

El murciélago de vientre verde



HÉCTOR GÓMEZ DE S VA GARZA

La simbiosis es la fuerza epigenética más importante en la evolución de los seres vivos, así como la influencia principal en el origen de las células eucarióticas y directa o indirectamente, en el origen de los organismos multicelulares. También es responsable de la colonización de la

superficie terrestre por medio de asociaciones microbianas como los estromatolitos y las asociaciones de plantas con

vertebrados, y los animales en general, necesitan respirar el oxígeno que los organismos fotosintéticos producen, y a su vez, los vertebrados espiran el bióxido de carbono que aquéllos requieren para la fotosíntesis. Por lo tanto, animales y organismos fotosintéticos son eslabones de un ciclo de retroalimentación de los gases respiratorios. Son ejemplos de asociaciones animal-planta más específicas la asociación de corales con zooxantelas y la de euglenas con clorofíceas. Sin embargo, prácticamente no existen asociaciones en las que un vertebrado obtenga toda o la mayor parte de su energía de un mutualista fotosintético.

hongos (los líquenes y las micorrizas). Sin embargo, las asociaciones mutualistas entre vertebrados y organismos fotosintéticos generalmente son difusas. Por ejemplo, se sabe, desde el descubrimiento del oxígeno por Lavoisier en 1777, que los ver-

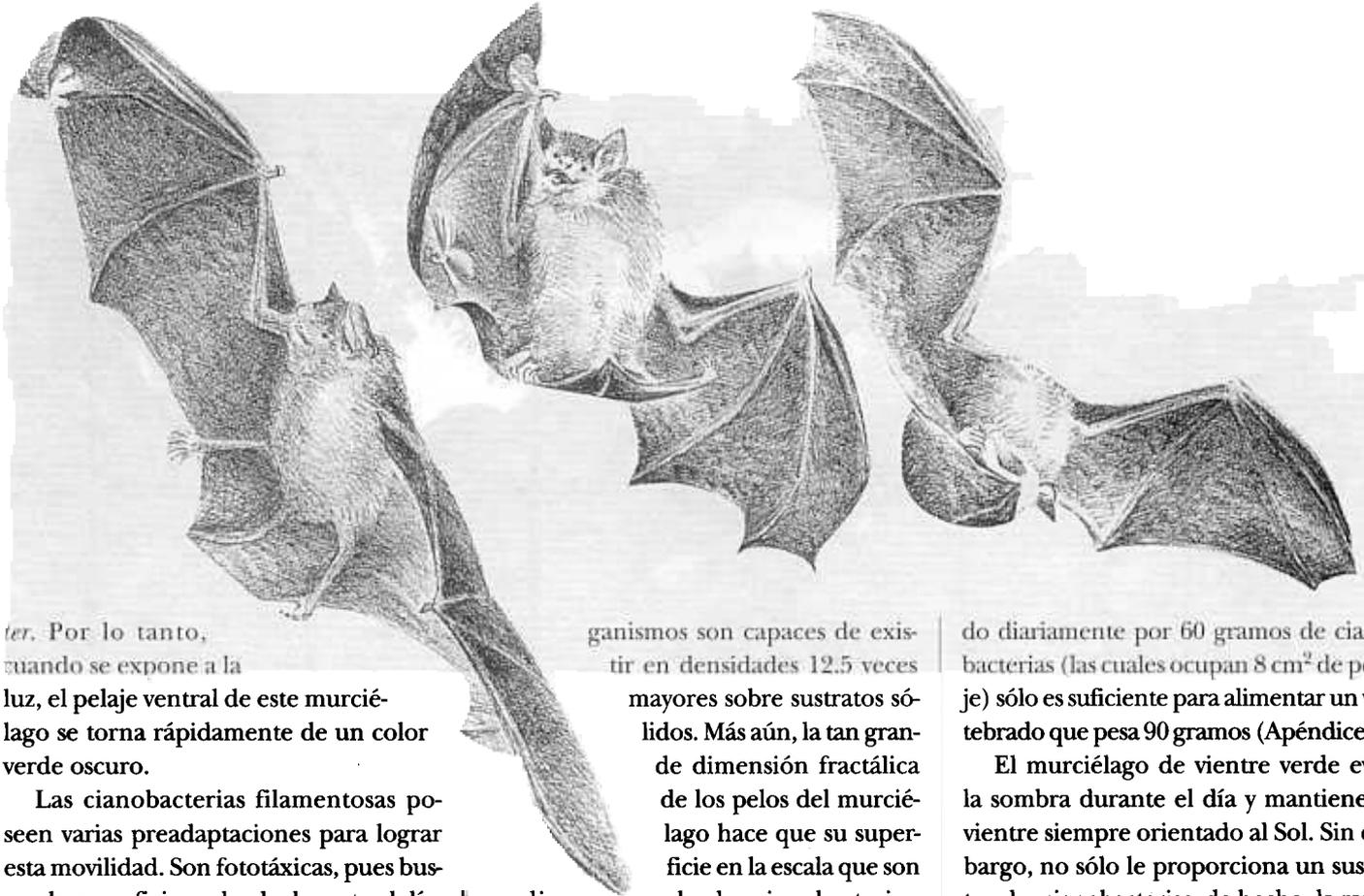
de manera análoga a los perezosos (*Bradypodidae*) que albergan las cianobacterias *Trichophilus* y *Cyanoderma*. Debido a que su metabolismo es tan bajo, el perezoso necesita asolearse para calentar su cuerpo y las cianobacterias aprovechan este momento para realizar la fotosíntesis. Pero este murciélago no sólo obtiene protección por la coloración verde (críptica) que le otorgan las cianobacterias, como lo hace el perezoso, sino que también obtiene de ellas la mayor parte de su alimento.

