



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Efecto de la calidad energética del néctar en la
Tasa Metabólica Basal del murciélago *Anoura*
geoffroyi

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

Rebeca Selene Miguel Méndez

Director
Dr. Jorge Israel Ayala Berdón

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2020



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Efecto de la calidad energética del néctar en la
Tasa Metabólica Basal del murciélago *Anoura*
geoffroyi

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

Rebeca Selene Miguel Méndez

Comité Tutorial

Director

Dr. Jorge Israel Ayala Berdón

Tutores

Dra. Bibiana Carolina Montoya Loaiza

Dr. Romeo A. Saldaña Vázquez

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2020

HOJA DE FINANCIAMIENTO

El presente trabajo de investigación se realizó en las instalaciones del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC), de a la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATx). Dentro del programa de maestría en Ciencias Biológicas, el cual se encuentra registrado en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional. Patrón Nacional del Posgrado (PNP). Esta investigación se llevó a cabo gracias al financiamiento otorgado por parte del CONACYT a la alumna con registro (924500) y número de apoyo (721204).



**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 **Rebeca Selene Miguel Méndez** realiza para la obtención del grado de Maestra 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: **"Efecto de la calidad energética del néctar en la Tasa Metabólica Basal del murciélago *Anoura geoffroyi*"**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., OCTUBRE 5 DE 2020

DRA. BIBIANA CAROLINA MONTOYA
LOAIZA

DR. JORGE ISRAEL AYALA BERDÓN

DR. ROMEO ALBERTO SALDAÑA
VÁZQUEZ

DRA. VERÓNICA REYES MEZA

DRA. BÁRBARA CRUZ SALAZAR



AGRADECIMIENTOS

- Al Posgrado de Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de la conducta, UATx por permitirme realizar este trabajo.
- Al financiamiento otorgado por CONACYT con la beca 924500.
- A los miembros que formaron parte de mi Comité tutor, el Dr. Jorge Israel Ayala Berdón, la Dra. Bibiana Carolina Montoya Loaiza y el Dr. Romeo A. Saldaña Vázquez

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

- En primer lugar, agradecer a mis padres, Raúl y Alejandra que siempre me han apoyado en cada decisión de mi vida, cada uno de mis logros también es suyo, también a mi hermanito Isaac que siempre ha sido mi amigo y mi apoyo.
- Quiero agradecer a mi abuelita Martha por siempre confiar en mí y en quien siempre pienso cuando no estoy en casa.
- Quiero agradecer a mis amigos Geovitas, Rosita, Andrea, la profesora Concha y todo el laboratorio de manejo de recursos quienes siguen apoyándome, en especial quiero agradecer a Raúl López, mi compañero y mi amigo, por emprender esta aventura juntos y terminarla del mismo modo. Te agradezco cada día, cada plática y tu apoyo incondicional y recíproco; terminamos la maestría y vayamos a tramitar el título ...
- Quiero agradecer a tía Chave, por ofrecerme su lugar para realizar este trabajo, también a Ivonne, y a mis sobrinitas Raquelito y a Ximena, quienes me acogieron en su hogar y me trataron como una familia, las aprecio mucho.
- Quiero agradecer al Laboratorio de Ecofisiología y genética de Quirópteros, el cual me acogió en esta etapa de mi vida, en especial al Dr. Jorge Ayala por darme una oportunidad de realizar esta tesis y apoyándome en realización de la misma, también a Kevin quien me acompañó y ayudó en prácticamente todas mis salidas de campo, sin él ese muestreo no se hubiera realizado.
- Quiero ayudar agradecer a Issachar por ayudarme en cada duda que me surgió aun cuando ya eran más de las doce de la noche, eres un ñoño murcielaguero amigo.
- Quiero agradecer en especial a mi querido grupo murcielaguero “Murcielagos de Tlaxcala” y pronto Tzinacantli que me apoyaron en cada momento. A Huguito por su aguante en las explicaciones y por enseñarme con paciencia. A Iván sus pláticas, sus risas y su apoyo incondicional. A Peter sus consejos, sus perspectivas y su amistad sincera. A Axl su apoyo, sus risas y sus conversaciones. Esta etapa no hubiera sido lo mismo sin ustedes.

RESUMEN

La variación en la concentración de azúcar contenido en el néctar tiene un efecto importante en la adquisición de energía por parte de los murciélagos nectarívoros. Se ha documentado que, ante la disminución en la concentración del néctar, los murciélagos son capaces de incrementar su ingesta para tratar de mantener un consumo constante de energía, esto se conoce como respuesta de consumo. Sin embargo, algunas especies como *Anoura geoffroyi* presentan restricciones fisiológicas que limitan la cantidad de energía que los individuos adquieren. Para mantener un presupuesto de energía constante, los individuos presentan diversas respuestas conductuales y/o fisiológicas. Dentro de estas últimas se encuentra la disminución de la Tasa Metabólica Basal (TMB). Se ha documentado que diversas especies tienden a disminuir su TMB cuando se alimentan con dietas de baja calidad energética, sin embargo esto no se ha probado en murciélagos nectarívoros. Por lo que en este trabajo se hipotetizó que la reducción de la TMB por parte de *A. geoffroyi* es una estrategia fisiológica que le permite lidiar con néctares de baja calidad energética. Se realizaron pruebas experimentales con 6 individuos a los que se alimentó durante dos días con tres dietas de diferente calidad energética, en relación al porcentaje de azúcar, alta (30%), media (15%) y baja (5%); el tercer día se midió la TMB (producción de CO₂), con ayuda de un sistema de respirometría. Los individuos incrementaron su consumo de alimento de 25.2 a 81.9 g 10h⁻¹ cuando la concentración disminuyó de 30 a 5%. Pese al incremento en el consumo de alimento observado durante la dieta de baja calidad energética, los individuos no obtuvieron la misma ingesta de energía (74.9 kJ 12h⁻¹) que cuando se alimentaron de la dieta de alta calidad energética (135.8 kJ 12h⁻¹). Estos resultados sugieren que los individuos presentaron restricciones fisiológicas que les impidieron alcanzar una alta ingesta de energía ajustando al consumo de alimento cuando son expuestos a una dieta de calidad energética baja. Finalmente, no se puede apreciar una clara disminución en la TMB cuando los individuos se alimentaron de una dieta de baja calidad energética (0.0346 ml CO₂ g⁻¹min⁻¹) a comparación de la dieta de mayor calidad (0.0356 ml CO₂ g⁻¹min⁻¹), sin embargo el efecto es significativo cuando se toma en cuenta las limitantes en la ingesta de energía. También se observó una mayor variación entre individuos en la TMB cuando los murciélagos se alimentaron de la dieta de mayor calidad, mientras que la variación fue mínima cuando los murciélagos se alimentaron de la dieta de calidad más baja.

ÍNDICE

| | Pág. |
|---|------|
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 2. ANTECEDENTES..... | 3 |
| 2.1 Murciélagos nectarívoros, el reto de alimentarse de néctar..... | 3 |
| 2.2. Efecto de la calidad nutricional de la dieta en la tasa metabólica de los individuos..... | 5 |
| 3. JUSTIFICACIÓN..... | 7 |
| 4. HIPÓTESIS..... | 8 |
| 4.1 Predicción..... | 8 |
| 5. OBJETIVOS..... | 9 |
| 5.1 Objetivo general..... | 9 |
| 5.2. Objetivos particulares..... | 9 |
| 6. MÉTODO..... | 10 |
| 6.1 Especie de estudio..... | 10 |
| 6.2 Captura y mantenimiento de murciélagos en cautiverio..... | 11 |
| 6.3 Pruebas experimentales..... | 12 |
| 6.4 Estimación de la TMB..... | 13 |
| 6.5 Análisis de datos..... | 14 |
| 7. RESULTADOS..... | 16 |
| 7.1 Limitantes energéticas..... | 16 |
| 7.2 Efecto de la concentración de azúcar en la TMB de los murciélagos..... | 17 |
| 8. DISCUSIÓN..... | 19 |
| 8.1 Efecto de la concentración del néctar en la capacidad de los murciélagos de adquirir la energía contenida en el alimento..... | 19 |
| 8.2 Reducción de TMB como estrategia de ahorro de energía..... | 21 |
| 8.3 Efectos ecológicos de la reducción en la TMB de los murciélagos..... | 23 |
| 9. CONCLUSIÓN..... | 25 |
| 10. PERSPECTIVAS..... | 26 |

| | |
|-------------------------------|----|
| 11. REFERENCIAS..... | 27 |
| 12. GLOSARIO DE TÉRMINOS..... | 38 |
| 13. ANEXOS..... | 39 |
| 14. PUBLICACIONES..... | 41 |

1. INTRODUCCIÓN

El orden Chiroptera es uno de los grupos de mamíferos más diversos que habitan la tierra (Ceballos y Oliva 2005, Simmons y Cirranello 2020). A nivel mundial, el orden está compuesto por alrededor de 1, 419 especies (Simmons y Cirranello 2020), de las cuales, 138 se distribuyen en México (Ceballos y Arroyo-Cabrales 2012, Ramírez-Pulido y cols. 2014). El orden se caracteriza por incluir a los únicos mamíferos que son capaces de realizar un vuelo verdadero (Norberg y Rayner 1987, Erkert 2000), lo que les ha conferido la capacidad de distribuirse prácticamente en todo el mundo, a excepción de los polos (Ceballos y Oliva 2005). La mayoría de las especies se guían por ecolocación, un proceso mecánico sensorial que consiste en la transmisión de señales acústicas que al tener contacto con los objetos genera un eco, el cual es interpretado por los individuos y les proporciona información como la posición, tamaño y características de estos (Thomas y cols. 2004). Este proceso sirve a los murciélagos para evitar obstáculos y localizar a sus presas (Eisenberg 1981). Además, el grupo posee una amplia variedad de dietas. A la fecha se han categorizado hasta 12 diferentes tipos de dietas (Medellín, 1993), que incluyen el consumo de insectos, artrópodos, fruta, néctar, carne y sangre. En este grupo existen algunas especializaciones en la dieta, como los murciélagos frugívoros especialistas en *Ficus*, frugívoros especialistas en *Piper* o murciélagos que se alimentan de peces, entre otros (Medellin 1993, Rojas y cols. 2011, Denzinger y Schnitzler 2013).

La diversidad de hábitos alimenticios que presentan los murciélagos son vitales para el funcionamiento de los ecosistemas, lo que les permite generar contribuciones de la naturaleza a las personas (Díaz y cols. 2018), tal es el caso de los murciélagos nectarívoros, los cuales participan en la polinización y dispersión de polen, proceso que ayuda a mantener la diversidad genética de las plantas (Kunz y cols. 2011). En esta relación mutualista, las plantas han desarrollado características fenotípicas que atraen a los murciélagos, como son el color de las flores, un olor intenso, que el néctar se acumule en la base de la flor, el horario nocturno de apertura, entre otras. A este fenómeno de polinización se le ha llamado quiropterofilia (Howell y Hodgkin 1976, Heithaus 1982, Kunz y cols. 2011). Por otro lado, los murciélagos nectarívoros han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales, como la capacidad de vuelo suspendido (*hovering*), rostros alargados, dentición reducida, papilas enlongadas, lenguas

largas y contráctiles, así como intestinos reducidos y altas tasas de asimilación de nutrientes como resultado de su historia de interacción con las plantas de las que se alimentan (McNab 1969, Arends y cols. 1995, Freeman 1995, Nogueira y cols. 2007, Ayala-Berdon y cols. 2008, Ayala-Berdon y Schondube 2011).

