

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Morfología Funcional de Ala en 41 Especies de  
Murciélagos Filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae)  
y su Relación con Hábitos Alimentarios, Estrategias  
de Forrajeo y Tipo de Bosque.

*Willy Pineda Lizano*

Trabajo para optar por el grado de Licenciatura en Biología

Campus Universitario "Rodrigo Facio"

Costa Rica

2007

Morfología funcional del ala en 41 especies de murciélagos (Phyllostomidae) y su relación con hábitos alimentarios, estrategias de forrajeo y tipo de bosque.

Se estudio la morfología alar de 486 individuos representantes de 41 especies de 5 subfamilias (Chiroptera: Phyllostomidae) en 15 localidades de Junio del 2005 a Junio del 2006. Los murciélagos se capturaron utilizando de 2 a 4 redes de niebla de las 18:00 a las 22:00 horas. Se tomaron 3 fotografías digitales en sucesión de cada individuo de cada especie. En cada una de estas se midieron 11 parámetros aerodinámicos mediante el programa ANALYSIS (Longitud del Brazo Alar, Longitud de la Mano Alar, Área del Brazo Alar, Área de la Mano Alar, Envengadura Alar, Área Alar, Índice de Aspecto, Carga Alar, Proporción de la longitud de la punta, Proporción del Área de la punta del Ala e Índice de la Forma de la Punta del Ala. Además se digitalizaron 19 puntos anatómicos homólogos en cada una de las 3 fotografías de las 41 especies capturadas mediante los programas tpsDig, tpsUtil y tpsRelw.

Se realizo un análisis Warp utilizando estos puntos. Este análisis puede subdividirse en un Componente Uniforme que describe cambios globales en la forma del ala y Componente No Uniforme que describe cambios de pequeña escala dentro de área estudiada y representa gráficamente la dirección y magnitud de los componentes o variables que explican la mayor cantidad de variabilidad de los datos (Warps Relativos). Para todos los análisis se utilizó una configuración consenso de los 19 puntos de cada una de las 3 fotografías disponibles de cada individuo. Se realizaron Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) y pruebas a posteriori de Tukey-Kramer entre los 11 factores aerodinámicos entre las 5 dietas (animalívoros, frugívoros, nectarívoros, omnívoros, hemátófagos), entre las estrategias de forrajeo en los animalívoros (ataque desde percha, vuelo continuo y estrategia mixta), en los nectarívoros (migratorias y residentes) y en los tamaños de los frugívoros (grandes, medianos y pequeños). Además, se realizó Análisis Multivariado (MANOVA) y pruebas a posteriori de Tukey-Kramer entre los factores aerodinámicos entre las poblaciones de Bosque Tropical Lluvioso y Bosque Tropical Seco de 6 especies de murciélagos Phyllostómidos. Todos los análisis se realizaron con los programas STATISTICA y SYSTAT.

Se encontraron diferencias significativas en los parámetros aerodinámicos morfológicos entre los murciélagos de 5 diferentes gremios alimentarios (Wilks' lambda=0,22819,  $F_{44,5495,7}=58,881$ ,  $p=0,00001$ ), entre los murciélagos frugívoros agrupados según tamaño (murciélagos frugívoros pequeños, medianos y grandes) (Wilks' lambda=0,034342,  $F_{26, 2146}=362,86$   $p=0,00001$ ), entre las especies de murciélagos nectarívoros agrupadas según categoría de residentes o migratorias (Wilks' lambda=0,09025,  $F_{12, 151}= p=0,00001$ ), entre las especies de murciélagos animalívoros agrupadas según estrategia de forrajeo: ataque desde percha, vuelo continuo y estrategia mixta (Wilks' lambda=0,01232,  $F_{24, 194}= p=0,00001$ ). Asimismo se encontraron diferencias significativas en la morfología alar entre las poblaciones de bosque seco y bosque lluvioso de las 6 especies analizadas (*Artibeus jamaicensis*, *Chiroderma villosum*, *Glossophaga commissarisi*, *Glossophaga soricina*, *Sturnira lilium* y *Sturnira ludovici*).

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

MORFOLOGÍA FUNCIONAL DEL ALA EN 41 ESPECIES DE MURCIÉLAGOS  
FILOSTÓMIDOS (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) Y SU RELACIÓN  
CON HÁBITOS ALIMENTARIOS, ESTRATEGIAS DE FORRAGEO  
Y TIPO DE BOSQUE.

WILLY PINEDA LIZANO

TESIS PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA.

CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO"

COSTA RICA

2007

INTEGRANTES TRIBUNAL EXAMINADOR

  
\_\_\_\_\_  
Ph.D. VIRGINIA SOLIS ALVARADO  
DIRECTORA  
ESCUELA DE BIOLOGÍA

  
\_\_\_\_\_  
Ph.D. GILBERT BARRANTES MONTERO  
DIRECTOR DE TESIS

  
\_\_\_\_\_  
Ph.D. JOSÉ MANUEL MORA BENAVIDES  
ASESOR DE TESIS

\_\_\_\_\_  
Ph.D. RICHARD K. LAVAL BUGG  
ASESOR DE TESIS

  
\_\_\_\_\_  
MSc. FEDERICO BOLAÑOS VIVES  
PROFESOR INVITADO

  
\_\_\_\_\_  
BACH. WILLY PINEDA LIZANO

## DEDICATORIA

A mi Madre y a mi Padre.

## AGRADECIMIENTOS

De Corazón le agradezco a toda mi familia por el apoyo constante a lo largo de estos años. Gracias Madre y Padres por apoyarme en esta "utopía" de ser biólogo. Utopía que nos atrevimos a creer y que nos enfrenta a los biólogos en el diario intento de hacer ciencia en un país como Costa Rica. Muchas gracias Padre y Madre por toda la ayuda, especialmente por el ejemplo constante, por creer y por estar siempre ahí. A mis hermanos y hermanas por la inagotable ayuda, especialmente por esos días en los que me enseñaron a "echar para adelante juntos". A amigos de toda la vida su constante ayuda durante los últimos años.

Innumerables son las personas que han contribuido de distintas maneras en la realización de esta tesis. A GB le agradezco su apoyo, amistad y ejemplo. A Richard por la amistad y por ser una referencia constante hacia donde mirar. A José Manuel por el apoyo durante la carrera y en la parte final de esta tesis. Le agradezco a Maritza ("Mari") porque sin ella, probablemente esta tesis no vería la luz. A todas las personas que tanto en el trabajo de campo como en la creación de esta tesis intervinieron en mi favor, entre ellas: Felipe Sol, Federico Villalobos, Inga Geipel, Eduardo Chacón, Mahmood Sassa, Federico Bolaños, Guido Saborío, Jorge Picado, Esteban Bermúdez, César Sánchez, Branko Hilje, Marcela Fernández, Karla Barquero, Ragde Sánchez, Melqui Gambas, Mariano Soley, Marcela Peña, Natalia Alfaro, Irene Trejos, Sofía Trigueros, Maureen Kluesener, Melania Fernández, Sabine Spehn, Giselle Roldán, Francisco Durán, Julio Sánchez, Paola Beita y Marjorie. En La Tirimbina le agradezco a Emmanuel y a Cheo por la ayuda en la captura de murcis.

Agradezco enormemente a Elizabeth K. V. Kalko y Marco Tschapka por su amistad, su apoyo, su confianza, su paciencia, así como por el equipo y por ser mis "tutores virtuales" desde Ulm. A Inga Geipel por su apoyo constante y por su excelente dibujo base del ala de un murciélago Filostómido.

Muy especialmente le agradezco a Bernal Rodríguez Herrera por enseñarme el mundo secreto de los murciélagos, por su amistad de todos estos años, por sus consejos y por compartir su enorme conocimiento acerca de los murciélagos de Costa Rica.

## ÍNDICE GENERAL

<i>DEDICATORIA</i> .....	<i>ii</i>
<i>AGRADECIMIENTOS</i> .....	<i>iii</i>
<i>ÍNDICE GENERAL</i> .....	<i>iv</i>
<i>ÍNDICE DE FIGURAS</i> .....	<i>vi</i>
<i>ÍNDICE DE CUADROS</i> .....	<i>xi</i>
<i>RESUMEN</i> .....	<i>xiii</i>
<i>RESUMEN</i> .....	<i>xiii</i>
<i>1. Justificación</i> .....	<i>1</i>
<i>2. Antecedentes</i> .....	<i>3</i>
<i>3. Marco Teórico</i> .....	<i>7</i>
<i>4. Objetivos</i> .....	<i>10</i>
<i>5. Métodos</i> .....	<i>11</i>
<b>5.1. Áreas de Estudio</b> .....	<b>11</b>
<b>5.2 Análisis de Datos</b> .....	<b>12</b>
5.2.1 Morfometría Clásica.....	12
5.2.2 Análisis Warp.....	14
<b>5.3 Análisis Estadístico</b> .....	<b>17</b>
<i>6. Resultados</i> .....	<i>18</i>
<b>6.1. Morfología alar en murciélagos filostómidos y su relación con hábitos alimentarios y estrategias de forrajeo</b> .....	<b>18</b>
6.1.1. Morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos.....	18
6.1.2. Morfología alar en cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos.....	23
6.1.3. Morfología alar en murciélagos Filostómidos frugívoros.....	27
6.1.3.1. Análisis de la morfología alar en los murciélagos Filostómidos frugívoros.....	27
6.1.3.2. Morfología alar en murciélagos Filostómidos frugívoros según su tamaño.....	29
6.1.4. Morfología alar de los murciélagos Filostómidos nectarívoros residentes y migratorios.....	31
6.1.5. Morfología alar de los murciélagos Filostómidos animalívoros.....	33
<b>6.2. Morfología alar según tipo de bosque en seis especies de murciélagos Filostómidos</b> .....	<b>36</b>
<i>7. Discusión</i> .....	<i>43</i>
7.1. Morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos.....	43
7.2. Morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos de cinco gremios alimentarios.....	49
7.3. Morfología alar en los murciélagos Filostómidos frugívoros.....	53
7.4. Morfología alar en murciélagos Filostómidos frugívoros según tamaño.....	54
7.5. Morfología alar en los murciélagos Filostómidos nectarívoros según estrategia de forrajeo.....	56
7.6. Morfología alar en los murciélagos Filostómidos animalívoros.....	59
7.7. Morfología alar según tipo de bosque en seis especies de murciélagos Filostómidos.....	62

<i>8. Conclusiones</i> .....	65
<i>FIGURAS</i> .....	67
<i>CUADROS</i> .....	110
<i>LITERATURA CITADA</i> .....	118
<i>ANEXOS</i> .....	123
Anexo I. Sitio y elevación de captura de murciélagos Filostómidos de Junio del 2005 a Junio del 2006.	
Anexo II. Descripción de los Puntos de Análisis del ala de los murciélagos Filostómidos.	

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Estructuras, áreas y parámetros medidos en cada una de las tres fotografías del ala derecha de cada individuo de cada especie capturada de murciélago Filostómido (AAW=Área del Brazo Alar, AHW=Área de la Mano Alar, LAW= Longitud del Brazo Alar, LHW=Longitud de la Mano Alar, WS=Envergadura). Dibujo por Inga Geipel.....	67
Figura 2. Puntos morfológicos seleccionados digitalizados de las fotografías del ala de los murciélagos Filostómidos utilizados para el análisis de la forma y estructura mediante el Análisis Warp. Ver Anexo II para una descripción de los puntos.....	67
Figura 3. Carga Alar (WL) vs Índice de Aspecto (AR) de 41 especies de murciélagos Filostómidos. b. según gremio alimentario. Especies de Carollinae: CP=Carollia perspicillata, CC=Carollia castanea. Especies de Phyllostominae: LB=Lophostoma brasiliensis, LS=Lophostoma silvicolum, MM=Macrophyllum macrophyllum, MH=Micronycteris hirsuta, MMIC=Micronycteris microtis, MMIN=Micronycteris minuta, MC=Mimon crenulatum, PD=Phyllostomus discolor, PH=Phyllostomus hastatus, TS=Tonatia saurophila, TC=Trachops cirrhosus, MN=Micronycteris nicefori, VS=Vampyrum spectrum. Especies de Glossophaginae: AG=Anoura geoffroyi, GS=Glossophaga commissarisi, GC=Glossophaga soricina, HU=Hylonycteris underwoodi, LR=Lonchophylla robusta. Especies de Stenodermatinae: AA=Artibeus aztecus, AI=Artibeus intermedius, AJ=Artibeus jamaicensis, AL=Artibeus lituratus, AP=Artibeus phaeotis, AT=Artibeus toltecus, AW=Artibeus watsoni, CS=Centurio senex, CT=Chiroderma trinitatum, CV=Chiroderma villosum, EA=Ectophylla alba, EA=Enchistenes hartii, MMA=Mesophylla macconnellii, PHE=Platyrrhinus helleri, SLI=Sturnira lilium, SLU=Sturnira ludovici, SM=Sturnira mordax, UB=Uroderma bilobatum, VN=Vampyressa nymphaea, VP=Vampyressa pusilla. Especies de Desmodontinae: DR=Desmodus rotundus.....	68
Figura 4. Factores 1 y 2 del análisis de Componentes Principales (PCA) de 11 parámetros aerodinámicos (4a) DE 41 especies de murciélagos Filostómidos y según gremio alimentario (4b). Ver Figura 3 para simbología de las especies.....	70
Figura 5. Componente Uniforme del análisis warp de la variación en la morfología alar en 5a) 41 especies de murciélagos Filostómidos y según 5b) gremio trófico. Ver Figura 3 para simbología de las especies. ....	71
Figura 6. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	72
Figura 7. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	72
Figura 8. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	73
Figura 9. Componente No-Uniforme del análisis warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Valores para warp relativos 1 y2 según especie 9a) y 9b) según gremio trófico. Ver Figura 3 para simbología de las especies.....	74

Figura 10. Componente No-Uniforme del análisis warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Valores para warp relativos 1 y 3 según especie 10a) y 10b) según gremio trófico. Ver Figura 3 para simbología de las especies. ....	75
Figura 11. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. ....	75
Figura 12. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	76
Figura 13. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	76
Figura 14. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	77
Figura 15. Componente No-Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Valores para Warps relativos 1 y 2 (15a) y valores para Warps relativos 1 y 3 (15b). ....	78
Figura 16. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Especies de Carrollinae: CP=Carollia perspicillata, CC=Carollia castanea. Especies de Phyllostominae: MH=Micronycteris hirsuta, Especies de Stenodermatinae: AA=Artibeus aztecus, AI=Artibeus intermedius, AJ=Artibeus jamaicensis, AL=Artibeus lituratus, AP=Artibeus phaeotis, AT=Artibeus toltecus, AW=Artibeus watsoni, CS=Centurio senex, CT=Chiroderma trinitatum, CV=Chiroderma villosum, EA=Ectophylla alba, EA=Enchistenes hartii, MMA=Mesophylla macconnellii, PHE=Platyrrhinus helleri, SLI=Sturnira lilium, SLU=Sturnira ludovici, SM=Sturnira mordax, UB=Uroderma bilobatum, VN=Vampyressa nymphaea, VP=Vampyressa pusilla. ....	79
Figura 17. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	80
Figura 18. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	80
Figura 19. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	81
Figura 20. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Valores para Warp relativo 1 y 2 (20a) y valores para Warp Relativos 1 y 3 (20b). Ver Figura 16 para simbología de las especies. ....	82
Figura 21. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros. ....	82
Figura 22. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	83

Figura 23. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros (G.C=Glossophaga commisarissi, G.S.= Glossophaga soricina, H.U.= Hylonycteris underwoodi, A.G.= Anoura geoffroyi y L.R.= Lonchophylla robusta).	83
Figura 24. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.	84
Figura 25. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.	84
Figura 26. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.	85
Figura 27. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 5 especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Valores para Warp relativo 1 y2 (27a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (27b) (G.C=Glossophaga commisarissi, G.S.= Glossophaga soricina, H.U.= Hylonycteris underwoodi, A.G.= Anoura geoffroyi y L.R.= Lonchophylla robusta).	86
Figura 28. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros (28a) o estrategias de forrajeo (28b). (VS=Vampyrum spectrum, MMIN=Micronycteris minuta, MC=Mimon crenulatum, MM=Macrophyllum macrophyllum, LB= Lophostoma brasiliensis, LS=Lophostoma silvicolum, MMIC=Micronycteris microtis, MH=Micronycteris hirsuta, TC=Trachops cirrhosus, TS=Tonatia saurophila, AP=Ataque desde Percha, EM=Estrategia Mixta, VC=Vuelo Constante).	87
Figura 29. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.	88
Figura 30. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.	88
Figura 31. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.	89
Figura 32. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros según especies para Warp relativo 1 y2 (32a) y Warp relativos 1 y 3 (32b) y para estrategias de forrajeo del Warp relativo 1 y2 (32c) y Warp relativos 1 y 3 (32d). Ver Figura 28 para simbología de las especies.	91
Figura 33. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de Artibeus jamaicensis.	92
Figura 34. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de Artibeus jamaicensis. Valores para Warp relativo 1 y 2 (34a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (34b).	93

Figura 35. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Artibeus jamaicensis</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	93
Figura 36. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Artibeus jamaicensis</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	94
Figura 37. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Artibeus jamaicensis</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	94
Figura 38. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Chiroderma villosum</i> . ....	95
Figura 39. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Chiroderma villosum</i> . Valores para Warp relativo 1 y 2 (39a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (39b). ....	96
Figura 40. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Chiroderma villosum</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	96
Figura 41. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Chiroderma villosum</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	97
Figura 42. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Chiroderma villosum</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	97
Figura 43. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga commissarisi</i> . ....	98
Figura 44. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga commissarisi</i> . Valores para Warp relativo 1 y 2 (44a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (44b). ....	99
Figura 45. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga commissarisi</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	99
Figura 46. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga commissarisi</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	100
Figura 47. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga commissarisi</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	100
Figura 48. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga soricina</i> . ....	101
Figura 49. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga soricina</i> . Valores para Warp relativo 1 y 2 (49a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (49b). ....	102

Figura 50. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga soricina</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	102
Figura 51. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga soricina</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	103
Figura 52. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Glossophaga soricina</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	103
Figura 53. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira lilium</i> . ....	104
Figura 54. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira lilium</i> . Valores para Warp relativo 1 y 2 (54a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (54b).....	105
Figura 55. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira lilium</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	105
Figura 56. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira lilium</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	106
Figura 57. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira lilium</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	106
Figura 58. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira ludovici</i> . ....	107
Figura 59. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira ludovici</i> . Valores para Warp relativo 1 y 2 (59a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (59b).....	108
Figura 60. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira ludovici</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 1. ....	108
Figura 61. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira ludovici</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 2. ....	109
Figura 62. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de <i>Sturnira ludovici</i> . Dirección y magnitud del Warp Relativo 3. ....	109

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Especies de murciélagos Filostómidos capturados según Subfamilia, Gremio alimentario y estrategia de forrajeo.....	110
Cuadro 2. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. * $p < 0.001$ .....	111
Cuadro 3. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, * $p < 0.001$ .....	111
Cuadro 4. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura (WS) sobre la diagonal y el área alar (WA) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, * $p < 0.001$ .....	111
Cuadro 5. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, * $p < 0.001$ .....	112
Cuadro 6. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, * $p < 0.001$ .....	112
Cuadro 7. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de la Forma del Ala (TSI) sobre la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, * $p < 0.001$ .....	112
Cuadro 8. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, * $p < 0.001$ .....	112
Cuadro 9. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, * $p < 0.001$ .....	113
Cuadro 10. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura (WS) sobre la diagonal y el área alar (WA) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, * $p < 0.001$ .....	113
Cuadro 11. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, * $p < 0.001$ .....	113
Cuadro 12. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre tres tamaños de murciélagos Filostómidos frugívoros, * $p < 0.001$ .....	113
Cuadro 13. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de la Forma del Ala (TSI) sobre la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, * $p < 0.001$ .....	113
Cuadro 14. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Peso sobre la diagonal y el Índice de la Forma del Ala (TSI) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, * $p < 0.001$ .....	114

Cuadro 15. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, * $p < 0.001$ .....	114
Cuadro 16. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, * $p < 0.001$ .....	114
Cuadro 17. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura (WS) sobre la diagonal y el área alar (WA) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, * $p < 0.001$ . ....	114
Cuadro 18. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, * $p < 0.001$ .....	114
Cuadro 19. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, * $p < 0.001$ .....	115
Cuadro 20. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Peso sobre la diagonal y el Índice de la Forma del Ala (TSI) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, * $p < 0.001$ .....	115
Cuadro 21. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, * $p < 0.001$ .....	115
Cuadro 22. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, * $p < 0.001$ .....	115
Cuadro 23. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura (WS) sobre la diagonal y el área alar (WA) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, * $p < 0.001$ .....	116
Cuadro 24. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre 3 estrategias de forrajeo en 6 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, * $p < 0.001$ . ....	116
Cuadro 25. Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, * $p < 0.001$ . ....	116
Cuadro 26. Valores de la Prueba de Tukey-Kramer (Análisis a Posteriori) para 11 parámetros y medidas aerodinámicos en seis especies de murciélagos Filostómidos entre bosque seco y bosque lluvioso. Diferencias con $p < 0.05$ en negrilla, grados de libertad entre paréntesis (A.J.= <i>Artibeus jamaicensis</i> , C.V.= <i>Chiroderma villosum</i> , G.C.= <i>Glossophaga commissarisi</i> , G.S.= <i>Glossophaga soricina</i> , S.LI= <i>Sturnira lilium</i> , S.LU= <i>Sturnira ludovici</i> ). ....	117

## **RESUMEN**

Se estudió la morfología alar de 486 individuos representantes de 41 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. Los murciélagos se capturaron utilizando de 2 a 4 redes de niebla de las 18:00 a las 22:00 horas. Se tomaron 3 fotografías digitales en sucesión de cada individuo de cada especie. En cada una de estas se midieron 11 parámetros aerodinámicos. Además se digitalizaron 19 puntos anatómicos homólogos en cada una de las 3 fotografías.

Se realizó un análisis Warp utilizando estos puntos. Para todos los análisis se utilizó una configuración consenso de los 19 puntos de cada una de las 3 fotografías disponibles de cada individuo. Se realizaron Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) y pruebas a posteriori de Tukey-Kramer entre los 11 factores aerodinámicos entre las cinco dietas (animalívoros, frugívoros, nectarívoros, omnívoros, hemátófagos), entre las estrategias de forrajeo en los animalívoros (ataque desde percha, vuelo continuo y estrategia mixta), en los nectarívoros (migratorias y residentes), en los tamaños de los frugívoros (grandes, medianos y pequeños) y entre las poblaciones de Bosque Tropical Lluvioso y Bosque Tropical Seco de seis especies seleccionadas.

Se encontraron diferencias en los parámetros aerodinámicos entre los murciélagos de cinco diferentes gremios alimentarios, entre los murciélagos frugívoros agrupados según el tamaño, entre las especies de murciélagos nectarívoros agrupadas según la categoría de residentes o migratorias y entre las especies de murciélagos animalívoros agrupadas según la estrategia de forrajeo.

En general, los murciélagos frugívoros tienen alas anchas y cortas apropiadas para el transporte de frutos, aunque existen diferencias en la morfología alar dentro de este grupo si se considera el efecto del tamaño corporal. Los nectarívoros presentan una morfología alar fuertemente asociada a la estrategia de aprovechar recursos efímeros-estacionales de alta calidad. Los murciélagos omnívoros son los que presentan menos cambios a la forma consenso del ala. Los murciélagos hematófagos presentan cambios únicos en su morfología alar relacionados a su locomoción terrestre, despegue y hábitos alimentarios.

Los animalívoros presentan una variada morfología alar altamente correlacionada a la estrategia de forrajeo empleada. Los murciélagos de ataque desde una percha tienen alas anchas y cortas, los de vuelo continuo presentan alas más angostas y largas mientras que las especies de estrategia mixta presentan un gradiente entre ambas categorías. Las estructuras más modificadas en las alas de los murciélagos Filostómidos son las falanges de los dedos 5 y 4, las uniones carpo-radio, radio-húmero y húmero- radio y radio-acromio, tibia-tarso, tarso-base del calcar, calcar y puntos extremos de la membrana del uropatagio.