Historia natural

El murciélago de vientre verde pertenece al orden Megachiroptera, y como la mayoría de sus parientes, pasa el día colgado de las ramas expuestas al Sol en lo alto de los árboles de las selvas, formando colonias de varias decenas de individuos. Esta especie ha desarrollado pelaje largo y denso para protegerse del calentamiento excesivo, al igual que otros quirópteros que pasan el día expuestos al Sol (Jones 1972). El pelaje, por el hecho de ser largo y denso, proporciona una superficie fractálica que en una escala de micrómetros, representa una extensión enorme para el desarrollo de colonias de cianobacterias (éstas aún no han sido nombradas formalmente). Mientras el murciélago descansa, las bacterias se deslizan de las bases de sus pelos para colocarse de 0 a 5 mm de sus puntas. Estas cianobacterias se mueven a 500 micrómetros/min, lo cual las colocan entre las más rápidas que se conocen, junto con *Oscillatoria* y *Flexibac-*

El único ejemplo conocido de lo anterior es el murciélago verde, que alberga cianobacterias en su pelo,





ter. Por lo tanto, cuando se expone a la luz, el pelaje ventral de este murciélago se torna rápidamente de un color verde oscuro.

Las cianobacterias filamentosas poseen varias preadaptaciones para lograr esta movilidad. Son fototáxicas, pues buscan la superficie asoleada durante el día. Su movilidad por deslizamiento se efectúa mediante la producción de abundante mucílago con un elevado contenido de carbono. Es este mucílago, una sustancia de desecho de las cianobacterias, el que sirve como alimento del murciélago durante las horas tempranas de la noche, cuando, como a menudo hacen los quirópteros, limpian su pelaje enérgicamente con la lengua.

Uno de los pocos vertebrados, además de este murciélago, que sólo se alimenta de cianobacterias, es el flamenco menor *Phoeniconaias minor*. El que el flamenco menor subsista con una dieta compuesta únicamente por cianobacterias señala que esto es posible para un vertebrado hasta de 1750 gramos de peso corporal. El tamaño del murciélago de vientre verde es mucho menor.

