

# Eficiencia de vaciado de granos de polen en murciélagos frugívoros y frugívoros-omnívoros de la familia Phyllostomidae

*Trabajo de grado para optar al título de Bióloga*

**Autor:** Angelin Loaiza Pulido<sup>1\*</sup>

**Director:** Danny Rojas Martín, PhD<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Programa de Biología, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.

\* Correo electrónico: [ange1331@javerianacali.edu.co](mailto:ange1331@javerianacali.edu.co)

**Resumen:** Los murciélagos de la familia Phyllostomidae, esenciales en la polinización y la dispersión de semillas en ecosistemas neotropicales, incluyen especies preodominantemente frugívoras y omnívoras-frugívoras que consumen polen como fuente de nutrientes. Este estudio evaluó la capacidad de digestión de polen de *Hibiscus elatus* en cinco especies de murciélagos de dos gremios tróficos (frugívoros y omnívoros-frugívoros) para determinar diferencias interespecíficas e intergremiales en el tiempo de tránsito y retención del polen y su eficiencia de vaciado. Los resultados muestran que el tiempo de tránsito mínimo y el tiempo promedio de retención varían significativamente entre especies y gremios tróficos, siendo mayor en los omnívoros-frugívoros. No se encontraron diferencias significativas en la eficiencia de vaciado del polen entre especies ni entre gremios, lo que sugiere que el tiempo de retención no es el único factor que influye en la digestión del polen. Estos hallazgos refuerzan la hipótesis de que los frugívoros han desarrollado adaptaciones digestivas específicas para maximizar la extracción de nutrientes de una dieta frugívora. Futuras investigaciones deberían explorar la relación entre microbiota intestinal, actividad enzimática y eficiencia de vaciado en filostómidos.

**Palabras clave:** eficiencia digestiva, interacciones planta-animal, fisiología alimentaria, adaptaciones ecológicas, murciélagos neotropicales

**Abstract:** Phyllostomid bats, crucial for pollination and seed dispersal in Neotropical ecosystems, include predominantly frugivorous and omnivorous-frugivorous species that consume pollen for nutrients. This study assessed the pollen digestion capacity of *Hibiscus elatus* in five bat species from two trophic guilds (frugivores and omnivores-frugivores) to determine interspecific and interguild differences in pollen transit and retention times and vacuity efficiency. Results indicate significant interspecies and interguild variation in minimum transit time and mean retention time, with longer times observed in omnivores-frugivores. No significant differences were found in vacuity efficiency between species or guilds, suggesting that retention time alone does not influence pollen digestion efficiency. These findings support the hypothesis that frugivores have evolved specific digestive adaptations to optimize nutrient extraction from a fruit-based diet. Further studies should explore the relationship between gut microbiota, enzymatic activity, and vacuity efficiency in phyllostomid bats

**Keywords:** digestive efficiency, plant-animal interactions, feeding physiology, ecological adaptations, neotropical bats

## INTRODUCCIÓN

Los murciélagos juegan un rol crucial en los ecosistemas neotropicales, principalmente a través de la polinización y la dispersión de semillas, servicios ecosistémicos fundamentales que promueven la

diversidad de plantas y la regeneración de hábitats (Fleming *et al.*, 2009). En este contexto, la familia Phyllostomidae destaca por su gran diversidad de dietas, lo cual ha favorecido la evolución de comportamientos alimenticios especializados que facilitan interacciones estrechas con las plantas. Uno de los recursos florales empleados por varias especies de murciélagos es el polen (Howell, 1974; Law, 1992), una fuente de nutrientes que incluye proteínas, vitaminas y minerales. Sin embargo, acceder al contenido nutritivo del polen es un desafío debido a las cubiertas de exina e intina, estructuras altamente resistentes a la degradación enzimática (Stanley y Linskens, 1974). Se han propuesto diversos mecanismos para penetrar estas capas, como la ruptura mecánica, la inducción de germinación, el choque osmótico y la digestión enzimática (Johnson y Nicolson, 2001).

A pesar de la importancia ecológica de los murciélagos filostómidos y de su rol en la polinización, existe una laguna en la comprensión de los mecanismos fisiológicos involucrados en la digestión del polen por estas especies, especialmente en aquellas cuya dieta no está especializada en polen. Estudios previos han demostrado que murciélagos nectarívoros especializados, como *Glossophaga soricina*, presentan mayor eficiencia de extracción de polen en comparación con especies frugívoras generalistas o murciélagos polinívoros estacionales (Herrera y Martínez del Río, 1998; Mancina *et al.*, 2005). En el caso de las especies frugívoras, se ha observado que su capacidad de extraer nutrientes del polen es limitada, lo que puede estar relacionado con su adaptación a dietas predominantemente frugívoras. Sin embargo, hasta el momento se desconoce en gran medida cuál es la capacidad de digestión del polen en otras especies de frugívoros y omnívoros-frugívoros dentro de la familia Phyllostomidae. Uno de los ejemplos es *Carollia perspicillata*, un murciélago omnívoro-frugívoro cuya eficiencia de extracción polínica se espera que sea menor que la de los frugívoros o nectarívoros que interactúan con polen de forma regular (Ochoa-Sanz *et al.*, en preparación).