Existen diferencias localizadas en la morfología alar entre las poblaciones de bosque seco y bosque húmedo en cuatro especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Estas diferencias son significativas y se dan principalmente en áreas alares mayores en las poblaciones de bosque lluvioso que en las de bosque seco. Tales diferencias reflejan adaptaciones morfológicas y ecológicas a ambientes con estructura y fisonomía diferente.

## 1. Justificación

Los murciélagos (Mammalia: Chiroptera) constituyen el orden más diverso de la fauna mastozoológica de los ecosistemas neotropicales (MacNab 1971, Fleming 1986, Willig y Sandlin 1991, Medellín *et al.* 2000, Schultze *et al.* 2000). En Costa Rica, los murciélagos representan el 52% de todas las especies de mamíferos terrestres, contabilizándose actualmente en el país 110 especies (Rodríguez-H. y Wilson 1999, LaVal y Rodríguez-H. 2002).

El vuelo es una de las razones principales que explican la alta diversidad de este orden de mamíferos, ya que les permite a los murciélagos volar grandes distancias y explotar recursos alimentarios efímeros o que muestran marcada estacionalidad (Aldridge 1996). La variación en la morfología del ala de los murciélagos es un factor importante en su radiación adaptativa, debido a que la forma y tamaño del ala influyen directamente en la velocidad, la maniobrabilidad y el costo energético asociado al vuelo y por lo tanto en la explotación de diversos hábitats (Norberg y Rayner 1987, Birch 1997, Dietrich 2002).

Aunque la información generada con respecto a la fauna quiropterológica de los ecosistemas tropicales ha crecido y abarca varios aspectos (hábitos alimentarios, diversidad, taxonomía, reproducción, distribución geográfica y ecolocalización entre otros) de la biología de un número considerable de especies (Baker *et al.* 1976, 1977, Emmons 1996), hay muy pocas especies de murciélagos neotropicales cuya biología se conoce en detalle (Reid 1994, R. K. LaVal, com. pers.).

Muy poca información ha sido generada con respecto a la variación en la morfología alar de las comunidades de murciélagos neotropicales (Dietrich 2002). Los

estudios sobre morfología funcional del ala en los murciélagos se han centrado principalmente en especies o taxas de zonas templadas (Norberg 1976, 1981, Norberg y Rayner 1987, Norberg *et al.* 2000, Swartz *et al.* 1992, Saunders y Barclay 1992, Hughes y Rayner 1993, Hughes *et al.* 1995, Hayssen y Kunz 1996, Webb *et al.* 1998).

Solamente se han realizado estudios de morfología alar y su relación con aspectos ecológicos como hábitos alimentarios, comportamiento o estrategias de forrajeo en unas pocas especies neotropicales o grupos taxonómicos amplios (familias, subfamilias) (Lawlor 1973, Morrison 1980, Norberg *et al.* 1993, Winter y Helversen 1998, Stern *et al.* 1997, Bowie y Jacobs 1999). Tampoco han sido realizados estudios de comparación de la morfología alar entre comunidades de murciélagos de distintas zonas de vida (hábitats) (Dietrich 2002).

La presente investigación analiza la variación de la morfología alar en 41 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae de dos tipos de bosque (bosque tropical seco y bosque tropical lluvioso) y su relación con hábitos alimentarios y estrategias de forrajeo.

## 2. Antecedentes

El conocimiento de la diversidad de especies de murciélagos de Costa Rica ha seguido un patrón de crecimiento constante a lo largo de casi siglo y medio de investigación y continúa aún con la descripción de nuevas especies para el país (Rodríguez-H. *et al.* 2004). Esto refleja no solamente la alta diversidad de especies de murciélagos que se encuentran en la región Neotropical (en donde más de 60 especies han sido reportadas para una localidad), sino que además refleja el alto desconocimiento que se tiene sobre la biología básica, ecología e historia natural de los murciélagos tropicales (Timm *et al.* 1989; Medellín 1993; Aguirre *et al.* 1996).

De las nueve familias presentes en Costa Rica, la familia Phyllostomidae presenta la mayor diversidad taxonómica (Timm *et al.* 1999, Rodríguez-H. *et al.* 2004) con 61 especies distribuidas en 35 géneros y cinco subfamilias las cuales están presentes en la mayoría de los hábitats y ecosistemas del país (LaVal y Rodríguez-H. 2002, Mora 2000). Estas cinco subfamilias presentan diferentes dietas (insectívoros, carnívoros, nectarívoros, polinívoros, frugívoros y hematófagos), diferentes patrones de vuelo (vuelo continuo, vuelo sostenido), y diferentes comportamientos al alimentarse (ataque desde percha, vuelo continuo, estrategia mixta) (Heithaus *et al.* 1975, Schnitzler y Kalko 1998).

Los murciélagos filostómidos de Phyllostominae (*Glyphonycteris*, *Lampronycteris*, *Lophostoma*, *Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Mimon*, *Tonatia*, *Trachops*, *Trinycteris*, *Chrotopterus*, *Phyllostomus*, *Trachops*, *Vampyrum*) son insectívoros o carnívoros que capturan sus presas (insectos, vertebrados pequeños) reuniéndolos al vuelo del follaje, del suelo en el sotobosque denso, de pequeños estanques o del follaje y ramas

en el dosel (Harrison 1975, Medellín 1988, 1989, Medellín *et al.* 1983, 1985, Schnitzler *et al.* 1996, López-González 1998, Kalko *et al.* 1999, Cramer *et al.* 2001, Navarro y Wilson 1982, Ryan y Tuttle 1983, Ferrer *et al.* 1998).

En el comportamiento de los murciélagos de Phyllostominae se pueden observar diferentes estrategias de captura de sus presas. Algunos las buscan y capturan de manera estacionaria, lanzándose al ataque desde ramas (ataque desde percha), mientras que otras vuelan continuamente buscándolas (vuelo continuo), y aun otras utilizan ambas estrategias (estrategias mixtas) (Kalko *et al.* 1999).

Por su parte, los murciélagos de Glossophaginae (*Anoura*, *Choeroniscus*, *Glossophaga*, *Hylonycteris*, *Lichonycteris*, *Lonchophylla*) son nectarívoros y polinívoros que se mantienen en vuelo sostenido en frente de flores localizadas tanto en ramas de árboles como *Ochroma* y *Matisia*, o en epífitas del dosel como *Marcgravia* y *Vriesea*, así como en plantas del sotobosque como *Calyptrogyne*, y *Musa* (Sazima 1978, Tamsitt y Nagorsen 1982, Webster y Knox 1984, Tschapka 2003, 2004).

Otros murciélagos filostómidos de Phyllostominae (*Phyllostomus*) y Stenodermatinae (*Artibeus*) son parcialmente nectarívoros, pero debido al tamaño y forma de las alas no se mantienen en vuelo sostenido frente a las flores sino que aterrizan en ellas u en otros sitios de las plantas desde donde alcanzan el néctar y el polen (Tamsitt y Valdivieso 1961, Fleming *et al.* 1972, Heithaus *et al.* 1975, Gardner 1977, Tschapka 2003).

Los murciélagos de Stenodermatinae (*Artibeus*, *Centurio*, *Chiroderma*, *Ectophylla*, *Enchistenes*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Sturmira*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyrodes*) son frugívoros que se alimentan de frutos localizados en el dosel (*Ficus*) y sotobosque

(*Mutingia*, *Piper*). Los murciélagos obtienen los frutos tomándolos al vuelo o colgándose brevemente de las infrutescencias o ramas mientras los muerden (Snow *et al.* 1980, Webster y Knox Jones Jr. 1982a, 1982b, Gannon *et al.* 1989, Willis *et al.* 1990, Arroyo-Cabrales y Owen 1997).

Los murciélagos de *Carollinae* (*Carollia*) son principalmente frugívoros de sotobosque que arrancan los frutos (*Piper*, *Solanum*) y vuelan con ellos a consumirlos en perchas especiales (Pine 1972, Bizerril y Raw 1997, Thies *et al.* 1998). Algunas especies de *Phyllostominae* (*Phyllostomus*, *Phylloderma*) son murciélagos frugívoros que se cuelgan de las ramas al consumir los frutos (Kalko y Condon 1998).

Finalmente los murciélagos de *Desmodontinae* (*Desmodus*, *Diaemus*, *Diphylla*) son hematófagos y se alimentan de la sangre de animales que se encuentran en zonas abiertas (mamíferos domésticos), el sotobosque o el dosel del bosque (aves y mamíferos silvestres) (Greenhall *et al.* 1983, 1984, Greenhall y Schutt 1996).

Las estrategias de forrajeo y los hábitos alimentarios de los murciélagos Filostómidos son por lo tanto muy diversas y están influenciadas principalmente por las características del alimento consumido (tipo, tamaño, disponibilidad, movilidad y comportamiento de las presas), su disponibilidad estacional y su localización en el hábitat (bosque, áreas abiertas, sotobosque, dosel) (Gardner 1977, McNab 1971, Aguirre *et al.* 2003). Para realizar estas tareas, los murciélagos Filostómidos deben presentar por lo tanto diferencias en la morfología del ala y en el comportamiento que les permitan acceder a tales recursos alimentarios.

Dentro de los estudios sobre morfología alar en murciélagos Filostómidos se encuentran los trabajos de Jones (1978) sobre morfología alar de 25 especies

utilizando las longitudes de las falanges de los dedos de la mano en un análisis de morfometría clásica y el trabajo clásico de Norberg y Rayner (1987) sobre la relación de la morfología alar de 35 especies de murciélagos Filostomidos con estrategias de forrajeo, ecolocalización y hábitos alimentarios.

### 3. Marco Teórico

Los murciélagos son los únicos mamíferos capaces de volar (Aldridge 1996). Esto les permite explotar el espacio aéreo que no está disponible para otros mamíferos (Stern *et al.* 1997). El vuelo se produce cuando debido a la forma del ala una corriente de aire pasa más rápido sobre el ala que la corriente que pasa por debajo de la misma, esto genera un área de baja presión sobre el ala y un área de alta presión bajo ella y produce una fuerza aerodinámica neta (NAF) que levanta el murciélago (Aldridge 1996).

El vuelo se da cuando el murciélago avanza hacia delante debido a que la NAF tiene dos componentes, uno vertical de elevación para contrarrestar la gravedad y uno de empuje para contrarrestar el arrastre. Este se genera por las alas y el cuerpo del murciélago, el cual lo minimiza con un cuerpo aerodinámico. Además, debido a que el componente de elevación actúa a ángulos rectos al movimiento de las alas, estas deben moverse hacia delante y hacia atrás relativas a la corriente de aire que pasa por ellas (Aldridge 1996).

Las alas de los murciélagos deben proveer tanto la fuerza de sustentación como la fuerza de empuje (Aldridge y Rautenbach 1987, Norberg y Rayner 1987, Birch 1997). El área del ala en relación al peso del murciélago determina la capacidad de sustentación, mientras que la forma del ala determina la generación del empuje y la maniobrabilidad. Durante el vuelo, distintas áreas del ala generan diferentes cantidades de fuerza de sustentación y empuje (Norberg y Rayner 1987, Fullard *et al.* 1991, Birch 1997).

En una secuencia típica de vuelo, el área desde el cuerpo a la muñeca (la parte del brazo del ala) no rota tanto como el área distal de la muñeca (la parte de la mano del ala) (Norberg y Rayner 1987, Birch 1997). Por lo tanto, durante el vuelo la parte del brazo del ala es considerada la superficie del ala que genera la fuerza de sustentación, mientras que la parte de la mano del ala, debido a su rotación desde arriba hasta abajo de cada batida del ala, provee tanto fuerza de sustentación como empuje (Birch 1997).

Debido a las distintas funciones en que están envueltas las dos partes del ala de los murciélagos durante el vuelo, cualquier análisis de variación morfológica en el ala debe incluir el estudio de éstas dos áreas (Birch 1997). Variaciones en la forma y el tamaño de la mano del ala y del brazo del ala podrían reflejar adaptaciones a determinada estrategia de forrajeo, tipo de presa y hábitat particular de los murciélagos Filostómidos (Norberg y Rayner 1987, Dietrich 2002).

Los murciélagos Filostómidos con estrategias de forrajeo que involucran la persecución de presas deben presentar alas diferentes a aquellos cuyas fuentes de alimentación son estáticas (Norberg y Rayner 1987, Reid 1997, Dietrich 2002). Asimismo los murciélagos que habitan y forrajean en áreas libres de obstáculos deben presentar diferencias en cuanto a la forma del ala con respecto a los que se movilizan principalmente en áreas cerradas (Norberg y Rayner 1987, Fullard *et al* 1991, Reid 1997, Dietrich 2002). Además, existen limitaciones aerodinámicas como influencias filogenéticas dentro del diseño y estructura del ala (Norberg y Rayner 1987, Stern *et al.* 1997).

En el vuelo existen por lo tanto diversas demandas (aerodinámicas, morfológicas, ecológicas, filogenéticas) que sin embargo, a menudo se contraponen entre sí, por lo

cual se necesitan soluciones parciales a dichos factores (Norberg y Rayner 1987, Canals *et al.* 2001). Stern *et al.* (1997) sugieren que debe existir una fuerte selección en las características morfológicas y etológicas que reduzcan los costos del vuelo en los murciélagos. Por lo tanto, las diferencias morfológicas en la forma del ala deberían reflejar distintos tipos de vuelo, comportamientos y hábitos de forrajeo (Norberg y Rayner 1987, Fullard *et al.* 1991, Stern *et al.* 1997, Dietrich 2002).

#### 4. Objetivos

El objetivo general es determinar la morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos de dos tipos de bosque (bosque tropical lluvioso y bosque tropical seco) y su relación con hábitos alimentarios y estrategias de forrajeo.

##### Objetivos específicos

Objetivo 1. Determinar cual es la relación de la morfología alar (forma y tamaño) con las estrategias de forrajeo y hábitos alimentarios de 41 especies de murciélagos Filostómidos.

Objetivo 2. Analizar la variación en la morfología alar (forma y tamaño) entre los individuos de seis especies de murciélagos Filostómidos de dos tipos de bosque (bosque tropical lluvioso y bosque tropical seco).

## 5. Métodos

### 5.1. Áreas de Estudio.

La recolección de datos se realizó en 15 sitios desde Junio del 2005 a Junio del 2006 (Anexo I). Los murciélagos se capturaron utilizando de 2 a 4 redes de niebla por sitio (3m x 12m) de las 18:00 a las 22:00 horas. Además se realizó la búsqueda y captura de murciélagos en refugios como troncos huecos, troncos caídos, refugios en plantas, árboles y cuevas. Todos los individuos capturados fueron identificados a nivel de especie utilizando las claves y literatura disponible (Timm *et al.* 1999, LaVal y Rodríguez-H. 2002).

Inmediatamente los murciélagos se pesaron utilizando una balanza (Pesola) al  $\pm 0.5$  g, se sexaron, se anotó su condición reproductiva y edad (se excluyó del análisis a los individuos juveniles y a las hembras preñadas). La edad se estimó mediante el análisis de osificación de las uniones metacarpales. Posteriormente los murciélagos se colocaron en bolsas de tela individuales. De estas bolsas se recogieron (30 minutos luego de la captura) las excretas producidas para su identificación, lo que junto con la información disponible en la literatura acerca de los hábitos alimentarios de las especies capturadas se utilizó para caracterizar el tipo de alimento que los murciélagos estaban consumiendo (frutas, polen, insectos, sangre, restos de vertebrados).

Posteriormente, se dispuso cada individuo sobre una base de metal plana con papel milimétrico sobre la cual se encuentra un brazo plegable con una cámara digital (Olympus Stylus 410 DIGITAL). fijada a 45 cm sobre el papel Se extendió el ala derecha en una posición en que el ángulo entre el radio y el húmero es similar al ángulo durante

un batir de alas hacia abajo y la línea del ala es cerca de  $90^\circ$  relativa a la línea media del cuerpo. Además se extendió el uropatagio separando las patas hasta una posición normal (cerca de  $160^\circ$  con respecto a la línea del cuerpo) (ver Fig. 1). Una vez colocado el murciélago en dicha posición sobre la superficie de papel milimétrico se tomaron 3 fotografías en sucesión con 2 segundos entre cada fotografía. Una vez finalizado la toma de fotografías los individuos se liberaron lo más cerca posible de su sitio de captura y con el menor daño posible. —

## **5.2 Análisis de Datos.**

Se utilizaron dos enfoques (Morfometría Clásica y Análisis Warp) para realizar el análisis de la morfología alar en las 41 especies de murciélagos Filostómidos, debido a estas técnicas generan dos tipos diferentes de información que son complementarias.

### **5.2.1 Morfometría Clásica**

Para el análisis de la variación en la morfología alar se midieron los siguientes parámetros aerodinámicos del ala (Fig. 1). En las mediciones de áreas se obvió el área de la cabeza y cuello, por resultar peligroso para la seguridad de los individuos capturados la obtención de una posición estándar. Las mediciones se realizaron en cada una de las tres fotografías de cada uno de los individuos de las diferentes especies capturadas mediante el programa ANALYSIS:

1. Longitud del Brazo Alar ( $L_{AW}$ ): la distancia entre el medio cuerpo y el quinto dedo (Fig. 1).
2. Longitud de la Mano Alar ( $L_{HW}$ ): la distancia entre el quinto dedo y la punta del ala (Fig. 1).

3. Área del Brazo Alar ( $A_{AW}$ ): el área entre la línea media del cuerpo y el quinto dedo de la mano (Fig. 1).
4. Área de la Mano Alar ( $A_{HW}$ ): el área entre el quinto dedo de la mano y la punta del ala (Fig. 1).
5. Envergadura Alar ( $WS$ ): dos veces la distancia de la punta del tercer dedo del ala derecha extendida al medio cuerpo (Fig. 1).
6. Área Alar: dos veces el área entre el medio cuerpo y la punta del tercer dedo del ala (Fig. 1).
7. Índice de Aspecto ( $AR = \text{Envergadura Alar}^2 / \text{Área Alar}$ ): el cual describe la forma general del ala y es un indicador de su estrechez.
8. Carga Alar ( $WL = N / \text{Área Alar}$ ): donde  $N$  representa el peso del murciélago. Este índice indica el peso del cuerpo que es soportado por unidad de área de la superficie de vuelo.
9. Proporción de la longitud de la punta ( $TLR = L_{HW} / L_{AW}$ ): describe la proporción de la longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) respecto a la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ).
10. Proporción del área de la punta del ala ( $TAR = A_{HW} / A_{AW}$ ): describe la proporción del área de la mano alar ( $A_{HW}$  o *chiropteropatagium*) en relación al área del brazo alar ( $A_{AW}$  o *plagiopatagium + propatagium*).
11. Índice de la forma de la punta ( $TAR / TLR - TAR$ ): el cual es un índice independiente del tamaño y forma de la mano y brazo alar y describe la forma de la punta de las alas (punteadas o redondeadas).

### 5.2.2 Análisis Warp.

En la segunda etapa del análisis de la morfología alar se digitalizaron 19 puntos (Anexo II) en cada una de las tres fotografías del ala derecha extendida de cada individuo de las 41 especies capturadas (Fig. 2). Estos son puntos morfológicos homólogos (Bookstein 1978, Cardini 2003) de máxima o mínima curvatura o unión de huesos o tejidos, puntos de unión de huesos y membranas alar, localizados tanto en el brazo alar como en la mano alar y el uropatagio de los murciélagos. Estos puntos se encuentran distribuidos en toda la superficie alar, son fácilmente identificables en las fotografías y reconocibles en todas las especies (Fig. 2). La visualización y la digitalización de los puntos se realizaron mediante los programas tpsDig, tpsUtil y tpsRelw (Rohlf 2004).

El análisis Warp es una función matemática interpolada que representa los cambios en la forma como deformaciones entre los puntos digitalizados de una estructura (Cardini y Tongiorgi 2003, Cardini 2003). Similar al análisis de componentes principales (PCA), esta técnica establece cuales entre todas las variables medidas, explican la mayor variabilidad (expresados como "Warps" o deformaciones) de los datos (Bookstein 1991, Birch 1997, Essner y Scheibe 2000).

Estas deformaciones son representadas por una función matemática interpolada que relaciona o une formas geométricas (visualizadas como tiras de láminas delgadas). Estas funciones matemáticas son utilizadas para unir dos formas que serán comparadas, ya que se conoce cual es el cambio que se requiere para modificar (deformar) un punto del área determinada en otro.

Esta deformación puede subdividirse en un componente Uniforme y uno No Uniforme. (Bookstein 1991, Birch 1997, Essner y Scheibe 2000, Cardini 2003). El componente Uniforme describe cambios en la forma de gran escala dentro del conjunto de datos y del área estudiada (contracción o expansión horizontal y vertical (Bookstein 1991, Birch 1997, Cardini 2003, Cardini y Tongiorgi 2003). El componente No Uniforme describe cambios de pequeña escala dentro de área estudiada y representa gráficamente la dirección y magnitud de los componentes o variables que explican la mayor cantidad de variabilidad de los datos (Warps Relativos). Esto permite identificar cuales son los cambios morfológicos en el área estudiada, explicando el cambio morfológico de las distintas estructuras comparadas (en este caso alas de las distintas especies de murciélagos Filostómidos) (Bookstein 1991, Birch 1997, Cardini y Tongiorgi 2003).

Una de las mayores ventajas de este método es que elimina el efecto de tamaño en la comparación de las formas o estructuras estudiadas, ya que la configuración de los puntos son normalizados mediante una rotación, alineados mediante una superimposición de Procrustes y dispuestos en una escala común, por lo que las diferencias de los patrones de formas (alas de las diferentes especies de murciélagos en este caso) que resultan del análisis se deben a diferencias en la forma y no al tamaño de éstas (Bookstein 1991, Cardini 2003).

Asimismo se obtuvo en algunos casos el tamaño del Centroide (raíz cuadrada de la suma de las distancias entre cada punto y el centroide de la forma), el centroide es el centro de masa del objeto estudiado. Esta medida del tamaño del ala es independiente del tamaño del individuo, lo que permite comparar el tamaño del ala

entre las diferentes especies y determinar cual (es) especies presentan mayor tamaño o menor (superficie) alar (Birch 1997).

Para el análisis de la variación de la morfología de las 41 especies capturadas se realizó una configuración consenso para cada una de ellas a partir de los 19 puntos de cada una de las tres fotografías disponibles de cada individuo. Estas configuraciones consenso de cada especie se utilizaron en el análisis de gremios alimentarios al agrupar todas las configuraciones consenso de las especies pertenecientes a cada gremio (frugívoros, nectarívoros, omnívoros, animalívoros y hematófagos) y obtener una configuración consenso de los 19 puntos para cada gremio, esto se realizó mediante los programas tpsDIG y tpsSUPER (Rohlf 2004). Luego se realizó el análisis Warp utilizando esas configuraciones consenso para cada gremio utilizando tpsUtil y tpsRelw (Rohlf 2004).

Para realizar la primera parte del análisis de la variación morfológica en las especies de murciélagos frugívoros se usaron las configuraciones consenso de cada especie. Para la segunda parte del análisis, se obtuvo una configuración consenso según tamaño (especies de frugívoros grandes con antebrazo mayor a 52-76mm, frugívoros medianos entre 43-50mm y especies pequeñas entre 25-43mm) incluyendo todas las configuraciones de las especies de dicha categoría. Esto se realizó mediante los programas tpsDIG y tpsSUPER (Rohlf 2004). Con estas configuraciones consenso para cada categoría de tamaño se realizó el análisis Warp mediante los programas tpsUtil y tpsRelw (Rohlf 2004).

Para realizar el análisis de la variación morfológica en las especies de murciélagos nectarívoros y animalívoros se usaron las configuraciones consenso de

cada especie. Esto se realizó mediante los programas tpsDIG y tpsSUPER y posteriormente se realizó el análisis Warp utilizando esas configuraciones consenso para cada especie en su respectivo análisis utilizando tpsUtil y tpsRelw (Rohlf 2004).

Para el análisis de la morfología alar el tipo de bosque (bosque seco vs. bosque lluvioso) se seleccionaron seis especies debido al tamaño de muestra y a la presencia de las especies en ambos bosques. Se seleccionaron dos especies nectarívoras de Glossophaginae (*Glossophaga commissarisi* y *G. soricina*) y cuatro especies frugívoras de Stenodermatinae (*Artibeus jamaicensis*, *Chiroderma villosum*, *Sturnira lillium*, *Sturnira ludovici*). Para realizar el análisis de la variación morfológica en las seis especies de murciélagos según tipo de bosque se obtuvo una configuración consenso para los individuos de cada especie por tipo de bosque. Estas configuraciones consenso se utilizaron posteriormente para comparar la morfología alar intra-específicamente. Esto se realizó mediante los programas tpsDIG y tpsSUPER..