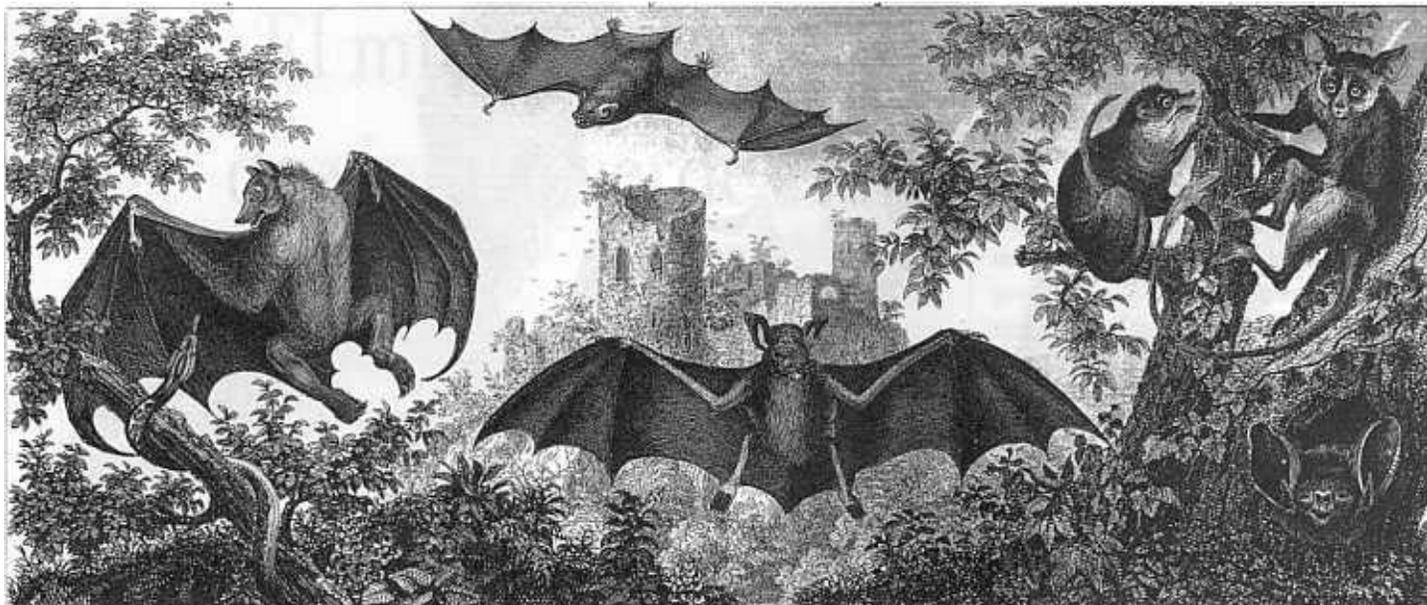
El flamenco menor se alimenta de 60 gramos de cianobacterias al día. Tal cantidad de cianobacterias puede existir en cada 8.76 m² de la superficie de algunos lagos donde habitan. Pero estos microor-

ganismos son capaces de existir en densidades 12.5 veces mayores sobre sustratos sólidos. Más aún, la tan grande dimensión fractálica de los pelos del murciélago hace que su superficie en la escala que son las cianobacterias, sea 800 veces mayor que la superficie en la escala a la que acostumbramos medir. Por lo tanto, en el pelaje del murciélago las cianobacterias se encuentran a 10 000 veces la densidad a la que se encuentran en los lagos donde se alimentan los flamencos. Un murciélago que tuviera 8.8 cm² de pelaje (el murciélago de vientre verde tiene aproximadamente esa superficie de pelaje en la superficie ventral del cuerpo), tendría una población de cianobacterias suficiente como para alimentarse por un día, si tuviera aproximadamente el mismo peso que un flamenco (véase Apéndice 1).

Sin embargo, el murciélago de vientre verde no se alimenta de las cianobacterias en sí, sino del mucílago que producen diariamente para desplazarse hacia la superficie de los pelos, y de otras secreciones de las cianobacterias (como la B12 y otras vitaminas). Estas sustancias a su vez contienen 10% de la materia orgánica de los organismos. Por lo tanto, el contenido alimenticio del mucílago produci-

do diariamente por 60 gramos de cianobacterias (las cuales ocupan 8 cm² de pelaje) sólo es suficiente para alimentar un vertebrado que pesa 90 gramos (Apéndice 2).

