludovici, podemos ver que sólo la dieta con Solanum brachystachys probablemente proporciona los kilojoules necesarios para satisfacer las necesidades metabólicas de éste murciélago, mientras que ninguna de las dietas le brinda las mínimas cantidades de proteína estimadas para un murciélago de su tamaño.

Lo anterior podría explicar el comportamiento de los murciélagos ante las dietas estrictas: la pérdida de peso en los tres casos se debe básicamente a la falta de proteína en las dietas, mientras que la muerte de los individuos sometidos a las dietas con Solanum aphyodendron y Conostegia volcanalis se debe al bajo contenido energético de éstas dos últimas dietas. Las diferencias tan grandes entre los contenidos energéticos aprovechables por S. ludovici en las dietas con éstos dos últimos frutos, es lo que causa que los murciélagos mueran al cuarto día de dieta con S. aphyodendron, y al sexto día de dieta de C. volcanalis.

En una alimentación estrictamente a base de frutas, los dos determinantes básicos de la dieta de los frugívoros son tanto la energía obtenida de los carbohidratos, como las proteínas. La relación existente entre estos dos componentes de la dieta (tasa de energía/proteína = E/P) regula la toma de energía en estos animales. Si la dieta es baja en proteínas, tenderá a haber un consumo extra de carbohidratos para compensar que necesitará ser metabolizado. Gurr et al (1980) y Thomas (1984) determinaron que una tasa E/P menor a 199.7 kJ por gramo de proteína indica un balance entre la energía y las proteínas obtenidas en la dieta, por lo tanto la proteína no se convierte en un factor limitante; Una tasa E/P mayor a este número indica que la proteína es el factor que regula el consumo de energía en la dieta (Gurr et al, 1980; Thomas, 1984).

Las tasa E/P encontradas para cada uno de los frutos analizados son: Solanum brachystachys = 544.81 kJ/proteína en gramos; Conostegia volcanalis = 741.56 kJ/proteína en gramos; y S. aphyodendron = 239.93 kJ/proteína en gramos. Al parecer la proteína es el factor limitante en los tres frutos, lo que debe obligar a S. ludovici a balancear su dieta, obteniendo este nutrimento de otras fuentes o sobreconsumiendo energía, como sucede en el caso de los pteropódidos (Thomas, 1984).

Nuestros datos indican que Sturnira ludovici consume una dieta mixta de frutos, como ocurre en Costa Rica (Dinerstein, 1986). Adicionalmente, S. ludovici podría suplementar su dieta con insectos (Dinerstein, 1986), como ha sido encontrado para Carollia perspicillata (Flemig, 1988, 1991b), y Artibeus jamaicensis (Gardner, 1977; Morrison, 1978, 1980), y polen (Emmons, 1986; observaciones personales en Las Joyas).

El consumo de insectos puede ser una de las fuentes más viables para la obtención de proteínas, Thomas (1984) menciona que con un consumo de solo 0.86 g de insectos diarios (con un contenido del 18% de proteína en peso húmedo), un Artibeus jamaicensis de 50 g de peso logra obtener la proteína faltante para balancear su dieta con base en frutos de Ficus insipida. El consumo de insectos no tiene que ser directo; Morrison (1978) menciona que la presencia de larvas en los frutos de F. insipida puede servir de complemento alimenticio para los A. jamaicensis que se alimentan de ellos. En nuestras observaciones encontramos que aproximadamente el 10% de los frutos de Solanum brachystachys presentan marcas producidas por larvas de insectos, lo que podría constituir un complemento protéico de la dieta.

Sturnira ludovici puede mantenerse con una dieta estricta con Solanum brachystachys debido tanto a las cantidades de nutrimentos presentes en este fruto, como a las tasas de aprovechamiento que el murciélago presenta al ingerirlo. Sin embargo, parece que los requerimientos protéicos mínimos de S. ludovici no se ven del todo cubiertos, ocasionando una pérdida de peso en los murciélagos bajo experimentación.

Manejo de frutos y efectividad digestiva:

Las tasas de aprovechamiento de los nutrimentos, son de suma importancia para los frugívoros. Como se puede observar de los resultados obtenidos en los experimentos de dietas estrictas, las tasas de aprovechamiento afectan directamente el abasto energético y protéico de Sturnira ludovici; sin embargo, se presentan tasas de asimilación disímiles para las tres especies de frutos analizados.

Martínez del Río y Restrepo (en prensa) mencionan que dentro de los elementos que dan como resultado la reutilización total de

un fruto, se encuentran los factores pre-ingesta, y los factores pos-ingesta. Entre los primeros resaltan el tamaño del fruto, y los tiempos de búsqueda y manejo del mismo; en los segundos podemos incluir la digestibilidad y calidad nutricional de los frutos, y los tiempos de tránsito. Podríamos decir que la relación de estos dos factores da como resultado la efectividad digestiva del frugívoro (sensu Herbst, 1988).

La combinación entre la digestibilidad del fruto y la forma en que el murciélago lo maneja, influye sobre las capacidades de absorción del tracto digestivo, modificando las tasas de absorción del frugívoro (Martínez del Río y Restrepo, en prensa; Thomas, 1984). Los niveles mínimos aceptables de proteínas en los frutos se encuentran relacionados con los tiempos de paso del alimento en el tracto digestivo, y con el total de frutos que puede ser procesado diariamente. Frutos con altos contenidos de fibra y semillas o con semillas de gran tamaño, tardan más tiempo en pasar a través del tracto digestivo de los frugívoros, reduciendo las cantidades de alimento que pueden ser ingeridas. Tomando en cuenta que los frugívoros pequeños tienen tractos digestivos con menor capacidad espacial, y presentan altas tasas metabólicas, la necesidad de proteínas tiende a aumentar conforme el tamaño de los frugívoros disminuye (McNab, 1963). Para contrarrestar esta restricción nutricional, tanto filostómidos como pteropódidos tienden a dar un manejo especial a su alimento, con el fin de eliminar material indigerible y eficientizar sus procesos digestivos (Morrison, 1978, 1980; Thomas, 1984; Martínez del Río, en prensa).

Las técnicas básicas utilizadas por los frugívoros consisten en la eliminación de la fibra y las semillas antes o al mismo tiempo de ingerir la pulpa, o la separación de estos componentes no digeribles de la pulpa dentro del tracto digestivo (Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Los murciélagos tienden a utilizar la primera técnica, masticando cuidadosamente pulpa y cáscara, y pasando al tracto digestivo únicamente jugo de la pulpa; la fibra es escupida en forma de "pellets" compactos llamados eyectas. Las semillas del fruto, dependiendo de su tamaño, son ingeridas o descartadas en el sitio de consumo del fruto (Morrison, 1978, 1980; Thomas, 1984, 1991; Martínez del Río y Restrepo, en prensa).