### **5.3 Análisis Estadístico.**

Se realizaron Análisis de Varianza Univariado y Multivariado (MANOVA) y pruebas a posteriori de Tukey-Kramer entre los once factores aerodinámicos entre las cinco dietas (animalívoros, frugívoros, nectarívoros, omnívoros, hemátófagos), entre las estrategias de forrajeo en los animalívoros (ataque desde percha, vuelo continuo y estrategia mixta), en los nectarívoros (migratorias y residentes) y en los frugívoros según tamaño corporal (grandes, medianos y pequeños), así como entre las poblaciones de Bosque Tropical Lluvioso y Bosque Tropical Seco de seis especies de murciélagos Filostómidos. El análisis estadístico se realizó con el programa STATISTICA (versión7, StatSoft, Inc.2004).

## 6. Resultados

### Especies capturadas.

En total se capturaron 47 especies de murciélagos Filostómidos. Se excluyeron seis especies debido al reducido tamaño de la muestra y se consideraron para el análisis 1503 fotografías de 486 individuos representantes de 41 especies de cinco subfamilias (Cuadro 1). Se capturaron y analizaron siete especies de Phyllostominae, cinco de Glossophaginae, dos de Carollinae, 20 de Stenodermatinae y una de Desmodontinae (Cuadro 1). Se capturaron en total 39 especies y 408 individuos en los sitios de muestreo de bosque lluvioso y 14 especies y 78 individuos en bosque seco. Se añaden al análisis 11 fotografías de 3 especies (*Chiroderma trinitatum*, *Mimon crenulatum* y *Vampyrum spectrum*) cedidas cortésmente por la Dra. Elizabeth Kalko, las cuales fueron tomadas en Panamá (Isla Barro del Colorado) y Brasil (Manaus) con el mismo tipo de dispositivo fotográfico y protocolo de toma de fotografías.

### 6.1. Morfología alar en murciélagos filostómidos y su relación con hábitos alimentarios y estrategias de forrajeo.

#### 6.1.1. Morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos.

Las cinco especies con mayor antebrazo son *Vampyrum spectrum*, *Phyllostomus hastatus*, *Artibeus lituratus*, *A. intermedius* y *P. discolor*, mientras que las cinco especies con menor antebrazo son *Ectophylla alba*, *Vampyressa pusilla*, *Hylonycteris underwoodi*, *Mesophylla macconnelli* y *Micronycteris minuta*. En cuanto al peso, las cinco especies con mayor peso son las mismas que las especies con mayor antebrazo, con la excepción de *A. jamaicensis*, en cuya posición se encuentra *P. discolor*. Las

cinco especies con menor peso son las mismas que las especies con menor antebrazo con la excepción de *Micronycteris microtis*, en cuya posición se encuentra *V. pusilla*.

Las cinco especies con mayor longitud de brazo alar ( $L_{AW}$ ) son *V. spectrum*, *P. hastatus*, *Lophostoma silvicolum*, *Micronycteris hirsuta* y *Mimon crenulatum*, mientras que las cinco especies con menor  $L_{AW}$  son *V. pusilla*, *Sturnira ludovici*, *Chiroderma villosum*, *Platyrrhinus helleri* y *Vampyressa nymphaea*. Las especies con valores más altos en cuanto a la Envergadura Alar ( $WS$ ) son *M. crenulatum*, *V. spectrum*, *P. hastatus*, *M. hirsuta* y *M. microtis*; mientras que las especies con menor  $WS$  son *S. liliium*, *Platyrrhinus helleri*, *Centurio senex*, *S. ludovici* y *V. pusilla*.

En cuanto a las áreas, las cinco especies con mayor área alar del brazo ( $A_{AW}$ ) son *V. spectrum*, *P. hastatus*, *L. silvicolum*, *A. lituratus* y *Tonatia saurophila*; mientras que las cinco especies con menor  $A_{AW}$  son de nuevo *E. alba*, *V. pusilla*, *H. underwoodi*, *M. macconnelli* y *V. nymphaea*. Las cinco especies con mayor área alar de la mano ( $A_{HW}$ ) son *V. spectrum*, *P. hastatus*, *A. lituratus*, *T. cirrhosus* y *A. intermedius*; mientras que las cinco especies con menor  $A_{HW}$  son *E. alba*, *H. underwoodi*, *M. macconnelli*, *M. minuta* y *V. pusilla*. Las cinco especies con mayor Área Alar ( $WA$ ) son respectivamente *V. spectrum*, *P. hastatus*, *A. lituratus*, *Tonatia saurophila* y *L. silvicolum* mientras que *V. nymphaea*, *H. underwoodi*, *M. macconnelli*, *V. pusilla* y *E. alba* son las especies con menor  $WA$ .

En cuanto al Índice de Aspecto ( $AR$ ) las cinco especies con mayores valores son respectivamente *H. underwoodi*, *E. alba*, *M. macconnelli*, *M. minuta* y *M. microtis*; mientras que las cinco con menores valores son *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *P. hastatus*, *A. intermedius* y *V. spectrum*.

Las especies con mayor Carga Alar (WL) son *V. pusilla*, *S. ludovici*, *S. liliium*, *C. senex* y *E. hartii*; mientras que *T. saurophila*, *M. microtis*, *M. hirsuta*, *M. crenulatum* y *V. spectrum* son las especies con menor WL.

Las especies con mayor Proporción de la longitud de la punta (TLR) son *H. underwoodi*, *M. macrophyllum*, *M. macconnelli*, *M. minuta* y *E. alba*, mientras que las especies con menores valores son *A. lituratus*, *D. rotundus*, *L. silvicolum*, *P. hastatus* y *V. spectrum*.

Las especies con mayor Proporción del área de la punta del ala (TAR) son *E. alba*, *M. macrophyllum*, *H. underwoodi*, *M. macconnelli*, *V. pusilla*; mientras que las especies con menor TAR son *A. intermedius*, *D. rotundus*, *L. silvicolum*, *V. spectrum* y *P. hastatus*.

Finalmente las especies con mayor Índice de la forma de la punta (TSI) son *E. alba*, *A. watsoni*, *S. ludovici*, *M. microtis* y *V. pusilla*, mientras que las especies con menor TSI son *A. jamaicensis*, *P. discolor*, *A. intermedius*, *V. spectrum* y *P. hastatus*.

Al graficar los dos principales parámetros aerodinámicos (Carga Alar y Índice de Aspecto) se observa como las especies se agrupan en las respectivas subfamilias y gremios alimentarios (Figura 3a y 3b). Las distintas especies frugívoras (subfamilias Stenodermatinae y Carrollinae) se agrupan en valores altos para cada parámetro, los nectarívoros se encuentran dispersos, mientras que las insectívoras se caracterizan por poseer valores bajos de Carga Alar y valores medios de Índice de Aspecto (Figura 3a y 3b).

Sin embargo, en el análisis de componentes principales se observa que los primeros dos factores explican el 87% de la variabilidad encontrada en los 11

parámetros aerodinámicos. El factor 1 explica el 63,2% y el factor 2 el 23,9%. En los dos factores los parámetros de mayor peso son la Forma de la Punta de Ala (TSI), la Carga Alar (WI) y el Índice de Aspecto (AR) respectivamente. En la Figura 4 se observa que los valores de las especies estudiadas no muestran ningún agrupamiento taxonómico o trófico en relación a ambos factores.

El Componente Uniforme del análisis Warp de la forma de las alas indica que las 41 especies se encuentran diseminadas a lo largo del gradiente de ambos ejes de expansión. *Desmodus rotundus* y *Phyllostomus hastatus* muestran el máximo alargamiento lateral izquierdo de todas las especies, mientras que *Macrophyllum macrophyllum* muestra el máximo alargamiento lateral derecho. *Lonchophylla robusta* presenta la máxima expansión vertical de todas las especies (el máximo alargamiento del ala), mientras que las especies del género *Lophostoma* (*L. silvicolum* y *L. brasiliensis*) presentan las mayores contracciones verticales. La mayor parte de las especies frugívoras de Stenodermatinae se agrupan alrededor del origen con poca variación en la morfología alar (Fig. 5). Las especies nectarívoras e insectívoras se encuentran en la periferia de este grupo y están más agrupadas con miembros de su subfamilia y de su gremio trófico (Figura 5).

En el Componente No Uniforme del análisis Warp el primer Warp Relativo explica el 37,4% de la variación en la forma del ala, el segundo Warp Relativo explica el 20,5%, mientras que el tercer explica el 15,4%, representando estos primeros tres componentes el 73,4% de la variación total de la forma del ala entre las 41 especies de murciélagos Filostómidos capturados.

En el primer Warp Relativo los principales cambios se dan por la gran reducción del uropatagio (movimiento concéntrico de los puntos 15, 16, 17, 18 y 19), además de la reducción del protopatagio (movimiento de los puntos 5, 6, 13 y 14) así como en menor grado de una expansión de la punta de las alas (movimiento distal del punto 1) (Fig. 6).

En el segundo Warp Relativo los cambios se dan por la reducción del plagiopatagio (movimiento concéntrico de los puntos 10, 11, 12, 13, 15, 17, y 18), la reducción del *dactylopatagio major* (movimiento hacia el cuerpo de los puntos 7, 8 y 9), la reducción parcial del uropatagio (movimiento lateral de los puntos 15, 17, 18 y 19), así como una expansión tanto del *dactylopatagio brevis* como del protopatagio (movimiento de los puntos 2, 3, 4, 5, 13 y 14 proximalmente) (Fig. 7).

En el tercer Warp Relativo los principales cambios son la contracción vertical del ala (movimiento concéntrico de los puntos 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11, 12), la reducción del *dactylopatagio minus* y *medius* (movimiento de los puntos 1, 2, 3 y 4). Dichos movimientos producen alas con puntas más redondeadas (Fig. 8). También se observa el movimiento lateral de los huesos (puntos 5 y 14) en el protopatagio así como la expansión y torción lateral del uropatagio (movimiento de los puntos 15, 16, 17, 18 y 19) (Fig. 8).

Los Warps Relativos 1 y 2 separan a los murciélagos Filostómidos según subfamilia y hábitos alimentarios. La mayoría de las especies frugívoras que se alimentan de *Ficus* en Stenodernatinae se agrupan en valores altos del Warp Relativo 1 y valores cercanos a 0 en el Warp Relativo 2 (Figs. 9a y 9b). Luego se presenta un gradiente con especies frugívoras de Stenodermatinae que se alimentan de *Ficus*, otras especies frugívoras de *Piper* de Carrollinae y los nectarívoros de Glossophaginae.

Todos estos se encuentran desde valores altos del Warp Relativo 1 hasta el punto de origen, mientras que los insectívoros-carnívoros de Phyllostominae se encuentran en el otro extremo de este gradiente, bastante aislados de todas las otras subfamilias, lo mismo que la única especie hematófaga de Desmodontinae (*Desmodus rotundus*), la cual presenta bajos valores de los Warp Relativo 1 y 2 (Fig. 9).

Los Warps Relativos 1 y 3 separan igualmente a las 41 especies de murciélagos Filostómidos según afinidades taxonómicas y tróficas (Figura 10). A lo largo de los valores del Warp Relativo 1 se observa que los murciélagos frugívoros (de *Ficus*, *Piper* y otros tipos) se agrupan en los valores más altos, creándose luego un gradiente a valores menores con especies nectarívoras, omnívoras y luego insectívoras y carnívoras. En el eje del Warp Relativo 3 se observa el mismo tipo de patrón (Fig. 10).

#### **6.1.2. Morfología alar en cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos.**

Los parámetros aerodinámicos morfológicos fueron significativamente diferentes para los murciélagos de los cinco diferentes gremios alimentarios (Wilks'  $\lambda=0,22819$ ;  $F_{44, 5495,7}=58,881$ ;  $p<0,001$ ). La longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) fue mayor en los murciélagos hematófagos que en los demás gremios con la excepción de los animalívoros. Los murciélagos animalívoros presentan una mayor longitud del brazo alar que los demás gremios mientras que en los omnívoros fue mayor que en los nectarívoros y frugívoros, entre los cuales no existen diferencias (Cuadro 2).

La longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) fue menor en los murciélagos hematófagos que en cualquier otro gremio. Asimismo, la longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) fue mayor en los murciélagos animalívoros y nectarívoros que en los murciélagos frugívoros (Cuadro 2).

El área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) fue mayor en los murciélagos omnívoros y animalívoros que en cualquier otro gremio (pero no entre ellos) y menor en los murciélagos nectarívoros que en cualquier otro gremio. Asimismo, el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) fue menor en los murciélagos frugívoros que en los omnívoros y animalívoros pero no de los hematófagos (Cuadro 3).

El área del la mano alar ( $A_{HW}$ ) fue mayor en los omnívoros y animalívoros (pero no entre ellos) que en cualquier otro gremio y menor en los murciélagos nectarívoros que en cualquier otro gremio con la excepción de los hematófagos. En los murciélagos frugívoros el  $A_{HW}$  fue mayor a cualquiera de los otros gremios (Cuadro 3).

La envergadura ( $WS$ ) fue mayor en los murciélagos animalívoros que en cualquier otro gremio. En los murciélagos omnívoros fue mayor que en los murciélagos frugívoros y hematófagos pero no fue diferente de los nectarívoros. Los murciélagos frugívoros presentan menor envergadura que cualquier gremio con la excepción de los hematófagos (Cuadro 4).

En cuanto al área alar ( $WA$ ) fue mayor en los murciélagos omnívoros que en cualquier otro gremio con la excepción de los animalívoros, los cuales fueron el siguiente gremio con mayor área alar. El área alar fue menor en los murciélagos nectarívoros que en cualquier otro gremio (Cuadro 4).

En cuanto al Índice de Aspecto ( $AR$ ) fue significativamente mayor en los murciélagos nectarívoros que en cualquier otro gremio. Los animalívoros fueron el siguiente gremio con mayor  $AR$  con excepción de los hematófagos. Éstos últimos junto con los omnívoros fueron los gremios con menor  $AR$  (Cuadro 5).

La carga alar (WL) fue mayor en los murciélagos hematófagos que en cualquier otro gremio, mientras que fue menor en los murciélagos animalívoros que en cualquier otro gremio. Los otros tres gremios presentaron valores similares (Cuadro 5).

En cuanto a la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) fue mayor en los murciélagos nectarívoros que en cualquier otro gremio. Los murciélagos frugívoros y animalívoros presentaron valores mayores que los murciélagos omnívoros y hematófagos, los cuales son los gremios con menor TLR. La Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) presenta resultados iguales al TLR (Cuadro 6). Finalmente con respecto al Índice de la Forma del Ala (TSI) todos los gremios fueron iguales. Existe una considerable sobreposición de los valores entre los diferentes gremios (Cuadro 7).

El Componente Uniforme del análisis Warp de la forma de las alas muestra que en los murciélagos hematófagos se da un alargamiento hacia la derecha (expansión lateral derecha) del ala y una ligera compresión vertical de la misma. Los murciélagos frugívoros presentan la mayor compresión vertical del ala y un ligero alargamiento horizontal izquierdo del ala (Fig. 11).

Los murciélagos animalívoros presentan un mayor alargamiento horizontal izquierdo (expansión lateral izquierda y una ligera compresión vertical del ala). Los murciélagos nectarívoros presentan un ligero alargamiento horizontal izquierdo del ala pero presentan la mayor expansión vertical del ala de todos los gremios. Finalmente los murciélagos omnívoros son los que presentan los menores cambios relativos en cualquier dirección y se encuentran más cerca del origen que los otros gremios (Fig. 11).

En el Componente No Uniforme el primer Warp Relativo explica el 65.1% de la variación en la forma del ala, el segundo Warp Relativo explica el 23.6%, mientras que el tercero explica el 5.86%, representando estos primeros tres componentes el 95.07% de la variación total de la forma del ala entre los diferentes gremios alimentarios.

En el primer Warp Relativo las principales diferencias se localizan en una reducción del área del propatagio (movimiento de los puntos 6, 13 y 14), además de la reducción del área del la mano alar por reducción del *dactylopatagio minor y medius* (movimiento de los puntos 1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11 y 12). Esto se acompaña de un aumento del área del brazo alar (plagiopatagio) y de una reducción del área del uropatagio (movimiento de los puntos 10, 11, 12, 16, 17, 18 y 19). Finalmente se da un ligero redondeamiento de la punta del ala (desplazamiento hacia el cuerpo del punto 1) (Fig. 12).

En el segundo Warp Relativo se observa una reducción del área del la mano alar, el *dactylopatagio major* (movimiento concéntrico de los puntos 1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11 y 12), así como el redondeamiento de la punta del ala. Pero contrario al Warp Relativo 1, en segundo Warp Relativo se observa un incremento del área del uropatagio y del propatagio (desplazamiento de los puntos 15, 16, 17, 18, 19 y 6, 13 y 14 respectivamente) (Fig. 13). En el Warp Relativo 3 el principal cambio es la reducción del área del propatagio (movimiento de los puntos 6, 13 y 14) (Fig. 14).

Los Warps relativos 1 y 2 separan a los cinco gremios tróficos en varios subgrupos. Los murciélagos omnívoros se encuentran aislados cerca del origen, mientras que los murciélagos frugívoros y nectarívoros se encuentran agrupados en valores ligeramente negativos de ambos Warps Relativos (Fig. 15a). Los murciélagos animalívoros se encuentran aislados en valores negativos de Warp Relativo 1 y altos valores positivos

del Warp Relativo 2 mientras que los hematófagos se encuentran aislados en valores positivos de los Warps 1 y 2 (Fig. 15a). Los Warps Relativos 1 y 3 separan a los omnívoros (aislados en valores negativos del Warp Relativo 3 y casi nulos en el Warp Relativo 1), y a los hematófagos (aislados en altos valores positivos de ambos Warps Relativos) del resto de gremios tróficos (Fig. 15b).

### 6.1.3. Morfología alar en murciélagos Filostómidos frugívoros.

#### 6.1.3.1. Análisis de la morfología alar en los murciélagos Filostómidos frugívoros.

El componente No Uniforme para las 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros revela un ligero agrupamiento de especies del mismo género. Las especies del género *Artibeus* de tamaño corporal pequeño (*A. watsoni*, *A. phaeotis* y *A. toltecus*) presentan una reducida expansión vertical y un ligero desplazamiento lateral izquierdo del ala y se encuentran separados de las especies de *Artibeus* de tamaño corporal grande (*A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. intermedius*), las cuales se encuentran dispersas. La especie *E. hartii*, algunas veces incluida en el género *Artibeus* no se agrupa con ninguno de los dos grupos y mas bien presenta el mayor desplazamiento lateral izquierdo del ala entre todas las especies (Fig. 16).

Las especies de *Sturnira* (*S. liliium*, *S. ludovici* y *S. mordax*) y las de *Chiroderma* (*C. villosum* y *C. trinitatum*) se encuentran agrupadas en el área de ligera compresión vertical del ala y ligera desplazamiento lateral izquierdo de la misma. Las especies de *Carollia* (*C. perspicillata* y *C. castanea*) se encuentran diferenciadas de las otras especies frugívoras por estar agrupadas en la zona de desplazamiento lateral derecho del ala y ligera compresión (*C. perspicillata*) y expansión vertical del ala (*C. castanea*) (Fig. 16).

Por otro lado especies emparentadas, como las de *Vampyressa* (*V. nymphaea* y *V. pusilla*), o *Ectophylla alba* y *Mesophylla (Ectophylla) macconnelli* no presentan ningún tipo de agrupamiento y se encuentran dispersas. *E. alba* es la especie con mayor expansión vertical del ala, mientras que *Centurio senex* presenta la mayor compresión vertical de ala. La única especie de murciélago frugívoro que pertenece a otra subfamilia diferente de Stenodermatinae (*Micronycteris nicefori* de Phyllostominae) se encuentra lejos de cualquier otra especie frugívora y se localiza en la zona de alta expansión vertical y alto desplazamiento lateral derecha del ala (Fig. 16).

El Componente No Uniforme el primer Warp Relativo explica el 53,7% de la variación en la forma del ala, segundo Warp Relativo explica el 13,5% y el tercero explica el 8,8%. Estos tres componentes explican el 76% de la variación total.

En el primer Warp Relativo las principales diferencias de la forma del ala en las 23 especies de murciélagos frugívoros son la rotación de las falanges de los dedos 2 y 3 (puntos 1, 2, 3 y 4). Esta rotación produce un ala más puntiaguda. Asimismo, se da un acortamiento vertical del ala (movimiento de los puntos 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 y 12). También se da una expansión del plagiopatagio (movimiento de los puntos 5, 6, 13 y 14) y finalmente una expansión del área del uropatagio (movimiento de los puntos 15, 16, 17, 18 y 19) (Fig. 17).

El segundo Warp Relativo muestra una reducción del uropatagio (puntos 16, 17 y 18), una reducción del área alar entre los dedos 2 y 3 (puntos 1, 6, 7 y 8) y un movimiento de los huesos de la mano (puntos 5 y 6) (Fig. 18). Mientras que en el tercer Warp Relativo se observa una expansión del área del brazo alar (movimiento de los puntos 10, 11, 12, 15 y 16), una reducción del uropatagio (puntos 15, 16, 17 y 19) y

finalmente una reducción del área alar entre los dedos 2 y 3 (puntos 1, 2, 3, 6, 7 y 8) (Fig. 19).

Los Warps Relativos 1 y 2 separan del conglomerado que forman el resto de las especies frugívoras a las dos especies de Carrollinae (*C. perspicillata* y *C. castanea*), a la especie de Phyllostominae (*Micronycteris nicefori*); así como a *Centurio senex*. Las especies *A. jamaicensis* y *A. intermedius* ocupan posiciones idénticas entre ellas, lo mismo sucede con las especies *A. watsoni* y *A. phaeotis* (Fig. 20a).

Los Warps Relativos 1 y 3 separan igualmente a las especies *Micronycteris nicefori* y *Centurio senex*. De nuevo existe un agrupamiento de las especies *A. watsoni*, *A. phaeotis* y *A. toltecus*, lo mismo que las especies *A. jamaicensis*, *A. intermedius* y *A. lituratus* (Fig. 20b).

#### **6.1.3.2. Morfología alar en murciélagos Filostómidos frugívoros según su tamaño.**

Las variables aerodinámicas entre los murciélagos frugívoros agrupados según tamaño (murciélagos frugívoros pequeños, medianos y grandes) fueron diferentes (Wilks' lambda=0,034342,  $F_{26, 2146}=362,86$  p=0,00001). La longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) es mayor en los murciélagos frugívoros grandes que en los medianos y pequeños, mientras que entre estos dos gremios no hay diferencias. La longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) es mayor en los frugívoros medianos que en los grandes y pequeños. Estos últimos presentan mayor longitud de la mano alar que los frugívoros grandes (Cuadro 8).

El área del brazo alar ( $A_{AW}$ ), el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) y el área alar ( $WA$ ) son mayores en los murciélagos frugívoros grandes que en los medianos y pequeños. Los

frugívoros medianos presentan valores mayores en estos parámetros que los frugívoros pequeños (Cuadro 9 y 10).

La envergadura (WS) es mayor en los frugívoros medianos que en los pequeños y grandes. Los frugívoros pequeños presentan mayor envergadura que los frugívoros grandes (Cuadro 10). En cuanto al Índice de Aspecto (AR), este es mayor en los frugívoros pequeños que en los medianos y grandes. Los frugívoros medianos presentan mayor Índice de Aspecto que los frugívoros grandes (Cuadro 11). La carga alar (WL) es menor en los frugívoros medianos que en los frugívoros pequeños y grandes, los cuales no presentan diferencias entre ellos (Cuadro 11).

Tanto en la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) como en la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) los murciélagos frugívoros pequeños presentan mayor valor que los medianos y grandes. Los murciélagos frugívoros medianos presentan mayores valores que los murciélagos frugívoros grandes (Cuadro 12).

Finalmente con respecto al Índice de la Forma del Ala (TSI) los frugívoros grandes presentan el mayor valor que los frugívoros medianos y pequeños, entre los cuales no existen diferencias (Cuadro 13).