El murciélago de vientre verde evita la sombra durante el día y mantiene su vientre siempre orientado al Sol. Sin embargo, no sólo le proporciona un sustrato a las cianobacterias, de hecho, la razón por la que aquellas se concentran en el vientre no sólo radica en que el murciélago lo exponga al Sol, sino que también les proporciona sustancias minerales para su crecimiento. Las cianobacterias de los murciélagos son capaces de fijar nitrógeno (al igual que la mayoría de las cianobacterias). Sin embargo, requieren de una fuente adicional de compuestos orgánicos nitrogenados en solución y minerales como potasio, azufre, fosfato, magnesio, hierro y cantidades traza de boro, molibdeno, cobre, cobalto, zinc y manganeso. En este caso, las obtienen de la orina del murciélago pues cuando éste orina, el líquido moja el pelo del vientre. De hecho, en esta parte existe un triángulo de pelos que están orientados al revés de lo normal; estos pelos apuntan hacia la cabeza, no hacia la cola. Debido a esta orientación, y a la posición diurna de los murciélagos, con la cabeza hacia abajo, la orina fluye y se distribuye más homogéneamente sobre el pelaje de la superficie ventral del animal, al contra-



rio del perezoso, en el que los pelos que capturan el agua de lluvia se juntan y encauzan el agua al ápice, de donde escurre al suelo; en el murciélago la orina es depositada en el ápice de un triángulo y los pelos la encauzan para cubrir la mayor superficie posible.

La orina de los murciélagos es muy rica precisamente en los elementos minerales que necesitan las cianobacterias. La explicación de este fenómeno se encontró cuando se estudió la actividad nocturna de estos animales, y de hecho, también explica por qué estos murciélagos son los únicos quirópteros cuyos incisivos crecen toda la vida.

Normalmente, en la primera parte de la noche (por lo general 2-2.5 horas) los murciélagos lamen sus partes ventrales continuamente, las que han quedado cubiertas por mucílago debido a la actividad bacteriana durante el día. Después sigue un periodo variable (1-2 horas) en que los murciélagos se desplazan unos a otros de sus perchas, cortejan a su pareja y en general emiten un rango muy amplio de vocalizaciones. Posteriormente, la colonia se levanta en vuelo y todos los individuos vuelan al unísono hacia las paredes de roca volcánica cercanas a la colonia. Aquí, entran en una cueva y cada

uno aterriza sobre un punto de la pared o el techo, agarrándose fuertemente con las garras de las patas y las alas (los Megachiroptera tienen dos garras en el ala), y después raspa la roca con sus incisivos. Tragan las partículas de roca, y a veces también lamen la roca para recoger el polvo producido por la fricción de los dientes. Así se explica por qué los incisivos de esta especie crecen toda la vida, como los de los roedores (esta característica también les sirve como defensa). La lengua de esta especie está especializada: contiene papilas vueltas hacia atrás igual que en aves y murciélagos nectarívoros —en un caso, es una adaptación para aumentar el número de granos de roca que se ingieren, en el otro, aumenta el número de granos de polen ingeridos. Sin embargo, los nectarívoros normalmente poseen lenguas angostas mientras que el murciélago de vientre verde posee una lengua ancha; sin duda esto se explica porque éste no tiene la restricción de introducir su lengua en un tubo, y mientras más ancha sea su lengua se puede ingerir mayor cantidad de minerales.

La roca de estos cerros es basáltica, una roca extrusiva, oscura, alcalina y rica en minerales ferromagnesianos, en especial biotita — $K(Mg,Fe)_3(AlSi_3O_{10})(OH)_2$ — y

cacoxenita — $Fe_4(PO_4)_3(OH)_3,12H_2O$). Estos minerales, en gran parte excretados por el murciélago, nutren a las colonias de cianobacterias que albergan. Sin embargo, el basalto, como toda roca ígnea, también es rica en silicatos. Dado que las cianobacterias no utilizan los silicatos, éstos se depositarían en la punta de los pelos de los murciélagos si se excretaran en la orina junto con los demás minerales; y si esto así sucediera ¡los murciélagos se empezarían a convertir en estalactitas!