El manejo que *Sturnira ludovici* da a los tres frutos más frecuentes en su dieta (*Solanum brachystachys*, *S. aphyodendron* y *Conostegia volcanalis*), cumple por regla general con el patrón descrito para otros murciélagos, especialmente el encontrado para *Artibeus jamaicensis* (Morrison, 1980). *S. ludovici* mastica el fruto y eyecta la fibra, tragando básicamente jugo de la pulpa y semillas. Sin embargo, vale la pena resaltar la diferencia entre los tratamientos y los tiempos de manejo que este murciélago aplica a los tres frutos, y sus posibles implicación tanto hacia la efectividad digestiva del animal, como hacia la dispersión de las semillas de estas tres especies.

Sturnira ludovici descarta cáscara y semillas de los tres frutos, sin embargo el número de semillas descartadas es menor para Solanum brachystachys que para los otros dos frutos. Aunque en número S. brachystachys sea el fruto con menos semillas descartadas, en relación a su número de semillas totales, se descartan más semillas que para S. aphyodendron, con un 25.72% de sus semillas descartadas, contrastando con un 16.67% de las semillas de este último.

La producción de eyectas es común para las dos solanáceas, mientras que en la melastomatácea son raras; ésto es debido principalmente a la consistencia de los frutos, pues las solanáceas son fibrosas y con cáscara más dura que Conostegia volcanalis, que presenta una pulpa abundante y suave. Las eyectas de este fruto, cuando se encuentran presentes, están formadas básicamente por cáscara. En los tres casos, cuando se encuentran eyectas, éstas contienen pocas semillas.

Los tiempos de manejo de los frutos muestran diferencias grandes entre Solanum brachystachys y los otros frutos, lo que guarda cierta relación con el tamaño de los frutos y el tamaño de las semillas de éstos. S. brachystachys es el fruto más grande de los analizados, y presenta las semillas de mayor tamaño entre estos tres frutos. Los tiempos de tránsito por el tracto digestivo de Sturnira ludovici también son mayores para Solanum brachystachys, seguido por Conostegia volcanalis, y S. aphyodendron. Los tiempos de tránsito en tracto digestivo pueden estar relacionados con la cantidad de pulpa ingerida, el número de semillas ingeridas y el tamaño de éstas.

Para fines comparativos podríamos establecer una relación entre la pulpa presente en los frutos, y el peso total de los mismos como una medida adimensional de digestibilidad, dividiendo el peso de la pulpa/fruto, entre el peso total del fruto. Entre mayor sea el resultado el fruto presentará más pulpa, y menos semillas y fibras por fruto, aumentando su digestibilidad (Martínez del Río y Restrepo, en prensa). Si esta relación es real, los frutos bajo estudio presentarían los siguientes coeficientes de digestibilidad: Solanum brachystachys =0.3328, Conostegia volcanalis =0.5965, y S. aphyodendron =0.2479.

Conostegia volcanalis sería el fruto con mejor coeficiente de digestibilidad, y el que presenta más pulpa de los tres, con un promedio de 0.59 g de pulpa/fruto; sin embargo, debido al consumo incompleto que Sturnira ludovici realiza de él, sólo ingiere un promedio de 0.28 a 0.30 g de pulpa por fruto; S. brachystachys contiene 0.41g de pulpa/fruto, lo que lo colocaría como el fruto con más pulpa consumida de los tres. S. aphyodendron únicamente presenta 0.21 g de pulpa/fruto. Así, Solanum brachystachys es el fruto con mayor tamaño y un menor número de semillas más grandes, del cual Sturnira ludovici consume la mayor cantidad de pulpa, con el menor porcentaje de semillas presentes.

El tamaño del fruto, su contenido de pulpa, y el tamaño y número de semillas presentes en él afectan los tiempos de manejo del fruto, modificando su digestibilidad, y por lo tanto los tiempos de tránsito y las tasas de absorción de los nutrimentos que contiene. En el caso de Sturnira ludovici, encontramos una correlación positiva entre el contenido nutricional de los frutos, sus tiempos de manejo y tránsito en tracto digestivo y las tasas de aprovechamiento de los nutrimentos por el murciélago.

Sturnira ludovici dedica mayores tiempos de manejo a los frutos de mayor tamaño que presentan mayores cantidades de nutrimentos, afectando con el manejo su digestibilidad. Los tiempos de tránsito por tracto digestivo también son mayores para estos frutos, teniendo esto como consecuencia mejores tasas de aprovechamiento de los nutrimentos presentes en éstos, y en suma una mejor efectividad digestiva para el murciélago. El dedicar poco tiempo a frutos "pobres" (sensu Howe, 1986), le permitiría a Sturnira ludovici consumir mayores cantidades de estos frutos, nivelando su consumo de nutrimentos y obteniendo una dieta balanceada. Tiempos mayores de manejo y tránsito por el tracto digestivo, disminuirían la cantidad de alimento que S. ludovici puede consumir por día, pero estarían justificados para frutos con altos contenidos nutricionales, y mejor digestibilidad, es decir, para frutos más redituables.

La diferencia en el número de veces que el murciélago excreta por fruto consumido, para cada una de las especies de frutos, es un dato importante, que puede ser utilizado como una medida relativa de dispersión; a mayor número de excretas producidas por fruto consumido, existe una mayor probabilidad de que las semillas de éste fruto sean depositadas en diferentes sitios, reduciendo la competencia por recursos entre las semillas al momento de germinar, y aumentando la posibilidad de que éstas sean depositadas en un sitio adecuado para su crecimiento. De este modo, Solanum brachystachys puede tener ventajas de dispersión por Sturnira ludovici, al excretar este murciélago de 3 a 5 veces por fruto consumido, depositando de 5 a 9 semillas en cada ocasión. Para Conostegia volcanalis, S. ludovici excreta de 2 a 4 veces por fruto consumido, mientras que sólo excreta de 1 a 3 veces por cada fruto de S. aphyodendron que ingiere.

De este modo, los tiempos largos de tránsito en el tracto digestivo, no sólo beneficiarían al murciélago al aumentar las posibilidades de absorción de nutrimentos por parte de éste y mejorar su tasa de aprovechamiento (Thomas, 1984; Martínez del Río y Restrepo, en prensa), sino que serían una ventaja para la planta, al permitir una mayor movilidad de sus semillas.

Solanum brachystachys no sólo sería el fruto más redituable para Sturnira ludovici por su cantidad de nutrimentos y la energía y proteínas que otorga al murciélago, sino que la relación existente entre las características físicas y nutricionales del

fruto se combinarían con el manejo que éste recibe del murciélago, afectando su tasa de absorción de nutrimentos con dos resultados: una mayor efectividad digestiva para S. ludovici, y mejores posibilidades de dispersión de las semillas de esta especie. Utilizar tiempos menores de manejo, y tránsito en tracto digestivo con frutos menos redituables sería una estrategia de forrajeo para balancear su dieta por medio de un mayor consumo de los frutos más pobres, o que presentan menores tasas de asimilación de nutrimentos como en los casos de Conostegia volcanalis, y S. aphyodendron.

