



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Relación entre la masa corporal y la fisiología
digestiva en murciélagos vespertilionidos

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Iván Cabrera Campos

Director:

Dr. Jorge Israel Ayala Berdón

Tlaxcala, Tlax.

Agosto 2019



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

“Relación entre la masa corporal y la fisiología
digestiva en murciélagos vespertiliónidos”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Iván Cabrera Campos

Comité Tutorial:

Director:

Dr. Jorge Israel Ayala Berdón

Tutores:

Doctora Bibiana Carolina Montoya Loaiza.

Doctor Romeo A. Saldaña Vázquez.

Tlaxcala, Tlax.

Agosto 2019

HOJA DE FINANCIAMIENTO

Este trabajo de investigación se llevó a cabo en las Instalaciones del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Se desarrolló gracias al financiamiento por parte del propio asesor de tesis, así como también a la beca proporcionada al estudiante con clave 885360 otorgada por el CONACYT. La Maestría en Ciencias Biológicas está registrada en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional. Padrón Nacional de Posgrado (PNP).



Universidad
Autónoma de
Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas
Coordinación de la División de Ciencias Biológicas
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado



**COORDINACIÓN POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E**

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Iván Cabrera Campos** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: "Relación entre la masa corporal y la fisiología digestiva en murciélagos vespertilionidos".

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., 10 DE AGOSTO 2019

DR. JORGE AYALA BERDÓN

DRA. BIBIANA CAROLINA MONTOYA
LOAIZA

DR. ROMEO SALDAÑA VÁZQUEZ

DR. ARTURO ESTRADA TÓRRES

DRA. MELISSA PLASMAN



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015



AGRADECIMIENTOS

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, UATx
- A la beca recibida por el CONACYT (clave 885360)
- A los miembros de mi Comité tutor.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

- A mis padres Elizabeth y Jesús por siempre creer que tengo madera para lograr lo que me proponga
- A Ilse que me ha acompañado desde que no tenía ni idea de que hacer en la biología, gracias por quedarte siempre y servirme de ejemplo.
- A mis amigos Adriana y Manuel, porque, aunque estén lejos, sus enseñanzas siempre me sacan adelante.
- A mis amigos del “Desmodus team” Kevin, Issachar, Hugo, Eduardo y el Dr. Ayala que, aunque somos el equipo más improbable, también somos hermanos y el mejor equipo que haya visto el CTBC
- A título personal a Kevin por recibirme con tanta calidez y hacerme sentir como en casa
- A Issachar que, aunque eres más pequeño que yo, lo cierto es que no confío en preguntarle a alguien sobre murciélagos que no seas tú.
- Al mismísimo M. en C Huguinho ya que llegué sin conocerte y terminé la maestría con un hermano
- A Eduardo que desde el momento en que nos conocimos estuviste dispuesto a integrarme al equipo y orientarme.
- Al doctor Ayala con quien a pesar de no comenzar de la mejor manera también me demostró que tu tutor puede ser tu amigo.
- A mis amigos de generación Luis, Raúl, Saúl, Paulina, Juanita e Isabel por haber pasado tan buenos momentos juntos.
- A la gente del CTBC que en diferentes momentos me brindaron su ayuda y me sacaron una sonrisa.

RESUMEN

El estudio de la relación de la talla de los organismos con respecto a sus demandas energéticas ha sido abordado desde distintas perspectivas con el fin de conocer los requerimientos energéticos de los mismos. Particularmente se ha observado que la masa corporal juega un papel importante en cuanto energía gastan con el fin de sustentar sus actividades y en general existe una relación alométrica en donde individuos de tallas más chicas necesitan más alimento por gramo de peso en comparación con individuos de tallas mayores. Estos requerimientos energéticos se ven modulados por factores ambientales como la temperatura o la disponibilidad de recursos o el tipo de locomoción que un organismo utilice (caminar, nadar o volar) y factores intrínsecos propios de cada organismo tales como su fisiología; y su morfología para poder aprovechar los nutrientes contenidos en el alimento. En función de las características intrínsecas se ha observado que animales voladores tienen un gasto energético mayor con respecto a animales terrestres. En el presente trabajo evaluamos cómo es que la capacidad digestiva moldea las estrategias que 4 especies de murciélagos con diferente masa corporal (*Myotis californicus* 3.72 ± 0.83 g, *Myotis volans* 5.3 ± 0.26 g, *Myotis velifer* 8.98 ± 0.57 g y *Eptesicus fuscus* 14.9 ± 1.15 g.) puedan desarrollar para aprovechar el alimento. Durante este estudio definimos la capacidad digestiva en tres características distintas: porcentaje de digestibilidad definida como el porcentaje total que un individuo pueda aprovechar de un total consumido, el tiempo de tránsito de alimento que es el tiempo que transcurre desde que se ingiere un alimento hasta que este comienza a ser desechado y la tasa de defecación que es el resultado de las excretas producidas durante el periodo de actividad de un individuo. Los resultados obtenidos demostraron que existe una relación negativa en la tasa de digestibilidad con la masa corporal, es decir, conforme la masa corporal aumentó la tasa de digestibilidad fue menor; para el caso del tiempo de tránsito de alimento encontramos una relación positiva en la que conforme aumentó la masa corporal, el tiempo de tránsito fue mayor. Finalmente, no observamos relación alguna de la tasa de defecación con respecto a la masa corporal, no obstante, estos resultados deben ser complementados con análisis más detallados de la capacidad digestiva de las especies de estudio.

INDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. JUSTIFICACIÓN	7
4. HIPÓTESIS	8
4.1. Predicciones	8
5. OBJETIVOS	9
5.1. Objetivo general	9
5.2. Objetivos particulares.....	9
6. METODOLOGÍA	10
6.1. Sitio de estudio	10
6.2. Captura y Mantenimiento de murciélagos en cautiverio	11
6.3. Alimentación para las pruebas de digestibilidad, tránsito de alimento y tasa de defecación .	12
6.4. Estimación del porcentaje de digestibilidad	13
6.5. Estimación del tiempo de tránsito del alimento	14
6.6. Estimación de tasa de defecación	15
6.7. Análisis de datos	15
7. RESULTADOS	16
7.1. Porcentaje de Digestibilidad.....	16
7.2. Tiempo de Tránsito de Alimento	17
7.3. Tasa de defecación	17
8. DISCUSIÓN	19
8.1. Relación de la masa corporal con los requerimientos energéticos de los organismos	19
8.2. La evolución del vuelo en y su efecto en el intestino en el orden Chiroptera	20
10. CONCLUSIONES	24
11. PERSPECTIVAS	25
12. BIBLIOGRAFÍA	26
13. ANEXOS	30

1. INTRODUCCIÓN

Las demandas energéticas de los organismos vivos están estrechamente relacionadas con su modo de vida, lo que provoca que la búsqueda de alimento se vea influenciada por la calidad y disponibilidad de esta (Gittleman y Harvey, 1981). Otro factor asociado a los requerimientos energéticos de animales endotermos homeotermos (i.e., aquellos que mantienen una temperatura corporal interna constante) es su tipo de locomoción (caminar, nadar o volar), ya que el gasto energético se verá afectado por cuanto y como se desplazan, así como la estrategia de forrajeo que utilizan (Altmann, 1987). Un factor clave que influye en la cantidad de energía que un ser vivo requiere para realizar sus funciones es la masa corporal (Spaargaren, 1994). Diversos estudios han descrito como el gasto energético difiere de manera inversa a la masa corporal, es decir, por gramo de peso un individuo de talla chica requiere mayor cantidad de alimento para solventar sus gastos energéticos. Un ejemplo de este fenómeno se presenta en el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) de ~3 kg de peso que necesita consumir aproximadamente 60 g de alimento por cada kilogramo de su masa corporal, mientras que el caballo (*Equus caballus*) de ~550 kg consume en promedio 19 g de alimento por cada kilogramo de su peso. En esta relación el conejo requiere consumir tres veces más alimento que el caballo para solventar sus necesidades energéticas diarias (Warrington, 2001).