Los silicatos son compuestos relativamente poco solubles e inertes; sin embargo, el tratamiento con ácido clorhídrico libera los cationes con los cuales la sílica forma compuestos. De esta manera, el ácido clorhídrico del estómago de los murciélagos libera los elementos de las partículas ingeridas. Esta reacción tiene como resultado la formación de un ácido ortosilícico gelatinoso, el cual es defecado por el murciélago. Estas heces, al perder 90% de su agua, se convierten en sílica gel y se acumulan en el suelo abajo del árbol que usa la colonia de murciélagos, secando la capa superficial del suelo abajo del árbol, y así impiden la germinación de plántulas. En teoría, se debe crear un gradiente hídrico en el suelo que provoca un flujo de agua por capilaridad desde el subsue-



lo. Sin embargo, en la práctica los excrementos se hidratan rápidamente (porque existe una elevada humedad junto a los cuerpos de agua cerca de los cuales se encuentran las colonias). El aparato digestivo del murciélago de vientre verde se ha degenerado, con excepción del estómago.

La evaporación de la orina en el pelaje del vientre ayuda a evitar el sobrecalentamiento al que ésta sujeto el murciélago por sus hábitos heliófilos. Esta especie pierde mucha agua en sus excrementos y en su orina. Casi todos los murciélagos, cuya dieta tiene un contenido elevado de electrolitos, generalmente producen una orina concentrada y tienen riñones especializados con asas de Henle largas. No es el caso del murciélago de vientre verde. Al contrario, depende de la proximidad de cuerpos de agua para su sobrevivencia. Esto explica por qué siempre se han encontrado dormideras a orillas de lagos y ríos (cf. párrafo anterior). Después de su sesión de nutrición nocturna, la colonia regresa a su dormidera. De allí, los individuos bajan a beber de la superficie del cuerpo de agua varias veces desde poco antes del amanecer hasta la tarde. El agua consumida aumenta el peso de este murciélago, ya elevado a causa de los 60 gramos de cia-

nobacteria, y por tanto aumenta el gasto energético del vuelo, por lo que es necesario que los vuelos para aguar sean cortos. Este balance de consumo y esfuerzo requerido para conseguirlo es similar a las "decisiones" que están involucradas en el forrajeo óptimo por parte de todo tipo de animal, con la diferencia de que en este caso no varía la calidad de la sustancia ingerida. Por lo tanto, aquí hay una situación natural de forrajeo óptimo simplificado, y amerita mayores estudios.

El murciélago representa un alimento potencial altamente nutritivo para cualquier animal omnívoro o carnívoro. Sin embargo, está fuera del alcance de la mayoría por el simple hecho de que pasa el día colgado de las puntas de las ramas más altas del dosel, por lo que sólo las aves rapaces pueden alcanzar los murciélagos en lo alto de los árboles. Por pertenecer al orden Megachiroptera, el murciélago poseía preadaptaciones que lo ayudaron a hacer frente a esta forma de depredación: por una parte, viven en colonias, y por otra, la especie posee ojos grandes y buena visión diurna, como es común en murciélagos que pasan el día en lugares expuestos. A estas características se han añadido dos adaptaciones únicas entre los Megachiroptera: un sistema

social basado en un anillo de centinelas en el perímetro de la dormidera de la colonia, e incisivos que crecen toda la vida, para defensa.

El murciélago es monógamo. La pareja pasa el día en la misma rama o en ramas adyacentes, y se lamen unos a otros en las primeras horas de la noche. Las parejas forman el núcleo de la colonia. Sus hijos del año anterior (generalmente dos) se ubican en ramas periféricas; son los centinelas. Ladran al ver aproximarse un depredador potencial, y entonces todos los centinelas juntos atacan a su presunto depredador, tratando de morderlo con sus incisivos afilados hasta que se aleje. De noche, los centinelas utilizan la ecolocación para detectar depredadores. Al igual que en los otros Megachiroptera que tienen ecolocación, ésta tiene menor resolución que en los Microchiroptera; sin embargo, es suficiente para identificar depredadores y para evitar choques con otros murciélagos durante sus movimientos nocturnos.

En la época de crianza, los machos desarrollan pelos en la superficie anterodorsal de las alas (la parte que está expuesta al sol en el ala plegada) como característica sexual secundaria, y éstos rápidamente se llenan de cianobacteria.