Remoción de frutos, germinación de semillas y algunas consideraciones sobre dispersión de semillas:

Remoción de frutos:

Los porcentajes de remoción nocturna y diurna encontrados en el campo muestran a Solanum brachystachys como el único fruto removido únicamente de noche, mientras que Conostegia volcanalis y S. aphyodendron, aunque son removidos principalmente de noche, presentaron remoción diurna. Esto nos indica la importancia de las tres especies como alimento para animales nocturnos en la Estación Científica Las Joyas; sin embargo no fue posible calcular el porcentaje de la remoción que es realizado por murciélagos.

Esparza-García (1991), encontró semillas de Solanum brachystachys en la excretas producidas por coyotes (Canis latrans) y otros carnívoros no identificados, sin embargo los patrones de remoción encontrados en los 14 días de seguimiento a los frutos marcados, indicaron una remoción realizada únicamente por animales de tamaño pequeño. Los frutos de S. brachystachys se encuentran agrupados en racimos de tres a cinco frutos, los cuales maduran uno a la vez; la remoción de estos frutos ocurrió únicamente en forma de un fruto por racimo por noche, lo que excluye a carnívoros como el coyote, ya que un animal de ese tamaño no comería únicamente el fruto maduro de un racimo, sino que ingeriría el racimo completo. Aunque podemos considerar la exclusión de los carnívoros de los resultados del experimento, deben tomarse en cuenta como consumidores de este fruto.

La remoción de Conostegia volcanalis o Solanum aphyodendron por carnívoros, u otros mamíferos nocturnos de tamaño mediano o grande (tlacuaches, zorras, coyotes), debe ser tomada con cierta reserva, dadas las características de estas especies. C. volcanalis es un árbol de 8 a 15 m de altura, con los frutos colocados a partir de los 4 m de altura en las puntas de las ramas por fuera del follaje; debido a la fragilidad de sus ramas es difícil pensar en que los frutos sean consumidos más que por ratones o animales voladores (aves y murciélagos). La presencia de algunas ramas bajas, o de frutos caídos en el suelo puede permitir el consumo de esta especie por los animales citados, sin que implique una

interacción importante. S. aphyodendron, es un arbusto de altura media (2 a 3 m), con ramas muy delgadas que no soportarían el peso de animales más grandes que ratones; los frutos bajos pueden ser consumidos por los carnívoros citados, sin embargo no existe evidencia del consumo de esta especie por coyotes, o zorras (Esparza-García, 1991). Los frutos seleccionados para las observaciones de remoción en estas dos especies estaban colocados fuera del alcance de carnívoros, y en el caso de S. aphyodendron se instaló un dispositivo de exclusión de roedores, por lo que la remoción de frutos fué exclusiva para aves y murciélagos.

Debe tomarse en cuenta la remoción de las tres especies de frutos por roedores. Los miembros del género Peromyscus spp. son ratones generalistas comunes en el área de estudio, y en el campo he podido observar la remoción de frutos de Solanum brachystachys por el ratón Reithrodontomys fulvescens. De este modo los principales removedores nocturnos de frutos para las especies analizadas, serían tanto los roedores como los murciélagos; sin embargo, debido a sus hábitos alimentarios, los primeros funcionarían más como depredadores de semillas, siendo los murciélagos los que participarían en los procesos de dispersión.

Dentro de la comunidad de los murciélagos frugívoros de Las Joyas, Sturnira ludovici representa más del 50% de las capturas, dominando en esta comunidad (Iñiguez-Dávalos, 1993); por lo tanto podemos suponer que es responsable de alrededor de un 50% de los frutos removidos por quirópteros en el área. La remoción diurna para las Conostegia volcanalis y Solanum aphyodendron sería realizada por aves y ardillas (Sciurus colliaei).
Germinación de semillas:

Thomas (1991), en sus estudios con pteropódidos en Costa de Marfil, encontró que el paso de las semillas de Ficus capensis, F. ovata y F. vallis-choudae por el tracto digestivo de Micropterus pusillus y Epomops buettikoferi, incrementaba las tasas y la velocidad de germinación de las semillas de estos frutos, beneficiando a las plantas. Por otro lado, las semillas presentes en las excretas de los pteropódidos presentaban tasas menores de depredación, que las semillas descartadas por los mismos murciélagos, o dentro de frutos caídos bajo los árboles madre.

Dadas las características de las semillas de Solanum brachystachys, y S. aphyodendron (semillas pequeñas, y de testa suave), hipotetizamos que si el paso de éstas por el tracto digestivo de Sturnira ludovici iba a tener algún efecto sobre su germinación, éste sería sobre la velocidad del proceso, más que sobre las tasas de germinación de estas dos especies, debido a la posibilidad de que estas semillas presentaran un inhibidor químico que pudiera ser degradado por el murciélago en su tracto digestivo. Los resultados obtenidos tienden a corroborar la hipótesis del inhibidor químico.

En el caso de Solanum brachystachys, podemos mencionar que existe algún tipo de inhibición química en este fruto, dadas las diferencias entre la velocidad de germinación de los tres tratamientos; sin embargo, debe de degradarse rápidamente en condiciones naturales, ya que la diferencia en días de germinación entre las semillas excretadas y aquellas tomadas de la pulpa es de sólo 5 días. Para Solanum aphyodendron sólo dos de los tratamientos germinaron, mientras que las semillas tomadas de la pulpa, a las que se les dió seguimiento por un total de 21 días no germinaron. La velocidad de germinación es la misma en los dos tratamientos. Que las semillas pasadas por el tracto digestivo de Sturnira ludovici germinaran a la misma velocidad que las lavadas con agua destilada, muestra la presencia de un inhibidor químico probablemente más soluble y no degradable en las semillas.

Las diferencias de velocidad entre la germinación de las semillas indica que el paso por el tracto digestivo de Sturnira ludovici beneficia a las dos especies analizadas, principalmente a Solanum aphyodendron. Las diferencias en los tiempos de germinación, aunque pequeñas en el caso de S. brachystachys, pueden ser importantes para los dos frutos tanto a nivel intraespecífico como interespecífico: S. ludovici al alimentarse muchas veces lo hace en las mismas plantas madre, descartando semillas y excretando algunas veces bajo ellas, en este caso, las semillas excretadas tendrían mejores posibilidades de sobrevivencia al germinar primero y utilizar los recursos disponibles antes que las semillas descartadas. La velocidad de germinación puede ser también importante en otras condiciones, donde la competencia sea interespecífica: las especies que germinen primero, utilizarán los recursos disponibles antes, obteniendo mejores probabilidades de sobrevivencia.