Este estudio explora la capacidad de digestión de polen en especies frugívoras y omnívoras-frugívoras de la familia Phyllostomidae, con el objetivo de identificar diferencias interespecíficas e intergremiales en la eficiencia de vaciado de polen. Comprender la capacidad de digestión de polen en distintas especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae proporciona una perspectiva sobre cómo las estrategias alimenticias han influido en la evolución de su fisiología digestiva (Datzmann *et al.*, 2010). Además, este conocimiento puede tener implicaciones para la conservación de murciélagos y plantas en ambientes tropicales, donde las presiones antrópicas y el cambio climático están alterando las interacciones ecológicas tradicionales (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2016). Los murciélagos con una mayor eficiencia en la digestión de polen pueden ser polinizadores más efectivos, desempeñando un rol crucial en el mantenimiento de la biodiversidad tropical (Kunz *et al.*, 2011). A nivel fisiológico, los estudios sobre la digestión de polen en murciélagos pueden contribuir a una mejor comprensión de las adaptaciones digestivas de este grupo, las cuales siguen siendo menos estudiadas en comparación con otros mamíferos (Schondube y Martínez del Río, 2003).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Especies de murciélagos

El estudio se realizó en los predios de la Fundación Ecotonos, ubicados en la parcelación Asofloresta, Dagua, Valle del Cauca (3°34'20.73''N -76°36'20.50''O). Se utilizaron redes de niebla con ojo de 2.5 cm, altura de 2 m y longitudes de 6, 9 y 12 m, para capturar murciélagos adultos no reproductivos de la familia Phyllostomidae. Las redes se activaron desde las 18:00 hasta las 00:00 horas durante 2 noches. Cada individuo capturado se identificó a nivel de especie, se pesó con una balanza de resorte (1 g de precisión) y se alojó en una jaula de 30 × 20 × 20 cm durante 2 noches. Los murciélagos se alimentaron con jugo de papaya la primera noche, para vaciar su contenido intestinal. En la segunda noche se le suministró polen a los murciélagos (ver más abajo). Finalizado el estudio, los

individuos fueron liberados cerca de los sitios de captura. Los murciélagos que se capturaron pertenecen a las especies *Carollia perspicillata* (cinco hembras), *Dermanura phaeotis* (un macho), *Enchisthenes hartii* (tres hembras y un macho), *Sturnira erythromos* (una hembra) y *Sturnira ludovici* (tres hembras). No fue posible capturar el mismo número de individuos para los dos sexos y para todas las especies. Las especies se clasificaron en dos gremios tróficos: frugívoros (todas las especies excepto *C. perspicillata*) y omnívoros-frugívoros (representado únicamente por *C. perspicillata*) (Ochoa-Sanz *et al.*, en preparación). La masa promedio ( $\pm$  desviación estándar) fue  $18.6 \pm 1.8$  g para *C. perspicillata*,  $14.0$  g para *D. phaeotis*,  $27.3 \pm 2.5$  g para *E. hartii*,  $20.0$  para *S. erythromos* y  $24.0 \pm 1.4$  g para *S. ludovici*.

## Especie de polen

Se empleó polen de *Hibiscus elatus*, un árbol de la familia Malvaceae que alcanza hasta 25 m de altura y 40 cm de diámetro a la altura del pecho, con flores grandes de color marrón rojizo que producen abundante polen nocturno (León y Alain, 1953; Francis y Weaver, 1988). Los granos de polen de *H. elatus* se han encontrado en el cuerpo y en las heces de diferentes especies de murciélagos filostómidos. Además, esta especie de planta es un recurso importante para murciélagos nectarívoros en temporadas secas (Mancina, 1998; Mancina *et al.*, 2006). Los granos de polen de *H. elatum* son esféricos, tectados, cuentan con numerosas espículas de  $10 \mu\text{m}$  en la superficie y con una exina de  $5 \mu\text{m}$  de ancho (Moncada y Salas, 1983).

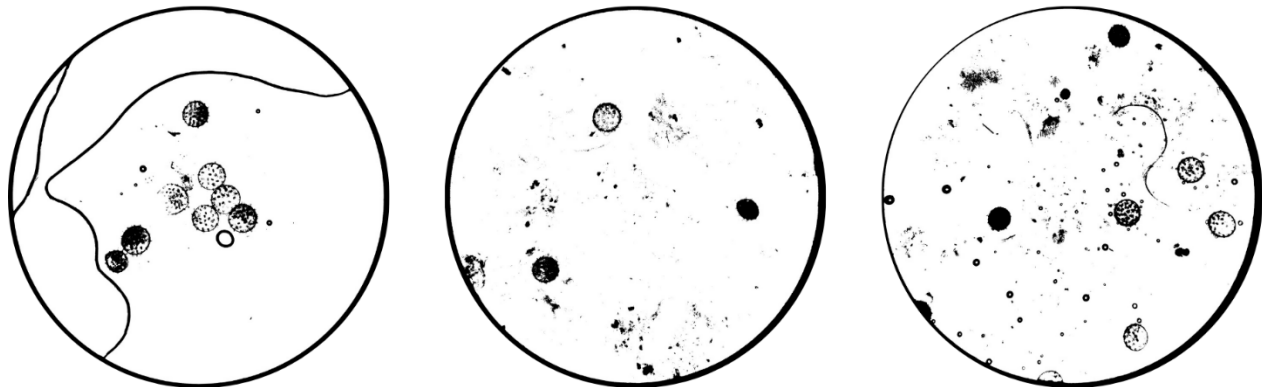
## Protocolo experimental

Se recolectaron anteras de *H. elatus* de 10 botones florales bien desarrollados. Las anteras se mantuvieron en refrigeración en bolsas de plástico con papel secante húmedo hasta el momento del experimento. Cuarenta minutos antes de iniciar el experimento, se prepararon dosis de polen diluidas en 2 ml de agua destilada. Aproximadamente 1 ml de esta mezcla se le administró a cada murciélago mediante una micropipeta, asegurando la llegada de la dosis a la región posterior de la cavidad oral. Durante el experimento se recogieron muestras fecales cada 30 minutos en las primeras 2 horas y cada 45 minutos en las siguientes 3 horas (Mancina *et al.*, 2005). Las muestras se almacenaron en tubos Eppendorf con agua destilada para su análisis posterior.