Aunque los organismos necesitan consumir cantidades determinadas de alimento para cubrir sus necesidades energéticas diarias, la obtención de energía puede verse limitada por factores extrínsecos e intrínsecos a los individuos (Mysterud y cols., 2000). Los factores extrínsecos están ligados a factores del hábitat donde estos se encuentran, tales como la temperatura y la humedad ambiental, la abundancia de sitios de descanso y la disponibilidad y a la calidad nutritiva del alimento que consumen (Tiebout, 1991; Delorme y Thomas, 1999; Ayala-Berdon y cols. 2008). El metabolismo es una de las características intrínsecas que influyen en la transformación de energía por parte de los individuos con el fin de llevar a cabo sus funciones biológicas y una manera de medir el metabolismo es mediante la tasa metabólica (Kleiber, 1932). Esta última es definida como la tasa a la que un organismo convierte la energía consumida en energía útil para llevar a cabo sus funciones biológicas (Brown y cols., 2004). En la tasa metabólica se incluye la absorción de energía por parte de los organismos

a través de su dieta y una manera de conocer esta característica es estudiando las características digestivas propias de cada individuo (Speakman, 2005). Algunas de estas características son el tiempo de tránsito de alimento que se define como el tiempo transcurrido desde el consumo de alimento hasta el inicio de su defecación, la tasa de digestibilidad que es el porcentaje de alimento aprovechado de un total ingerido y la tasa de defecación conocida como el porcentaje de excretas producidas durante un periodo determinado (Staliński, 1994; Roswag y cols, 2012). En este estudio nos referiremos a estas características como capacidad digestiva. La capacidad digestiva se refiere principalmente a la habilidad que tienen los organismos para obtener la energía presente en el alimento. Esta capacidad puede tener efectos importantes en su ecología, patrones de forrajeo y distribución espacial (Kelt y Van Vuren, 1999).

Como ya se mencionó previamente, el tipo de locomoción que un organismo usa para desplazarse influye en el consumo de alimento que este necesita para cubrir sus requerimientos energéticos. Diversos estudios han determinado que los vertebrados voladores tuvieron que sufrir modificaciones a lo largo de su historia evolutiva que les permitieran absorber con mayor eficacia los nutrientes que consumen, ya que el vuelo es una actividad energética altamente demandante (Caviedes-Vidal y cols. 2008). Una reducción en el tamaño del intestino, asociada con un mayor número de microvellosidades a lo largo de todo el conducto digestivo les permitió a los vertebrados voladores tener una mayor eficiencia digestiva, ya que el incremento en el peso que causa el alimento en el intestino puede aumentar los gastos energéticos asociados al vuelo cuando los animales se desplazan. Esto no quiere decir, sin embargo, que los vertebrados voladores asimilen nutrientes de manera más eficiente que los vertebrados no voladores, ya que ambos grupos solventan sus demandas energéticas usando distintas estrategias morfológicas y conductuales, pero si refleja el reto energético que implica el volar. Dentro de los vertebrados voladores existentes, además de las aves, se encuentran los murciélagos. Una de las características más distintivas de este grupo es que son los únicos mamíferos capaces de desarrollar un vuelo verdadero debido a las modificaciones en sus extremidades anteriores a manera de alas, con membranas interdigitales elongadas a las que se les denomina de manera general patagios (Altringham y cols. 1996). Los murciélagos son mamíferos pertenecientes al orden Chiroptera y estos a su vez se dividen en dos subórdenes: Yinpterochiroptera y Yangochiroptera (Teeling y cols.

2005). En particular los quirópteros de tamaño pequeño (< 50g) se caracterizan por sus hábitos nocturnos o crepusculares y el uso de un sistema de ecolocalización que les permite emitir pulsos no audibles por el oído humano para poder orientarse espacialmente e identificar a sus presas o alimento a consumir (Fenton 1994). En estos organismos, sus hábitos alimenticios son muy diversos, su dieta incluye hábitos insectívoros, frugívoros, nectarívoros, carnívoros y hematófagos (Nowak y cols. 1994).

Las características antes mencionadas de los murciélagos los han llevado a conquistar gran parte del planeta, ya que su distribución geográfica es cosmopolita con excepción de los polos, el único lugar del mundo en donde no se encuentran. El número de especies de murciélagos en el mundo es muy grande pues se estiman alrededor de 1, 411 especies distribuidas en todo el mundo (Mammal diversity database, 2017-2018). De manera particular, México es un punto muy importante de diversidad de murciélagos con 138 especies localizadas en el país (Medellín, 2008). Una de las familias más numerosas del orden Chiroptera es la familia Vespertilionidae (Dobson, 1875) Esta familia presenta en su mayoría hábitos insectívoros (Simmons, 2005) Su masa corporal es muy diversa, ya que existen especies como *Myotis melanorhinus* con una masa corporal de 3 g y *Myotis myotis* que puede pesar hasta 28 g. Estos organismos pueden presentar una longitud corporal (cabeza-cuerpo) entre los 32 y los 105 mm (Nowak, 1994). Además, estos organismos se encuentran distribuidos en lugares con condiciones ambientales muy diversas, en donde la calidad de su dieta y los mecanismos para obtención de energía tienden a ser variables.

En la actualidad diversos estudios han demostrado que la capacidad digestiva es uno de los factores intrínsecos fundamentales que determina la eficiencia a la que los organismos pueden extraer la energía presente en el alimento (Roswag y cols. 2012). Sin embargo, la mayoría se ha encargado del estudio de vertebrados terrestres y los trabajos que hayan abordado de manera integral el estudio de los procesos digestivos y la masa corporal de los individuos son escasos. De esta manera, el objetivo principal de este trabajo fue establecer la relación de la masa corporal con las características digestivas de murciélagos vespertilionidos como un grupo ideal que posee una variación importante en su masa corporal y diversidad de sitios donde habita.

2. ANTECEDENTES

El estudio de los procesos digestivos ligados a la adquisición de energía ha sido evaluado desde hace muchos años (McCue, 2006). En 1982 Rees evaluó la eficiencia de asimilación y el tiempo de tránsito de alimento en el elefante *Loxodonta africana*. El estudio se llevó a cabo durante siete días en dos elefantes. Los autores calcularon la cantidad de alimento con base en lo que no consumían de un total de alimento proporcionado y una vez estandarizada la cantidad, los animales fueron alimentados diariamente a la misma hora. Las excretas se colectaron diariamente después de 24 horas y fueron pesadas para calcular la eficiencia de asimilación. En el día cuatro a uno de los dos elefantes se le suministró una cantidad de betabel (como un alimento que posee un colorante que no podía ser absorbido por el intestino de los individuos) y se observaron las defecaciones siguientes para determinar el tiempo de tránsito del alimento. Los resultados obtenidos en el estudio mostraron una baja eficiencia de asimilación (22.4 %) y un tiempo de tránsito del alimento lento (22 horas). Los autores concluyeron que: 1) los organismos compensaron la baja asimilación del alimento con el elevado tiempo de tránsito de este para aprovechar de manera eficiente los nutrientes contenidos en él y 2) la eficiencia de asimilación puede estar muy relacionada con la calidad de la dieta consumida. Por su parte Kersten y Visser (1996) analizaron el procesamiento del alimento en el ostrero euroasiático *Haematopus ostralegus*. Los autores midieron: 1) el tiempo de retención en que el alimento comenzó a ser defecado, 2) la tasa de defecación, explicada como la masa perdida por unidad de tiempo posterior a la excreción de las primeras heces fecales y 3) la tasa de digestibilidad (mencionada como coeficiente de absorción) medido como la proporción de alimento no excretado que es absorbido por el intestino. Sus resultados mostraron que las primeras excretas se generaron entre 20 y 35 minutos después de que los individuos ingirieron la primera muestra; que la eficiencia de asimilación del alimento fue de 75.8 % y la tasa de evacuación fue constante independientemente de la cantidad de alimento consumido, puesto que en promedio el 88.7% del alimento siempre fue defecado. Los autores concluyen que una estrategia que les facilita una asimilación eficiente a estos organismos es el almacenamiento de la comida en el buche, lo que implica un acceso a nutrientes disponibles sin restricciones.