El Componente Uniforme del análisis Warp de la forma de las alas indica que en los murciélagos frugívoros grandes se da una fuerte comprensión vertical del ala así como una ligera expansión lateral izquierda (Fig. 21). Los murciélagos frugívoros medianos por el contrario presentan una fuerte expansión vertical de ala así como una ligera expansión lateral izquierda. Finalmente los murciélagos frugívoros pequeños presentan

una ligera expansión lateral del ala y una fuerte expansión lateral derecha de la misma (Figura 21).

En el Componente No Uniforme el primer Warp Relativo explica el 75,4% de la variación en la forma del ala entre los murciélagos frugívoros según su tamaño. Este Warp muestra un alargamiento de la punta del ala (desplazamiento desde el cuerpo del punto 1) y una reducción del área del propatagio (movimiento de los puntos 5, 6 y 13) (Fig. 22).

#### **6.1.4. Morfología alar de los murciélagos Filostómidos nectarívoros residentes y migratorios.**

Los parámetros morfológicos y aerodinámicos entre las especies de murciélagos nectarívoros agrupadas según categoría de residentes (*G. commisarissi*, *G. soricina* y *H. underwoodi*) o migratorias (*A. geoffroyi* y *L. robusta*) fueron diferentes (Wilks'  $\lambda=0,09025$ ,  $F_{12, 151}= p=0,00001$ ). El peso es mayor en las especies migratorias que en las especies residentes (Cuadro 14). La longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) es mayor en los murciélagos nectarívoros residentes que los migratorios (Cuadro 15).

La longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) (Cuadro 15), el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ), el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) (Cuadro 16) y el área alar (WA) (Cuadro 17) son por el contrario, mayores en las especies migratorias que en las residentes.

La envergadura (Cuadro 17) y la carga alar (WL) (Cuadro 18) no muestran diferencias entre los dos grupos. En cuanto al Índice de Aspecto (AR) (Cuadro 18) es mayor en los murciélagos nectarívoros residentes que los migratorios, lo mismo que la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) (Cuadro 19). Tanto la Proporción

del Área de la Punta del Ala (TAR) (Cuadro 19) como el Índice de la Forma del Ala (TSI) (Cuadro 14) no fueron diferentes entre los dos grupos.

En el Componente Uniforme del análisis Warp de la forma de las alas se observa que los murciélagos nectarívoros residentes se agrupan en un gradiente desde una fuerte comprensión vertical del ala (*G. soricina*), a ninguna expansión (*G. commisarissi*), o a una ligera expansión lateral derecha del ala (*H. underwoodi*). Por su lado las especies nectarívoras migratorias presentan ambas una alta expansión vertical del ala (Fig. 23).

El Componente No Uniforme el primer Warp Relativo explica el 57.9% de la variación en la forma del ala, el segundo Warp Relativo explica el 30.6% y el tercero explica el 9,70%. Estos tres componentes explican el 98,1% de la variación total de la forma del ala entre los murciélagos nectarívoros. En el primer Warp relativo las principales diferencias en la forma del ala entre las especies migratorias y residentes se localizan en una disminución del área del brazo alar (puntos 10, 11, 12, 15 y 16), en un ligero aumento del área de la mano alar (7, 8, 9, 10, 11 y 12), en una expansión del área del uropatagio (puntos 15, 16, 17, 18 y 19) y en un desplazamiento de los huesos de la mano (puntos 5 y 6) y de las falanges terminales del segundo dedo (puntos 1 y 2) (Fig. 24).

En el segundo Warp Relativo se evidencia una reducción del área del uropatagio (puntos 17, 18 y 19), una disminución del área del plagiopatagio (puntos 5, 6, 13, y 14), así como un alargamiento de la punta del ala (punto 1) (Figura 25). El Warp Relativo 3 presenta una pequeña reducción del uropatagio (puntos 16, 17, 18 y 19) así como una ligera expansión del área del brazo alar (puntos 11, 12 y 13) (Fig. 26).

El Warp Relativo 1 separa a *H. underwoodi* con valores altos, de todas las otras especies, mientras que el Warp Relativo 2 separa a *A. geoffroyi* (valores altos) de todas las otras especies nectarívoras (Fig. 27a). El Warp Relativo 3 agrupa a las especies residentes del género *Glossophaga* (*G. commisarissi* y *G. soricina*) y las separa de todas las otras. Las dos especies de nectarívoros migratorios (*Anoura geoffroyi* y *Lonchophylla robusta*) se encuentran bastantes cercanas en valores opuestos a los presentados por las especies residentes del género *Glossophaga* (Fig. 27b).

#### 6.1.5. Morfología alar de los murciélagos Filostómidos animalívoros.

Los parámetros morfológicos y aerodinámicos entre las especies de murciélagos animalívoros agrupadas según estrategia de forrajeo: ataque desde percha (*Lophostoma brasiliensis*, *L. silvicolum*), vuelo continuo (*Micronycteris microtis*) y estrategia mixta (*Micronycteris hirsuta*, *Trachops cirrhosus* y *Tonatia saurophila*) fueron diferentes (Wilks' lambda=0,01232,  $F_{24, 194} = p=0,00001$ ). El peso es mayor en las especies de estrategia mixta, seguidas de las especies de ataque desde percha y por último las de vuelo continuo (Cuadro 20). La longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) es menor en las especies de vuelo continuo que en las otras dos categorías, entre las cuales no hay diferencia significativa. La longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) es mayor en las especies de vuelo continuo, seguidas de las especies de estrategia mixta y por último las de ataque desde percha (Cuadro 21).

El área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) es mayor en las especies de estrategia mixta, seguidas de las especies de ataque desde percha y por último las de vuelo continuo. El área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) es mayor en las especies de estrategia mixta que en las otras dos categorías, entre las cuales no hay diferencia significativa (Cuadro 22).

El área alar (WA) es mayor en las especies de estrategia mixta, seguidas de las especies de ataque desde percha y por último las vuelo continuo. La envergadura (WS) es menor en las especies de ataque desde percha que en las otras dos categorías, entre las cuales no hay diferencia significativa (Cuadro 23).

La carga alar (WL) es mayor en las especies de vuelo continuo que en las otras dos categorías, entre las cuales no hay diferencia significativa. En cuanto al Índice de Aspecto (AR) es menor en las especies de estrategia mixta que en las otras dos categorías, las cuales son iguales (Cuadro 24).

La Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) es mayor en las especies de vuelo continuo, seguidas de las especies de estrategia mixta y por último las de ataque desde percha (Cuadro 25).

La Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) es mayor en las especies de vuelo continuo que las otras dos categorías, entre las cuales no hay diferencias (Cuadro 25). El Índice de la Forma del Ala (TSI) es menor en las especies de estrategia mixta que en las otras dos categorías, las cuales no presentan diferencias (Cuadro 20).

El Componente Uniforme del análisis Warp de la forma de las alas indica que los murciélagos animalívoros de ataque desde percha (*Lophostoma brasiliensis*, *L. silvicolum*) se agrupan en el área de ligera compresión vertical del ala mientras que presentan un ligero desplazamiento lateral izquierdo del ala. Las especies de estrategia mixta presentan un gradiente desde ligera compresión vertical del ala (*Trachops cirrhosus*), a ninguna compresión (*Tonatia saurophila*) y ligera expansión vertical del ala (*Micronycteris. hirsuta*). Finalmente, las especies de vuelo continuo (*Micronycteris*

*microtis*) presenta una alta compresión vertical del ala y desplazamiento lateral derecho del ala (Fig. 28a).

La cuatro especies sin estrategia conocida presentan los siguientes resultados: *Vampyrum spectrum* presenta ligera expansión vertical del ala y ligero desplazamiento lateral izquierdo del ala y esta cerca del grupo de especies de ataque desde percha, *Micronycteris minuta* presenta ligera compresión vertical del ala, bajo desplazamiento lateral y se encuentra en el grupo de especies de estrategia mixta. *Mimon crenulatum* presenta ligera expansión vertical, ligero desplazamiento lateral del ala y se encuentra en el borde del gradiente de especies de estrategia mixta, *Macrophyllum macrophyllum* presenta alta expansión vertical, ligero desplazamiento lateral del ala y se encuentra en el extremo del grupo de murciélagos de estrategia mixta (Fig. 28b).

En el Componente No Uniforme el primer Warp Relativo explica el 61,0% de la variación en la forma del ala, el segundo Warp Relativo explica el 12,3% y el tercero explica el 11,0%, representando estos componentes el 84,3% de la variación total de la forma del ala entre los murciélagos animalívoros.

En el primer Warp Relativo los cambios en la forma del ala se localizan en la disminución del área del brazo alar (puntos 10, 11, 12, 15, 17, 18 y 19), una expansión del protopatagio (puntos 5, 6, 13 y 14), en una expansión lateral del área del uropatagio (puntos 15, 17, 18 y 19), movimiento del calcar (punto 15), en una expansión del *dactilopatagio brevis, minus y medius* (puntos 2, 3, 4, 5, 6, 8 y 9) (Fig. 29).

En el segundo Warp Relativo los cambios en la forma del ala son una expansión del uropatagio (puntos 15, 16, 17, 18 y 19) y un redondeamiento de la punta del ala (punto 1) (Fig. 30). El Warp Relativo 3 presenta una gran compresión del *dactilopatagio brevis*

(puntos 4 y 5), una compresión vertical del ala (puntos 7, 8, 9, 10, 11 y 12) y una pequeña expansión del protopatagio (puntos 13 y 14) (Fig. 31).

El Warp Relativo 1 separa claramente a las especies de ataque desde percha (con valores negativos), de las especie de estrategia mixta (valores cercanos a 0) y de la especie de vuelo continuo (valores positivos). *Vampyrum spectrum* se agrupa claramente con las especies de ataque desde percha, mientras que *Micronycteris minuta*, *Mimon crenulatum* y *Macrophyllum macrophyllum* se agrupan en el gradiente de las especies de estrategia mixta. El Warp Relativo 2 separa a las especies animalívoras, ya que las especies de ataque desde percha y vuelo continuo presentan altos valores positivos, mientras que las especies de estrategia mixta presentan valores menores (Fig. 32a).

El Warp Relativo 3 separa asimismo a los tres grupos de especies, las especies de ataque desde percha (con valores altos negativos), la especie de vuelo continuo (con valores cercanos a 0) y las especies de estrategia mixta (con un gradiente de valores). *Vampyrum spectrum* no se agrupa en esta ocasión con las especies de ataque desde percha. Mientras que las especies *Micronycteris minuta*, *Mimon crenulatum* y *Macrophyllum macrophyllum* siguen agrupadas en el gradiente de especies de estrategia mixta (Fig. 32b).

## 6.2. Morfología alar según tipo de bosque en seis especies de murciélagos

### Filostómidos.

Se encontraron diferencias en la morfología alar entre las poblaciones de bosque seco y bosque lluvioso de las seis especies analizadas: *Artibeus jamaicensis* (Wilks' Lambda= 0,81694,  $F_{11, 219} = 4,4612$ ,  $p < 0,001$ , *Chiroderma villosum* (Wilks'

Lambda= 0,02124,  $F_{11, 12} = 50,272$ ,  $p < 0,001$ ), *Glossophaga commissarisi* (Wilks' Lambda= 0,46062,  $F_{11, 50} = 5,3227$ ,  $p < 0,002$ ), *Glossophaga soricina* (Wilks' Lambda= 0,20467,  $F_{11, 39} = 13,777$ ,  $p < 0,001$ ), *Sturnira lilium* (Wilks' Lambda= 0,56693,  $F_{11, 60} = 4,1666$ ,  $p < 0,001$ ) y finalmente *Sturnira ludovici* (Wilks' Lambda= 0,22323,  $F_{11, 33} = 10,439$ ,  $p < 0,001$ ).

La longitud del Brazo Alar ( $L_{AW}$ ) es mayor en bosque seco que en bosque húmedo en *Artibeus jamaicensis*, mientras que es menor en bosque seco que en bosque lluvioso en *Chiroderma villosum*. La longitud de la Mano Alar ( $L_{HW}$ ) no difiere en ninguna de las seis especies analizadas (Cuadro 26).

El Área del Brazo Alar ( $A_{AW}$ ) es mayor en bosque lluvioso que en bosque seco tanto en *Chiroderma villosum* como en *Sturnira ludovici*. El Área de la Mano Alar ( $A_{HW}$ ) es mayor en bosque lluvioso que en bosque seco en *Artibeus jamaicensis*, *Chiroderma villosum* y en *Sturnira lilium*. La Envergadura ( $WS$ ) es mayor en bosque lluvioso que en bosque seco en *Chiroderma villosum*.

El Área Alar ( $WA$ ) es mayor en bosque lluvioso que en bosque seco en las especies *Chiroderma villosum*, *Sturnira lilium* y *Sturnira ludovici*.

El Índice de Aspecto ( $AR$ ) es mayor en bosque seco que en bosque lluvioso tanto en *Chiroderma villosum* como en *Sturnira ludovici*. La Carga Alar ( $WL$ ) es mayor en bosque seco que en bosque lluvioso en *Chiroderma villosum*, *Sturnira lilium* y *Sturnira ludovici*.

La Proporción de la Longitud de la Punta del Ala ( $TLR$ ) es mayor en bosque lluvioso que en bosque seco en *Artibeus jamaicensis* y *Glossophaga commissarisi*,

mientras que es menor en bosque lluvioso que en bosque seco en *Chiroderma villosum*.

La Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) es mayor en bosque seco que en bosque lluvioso en *Chiroderma villosum* y *Sturnira ludovici*, mientras que es menor en bosque seco que en bosque lluvioso en *Artibeus jamaicensis*, *Glossophaga commissarisi*, *Glossophaga soricina* y *Sturnira lilium*. El Índice de Forma de la Punta del Ala (TSI) es mayor en bosque seco que en bosque lluvioso en *Chiroderma villosum*.

Se encontraron diferencias en el tamaño del centroide (utilizado como medida independiente del tamaño del ala) entre el tipo de hábitat en 3 especies: *Chiroderma villosum* ( $t = -5,24$ , d.f. = 22,  $p < 0,001$ ), *Glossophaga soricina* ( $t = 2,25$ , d.f. = 25,  $p < 0,033$ ) y *Sturnira ludovici* ( $t = -4,35$ , d.f. = 37,  $p = 0,001$ ); mientras que las diferencias en el tamaño entre los tipos de bosques no fueron diferentes para *Artibeus jamaicensis* ( $t = 0,64$ , d.f. = 118,  $p = 0,52$ ), *Glossophaga commissarisi* ( $t = 0,17$ , d.f. = 33,  $p = 0,85$ ) y *Sturnira lilium* ( $t = -0,62$ , d.f. = 61,  $p = 0,53$ ).

Los cambios morfológicos registrados en *Artibeus jamaicensis* mediante el Componente Uniforme se observa que se localiza en áreas con compresiones horizontales del ala en los individuos de bosque seco, mientras que en los individuos de bosque lluvioso los cambios se localizan en un gradiente desde áreas con compresiones horizontales hasta alargamientos de la punta del ala (Fig. 33).

En el Componente No Uniforme del análisis de la morfología alar entre las poblaciones de bosque seco y bosque lluvioso agrupa los individuos de *Artibeus jamaicensis* en dos áreas con valores altos del Warp Relativo 1 y Warp Relativo 2 (Fig. 34a), mientras que se encuentran dispersos en un gradiente en cuanto a los valores del

Warp Relativo 3 (Fig. 34b). Los individuos de *A. jamaicensis* de bosque lluvioso se encuentran dispersos en relación a los valores de los Warp Relativos 1, 2 y 3, sin mostrar ninguna agrupación.

El Warp Relativo 1 explica el 46.5% de la variación y se concentra principalmente en una expansión del área del brazo alar (movimiento de los puntos 10, 11 y 12) hacia la punta del ala y el movimiento de los puntos 16 y 17 hacia el cuerpo, reduciendo el área del uropatagio. Además se da un estrechamiento del ala por el movimiento de los puntos 5 y 6 hacia el ala y una expansión de la punta de ala (punto 1) (Fig. 35). El Warp Relativo 2 explica el 14.4% de la variación y se localiza en un estrechamiento horizontal del ala (movimiento de los puntos 10, 11 y 12 hacia el ala y de los puntos 17 y 18 hacia el área del brazo alar) (Fig. 36). El Warp Relativo 3 explica el 9.4% de la variación y se concentra en una reducción del área del brazo alar (movimiento convergente de los puntos 10, 11, 13, 17 y 18) (Fig. 37).

En *Chiroderma villosum*, el Componente Uniforme muestra que tanto los individuos de bosque seco y bosque lluvioso no presentan ningún tipo de agrupación (Fig. 38). En cuanto al Componente No Uniforme los individuos de *C. villosum* de bosque lluvioso y de bosque seco se encuentran distribuidos en un gradiente de valores del Warp 1 y 2 (Fig. 39a), mientras que ambas poblaciones se encuentran más agrupadas en valores altos del Warp 3 (Fig. 39b). El Warp Relativo 1 explica el 47.4% de la variación y se localiza en una reducción del área del brazo alar por los movimientos concéntricos de los puntos 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17 y 18 (Fig. 40). El Warp Relativo 2 explica el 18.3% de la variación y se concentra en una reducción del plagiopatagio por el movimiento de los puntos 13 y 14 hacia el ala (Fig. 41). El Warp

Relativo 3 explica el 13,8% de la variación y se localiza en una reducida expansión del uropatagio por el movimiento de los puntos 15, 16, 17 y 19 (Fig. 42).

En el Componente Uniforme del análisis Warp de *Glossophaga commissarisi* tanto los individuos de bosque seco como los de bosque lluvioso no presentan ningún tipo de agregación (Fig. 43). En cuanto al Componente No Uniforme se observa que los individuos tanto de bosque seco como de bosque lluvioso se encuentran agrupados en pequeñas unidades homogéneas en cuanto a los valores de los Warps 1, 2 y 3 (Fig. 44a y 44b). El Warp Relativo 1 explica el 43,4% de la variación y se concentra en una reducción del Área del Brazo Alar (movimiento concéntrico de los puntos 10, 11, 12, 15, 16 y 17) (Fig. 45). Existe una disminución del área del ala entre los dedos IV y V, así como una reducción del plagiopatagio (movimiento lateral izquierdo hacia el cuerpo de los puntos 5, 6, 13 y 14) (Fig. 45). El Warp Relativo 2 explica el 24,1% de la variación y se concentra principalmente en un alargamiento de ala por el movimiento del punto 1 (Fig. 46). El Warp Relativo 3 explica el 10,6% de la variación y se concentra en las mismas áreas de variación de los Warps anteriores (reducción del Área del Brazo Alar y alargamiento del ala) (Fig. 47).

En el Componente Uniforme de *Glossophaga soricina* se observa que los individuos de bosque seco se agrupan en dos subgrupos con contracciones horizontales del ala, mientras que los individuos de bosque lluvioso se encuentran dispersos en cuanto a los valores de deformación homogénea del ala (Fig. 48). En cuanto al componente No Uniforme, los individuos de bosque lluvioso se encuentran dispersos en valores extremos de los Warps Relativos 1, 2 y 3 (Fig. 49a). Los individuos de bosque seco se encuentran separados en 2 subgrupos en cuanto a los

valores de los Warps Relativos 1 y 2, y se encuentran agrupados en una sola unidad en cuanto al Warp 3 (Fig. 49b).

El Warp Relativo 1 explica el 30,0% de la variación y se concentra en una disminución del área del brazo alar por el movimiento concéntrico de los puntos 10, 11, 12, 15, 16, 17, 18 y 19; además de una ligera expansión del plagiopatagio (Fig. 50). El Warp Relativo 2 explica el 23,5% de la variación y se localiza en otra expansión del plagiopatagio por el movimiento de los puntos 5, 6, 13 y 14 (Fig. 51). El Warp Relativo 3 explica el 13,4% de la variación y se concentra en pequeños desplazamientos del plagiopatagio (Fig. 52).

En cuanto al Componente Uniforme de *Stumira liliium*, se observa que no existe ninguna agrupación por parte de las dos poblaciones (Fig. 53). En cuanto al componente No Uniforme los individuos de bosque seco se agrupan en dos subgrupos en valores medios en cuanto al Warp Relativo 1 (Fig. 54a), mientras que los de bosque lluvioso se encuentran dispersos (Fig. 54a). Tanto los individuos de bosque seco como los de bosque lluvioso se encuentran dispersos en cuanto a los valores de los Warps Relativos 2 y 3 (Fig. 54b). El Warp Relativo 1 explica el 31,2% de la variación y se correlaciona con una expansión del área del brazo alar por el movimiento de los puntos 10, 11, 12, 15 y 16. Además se da una disminución del área del *dactylopatagio brevis* y *minor* por los movimientos de los puntos 2, 3, 4, 5 y 6 (Fig. 55). El Warp Relativo 2 explica el 21,9% de la variación y se correlaciona con una reducción del área del brazo alar y del plagiopatagio, así como un alargamiento de la punta del ala por el movimiento de los puntos 5, 6, 13, 14, 15, y 16 (Figura 56). El Warp Relativo 3 explica el 10,9% de

la variación y se concentra en otra reducción del plagiopatagio y una rotación del dedo V por el movimiento de los puntos 5, 6, 13 y 14 (Fig. 57).

En el Componente Uniforme de *Sturnira ludovici* se observa el mismo patrón de los individuos de bosque seco agrupados en cuanto a las alas más recortadas y comprimidas horizontalmente con respecto a las alas de los individuos de bosque lluvioso que no presentan un patrón definido (Fig. 58). En cuanto al componente No Uniforme se observa que los individuos de bosque seco se concentran mayoritariamente en dos subgrupos en relación a los Warps Relativos 1, 2 y 3; y con la excepción de 2 individuos no se mezclan con los individuos de bosque lluvioso (Fig. 59a y 59b). El Warp Relativo 1 explica el 47,8% de la variación y se concentra en una reducción del área del brazo alar por los movimientos concéntricos de los puntos 5, 6, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 y 17 (Fig. 60). El Warp Relativo 2 explica el 23,3% de la variación y su efecto se localiza en otra reducción del Área del Brazo Alar y del Área entre los dedos IV y V (Fig. 61). El Warp Relativo 3 explica el 9,0% de la variación y se concentra en un acortamiento de la punta de ala por movimiento del punto 1, 10, 11 y 12 (Fig. 62).

## 7. Discusión

### 7.1. Morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos.

Los murciélagos Filostómidos con mayor antebrazo son los que presentan mayor peso debido a la relación de tamaño/peso que tienen la mayoría de las especies de murciélagos. Las cinco especies con mayor antebrazo y peso corresponden a especies con antebrazos mayores a 60 mm y pesos mayores a 60g. Mientras que las especies de menor antebrazo presentan todas ellas valores menores a 40 mm de antebrazo y 12 g de peso.

Sin embargo, al comparar la composición de especies en cuanto a las longitudes de brazo alar ( $L_{AW}$ ), de la mano alar ( $L_{HW}$ ) y envergadura ( $WS$ ) con las especies que presentan mayores longitudes del antebrazo se observa un patrón distinto. Existe una sustitución de especies consideradas de tamaño corporal grande (antebrazo mayor a 60 mm) como *Vampyrum spectrum*, *Phyllostomus hastatus*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus intermedius* y *Phyllostomus discolor* por especies medianas (antebrazos de 50 mm) como *Mimon crenulatum* y *Lophostoma silvicolum* o especies pequeñas (antebrazos menores a 45 mm) como *Micronycteris hirsuta* y *Micronycteris microtis*. Esto indica que las especies con mayores  $L_{AW}$ ,  $L_{HW}$  y  $WS$  son especies pequeñas o medianas, lo cual muestra que son murciélagos de alas muy grandes en relación a su cuerpo y peso.

Estas especies son insectívoras de follaje que necesitan gran agilidad para capturar sus presas así como para cargar las presas, por lo que requiere bajos valores de Índice de Aspecto, que se obtienen parcialmente con longitudes de alas grandes que sostengan áreas grandes (Norberg y Rayner 1987). *M. hirsuta* es una especie con estrategia de forrajeo de vuelo continuo, por lo cual las alas relativamente grandes con

respecto a su cuerpo facilitan el vuelo constante con ahorro energético (Norberg y Rayner 1987). La estrategia de *M. minuta* se desconoce, pero dada la similitud de valores con *M. hirsuta*, se puede predecir que esta especie presenta la misma estrategia de vuelo continuo en busca de presas.