## Análisis de las muestras

Para diferenciar los granos de polen digeridos de los no digeridos se utilizó una tinción basada en el protocolo de Peterson *et al.* (2010). Por cada muestra (incluyendo la muestra de control, i. e., granos de polen tomados directamente de las anteras y no ingeridos por los murciélagos) se prepararon 4 laminillas: a cada una se le agregaron  $100 \mu\text{l}$  de la muestra y 3 gotas de la tinción. La laminilla era flameada con un mechero durante 30 segundos para permitir que la tinción se adhiriera a los granos de polen (Herrera y Martínez del Río, 1998; Peterson *et al.*, 2010). Sin embargo, la tinción no logró distinguir adecuadamente entre granos digeridos y no digeridos, ya que todos los granos adquirieron una coloración fucsia homogénea. A pesar de esta limitación, las muestras teñidas se observaron bajo un microscopio Olympus CX23, donde se realizaron registros fotográficos (bajo la misma intensidad luminosa) de los granos de polen que estaban presentes en la laminilla. Para el análisis de los granos vacíos en las muestras fecales, se empleó el software ImageJ v1.54k ajustando las fotografías a 8 bits en blanco y negro para identificar posibles granos vacíos. Al ajustar las fotografías se observaron granos de color negro (el contenido citoplasmático no fue vaciado) y granos de color blanco (el

contenido citoplasmático sí fue vaciado) (Fig. 1). En el control se estimó un porcentaje de granos vacíos de  $16.5 \pm 1.3$ .



**Figura 1.** Fotografías de granos de *Hibiscus elatus*, procesadas con el software ImageJ para la visualización y diferenciación de granos de polen vacíos (posiblemente digeridos).

### Análisis de datos

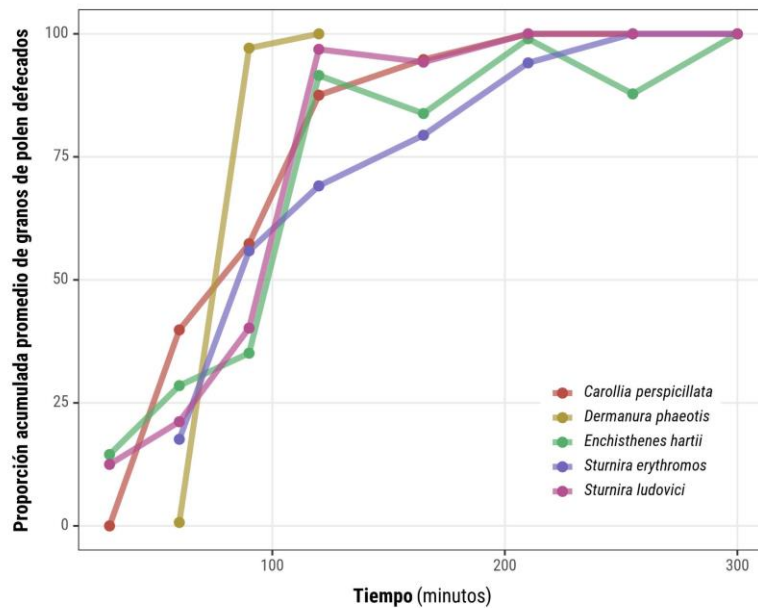
Se generaron curvas que representan el porcentaje acumulado de polen defecado a lo largo del tiempo para cada especie y gremio trófico. Además, se calculó el tiempo mínimo de tránsito (MGT) y el tiempo promedio de retención (MRT) del polen en el tracto gastrointestinal de cada individuo. El MGT se define como el tiempo desde la ingestión hasta la primera aparición de polen en las heces, mientras que el MRT representa el tiempo promedio de permanencia del polen en el tracto gastrointestinal (Herrera y Martínez del Río, 1998; Mancina *et al.*, 2005). Para realizar comparaciones interespecíficas y entre gremios, se estandarizaron los valores de MGT y MRT dividiéndolos por la masa corporal elevada a la potencia 0.25, siguiendo la relación masa-tasa de retención observada en vertebrados (Karasov, 1990). Las variables estandarizadas se identificaron como MGT\* y MRT\*. Además, para cada individuo se calculó el porcentaje de granos vaciados durante su tránsito por tracto gastrointestinal, restando el porcentaje de granos naturalmente vacíos al porcentaje de granos posiblemente vacíos presentes en las heces.

Los tiempos de tránsito y de retención del polen, así como la eficiencia en el vaciado del polen, se compararon entre especies y entre gremios tróficos mediante el cálculo de intervalos de confianza (IC) al 95% a partir de 9999 aleatorizaciones que se realizaron en cada caso con la biblioteca de R *boot* v1.3-30 (Canty y Ripley, 2023). Las posibles relaciones entre la proporción de polen vacío y los tiempos de tránsito y de retención se examinaron mediante pruebas de correlación *tau*. Los análisis y las figuras se realizaron con el software RStudio v2024.09.1+394 (RStudio team, 2024). Se utilizó un nivel de significación de 0.05.