Dispersión de semillas; algunas hipótesis:

Podemos proponer dos patrones de dispersión distintos realizados por los murciélagos: el primero implicaría la deposición de las semillas en áreas abiertas, donde éstas germinen participando en los procesos de regeneración de estas zonas perturbadas, o en áreas con vegetación de estados sucesionales tempranos, donde las semillas al germinar participen en el proceso de sucesión. El segundo patrón, sería la dispersión de semillas dentro del bosque maduro, donde éstas pasarían a formar parte del banco de semillas.

Considerando el área de Las Joyas con su historial de perturbación como un mosaico complejo de vegetación en diferentes estados de sucesión y regeneración, donde el bosque mesófilo de montaña se encuentra en forma de rodales discontinuos (Jardel, 1991), los murciélagos que se alimentan de especies comunes en este tipo de vegetación podrán mostrar dos patrones de movimiento al forrajear: 1) moverse entre los manchones de bosque mesófilo de montaña, cruzando áreas con bosque de pino, o vegetación

secundaria, y 2) utilizar los recursos de una sola área de bosque mesófilo.

El primer tipo de movimiento implica recorrer distancias mayores sobre áreas con distintos grados de perturbación, y la posibilidad de dispersar semillas tanto en áreas abiertas, como bajo dosel de pino, o vegetación secundaria. La presencia de manchones de plantas de Solanum brachystachys bajo el dosel de pino en áreas adyacentes al bosque mesófilo, puede ser una prueba que corrobore esta hipótesis. Si esto es cierto, algunas solanáceas dispersadas por murciélagos (entre ellas S. brachystachys), podrían funcionar como plantas pioneras dentro del proceso de transición de bosque de pino a bosque mesófilo en el área de Las Joyas. El segundo tipo de movimiento puede ser más complejo de lo que parece a simple vista; considerando lo cerrado que puede ser el sotobosque dentro del bosque mesófilo de montaña, los murciélagos tienden a utilizar las cañadas o los caminos como corredores para desplazarse. Dadas las condiciones de luz presentes en los caminos, son sitios adecuados para la germinación de las solanáceas; de hecho, es común encontrar tanto Solanum brachystachys como S. aphyodendron, y otras especies de este género creciendo en estas áreas. Existe la posibilidad que los murciélagos vuelen por fuera de los manchones de mesófilo rodeándolos, y volviendo a entrar en ellos, utilizando las áreas adyacentes de pino o vegetación secundaria como "caminos" libres de obstáculos.

Con respecto a la formación de bancos de semillas, tenemos la siguiente información: Ortiz (1992), encontró que en los bancos de semillas del bosque mesófilo de Las Joyas la familia mejor representada es la de las solanáceas, con tres géneros y nueve especies diferentes. Los géneros encontrados son Solanum, Cestrum y Lysiantes, resaltando el primero con seis especies. Considerando la posible relación evolutiva entre el género Sturnira y las solanáceas (Gentry y D'Arcy, 1986; Eisenberg, 1989), la importancia de esta familia en la dieta de Sturnira ludovici (Schöndube e Iñiguez Dávalos, 1994; Iñiguez Dávalos, 1994), y la abundancia de esta especie de murciélago en el área de Las Joyas (Iñiguez Dávalos, 1993), podemos suponer que la importancia de la familia Solanaceae dentro del banco de semillas del bosque mesófilo está relacionada con la abundancia y patrones de forrajeo de Sturnira ludovici, y posiblemente en un menor grado de S. lilium (Iñiguez-Dávalos, 1993).

Coadaptación entre Sturnira ludovici y Solanum brachystachys, en el bosque mesófilo de Las Joyas:

Para que una interacción ecológica sea considerada como mutualismo, debe haber un incremento de las aptitudes reproductivas de los organismos implicados en ella, llegando a alterar sus dinámicas poblacionales (Ahmadjian y Paracer, 1986; Begon et al., 1986; Futuyma, 1986; Fleming, 1992).

Humphrey y Bonaccorso (1979) y Dinerstein (1983, 1986), han probado que los picos reproductivos de A. jamaicensis, S. ludovici y Dermanura tolteca se encuentran sincronizados con los máximos picos de fructificación, tanto en la isla de Barro Colorado en Panamá, como en el bosque de niebla de Monteverde, Costa Rica; demostraron que la dinámica poblacional de estas tres especies está influida directamente por los patrones fenológicos de las plantas de que se alimentan. De este modo podemos considerar que existen presiones mutuas entre los frugívoros y éstas plantas, estructurándose patrones de coadaptación o coevolución difusa (Heithaus, 1982).

La gestación y la lactancia son procesos energéticamente caros para los mamíferos hembras, más aún en el caso de los frugívoros, considerando las restricciones protéicas que éste tipo de dieta presenta. Así la selección de la dieta durante estos períodos es de suma importancia para asegurar un éxito reproductivo (Fleming, 1988). Iñiguez Dávalos (1994), ha encontrado que la reproducción de los murciélagos frugívoros en Las Joyas está relacionada con los picos de fructificación, siendo la lactancia el período sincronizado con los puntos máximos de producción de frutos en el bosque mesófilo de montaña. Un dato sumamente importante es que la reproducción de Sturnira ludovici se encuentra sincronizada con los picos de producción de frutos de Solanum brachystachys.

Con estos datos y los obtenidos en este trabajo, podemos establecer que Solanum brachystachys es el fruto más importante para Sturnira ludovici en Las Joyas. La importancia nutricional y energética de este fruto para S. ludovici es clara, no sólo porque logra mantener al murciélago en una dieta estricta, convirtiéndose en el fruto más redituable de su dieta, sino porque S. ludovici adecúa sus épocas reproductivas al período de fructificación de esta especie.

La sincronización de la lactancia de Sturnira ludovici y el pico de fructificación de Solanum brachystachys corrobora el patrón de relación encontrado en los experimentos realizados en este trabajo y las preferencias en la selección de frutos encontradas para este murciélago, donde el fruto más consumido fue S. brachystachys (Hernández-Conrique *et al.*, 1994). Lo anterior muestra una coadaptación entre las dos especies a través de su relación mutualista en el bosque mesófilo de Las Joyas. La alta abundancia relativa de ambas especies en esta área puede ser un resultado directo de esta coadaptación.

CONCLUSIONES:Especies consumidas por *Sturnira ludovici* y características morfológicas de los frutos:

La dieta encontrada hasta el momento para *Sturnira ludovici* en Las Joyas incluye seis frutos distribuidos en 4 familias botánicas, 50% de los cuales son solanáceas. Por formas de vida, los frutos consumidos por *S. ludovici* se distribuyen en tres clases: árboles, arbustos, y trepadoras; donde el 50% esta representado por arbustivas, 33.3% arbóreas, y 16.66% bejucos o trepadoras.