Los murciélagos nectarívoros constantemente se enfrentan a diversos retos energéticos. Los murciélagos son los únicos mamíferos capaces de realizar un vuelo verdadero (Norberg y Rayner 1987, Erkert 2000), una de las locomociones más costosas energéticamente (Chai y Dudley 1995, Weis-Fogh 1972). En el caso de murciélagos nectarívoros también pueden realizar vuelos suspendidos (*hovering*), en donde los individuos son capaces de permanecer suspendidos en el aire debido a que las alas se flexionan produciendo una elevación orientada verticalmente, lo cual les permite alimentarse de las flores (Weis-Fogh 1972, Von Helversen 1986); este tipo de vuelo representa una aún mayor demanda energética (Voigt y Winter 1999). Una alimentación a base de néctar también implica retos fisiológicos importantes. Estos retos están relacionados con la capacidad para obtener la energía contenida en el alimento y tienen un efecto importante en la biología de los organismos, ya que pueden afectar sus patrones de forrajeo, estructuración de comunidades, así como su balance energético (Ayala-Berdon y cols. 2011, Ayala-Berdon y Schondube 2011, Saldaña-Vázquez y Schondube 2013, Saldaña-Vázquez y cols. 2015, Ayala-Berdon y cols. 2018).

Para afrontar estos retos energéticos y mantener un presupuesto de energía constante, algunas especies de murciélagos nectarívoros presentan respuestas fisiológicas y/o conductuales como: alimentarse de flores con néctares concentrados; disminuir sus patrones de actividad, como el tiempo de vuelo; migrar a sitios más cálidos y con una mayor cantidad de recursos o estrategias relacionadas con el metabolismo, como el uso del torpor y/o la hibernación y la disminución de la Tasa Metabólica Basal (Rauch y Beatty 1975, Audet y Fenton 1988, Thomas y cols. 1990, Kunz y cols. 1998, Turbill y cols. 2003, Humphries y cols. 2003, López-Calleja y Bozinovic 2003, Cruz-Neto y Bozinovic 2004, Willis y cols. 2005, Kelm y von Helversen 2007, Stawski y Geiser 2010a, 2010b, Geiser y cols. 2011, Ayala-Berdon y cols. 2011, Ayala-Berdon y Schondube 2011, Saldaña-Vázquez y Schondube 2013, Saldaña-Vázquez y cols. 2015, Ayala-Berdon y cols. 2018).

2. ANTECEDENTES

2.1 Murciélagos nectarívoros, el reto de su alimentación

Los murciélagos nectarívoros obtienen la mayor parte de la energía que necesitan para llevar a cabo sus funciones biológicas del azúcar contenido en el néctar floral (Caballero-Martínez y cols. 2009, Ayala-Berdon y Schondube 2011), cuya disponibilidad en el ambiente puede variar entre especies y temporadas (Torres y Galleto 1998, Rodríguez-Peña y cols. 2007, 2016). Por ejemplo, en el neotrópico, *Acanthocereus occidentalis*, una cactácea de la cual se alimentan los murciélagos nectarívoros, posee un volumen de néctar de 37 μ l con una concentración de azúcar de 36 %, mientras que *Ceiba aesculifolia* tiene un volumen 579 μ l y una concentración de 19%. Estas dos especies, también difieren en su fenología, ya que en *A. occidentalis* la floración dura aproximadamente 3 meses y cuenta en promedio con 10 flores por individuo, mientras que *C. aesculifolia* tiene una floración de tan solo dos meses, pero en promedio cuenta con 25 flores por individuo (Rodríguez-Peña y cols. 2016). Se ha observado, que la concentración de azúcar en el néctar de plantas quiropterofílicas, es decir, plantas de las que los murciélagos se alimentan, puede variar de un 3 a un 33% (Rodríguez-Peña y cols. 2007, 2016). Esta variación tiene un efecto importante en la adquisición de energía por parte de los individuos.

Diversos estudios han documentado que una disminución en la concentración del néctar tiene como efecto un incremento en el consumo de este por parte de los murciélagos (Ayala-Berdon y cols. 2009, Ayala-Berdon y cols. 2011, Ayala-Berdon y Schondube 2011, Cruzblanca-Castro y cols. 2018, Ayala-Berdón y cols. 2018). Esta condición, denominada respuesta de consumo (Castle y Wunder 1995), es resultado de la alimentación compensatoria (Montgomery y Bumgardt 1965), una condición en la que los individuos tratan de mantener un consumo constante de energía cuando la concentración de azúcar presente en el alimento disminuye (Ayala-Berdon y Schondube 2011). Los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris nivalis* y *Choeronycteris mexicana* son especies que logran un consumo constante de energía (i.e. una alimentación compensatoria), cuando se alimentan de concentraciones variables de néctar (de 5 a 35 % peso/volumen; Ayala-Berdon y Schondube 2011). Estas especies tienen la capacidad de alimentarse de cualquier fuente de néctar presente en su entorno, con el potencial de actuar como

generalistas ecológicos y de invadir una gama amplia de condiciones ambientales, tanto en términos de temperatura ambiental como de calidad de recursos alimenticios (Ayala-Berdon y cols. 2013). Sin embargo, algunas especies como *Glossophaga soricina*, *Leptonycteris yerbabuenae* y *Anoura geoffroyi* tienden a presentar restricciones fisiológicas (i.e., tasas bajas de digestión y absorción de azúcar) (Ayala-Berdon y cols. 2008, Ayala-Berdon y Schondube 2011, Ayala-Berdon y cols. 2018) que pueden limitar la cantidad de energía que los murciélagos adquieren del néctar, principalmente cuando estos se alimentan de néctares diluidos (Ayala-Berdon y cols. 2008, Ayala-Berdon y Schondube 2011). Estos organismos presentan déficits energéticos de ~30% en *G. soricina*, 60% en *L. yerbabuenae* y 37 % en *A. geoffroyi* cuando se alimentan de néctares con concentraciones por debajo del 15% (Ayala-Berdon y cols. 2008, 2018). Dichas especies se benefician al alimentarse de néctares más concentrados, por lo que presentan dietas más restringidas y actúan como especialistas ecológicos (Ayala-Berdon y Schondube 2011).

Ante los déficits energéticos que son resultado de las restricciones fisiológicas, los organismos deben desarrollar estrategias conductuales y fisiológicas para alcanzar un balance energético (Ayala-Berdon y cols. 2018). Dentro de las respuestas conductuales, se ha documentado que *G. soricina* y *L. yerbabuenae* disminuyen su tiempo de vuelo e incrementan su tiempo de alimentación y descanso cuando los individuos presentan déficits energéticos (Ayala-Berdon y cols. 2011). Otros murciélagos tienden a migrar a sitios con condiciones ambientales más favorables y con una mayor disponibilidad de alimento (Tchapka y cols. 2004, Ayala-Berdon y cols. 2009, 2011). Una estrategia fisiológica común en algunas especies de murciélagos es el uso de torpor o hibernación en respuesta a la disminución de la temperatura y la calidad energética del alimento (Ayala-Berdon y cols. 2017). Esta respuesta consiste en la reducción del metabolismo desde un 33% (durante el torpor), hasta un 96% (durante la hibernación) por debajo de la tasa metabólica basal (TMB) (Geiser y Ruf 1995).

La TMB es la medida estandarizada, unificadora y comparativa de la cantidad de energía mínima que un organismo necesita para llevar a cabo sus funciones vitales y debe ser medida cuando los individuos se encuentran en reposo, en estado postabsortivo, es decir, que no hayan ingerido alimento de 4 a 6 horas y en su zona termoneutral (ZTN) (McNab, 1997, Cruz-Neto y

cols. 2003), que es el rango de temperatura ambiente en la que se logra la regulación de la temperatura sin la necesidad de producción de calor metabólico o pérdida de calor por evaporación (Kingma y cols. 2012).

A pesar de que a través del uso de torpor los individuos pueden ahorrar hasta un 50% de energía (Kenagy 1989, Geiser y Ruf 1995), algunos estudios han reportado que existe un costo energético alto asociado al recalentamiento; (i.e., el proceso donde aumenta el consumo de oxígeno y se presentan temblores musculares para retornar a la temperatura normotérmica, temperatura corporal en donde los procesos fisiológicos son óptimos) (Geiser y Brigham 2000), que puede representar un gasto energético que va de un 60% a un 80% de la energía total que el organismo ahorra durante el período de torpor (Tucker 1965; Lovegrove y cols. 1999, Prendergast y cols. 2002, Geiser y Drury 2003). Por ejemplo, el ratón marsupial *Sminthopsis macroura* necesita 1,350 KJ para llevar a cabo el proceso de recalentamiento, el cual representa hasta el 36.5% del gasto total de energía que esta especie ahorra durante el torpor. Por otro lado, el murciélago hibernante *Myotis lucifugus*, requiere aproximadamente 5.97 kJ para llevar a cabo el mismo proceso (Thomas y cols. 1990). Una alternativa viable para evitar los costos asociados al recalentamiento en los animales consiste en la reducción de su TMB (Rosen y Trites 1999, Koteja 1996, Cruz-Neto y Bozinovic 2004) ya que podría representar una ventaja en el ahorro de energía al reducir las demandas energéticas para el mantenimiento del organismo (metabolismo basal) (Rosen y Trites 1999, Humphries y cols. 2003, Zhi-Jun y De-Hua 2009). Esto permitiría que la energía restante pueda ser destinada a otras actividades además del mantenimiento del organismo. A esto se le conoce como “hipótesis de compensación” y propone que individuos con una menor TMB podrán destinar más energía al crecimiento y reproducción (Burton y cols. 2011). Sin embargo, el uso de esta estrategia metabólica en respuesta a las limitantes energéticas presentadas en el alimento ha sido poco estudiado.

2.2 Efecto de la calidad nutricional de la dieta en la tasa metabólica de los individuos

El estudio del efecto de la calidad nutricional del alimento en el metabolismo de mamíferos es escaso. Sin embargo, algunos autores han documentado que la calidad nutricional de la dieta

tiene efectos importantes en TMB de los organismos. Por ejemplo, Rosen y Trites (1999) realizaron un estudio con leones marinos (*Eumetopias jubatus*) en estado juvenil, a los cuales alimentaron con calamares, que es un alimento de bajo contenido nutricional. Los autores encontraron que los individuos disminuyeron su TMB en un 16 % en comparación con la TMB de individuos alimentados con arenque, un alimento categorizado como de alto contenido nutricional. Koteja (1996) publicó un estudio en donde expuso a ratones de la especie *Peromyscus maniculatus* a una dieta de baja calidad energética y menos digerible, compuesta por pellets diluidos en un 40% y adicionados con fibra y celulosa. El autor encontró que los ratones presentaron una TMB tan solo 4.2 % más alta que el valor esperado por su masa corporal, mientras que aquellos individuos con una dieta de alta calidad nutricional, conformada únicamente por los pellets presentaron una TMB 24% más alta. Este fenómeno se presentó únicamente en machos, ya que la TMB de las hembras no se vio afectada por la calidad nutricional de la dieta. Con respecto al grupo de los quirópteros, el único estudio que ha evaluado el efecto de la calidad nutricional del alimento en la TMB de los murciélagos lo llevó a cabo Cruz-Neto y Bozinovic (2004). Los autores alimentaron a murciélagos hematófagos (*Desmodus rotundus*) con sangre diluida y observaron que los individuos redujeron su TMB en un 23 % en comparación con un grupo control de murciélagos que fueron alimentados con sangre sin diluir. Este estudio es de suma importancia desde el punto de vista de las limitantes digestivas en el consumo de alimento, ya que los autores encontraron que no se observó un aumento en la ingesta de alimento por parte de los individuos sometidos a una dieta energética baja, lo que sugiere que esta especie posee restricciones digestivas que pueden limitar su adquisición de energía. Los resultados presentados por Cruz-Neto y Bozinovic (2004) sugieren además que el cambio en la TMB de los murciélagos en respuesta a una disminución en la calidad nutricional del alimento es similar al observado en otros mamíferos. Sin embargo, además del estudio presentado por estos autores este fenómeno no ha sido estudiado en otras especies de murciélagos que poseen dietas diferentes, como es el caso de *A. geoffroyi*, una especie nectarívora, de alta montaña y que presenta limitantes digestivas al consumo de néctar en la temporada de primavera-verano, lo cual representará un reto en el momento de adquirir energía (Ayala-Berdon et al. 2018).