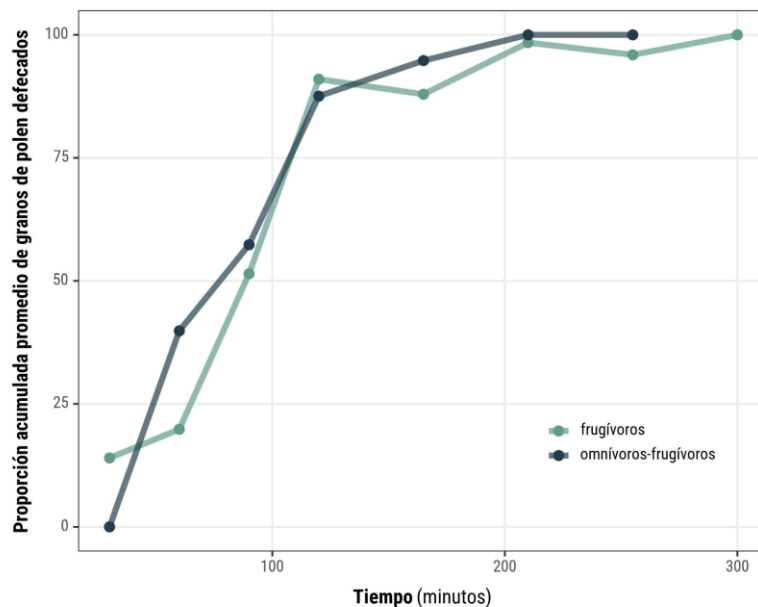
### RESULTADOS

Las especies muestran distintos patrones de defecación de los granos de polen a lo largo del tiempo (Fig. 2). Algunas especies como *Enchisthenes hartii* y *Sturnira ludovici* alcanzan rápidamente un porcentaje alto, lo que indica que podrían tener un tiempo de retención más corto o procesos digestivos más eficientes para liberar polen. Varias especies alcanzan casi el 100% del polen defecado alrededor de los 200 minutos, lo que sugiere un tiempo de retención similar.

A nivel de gremios tróficos, los frugívoros presentan una curva con una pendiente pronunciada al principio, lo que sugiere un vaciado de polen más rápido en las primeras etapas. Por otro lado, los omnívoros-frugívoros muestran un aumento más gradual y sostenido, lo que podría indicar una digestión más lenta o una mayor retención del polen (Fig. 3).



**Figura 2.** Porcentaje acumulado de granos de polen de *Hibiscus elatus* defecados por los individuos de cinco especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae.



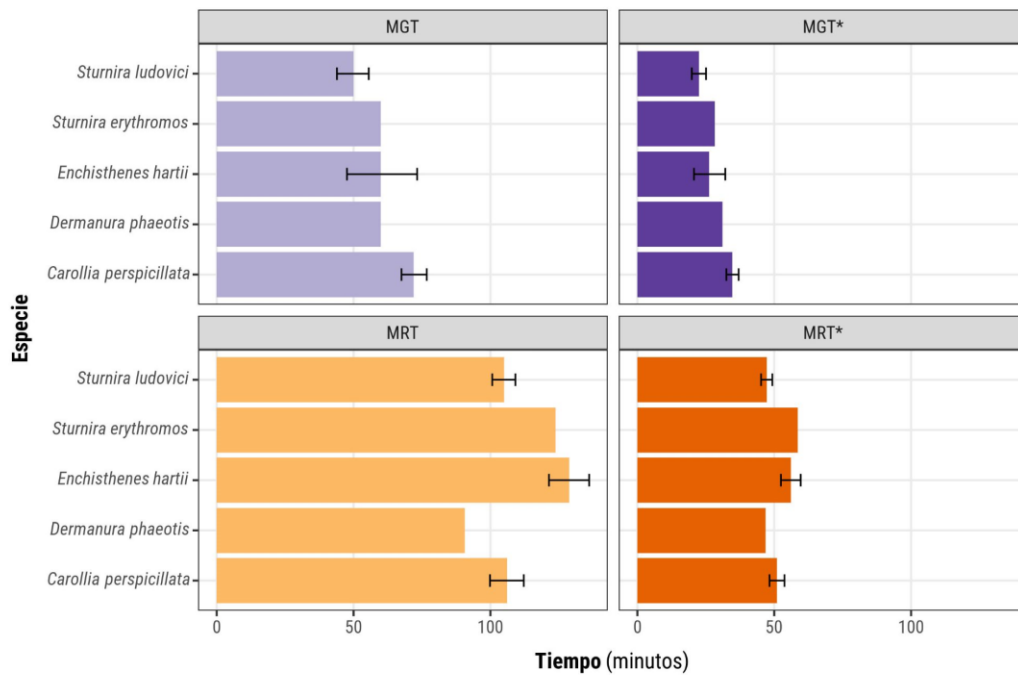
**Figura 3.** Porcentaje acumulado de granos de polen de *Hibiscus elatus* defecados por cinco especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae agrupadas en dos gremios tróficos.

Existen algunas diferencias significativas entre especies en el tiempo de mínimo de tránsito del polen por el tracto digestivo y en el tiempo promedio de retención, tanto para las variables originales como para las estandarizadas (Fig. 4). *Sturnira ludovici* presenta un tiempo mínimo de tránsito