Los estudios de la evaluación de las capacidades digestivas en murciélagos insectívoros comenzaron desde hace aproximadamente 40 años con Buchler en 1975, quien evaluó el tiempo de tránsito de alimento en la especie *Myotis lucifugus*. El autor ofreció larvas de tenebrio (*Tenebrio molitor*) y polillas (*Malacosoma americana*) a los individuos durante un periodo de acostumbamiento. Al tercer día, la dieta fue cambiada exclusivamente a larvas de tenebrio. El tiempo de tránsito se consideró observando y anotando la hora en la que la primera excreta fue producida. Posteriormente, con todas las excretas colectadas, el autor observó bajo el microscopio los fragmentos no digeridos y a que presa pertenecían (larva o polilla). Los resultados indicaron que el tiempo de tránsito del alimento depende del grado de actividad que presentó cada individuo, así como también la facilidad de digestión de cada tipo de presa consumida. Posteriormente, Staliński (1994) realizó un experimento en el que evaluó el tiempo de tránsito del alimento, la tasa digestiva y la tasa de defecación del murciélago *Myotis myotis*. El estudio constó de 9 individuos que se mantuvieron en cautiverio y fueron aclimatados durante 10 días con un alimento a base de cucaracha americana (*Periplaneta americana*). La digestibilidad del alimento se midió mediante una fórmula matemática la cual consideró el peso seco del alimento consumido y el peso seco total de las heces producidas por los individuos durante su período de actividad. Esta fórmula derivó la digestibilidad a manera de porcentaje. La tasa de defecación la determinó mediante la colecta de las excretas producidas después de la alimentación, y el tiempo de tránsito del alimento por el tracto digestivo se calculó administrando una solución de fuscina en la primer porción del alimento y observando las excretas mezcladas con agua al microscopio. El autor determinó el tiempo transcurrido hasta la defecación y la cantidad de alimento excretado tras alimentarse y con ayuda de una escala de color. Los resultados mostraron que la digestibilidad del alimento fue de 67.2 %, mientras que la tasa de defecación indicó que tras cinco horas después de haberse alimentado, los murciélagos eliminaron el 71% de lo que consumieron. En cuanto al tiempo que demoró en transitar el alimento por el intestino la primera muestra se observó dentro de los primeros 30 minutos después de haberse alimentado. Staliński (1994) concluyó que la baja tasa de digestibilidad se debía a la dieta experimental que le proporcionó a los individuos, ya que en otros estudios se ocupó larva de *Tenebrio molitor*, el cual tiene una aceptación y asimilación mucho mayor.

Recientemente, Roswag y cols. (2012) compararon el tiempo de retención de alimento en 10 especies de murciélagos vespertiliónidos europeos. Los autores establecieron una dieta estándar a base de *Tenebrio molitor*. Para la determinación del tiempo de retención de alimento se marcó a la primera larva ofrecida con pigmentos naranjas no absorbibles por el intestino y una vez alimentados con la larva marcada se les ofreció alimento y agua *ad libitum* dentro de contenedores de 1000 cm³ anotando el número de larvas totales consumidas. En este experimento, el fondo del contenedor fue adaptado para poder observar las excretas tan pronto como fueran expulsadas. Los autores consideraron el tiempo de tránsito como aquel transcurrido hasta que los individuos excretaron la primera muestra con colorante. El tiempo de retención se consideró como el tiempo transcurrido hasta que ya no aparecieron muestras marcadas. Los resultados sugieren que la longitud del intestino y la posible especialización del tracto digestivo para la absorción de nutrientes tienen una influencia sobre cuánto tiempo podrían retener el alimento para su máximo aprovechamiento. De manera adicional, los hábitos de cada individuo podrían tener efecto sobre cuánta energía necesitan. Aunque los estudios antes mencionados han incrementado la comprensión del papel de los procesos digestivos en especies particulares de murciélagos insectívoros, la información existente del papel de la masa corporal ligada a las características digestivas de los individuos en murciélagos de la familia Vespertilionidae es escasa y poco concluyente, por lo que el presente trabajo tiene como finalidad aportar más evidencia sobre el papel de la masa corporal en los procesos digestivos.

3. JUSTIFICACIÓN

El entendimiento de la fisiología ecológica de los organismos en función con sus demandas energéticas nos permite conocer que estrategias desarrollan para poder solventar las mismas. Particularmente el estudio de la capacidad digestiva relacionada con la masa corporal en murciélagos insectívoros ha sido poco explorado. Conocer la relación del porcentaje de digestibilidad, tiempo de tránsito de alimento y tasa de defecación en individuos con diferente masa corporal permitirá comprender como se han modificado las estrategias de obtención de energía en organismos con requerimientos energéticos diferentes impuestos por su masa corporal.

4. HIPÓTESIS

- El porcentaje de digestibilidad de murciélagos insectívoros será afectado negativamente por la masa corporal.
- El tiempo de tránsito de alimento de murciélagos insectívoros será afectado positivamente por la masa corporal.
- La tasa de defecación de murciélagos insectívoros será afectada negativamente por la masa corporal

4.1. Predicciones

- Los murciélagos de menor masa corporal tendrán porcentajes de digestibilidad más altas que las especies de masas corporales mayores.
- Los murciélagos de menor masa corporal tendrán tiempos de tránsito de alimento más rápidos que las especies de masas corporales mayores.
- Los murciélagos de menor masa corporal tendrán tasas de defecación de alimento más altas que las especies de masas corporales mayores.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

- Determinar las diferencias en la capacidad digestiva para la obtención de energía en función de la masa corporal de cuatro especies de murciélagos vespertiliónidos

5.2. Objetivos particulares

- Evaluar el porcentaje de digestibilidad de cuatro especies de murciélagos vespertiliónidos con diferente masa corporal.
- Evaluar el tiempo de tránsito de alimento de cuatro especies de murciélagos vespertiliónidos con diferente masa corporal.
- Evaluar la tasa de defecación del alimento de cuatro especies de murciélagos vespertiliónidos con diferente masa corporal.

6. METODOLOGÍA

6.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional La Malinche (PNLM), un ecosistema de alta montaña del centro de México. El PNLM se encuentra ubicado en el cinturón volcánico trans mexicano (19° 06' 04" y 19° 20' 06 "N; -97° 55 '41" y -98° 10' 52" O). En este ecosistema se ha reportado que habitan por lo menos 11 especies de murciélagos, de las cuales 7 pertenecen a la familia Vespertilionidae (Tabla 1. Ayala-Berdon y cols. 2017). El clima en el sitio es templado subhúmedo con lluvias durante el verano. La vegetación está compuesta de parches bosque de *Pinus montezumae*, *P. pseudostrubus*, *Abies religiosa* y pastos de alta montaña como *Mulhenbergia sp.*, *Microchloa kunthii* y *Aristida divaricate* (Villers y cols. 2006; Ayala-Berdon y cols. 2017).

Tabla 1.- Especies de Murciélagos reportadas en el Parque Nacional La Malinche. Modificado de Ayala-Berdon *et al.* 2017

Especies	Referencias
<i>Anoura geoffroyi</i>	García-Sosa, 2008.
<i>Artibeus aztecus</i>	Fernández, 2005.
<i>Myotis velifer</i>	Fernández, 2005.
<i>Myotis volans</i>	García-Sosa, 2008.
<i>Myotis melanorhinus</i>	García-Sosa, 2008.
<i>Myotis lucifugus</i>	Fernández, 2005.
<i>Idionycteris phyllotis</i>	García-Sosa, 2008.
<i>Corynorhinus mexicana</i>	García-Sosa, 2008.
<i>Aorestes cinereus</i>	Hommer, 2002.; Fernández, 2005.
<i>Mormoops megalophylla</i>	Fernández, 2005.
<i>Eptesicus fuscus</i>	García-Sosa, 2008.; Fernández, 2005.