3. JUSTIFICACIÓN

Muchas especies de murciélagos nectarívoros presentan limitantes energéticas ligadas al consumo de néctar, las cuales tienen un efecto importante en su balance energético. Entender los mecanismos fisiológicos que regulan las limitantes energéticas es de suma importancia, ya que permite comprender su efecto en los patrones de conducta y ecología de los organismos, cómo son las interacciones entre las necesidades metabólicas y la distribución, riqueza de especies y sus estrategias de historia de vida. En los murciélagos nectarívoros el uso de torpor como una estrategia de ahorro de energía ha sido ampliamente explorado, sin embargo, el uso de otras estrategias en respuesta a la disminución en la calidad del alimento, como la reducción de la tasa metabólica no ha sido estudiada. La exploración en dicha estrategia puede ayudar a comprender la variación en las respuestas fisiológicas de los murciélagos ante limitantes energéticas.

4. HIPÓTESIS

La reducción de la TMB en *Anoura geoffroyi* es una estrategia fisiológica funcional que permite lidiar con néctares con baja concentración de azúcar

4.1 Predicción

Anoura geoffroyi disminuirá su TMB (medida en producción de CO₂) al ser alimentado con una dieta con menor concentración de sacarosa.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

- Determinar el efecto de la concentración del néctar en la TMB del murciélago nectarívoro *Anoura geoffroyi*

5.2 Objetivos particulares

- Determinar la capacidad de adquisición de energía de *A. geoffroyi* cuando los individuos se alimentan de dietas con diferente concentración de azúcar.
- Medir la TMB de *A. geoffroyi* cuando los individuos se alimentan de dietas con diferente concentración de azúcar.

6. MÉTODO

6.1 Especie de estudio

Los experimentos se realizaron con individuos de *Anoura geoffroyi* Gray (1838). Este murciélago neotropical es de tamaño mediano, con el rostro alargado y sin incisivos inferiores, orejas pequeñas y hoja nasal simple (Figura 1). El uropatagio es muy angosto, por lo que no se percibe, y no posee cola. Tiene un pelaje dorsal de gris-oscuro a gris-marrón con la base de pelos individuales más pálida, mientras que el pelaje ventral es de color marrón grisáceo y se vuelve gris plateado sobre los lados del cuello y hombros (Linares 1987, Ceballos y Oliva 2005, Ortega y Alarcón-D 2008).

Anoura geoffroyi se distribuye ampliamente en el país, a una altitud de hasta 2, 500 m s.n.m. (Reid 1997), principalmente en bosques de pinos perennes, bosques de *Quercus* caducifolios y bosques nubosos (Ortega y Alarcón-D 2008). Los individuos de esta especie son considerados murciélagos nectarívoros e insectívoros y frugívoros facultativos (Caballero-Martínez y cols 2009). Su dieta incluye néctar, fruta y polen. Dentro de las plantas que visita en México se encuentran especies de los géneros *Agave*, *Ceiba*, *Calliandra*, *Eucalyptus*, *Ipomoea*, *Pinus* y varios especies de la familia Asteraceae (Solari 2016, Mendieta-Pluma 2011). Esta especie presenta limitantes digestivas en la temporada de verano.



Figura 1. Fotografías de *Anoura geoffroyi*

6.2 Captura y mantenimiento de murciélagos en cautiverio

Se capturaron seis individuos machos adultos de *A. geoffroyi* (14.7 ± 1.2 g) durante los meses de diciembre y marzo a junio, esto debido a que en las hembras es difícil identificar la gestación si es muy temprana y sus requerimientos energéticos son diferentes (Veloso y Bozinovic 1993, McLean y Speakman 2000). Las capturas se limitaron a seis individuos porque esta especie es difícil mantener en condiciones de cautiverio. Los murciélagos fueron capturados de una población residente en una cueva ubicada en el municipio de Tetla de la Solidaridad, Tlaxcala, México ($19^{\circ}26'00''\text{N}$ $98^{\circ}06'00''\text{O}$), con el uso de redes de niebla. Este municipio presenta tres formas características en su relieve: zonas planas, zonas semiplanas y zonas accidentadas que se ubican principalmente al poniente del área de estudio. En el sitio prevalece el clima templado subhúmedo con lluvias de mayo a septiembre. La temperatura fluctúa de una mínima de 4.7°C a una máxima de 22.6°C . La precipitación mínima promedio es de 8.1 mm y la máxima de 156.5 mm (INAFED 2010). La vegetación predominante en el municipio es el bosque de juniperus, constituido principalmente por *Juniperus deppeana*. También se puede encontrar bosque de encino, cuyos elementos dominantes son *Quercus laeta*, *Q. obtusata*, *Q. crassipes* (INAFED 2010).

Una vez capturados, los individuos se trasladaron al centro de trabajo ubicado en el mismo municipio, en donde se mantuvieron en condiciones de cautiverio. Los murciélagos se mantuvieron separados en jaulas de vuelo individuales de 0.5 m ancho \times 0.5 m alto \times 1 m largo, en donde tuvieron un periodo de aclimatación de un día y fueron entrenados para alimentarse de los bebederos experimentales. Los murciélagos se mantuvieron en su ZTN, a una temperatura de 28 a 30°C , con ayuda de un termohigrometro Fluke® 971 y un calentador eléctrico, esto con la finalidad de evitar que los individuos gastaran energía en la producción o pérdida de calor y/o usaran torpor (Jones 1965, Armstrong 1972, Ruauch 1973, Davis y Riete 1996). Este rango de temperatura se obtuvo del cálculo de la curva metabólica de los individuos antes de iniciar los bioensayos (Anexo 1). La metodología utilizada para este cálculo se presenta en la información complementaria al final del documento (Anexo 2). Los murciélagos fueron capturados y mantenidos en cautiverio siguiendo las guías de cuidado y uso de animales de laboratorio (NOM-062-ZOO-1999) y con el permiso de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos

Naturales (SEMARNAT No. 01002) Al finalizar los experimentos los individuos fueron liberados en el mismo sitio donde fueron colectados.

6.3 Pruebas experimentales

Para evaluar el efecto de la calidad del néctar sobre la TMB de los murciélagos, se construyeron tres grupos experimentales de dos murciélagos cada uno de manera aleatoria. Los murciélagos fueron asignados a las dietas experimentales usando el diseño de cuadrado latino de 3x3. A cada grupo, formado por dos murciélagos, se le asignó aleatoriamente a una de tres dietas que consistieron en soluciones con diferentes porcentajes de sacarosa, asociadas a tres calidades energéticas de néctar: 1) alta (30%), 2) media (15%) y 3) baja (5%). Estos porcentajes se obtuvieron como estimados de la concentración de azúcar presente en néctares de flores que consumen los murciélagos nectarívoros en el neotrópico (Rodríguez-Peña y cols. 2007, 2016). Cada dieta se dispuso en un bebedero y fue administrada de manera *ad libitum* por dos días consecutivos, que es la cantidad máxima de tiempo en la que los murciélagos pudieron mantenerse en buenas condiciones (i.e. los individuos mantienen su peso, no hay pérdida de pelo y/o no muestran vuelo irregular) con la concentración más baja de sacarosa (5%). En el tercer día se llevó a cabo la estimación de la TMB. Al final de la medición, los murciélagos fueron alimentados con la dieta de mantenimiento que consistió en 150 gr de leche polvo Nido®, 100 gr de Gerber® 4 cereales, 100 gr de Nestum® 5 cereales, 100 gr de azúcar y fruta (mamey) por un litro de agua (Mirón et al. 2006). Una vez terminado el tratamiento, los murciélagos descansaron por una noche y al día siguiente se les asignó nuevamente una dieta experimental diferente a la que presentaron en la primera ronda de ensayos. De esta manera, se ofrecieron las tres concentraciones cada día y todos los murciélagos se sometieron a los tres tratamientos de manera aleatoria, lo cual controla la presentación de un efecto aditivo o combinado asociado al orden de exposición a los tratamientos (Figura 2).

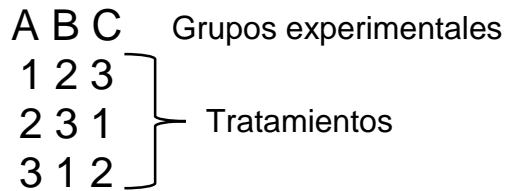


Figura 2. Diseño experimental representado con una matriz de cuadrado latino. Las letras A, B y C representan los grupos experimentales, compuestos por dos murciélagos cada uno; los números corresponden a las tres dietas experimentales, 1= alta (30%), 2= media (15%) y 3= baja (5%).

Las pruebas experimentales se llevaron a cabo en las jaulas de vuelo individuales en períodos de 12 horas en la noche (de 19:00 a 07:00 hrs); durante el resto del día, los bebederos fueron retirados y los individuos fueron alojados de forma conjunta en la misma jaula de vuelo para su descanso, lo que observamos ayudó a disminuir el estrés. La ganancia/pérdida de peso y el consumo de alimento fue estimado pesando a los individuos y los bebederos al inicio y al final de cada noche con el uso de una balanza con una precisión de 0.2 g (Ohaus®). Para controlar los cambios en el volumen del néctar ocasionados por la evaporación, se colocó un bebedero con cada concentración fuera de cada jaula, cada noche. No se observaron cambios debidos a la evaporación en estos bebederos control. La temperatura ambiental durante el experimento se mantuvo en el rango en que los murciélagos se encuentran en su ZTN (28 a 30°C) con ayuda de un termohigrometro Fluke® 971, con el que se revisaba frecuentemente la temperatura y humedad, y un calentador eléctrico, que se utilizaba en caso de ser necesario. La ingesta de energía (kJ 12 h⁻¹) se estimó calculando el contenido energético de la solución de néctar consumida por cada murciélago en cada ensayo experimental, teniendo en cuenta que cada gramo de azúcar ingerido equivale a 16.6 kJ de energía (Judkin y cols. 1971).

6.4 Estimación de la TMB

Después de recibir la dieta experimental, cada murciélago fue colocado de manera individual en una cámara metabólica sellada herméticamente que es parte de un sistema abierto de

respirometría (Sable®), se mantuvo un flujo de aire continuo de 553-769 ml min⁻¹, el cual fue calculado con base en el taxón y la masa corporal de cada individuo con ayuda de la calculadora metabólica de Lighton (2008) (<http://www.respirometry.org/calculator>). La temperatura ambiental de la cámara se mantuvo en la ZTN de los organismos, entre 28 y 30°C con ayuda de una tina de baño maría con agua, la cual se mantenía a temperatura controlada. Para estimar la TMB de los individuos se midió la producción de CO₂ por minuto de cada individuo. Las mediciones se tomaron durante 5 minutos a través del uso de un sensor de CO₂. Antes y después de cada experimento, se tomaron muestras de aire control (i.e. con valores estándar del aire ambiental), haciendo pasar aire en el respirómetro sin conectar la cámara metabólica. La tasa metabólica (en ml CO₂ g⁻¹ min⁻¹) fue estimada usando la ecuación de Lighton (2008):

$$VCO_2 = FR (F'_e CO_2 - F_i CO_2) / \{1 - F_e' CO_2 [1 - (1/QR)]\}$$

En donde *FR* es el flujo de aire (en ml min⁻¹); *F_iCO₂* es la fracción de CO₂ del aire saliente obtenido antes de conectar el circuito a la cámara metabólica, *F'_eCO₂* es la fracción mínima de O₂ detectada mientras la cámara está conectada, *QR* es el coeficiente de respiración, que en este caso es de 0.8 representando un catabolismo aéreo de carbohidratos y lípidos (Lighton 2008).