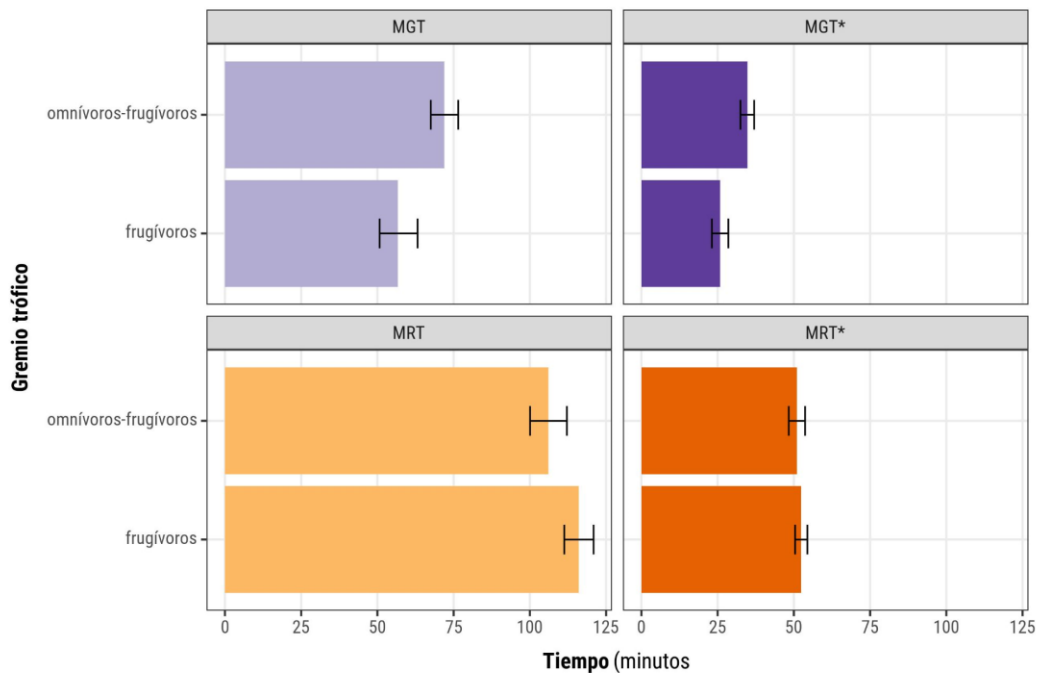
intestinal del polen un 30.6% menor (50.0 minutos, IC 95%: 43.9-55.6) en comparación con *Carollia perspicillata* (72.0 minutos, IC 95%: 67.5-76.7). No obstante, ninguna de estas especies difiere significativamente de *Enchisthenes hartii* (60.0 minutos, IC 95%: 47.6-76.2). Cuando se ajusta el tiempo mínimo de tránsito por la masa corporal, *Carollia perspicillata* presenta el valor más alto (34.7 minutos, IC 95%: 32.5-37.0), siendo un 53.5% mayor que el de *Sturnira ludovici* (22.6 minutos, IC 95%: 19.9-25.1) y un 31.9% mayor que el de *Enchisthenes hartii* (26.3 minutos, IC 95%: 20.7-32.1). Las diferencias entre estas dos últimas especies no son significativas. Por su parte, *Enchisthenes hartii* muestra el tiempo promedio de retención más prolongado en el intestino (128.8 minutos, IC 95%: 121.4-136.1), siendo 21.4% mayor que el de *Carollia perspicillata* (106.1 minutos, IC 95%: 99.8-112.2) y 22.7% mayor que el de *Sturnira ludovici* (105.0 minutos, IC 95%: 100.7-109.1). Entre estas dos últimas especies, no se observan diferencias significativas. El tiempo promedio de retención ajustado por la masa corporal es significativamente mayor en *Enchisthenes hartii* (56.1 minutos, IC 95%: 52.5-59.7), superando en un 18.6% a *Sturnira ludovici* (47.3 minutos, IC 95%: 45.2-49.3). No se observan diferencias significativas entre estas dos especies y *Carollia perspicillata* (51.0 minutos, IC 95%: 48.3-53.7).

El tiempo mínimo de tránsito del polen por el intestino es 27.1% mayor en el gremio de omnívoros-frugívoros (72.0 minutos, IC 95%: 67.5-76.5) en comparación con los frugívoros (56.7 minutos, IC 95%: 50.7-63.2) (Fig. 5). Al ajustar esta variable por la masa corporal, los omnívoros-frugívoros muestran un valor 34.7% mayor (34.7 minutos, IC 95%: 32.5-37.0) que los frugívoros (25.8 minutos, IC 95%: 23.1-28.5). Por otro lado, el tiempo promedio de retención del polen en el intestino es 9.4% mayor en los frugívoros (116.1 minutos, IC 95%: 111.3-120.9) que en los omnívoros-frugívoros (106.12 minutos, IC 95%: 100.1-112.3). Esta variable ajustada por la masa corporal es ligeramente mayor en los frugívoros, con un 2.7% más (52.4 minutos, IC 95%: 50.4-54.4) que en los omnívoros-frugívoros (51.0 minutos, IC 95%: 48.3-53.7).

Cuando se analiza la eficiencia en el vaciado de polen, la proporción de polen vacío varía entre 16.3% (IC 95%: 3.3-32.6) en *Sturnira ludovici* hasta 37.6% (IC 95%: 9.4-84.4) en *Dermanura phaeotis*. Sin embargo, no existen diferencias significativas entre las especies (Fig. 6). En general, los valores son moderados, lo que indica que una cantidad importante del polen permanece sin digerir completamente.

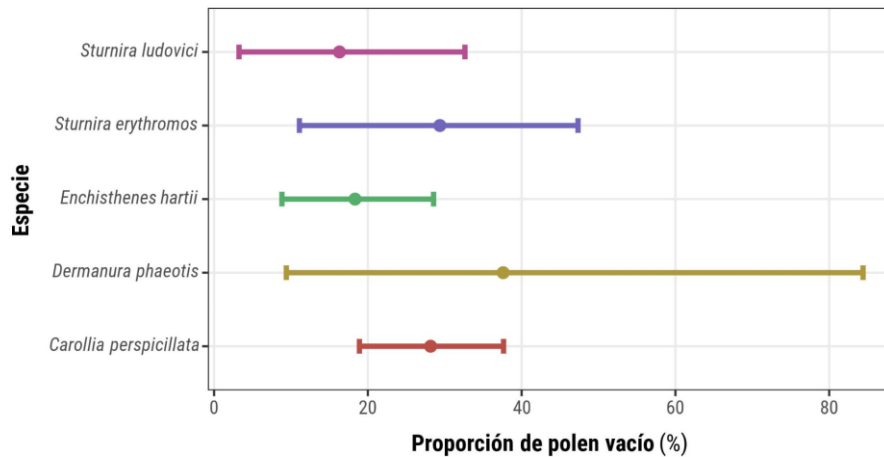


**Figura 4.** Variación del tiempo mínimo de tránsito (MGT y MGT\*) y del tiempo promedio de retención (MRT y MRT\*) de granos de polen de *Hibiscus elatus* en cinco especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. El asterisco indica que los valores se han estandarizado por la masa corporal de las especies. Los segmentos representan intervalos de confianza al 95%.