6.2. Captura y Mantenimiento de murciélagos en cautiverio

Se utilizaron dos machos adultos de *Myotis californicus* (3.72 ± 0.83 g.), dos de *Myotis volans* (5.3 ± 0.26 g.), cinco de *Myotis velifer* (8.98 ± 0.57 g.) y ocho de *Eptesicus fuscus* (14.9 ± 1.15 g.) con el fin de evitar diferencias considerables en sus necesidades energéticas (i.e. gestación y crecimiento). Se capturaron: 1) en una cueva que utilizan los murciélagos para descansar ($19^{\circ}16'15''\text{N}$, $98^{\circ}00'41''\text{W}$) y 2) con el uso de redes de niebla en estanques artificiales ubicados en la parte este del PNLM ($19^{\circ}14'38.9''\text{N}$, $97^{\circ}59'17.3''\text{W}$ y $19^{\circ}14'41.5''\text{N}$, $97^{\circ}59'37.1''\text{W}$). Los estanques son usados por los murciélagos para beber agua y alimentarse (Ayala-Berdon et al., 2017). Una vez capturados, los animales se trasladaron a la estación científica del PNLM, en donde se mantuvieron en contenedores de 1 litro de capacidad (Roswag y cols. 2012), durante un periodo de 7 días en condiciones de cautiverio (12:12 horas luz-oscuridad, 50% de humedad relativa; Barnard, 2009). Durante el cautiverio, los individuos fueron alimentados con una dieta de mantenimiento a base de larvas de escarabajo (*Tenebrio molitor*) y aguacorriente. La dieta a base de tenebrios ha probado tener un éxito alto en la sobrevivencia de una cantidad importante de murciélagos insectívoros en condiciones de laboratorio (Buchler, 1975). Las pruebas de capacidad digestiva se iniciaron 24 horas posteriores a la captura de los individuos. Durante este período los individuos fueron pesados diariamente con el uso de una balanza electrónica (ACPro-200, AWS, 0.01g). Aquellos individuos que perdieron peso de manera considerable (i.e., más del 10% de su masa corporal) y que mostraron signos de rechazo a las condiciones de cautiverio (poca elasticidad en el patagio y pérdida de pelo), fueron liberados. Los murciélagos adaptados a las condiciones de cautiverio se utilizaron para las pruebas de tasa de defecación, digestibilidad y tránsito de alimento.

6.3. Alimentación para las pruebas de digestibilidad, tránsito de alimento y tasa de defecación

En este trabajo se utilizaron larvas de *Tenebrio molitor* para las pruebas de capacidad digestiva. La capacidad digestiva está definida por tres cualidades de la digestión en los organismos. El tiempo de tránsito de alimento definido como el tiempo transcurrido desde el consumo de alimento hasta el inicio de su defecación, la tasa de digestibilidad que representa el porcentaje de alimento aprovechado de un total ingerido y la tasa de defecación que es porcentaje de excretas producidas durante un periodo determinado. Previo a las pruebas de capacidad digestiva se realizaron pruebas piloto con el fin de conocer la cantidad de comida necesaria para que los organismos no perdieran peso. A pesar de que los tenebrios no forman parte de la dieta de las especies de murciélagos que se estudiaron, estos pertenecen al orden coleóptera el cual está dentro del espectro de preferencias alimenticias de nuestras especies de estudio (Figura 1), además, algunos estudios han demostrado que los coeficientes digestivos de defecación, digestibilidad y tránsito de alimento no son diferentes entre las presas naturales de las especies de murciélagos y *T. molitor* (Grant 1988; Barclay y cols, 1991; Roswag y cols, 2012). De manera adicional, el uso de un alimento estándar garantiza condiciones comparables para todas las especies de murciélagos que habitan el PNLM (Barclay y cols. 1991).

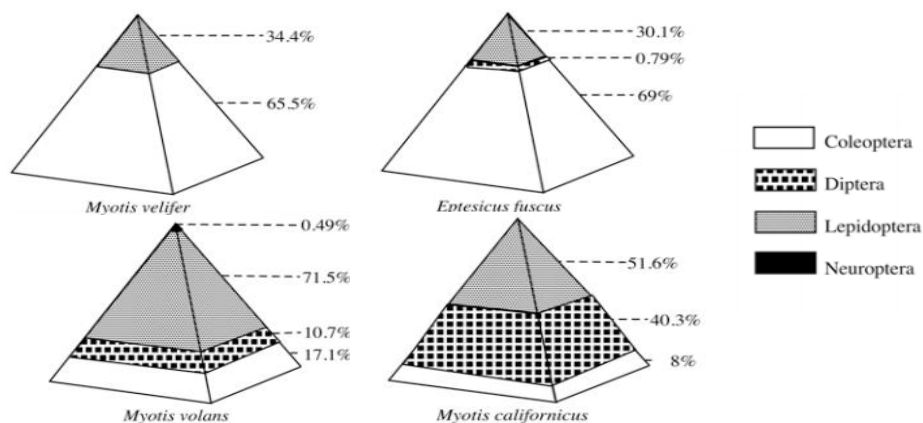


Figura 1.- Relación de la preferencia de presas a consumir por parte de *M. californicus*, *M. volans*, *M. velifer* y *E.fuscus*. Tomado y modificado de Rodríguez-Peña, datos no publicados.

6.4. Estimación del porcentaje de digestibilidad

El porcentaje de digestibilidad se midió durante siete días continuos. Los individuos se alimentaron manualmente con la ayuda de pinzas entomológicas y con larvas de tenebrios pesadas antes de ser ofrecidas a los murciélagos con el fin de que mantuvieran su masa corporal (Tabla 2). Posteriormente, se colectaron las heces defecadas por los individuos durante su periodo de actividad tomado como máximo de 10 horas (6 a 10 horas, Erkert.1982). Las heces se colectaron dentro de los contenedores utilizados para mantener a los murciélagos en cautiverio. Una vez colectadas, las heces fueron secadas en un horno de secado (A-290. Arsa, México) hasta masa constante a una temperatura de 60 °C por 24 horas (Staliński. 1994) y pesadas en una balanza de humedad de 0.001 a 50 g (PMB 53, Adam, Estados Unidos). La masa seca del alimento consumido se calculó secando en un horno de secado (A-290. Arsa, México) hasta masa constante a una temperatura de 60 °C pesos iguales a los que fueron consumidos por los organismos. El porcentaje de digestibilidad se calculó con la fórmula:

$$TD = (1 - MS/C) \times 100$$

En donde TD es la tasa de digestibilidad, MS es la masa seca de las heces y C la masa seca del alimento consumido.

Tabla 2.- Relación del alimento consumido en promedio durante todas las pruebas por cada una de las cuatro especies de estudio.

Especie	peso	Consumo promedio	D.E.
<i>Eptesicus fuscus</i>	14.9 g	1.11 g	± 0.18
<i>Myotis velifer</i>	8.98 g	1.17 g	± 0.17
<i>Myotis volans</i>	5.3 g	0.62 g	± 0.10
<i>Myotis californicus</i>	3.72 g	0.64 g	± 0.04

6.5. Estimación del tiempo de tránsito del alimento

Para la estimación del tiempo de tránsito del alimento, se marcó la primera larva que se les ofreció a los individuos con pintura fosforescente, visible bajo luz ultravioleta (Paint-glow®, Reino Unido). Esta pintura no es tóxica y no puede ser absorbida por el tracto intestinal de los murciélagos, por lo que es defecada una vez que se ha completado el proceso de digestión (Roswag y cols. 2012). Para evitar que los individuos entraran en torpor (i.e., una depresión en el metabolismo y su temperatura corporal), los murciélagos se mantuvieron dentro de su zona termoneutral todo el tiempo que permanecieron en cautiverio. Las temperaturas de las zonas termoneutrales fueron tomadas de los datos generados por Vega y Ayala-Berdon (datos no publicados) para las especies de estudio. Durante las pruebas, se monitorearon las temperaturas corporales de los individuos con el uso de un sistema de telemetría SRX800 (Lotek®, Canadá). Esta técnica consiste en la colocación no invasiva de un transmisor en la espalda a la altura de los omoplatos que permite conocer en tiempo real la temperatura corporal de los individuos. Posteriormente se observaron de manera continua a los organismos hasta obtener la primera muestra fecal marcada con el colorante. El tiempo de tránsito se determinó como el tiempo que transcurre en minutos desde el momento en que los individuos se alimentaron hasta que los animales defecaron la primera traza de colorante (Staliński. 1994; Roswag y cols. 2012).

6.6. Estimación de tasa de defecación

Tomando como referencia el tiempo máximo de su periodo de actividad la tasa de defecación se estimó colectando el total de las heces producidas por los individuos durante 10 horas a partir del evento de alimentación. Una vez obtenidas, se calculó el porcentaje al que equivale la primera muestra fecal considerando como 100% al total de las heces producidas durante su periodo de actividad (Staliński.1994).

6.7. Análisis de datos

El efecto de la masa corporal sobre la capacidad digestiva (tasa de digestibilidad, tasa de tránsito de alimento y tasa de defecación) en las cuatro especies de estudio se evaluó con modelos lineales mixtos. En estos modelos, la masa corporal se tomó como la variable explicativa y las capacidades digestivas como las variables de respuesta. En todos los modelos, la especie y el individuo se tomaron como variables aleatorias. Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa estadístico R studio (ver 1.1.463, RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA).