Una vez obtenido el volumen de CO₂ producido fue convertido a Joules (1 J = 1ml VCO₂ × 25.0), la equivalencia fue obtenida de LabAnalyst X (2020)

<https://warthog.ucr.edu/WartHogPage/LAX%20website/respirometry.html>

6.5 Análisis de datos

Para determinar si los individuos presentaron déficits energéticos en las diferentes dietas experimentales a las que fueron expuestos se siguió la metodología propuesta por Ayala-Berdon y cols. (2008). Para esta metodología se realizaron regresiones lineales simples entre el consumo de alimento y la concentración del néctar con los datos transformados logarítmicamente, para calcular las respuestas de consumo de los individuos. Para determinar si estas respuestas de consumo fueron diferentes en relación con las concentraciones de azúcar se usó una ANCOVA.

Para determinar las limitantes energéticas al consumo de energía, se probó si la pendiente de la relación entre la concentración del néctar y el consumo fue diferente al valor compensatorio de -1 (i.e. cuando los individuos logran un consumo constante de energía aun cuando la concentración de azúcar en el néctar disminuye) con el uso de una t de una vía (Ayala-Berdon y cols. 2008). Finalmente se probó el efecto de la concentración de la dieta y la ingesta de energía en la tasa metabólica basal de los individuos con el uso de un modelo lineal mixto. Este modelo se utilizó ya que los mismos individuos se usaron para las diferentes dietas. En este modelo, la TMB se presenta como la variable de respuesta, la concentración de la dieta y la ingesta de energía como variables explicativas y la identidad del individuo como el factor aleatorio.

Ya que los valores de p para modelos mixtos no son tan robustos como lo son para los modelos lineales, los valores de p de nuestros modelos se obtuvieron comparándose con modelos nulos y usando un análisis de varianza (ANOVA). En este análisis el modelo nulo no contenía la variable explicativa, mientras que el modelo original sí. Todos los análisis se llevaron a cabo con el uso del software estadístico R ver 3.5.2 (R Core Team 2016).

7. RESULTADOS

7.1 Limitantes energéticas

Las respuestas de consumo a las concentraciones de azúcar presente en el néctar no fueron estadísticamente diferentes entre los individuos de *A. geoffroyi* ($t_{3, 30} = -0.085$, $p=0.933$). Se observó que los seis murciélagos incrementaron el consumo de alimento de $25.2 \pm 7.9 \text{ g } 12\text{h}^{-1}$ a $81.9 \pm 16 \text{ g } 12\text{h}^{-1}$ cuando la concentración de este disminuyó de 30 a 5% ($\log \text{ consumo} = -0.601 \log \text{ concentración} + 5.47$). Sin embargo, cuando los individuos se alimentaron de la dieta de concentración alta lograron un mayor consumo de energía ($135.8 \pm 25.5 \text{ kJ } 12\text{h}^{-1}$) en comparación a cuando se alimentaron de una dieta de concentración media ($106.7 \pm 16.7 \text{ kJ } 12\text{h}^{-1}$) y baja ($74.9 \pm 11.6 \text{ kJ } 12\text{h}^{-1}$) (Figura 3). La pendiente de la relación fue de 0.601 y fue significativamente diferente del valor compensatorio de -1 ($t_4 = -6.8498$, $p=0.002$) (Figura 4).

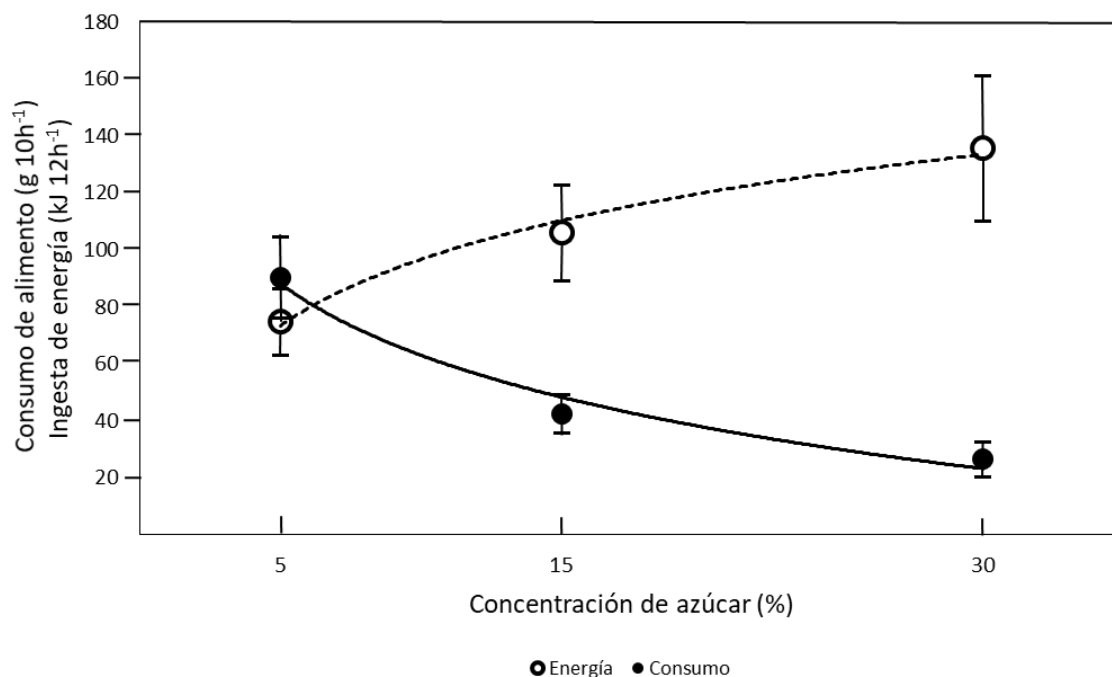


Figura 3. Relación entre la concentración de azúcar, el consumo de alimento ($\text{g } 10\text{h}^{-1}$) y la ingesta de energía ($\text{kJ } 12\text{h}^{-1}$) del murciélago *A. geoffroyi*

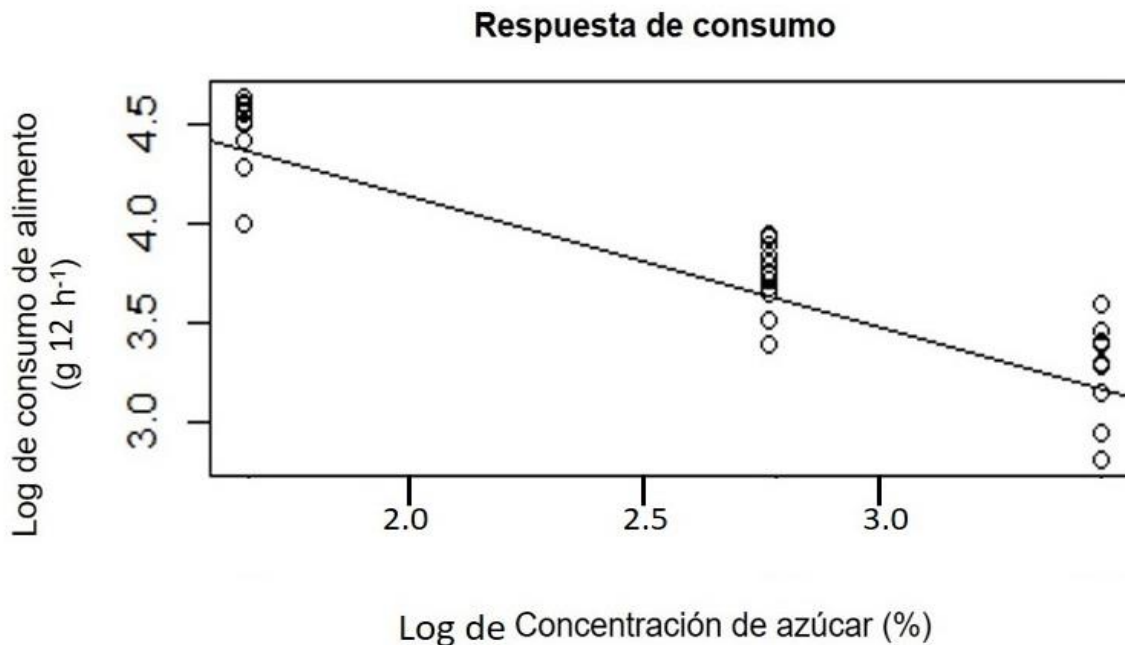


Figura 4. Regresión lineal simple entre la concentración de azúcar y el consumo de alimento; la prueba tuvo una $\log \text{ consumo} = -0.601 \log \text{ concentración} + 5.47$, $R^2 = 0.8576$ y 32 grados de libertad.

7.2 Efecto de la concentración de azúcar en la TMB de los murciélagos

La concentración del néctar ($X^2 = 13.53$, $gl=2$, $p = 0.002$) y la ingesta de energía ($X^2 = 14.17$, $gl = 1$, $p = 0.0005$) tuvieron un efecto significativo en la TMB de los murciélagos. Los individuos presentaron TMBs altas ($0.0359 \pm 0.013 \text{ mlCO}_2\text{g}^{-1}\text{min}^{-1}$, $646.7 \text{ J } 12\text{h}^{-1}$) cuando se alimentaron de la concentración de azúcar alta (35 %) y tuvieron la mayor ingesta de energía ($135.8 \text{ kJ } 12\text{h}^{-1}$). Los murciélagos disminuyeron su TMB ($0.0356 \pm 0.013 \text{ mlCO}_2\text{g}^{-1}\text{min}^{-1}$, $642.4 \text{ J } 12\text{h}^{-1}$) cuando se alimentaron de la concentración media (15%) y una menor ingesta de energía ($106.7 \text{ kJ } 12\text{h}^{-1}$) y presentaron el valor más bajo ($0.0346 \pm 0.008 \text{ mlCO}_2\text{g}^{-1}\text{min}^{-1}$, $623.9 \text{ J } 12\text{h}^{-1}$) en su TMB cuando se alimentaron de la concentración más baja (5 %) y tuvieron la menor ingesta de energía ($74.9 \text{ kJ } 12\text{h}^{-1}$) (Figura 5). Además, se observó que hubo una mayor variación en la TMB cuando los individuos se alimentaron de la concentración alta y media y tuvieron una mayor ingesta de energía; mientras que, la variación disminuyó y fue mínima cuando los murciélagos se alimentaron de la concentración baja del néctar y obtuvieron una menor ingesta de energía (Figura 6).