La misma sustitución de especies pequeñas en cuanto a la longitud del antebrazo por otras especies se evidencia en las especies con menores longitudes de brazo alar ( $L_{AW}$ ), de la mano alar ( $L_{HW}$ ) y envergadura ( $WS$ ). Las especies pequeñas (antebrazo menor a 35 mm) como *Ectophylla alba*, *Vampyressa pusilla*, *Hylonycteris underwoodi*, *Mesophylla macconnelli* y *Micronycteris minuta* son sustituidas por especies medianas (antebrazo mayor a 45) como *Sturnira ludovici*, *S. liliium*, *Chiroderma villosum*, *Platyrrhinus helleri* y *Centurio senex*. Esto indica que éstas son especies de tamaño mediano con alas pequeñas para su tamaño y peso. Estas especies son frugívoras principalmente de *Piper*, *Solanum* y *Acnistus*, los cuales producen frutos pequeños y livianos pesados, por lo que no requieren alta capacidad de carga (baja Carga Alares  $WL$ ) y tienen poca maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987).

Este patrón se observa asimismo en cuanto a las distintas áreas alares encontradas en las 41 especies de murciélagos. Las especies con mayores áreas del brazo ( $A_{AW}$ ), mano alar ( $A_{HW}$ ) y área alar ( $WA$ ) son una mezcla de especies grandes como *Vampyrum spectrum*, *Phyllostomus hastatus*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus intermedius* y *Phyllostomus discolor* y especies medianas como *Lophostoma silvicolium*, *Tonatia cirrhosus* y *Tonatia saurophila*. Estas tres últimas especies son insectívoras de follaje, las cuales se alimentan de insectos grandes y vertebrados pequeños, por lo cual

requieren de grandes áreas alares que faciliten la maniobrabilidad y la carga de las presas, por lo cual requieren de alas grandes que produzcan bajos valores de Índice de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL) (Norberg y Rayner 1987).

En las especies con menores áreas alares no hay una sustitución por especies pequeñas por especies medianas o grandes, ya que es el mismo componente de especies el que se observa en ambos grupos (*Ectophylla alba*, *Vampyressa pusilla*, *Hylonycteris underwoodi*, *Mesophylla macconnelli*, *Vampyressa nymphaea* y *Micronycteris minuta*) lo que indica que las especies de tamaño corporal pequeño tienen áreas pequeñas.

Las especies con mayores valores de Índice de Aspecto (AR) corresponden a especies pequeñas (antebrazo menor a 35 mm) como *Hylonycteris underwoodi*, *Ectophylla alba*, *Mesophylla macconnelli*, *Micronycteris minuta* y *Micronycteris microtis*. Las tres primeras especies son frugívoras, en donde la maniobrabilidad no es esencial, por lo cual presentan alto Índice de Aspecto (Norberg 1987). *Micronycteris microtis* es insectívora de follaje que cuyo comportamiento de forrajeo es de vuelo continuo en busca de presas (E. Kalko, com. pers.), por lo que requiere un alto Índice de Aspecto que produzca alas largas y estrechas que economicen energía en vuelos continuos y rápidos (Norberg y Rayner 1987) .

Las especies con menores valores de Índice de Aspecto (AR) son *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Phyllostomus hastatus*, *Artibeus intermedius* y *Vampyrum spectrum* debido a que estas son especies frugívoras, carnívoras u omnívoras. Esta característica permite a estas especies volar dentro del bosque y capturar sus presas (para las especies carnívoras) o cargar las frutas grandes de las

cuales se alimentan y que representan una carga considerable (Norberg y Rayner 1987).

Las especies con mayor valores de Carga Alar (WL) son especies de tamaño corporal pequeño o medianas como *Vampyressa pusilla*, *Sturnira ludovici*, *Sturnira lillium*, *Centurio senex* y *Enchistenes hartii*. Todas estas especies son frugívoras de frutos relativamente pequeñas, por lo cual no requieren capacidades de carga grandes. En *Centurio senex* por ejemplo, se sugiere que se alimenta principalmente de frutas muy maduras de las cuales extrae el jugo (Walker 1964, Gardner 1977). Las especies de *Sturnira* se alimentan de frutos pequeños de plantas de sotobosque como *Acnistus*, *Piper* o *Solanum*, los cuales no son grandes ni pesados.

Las especies de menor Carga Alar (WL) son *Tonatia saurophila*, *Micronycteris microtis*, *Micronycteris hirsuta*, *Mimon crenulatum* y *Vampyrum spectrum*. Todas estas especies son insectívoras y carnívoras que capturan a sus presas dentro del bosque y requieren de maniobrabilidad, agilidad y gran capacidad de carga (bajos valores de Carga Alar). *Vampyrum spectrum* por ejemplo puede cargar presas casi del mismo peso del propio murciélago (Norberg y Rayner 1987).

El patrón de alas estrechas, largas, de poca maniobrabilidad, poca capacidad de carga, pero de poco costo energético se observa en las especies *Hylonycteris underwoodi*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Mesophylla macconnelli*, *Micronycteris minuta*, *Vampyressa pusilla* y *Ectophylla alba*. Estas especies tienen mayor Proporción de la longitud de la punta (TLR) y mayor Proporción del área de la punta del ala (TAR). Por el otro lado el patrón de alas anchas, cortas, de alta maniobrabilidad, gran capacidad de carga pero de gran costo energético al volar se encuentra en las

especies *Artibeus lituratus*, *Artibeus intermedius*, *Desmodus rotundus*, *Lophostoma silvicolum*, *Phyllostomus hastatus* y *Vampyrum spectrum* que tienen valores bajos de TLC y TAR.

En cuanto al Índice de la forma de la punta (TSI) son las especies *Ectophylla alba*, *Artibeus watsoni*, *Sturnira ludovici*, *Micronycteris microtis* y *Vampyressa pusilla* las que presentan los mayores valores ya que estas especies frugívoras medianas y pequeñas que no requieren gran agilidad al tomar su alimento, por lo cual presentan alas con puntas redondeadas. Las especies *Artibeus jamaicensis*, *Phyllostomus discolor*, *Artibeus intermedius*, *Vampyrum spectrum* y *Phyllostomus hastatus* presentan alas con puntas puntiagudas que les confieren más agilidad (para las especies carnívoras o omnívoras) o de menor costo energético al viajar grandes distancias al buscar árboles en fruto. Por ejemplo, *Artibeus jamaicensis* puede viajar al menos 10 km por noche para buscar árboles de *Ficus* con fruto (Norberg y Rayner 1987).

Los factores aerodinámicos que segregan de manera mejor las diferentes subfamilias y gremios alimentarios son la Forma de la Punta de Ala (TSI), la Carga Alar y el Índice de Aspecto. Estas tres variables, al reunir características aerodinámicas importantes como capacidad de carga, maniobrabilidad, agilidad y costo energético de vuelo son útiles al diferenciar las especies y sus estrategias en diferentes tipos de bosque. Sin embargo, no son útiles a la hora de identificar, localizar y medir las áreas y zonas anatómicas involucradas en los principales cambios que separan a las especies de murciélagos Filostómidos.

Es por ello que el análisis Warp es sumamente útil al identificar cambios morfológicos globales en la forma de las alas y en las estructuras involucradas en tales

diferencias morfológicas asociadas a las diferentes estrategias y comportamientos de forrajeo así como gremios alimentarios. Por ejemplo *Desmodus rotundus* y *Phyllostomus hastatus* muestran el máximo alargamiento lateral izquierdo de todas las especies, debido a que ambas especies requieren de largas estructuras en el brazo alar: en *Desmodus rotundus* para desplazarse en el suelo y en *Phyllostomus hastatus* para lograr áreas alares grandes que sostengan su alto peso y le provean de mayor agilidad y vuelo de bajo costo energético. *Macrophyllum macrophyllum* muestra el máximo alargamiento lateral derecho que determina alas largas, las cuales le proveen un mayor rendimiento energético al volar largas distancias al forragear sobre el agua de ríos o lagos (Meyer *et al.* 2005).

Los principales cambios en la morfología alar dentro de las especies de los murciélagos Filostómidos se localizan en una reducción del uropatagio, una reducción del protopatagio, una expansión de la punta de las alas (Warp relativo 1), una reducción del *dactylopatagio major*, una expansión del *dactylopatagio brevis* (Warp Relativo 2) y finalmente una contracción vertical del ala y una reducción del *dactylopatagio minus* y *medius*. Posiblemente, tales cambios morfológicos se pueden asociar tanto a la afinidad filogenética de las especies como a una base ecológica.

Las estructuras anatómicas involucradas en los cambios morfológicos de las 41 especies de murciélagos Filostómidos se pueden diferenciar en áreas y uniones de huesos. En ambas categorías, las contracciones y movimientos de las distintas estructuras se pueden rastrear en los desplazamientos de los vectores de los warps relativos. Esto posee un gran potencial al permitir una comparación de la evolución de la morfología de cada especie-género-subfamilia-gremio alimentario o de

comportamiento de forrajeo, así como permite la generación de nuevas variables tanto continuas y cualitativas que se puedan utilizar en futuros análisis filogenéticos de la familia.

## **7.2. Morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos de cinco gremios alimentarios.**

El tipo de dieta es probablemente uno de los mayores elementos que determina la composición de especies en una comunidad de murciélagos y es un factor determinante en la evolución, radiación adaptativa y diversificación de los murciélagos Filostómidos en el Neotrópico (Aguirre *et al.* 2003, Dumont 1999). Esto debido a que la morfología puede predisponer a los organismos a alimentarse de ciertos tipos de alimentos y adoptar ciertas estrategias de forrajeo (Freeman 1979, Saunders y Barclay 1992).

El murciélago hematófago *Desmodus rotundus*, debido a su dieta y comportamiento deben ser muy ágiles en la locomoción terrestre debido a que se alimentan de presas (mamíferos silvestres y domésticos) mucho más grandes y pesadas que ellos. Deben asimismo levantar vuelo desde el suelo. Estos murciélagos presentan una gran longitud del brazo alar ( $L_{HW}$ ) debido a que utilizan el brazo alar para erguirse y separar el cuerpo del suelo durante el desplazamiento terrestre (Greenhall *et al.* 1983). Tanto las áreas del brazo alar ( $A_{AW}$ ) como las de la mano alar ( $A_{HW}$ ), el área alar (WA) y la envergadura (WS) son bajas debido a que el Índice de Aspecto (AR) y la Carga Alar (WL) son muy altas. Los hematófagos no necesitan transportar grandes cargas ya que cuando se alimentan de sangre extraen el contenido líquido del plasma al orinar. Además, estos murciélagos no deben ser particularmente ágiles en el vuelo, sino en la locomoción

terrestre debido a que sus presas son grandes, pesadas y no muy móviles (Greenhall *et al.* 1983, Reid 1997).

Los murciélagos Filostómidos animalívoros (*Lophostoma*, *Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Mimon*, *Tonatia*, *Trachops*, *Vampyrum*) presentan gran longitud del brazo alar ( $L_{HW}$ ), longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) y envergadura que inciden en las altas áreas del brazo alar ( $A_{AW}$ ), de la mano alar ( $A_{HW}$ ) y en el área alar ( $WA$ ). Debido a esto tienen bajos Índice de Aspecto y Carga Alar y por lo tanto deben ser muy maniobrables, lo cual es necesario para buscar, localizar y capturar sus presas entre el follaje del sotobosque denso, en donde deben evitar obstáculos. Es por esto que los murciélagos animalívoros presentan asimismo altos Índices de Punta del ala y con ello alas con puntas muy redondeadas.

Los murciélagos Filostómidos nectarívoros (*Anoura*, *Glossophaga*, *Hylonycteris*, *Lonchophylla*) presentan menores longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ), longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) y envergadura que +inciden en las menores áreas del brazo alar ( $A_{AW}$ ), área del la mano alar ( $A_{HW}$ ) y área alar ( $WA$ ), que producen por lo tanto un alto Índice de Aspecto y Carga Alar ( $WL$ ). Esto favorece a estos murciélagos que deben presentar vuelo rápido y eficiente energéticamente para explotar recursos alimentarios no permanentes y localizados en parches distantes, así como mantenerse en vuelo sostenido en frente de las flores. Finalmente presentan un bajo Índice de la Forma del Ala ( $TSI$ ) ya que con alas puntiagudas el vuelo es menos costoso energéticamente.

Los murciélagos Filostómidos frugívoros (*Artibeus*, *Carollia*, *Centurio*, *Chiroderma*, *Ectophylla*, *Enchistenes*, *Mesophylla*, *Micronycteris*, *Platyrrhinus*, *Sturnira*, *Uroderma*, *Vampyressa*) presentan menores longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ), longitud de la mano alar

( $L_{HW}$ ) y envergadura, pero gran área del brazo alar ( $A_{AW}$ ), medianos valores del área del la mano alar ( $A_{HW}$ ) y bajos valores del área alar (WA) lo que producen valores bajos de Índice de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL). Finalmente, los murciélagos Filostómidos frugívoros presentan bajo valor de Índice de la Forma del Ala, lo que significa alas más puntiagudas que redondeadas y eso se traduce en menor costo energético al volar largas distancias en busca de recursos alimentarios dispersos en el espacio.

Los murciélagos Filostómidos omnívoros (*Phyllostomus*) presentan valores medios de longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ), valores elevados de envergadura y del área del brazo alar ( $A_{AW}$ ), del área del la mano alar ( $A_{HW}$ ) y del área alar (WA). Esto resulta en bajos valores de Índice de Aspecto (AR) y de carga alar (WL).

Tanto los murciélagos hematófagos como los frugívoros presentan una forma de alas más estrechas y alargadas con respecto a la forma más ancha y redondeada de las alas de los murciélagos animalívoros y nectarívoros. Esto posiblemente se debe a que los primeros no necesitan grandes áreas alares ya que no requieren transportar cargas pesadas, tampoco requieren ser altamente maniobrables ni realizar vuelo sostenido como si lo requieren los murciélagos animalívoros y nectarívoros. Interesantemente, los murciélagos omnívoros presentan los menores cambios relativos en la forma de las alas, lo que puede estar relacionado a que explotan diversos tipos de dieta (móviles, inmóviles). Esto indica que las alas no han sido seleccionadas hacia una forma particular que reduzca su acceso a otros posibles recursos.

Los murciélagos hematófagos presentan una alta compresión del área de la mano alar, del propatagio y del uropatagio ya que no necesitan de esas áreas que estorben

en el desplazamiento terrestre, es por eso que las uniones de las falanges de los dedos 3, 4 y 5 se han desplazado hacia la punta del ala derecha y las uniones carpo-radio, radio-húmero y húmero- radio y radio-acromio se han desplazado hacia el cuerpo, lo cual produce una reducción de dichas áreas (menores Índice de Aspecto y Carga Alar), y al mismo tiempo alarga el ala.

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros presentan un desplazamiento mayor de las falanges del dedo 5 (expansión del *dactylopatagio major*) y una reducción del uropatagio. Estos desplazamientos son congruentes con las bajas áreas del brazo alar y de la mano alar que estos presentan y afectan por lo tanto, los valores del Índice de Aspecto y Carga Alar, debido a que los murciélagos frugívoros necesitan desplazarse grandes distancias para localizar recursos (frutos o flores) que están distribuidos estacionalmente en parches distantes y necesitan viajar continuamente entre ellos.

Los murciélagos animalívoros presentan una expansión del área del uropatagio y del plagiopatagio y esto reduce el Índice de Aspecto y Carga Alar, por lo cual estos murciélagos son de vuelo lento, muy maniobrable y pueden realizar fácilmente despegues luego de capturar o recoger a sus presas en el sotobosque denso.

Los murciélagos omnívoros son los que presentan menos cambios a la forma consenso del ala y se debe probablemente a las presiones selectivas de su dieta que exige alta versatilidad en cuanto al acceso y consumo de los recursos.

En resumen, los puntos donde se observan los cambios anatómicos entre los gremios alimentarios de los murciélagos Filostómidos son las falanges de los dedos 5 y 4, las uniones carpo-radio, radio-húmero, húmero- radio y radio-acromio, tibia-tarso, tarso-base del calcar, calcar y puntos extremos de la membrana del uropatagio.

### 7.3. Morfología alar en los murciélagos Filostómidos frugívoros.

Tanto el componente Uniforme como el No-Uniforme describen diferencias en la morfología global y local del ala de las 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Estos componentes separan claramente a varios grupos de frugívoros: las especies grande y pequeñas de *Artibeus*, así como las de *Carollia*, *Sturnira*, *Micronycteris nicefori* y *Centurio senex*. Estas diferencias en la morfología alar pueden reflejar diferentes grados de ajuste al uso de los recursos alimentarios (frutos) de las que disponen estas especies.

El componente Uniforme y los Warps relativos 1, 2 y 3 separan a las especies de *Artibeus* de tamaño corporal pequeño (*Artibeus phaeotis* y *Artibeus watsoni*) de las de tamaño corporal grande (*Artibeus intermedius*, *Artibeus lituratus* y *Artibeus intemedius*) y de la especie *Enchistenes hartii*. Todas estas especies han sido incluidas por diferentes autores ya sea en un solo género (*Artibeus*), en dos (*Artibeus* y *Dermanura*) o inclusive en tres (*Artibeus*, *Dermanura* y *Enchistenes*). Las especies de *Carollia* y *Sturnira* también se separan de todos las demás.

*Artibeus* se alimenta de frutos de hasta 92 especies diferentes de plantas, concentrándose principalmente es frutos de dosel (*Ficus*). *Carollia* se alimenta de alrededor de 68 especies de plantas, pero principalmente de especies de sotobosque (*Piper*, *Cecropia*), *Sturnira* se considera un frugívoro de sotobosque que se alimenta principalmente de *Solanum*, *Acnistus*, mientras que se cree que *Centurio senex* se alimenta principalmente de frutos muy maduros, utilizando los complejos pliegues de la cara para canalizar el jugo de éstos (Walker 1964).

Sin embargo, se observa que, de lado con el agrupamiento general de las especies descritas, existe un gran número de especies cuyas morfologías son muy variables. Como se observa en el análisis warp, el grado relativo en los cambios anatómicos que las especies de murciélagos Filostómidos frugívoros presentan en el ala es muy variable y va desde cambios marcados (e.g. *Centurio senex*) hasta cambios ligeros (e.g. *Artibeus toltecus*). Esto sugiere un gradiente de leves modificaciones de un plan estructural básico que podría incidir en la ecología y rendimiento específico, lo que contribuye en la repartición de los recursos en este gremio trófico. A nivel específico, es difícil ligar las diferentes variaciones de la morfología alar con hábitos o comportamientos ya que se carece de información sobre la ecología básica de estas especies. Sin embargo, se puede localizar ahora con alta precisión, cuales son las estructuras o estructuras anatómicas involucradas en esta alta variación de la morfología alar.

#### **7.4. Morfología alar en murciélagos Filostómidos frugívoros según tamaño.**

El tipo de dieta presenta para los murciélagos Filostómidos frugívoros dos problemas: su localización en el ambiente y el transporte de los frutos. La localización de los frutos es de suma importancia, ya que la estructura de la vegetación en donde se encuentran localizados los frutos varía en un gradiente de densidad desde áreas relativamente abiertas en el dosel hasta áreas muy cerradas en la vegetación del sotobosque. Además debido a que las especies de murciélagos frugívoros tienden a no consumir los frutos en los mismos árboles que los producen, sino que vuelan con ellos hacia pechas seguras, el transporte de estos frutos es otro problema. Por lo tanto las demandas aerodinámicas que enfrenta el murciélago son diferentes en cada caso.

A nivel funcional, al agrupar las especies por su tamaño, se pueden predecir aspectos básicos de la ecología de estos grupos tróficos, así como cuáles son las estructuras que pueden estar involucradas en la separación de estos grupos y en las posibles adaptaciones que se correlacionan con la posible repartición de nichos ecológicos entre estas especies de murciélagos.

Los murciélagos frugívoros de tamaño corporal pequeño presentan mayor Índice de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL), siendo por lo tanto menos maniobrables, enfrentan un despegue más difícil y no pueden transportar cargas pesadas. Esto último lo comparten con los murciélagos frugívoros de tamaño grande, los cuales son más ágiles (menor AR), pueden realizar vuelo rápido, ahorro energético y por lo tanto un mayor aprovechamiento de áreas de forrajeo distantes entre sí. De manera opuesta, el grupo de murciélagos frugívoros de tamaño mediano pueden transportar frutos de mayor peso (menor WL), pero sus alas no están diseñadas para el ahorro energético en vuelos largo, por lo que se espera que su rango de hogar sea menor al de las especies de los otros grupos.

La expansión del ala en los murciélagos frugívoros de tamaño corporal pequeño respalda el resultado de que no son ágiles, mientras que las especies frugívoras de tamaño corporal grande presentan una compresión vertical, lo cual está en relación a su bajo AR y a su adaptación de viajar largas distancias para aprovechar recursos estacionales. Se predice que existe una relación entre tamaño del murciélago y tamaño del fruto, por lo que murciélagos grandes pueden acceder a frutos grandes mientras que murciélagos más pequeños utilizan frutos pequeños. Sin embargo, los resultados indican que esta no es la regla para todos estos grupos tróficos descritos.

### 7.5. Morfología alar en los murciélagos Filostómidos nectarívoros según estrategia de forrajeo.

La morfología alar entre los murciélagos Filostómidos nectarívoros no corresponde a los patrones esperados de acuerdo a las demandas energéticas que implican las estrategias de forrajeo de estas especies: viajar largas distancias en busca de recursos ricos en energía o utilizar recursos de baja energía de mayor abundancia. Para los murciélagos nectarívoros residentes que aprovechan recursos locales se predice una morfología alar diseñada para vuelos cortos en áreas relativamente pequeñas, mientras que para las especies que viajan largas distancias en busca de recursos se predicen alas diseñadas para viajar entre áreas de forrajeo lejanas y así aprovechar recursos estacionales y efímeros.

Las especies migratorias presentaron alas con bajo Índice de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL), con lo cual se requiere de mucha energía para volar eficientemente entre áreas de forrajeo lejanas y son alas que son más eficientes en cuanto a maniobrabilidad, a realizar vuelo sostenido y a despegar fácilmente. Por otro lado las especies residentes presentaron altos Índice de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL), que son precisamente las ideales para conmutar entre área lejanas. Sin embargo este diseño de alas les resulta más difícil maniobrar, realizar vuelo sostenido y despegar.

La única característica que esta de acuerdo con el patrón esperado para un murciélago migratorio es el mayor peso, ya que funciona como un recurso energético que les permite desplazarse largas distancias (Tschapka 2004). Además, Tschapka (2004), con base en datos de abundancia y captura de 26 meses encontró que la especie *Lonchophylla robusta* era probablemente migratoria entre la estación biológica

La Selva y el Parque Nacional Braulio Carrillo, mientras que las especies *Glossophaga soricina*, *G. commissarissi* y *Hylonycteris underwoodi* eran residentes de La Selva. Esto apoya la hipótesis de que los murciélagos nectarívoros migratorios son más grandes que las especies residentes (*Lonchophylla robusta* pesa entre 15 y 18 gramos, mientras que las dos especies de *Glossophaga* y la especie *Hylonycteris underwoodi* pesan entre 8 a 12 gramos).

La morfología alar en las especies migratorias puede diferir del patrón esperado por dos razones: dieta de alta energía y varios tipos de dieta. En la primera hipótesis las especies migratorias puedan compensar las deficiencias energéticas de su diseño estructural al aprovechar fuentes de alimento altamente energéticas. Tschapka (2004) reporta a *Lonchophylla robusta* alimentándose de néctar de una planta con extremadamente alta densidad de energía *Matisia cordata*, la cual ofrece un máximo de varias miles de  $\text{kJ ha}^{-1}\text{d}^{-1}$  y produce 10 000 flores por noche con un volumen de alrededor de 10  $\mu\text{l}$  de néctar Tschapka (2004).

En la segunda hipótesis, las especies migratorias pueden presentar otros hábitos alimentarios ocasionalmente y por lo tanto requieren una morfología alar más flexible en cuanto a su desempeño. Esto debido a que las demandas aerodinámicas para la captura y el consumo de varios tipos de ítems son diferentes si se trata de presas móviles o estáticas (e.g. insectos vs frutos).