7. RESULTADOS

En este trabajo se capturaron un total de 17 individuos pertenecientes a cuatro especies de la familia Vespertilionidae (tabla 5). Estas especies difirieron en sus tasas de digestibilidad, tránsito de alimento y de defecación.

7.1. Porcentaje de Digestibilidad

El procesamiento de alimento fue diferente entre las especies de murciélagos estudiadas. Dicho proceso estuvo relacionado con la masa corporal de los individuos. *E. fuscus*, el murciélago con la masa corporal más grande de este estudio (14.9 ± 1.15 g), consumió en promedio 1.11 ± 0.18 g mientras que la especie más pequeña evaluada, *M. californicus* (3.72 ± 0.83 g) consumió 0.64 ± 0.04 g de alimento, es decir poco más de la mitad del alimento (Tabla 2). Propiamente el porcentaje de digestibilidad mostró tener un efecto de la masa corporal en una relación alométrica negativa ($X^2_{1,1} = 14.33$, $P = 0.004$), donde los murciélagos de masa corporal más pequeña tienen una tasa más alta y esta va disminuyendo conforme la masa corporal aumenta (Tabla 4; Fig. 2).

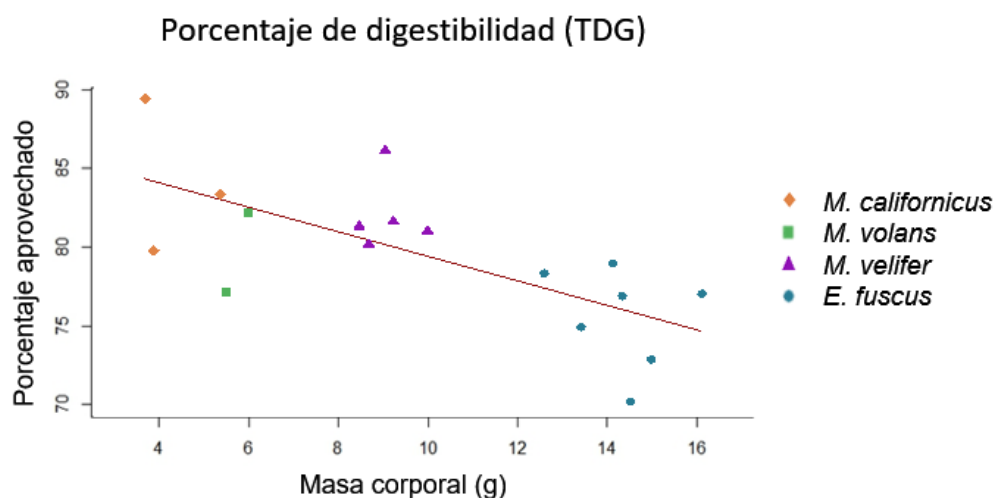


Fig.2.- relación de masa corporal de nuestras especies de estudio con la tasa de digestibilidad medida en porcentaje de alimento asimilado ($r^2=0.45$; $DF = 15$; $t = -3.78$; $P = 0.001$)

7.2. Tiempo de Tránsito de Alimento

El tiempo de tránsito del alimento presenta una tendencia positiva con respecto a la masa corporal ($X^2_{1,1} = 30.10$, $P = 0.004$), el tiempo aumenta conforme la masa es mayor (Tabla 5). Contrastando, *E. fuscus* la especie más grande de nuestro estudio (14.9 ± 1.15 g) demoró en promedio 117 minutos en defecar la primera muestra de colorante mientras que a *M. californicus* (3.72 ± 0.83 g) le tomó en promedio 53 minutos hacerlo por lo que podemos decir que la masa corporal modula el tiempo que demoran en comenzar a defecar el alimento siendo los individuos de masas corporales más pequeñas los que demoren menos tiempo (Figura3).

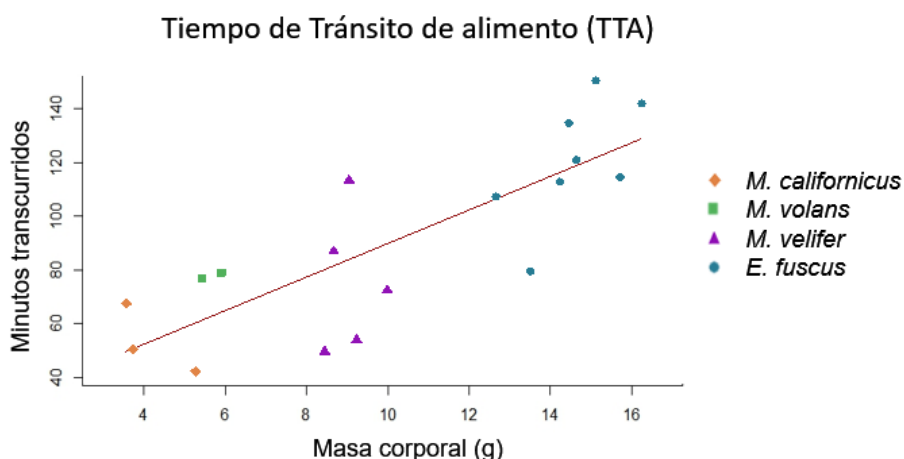


Fig.3.- Relación de masa corporal de nuestras especies de estudio con el Tiempo de tránsito de alimento medido en minutos ($r^2=0.63$; $DF = 15$; $t = 5.48$; $P = 0.0004$)

7.3. Tasa de defecación

El número de excretas producidas fue casi constante a lo largo del tiempo de actividad en las cuatro especies estudiadas en este trabajo (Tabla 3). La primera excreta presentó en general del 15 al 20 por ciento del total defecado en las diferentes especies (Tabla 5), en donde pudimos observar que no existe un patrón general a la eliminación de desechos por medio de las heces (Figura 4). Tanto la especie mediana *M. velifer* (8.9 ± 0.5 g) como la especie más chica de este estudio, *M. californicus* (3.72 ± 0.83 g) eliminan en la primera excreta alrededor del 15 por ciento de las excretas (Tabla 3). La tasa de defecación por ende no mostró relación alguna con la masa corporal ($X^2_{1,1} = 1.50$, $P = 0.25$).

Tabla 3.- Relación de excretas promedio producidas durante el periodo de actividad de *E. fuscus*, *M.velifer*, *M.volans* y *M.californicus*

Especie	Peso (g)	Promedio N° de excretas producidas por noche
<i>E. fuscus</i>	14.9	7.2
<i>M. velifer</i>	8.98	5.9
<i>M. volans</i>	5.3	7.1
<i>M. californicus</i>	3.72	5.7

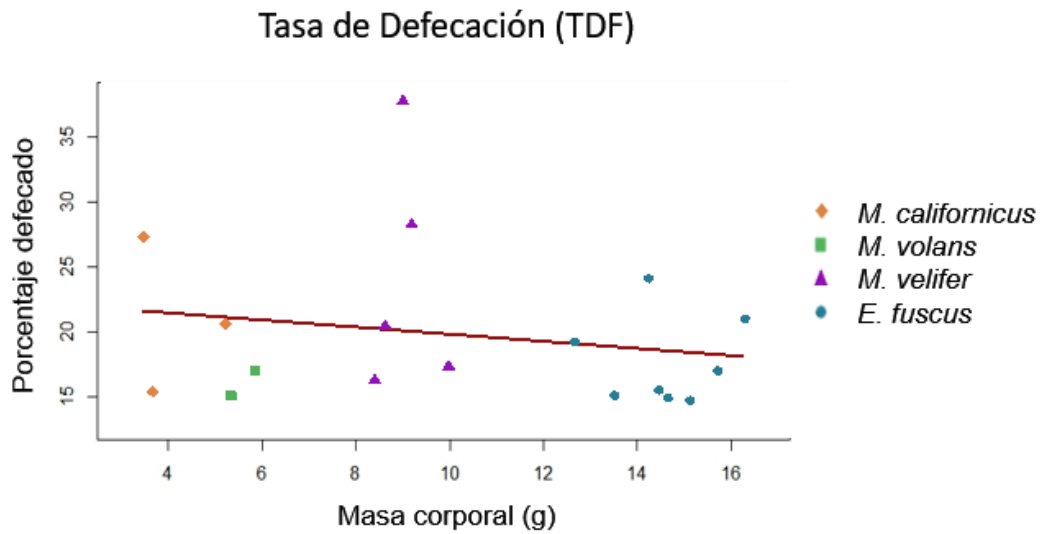


Fig.4.- relación de masa corporal de nuestras especies de estudio con la tasa de defecación medida en porcentaje de residuos producido en la primera excreta ($r^2=-0.02$; DF = 15; $t = -0.78$; $P = 0.44$)