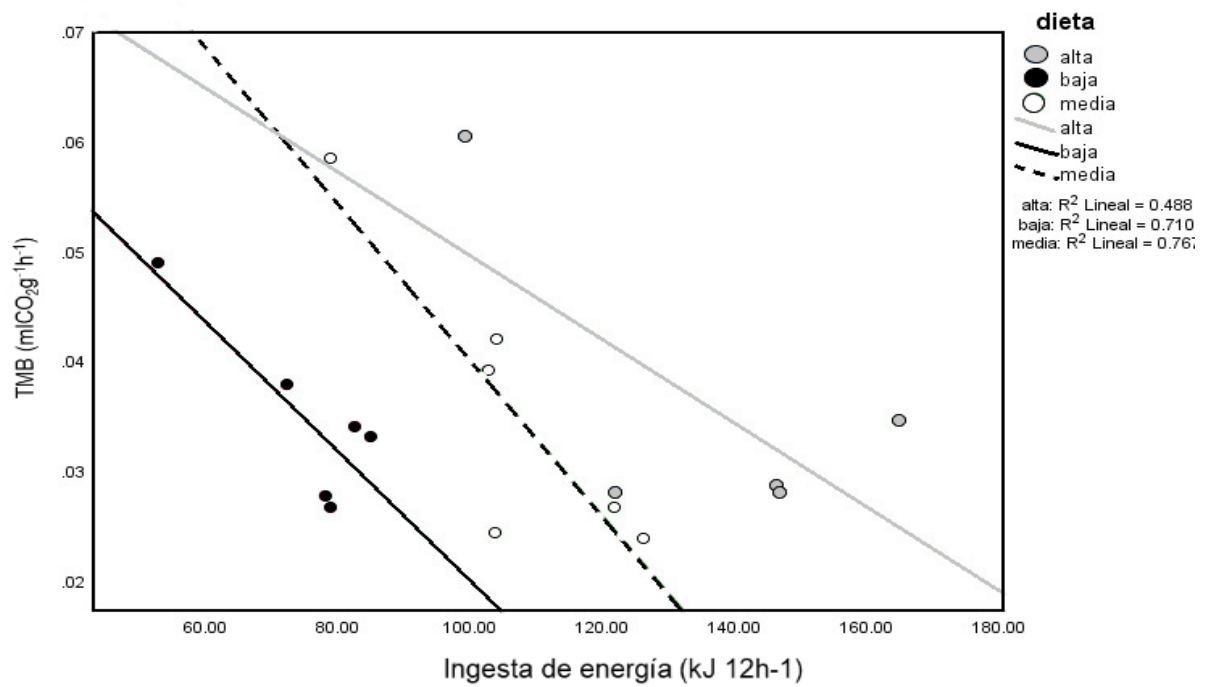


Figura 5. Relación entre la ingesta de energía ($\text{kJ } 12\text{h}^{-1}$) y la TMB (producción de ml/min de CO_2) del murciélago *A. geoffroyi* durante las diferentes concentraciones de la dieta: alta (30%), media (15%), baja (5%)

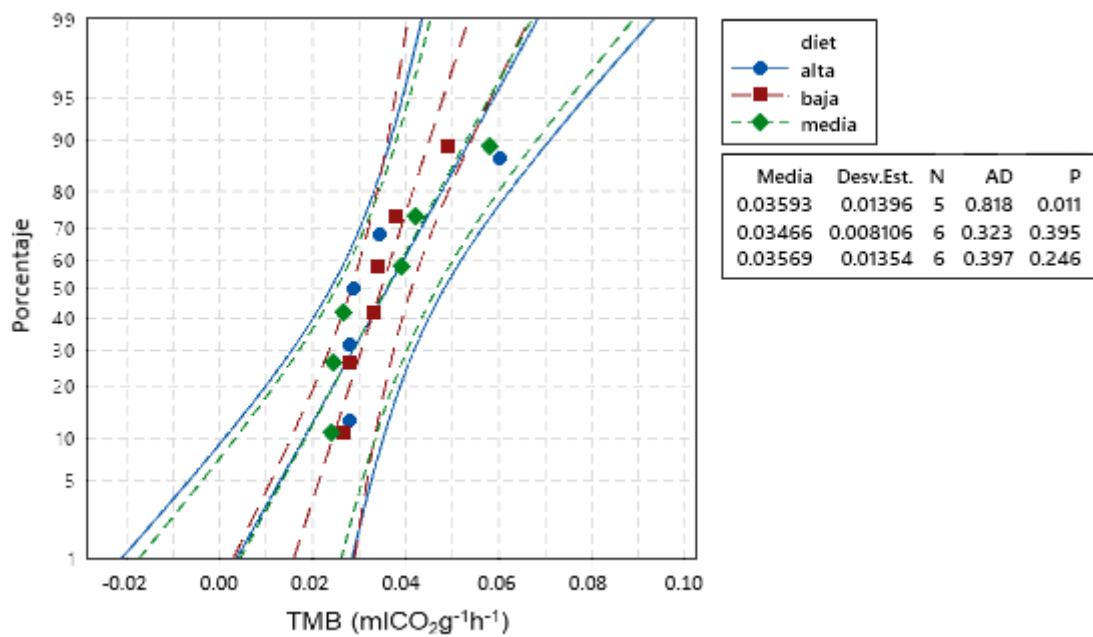


Figura 6. TMB (producción de ml/min de CO_2) de *A. geoffroyi* calculada para la dieta de alta calidad energética (35%), media (15%) y baja (5%), se puede observar una mayor variación con la concentración más alta (35%)

8. DISCUSIÓN

La hipótesis de este trabajo es que los murciélagos *A. geoffroyi* usan la reducción de la TMB como una estrategia fisiológica para enfrentar cambios en la concentración de azúcar presente en el néctar de las flores de las cuales se alimenta; los resultados obtenidos aceptan esta hipótesis ya que, aunque no se observa una clara diferencia entre las TMB de los individuos expuestos a la dieta de alta calidad ($0.0359 \text{ mlCO}_2\text{g}^{-1}\text{min}^{-1}$) y la calidad más baja ($0.0346 \pm 0.008 \text{ mlCO}_2\text{g}^{-1}\text{min}^{-1}$) al tomar en cuenta el efecto de las restricciones fisiológicas, que limitaron la cantidad de energía que el murciélago adquiere de 135.8 kJ a 74.9 kJ cuando se alimentaron de la dieta de calidad más baja, se observa un efecto significativo entre los tratamientos, lo cual podría tener efectos importantes en su fisiología, biología y ecología. Estos murciélagos, también presentaron una mayor variación en la TMB cuando los individuos se alimentaron de las dietas de media (15%) y alta (35%) calidad, en comparación a cuando se alimentaron de la dieta de baja calidad (5%) donde la variación fue mínima, este resultado es contrario a lo propuesto por la hipótesis de compensación, donde se esperaría que los organismos prefieran tener TMB bajas.

8.1 Efecto de la concentración del néctar en la capacidad de los murciélagos de adquirir la energía contenida en el alimento

En este trabajo se encontró que *A. geoffroyi* consumió 45.7% menos energía cuando los individuos se alimentaron de la concentración más baja de azúcar (5%) con respecto a la energía que obtuvieron cuando consumieron la concentración más alta (35%) de néctar en las soluciones experimentales. Este resultado es similar al reportado por Ayala-Berdon y cols. (2018), en donde *A. geoffroyi* presentó un decremento en el consumo de energía de 37% en pruebas experimentales que utilizaron el mismo rango de concentración de azúcar en primavera. Al igual que las especies *L. yerbabuena* y *G. soricina*, que presentaron déficits energéticos de 37 a 60% cuando consumen néctares con el mismo rango de concentraciones descritas anteriormente (Ayala-Berdon y cols. 2008, Ayala-Berdon y Schondube 2011), *A. geoffroyi* presentó restricciones digestivas, que limitan la cantidad de energía que los murciélagos pueden adquirir cuando se alimentan de néctares de bajo contenido energético. Sin embargo, Cruzblanca-Castro

y cols. (2018) reportaron a esta misma especie mostrando un consumo constante de energía, (i.e., una alimentación compensatoria) al igual que *L. nivalis* y *C. mexicana* (Ayala-Berdon y Schondube 2011, Ayala-Berdon y cols. 2013), durante invierno en una localidad cercana a la del sitio de estudio. Ayala-Berdon y cols. (2018) hipotetizaron que las diferencias en la capacidad de asimilar la energía contenida en el néctar que se ha obtenido en esta especie en diferentes épocas del año se deben a su plasticidad digestiva. En *A. geoffroyi*, los cambios en la fisiología digestiva pueden ser debidos al aumento del volumen del tracto intestinal y la longitud de las vellosidades durante la temporada fría, así como la disminución de la tasa de hidrólisis de sacarosa durante la temporada cálida, lo cual puede limitar la energía que los murciélagos pueden obtener del néctar y los forzarían a ser más selectivos en las flores de las que consume y/o variar su dieta a consumir insectos (Ayala-Berdon y cols. 2018).

Las diferencias en las capacidades digestivas para adquirir la energía presente en el néctar observadas en murciélagos nectarívoros tienen un efecto en su biología y comportamiento. En este trabajo, *A. geoffroyi* presentó déficits energéticos impuestos por las limitantes digestivas o ambientales; cuáles son las estrategias que utiliza esta especie para mantener el balance en su presupuesto energético aún no son claras. Algunas especies de murciélagos nectarívoros presentan respuestas conductuales o fisiológicas que les ayudan a mantener este presupuesto energético. Dentro de las estrategias conductuales se ha encontrado que los individuos pueden: 1) alimentarse de néctares más concentrados, como los murciélagos *L. yerbabuena* y *G. soricina* que tienden a seleccionar la concentración de azúcar más alta cuando son sometidos a pruebas de selección de néctar en condiciones experimentales (Roces y cols. 1993, Rodríguez-Peña y cols. 2007) y cuyo comportamiento podría ser resultado de la optimización en la obtención de energía por parte de los individuos (Ayala-Berdon y cols. 2011, 2013); 2) disminuir sus patrones de actividad, como estas dos mismas especies disminuyeron su tiempo de vuelo y aumentaron el tiempo de forrajeo y descansando cuando se alimentaron de néctares diluidos con concentraciones cercanas a 5% (Ayala-Berdon y cols. 2008, Ayala-Berdon y Schondube 2011); 3) migrar a sitios más cálidos, como *L. yerbabuena* y *L. nivalis* que tienden a migrar a sitios más cálidos en respuesta a la baja disponibilidad del néctar y la temperatura ambiental (Fleming y cols. 1993, Wilkinson y Fleming 1996, Moreno-Valdez y cols. 2000).

Con respecto a las estrategias fisiológicas que involucran el metabolismo, las mayormente estudiadas son el uso de la hibernación y el torpor como estrategias de ahorro de energía, se ha reportado que *G. soricina*, *L. yerbabuena* y *A. geoffroyi* son capaces de usar torpor cuando los individuos presentan déficits energéticos debido a limitantes digestivas y energéticas (Kelm y von Helversen 2007, Ayala-Berdon y cols. 2017, Ortega-García y cols. 2020). Ayala-Berdon y cols. (2017) encontraron que el uso de torpor se intensifica cuando *G. soricina* y *L. yerbabuena* fueron alimentados de la concentración más baja de néctar (5%) y fueron expuestos a temperaturas ambientales cercanas a los 16 °C. Sin embargo, aunque se ha reportado que en distintas especies de colibríes y murciélagos como *G. soricina* y del género *Nyctophilus*, el uso de torpor les ofrece la capacidad de ahorrar una importante cantidad de energía que va desde un 61% , 95% y hasta 97.3% respectivamente (Bech y cols. 1997, Geiser y Brigham 2000, Kelm y von Helversen 2007); su uso también genera importantes retos fisiológicos, como la disminución en la proliferación de linfocitos (Burton y Reichman 1999, Prendergast y cols. 2002), reducción de los procesos de síntesis de proteínas (Van Breukelen y Martin 2002), disminución de la afinidad de la bomba de Na⁺ -K afectando el transporte activo (Marjanovic y Willis 1992) y el recalentamiento, que puede representar un gasto energético de hasta el 80% de la energía que organismo ahorra usando torpor (Tucker 1965; Lovegrove y cols. 1999, Prendergast y cols. 2002).

Una de las alternativas para evitar estos costos asociados al uso de torpor o hibernación es la disminución de la TMB. Esta disminución se puede dar como primera respuesta a un decremento en la calidad energética del alimento o en su disponibilidad, en donde el torpor o la hibernación no representen un costo mayor al beneficio que pueden aportar para los individuos.