LaVal y Rodríguez-H. (2002) y Reid (1997), reportan a *Lonchophylla robusta* alimentándose de insectos, polen y frutas. Mientras que Gardner 1977 y Fleming *et al.* (1972) encontraron que 90% del volumen estomacal de 17 especímenes de *Lonchophylla robusta* era insectos. Howell y Burch (1974) encontraron los restos de 3

Órdenes de insectos (Lepidoptera, Coleoptera y Streblidae) en individuos de *Lonchophylla robusta*. Asimismo, para *Anoura geoffroyi* se ha reportado insectos en su dieta como mariposas nocturnas, Coleopteros, Thysanoptera e Himenoptera (LaVal y Rodríguez-H. 2002, Reid 1997). Mientras que Gardner (1977) reporta en algunos especímenes solamente insectos.

En los resultados de componente No-Uniforme se muestran sin embargo que inclusive entre las especies migratorias existen diferencias importantes en cuanto a la morfología alar. Estas especies no se agrupan y por el contrario se observa como han experimentado diferentes cambios. *Anoura geoffroyi* presenta cambios hacia un ala con menor uropatagio y plagiopatagio y un ala más puntiaguda, mientras que *Lonchophylla robusta* presenta alas con cambios opuestos. Probablemente, esta última es más maniobrable y puede por lo tanto capturar más fácilmente cierta clase de insectos que *Anoura geoffroyi*.

Asimismo los resultados de componente No-Uniforme muestran los cambios anatómicos que hacen de *Hylonycteris underwoodi* una especie con alas diseñadas para vuelo sostenido y constante, que de acuerdo a Tschapka (2004) necesita para aprovechar escasos recursos distanciados entre sí. La mayor expansión del área del uropatagio pero al mismo tiempo la reducción de las áreas alares y la contracción de la misma hace de las alas de *Hylonycteris underwoodi* largas, angostas y estrechas y por lo tanto con altos Índices de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL). La morfología alar en las especies nectarívoras residentes del género *Glossophaga* es muy similar.

## 7.6. Morfología alar en los murciélagos Filostómidos animalívoros.

La morfología alar encontrada en el gremio de murciélagos Filostómidos animalívoros corresponde de manera bastante exacta a los patrones predichos sobre la relación de la morfología con el desempeño alar. Las tres estrategias de forrajeo categorizadas en este gremio involucran diferentes requerimientos energéticos y aerodinámicos. Las especies animalívoras de vuelo continuo (*Micronycteris microtis*) presenta los valores más altos de Índice de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL) de todas las especies. Asimismo presenta alas con una fuerte compresión vertical y una reducción del área del brazo alar ( $A_{AW}$ ), por lo que presenta alas largas y estrechas ideales para el vuelo continuo de forma eficiente y con bajo costo energético (Aldridge 1996, Norberg y Rayner 1987).

Las especies de ataque desde percha (*Lophostoma brasiliensis*, *L. silvicolum*) presentan por el contrario valores menores a los de las otras especies, con lo cual sus alas son más eficientes en el vuelo corto, maniobrable, así como en el despegue y en el vuelo sostenido, una muy pequeña compresión vertical del ala, expansión del uropatagio y redondeamiento de la punta del ala. Estas características que facilitan el despegue desde la percha y su desplazamiento lento, el cual es eficiente en áreas densas de bosque, en donde recogen las presas del suelo. Kalko *et al.* (1999) encontró que *Lophostoma silvicolum* no se desplaza mucho sino que forrajea a una corta distancia del refugio (alrededor de 200-500 metros), en áreas pequeñas (alrededor de 3-12 hectáreas) y utiliza predominantemente vuelos cortos de menos de 1 minuto de duración.

Las especies de estrategia mixta (*Trachops cirrhosus*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris. hirsuta*) presentan valores intermedios de los valores de Índice de Aspecto (AR) y Carga Alar (WL), así como cambios graduales en el componente Uniforme (ligera compresión vertical de que en *Trachops cirrhosus*, ninguna compresión de que en *Tonatia saurophila* o una ligera expansión vertical de que en *Micronycteris hirsuta*), lo que sugiere una morfología alar distribuida en un espectro que puede reflejar finas diferencias en cuanto a la extensión del ataque desde percha y vuelo continuo, lo que puede incidir en el uso de diferentes recursos, áreas y diferencias en el comportamiento.

Spehn (2005) encontró que *Tonatia saurophila* utiliza preferentemente la estrategia de ataque desde percha en vuelos cortos al forrajear, por lo que se encuentra cerca de uno de los extremos del espectro de estrategias de forrajeo, mientras que *Micronycteris hirsuta*, otra especie de estrategia mixta utiliza ambas estrategias al cazar desde perchas y en largos vuelos continuos. Kalko *et al* (1999) encontró que *Trachops cirrhosus* utiliza asimismo una mezcla de ambas estrategias, mostrando preferencias por distintas estrategias según determinadas horas de la noche, esto por estar asociado a la disponibilidad y comportamiento de sus presas (de anuros a insectos). *Trachops cirrhosus* pasa de cazar desde perchas en las primeras horas de la noche a cazar en vuelo continuo en horas posteriores Kalko *et al* (1999).

Estas diferencias en el cambio y uso diferencial entre los murciélagos de estrategia mixta se refleja en el gradiente que muestran en la morfología alar. Las especies se agrupan pero muestran diferentes grados de contracciones y expansiones de las

diferentes membranas alares, así como en el desplazamiento de las falanges, principalmente del segundo, tercer y quinto dedo.

Uno de los principales resultados novedosos de esta investigación es el comparar e inferir el tipo y extensión de la estrategia de forrajeo en especies en las que no existen datos sobre comportamiento, telemetría o ambos. Se observa que *Vampyrum spectrum* comparte varias características con las especies de ataque desde percha, mostrando sin embargo ligeras diferencias en cuanto a la extensión de los cambios detectados en el Warp relativo 3 (con alta expansión del uropatagio vía elongación del calcar y la tibia). Los pocos datos sobre comportamiento de *Vampyrum spectrum* lo reportan como un carnívoro con cierta preferencia por aves de fuerte olor que duermen en grandes grupos y que en algunos casos tienen casi el mismo peso que el murciélago (LaVal y Rodríguez-H. 2002, Reid 1997, Navarro y Wilson 1982). El cargar presas grandes se ve beneficiado por el desarrollo de grandes áreas alares mediante las expansiones y elongaciones antes descritas.

*Micronycteris minuta*, *Mimon crenulatum* y *Macrophyllum macrophyllum* se encuentran distribuidas en un gradiente con las especies de estrategia mixta, lo que sugiere diferencias en la intensidad en que desarrollan ambas estrategias, o en la forma, sitio y combinación de estas estrategias con otras desconocidas que estas especies despliegan. Por ejemplo, *Macrophyllum macrophyllum* se encuentra cerca de la morfología esperada para una especie de vuelo continuo, lo cual es confirmado por Weinbeer *et al.* (en prensa) en Panamá, ya que en la Isla Barro Colorado, *M. macrophyllum* vuela continuamente (de 15 minutos a 3 horas) sobre el agua capturando insectos tanto recogéndolos sobre el agua como en pleno aire. La captura

de insectos al vuelo es una tarea difícil que exige una morfología alar que permita gran agilidad.

La confrontación de diversas tareas y funciones que las alas de los murciélagos Filostómidos deben realizar es probablemente uno de los factores decisivos en el desarrollo de diferencias en cuanto a la morfología alar. Sin embargo, la morfología alar está ligada íntimamente al desempeño que se requiere al alimentarse de distintos ítems. La dieta, el comportamiento y la morfología son probablemente los tres factores más importantes en la alta diversificación de los murciélagos Filostómidos.

#### **7.7. Morfología alar según tipo de bosque en seis especies de murciélagos Filostómidos.**

Los resultados del análisis morfológico muestran diferencias entre las poblaciones de bosque seco y bosque lluvioso de seis especies de murciélagos Filostómidos. Estas diferencias coinciden con las predicciones propuestas sobre la diferenciación entre poblaciones disyuntivas que han evolucionado en zonas de vida de marcada diferencia climática y fisonómica, así como el efecto del componente ecológico dentro del diseño morfológico del ala.

El vuelo en una zona abierta se facilita ya que no existen obstáculos que dificulten la maniobrabilidad y agilidad de los murciélagos, y esto repercute en la morfología alar. Por el contrario, el vuelo en zonas densas repercute no solamente en la maniobrabilidad y agilidad sino también en la velocidad que un murciélago puede desplegar así como en el tipo de señal de ecolocalización.

Los mayores valores de Índice de Aspecto, Carga Alar y Forma de la Punta del Ala encontrados en las poblaciones de bosque seco de las especies estudiadas esta de

acorde a la predicción de que en las poblaciones que utilizan un ambiente más abierto, las restricciones aerodinámicas son diferentes. Es por esto que en cuatro de las seis especies estudiadas, las poblaciones de bosque seco tienen alas significativamente más largas, más estrechas, más puntiagudas, menos maniobrables y menos aptas para realizar vuelos sostenido que las poblaciones de bosque lluvioso.

Las poblaciones de bosque lluvioso presentan altos valores en cuanto a las medidas de áreas ( $A_{AW}$ ,  $A_{HW}$ ,  $WA$ ) ya que debido a la relación inversamente directa entre las área y los Índice de Aspecto y Carga Alar se producen alas cortas, angostas, más maniobrables, con puntas más redondeadas y más efectivas para realizar vuelo sostenido, todas estas características muy adecuadas para el vuelo lento y efectivo entre el follaje denso, ramas y troncos del bosque lluvioso.

Las dos especies de murciélagos que no presentan diferencias significativas en la morfología alar entre las dos poblaciones son las especies nectarívoras del género *Glossophaga*. Una posible explicación es la especialización en cuanto a la morfología requerida para realizar de manera efectiva vuelo sostenido al obtener néctar de las flores.

El análisis Warp muestra que los patrones de diferenciación morfológica son más complejos. En cuanto al componente Uniforme solamente en *A. jamaicensis* se evidencia agrupamiento de los individuos de bosque seco en zonas de contracción vertical del ala (alas más angostas y largas). En las otras especies no se observa ningún agrupamiento.

En cuanto al componente No Uniforme, indica que en cuatro de las especies estudiadas los tres principales cambios morfológicos detectados por los Warps relativos

son la reducción del brazo alar, la disminución del uropatagio y el alargamiento de la punta del ala. Estas tres características reflejan el efecto histórico que la estructura del bosque seco ha producido en las poblaciones de los murciélagos Filostómidos, una modificación en la morfología alar tendiente a producir alas más largas, angostas y puntiagudas debido a que bajo estas condiciones desarrollan un vuelo más efectivo.

## 8. Conclusiones

Debido a que es posible que la morfología predisponga a los organismos a alimentarse de ciertos tipos de alimentos y a adoptar ciertas estrategias de forrajeo es que el tipo de dieta es probablemente uno de los mayores elementos que determina la composición de especies de una comunidad de murciélagos y es un factor determinante en la evolución, radiación adaptativa y diversificación de los murciélagos Filostómidos en el Neotrópico.

Los murciélagos Filostómidos presentan diferente morfología alar que está altamente relacionada con las estrategias de forrajeo, comportamiento, tipo de alimento consumido y estructura del ambiente.

En general, los frugívoros tienen alas anchas y cortas para el transporte de frutos, aunque existen diferencias importantes en la morfología alar dentro de este grupo si se considera el efecto del tamaño corporal.

Los nectarívoros presentan alas relativamente largas y angostas con significativa área alar. Esta morfología está asociada a la estrategia de aprovechar recursos efímeros-estacionales de alta calidad.

Los murciélagos omnívoros son los que presentan menos cambios a la forma consenso del ala y se debe probablemente a las presiones selectivas de su dieta que exige alta versatilidad en cuanto al acceso y consumo de los recursos. Los murciélagos hematófagos presentan cambios únicos en su morfología alar relacionados a su locomoción terrestre, despegue y hábitos alimentarios.

Los animalívoros presentan una variada morfología alar altamente correlacionada a la estrategia de forrajeo empleada. La morfología alar de los murciélagos Filostómidos

animalívoros corresponde a los patrones predichos sobre la relación de la morfología con el desempeño alar. Murciélagos de ataque desde percha tienen alas anchas y cortas, los de vuelo continuo presentan alas más angostas y largas mientras que las especies de estrategia mixta presentan un gradiente entre ambas categorías.

Las estructuras más fuertemente modificadas en las alas de los murciélagos Filostómidos son las falanges de los dedos 5 y 4, las uniones carpo-radio, radio-húmero y húmero- radio y radio-acromio, tibia-tarso, tarso-base del calcar, calcar y puntos extremos de la membrana del uropatagio.

Existen diferencias localizadas en la morfología alar entre las poblaciones de bosque seco y bosque húmedo en cuatro especies de murciélagos Filostómidos estudiados. En resumen, estas diferencias son áreas alares mayores en las poblaciones de bosque lluvioso que en las de bosque seco. Además mayores valores de Índice de Aspecto, Carga Alar y Índice de la Punta del ala en las poblaciones de bosque seco. Las diferencias en la morfología alar entre las poblaciones de ambos tipos de bosque son la reducción del brazo alar, la disminución del uropatagio y el alargamiento de la punta del ala.

FIGURAS

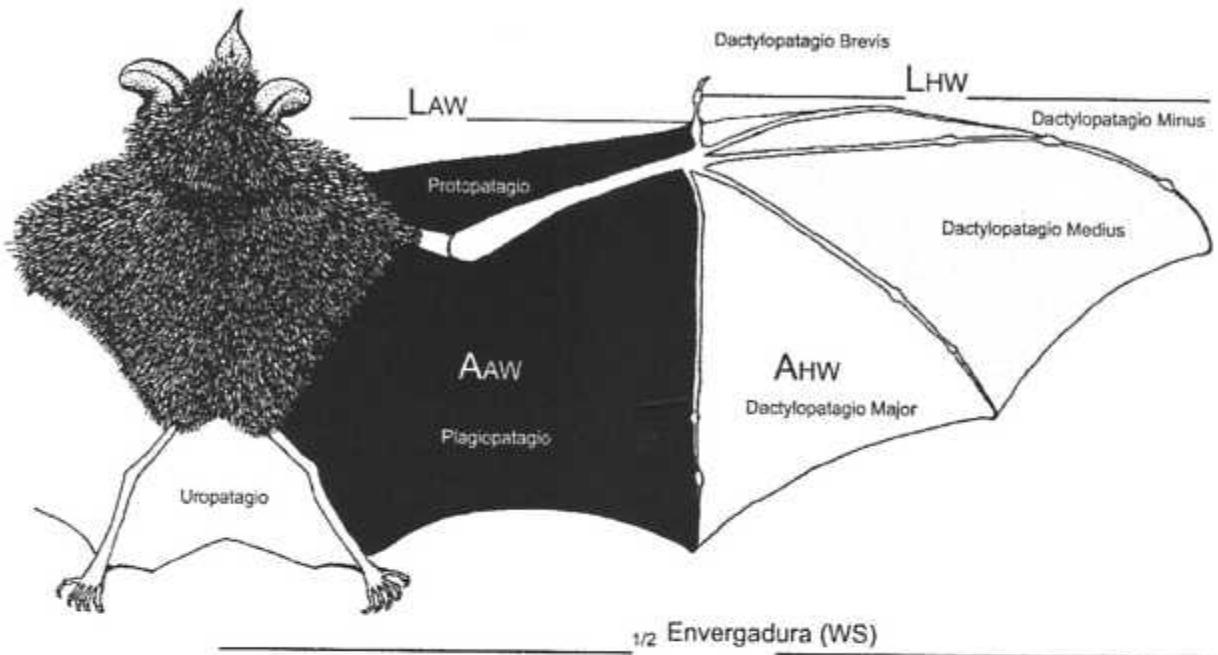


Figura 1. Estructuras, áreas y parámetros medidos en cada una de las tres fotografías del ala derecha de cada individuo de cada especie capturada de murciélago Filostómido (AAW=Área del Brazo Alar, AHW=Área de la Mano Alar, LAW= Longitud del Brazo Alar, LHW=Longitud de la Mano Alar, WS=Envergadura). Dibujo por Inga Geipel.

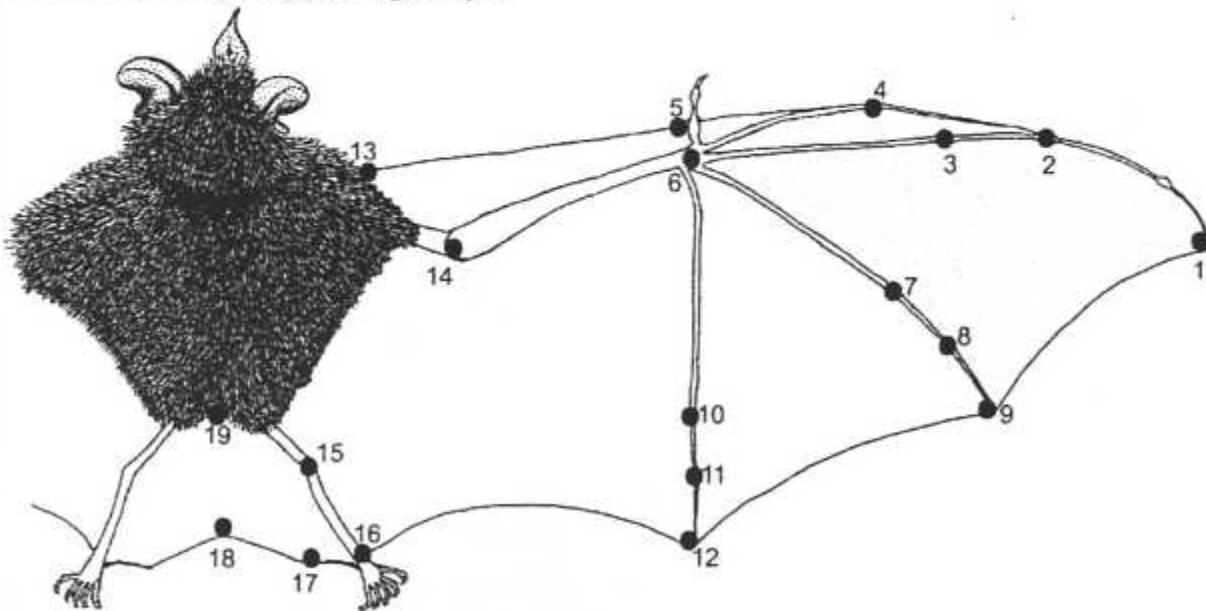
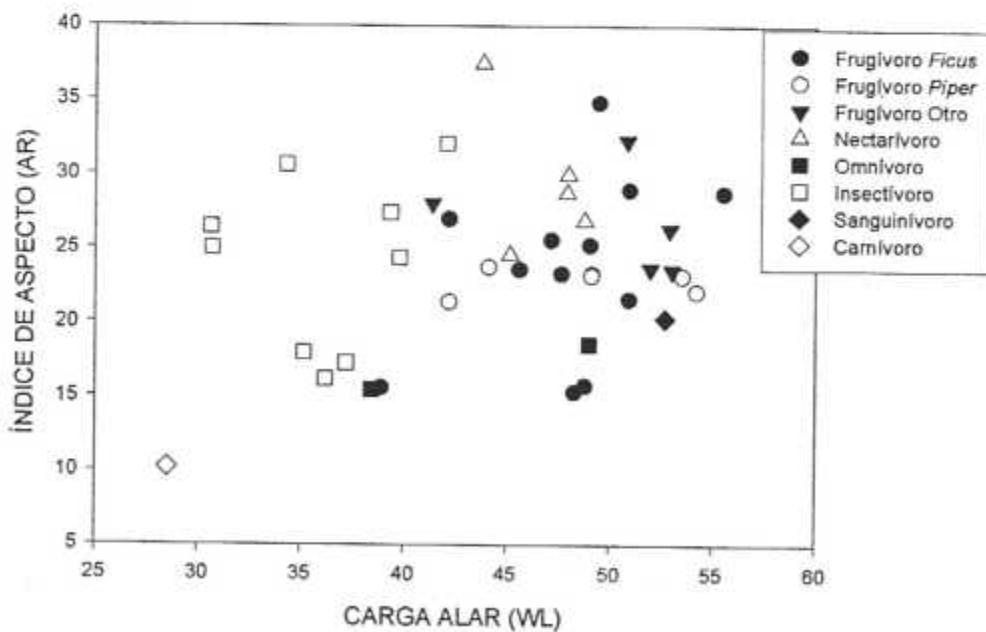
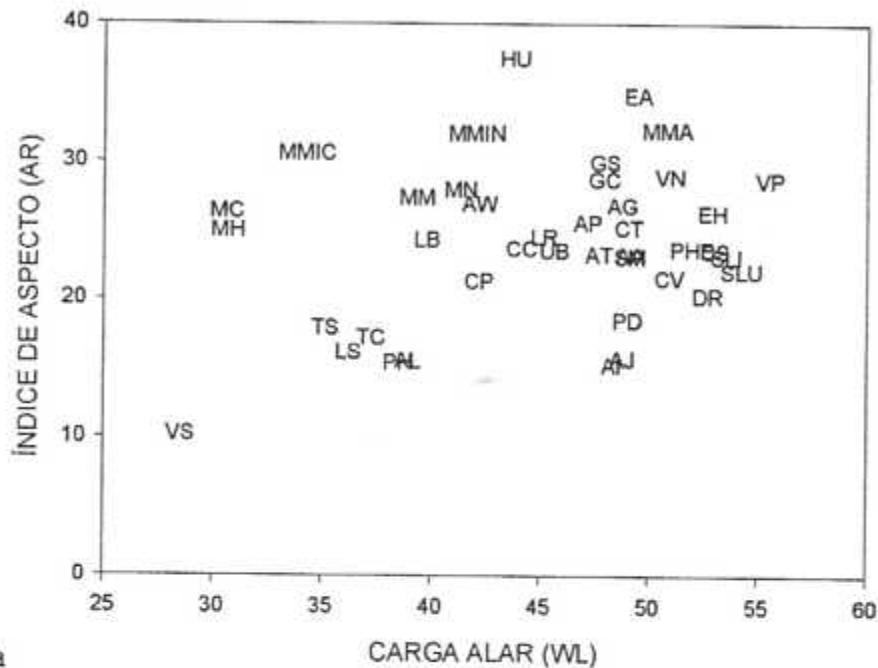
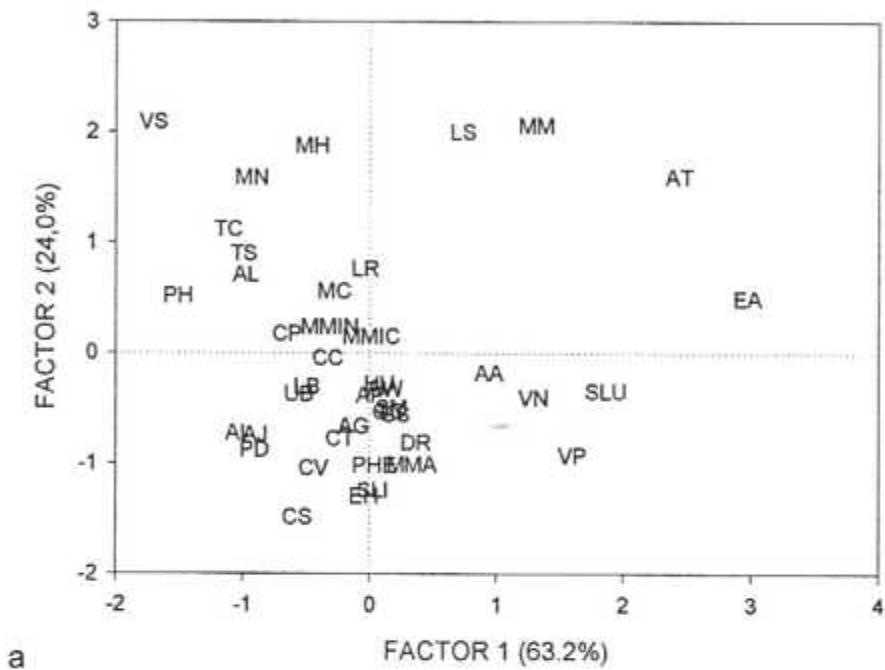


Figura 2. Puntos morfológicos seleccionados digitalizados de las fotografías del ala de los murciélagos Filostómidos utilizados para el análisis de la forma y estructura mediante el Análisis Warp. Ver Anexo II para una descripción de los puntos.