8. DISCUSIÓN

En este trabajo se encontró que la masa corporal tiene influencia en la capacidad digestiva en donde la tasa de digestibilidad presentó una relación negativa con la masa corporal y el tiempo de tránsito de alimento se relacionó positivamente con este atributo morfológico de los individuos. Finalmente, no se encontró una relación entre la tasa de defecación de los murciélagos con su masa corporal. Estos resultados sugieren que los mecanismos relacionados con la absorción de nutrientes en el intestino funcionan como mecanismos compensatorios para la absorción de nutrientes en el intestino de los murciélagos. Dichos mecanismos surgieron en respuesta a diversas presiones de selección no excluyentes que se presentaron en los murciélagos en su historia evolutiva, entre los que se encuentran: 1) los requerimientos energéticos impuestos por su masa corporal, 2) el modo de locomoción, el cual evolucionó en todo el orden Chiroptera e impuso limitantes al tamaño y a las características funcionales (e.g., capacidad hidrolítica y de absorción de nutrientes) de su tracto digestivo (Thomas y Suthers, 1972; Bishop, 2008; Price, 2015). A continuación, se abordan cada una de ellas.

8.1. Relación de la masa corporal con los requerimientos energéticos de los organismos

La evolución de la homeotermia endoterma en vertebrados terrestres les dio la ventaja a los organismos de mantener una temperatura interna constante e independiente de la temperatura ambiental, lo que les ofreció a los individuos una cantidad importante de beneficios, sin embargo, esta nueva estrategia evolutiva requirió que los animales incrementaran su consumo de energía diaria para mantener la temperatura corporal interna constante (Crompton y cols. 1978). Sin embargo, debido a las propiedades físicas de los cuerpos, en especial de la relación área: volumen, la cantidad de energía que los organismos requieren en relación a la masa corporal para su termorregulación es diferente (Speakman, 2005). En esta relación, los individuos pequeños (i.e., aquellos que poseen una relación área: volumen grande) requieren una mayor cantidad de energía para sustentar sus gastos energéticos asociados a la termorregulación que aquellos de tallas mayores (Kleiber, 1947). Se ha estimado que murciélagos de tallas menores a 10 g presentan requerimientos energéticos de

un orden de magnitud mayores que aquellos de tallas más grandes a este valor de masa corporal (Kleiber, 1932). De manera adicional, se ha observado que los organismos de diferentes tallas poseen una proporción diferente de masa metabólicamente disponible, en donde los organismos grandes que son capaces de generar una cantidad importante de reservas energéticas poseen una menor masa metabólicamente activa que aquellos de tallas menores (Spaargaren, 1994).

Las características antes mencionadas tuvieron un efecto en la cantidad de energía que los organismos requieren debido a su masa corporal. Por ejemplo, que murciélagos pequeños como *Myotis thysanodes* (8.06 g) tengan una utilización de la energía ingerida del 90.8 por ciento mientras que *Myotis lucifugus* (7.57 g) utiliza el 91.2 por ciento y si bien efectivamente *M. lucifugus* es de menor masa corporal, lo cierto es que existe una tendencia en la cual la eliminación de energía residual, lo que refleja que los murciélagos de masas corporales menores tienen un sistema de procesamiento de alimento para la obtención de energía aún más eficiente en comparación con murciélagos de tallas mayores, (Brisbin, 1966). Sin embargo parecen existir estrategias fisiológicas que permiten que la asimilación de la energía contenida en el alimento sea alta como vimos en los casos anteriores donde la asimilación se encuentra alrededor del 90 por ciento. Estos requerimientos, aunados a aquellos requerimientos impuestos por la evolución del vuelo debieron generar una presión de selección en los mecanismos involucrados en la digestión y asimilación de nutrientes. Estos se discuten en la siguiente sección del documento.

8.2. La evolución del vuelo en y su efecto en el intestino en el orden Chiroptera

Sin duda alguna, la evolución del vuelo en el orden Chiroptera les permitió a las especies la invasión de ambientes que no podían ser colonizados con anterioridad. Esta función le dio a los murciélagos la capacidad de invadir casi todos los continentes del mundo, a excepción de la Antártida (Dobson, 1875). Sin embargo, aunque esta característica tuvo un efecto significativo en la dispersión y diversificación de las especies, el vuelo generó retos importantes para los murciélagos. Uno de estos retos estuvo relacionado con el incremento en las demandas energéticas asociadas al mantenimiento de la actividad durante el aleteo (Voigt y Winter, 1999). Se ha estimado que la cantidad de energía necesaria para llevar a

cabo esta función es de 0.8 ml O₂. min (Thomas y Suthers, 1972). Otro de los retos energéticos asociados al vuelo, estuvo relacionado con el tamaño de las estructuras que los organismos son capaces de cargar durante el aleteo o revoloteo (Caviedes-Vidal y cols., 2007; Bishop, 2008). Se ha observado que un incremento en el tamaño de los órganos internos origina un incremento en el gasto energético asociado esta función (Caviedes-Vidal y cols., 2007; Linnscott y cols, 2014; Price, 2015). Con respecto a este tema, uno de los órganos relacionados directamente con la obtención de energía es el intestino (McNeil, 1984). En este último se dan los procesos de hidrólisis de las moléculas complejas y la absorción en la pared del intestino (i.e., en los enterocitos) de los nutrientes que son necesarios para el organismo. Algunas de las adaptaciones más eficaces que aparecieron para equilibrar el costo energético asociado al vuelo y el peso del intestino en el orden Chiroptera fue la desaparición de estructuras como el ciego gástrico y la reducción de la longitud del intestino (Bishop, 2008; Price 2015). Con respecto a este último, se ha demostrado que el intestino de murciélagos es dos veces más corto que el de mamíferos terrestres de la misma talla (Caviedes-Vidal y cols., 2007).

Aunque la reducción en el tamaño del intestino les dio a los murciélagos la capacidad de disminuir los gastos energéticos asociados a su transporte cuando vuelan, este fenómeno generó un reto importante para los organismos asociado con su capacidad de digerir y absorber los nutrientes contenidos en su alimento, ya que la cantidad de enzimas necesarias para la hidrólisis de las macromoléculas tiende a ser proporcional al área nominal del intestino (Caviedes-Vidal y cols., 2008). Por esta razón, intestinos más cortos tenderían a presentar una menor cantidad de enzimas por unidad de área para llevar a cabo la hidrólisis que aquellas que poseen intestinos más largos. Además, algunos autores han reportado una relación lineal entre la longitud del intestino y el tiempo de tránsito de alimento. En este sentido, el tránsito de alimento tendería a ser más rápido en organismos más pequeños (Klite, 1965; Buchler, 1975; Staliński, 1994, Roswag y cols. 2012). Este patrón debería presentarse incluso en diferentes organismos de la familia Vespertilionidae, en donde la masa corporal puede diferir en más de un orden de magnitud entre las especies en organismos que habitan un mismo ecosistema. De acuerdo a esta hipótesis, en este trabajo se encontró una relación positiva entre la masa corporal y el tiempo de tránsito en las diferentes especies de murciélagos estudiadas (Fig. 3).

Este resultado indica que las especies de menor tamaño como *M. californicus* y *M. volans* (i.e., aquellas que tienen intestinos más cortos), presentan tasas tránsito rápidas y *vice versa*.

Si los murciélagos de tallas pequeñas presentan tiempos de tránsito más rápidas, esto disminuiría su capacidad de digestión de nutrientes (Price, 2015). Sin embargo, en este trabajo se encontró una relación negativa entre la masa corporal y la tasa de digestibilidad de los murciélagos. Esto es, en especies más pequeñas, la tasa de digestibilidad fue mayor que en especies de tallas mayores. Una forma de incrementar la cantidad de enzimas por área nominal en el intestino es el incremento de vellosidades a lo largo del tubo digestivo (Caviedes-Vidal y cols., 2007). Se ha demostrado que en murciélagos en general, el número de vellosidades es mayor que el de mamíferos no voladores (Brun y cols. 2019). Sin embargo, no existe evidencia publicada de si el número de vellosidades puede ser diferente dentro del grupo. En este trabajo, un número mayor de vellosidades podría explicar la alta tasa de digestibilidad en murciélagos de tallas menores. Aunque esta hipótesis es viable, esta debe ser probada con análisis histológicos en murciélagos de tallas variables.