8.2 Reducción de TMB como estrategia de ahorro de energía

En este trabajo se encontró que *A. geoffroyi* disminuyó su tasa metabólica de 0.035 ± 0.013 mlCO₂g⁻¹min⁻¹ a 0.034 ± 0.08 mlCO₂g⁻¹min⁻¹ cuando los murciélagos consumieron soluciones de azúcar con concentraciones de 35 a 5%, a pesar de que la disminución parece ser mínima, cuando se toma en cuenta que los individuos que consumen la dieta de baja calidad energética

(5%) disminuye su adquisición de energía hasta un 45.7%, la disminución de la TMB tiene un efecto significativo. Este resultado es similar a lo encontrado en ratones *P. maniculatus* (Koteja 1996), jerbos *Meriones unguiculatus* (Zhi-Jun y De-Hua 2009), leones marinos *E. jubatus* (Rosen y Trites 1999) y el murciélago *D. rotundus* (Cruz-Neto y Bozinovic 2004), siendo en estas dos últimas especies donde también se registraron restricciones fisiológicas que limitaban el consumo de energía. Por el contrario, el estudio de Silva y cols. 2004 registró un aumento en TMB en el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaues*) cuando los individuos se alimentaron con una dieta mixta de carne y frutos de pirul (*Schinus molle*) considerada de baja calidad energética, sin embargo, los autores especulan que este aumento en la TMB se debe a los compuestos secundarios presentes en los frutos de pirul, ya que el hígado pudo mantener mayor actividad para eliminar las toxinas, lo que generaría un mayor gasto energético; en el caso de los murciélagos *A. geoffroyi*, las dietas experimentales no cuentan con otros compuestos que puedan generar un aumento en el gasto energético. También, Choshniak y Yahav (1987) reportaron que los roedores de desierto (*Meriones crassus*) no presentaron disminución en su TMB cuando fueron alimentados con una dieta de menor calidad energética, los autores atribuyen esta falta de respuesta a que en su hábitat están expuestos a condiciones de escases de alimento o alimentos de baja calidad energética por lo que están acostumbrados a tener ajustes morfológicos y fisiológicos que les ayudan a lidiar con estos cambios en la dieta; estos ajustes pueden ser comparables con la alimentación compensatoria que presentan los murciélagos *A. geoffroyi* en las temporadas de invierno (Cruzblanca-Castro y cols. 2018, Ayala-Berdon y cols. 2018).

Según la “hipótesis de compensación”, reducir las demandas energéticas para el mantenimiento del organismo permite un ahorro de energía, que es destinado para otras actividades (Burton y cols. 2011), por lo que se esperaba que todos los individuos tendrían preferencia por mantener TMB bajas. Sin embargo, los murciélagos presentaron una mayor variación en la TMB entre individuos cuando estos se alimentaron de néctares de 15% y 35%. Esto podría ser explicado por la “hipótesis de aumento de consumo” donde los individuos con TMB más altas tendrán una mayor “maquinaria metabólica”, es decir, órganos metabólicamente activos como cerebro, corazón, riñón, hígado e intestinos de mayor tamaño (Müller y cols. 2002,

2011), permitiendo una mayor asimilación de energía y también una mayor reproducción (Boratynski y Koteja 2010; Burton y cols. 2011).

8.3 Efectos ecológicos de la reducción en la TMB de los murciélagos

Los murciélagos *A. geoffroyi* son capaces de ahorrar hasta 22.8 J de energía cuando disminuyen su TMB, esta cantidad de energía podría ser destinada a otras actividades, como el forrajeo (Burton y cols. 2011). Se ha reportado que durante el *hovering*, vuelo que utilizan los murciélagos nectarívoros para alimentarse, especies como *Hylonycteris underwoodi*, *G. soricina* y *C. mexicana* gastan 1.12, 1.24 y 2.63 J por segundo respectivamente, dependiendo la masa corporal (Voigt y Winter 1999). En el caso de *A. geoffroyi*, cuya masa corporal es similar a *C. mexicana* (Arroyo-Cabrera y cols. 1987) y la duración de sus visitas a flores comprenden de entre 0.38 y 0.51 segundos (Aguilar-Rodríguez y cols. 2019), la energía ahorrada (22.8 J) pueden representar hasta 22 visitas más que los individuos que mantienen una TMB más alta. El aumento en el número de visitas es importante, en especial en murciélagos que se alimentaron con la dieta de baja calidad energética (5%) ya que 1 gr. de esta dieta representa 830 J, mientras que de la dieta de mayor calidad (35%) representa 5 103.8 J.

Un mayor tiempo forrajeando puede representar una ventaja para los murciélagos, en especial en temporadas donde hay una escasez de recursos o la calidad nutricional del néctar es menor, ya que podrían desplazarse por una mayor distancia permitiéndoles buscar y consumir un mayor número de flores o flores con néctares más concentrado (Ayala-Berdon y Schondube 2011, Ayala-Berdon y cols. 2013). Esto también podría beneficiar a la supervivencia de murciélagos en sitios con condiciones adversas, como cerca de zonas urbanas, ya que los individuos podrían recorrer mayores distancias en búsqueda de alimento (von Helversen y Reyer 1984, Geiser y cols. 2011).

Debido a las limitantes energéticas que *A. geoffroyi* presenta durante la temporada de verano (Ayala-Berdon y cols. 2018), los individuos se ven forzados a mantener TMB bajas para disminuir el gasto energético y destinar una mayor cantidad de energía a otras actividades. Sin embargo, ante una mayor cantidad de energía disponible, como en la alimentación de néctares

concentrados, esta especie presentó una mayor variación intraespecífica en la TMB, por lo que esta energía permite a los organismos optar por disminuir su TMB o mantener TMB más altas. Speakman (2000) hipotetizó que altas tasas metabólicas benefician a los individuos cuando los recursos son abundantes, ya que, con un mayor presupuesto de energía, los individuos tienden a realizar un mayor número de actividades, como búsqueda de alimento y defensa de recursos (Biro y cols. 2010), lo que conlleva a mantener TMB altas. También se ha registrado que individuos con TMB más altas tienen comportamientos más territoriales (Ros y cols. 2004), en el salmón atlántico *Salmo salar* se registró un aumento de la TMB cuando un individuo se mantenía en proximidad a otro de mayor tamaño (Millidine y cols. 2009). Esto podría explicar parte de la variación encontrada en este estudio, ya que los murciélagos se mantuvieron juntos durante el día, para evitar un mayor estrés, posiblemente el contacto entre ellos tuvo una influencia en la TMB de algunos individuos (Kerth 2008).

9. CONCLUSIÓN

En el presente trabajo se determinó el efecto de la calidad energética de la dieta en la TMB del murciélago nectarívoro *A. geoffroyi*. Se observó que hay una clara disminución en la TMB cuando los murciélagos se alimentaron de néctares diluidos en comparación con néctares con mayor concentración de azúcar. También se observó que a una mayor disponibilidad de energía contenida en el alimento, la variación intraespecífica de la TMB aumentó. En este contexto mantener una TMB alta o baja podría permitir a los organismos la obtención diferentes beneficios como el aumento del tiempo de forrajeo y posible éxito en la búsqueda de pareja, sin embargo, se requieren estudios para probar estas hipótesis.

10. PERSPECTIVAS

En este estudio se investigó como el murciélago nectarívoro *A. geoffroyi* disminuye su TMB como estrategia para solventar su presupuesto energético en respuesta a una baja calidad energética del néctar. Son escasos los estudios que abordan el efecto de la calidad energética del alimento sobre la TMB, por lo que es de importancia continuar con estudios más detallados como:

- Estudios donde se mida el efecto de la calidad energética del néctar en la TMB en diferentes temporadas del año y, en el caso de *A. geoffroyi*, cuando se presente una alimentación compensatoria.
- Estudios donde se mida la Tasa Metabólica de Campo (TMC), que es el gasto energético cuando los organismos realizan sus actividades, para observar el efecto de la calidad energética del néctar durante las actividades.
- Estudios donde se relacionen la disminución de la TMB, debido a la calidad energética del néctar, con actividades que ayudan a la adecuación de los individuos, como la búsqueda de pareja, territorialidad, etc.

11. REFERENCIAS

- Aguilar-Rodríguez PA, Tschapka M, García-Franco JG, Krömer T, MacSwiney GMC. 2019. Bromeliads going batty: pollinator partitioning among sympatric chiropterophilous Bromeliaceae. *AoB Plants*, 11(2), plz014.
- Arroyo-Cabrales J, Hollander RR, Jones JK. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species*, (291), 1-5.
- Arends A, Bonaccorso FJ, Genoud M. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiarid thorn forest in Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 76(3), 947-956.
- Armstrong DM. 1972. Distribution of mammals in Colorado. *Monogr. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 3:1-415.
- Audet D, Fenton MB. 1988. Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiological Zoology*, 61(3), 197-204.
- Ayala-Berdon J, Schondube JE, Stoner KE, Rodríguez-Peña N, Martínez del Río C. 2008. The intake responses of three species of leaf-nosed Neotropical bats. *JCompPhysiol B* 178:477–485.
- Ayala-Berdon J, Schondube JE, Stoner KE. 2009. Seasonal intake response in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *J Comp Physiol B* (2009) 179:553-562.
- Ayala-Berdon J, Rodríguez-Peña N, Orduña-Villaseñor M, Stoner KE, Kelm DH, Schondube JE. 2011. Foraging behavior adjustments related to changes in nectar sugar concentration in phyllostomid bats. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 160 (2011) 143-148.
- Ayala-Berdon J, Galicia R, Flores-Ortíz C, Medellín RA, Schondube JE. 2013. Digestive capacities allow the Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold

environments. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 164(4), 622-628.

- Ayala-Berdon, J, Vázquez-Fuerte R, Beamonte-Barrientos R, Schondube JE. 2017. Effect of diet quality and ambient temperature on the use of torpor by two species of neotropical nectar-feeding bats. *Journal of Experimental Biology*, 220(5), 920-929.
- Ayala-Berdon J, Corona CG, Martínez-Gómez M. 2018. Seasonal intake responses could reflect digestive plasticity in the nectar-feeding bat *Anoura geoffroyi*. *Mammalian Biology*, 93(1), 118-123.
- Ayala-Berdon J, Schoundube JE. 2011. A Physiological Perspective on Nectar-Feeding Adaptation in Phyllostomid Bats. *Physiological and Biochemical Zoology* 84(5): 458-466.
- Bech C, Abe AS, Steffensen, JF, Berger M, Bicudo JEP. 1997. Torpor in three species of Brazilian hummingbirds under semi-natural conditions. *The Condor*, 99(3), 780-788.
- Boratyński Z, Koteja P. 2010. Sexual and natural selection on body mass and metabolic rates in free-living bank voles. *Functional Ecology*, 24(6), 1252-1261.
- Burton T, Killen SS, Armstrong JD, Metcalfe NB. 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1724), 3465-3473
- Burton RS, Reichman OJ. 1999. Does immune challenge affect torpor duration?. *Functional Ecology*, 13(2), 232-237.
- Caballero-Martínez LA, Rivas Manzano IV, Aguilera Gómez LI. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del oro, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 25(1): 161-175.