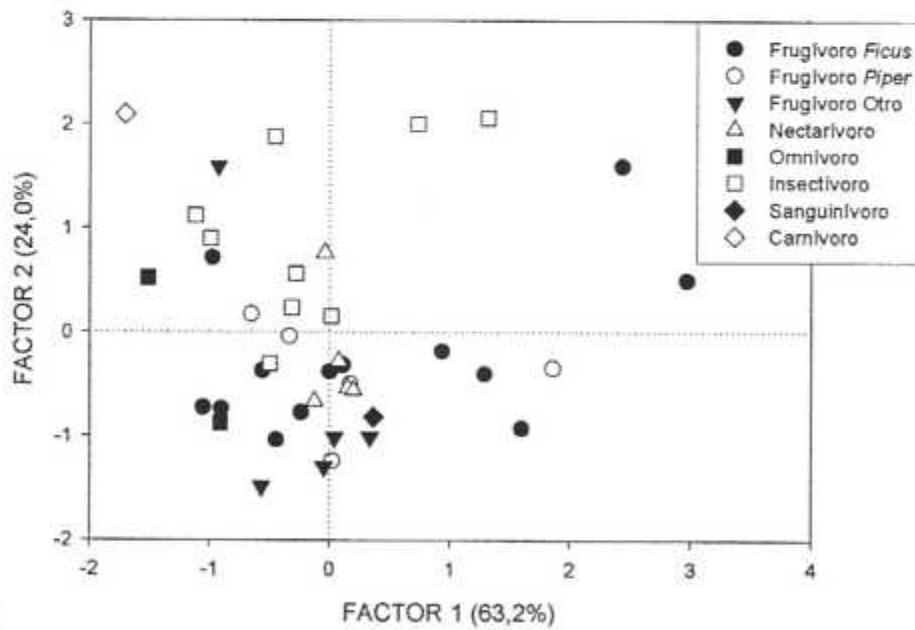


**Figura 3.** Carga Alar (WL) vs Índice de Aspecto (AR) de 41 especies de murciélagos Filostómidos (a) y según gremio alimentario (b). Especies de Carollinae: CP=*Carollia perspicillata*, CC=*Carollia castanea*. Especies de Phyllostominae: LB=*Lophostoma brasiliensis*, LS=*Lophostoma silvicolum*, MM=*Macrophyllum macrophyllum*, MH=*Micronycteris hirsuta*, MMIC=*Micronycteris microtis*, MMIN=*Micronycteris minuta*, MC=*Mimon crenulatum*, PD=*Phyllostomus discolor*, PH=*Phyllostomus hastatus*,

TS=*Tonatia saurophila*, TC=*Trachops cirrhosus*, MN=*Micronycteris nicefori*, VS=*Vampyrum spectrum*. Especies de Glossophaginae: AG=*Anoura geoffroyi*, GS=*Glossophaga commissarisi*, GC=*Glossophaga soricina*, HU=*Hylonycteris underwoodi*, LR=*Lonchophylla robusta*. Especies de Stenodermatinae: AA=*Artibeus aztecus*, AI=*Artibeus intermedius*, AJ=*Artibeus jamaicensis*, AL=*Artibeus lituratus*, AP=*Artibeus phaeotis*, AT=*Artibeus toltecus*, AW=*Artibeus watsoni*, CS=*Centurio senex*, CT=*Chiroderma trinitatum*, CV=*Chiroderma villosum*, EA=*Ectophylla alba*, EA=*Enchistenes hartii*, MMA=*Mesophylla macconnellii*, PHE=*Platyrrhinus helleri*, SLI=*Sturnira lilium*, SLU=*Sturnira ludovici*, SM=*Sturnira mordax*, UB=*Uroderma bilobatum*, VN=*Vampyressa nymphaea*, VP=*Vampyressa pusilla*. Especies de Desmodontinae: DR=*Desmodus rotundus*.

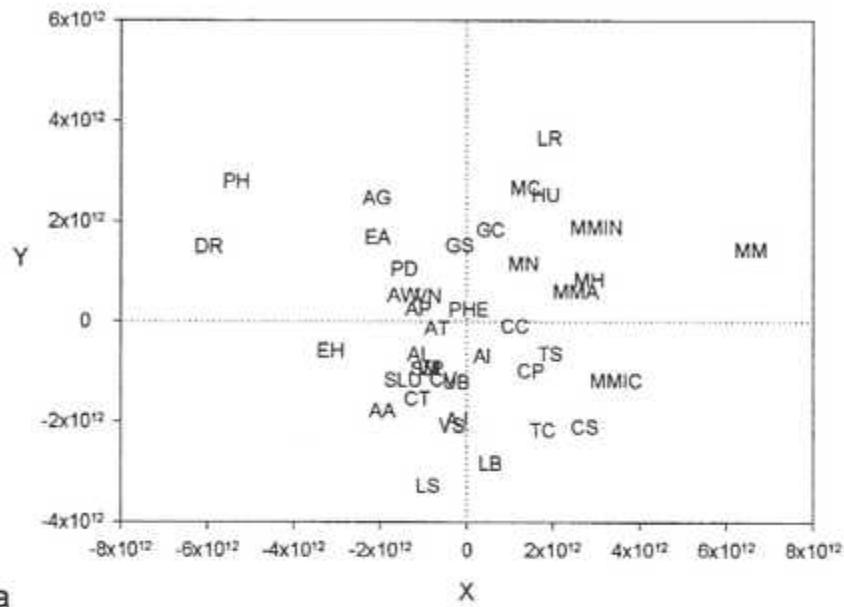


a

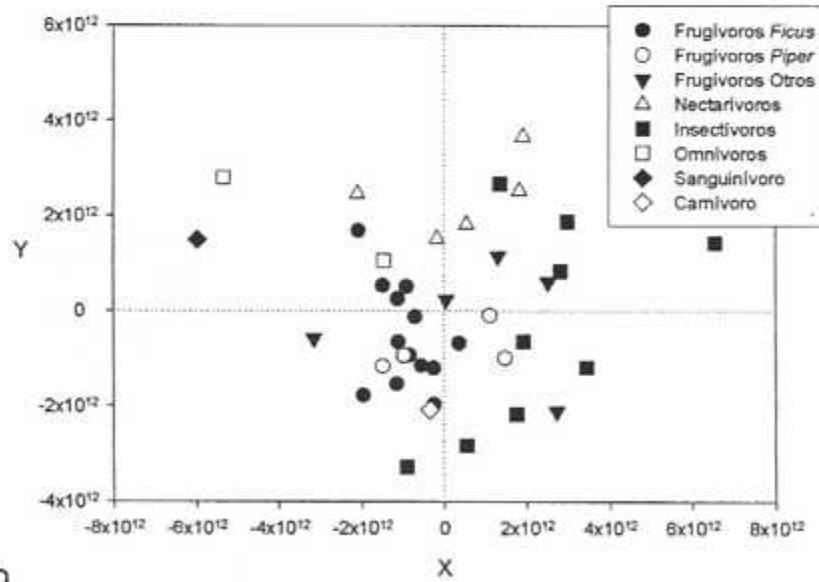


b

**Figura 4.** Factores 1 y 2 del análisis de Componentes Principales (PCA) de 11 parámetros aerodinámicos de 41 especies de murciélagos Filostómidos (a) y según gremio alimentario (b). Ver Figura 3 para simbología de las especies.



a



b

Figura 5. Componente Uniforme del análisis warp de la variación en la morfología alar de 41 especies de murciélagos Filostómidos (a) y según gremio trófico (b). Ver Figura 3 para simbología de las especies.

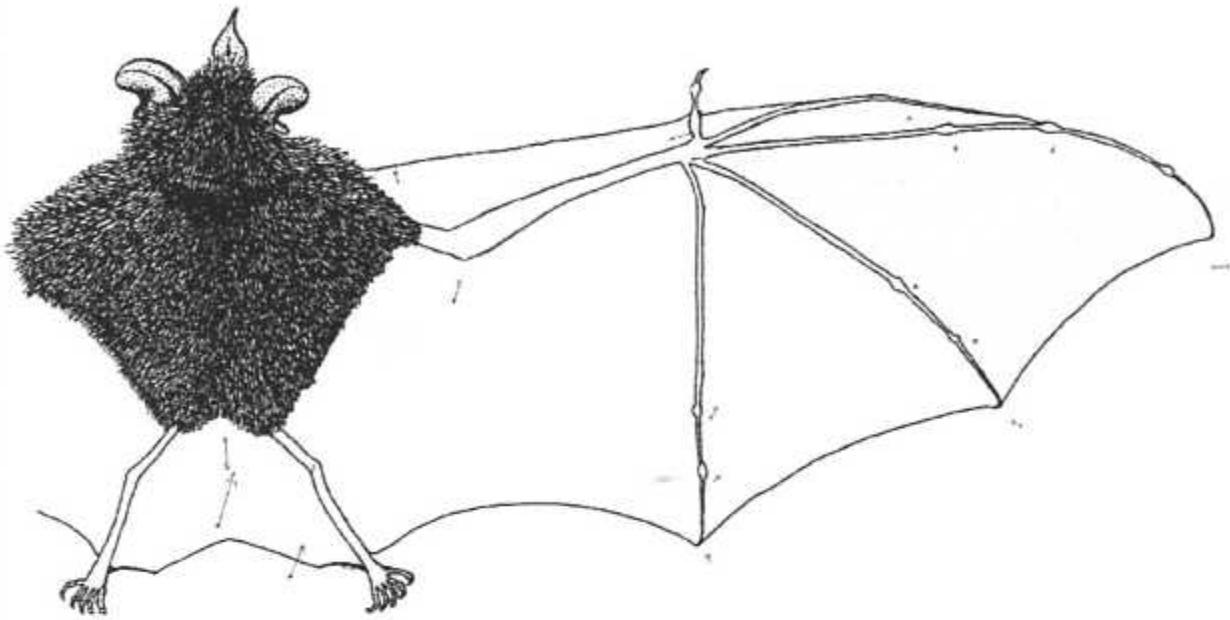


Figura 6. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.

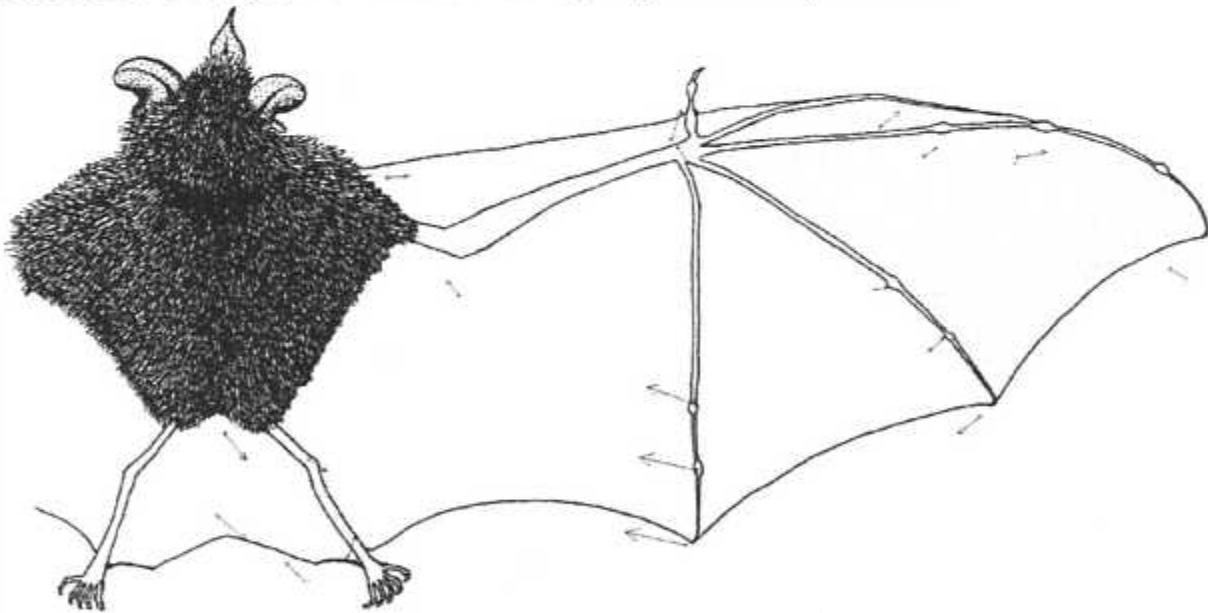


Figura 7. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.

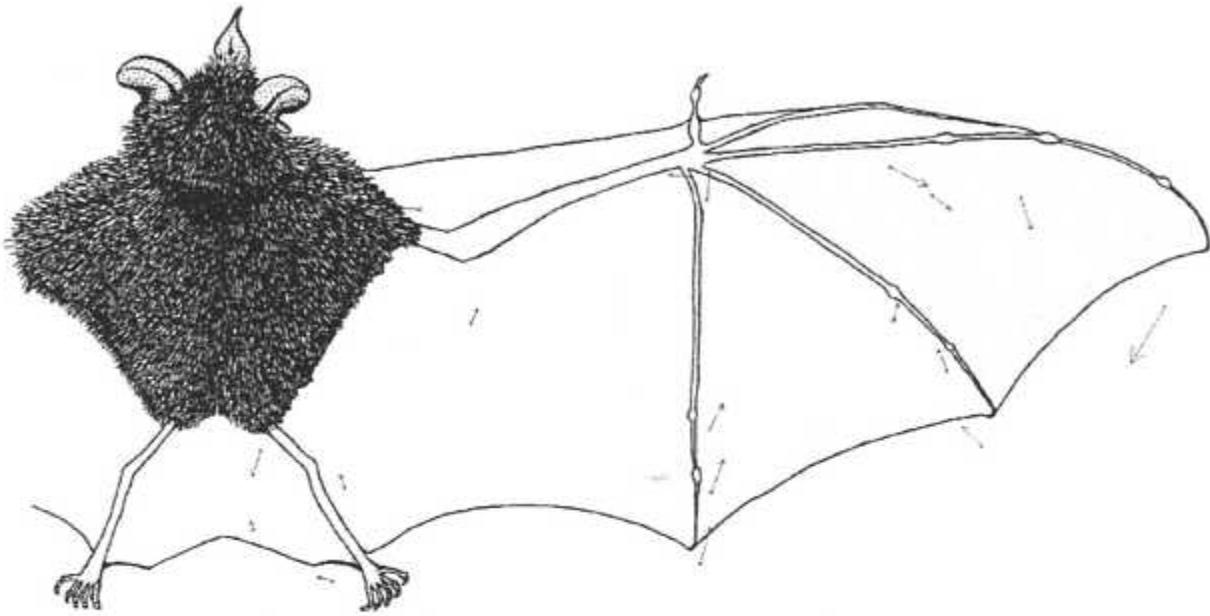
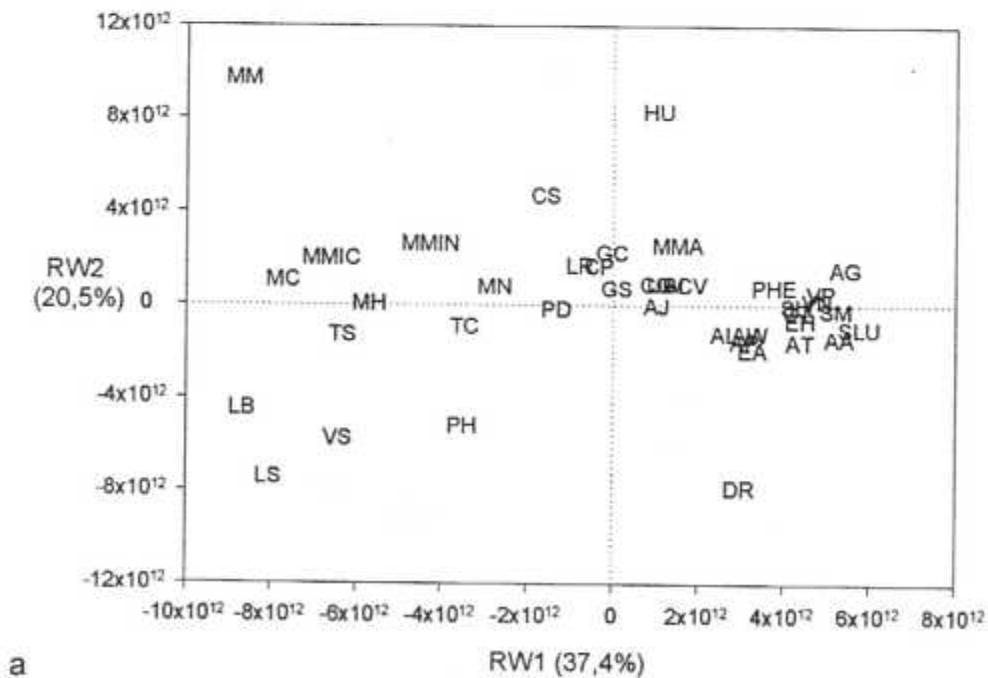
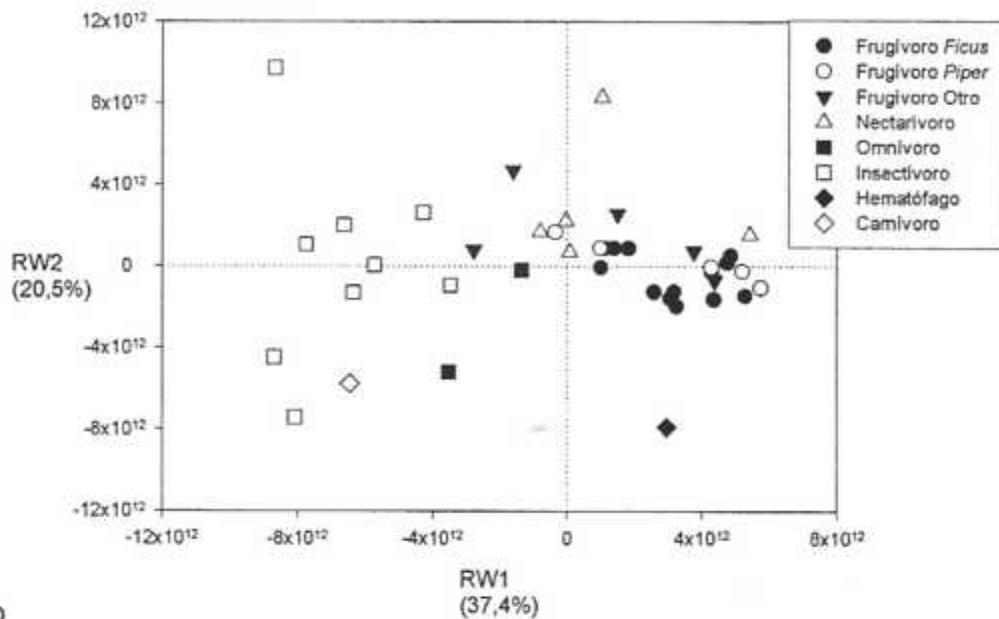
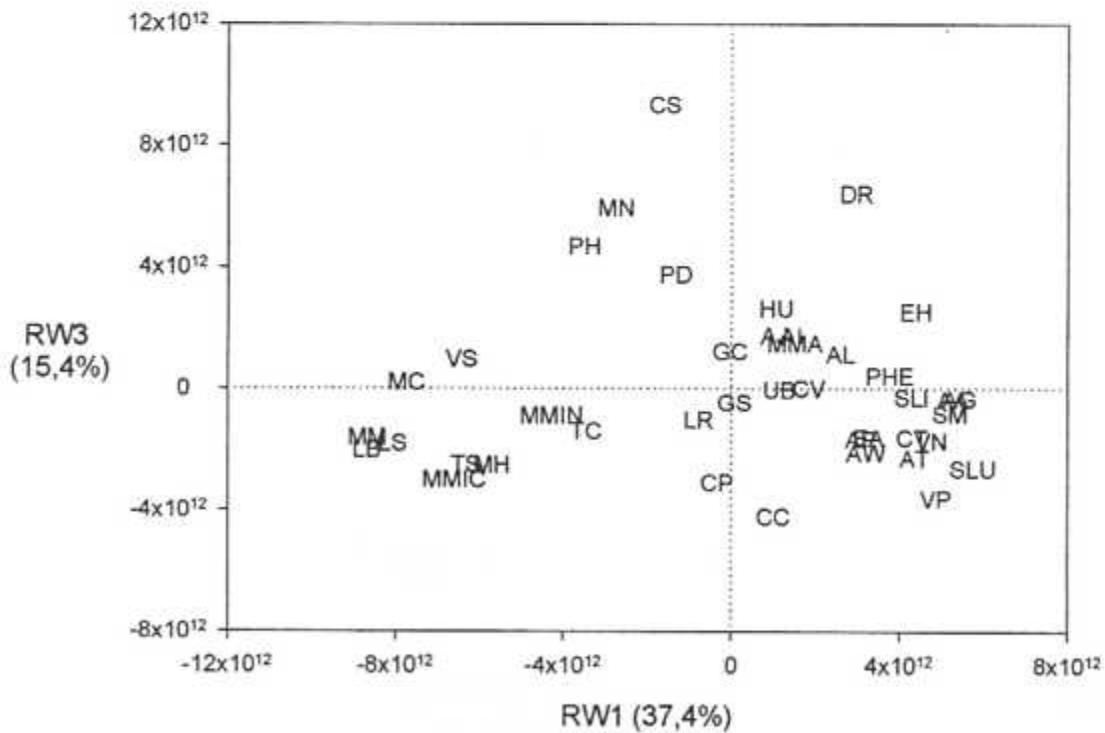


Figura 8. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

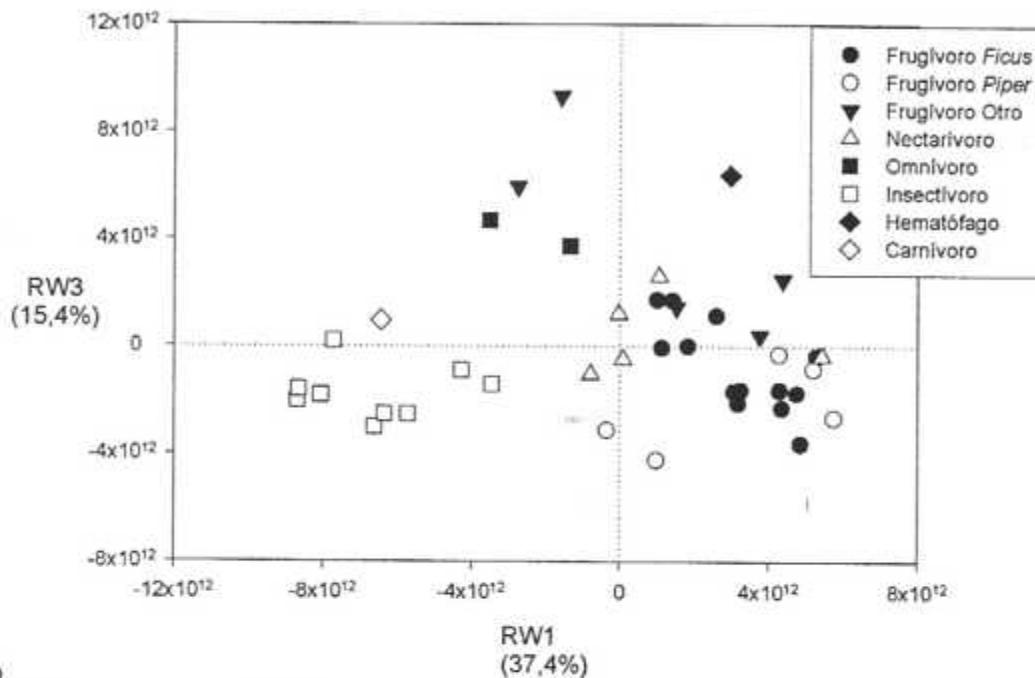




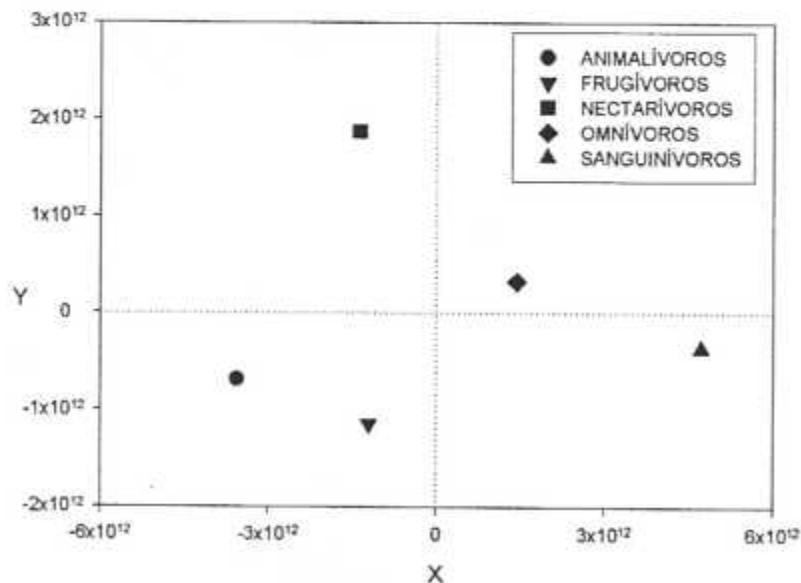
b  
**Figura 9.** Componente No-Uniforme del análisis warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Valores para warp relativos 1 y 2 según especie (a) y según gremio trófico (b). Ver Figura 3 para simbología de las especies.