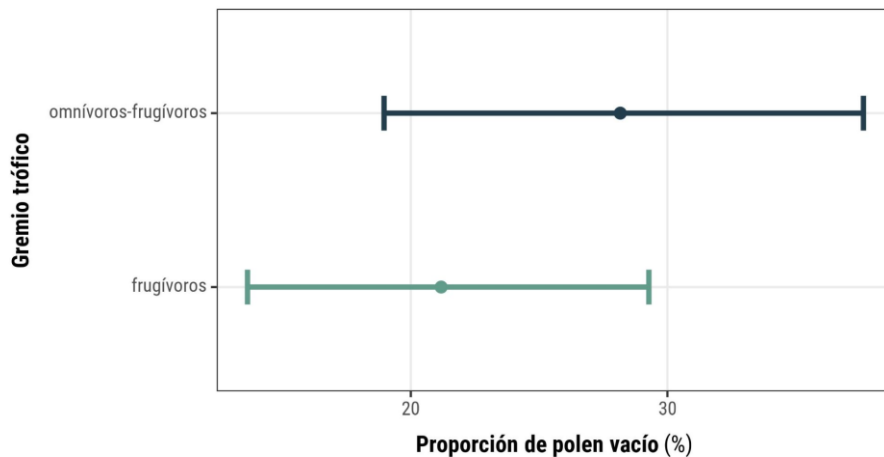
**Figura 5.** Variación del tiempo mínimo de tránsito (MGT y MGT\*) y del tiempo promedio de retención (MRT y MRT\*) de granos de polen de *Hibiscus elatus* en dos gremios tróficos de la familia

Phyllostomidae. El asterisco indica que los valores se han estandarizado por la masa corporal de las especies. Los segmentos representan intervalos de confianza al 95%.



**Figura 6.** Comparación de la proporción de granos de polen vacíos de *Hibiscus elatus* que fueron defecados por los individuos de cinco especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. Los segmentos indican el intervalo de confianza al 95%.

Por su parte, los omnívoros-frugívoros muestran una proporción de polen vacío de 28.2% (IC 95%: 19.0-37.6), ligeramente superior al de los frugívoros 21.2% (IC 95%: 13.6-29.3). Sin embargo, estas diferencias entre gremios tampoco son significativas (Fig. 7).



**Figura 7.** Comparación de la proporción de granos de polen vacíos de *Hibiscus elatus* que fueron defecados por cinco especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae, agrupadas en dos gremios tróficos. Los segmentos indican el intervalo de confianza al 95%.

Finalmente, no hay relaciones significativas entre los tiempos de tránsito y de retención y la proporción de polen vacío en las especies (Tabla 1) y en los gremios (Tabla 2) estudiados.

**Tabla 1.** Relación entre el porcentaje de granos de polen vacíos y los tiempos de tránsito (MGT y MGT\*) y retención (MRT y MRT\*) intestinales en tres especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. El asterisco indica la estandarización de los tiempos por la masa corporal de las especies.



	<i>Carollia perspicillata</i>		<i>Enchisthenes hartii</i>		<i>Sturnira ludovici</i>	
	$\tau$	<i>P</i>	$\tau$	<i>P</i>	$\tau$	<i>P</i>
MGT	0.37	0.063	0.30	0.192	0.05	0.862
MGT*	0.21	0.250	0.30	0.176	0.12	0.636
MRT	0.34	0.062	0.09	0.681	0.12	0.636
MRT*	0.34	0.062	0.25	0.264	0.12	0.636

**Tabla 2.** Relación entre el porcentaje de granos de polen vacíos y los tiempos de tránsito (MGT y MGT\*) y retención (MRT y MRT\*) intestinales en dos gremios tróficos de la familia Phyllostomidae. El asterisco indica la estandarización de los tiempos por la masa corporal de las especies.

	frugívoros		omnívoros-frugívoros	
	$\tau$	<i>P</i>	$\tau$	<i>P</i>
MGT	0.22	0.132	0.37	0.006
MGT*	0.25	0.0503	0.21	0.250
MRT	0.06	0.660	0.34	0.062
MRT*	0.17	0.178	0.34	0.062

## DISCUSIÓN

La eficiencia de vaciado de polen no varía significativamente entre las especies ni entre los gremios tróficos estudiados. En todos los casos, no se maximiza la digestión de los granos de polen ingeridos. Este patrón es consistente con una dieta más frugívora, en la cual no se requiere la máxima extracción de nutrientes del polen. Mancina *et al.* (2005) observaron un patrón similar en *Artibeus jamaicensis*, un murciélago frugívoro que lograban extraer solo entre el 33% y el 49% del contenido de los granos de polen. En el presente estudio, *Dermanura phaeotis* obtuvo una eficiencia de vaciado del 37.6%, dentro de este rango, mientras que *Carollia perspicillata* y *Sturnira erythromos* alcanzaron porcentajes cercanos al 33%. Aunque en este estudio no se capturaron especies nectarívoras (debido a sus bajas abundancias a causa de su alta especialización en la dieta), Herrera y Martínez del Río (1998) destacaron que la especialización en la dieta es crucial en la digestión del polen, donde murciélagos nectarívoros especializados muestran una mayor eficiencia debido a adaptaciones evolutivas específicas para la digestión de polen, mientras que los frugívoros generalistas presentan una capacidad limitada para su digestión.