Apéndice 1

Brown (1973) relata que los flamencos menores, y en menor proporción las otras especies que se alimentan de cianobacterias, llegan a alimentarse de por lo menos "10 toneladas de cianobacterias por acre, al año" en el Lago Nakuru de Kenya. Mis razonamientos posteriores, derivados del dato anterior, son: $(10 \text{ ton/acre}) / (4046.86 \text{ m}^2/\text{acre}) = 0.0025 \text{ ton/m}^2$. Esto equivale a 25000 g/m^2 , o 0.25 g/cm^2 . Ésta es la cantidad de cianobacterias disponibles en el lago por año. Esto, dividido entre 365 días/año, equivale a $0.000684931 \text{ g/cm}^2$ por día. Si el flamenco requiere 60 g/día , entonces lo puede encontrar en $(60 \text{ g/día}) / (0.0007 \text{ g/cm}^2/\text{día})$, o sea en 87600.06482 cm^2 , o sea 8.76 m^2 . Pero en sustratos sólidos, las cianobacterias se pueden encontrar a 12.5 veces dicha densidad (esta cifra es muy probable, porque en el agua del lago, por definición, se encuentran diluidas. Adicionalmente, la superficie del pelaje es 800 veces mayor que la superficie del cuerpo, encima del cual, por su dimensión fractálica se halla el pelaje, (por comparación, un gramo de arcilla del tipo montmorillonita tiene un área superficial de 800 m^2 a la escala relevante de los coloides del suelo; dado que un gramo de arcilla mide mucho menos de 1 cm^2 , su área superficial entonces es más de $80\,000\,000$ de veces mayor que su superficie a la escala en las que estamos acostumbrados a medir. Claro, la escala de coloides del suelo es 0.001 mm y la de cianobacterias es 10 veces mayor, además de que la montmorillonita es seguramente más compleja que el pelo, porque cada pelo es bidimensional, por lo que considero que la cifra de 800 veces es un cálculo generoso). Finalmente, $(8.76 \text{ m}^2 / [12.5 \times 800]) \times 10\,000 \text{ cm}^2/\text{m}^2$, equivale a 8.76 cm^2 .

Apéndice 2

Nagy (1987; Tabla 2) menciona que el requerimiento nutricional de un ave en kJ/día tiende a ser 10.9 veces su masa elevada al 0.64, con r^2 de 0.907. El requerimiento nutricional de mamíferos euterios, también en kJ/día, tiende a ser 3.35 veces su masa elevada a 0.813, con r^2 de 0.967. Por lo tanto, si el flamenco menor pesa, en promedio, 1750 gramos, entonces sus requerimientos alimenticios, que se supone son satisfechos por sus 60 gramos al día de cianobacterias, son 1276 kJ/día (usando la primer fórmula). Pero si el mucilago equivale a sólo 10%, entonces el mucilago de 60 gramos de cianobacterias produce 129.7 kJ/día. Si utilizamos este valor en la fórmula de los euterios y despejamos el peso, entonces resulta que el peso de un euterio que se alimenta de 129.7 kJ/día equivale a: $\text{Peso} = \text{antilog} (1/0.813) \times \log (129.7/3.35) = 89.7699 \text{ gramos}$.

Uno de los pocos vertebrados, además del murciélago, que se alimenta enteramente de cianobacterias es el flamenco menor *Phoeniconaias minor*. Comparado con una especie de flamenco que se alimenta de invertebrados acuáticos, y tomando en cuenta la relación alométrica de requerimiento alimenticio y peso corporal, se puede calcular que las cianobacterias son 2.888 veces más nutritivas que los invertebrados acuáticos (Apéndice 1a); por otra parte, los invertebrados acuáticos son igual de nutritivos que los insectos (citados). Por lo tanto, las algas son más o menos tres veces más nutritivas que los insectos. La figura 1 muestra de manera esquemática algunas de las adaptaciones que debió adquirir el antepasado hipotético del murciélago de vientre verde, tras el establecimiento de su asociación mutualista con cianobacterias.