Las especies consumidas son las siguientes:

Solanaceae:

Solanum brachystachys Dunal. (Arbusto).

Solanum aphyodendron S. Knapp. (Arbusto).

Lysiantes surotatensis J.L. Gentry. (Trepadora).

Melastomataceae:

Conostegia volcanalis Standl. & Steyererm. (Arbol).

Rhamnaceae:

Rhamnus hintonii M.C. & L.A. Johnst. (Arbol).

Onagraceae:

Fuchsia microphylla H.B.K. (Arbusto).

La presencia de la familia Rhamnaceae constituye un nuevo registro en cuanto a la alimentación de murciélagos filóstomidos.

De entre las 14 especies de frutos analizados, *Sturnira ludovici* consume los frutos con un mayor volumen y peso, que presentan un alto número de semillas de tamaño pequeño, y olor penetrante. Por el contrario, los frutos no consumidos son pequeños, con pocas semillas de tamaño relativamente grande, no presentan olor y tienen colores llamativos.

Redituabilidad de frutos, en base a dietas estrictas:

En los experimentos con dietas estrictas de *Solanum brachystachys*, *S. aphyodendron*, y *Conostegia volcanalis*, los murciélagos manifestaron pérdidas de peso que van del 16.08 al 21.67% de su peso original, siendo éstas estadísticamente significativas. *S. brachystachys* es el único fruto que mantiene a los murciélagos vivos en los experimentos, y por lo tanto el más redituable para *Sturnira ludovici*.

Manejo de los frutos y partes descartadas:

Sturnira ludovici da un consumo más completo a Solanum brachystachys descartando sólo cáscara y pocas semillas, que a Conostegia volcanalis donde se descarta hasta un 50% de la pulpa, o S. aphyodendron con un mayor número de semillas descartadas. Existe producción de eyectas durante el consumo de los tres frutos, siendo estas raras en C. volcanalis, y presentando pocas semillas en las dos solanáceas. El número de excretas por fruto consumido es mayor para S. brachystachys, lo que puede facilitar una mejor dispersión de las semillas de ésta especie.

Nutrimientos presentes en los frutos, tiempos de tránsito en tracto digestivo y manejo de los frutos, y efectividad digestiva:

Solanum brachystachys es el fruto que presenta mayores cantidades de nutrimentos (azúcares totales, azúcares reductores, y proteínas totales), seguido por Conostegia volcanalis, y en último sitio S. aphyodendron. Los tiempos de manejo y paso por el tracto digestivo, así como los porcentajes de aprovechamiento de nutrimentos también son mayores para éste fruto, conservándose el mismo orden en los otros frutos.

Existe una correlación positiva entre el contenido nutricional de los frutos, su digestibilidad, los tiempos de manejo y tránsito por tracto digestivo y el porcentaje de aprovechamiento de nutrimentos resultante.

Azúcares y proteínas aprovechadas, y su valor energético:

Sturnira ludovici obtiene mayores cantidades de azúcares y proteínas de Solanum brachystachys que de los otros frutos, por lo que el valor energético de una dieta basada en este fruto es mayor (31.55 kJ/día), que los obtenidos para C. volcanalis (8.35 kJ/día), y S. aphyodendron (0.6919 kJ/día).

Tasas y velocidades de germinación de semillas:

Solanum brachystachys tienen tasas de germinación del 100% para los tres tratamientos realizados; para S. aphyodendron las semillas pasadas por el tracto digestivo del murciélago, y las lavadas con agua destilada presentaron tasas de germinación del 100%, mientras que las que fueron tomadas de la pulpa no germinaron (tasa de 0%).

La velocidad de germinación es distinta para los tres tratamientos en las semillas de Solanum brachystachys, germinado primero las semillas excretadas, seguidas por las lavadas con agua destilada, y por último las tomadas de la pulpa; las semillas excretadas y lavadas de S. aphyodendron mostraron la misma

velocidad de germinación.

Remoción de frutos en el campo:

Solanum brachystachys es el único de los tres frutos que presenta una remoción cien por ciento nocturna; Las tasas de remoción nocturna para Conostegia volcanalis y S. aphyodendron son de 94.3 y 75% respectivamente.

Interacciones entre Sturnira ludovici y plantas del bosque mesófilo de montaña en Las Joyas:

Los resultados anteriores nos indican una relación de Sturnira ludovici con las solanáceas del area, principalmente Solanum brachystachys. La importancia de esta interacción para el murciélago es grande, ya que es el fruto que le resulta más redituable, el que prefiere consumir en los experimentos de selección (Hernández-Conrique et al, 1994), y al que dedica mayores tiempos de manejo y tránsito obteniendo una mayor efectividad digestiva. El paso de las semillas de este fruto por el tracto digestivo de S. ludovici, las beneficia reduciendo sus tiempos de germinación. La sincronización entre el período de lactancia del murciélago, y el pico de fructificación de S. brachystachys (Iñiguez Dávalos, 1994), muestra una coadaptación entre las dos especies, que pudiera explicar la alta abundancia relativa de ambas especies en el bosque mesófilo de montaña de Las Joyas.

APENDICE I: HOJAS DE CAMPO.