Respecto al porcentaje acumulado de polen defecado, *Dermanura phaeotis* y *Sturnira ludovici* alcanzan rápidamente altos niveles de defecación, acercándose al 100% alrededor de los 100 minutos. Este patrón indica un tiempo de tránsito intestinal corto, lo cual puede reflejar adaptaciones digestivas para la rápida expulsión del polen, permitiendo una rápida renovación del contenido intestinal y una mayor frecuencia de alimentación. Por su parte, *Carollia perspicillata* muestra un aumento más gradual en la proporción de polen defecado, lo que sugiere una mayor retención intestinal, posiblemente para maximizar la extracción de nutrientes en una dieta de frutas y polen. Los frugívoros, en conjunto, presentan una curva de defecación más pronunciada al inicio y alcanzan proporciones acumuladas de polen defecado en menor tiempo que los omnívoros-frugívoros, lo que podría ser una adaptación para procesar y digerir rápidamente los frutos, su principal recurso alimenticio (Karasov y Martínez del Río, 2007).

La diferencia en el tiempo mínimo de tránsito entre especies parece estar asociada a adaptaciones fisiológicas específicas. *Sturnira ludovici*, con un MGT significativamente menor que *Carollia perspicillata*, podría tener un tracto digestivo optimizado para un tránsito rápido, lo cual es ventajoso en entornos con recursos alimenticios de disponibilidad fluctuante (Herrera *et al.*, 2001; Dumont, 1999). *Carollia perspicillata*, en cambio, consume una alta proporción de frutas de bajo contenido de fibra, lo que justificaría un tránsito más prolongado para optimizar la extracción de nutrientes. El tiempo promedio de retención más prolongado observado en *Enchisthenes hartii* podría estar relacionado con una estrategia que maximiza la extracción de nutrientes y agua en ambientes con recursos de calidad variable, mediante una mayor actividad de fermentación y enzimática en su sistema digestivo (Voigt *et al.*, 2008).

El tiempo de tránsito ajustado por la masa corporal en *Carollia perspicillata* fue más alto que en *Sturnira ludovici*, lo que sugiere que, a pesar de su tamaño, la especie retiene el alimento por más tiempo como estrategia que le permite extraer la mayor cantidad de energía de su dieta rica en azúcares (Schondube *et al.*, 2001). Por otra parte, el tiempo promedio de retención ajustado por la masa corporal fue más alto en *Enchisthenes hartii*, lo cual implica una digestión prolongada orientada a maximizar la asimilación de nutrientes. Esta estrategia es crucial para especies que dependen de alimentos de baja calidad o disponibilidad irregular (Voigt y Kelm, 2006). Las diferencias en la retención intestinal también se pueden asociar con la composición de la microbiota y la eficiencia en la extracción de nutrientes (Carrillo-Araujo *et al.*, 2015).

La falta de correlación significativa entre los tiempos de tránsito y retención y la proporción de polen vacío sugiere que el tiempo en el tracto digestivo no es el único factor que influye en la eficiencia de vaciado del polen. Esto es consistente con estudios previos que muestran que la estructura del polen y la presencia de enzimas digestivas específicas son factores determinantes en la digestión del polen (Herrera y Martínez del Río, 1998; Mancina *et al.*, 2005). Es posible que *Hibiscus elatus* no sea un recurso común para estas especies de murciélagos, lo que podría explicar la baja eficiencia de vaciado que se observa independientemente del tiempo de retención. La estructura y el tamaño de los granos de polen de *H. elatus*, que alcanzan los 70-80  $\mu\text{m}$ , también puede reducir la eficiencia de extracción, limitando la digestión en especies sin adaptaciones específicas para este tipo de polen (Law, 1992).

Los resultados de este estudio sugieren que los frugívoros han desarrollado adaptaciones digestivas específicas que maximizan la absorción de nutrientes en una dieta principalmente frugívora, mientras que los omnívoros-frugívoros muestran un tiempo de tránsito más prolongado que refleja una estrategia digestiva adaptada a una dieta más diversa y compleja (Karasov, 1990; Voigt *et al.*, 2008). La menor correlación entre el tiempo de retención y la eficiencia de extracción en frugívoros sugiere que otros factores, como la microbiota intestinal y la actividad enzimática, también podrían influir en la digestión del polen y los nutrientes de las frutas (Carrillo-Araujo *et al.*, 2015).

Finalmente, la falta de correlaciones significativas entre el tiempo de retención y la proporción de polen vacío puede deberse a la variabilidad en la capacidad individual y las diferencias de adaptación a la dieta, así como a factores experimentales como el estrés de los murciélagos en cautiverio. Estos hallazgos resaltan la necesidad de futuras investigaciones que incluyan una gama más amplia de especies y el uso de métodos analíticos para entender mejor los mecanismos digestivos en murciélagos filostómidos. Estos métodos podrían consistir en un análisis bromatológico que permita cuantificar la cantidad de exina e intina, vitaminas y proteínas en el polen antes de ser ingerido y después de la defecación para conocer de manera directa el aprovechamiento del polen dentro del sistema digestivo de cada gremio trófico, o mediante la ejecución de estudios de digestibilidad *in vitro* permitiría conocer la actividad enzimática.