La función de esta adaptación es evidente, ya que ambos sexos cambian su comportamiento de limpieza. En esta época, las hembras lamen a los machos y viceversa. Los requerimientos energéticos más elevados de las hembras durante la gestación y lactancia se ven compensados por el aumento de la superficie fotosintética de los machos. Las crías adquieren de la madre sus cianobacterias durante la lactancia, periodo en el cual permanecen

adheridos al pecho de la hembra durante gran parte de la noche. Cuando los adultos dejan la dormidera para ingerir minerales durante la medianoche, dejan a sus crías vigiladas por algunos centinelas. O'Farrel y Studier (1975) encontraron un comportamiento similar en *Myotis thysanodes*, excepto que en éste los adultos que se quedan protegiendo las crías son hembras nodrizas. En el murciélago de vientre verde, aparentemente,

los centinelas que permanecen en la dormidera se turnan noche tras noche.

Desde que Tuttle y Stevenson (1982) mencionaron que los factores principales que determinan la duración de la gestación en murciélagos son la temperatura y la disponibilidad de alimento, el estudio de la gestación en murciélagos se ha vuelto un estudio de las variaciones intraespecíficas en la gestación. Sin embargo, en otros mamíferos la gestación es una función escalar de la masa, aunque la varianza es grande ($r^2=0.66$; Peters, 1983); por lo tanto, especies de murciélagos de masas diferentes, sujetos a un mismo microclima, deben mostrar esta correlación (suponiendo que ambas encuentran alimento de cantidad y calidad cercanas a los valores óptimos) y especies de la misma masa deben tener periodos similares de gestación. Sería interesante comparar la duración del periodo de gestación del murciélago de vientre verde con otras especies simpátricas que también duermen expuestas. Por el momento, sólo es posible mencionar que la gestación del murciélago de vientre verde es relativamente corta para un animal homeotérmico de su masa, ya que se calcula en x días. Por otra parte, es más larga que en los Microchiroptera de la misma masa, porque las crías, como en todos los Megachiroptera, tienden a nacer más desarrollados, aunque tengan sólo entre 15 y 20% del peso de la madre. En el murciélago de vientre verde el peso es de alrededor de 20 gramos.

El murciélago de vientre verde es monoéstrico, con una sola camada al año (generalmente dos crías en cada camada, como en los Megachiroptera grandes). El contraste con otros quirópteros cuyo alimento está disponible durante todo el año, los cuales tienden a ser poliéstricos, aparentemente se debe a su relativamente gran tamaño y estado avanzado de desarrollo al nacer.

Durante el periodo de lactancia, el macho ya no lame directamente el vientre de la hembra, sino el dorso de las crías,

ya que éstas se encuentran unidas al vientre de la hembra. Cuando las crías se independizan la hembra se queda con una población muy reducida de cianobacterias, pero vuelve a adquirirlas del macho. En esta época, el macho frota en su dormidera la superficie anterodorsal de sus alas contra el vientre de su pareja. De esta manera, están emparentadas todas las cianobacterias poseídas por una familia de murciélagos de vientre verde excepto durante el primer año de una pareja. Por lo tanto, será posible estudiar las relaciones genealógicas entre individuos y colonias de murciélagos de vientre verde por medio del estudio de las relaciones filogenéticas de sus cianobacterias.

El murciélago de vientre verde tiene un metabolismo basal más bajo que el de *Roussetus*, un murciélago frugívoro de la misma masa. Este valor es ligeramente menor (diferencia no significativa) que el valor esperado de la curva de Kleiber para esa masa. Ningún murciélago insectívoro alcanza esa masa, pero todas las especies en la que se ha medido el metabolismo quedan significativamente por debajo de esta curva. Lo anterior confirma la eficacia de una dieta basada en mucílago producido por cianobacterias.

El estudio de la historia natural del murciélago de vientre verde ha demostrado por qué esta especie tiene requerimientos ecológicos tan especializados: sus dormideras siempre están en la parte más alta del dosel de un árbol, el cual se debe encontrar muy cerca de la orilla de un cuerpo de agua, y sólo habita regiones con terreno quebrado formado por rocas basálticas.