HOJA DE CAMPO MANEJO DE FRUTOS

No. DE HOJA _____

Sp. MURCIELAGO _____

Sp. FRUTO _____

No. DE MURCIELAGO _____

CONSUMO	
TOTAL _____	INCOMPLETO _____
PARTE DESCARTADA:	
# SEMILLAS DES. _____	

TIEMPO	
MANEJO	DIGESTION

EYECTAS	
SI _____	NO _____
PRESENCIA DE SEMILLAS:	
SI _____	NO _____
# _____	

NOTAS

Sp. MURCIELAGO _____

Sp. FRUTO _____

No. DE MURCIELAGO _____

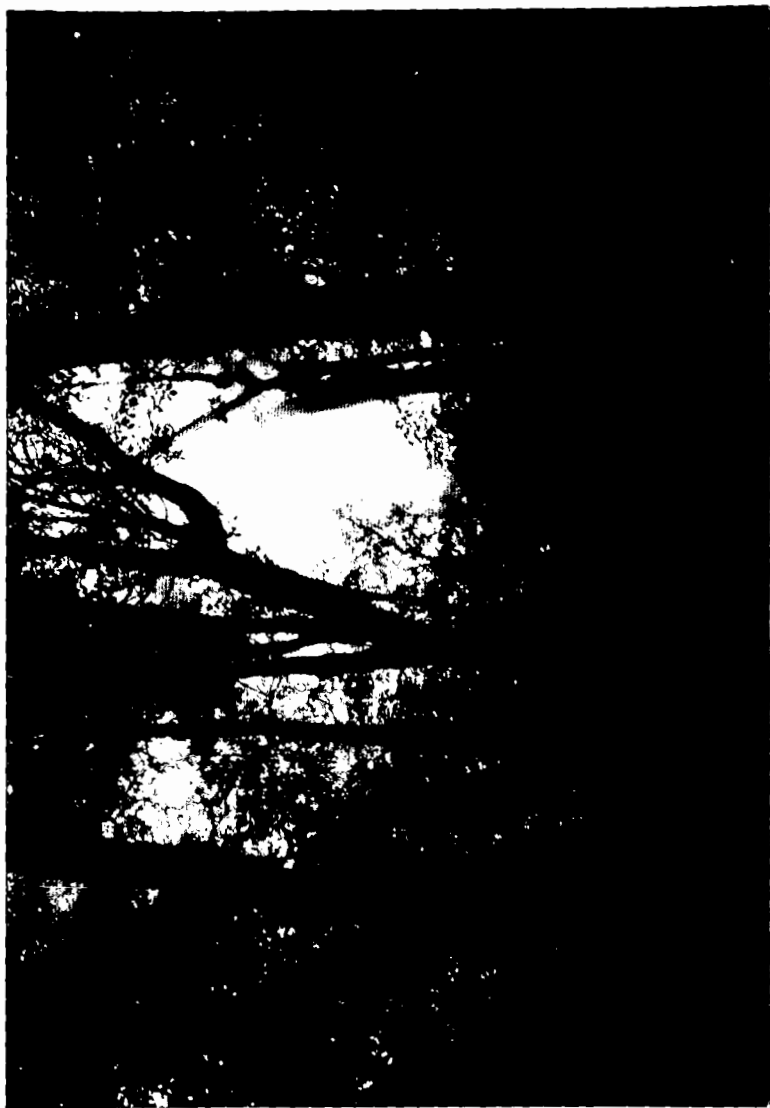
CONSUMO	
TOTAL _____	INCOMPLETO _____
PARTE DESCARTADA:	
# SEMILLAS DES. _____	

TIEMPO	
MANEJO	DIGESTION

EYECTAS	
SI _____	NO _____
PRESENCIA DE SEMILLAS:	
SI _____	NO _____
# _____	

NOTAS

APENDICE II: FOTOGRAFIAS.



Fotografía 1. Bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas.



Fotografía 2. Sturnira ludovici.



Fotografía 3. Sturnira ludovici durante los experimentos de redituabilidad, consumiendo Solanum brachystachys.

APENDICE III: JAULAS INDIVIDUALES PARA LOS EXPERIMENTOS
DE REDITUABILIDAD Y MANEJO DE FRUTOS.

Las jaulas individuales utilizadas en los experimentos de redituabilidad con base en dietas estrictas, y para realizar las observaciones de manejo de frutos, fueron construidas con botes de plástico transparente de boca ancha. Los botes utilizados fueron de 0.3 m de largo por 0.25 m de diámetro, con una boca de 0.2 m, de forma cilíndrica y tapa con rosca. Se les adicionaron dos "patas" de plastilina para impedir que rodaran y fueron perforados en su parte superior para permitir la entrada de aire (figura 21).

Se colocó en el interior de los botes malla de gallinero, o malla galvanizada para cernir, con el fin de que los murciélagos cautivos contaran con una superficie adecuada para sujetarse y desplazarse dentro de la jaula. Es conveniente que la malla metálica unicamente cubra la mitad superior de bote, para facilitar la limpieza del mismo (figura 21, fotografía 3).

Es importante lijar las rebabas plásticas producidas por las perforaciones en las paredes de los botes, y colocar cinta aislante plástica en los bordes de la malla metálica para evitar que estas superficies asperas lastimen a los murciélagos en cautiverio.

El alimento se coloca en el piso de la jaula sobre periodico, y el agua puede ser colocada en bebederos abiertos colgados de la malla metálica, o en un gotero en la parte superior del bote. El gotero es más adecuado que el bebedero abierto, ya que los murciélagos no pueden derramar el agua, sin embargo éstos deben ser entrenados para beber de él. El entrenamiento se facilita si se coloca agua azucarada en el gotero durante los días de aclimatación al cautiverio.

En la tapa de los botes se numeran las jaulas, y puede ser sujetado un portaetiquetas para colocar la información del murciélago cautivo y el experimento al que esta siendo sometido (figura 21).

Para lugares frios es recomendable cubrir las jaulas con fundas de cartón y bajo-alfombra durante la noche, y/o adicionar un refugio de franela en el interior de la jaula para que el animal no pierda calor.

Este tipo de jaula presenta varias ventajas: son fáciles de mantener limpias; el manejo de los murciélagos se simplifica al no poder éstos volar o esconderse; el piso liso de la jaula permite recolectar las excretas; pueden realizarse observaciones sobre el comportamiento de los murciélagos cautivos; son ligeras; ocupan poco espacio; y son baratas y fáciles de construir.

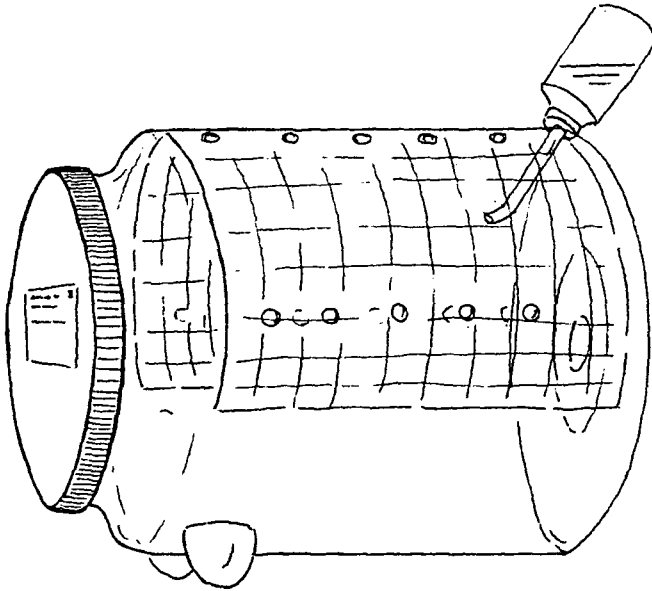


Figura 21. Jaula individual para los experimentos de redituabilidad y manejo de frutos.