- Castle KT, Wunder BA. 1995. Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole *Microtus ochrogaster*: effects of food quality and energy need. *J. Comp Physiol A*. 164:609-617.
- Ceballos G, Arroyo-Cabrales JY. 2012. Lista Actualizada de Los Mamíferos de México 2012. *Rev. Mex. Mastozool*, 2, 27-80.
- Ceballos G, Oliva G. 2005. Los mamíferos silvestres de México (Vol. 986). México: Fondo de Cultura Económica.
- Chai P, Dudley R. 1995. Limits to vertebrate locomotor energetics suggested by hummingbirds hovering in heliix. *Nature*, 377(6551), 722-725.
- Choshniak I, Yahav S. 1987. Can desert rodents better utilize low quality roughage than their non-desert kindred? *Journal of Arid Environments*, 12(3), 241–246.
- Cruzblanca-Castro M, Martínez-Gómez M, Ayala-Berdon J. 2018. Food processing does not affect energy intake in the nectar-feeding bat *Anoura geoffroyi*. *Mamm Biol* 88:176-179.
- Cruz-Neto AP, Bozinovic F. 2004. The relationship between Diet Quality and Basal Metabolic Rate in Endotherms: Insights from Intraespecific Analysis. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(6):877-889.
- Cruz-Neto AP, Briani DC, Bozinovic F. 2003. La tasa metabólica basal: ¿Una variable unificadora en energética animal?. *Fisiología ecológica y evolutiva*. Francisco Bozinovic (Ed). Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
- Denzinger A, Schnitzler HU. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology* 4:1–15.
- Díaz S, Pascual U, Stenseke M, Martín-López B, Watson RT, Molnár Z, Hill R, Chan KMA, Baste IA, Brauman KA, Polasky S, Church A, Lonsdale M, Larigauderie A,

Leadley PW, Van Oudenhoven APE, Van der Plaat R, Schröter M, Lavorel S, Aumeeruddy-Thomas Y, Bukvareva E, Davies K, Demissew S, Erpul G, Failler P, Guerra CA, Hewitt CL, Keune H, Lindley S, Shirayama Y. 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science*, 359(6373), 270-272.

- Eisenberg JF. 1981. The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. *Evolution, Adaptation, and Behavior*. Chicago: University of Chicago
- Erkert HG. 2000. Bats: Flying Nocturnal Mammals. Halle S, Stenseth NC. *Activity Patterns in Small Mammals. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 141. SpringerF, Berlin, Heidelberg
- Fleming TH, Nuñez RA, Sternberg LDSL. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*, 94(1), 72-75.
- Freeman PW. 1995 Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biol. J. Linn. Soc.* 56, 439–463.
- Geiser F, Brigham RM. 2000. Torpor, thermal biology, and energetics in Australian long-eared bats (*Nyctophilus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 170(2), 153-162.
- Geiser F, Stawski C, Bondarenko A, Pavey CR. 2011. Torpor and activity in a free-ranging tropical bat: implications for the distribution and conservation of mammals?. *Naturwissenschaften*, 98(5), 447.
- Geiser F, Drury RL. 2003. Radiant heat affects thermoregulation and energy expenditure during rewarming from torpor. *J Comp Physiol B* 173, 55–60 (2003).
- Geiser F, Ruf T. 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiol.* 1285-1 287. 2001. 68,935-967

- Humphries MM, Thomas DW, Speakman JR. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, 418(6895), 313-316.
- Humphries MM, Thomas DW, Kramer DL. 2003. The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(2), 165-179
- INAFED. 2010. Instituto para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, SEGOB Secretaría de Gobernación. Panotla. Obtenido de la página <http://inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM29tlaxcala/municipios/29024a.html>, el día 27 de Junio 2018.
- Judkin J, Edelman J, Hough L. 1971. Sugar. Chemical, biological and nutritional aspects of sucrose. 246 P.
- Kelm DH, von Helversen O. 2007. How to budget metabolic energy: torpor in a small Neotropical mammal. *Journal of Comparative Physiology B*, 177(6), 667-677.
- Kenagy GJ. 1989. Daily and seasonal uses of energy stores in torpor and hibernation. Malan A, Canguilhem B (eds) *Living in the Cold II*. John Libby Eurotext, pp 17–24.
- Kerth G. (2008). Causes and Consequences of Sociality in Bats, *BioScience*, Volume 58, Issue 8, September 2008, Pages 737–746.
- Kingma B, Frijns A, Van Marken Lichtenbelt W. 2012. The thermoneutral zone: implications for metabolic studies. *Frontiers in bioscience (Elite edition)*, 4, 1975-1985.
- Koteja P. 1996. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: the central limitation hypothesis. *Physiological Zoology*, 69(5), 981-993.
- Kunz TH, de Torrez EB, Bauer D, Lobova T, Fleming TH. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Europe*, 31, 32.
- Linares OJ. 1987. *Murciélagos de Venezuela. Cuadernos Lagovent*, Edito, Arte S. A Caracas

- Lighton, JR. 2018. Measuring metabolic rates: a manual for scientists. Oxford University Press.
- López-Calleja MV, Bozinovic F. 2003. Dynamic energy and time budgets in hummingbirds: a study in *Sephanoides sephaniodes*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 134(2), 283-295.
- Lovegrove BG, Körtner G, Geiser F. 1999. The energetic cost of arousal from torpor in the marsupial *Sminthopsis macroura*: benefits of summer ambient temperature cycles. J Comp Physiol B 169:11–18
- Marjanovic M, Willis JS. 1992. ATP dependence of Na (+)-K⁺ pump of cold-sensitive and cold-tolerant mammalian red blood cells. The Journal of Physiology, 456(1), 575-590.
- McLean JA, Speakman JR. 2000. Effects of body mass and reproduction on the basal metabolic rate of brown longeared bats (*Plecotus auritus*). Physiol Biochem Zool 73:112– 121.
- McNab BK. 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. Comparative biochemistry and physiology, 31(2), 227-268.
- McNab BK. 1997. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. Physiological Zoology, 70(6), 718-720.
- Medellín RA. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Avances en el estudio de los mamíferos de México, 1, 333-354.
- Mendieta-Pluma J. 2011. Recursos florales de interés alimenticio en dos especies de murciélagos Glossophaginae (Phyllostomidae): *Anoura geoffroyi* Gray 1838 y *Leptonycteris curasoe* Miller, 1900 de Santa Catalina Apatlahco, Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma de Tlaxcala.

- Millidine KJ, Armstrong JD, Metcalfe NB. 2006. Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon. *Functional Ecology*, 20(5), 839-845.
- Mirón L, Herrera LG, Ramírez N, Hobson KA. 2006. Effect of diet quality on carbon and nitrogen turnover and isotopic discrimination in blood of a New World nectarivorous bat. *J. Exp. Biol.* 209, 541–548.
- Mongotmery MJ, Baumgardt BR. 1965. Regulation of food intake in ruminants 2. Pelleted rations varying in energy concentration *J.Dairy Sci.* 48:569-577
- Moreno-Valdez A, Grant WE, Honeycutt RL. 2000. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological Modelling*, 134(2-3), 117-127.
- Müller MJ, Bosy-Westphal A, Kutzner D, Heller M. 2002. Metabolically active components of fat-free mass and resting energy expenditure in humans: recent lessons from imaging technologies. *Obes Rev* 3:113–122
- Müller MJ, Langemann D, Gehrke I, Later W, Heller M, Glüer CC, Heymsfield SB, Bosy-Westphal A. 2011. Effect of constitution on mass of individual organs and their association with metabolic rate in humans—a detailed view on allometric scaling *PLoSOne* 6:e22732
- Norberg UM, Rayner JM. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 316(1179), 335-427.
- Ortega J, Alarcón-DI. 2008. *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae). *MAMMALIAN SPECIES* 818:1–7.
- Ortega-García S, Ferreyra-García D, Schondube JE. 2020. Gut reaction! Neotropical nectar-feeding bats responses to direct and indirect costs of extreme environmental temperatures. *Journal of Comparative Physiology B*, 1-13.

- Prendergast BJ, Freeman DA, Zucker I, Nelson RJ. 2002. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 282, R1054–R1082.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Pulido J, González-Ruiz N, Gardner AL, Arroyo-Cabrales J. 2014. List of recent land mammals of Mexico, 2014. *Special Publications of the Museum of Texas Tech University* 63: 1-69
- Rauch JC, Beatty DD. 1975. Comparison of regional blood distribution in *Eptesicus fuscus* (big brown bat) during torpor (summer), hibernation (winter), and arousal. *Canadian journal of zoology*, 53(2), 207-214.
- Reid FA. 1997. *A field guide to the mammals of Central America & southeast Mexico*. New York Oxford University Press
- Roces F, Winter Y, von Helversen O. 1993. Nectar concentration preference and water balance in a flower visiting bat, *Glossophaga soricina antillarum*. In *Animal plant interactions in tropical environments*.
- Rodríguez-Peña N, Stoner KE, Schondube JE, Ayala-Berdón, J, Flores-Ortiz CM, del Rio CM. 2007. Effects of sugar composition and concentration on food selection by Saussure's long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) and the long-tongued bat (*Glossophaga soricina*). *Journal of Mammalogy*, 88(6), 1466-1474.
- Rodríguez-Peña N, Stoner KE, Flores-Ortiz CM, Ayala-Berdón J, Munguía-Rosas MA, Sánchez-Cordero V, Schondube JE. 2016. Factors affecting nectar sugar composition in chiropterophilic plants. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(2), 465-473.

- Rojas D, Vale Á, Ferrero V, Navarro L. 2011. When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology* 20:2217–2228.
- Ros AFH, Becker K, Canario AVM, Oliveira, RF. 2004. Androgen levels and energy metabolism in *Oreochromis mossambicus*. *J. Fish Biol.* 65, 895–905. (doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00484.x)
- Rosen DA, Trites AW. 1999. Metabolic effects of low-energy diet on Steller sea lions, *Eumetopias jubatus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(6), 723-731.
- Saldaña-Vázquez RA, Ruiz-Sanchez E, Herrera-Alsina L, Schondube JE. 2015. Digestive capacity predicts diet diversity in Neotropical frugivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1396-1404.
- Saldaña-Vázquez RA, Schondube JE. 2013. Food intake changes in relation to food quality in the Neotropical frugivorous bat *Sturnira ludovici*. *Acta Chiropterologica*, 15(1), 69-75.
- Silva SI, Jaksic FM, Bozinovic F. 2004. Interplay between metabolic rate and diet quality in the South American fox, *Pseudalopex culpaeus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 137(1), 33-38.
- Simmons NB, Cirranello AL. 2020. Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database. Accessed on 03/27/2020
- Solari S. 2016. *Anoura geoffroyi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T88109511A88109515. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T88109511A88109515.en>. Downloaded on 28 June 2018.
- Speakman, JR, Thoma DW, Kunz TH, Fenton MB. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. *Bat ecology*, 430-490.

- Stawski C, Geiser F. 2010a. Fat and fed: frequent use of summer torpor in a subtropical bat. *Naturwissenschaften*, 97(1), 29-35.
- Stawski C, Geiser F. 2010b. Seasonality of torpor patterns and physiological variables of a free-ranging subtropical bat. *Journal of Experimental Biology*, 213(3), 393-399.
- Steyermark AC, Miamen AG, Feghahati HS, Lewno AW. 2005. Physiological and morphological correlates of among-individual variation in standard metabolic rate in the leopard frog *Rana pipiens*. *Journal of Experimental Biology*, 208(6), 1201-1208.
- Tschapka M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology*, 263(1), 7-21.
- Thomas DW, Dorais M, Bergeron JM. 1990. Winter Energy Budgets and Cost of Arousals for Hibernating Little Brown Bats, *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy*, 71(3), 475-479.
- Thomas JA., Moss CF, Vater M. 2004. *Echolocation in bats and dolphins*. University of Chicago Press.
- Torres C, Galleto L. 1998. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 127:207-223.
- Tucker VA. 1965. Oxygen consumption, thermal conductance, and torpor in the California pocket mouse *Perognathus californicus*. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 65(3), 393-403.
- Turbill C, Körtner G, Geiser F. 2003. Natural use of heterothermy by a small, tree-roosting bat during summer. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(6), 868-876.
- Van Breukelen F, Martin S. 2002. Reversible depression of transcription during hibernation. *Journal of Comparative Physiology B*, 172(5), 355-361.