Una vez que se ha llevado a cabo la hidrólisis del alimento consumido por los murciélagos, los individuos enfrentan otra limitante a la obtención de energía relacionada con su absorción. Esta se lleva a cabo en las paredes del intestino que están constituidas por unidades fundamentales denominadas enterocitos (Pappenheimer, 1990). En estas células, la absorción se da a través de un proceso mediado por proteínas que pasan los nutrientes a través de estas. Este proceso, sin embargo, requiere de un gasto energético asociado a la absorción para llevar a cabo la función (Karasov y cols, 2013). No obstante, se ha demostrado que en murciélagos de distintos gremios tróficos, la absorción paracelular juega un papel fundamental en la absorción de nutrientes (Caviedes-Vidal y cols., 2007). Esta se lleva a cabo en las uniones de los enterocitos que son permeables a moléculas de peso molecular bajo (alrededor de 236 daltones), durante este proceso, no existe un gasto energético asociado a la absorción de nutrientes, ya que esta es lineal a su concentración en el intestino. Algunos estudios han reportado que existe una relación lineal entre la masa corporal (y por ende el tamaño del intestino) y la permeabilidad de los nutrientes hacia el interior del intestino (He y cols, 1998), en donde murciélagos más pequeños deberían presentar una mayor permeabilidad a los nutrientes que organismos más grandes. Esto se debe en parte a que el

tamaño de los enterocitos en intestinos más pequeños tiende a ser más pequeños también (Price y cols. 2014). En este sentido, la capacidad de absorción de nutrientes por vía paracelular podría estar limitada en especies de tallas mayores, lo que explicaría (además de la capacidad de digestión) por qué los murciélagos de tallas mayores presentaron tasa de digestibilidad menores a los murciélagos de tallas menores. Esta hipótesis, sin embargo, debe ser probada también.

10. CONCLUSIONES

En este trabajo se encontró que en *Eptesicus fuscus*, *Myotis velifer*, *M. volans* y *M. californicus*, cuatro especies de distinta masa corporal; esta tiene un efecto importante en el procesamiento de alimento. Coincidiendo con nuestra predicción, el tiempo de tránsito de alimento mostró una tendencia positiva en la que conforme la masa corporal aumentó, el tiempo fue mayor, esto puede deberse a que al ser más grandes el área de absorción es mayor.

Las demandas energéticas mayores que enfrentan aquellos organismos de tallas pequeñas pueden ser el factor clave para que animales de masas corporales más pequeñas se vean en la necesidad de aprovechar los nutrientes obtenidos por medio del alimento de una manera más eficiente. Por último, no observamos relación alguna de la masa corporal con respecto a la tasa de defecación, puesto que sin importar la masa corporal, ya que contrario a lo esperado, la masa corporal no tiene un efecto en la eliminación de productos de desecho por medio de excretas, podría deberse principalmente a los procesos de absorción particulares en cada individuo por lo que independientemente del porcentaje absorbido o del tiempo de tránsito es similar e independiente del peso del murciélago. Además, la presencia de un número mayor de vellosidades, así como la capacidad de absorción de nutrientes por vía paracelular pueden explicar por qué los murciélagos de tallas menores que presentaron un tránsito de alimento mayor tuvieron una tasa de digestibilidad más grande en relación a los murciélagos de tallas mayores.

11. PERSPECTIVAS

En el presente trabajo se investigó cómo la capacidad digestiva en murciélagos insectívoros es afectada por su masa corporal y le permite a los individuos aprovechar el alimento que consumen y solventar sus demandas energéticas. Este junto con los escasos trabajos que abordan el papel de la masa corporal en el procesamiento de alimentos da pie a continuar con estos estudios por lo ideal sería continuar con análisis más detallados, tales como:

- Estudios morfológicos que demuestren las características intestinales propias de los murciélagos insectívoros para entender como procesan el alimento.
- El estudio de las características a nivel molecular tales como la capacidad enzimática para degradar los alimentos con el fin de conocer su capacidad de absorción y relacionarla con las características evaluadas durante este estudio.
- Realizar análisis filogenéticos para dilucidar si la capacidad digestiva es diferente solo por la masa corporal y las características digestivas de los murciélagos o bien hay una predisposición a la asimilación de nutrientes impuesta por su evolución.

12. BIBLIOGRAFÍA

- Altmann, S. A. (1987). The impact of locomotor energetics on mammalian foraging. *Journal of Zoology*, 211(2), 215-225.
- Ayala-Berdon, J. y Solís-Cardenas, V. (2017). New record and site characterization of a hibernating colony of *Myotis velifer* in a mountain ecosystem of central Mexico. *Therya*. 8 (2): 171-174.
- Ayala-Berdon, J., Schondube, J. y Stoner, K. (2009). Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *J Comp Physiol B*.179:553–562.
- Ayala-Berdon, J., Vázquez-Fuerte, R., Rodríguez-Peña, N., & Martínez Gómez, M. (2017). Bat fauna associated with artificial ponds in La Malinche National Park, a mountain ecosystem of Mexico. *Mammalia*.
- Barclay, R. M., Dolan, M. A., y Dyck, A. (1991). The digestive efficiency of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*, 69(7), 1853-1856.
- Birkett, K.; Weidman K. y Woo, Y. (2014). "Vespertilionidae" (On-line), *Animal Diversity Web*. Accessed July 06, 2017 at <http://animaldiversity.org/accounts/Vespertilionidae/>
- Bishop, K. L. (2008). The evolution of flight in bats: narrowing the field of plausible hypotheses. *The Quarterly review of biology*, 83(2), 153-169.
- Brisbin Jr, I. L. (1966). Energy-utilization in a captive hoary bat. *Journal of Mammalogy*, 47, 719-720.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.
- Brun, A., Fernández Marinone, G., Price, E. R., Nell, L. A., Simões, B. M., Castellar, A. y Caviedes-Vidal, E. (2019). Morphological bases for intestinal paracellular absorption in bats and rodents. *Journal of morphology*.
- Buchler, E.R. (1975). Food Transit Time in *Myotis lucifugus* Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy*. 56 (1): 252-255.
- Caviedes-Vidal, E., Karasov, W. H., Chediack, J. G., Fasulo, V., Cruz-Neto, A. P. y Otani, L. (2008). Paracellular absorption: a bat breaks the mammal paradigm. *PLoS One*, 3(1), e1425.
- Caviedes-Vidal, E., McWhorter, T. J., Lavin, S. R., Chediack, J. G., Tracy, C. R. y Karasov, W. H. (2007). The digestive adaptation of flying vertebrates: high intestinal paracellular absorption compensates for smaller guts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(48), 19132-19137.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2011). MURCIÉLAGOS Sus Secretos al Descubierto. Comunicado de prensa CONABIO. 80: 1-3.
- Couture, P. y Hulbert, J.A. (1995). Relationship between body mass, tissue metabolic rate, and sodium pump activity in mammalian liver and kidney. *Am. J. Physiol.* 268 (Regulatory integrative comp. physiol. 37): r641-r650.
- Crompton, A. W., Taylor, C. R., y Jagger, J. A. (1978). Evolution of homeothermy in mammals. *Nature*, 272(5651), 333.