BIBLIOGRAFIA:

- AHMADJIAN, V. y S. PARACER. 1986. Symbiosis: An introduction to biological associations. University Press of New England, London. 212 pp.
- BEGON, M., J. L. HARPER, y C. R. TOWNSEND. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, London. 876 pp.
- BONACCORSO, F.J. y HUMPREY, S.R. 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. Tropical Rain Forest: The Leeds Symposium, pp. 169-183.
- CETENAL. 1970. Carta climática escala 1:500,000.
- CHARLES-DOMINIQUE. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. Pp. 119-135. En: Frugivores and seed dispersal (A. Estrada y T.H. Fleming eds.). Dr. W. Junk Publ, Dordrecht. 392 pp.
- CHOE, T. H. y K. V. THIMANN. 1975. The metabolism of oat leaves during senescence. III. The senescence of insolated chloroplasts. Plant Physiol. 55:828-834.
- COX, P.A., ELMQVIST, T., PIERSON, E.D., y W.E. RAINEY. 1991. Flying Foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. Conservation Biology, 5(4):448-454.
- CURTIS, H. y N. S. BARNES. 1989. Biology of populations. Worth Publishers Inc., New York. 334 pp.
- DINERSTEIN, E. 1983. Reproductive ecology of fruit bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Doctor of Philosophy dissertation, University of Washington.
- DINERSTEIN, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Biotropica, 18(4): 307-318.
- DUBOIS, M. 1956 Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem. 28:356.
- EISENBERG, J.F. 1989. Mammals of the Neotropics: The northern Neotropics. Volumen 1. The University of Chicago Press, Chicago and London. Pp. 499.

- EMMONS, L. H. 1990. Neotropical Rainforest mammals: a field guide. The University of Chicago Press, Chicago. 281 pp.
- ESPARZA-GARCIA, J. A. 1991. Variaciones estacionales en la dieta de mamíferos carnívoros en la Estación Científica Las Joyas. Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara.
- FLEMING, T. H. 1981. Fecundity, fruiting patterns, and seed dispersal in Piper amalago (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* (Ber), 51:42-46.
- FLEMING, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-325. En: *Ecology of bats* (T. H. Kunz ed.). Plenum Press, New York.
- FLEMING, T. H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118. En: *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T. H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. 392 pp.
- FLEMING, T. H. 1988. The short tailed fruit-bat: A study in plant animal interactions. The University of Chicago Press, Chicago. 365 pp.
- FLEMING, T. H. 1991a. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. Pp. 119-144. En: *Plant-animal intereactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (Price, P. W., Fernandez, G. W. y W. W. Benson, eds.). John Wiley & Sons Inc. New York. 639 pp.
- FLEMING, T. H. 1991b. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus Carollia (Phyllostomidae). *J. Mamm.*, 72(3):493-501.
- FLEMING, T. H. 1992. How do fruit- and nectar- feeding birds and mammals track their food resources?. Pp. 355-391. En: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions* (Hunter, M. D.; Ohgushi, T. & P. W. Price, eds.). Academic Press Inc. San Diego. 505 pp.
- FLEMING, T. H., y E. R. HEITHAUS. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat Carollia perspicillata. *J. Mamm.*, 67(4):660-671.
- FUJITA, M.S., y M.D. TUTTLE. 1991. Flying foxes (Chiroptera:Pteropodidae): threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology*, 5(4):455-463.

- FUTUYMA, D. 1986. Evolutionary Biology. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. 600 pp.
- GARCIA, E. 1972. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 246 pp.
- GARDNER, A. 1977. Feeding habits. En: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part II (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ., 13:293-249.
- GENTRY, J. L. y W. G. D'ARCY. 1986. Solanaceae of Mesoamerica. Pp. 15-26. En: Solanaceae: Biology and Systematics (W. G. D'Arcy, editor). Columbia University Press, New York. 603 pp.
- GURR, M. I., MAWSON, R., ROTHWELL, N. J. y M. J. STOCK. 1980. Effects of manipulating dietary protein and energy intake on energy balance and thermogenesis in the pig. J. Nutrition 110:532-542.
- GUZMAN M., R. 1985a. La Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán, Jalisco. Estudio descriptivo. Tiempos de Ciencia 1:10-26.
- GUZMAN M., R. 1985b. Protección e investigación al habitat de Zea diploperennis. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 40 pp.
- HALL, E. R. 1981. The Mammals of North America. John Wiley & Sons, New York. 1271 pp.
- HEITHAUS, R.E. 1982. Coevolution between bats and plant. En: Ecology of bats (Kunz, T.H. ed.). Plenum Press, New York.
- HEITHAUS, R.E.; FLEMING, T.H. 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 18:39-44.
- HERBST, L. H. 1988. Methods of nutritional ecology of plant visiting bats. Pp. 233-246. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp.
- HERNANDEZ, A. 1989. Disacaridasas intestinales en murciélagos filostomoideos (Chiroptera:Mammalia). Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias, Universidad de Guadalajara.

- HERNANDEZ, A. y C. MARTINEZ DEL RIO. 1992. Intestinal disaccharidases in five species of phyllostomid bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 103B(1):105-111.
- HERNANDEZ-CONRIQUE, D., SCHONDUBE F., J. y L. I. IÑIGUEZ. 1994. Murciélagos frugívoros del bosque mesófilo de montaña: factores que afectan la selección de frutos. En: *Memorias de la "International Meeting of the Society for Conservation Biology and the Association for Tropical Biology"*, 7-11 June 1994. Página 177. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 206 pp.
- HERRERA, C.M. 1981. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones?. *The American Naturalist*, 118:896-907.
- HERRERA, C. M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why don't they behave they should?. Pp. 5-18. En: *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T. H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. 392 pp.
- HERRERA, C. M. 1989. Seed dispersal by animals: a role in angiosperm diversification?. *The American Naturalist*, 133(3):309-322.
- HOWE, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-189. En: *Seed dispersal* (Murray, D. R., ed.). Academic Press, Australia.
- HOWE, H. F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: where does "the paradigm" stand?. *Vegetatio*
- HOWELL, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp. Biochem. Physiol* 48A:263-276.
- HUMPHREY, S. R. y F. J. BONACCORSO. 1979. Population and community ecology. En: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part III* (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). *Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ.*, 16:409-441.
- IÑIGUEZ DAVALOS, L. I. 1987. Los quirópteros de la Sierra de Manantlán: determinación de especies y su distribución altitudinal. Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias, Universidad de Guadalajara.
- IÑIGUEZ DAVALOS, L. I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán. Pp: 355-370. En: *"Avances en el estudio de los mamíferos de México"* (R. Medellín y G. Ceballos, eds.). AMMAC. México. 464 pp.