## AGRADECIMIENTOS

Especialmente quiero agradecer a mi director de tesis Danny Rojas Martín, por sus observaciones, retroalimentaciones y colaboración para la ejecución de la investigación. Agradezco también al docente Daniel Osorio por su apoyo económico para la elaboración de las jaulas y las sugerencias que contribuyeron a una buena ejecución del trabajo de campo. Al RojasLab y al semillero de investigación InteracTropic también les agradezco por la financiación y por los aportes para la resolución de los problemas que se presentaron. Finalmente, agradezco a mis padres, mi bisabuela, mi tío, mi hermana, mis amigos más cercanos y a mi pareja por su motivación, apoyo y confianza en mí y en mi trabajo. Y también agradezco a los evaluadores por sus comentarios y aportes que fueron de ayuda para mejorar el manuscrito.

## REFERENCIAS

- Canty, A., Ripley, B. (2023). boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-28.
- Carrillo-Araujo, M., Taş, N., Alcántara-Hernández, R. J., Gaona, O., Schondube, J. E., Medellín, R. A., Jansson, J. K., Falcón, L. I. (2015). Phyllostomid bat microbiome composition is associated to host phylogeny and feeding strategies. *Frontiers in Microbiology*, 6:447.
- Datzmann, T., von Helversen, O., Mayer, F. (2010). Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae: Glossophaginae): Reconstructions based on maximum likelihood and Bayesian approaches. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48(4), 317-326.
- Dumont, E. R. (1999). The effect of food hardness on feeding behavior in frugivorous bats (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 80(4):1207-1219.
- Fleming, T. H., Geiselman, C., Kress, W. J. (2009). The evolution of bat pollination: A phylogenetic perspective. *Annals of Botany*, 104(6), 1017-1043.
- Francis J.K., Weaver F.L. 1988. Performance of *Hibiscus elatus* in Puerto Rico. *Commonwealth Forestry Review* 67(4):327–38.
- Herrera, L. G., Martínez Del Rio, C. (1998). Pollen Digestion by New World Bats: Effects of Processing Time and Feeding Habits. *Ecology*, 79(8), 2828–2838.
- Herrera, M., Korine, C., Fleming, T. H. (2001). Dietary implications of intraguild competition among frugivorous bats. *Oecologia*, 129(4):287-296.
- Howell, D. J. (1974). Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology A. Comparative Physiology*, 48:263-276.
- Johnson, S. A., Nicolson, S. W. (2001). Pollen digestion by flower-feeding Scarabidae: protea beetles (Cetoniini) and monkey beetles (Hopliini). *J Insect Physiol*, 47, 725–733.
- Karasov, W. H. (1990). Digestion in birds: Chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in Avian Biology*, 13, 391–415.
- Karasov, W. H., Martínez del Río, C. (2007). *Physiological Ecology: How Animals Process Energy, Nutrients, and Toxins*. Princeton University Press.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1-38.
- Law, B. S. (1992). Physiological factors affecting pollen use by Queensland blossom bats, *Syconycteris australis*. *Functional Ecology*, 6:257-264.
- León H., Alain H. *Flora de Cuba*. Vol. III, Dicotiledoneas: Malpighiaceae a Malvaceae. La Habana: Contribuciones del Museo de Historia Natural del Colegio La Salle; 1953.
- Mancina, C. A. (1998). Adiciones a la ecología y morfología de *Phyllonycteris poeyi* y *Monophyllus redmani* clinedaphus (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae). *Poeyana*, 466, 1–10.

- Mancina, C. A., Portilla, O. L., Ramírez, M. E. (2005). Pollen digestion by nectarivorous and frugivorous Antillean bats. *Acta Chiropterologica*, 7(1), 55-60.
- Mancina, C., Garcia Rivera, L., Hernández, F., Muñoz, B., Sánchez, B., Capote, R. (2006). Las plantas pioneras en la dieta de aves y murciélagos de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario, Cuba. *Acta Botánica Cubana*, 193, 14-20.
- Moncada, M., Salas, E. (1983). Polen de las plantas melíferas en Cuba. La Habana (Cuba): CIDA.
- Ochoa-Sanz, D. M., Villalobos, F., Rojas, D. (en preparación). Efecto de la dieta en los patrones de diversificación de los murciélagos de la familia Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera).
- Peterson, R., Slovin, J. P., Chen, C. (2010). A Simplified Method for Differential Staining of Aborted and Non-Aborted Pollen Grains. *International Journal of Plant Biology*, 1(2): e13. <https://doi.org/10.4081/pb.2010.e13>
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., Tschapka, M. (2016). Bats of Costa Rica: A Field Guide. University of Texas Press.
- RStudio Team (2024). RStudio: Integrated Development Environment for R (Version 2024.09.1+394). RStudio, PBC, Boston, MA. URL: <http://www.rstudio.com/>.
- Schondube, J. E., Herrera-M, L. G., Martínez del Rio, C. M. (2001). Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology*, 104(1):59-73.
- Schondube, J. E., Martínez Del Rio, C. (2003). The evolution of diet specialization in nectar-feeding birds and bats. *Ecology*, 84(4), 1052-1062.
- Stanley, R. G., Linskens, H. F. (1974). Pollen: Biology, Biochemistry, and Management. Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-65905-8>
- Voigt, C. C., Kelm, D. H. (2006). Host preferences of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) on Neotropical mammals. *Journal of Mammalogy*, 87(2), 407-419.
- Voigt, C. C., Kelm, D. H., Visser, G. H. (2008). Field metabolic rates of phytophagous bats: do small bats have higher energy expenditures than small non-flying mammals? *Journal of Comparative Physiology B*, 178(5):557-566.