- Darveau Charles-A., Suarez R.K., Andrews R.D. y Hochachka P.W. (2002) Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism. *Nature* 417: 166-170.
- Diamond, J. (1991). Evolutionary design of intestinal nutrient absorption: enough but not too much. *Physiology*, 6(2), 92-96.
- Dobson, G. E. (1875). XLVII.—Conspectus of the suborders, families, and genera of Chiroptera arranged according to their natural affinities. *Annals and Magazine of Natural History*, 16(95), 345-357.
- Erkert, H.G. (1982). Ecological Aspects of Bat Activity Rhythms. En Kunz (1982) *Ecology of bats*. pp:201-242. Nueva York. Plenum Press.
- Esbérard, C. y Bergallo, HG. (2008). Do bigger bats need more time to forage? *Braz. J. Biol.*, 68(4): 819-822.
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., y Charnov, E. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *science*, 293(5538), 2248-2251.
- Gittleman, J. L., y Harvey, P. H. (1982). Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10(1), 57-63.
- Hall, L. S. y Woodside, D. P. (1989). Vespertilionidae. En 'Fauna of Australia. Mammalia. Vol. 1'. (Eds Walton D. W. y Richardson B. J.) (Australian Government Printing Service: Canberra.)
- Hayssen, V. y lacy, R. (1985). Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Cony. Bwchem. Physiol.* 81A: 4: 741-754.
- He, Y. L., Murby, S., Warhurst, G., Gifford, L., Walker, D., Ayrton, J. y Rowland, M. (1998). Species differences in size discrimination in the paracellular pathway reflected by oral bioavailability of poly (ethylene glycol) and D-peptides. *Journal of pharmaceutical sciences*, 87(5), 626-633.
- Heusner A.A. (1982). Energy metabolism and body size. i. is the 0.75 mass exponent of kleiber's equation a statistical artifact?*. *Respiration Physiology*. 48: 1-12.
- Holloway, G. L., & Barclay, R. M. (2001). *Myotis ciliolabrum*. *Mammalian Species*, 1-5.
- Hutchinson, M. (2002). "Myotis volans" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed September 18, 2017 at http://animaldiversity.org/accounts/Myotis_volans/
- Karasov, W., y Douglas, A. E. (2013). Comparative digestive physiology. *Comprehensive Physiology*, 3(2), 741-783.
- Kelt, D. A., y Van Vuren, D. (1999). Energetic constraints and the relationship between body size and home range area in mammals. *Ecology*, 80(1), 337-340.
- Kersten, M., y Visser, W. (1996). The rate of food processing in the oystercatcher: food intake and energy expenditure constrained by a digestive bottleneck. *Functional Ecology*, 440-448.
- Kleiber, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological reviews*, 27(4), 511-541.

- Klite, P. D. (1965). Intestinal bacterial flora and transit time of three neotropical bat species. *Journal of bacteriology*, 90(2), 375-379.
- Kurta, A. y Baker R.H. (1990). *Eptesicus fuscus*. *Mamm Species*. 356: 1-10.
- Linscott, T. M., Roche, E., y Bonett, R. M. (2014, January). The effects of diet, ecology, and physiology on the evolution of endothermic gastrointestinal tract lengths. In *integrative and comparative biology* (vol. 54, pp. e125-e125). journals dept, 2001 evans rd, cary, nc 27513 usa: oxford univ press inc.
- McNeil, N. I. (1984). The contribution of the large intestine to energy supplies in man. *The American journal of clinical nutrition*, 39(2), 338-342.
- McCue, M. D. (2006). Specific dynamic action: a century of investigation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 144(4), 381-394.
- Padian (1987) A comparative phylogenetic and functional approach to the origin of vertebrate flight en *Recent advances in the study of bats* (pp. 119-134). Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Pappenheimer, J. R. (1990). Paracellular intestinal absorption of glucose, creatinine, and mannitol in normal animals: relation to body size. *American Journal of Physiology-Gastrointestinal and Liver Physiology*, 259(2), G290-G299.
- Pappenheimer, J. R. (1998). Scaling of dimensions of small intestines in non-ruminant eutherian mammals and its significance for absorptive mechanisms. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 121(1), 45-58.
- Price, E. R., Brun, A., Caviades-Vidal, E., & Karasov, W. H. (2015). Digestive adaptations of aerial lifestyles. *Physiology*, 30(1), 69-78.
- Price, E. R., Rott, K. H., Caviades-Vidal, E., y Karasov, W. H. (2014). Paracellular nutrient absorption is higher in bats than rodents: integrating from intact animals to the molecular level. *Journal of Experimental Biology*, 217(19), 3483-3492.
- Roswag, A., Becker, N.I. y Encarnação, J.A. (2012). Inter- and intraspecific comparisons of retention time in insectivorous bat species (Vespertilionidae). *Journal of Zoology*. 288: 85–92.
- Simmons, N.B. y Conway, T. (1997). Vespertilionoidea. Vespertilionidae. *Evening Bats*. Version 01 January 1997 (under construction). <http://tolweb.org/Vespertilionidae/16140/1997.01.01> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Simmons, N. B. (2005). Order Chiroptera. En: Wilson D.E., Reeder D.M. (Eds.). *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. 3.ed. Baltimore, Johns Hopkins University Press. v. 1.
- Simpson, M. (1993). *Myotis californicus*. *Mamm Species*. 428: 1-4.
- Spaargaren, D.H. (1994). metabolic rate and body size: A New View on the 'Surface Law' for Basic Metabolic Rate. *Acta Biotheoretica* 42: 263-269.
- Speakman, J. R. (2005). Body size, energy metabolism and lifespan. *Journal of Experimental Biology*, 208(9), 1717-1730.

- Staliński, J. (1994). Digestion, defecation and food passage rate in the insectivorous bat *Myotis myotis*. *Acta theriol.* 39: 1-11.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S. J., & Murphy, W. J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307(5709), 580-584.
- Thomas, S. P. y Suthers, R. A. (1972). The physiology and energetics of bat flight. *Journal of Experimental Biology*, 57(2), 317-335.
- Tortora G. y Derrickson B. (2008). principles of anatomy and physiology. Twelfth Edition. John Wiley & Sons, Inc. p. 978-980.
- Voigt, C. C. y Winter, Y. (1999). Energetic cost of hovering flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) and its scaling in moths, birds and bats. *Journal of Comparative Physiology B*, 169(1), 38-48.
- Warner, R. M., & Czaplewski, N. J. (1984). *Myotis volans*. *Mammalian species*, (224), 1-4.
- Warrington P.D. (2001). Animal weights and their food and water requirements. British Columbia. Environmental protection división. Recuperado de <http://www.env.gov.bc.ca/wat/wq/reference/foodandwater.html#references>

13. ANEXOS

Especie	Masa corporal (g)	Tiempo de tránsito de alimento (TTA) min	Porcentaje de digestibilidad		Tasa de defecación		temperatura	
			D.E.	(TDG)%	D.E.	(TDF) %		
<i>E. fuscus</i> ♂ 1	14.78	132	23.71	89.55	3.93	13.64	4.63	24.2
<i>E. fuscus</i> ♂ 2	13.77	78	43.27	88.51	3.09	13.24	3.73	24.2
<i>E. fuscus</i> ♂ 3	12.86	105.14	40.6	90.94	3.94	17.79	11.4	24.2
<i>E. fuscus</i> ♂ 4	14.53	110.85	27.69	94.72	3.07	23.17	14.58	24.2
<i>E. fuscus</i> ♂ 5	15.49	147.6	35.61	92.04	1.52	12.77	2.28	23.44
<i>E. fuscus</i> ♂ 6	16.71	139.28	35.76	76.86	9.49	19.74	5.39	26.62
<i>E. fuscus</i> ♂ 7	14.97	118.71	33	70.01	13.27	12.99	1.89	26.42
<i>E. fuscus</i> ♂ 8	16.13	112.28	52.4	ND	ND	15.32	3.4	25.91
<i>M. velifer</i> ♂ 1	8.31	48.5	24.8	81.17	4.2	14.43	1.48	26.67
<i>M. velifer</i> ♂ 2	9.97	70.8	25.6	80.84	7.36	15.71	2.47	25.18
<i>M. velifer</i> ♂ 3	9.15	52.74	25.1	81.43	5.26	27.73	29.6	24.78
<i>M. velifer</i> ♂ 4	8.94	111.28	20.7	86	4.69	38.16	31.6	24.78
<i>M. velifer</i> ♂ 5	8.54	85.16	32.8	80	5	19.11	7.67	25.08
<i>M. volans</i> ♂ 1	5.57	77.33	38.62	82.08	5.8	15.33	2.41	26.4
<i>M. volans</i> ♂ 2	5.04	75.42	44.26	76.98	6.37	13.2	1.85	26.62
<i>M. californicus</i> ♂ 1	4.89	41.33	14.14	83.25	4.24	19.33	1.3	25.02
<i>M. californicus</i> ♂ 2	3.04	66	7.77	89.33	5.93	26.66	13.54	24.5
<i>M. californicus</i> ♂ 3	3.23	49.2	20.35	79.63	6.06	13.57	0.87	24.5

Tabla 4.- Datos generales y datos totales del tiempo de tránsito de alimento (TTA), tasa de digestibilidad (TDG) y Tasa de defecación (TDF) de *E. fuscus*, *M. velifer*, *M. volans* y *M. californicus*