- INIGUEZ DAVALOS, L. I. 1994. Murciélagos frugívoros del bosque mesófilo de montaña: patrón reproductivo y producción de frutos. En: Memorias de la "International Meeting of the Society for Conservation Biology and the Association for Tropical Biology", 7-11 June 1994. Página 178. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 206 pp.
- INIGUEZ DAVALOS, L.I. Y E. SANTANA C. 1993. Patrones de distribución de los mamíferos en el occidente de México. Pp 65-86. En: "Avances en el estudio de los mamíferos de México" (R. Medellín y G. Ceballos, eds.). AMMAC. México. 464 pp.
- JANZEN, D. H. 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:465-92
- JANZEN, D. H. 1980. When it is coevolution?. Evolution. 34:611-612.
- JARDEL P., E. J. 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán Jalisco. Tiempos de Ciencia, 22:9-26.
- JARDEL P., E. J. (coord.). 1992. Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. Editorial Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 315 pp.
- KARASOV, W. H., PHAN, D., DIAMOND, J. M. y F. L. CARPENTER. 1986. Food passage and intestinal nutrient absorption in hummingbirds. Auk. 103:453-464.
- KLEIBER, M. 1961. Fire of life: an introduction to animal energetics. Wiley, New York. New York, U.S.A.
- KRUTZSCH, P.H., y E. G. CRICHTON. 1985. Observations on the reproductive cycle of female Molossus fortis (Chiroptera-Molossidae) in Puerto Rico. J. Zool. 203:137-150.
- LEVEY, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. The American Naturalist. 129:471-485.
- LEVEY, D. J. y W. H. KARASOV. 1989. Digestive responses to diet switching between fruits and insects in temperate birds. Auk. 106:675-686.
- LOWRY, O. H., ROSENBROUGH, N. J., FARR, A. L., y R. J. RANDALL. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193:10.

- L.N.L.J. 1987. Diagnóstico de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán y su área de influencia. Documento inédito, Laboratorio Natural Las Joyas. Universidad de Guadalajara.
- MCNAB, B. K. 1963. A model of the energy budget of a wild mouse. *Ecology* 44:521-532.
- MARTINEZ DEL RIO, C. 1990a. Dietary, phylogenetic, and ecological correlates of intestinal sucrase and maltase activity in birds. *Physiological Zoology*. 63(5):987:1011.
- MARTINEZ DEL RIO, C. 1990b. Sugar preferences in hummingbirds: the influence of subtle chemical differences on food choice. *The Condor*. 92:1022-1030.
- MARTINEZ DEL RIO, C. En prensa. Nutritional ecology of fruit eating and flower-visiting birds and bats. En: *Vertebrate digestive strategies* (Chivers y Zinzer, eds.). Cambridge Univ. Press.
- MARTINEZ DEL RIO, C. y S. H. BULLOCK. 1990. Parasitismo floral por abejas sociales (Meliponinae; Apidae) en el árbol quiropterófilo Crescentia alata (Bignoniaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 50:69-76.
- MARTINEZ DEL RIO, C. y W. H. KARASOV. 1990. Digestion strategies in nectar- and fruit-eating birds and the sugar composition of plant rewards. *The American Naturalist*, 103(5):618-637.
- MARTINEZ DEL RIO, C., BAKER, H. G. y I. BAKER. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia*, 48:544-551.
- MARTINEZ DEL RIO, C. y RESTREPO, C. En prensa. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio*.
- MARTINEZ-GALLARDO, R. y V. SANCHEZ-CORDERO. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice Heteromys desmarestianus (Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 74(2):436-442.
- MORRISON, D.H. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat Artibeus jamaicensis. *Ecology*, 59:716-723.
- MORRISON, D.W. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia* (Berl.), 45:270-273.
- MORTON, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Amer. Natur.* 117:8-22.

- OROZCO-SEGOVIA, A., C. VASQUEZ-YANES, M. A. ARMELLA y N. CORREA. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie Artibeus jamaicensis y la vegetación del área circundante, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 365-377. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, Vol. II. (A. Gómez-Pompa y S. del Amo, eds.). Inst. Nac. Invest. Rec. Bióticos, Xalapa, Ver. 421 pp.
- ORTIZ A., C. 1992. Banco de semillas del suelo en el bosque mesófilo de montaña de las Joyas, Sierra de Manantlán, Estado de Jalisco. Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara.
- REZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México. 432 pp.
- RICKLEFS, R. E. 1990. Ecology. W. H. Freeman Company, New York. 896 pp.
- ROUK, C. S. Y B. P. GLASS. 1970. Comparative gastric histology of American bats. J. Mamm., 51:455-472.
- SCHONDUBE F., J. E. y L. I. IÑIGUEZ DAVALOS. 1994. Interacciones entre Sturnira ludovici (Chiroptera:Phyllostomidae) y plantas del bosque mesófilo de montaña. En: Memorias del "Segundo Congreso Nacional de Mastozoología". Página 87. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Universidad de Guadalajara.
- SCHMIDT-NIELSON, K. 1975. Animal physiology. Cambridge University Press, London.
- SILVA-TABOADA, G. 1977. Algunos aspectos de la selección de hábitat en el murciélago Phyllonycteris poeyi Gundlach in Peters 1861 (Mammalia:Chiroptera). Poeyana 168:1-10.
- SOBERON, J. 1989. Ecología de poblaciones. La Ciencia desde México No. 82. Fondo de Cultura Económica, México. 149 pp.
- SORIANO, P.J., SOSA, M., y O. ROSSELL. 1991. Hábitos alimentarios de Glossophaga longirostris Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. Rev.Biol.Trop., 39(2):263-268.
- SOSA, M. 1992. Los murciélagos y los cactus: una relación muy estrecha. Carta Ecológica Lagoven, 61:7-10.
- STERN, K. R. 1988. Introductory plant biology, fourth edition. Wm. C. Brown Publishers. Dubuque, Iowa. 498 pp.
- THOMAS, D.W. 1984. Fruit and energy intake budgets of frugivorous bats. Physiol. Zool., 57:457-467.

- THOMAS, D. W. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. Pp. 211-220. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp.
- THOMAS, D.W. 1991. On fruits, seeds and bats. *Bats*, 9(4):8-13.
- TOLEDO, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. Pp. 93-111; En: Biological Diversification in the Tropics (G. Prance, ed.). Columbia Univ. Press, New York.
- TOMAS-VEGA, M. L. 1992. Caracterización de la variación de algunos componentes químicos en la pulpa y semilla del fruto pitaya Stenocereus queretaroensis (Weber), Buxbaum. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara.
- VAN DEL PIJL, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, New York.
- VAZQUEZ, A. CUEVAS G., R., COCHRANE, T. y H. H. ILTIS. 1990. Flora de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Laboratorio Natural Las Joyas, Universidad de Guadalajara. Publicación Especial No. 1. El Grullo, Jal.
- VAZQUEZ-YAÑES, A. O.; GENEVIEVE, F. y L. TREJO. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. *Biotropica*, 7(2):73-76.
- WILSON, D. E. 1988. Maintining bats for captive studies. Pp. 247-264. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. 533 pp.