El murciélago de vientre verde probablemente es una "especie clave" (keystone species) en este ecosistema, pues con sus excrementos evita la germinación de plántulas debajo del árbol donde se encuentran sus colonias. Además, es probable que la existencia de las "cuevas enigmáticas" cuya formación los geó-

logos no han podido explicar, y que contienen gran cantidad de fauna endémica, sea el resultado de la actividad milenaria de colonias de murciélagos royendo y lamiendo las rocas. Por último, el ser humano puede aprovechar la producción de guano de las colonias de estos quirópteros, pues se puede utilizar directamente como silica gel para combatir la humedad.

Bibliografía

- Arem, J. 1973. *Rocks and Minerals*. Bantam Books, Toronto.
- Borowitzka, M.A. 1988a. "Vitamins and fine chemicals from micro-algae", en M.A. Borowitzka y J.L. Borowitzka (eds.), *Micro-algal Biotechnology*. Cambridge University Press, pp. 153-196.
- Borowitzka, M.A. 1988b. "Algal growth media and sources of algal cultures", en M.A. Borowitzka y J.L. Borowitzka (eds.), *Micro-algal Biotechnology*. Cambridge University Press, pp. 456-465.
- Brown, L. 1973. *The Mystery of the Flamingos*. East African Publishing House, Nairobi.
- Burchard, R.P. 1980. "Gliding motility of bacteria", en *Bioscience* 30: 157-162.
- Del Hoyo, J., A. Elliott y J. Sargatal (eds.) 1992. *Handbook of Birds of the World*. Tomo I, Lynx Edicions, Barcelona.
- Eisenberg, J.F. 1983. "Behavioral adaptations of higher vertebrates to tropical forests", en F.B. Golley (ed.) *Tropical Rain Forest Ecosystems A. Structure and Function*. Elsevier Scientific Publishing Company, Elsevier, pp. 267-278.
- Grzimek, B. (ed.) 1978. *Grzimek's animal life encyclopedia*. Vol. 11. Van Nostrand Reinhold.
- Jones, C. 1972. "Comparative ecology of three pteropid bats in Rio Muni, West Africa", en *Journal of Zoology* 167: 353-370.
- MacMillen, R.E. 1972. "Water economy of nocturnal desert rodents", en *Symposium of the Zoological Society of London*, 31:147-174.
- Montgomery, G.G. y M.E. Sunquist. 1978. "Habitat selection and use by two-toed

and three-toed sloths", en G.G. Montgomery (ed.) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press. Washington, pp. 329-359.

- Nagy, K.A. 1987. "Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds", en *Ecological Monographs* 57(2): 111-128.
- O'Farrel, M.J. y E.H. Studier. 1975. "Population structure and emergence activity in *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in northeastern New Mexico", en *American Midland Naturalist* 93:368-376.
- Paerl, H.W., B.M. Bebout, S.B. Joyce y D.J. DesMara, 1993. "Microscale characterization of dissolved organic matter production and uptake in marine microbial mat communities", en *Limnology-Oceanography* 38:1150-1161.
- Peters, R.H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press.
- Selwood, P.W. 1954. *General Chemistry*. Henry Holt & Company, Nueva York.
- Sibly, R.M. 1981. "Strategies of digestion and defecation", en C.R. Townsend, y P. Calow (eds.) *Physiological Ecology: an Evolutionary Approach to Resource Use*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 109-139.
- Tuttle, M.D. y D. Stevenson. 1982. "Growth and survival of bats", en T.H. Kunz, (ed.) *Ecology of Bats*. Plenum Press, Nueva York y Londres, pp. 105-150.
- Walter, M.R. 1983. "Archean stromatolites: evidence of the earth's earliest benthos", en J.W. Schopf (ed.) *Earth's Earliest Biosphere: its Origin and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, pp. 183-213.
- Wilson, D.E. 1979. "Reproductive patterns", en R.J. Baker, J.K. Jones, Jr., y D.C. Carter (eds.) *Biology of Bats of the New World: Family Phyllostomatidae*. Parte III. Special Publications of the Museum, Texas Tech University, Lubbock 16, pp. 317-378.

Héctor Gómez de Silva Garza
Centro de Ecología, UNAM