- Veloso C, Bozinovic F. 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* 74(7), 2003-2010.
- Voigt CC, 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.
- Von Helversen O. 1986. Blütenbesuch bei Blumenfledermäusen: Kinematik des Schwirrfluges und Energiebudget im Freiland. In *Biona-report 5: Fledermausflug-bat flight* (ed. W. Nachtigall), pp. 107-126. Stuttgart: G. Fischer
- Von Helversen O, Reyer HU. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia*, 63(2), 178-184.
- Weis-Fogh T. 1972. Energetics of hovering flight in hummingbirds and in *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology*, 56(1), 79-104
- Wilkinson GS, Fleming TH. 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Mol Ecol* 5:329–339
- Willis CKR, Lane JE, Liknes ET, Swanson DL, Brigham RM. 2005. Energética térmica de murciélagos marrones grandes (*Eptesicus fuscus*). *Can J Zool* 83: 871–879
- Zhi-Jun Z, De-Hua W. 2009. Plasticity in the physiological energetics of Mongolian gerbils is associated with diet quality. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82(5), 504-515.

12. GLOSARIO DE TÉRMINOS

- *Respuesta de consumo*: Es resultado de la alimentación compensatoria, donde ante la disminución de la concentración de néctar, los murciélagos aumenta el consumo de éste, con la finalidad de mantener un consumo constante de energía
- *Limitantes energéticas*: Restricciones que limitan la cantidad de energía que los murciélagos adquieren del alimento.
- *Restricciones fisiológicas*: Características que impiden un consumo constante de alimento y pueden limitar la cantidad de energía que los individuos adquieren del alimento. Por ejemplo: el volumen del tracto intestinal, la longitud de las vellosidades del intestino, la disminución de la tasa de hidrólisis de sacarosa, etc.
- *Tasa Metabólica Basal (TMB)*: es la medida estandarizada, unificadora y comparativa de la cantidad de energía mínima que un organismo necesita para llevar a cabo sus funciones vitales y debe ser medida en individuos no reproductivos, que se encuentran en reposo, en estado postabsortivo y en su zona termoneutral (ZTN) (McNab, 1997, Cruz-Neto y cols. 2003)
- *Zona Termoneutral (ZTN)*: es el rango de temperatura ambiente en la que se logra la regulación de la temperatura sin la necesidad de producción de calor metabólico o pérdida de calor por evaporación

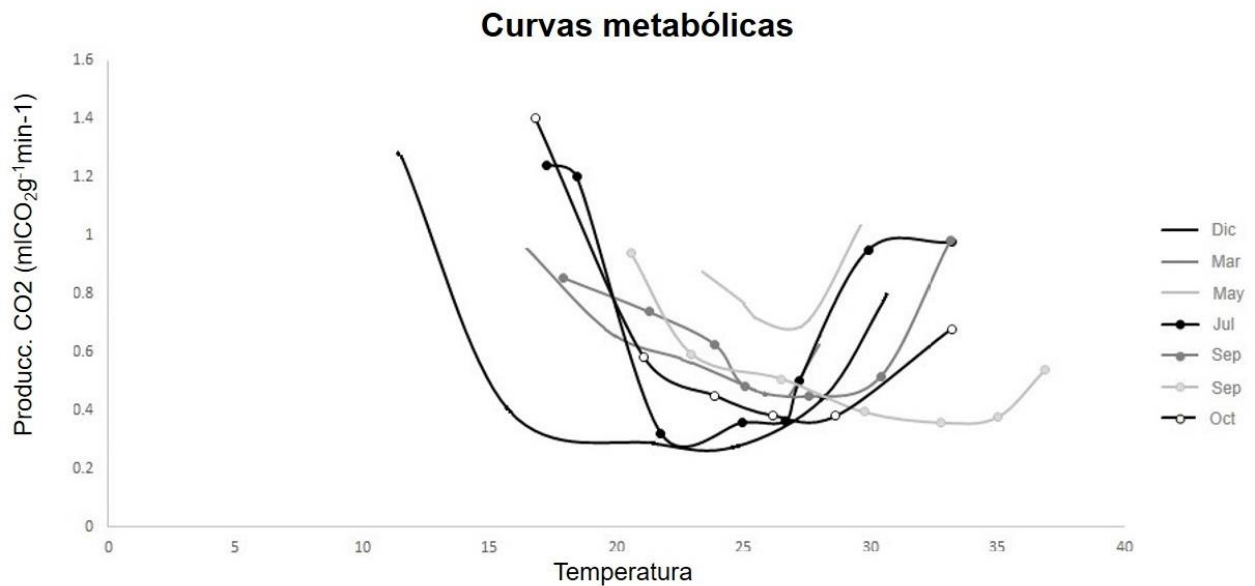
13. ANEXOS

Anexo 1

Curvas metabólicas

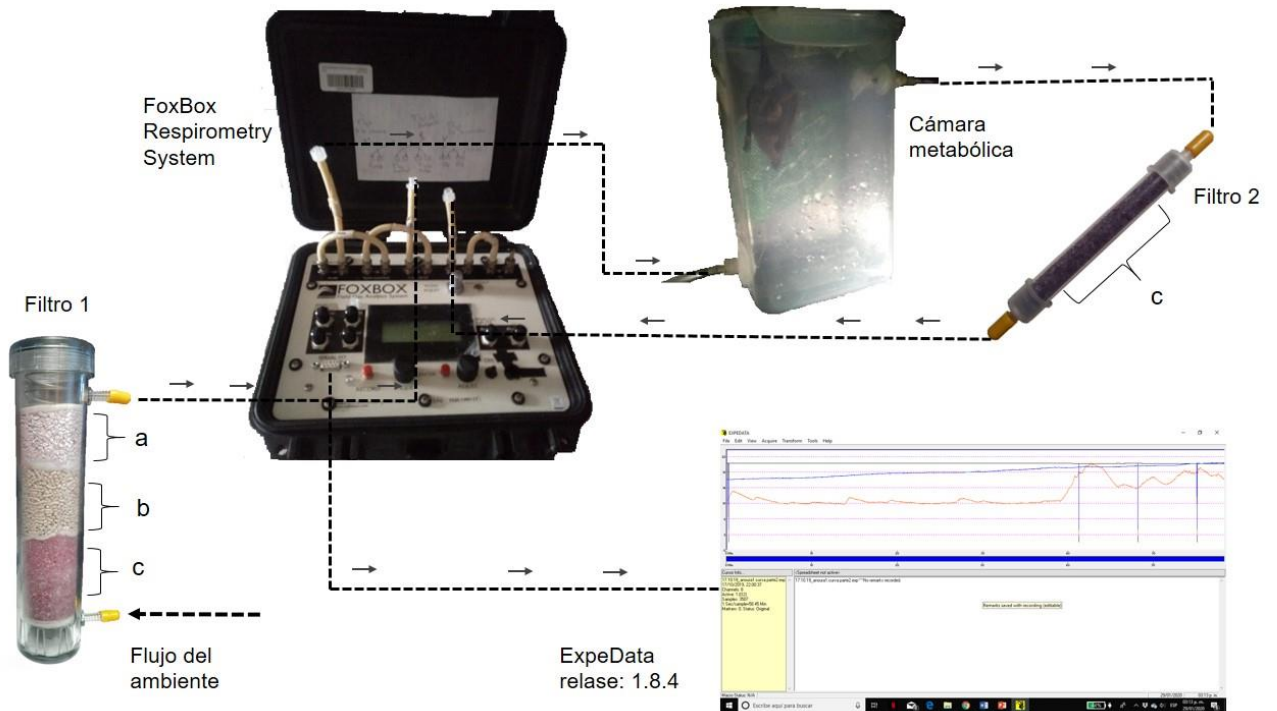
Para conocer el gasto energético de la especie de estudio, se calcularon siete curvas metabólicas a lo largo del año, siguiendo el mismo procedimiento que la medición de la TMB, a excepción de la temperatura ambiental, la cual vario de 13°C, la menor temperatura que pudo obtenerse, a 32°C, la mayor temperatura tolerada por los murciélagos; esto con el fin de describir toda la curva. Las mediciones fueron estimadas por la ecuación de Lighton (2008), ya antes descrita.

Cada mes cuenta con una curva metabólica a excepción de septiembre, en el cual se realizaron y son variables entre los meses. Las TMB son bastante cercanas a excepción de la del mes de mayo (línea en gris claro) que es mucho más alta, la TMB más baja es la del mes de diciembre (línea continua en color negro).



Grafica de las curvas metabólicas de la especie *A. geoffroyi* a lo largo del año

Anexo 2



El sistema de respirometría abierto permite un flujo de aire constante que proviene del ambiente, este pasa por el filtro 1, el cual se compone de drierita (a), silica gel (b) y ascarita (c), las dos primeras son usadas para absorber la humedad, mientras la tercera es para absorber el CO_2 proveniente del flujo de aire ambiental, esto permite tener medidas más exactas. El flujo de aire pasa al FoxBox y posteriormente a la cámara metabólica que tiene el individuo dentro, es importante esta se encuentre sellada herméticamente y sin fugas; posteriormente el flujo pasa por el filtro 2, que contiene únicamente silica gel (b), la cual absorbe la humedad proveniente de la cámara; finalmente el flujo de aire regresa nuevamente al FoxBox que cuenta con un sensor de CO_2 el cual mide la cantidad producida de este gas. El programa usado es ExpeData Release:1.8.4, Version: STANDAR.

14. PUBLICACIONES

*Resumen del Congreso 3er. Congreso sobre Biodiversidad
2-4 de Diciembre de 2019, Tlaxcala, México*

Efecto de la calidad energética del néctar sobre la Tasa Metabólica Basal (TMB) del murciélago *Anoura geoffroyi*

Rebeca Selene Miguel Méndez¹, Jorge Israel Ayala Berdón¹, Bibiana Montoya², Romeo Alberto Saldaña-Vázquez³

¹Laboratorio de Ecofisiología y Genética de quirópteros, UATx; ²Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC), UATx; ³Laboratorio de Artropodología y Salud, Facultad de Ciencias Biológicas, BUAP.

Los murciélagos nectarívoros obtienen la mayor parte de la energía que necesitan del azúcar contenido en el néctar. La disponibilidad del néctar puede variar entre especies de plantas y épocas climáticas. Se ha documentado que ante una disminución en la concentración del néctar, los murciélagos incrementan el volumen de consumo, esta respuesta se conoce como alimentación compensatoria. Sin embargo, algunas especies de animales presentan restricciones fisiológicas que pueden limitar la cantidad de energía obtenida del alimento a pesar de realizar alimentación compensatoria, como ocurre en *Anoura geoffroyi*. Ante este déficit energético los organismos deben desarrollar comportamientos y/o estrategias fisiológicas para guardar energía, una estrategia posible, y aun poco estudiada, es la reducción de metabolismo. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la concentración de azúcar en el néctar sobre la Tasa Metabólica Basal (TMB) del murciélago *A. geoffroyi* durante la temporada de verano, que es cuando esta especie presenta restricciones fisiológicas. Se realizaron seis curvas metabólicas para identificar la zona termoneutral (ZTN). Posteriormente, 6 individuos fueron mantenidos en jaulas de vuelo individuales y alimentados con soluciones de sacarosa al 5, 15 y 30%, durante tres días, para posteriormente medir su TMB, en la ZTN, por medio de respirometría. Hasta el momento, se ha encontrado que la ZTN cambia a lo largo del año: en los meses más fríos las ZTNs se ubican en temperaturas más bajas que en meses más cálidos en los meses más fríos. Los murciélagos *A. geoffroyi*, no disminuyeron su TMB aún en la dieta con calidad energética más baja (5%) demostrando que la reducción en la concentración del néctar, usada en este estudio, no fue suficiente para disminuir la TMB.