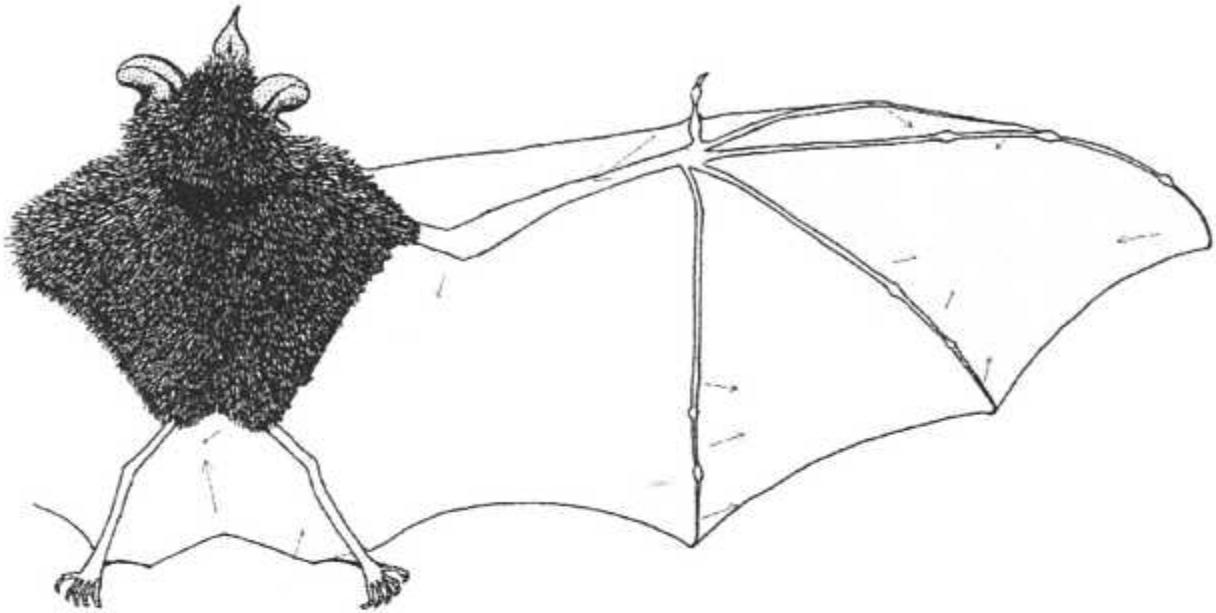
a



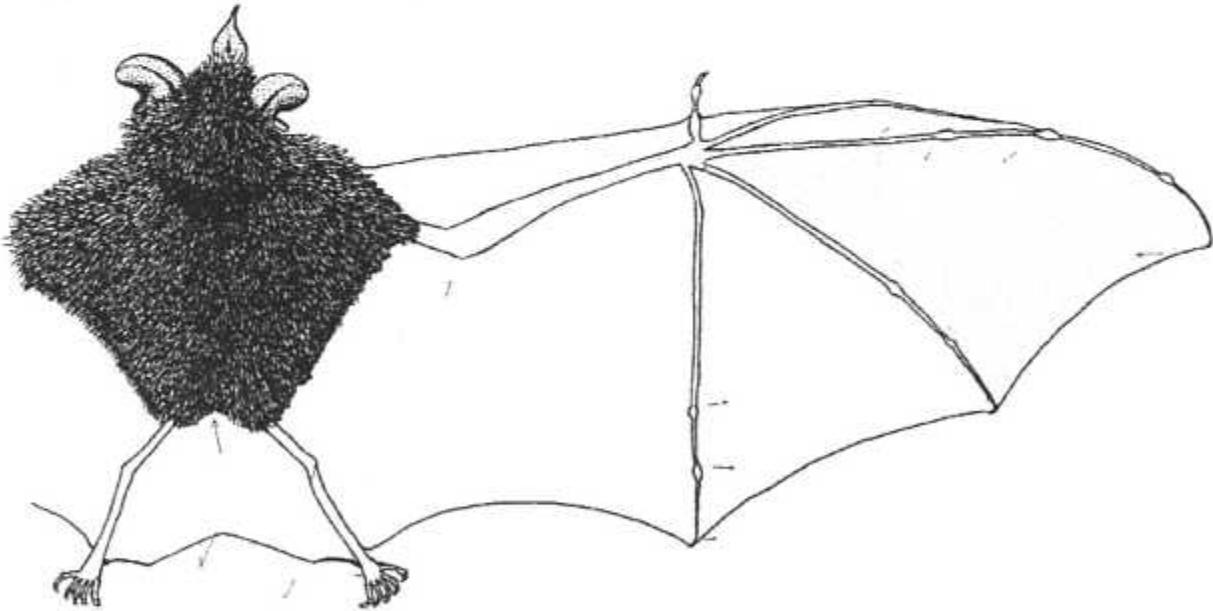
**Figura 10.** Componente No-Uniforme del análisis warp de la variación en la morfología alar en 41 especies de murciélagos Filostómidos. Valores para warp relativos 1 y 3 según especie (a) y según gremio trófico (b). Ver Figura 3 para simbología de las especies.



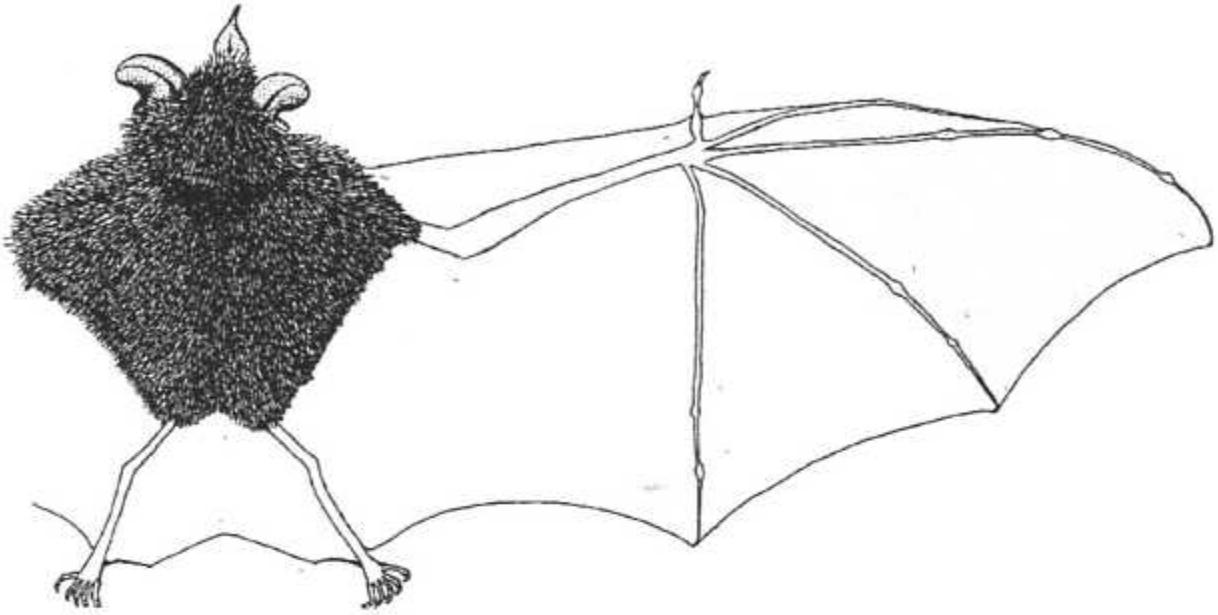
**Figura 11.** Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos.



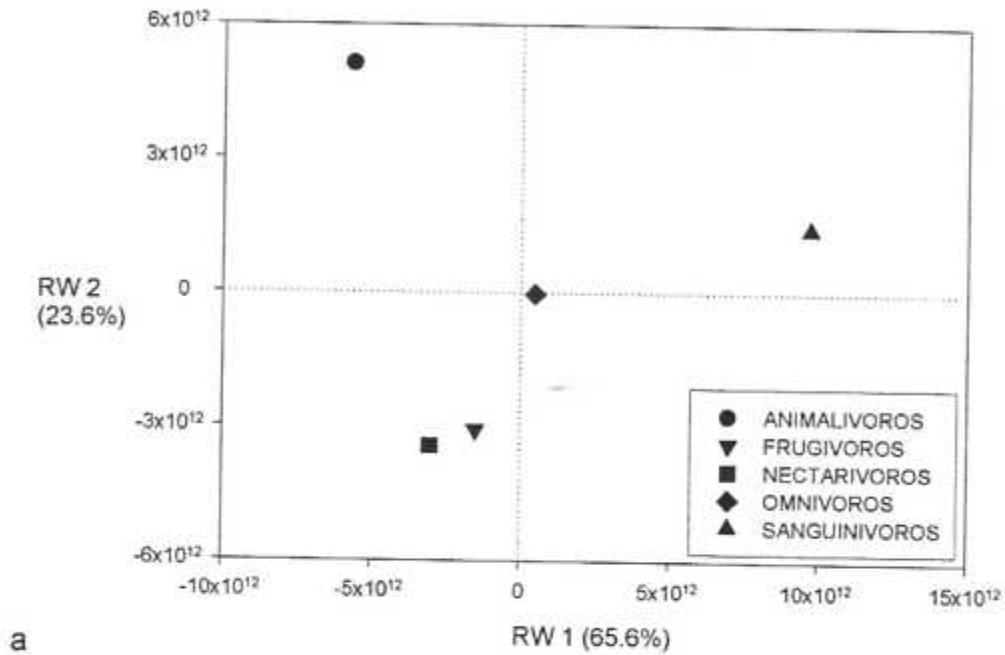
**Figura 12.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



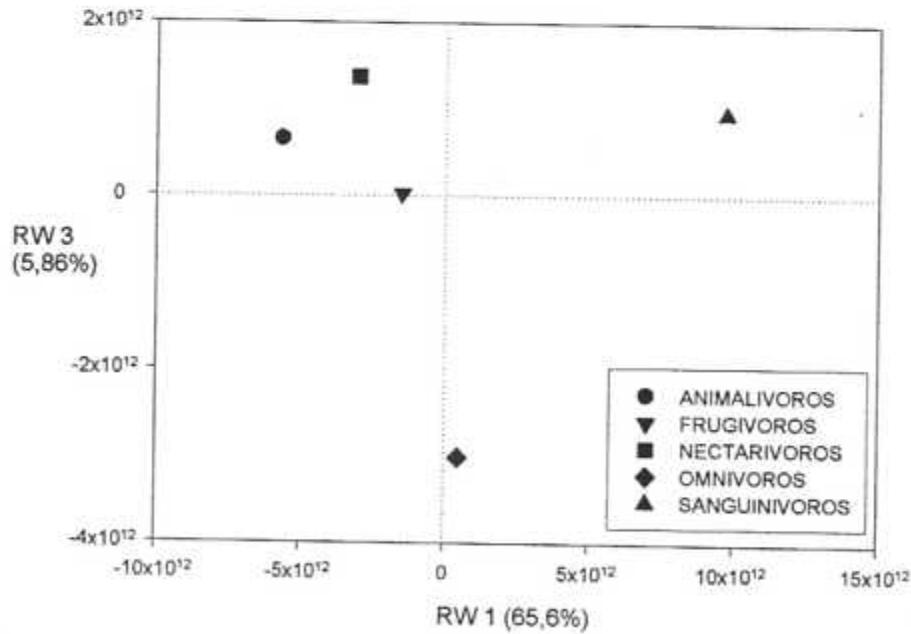
**Figura 13.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.



**Figura 14.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

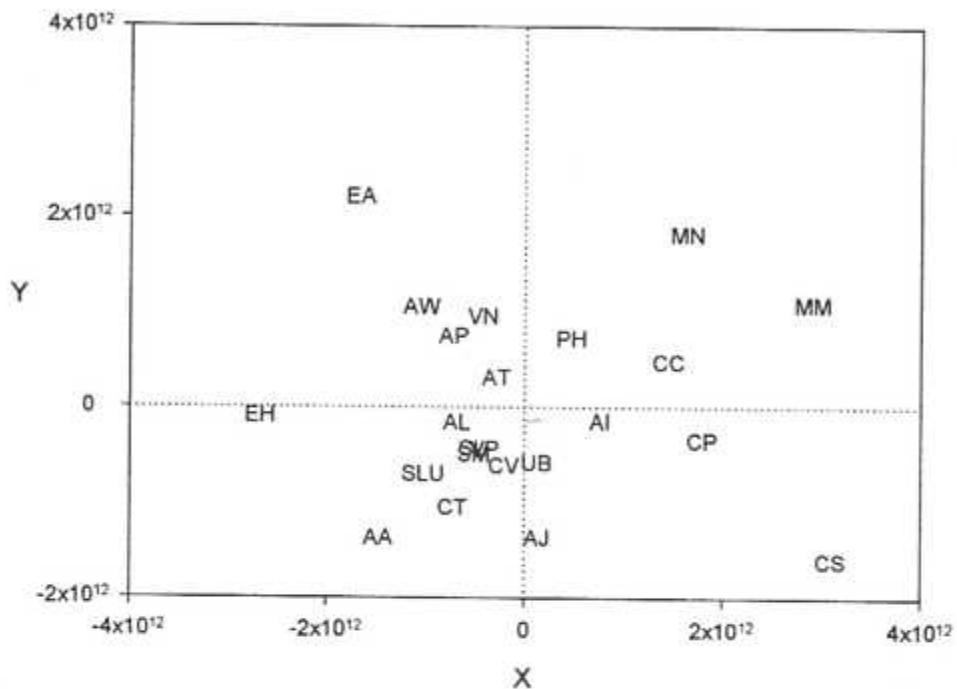


a

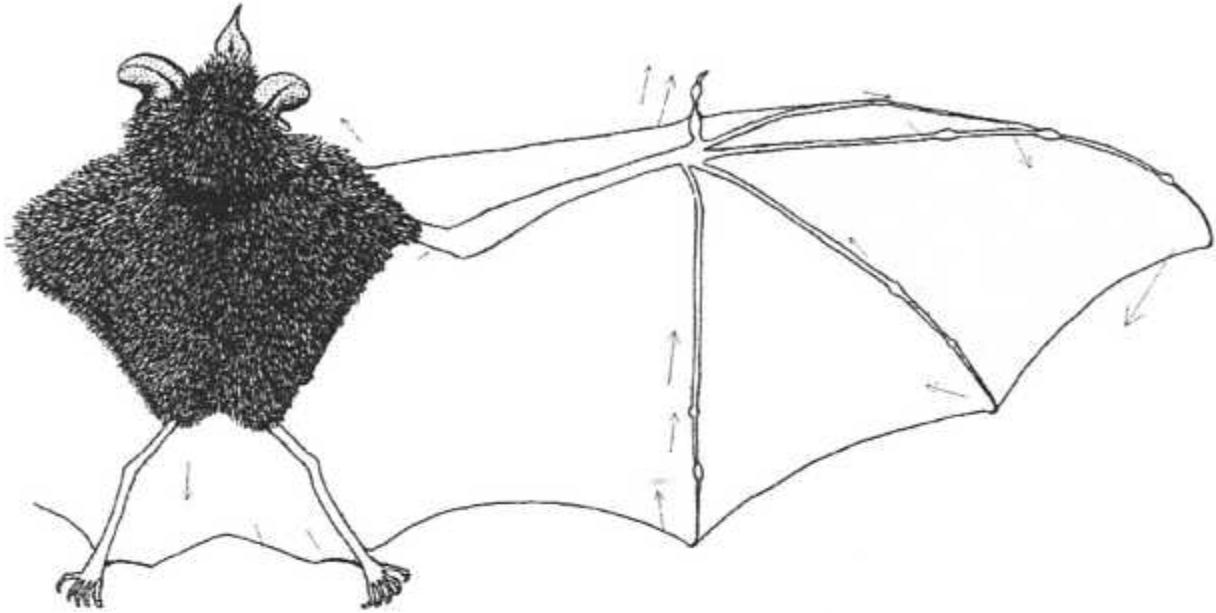


b

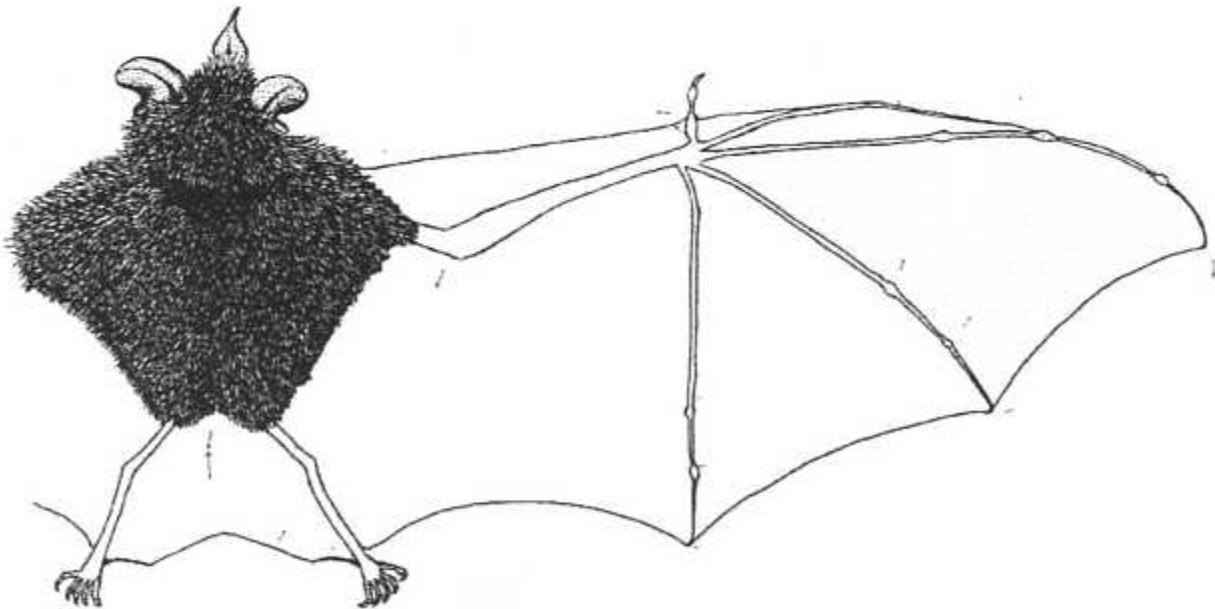
**Figura 15.** Componente No-Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. Valores para Warps relativos 1 y 2 (a) y valores para Warps relativos 1 y 3 (b).



**Figura 16.** Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Especies de Carollinae: CP=*Carollia perspicillata*, CC=*Carollia castanea*. Especies de Phyllostominae: MH=*Micronycteris hirsuta*. Especies de Stenodermatinae: AA=*Artibeus aztecus*, AI=*Artibeus intermedius*, AJ=*Artibeus jamaicensis*, AL=*Artibeus lituratus*, AP=*Artibeus phaeotis*, AT=*Artibeus toltecus*, AW=*Artibeus watsoni*, CS=*Centurio senex*, CT=*Chiroderma trinitatum*, CV=*Chiroderma villosum*, EA=*Ectophylla alba*, EA=*Enchistenes hartii*, MMA=*Mesophylla macconnellii*, PHE=*Platyrrhinus helleri*, SLI=*Sturnira lilium*, SLU=*Sturnira ludovici*, SM=*Sturnira mordax*, UB=*Uroderma bilobatum*, VN=*Vampyressa nymphaea*, VP=*Vampyressa pusilla*.



**Figura 17.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



**Figura 18.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.

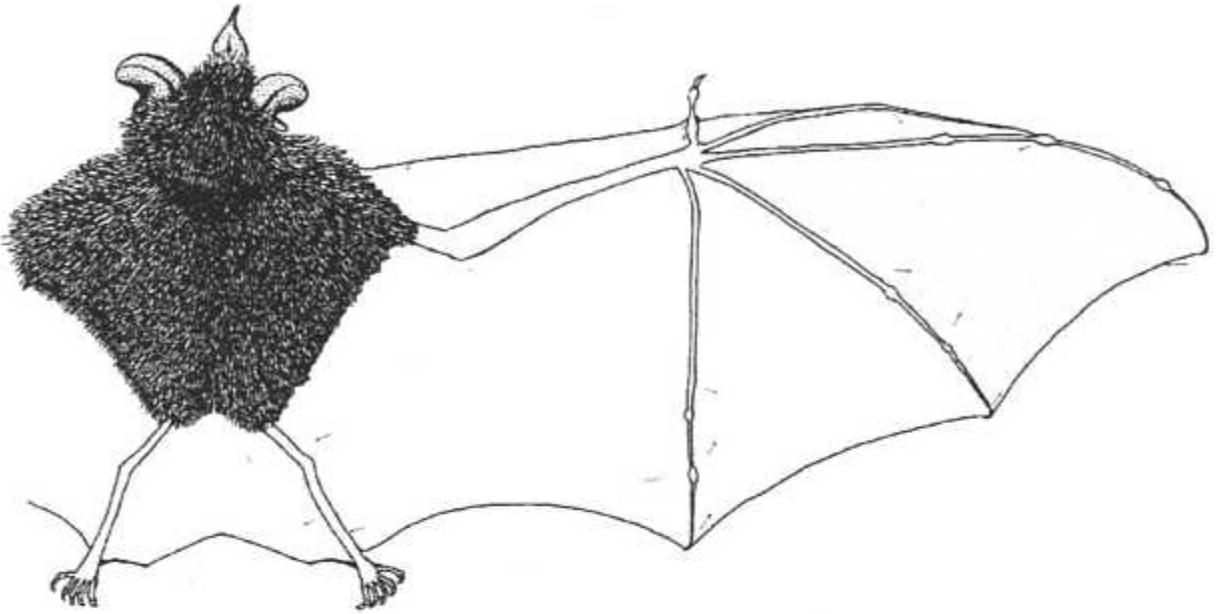
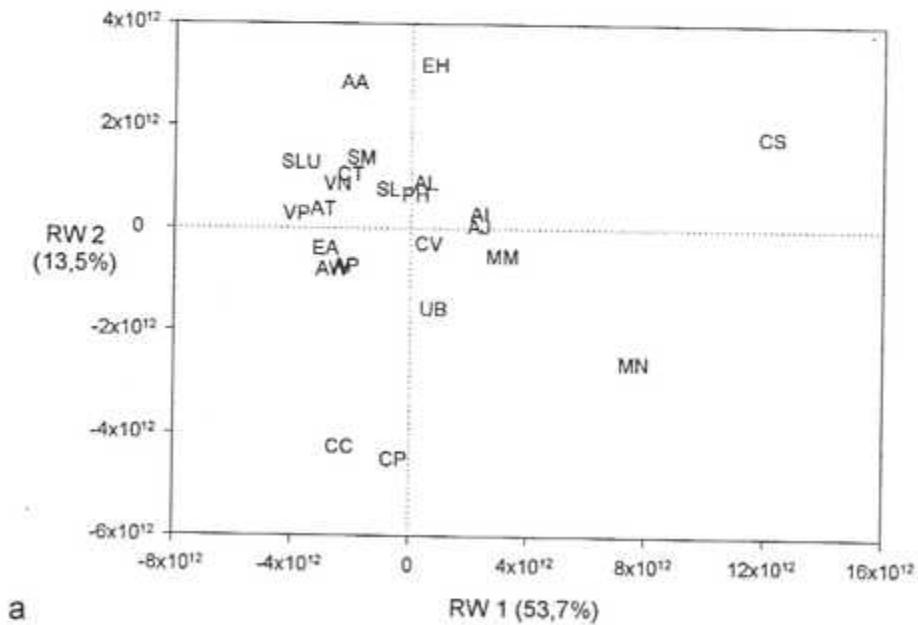
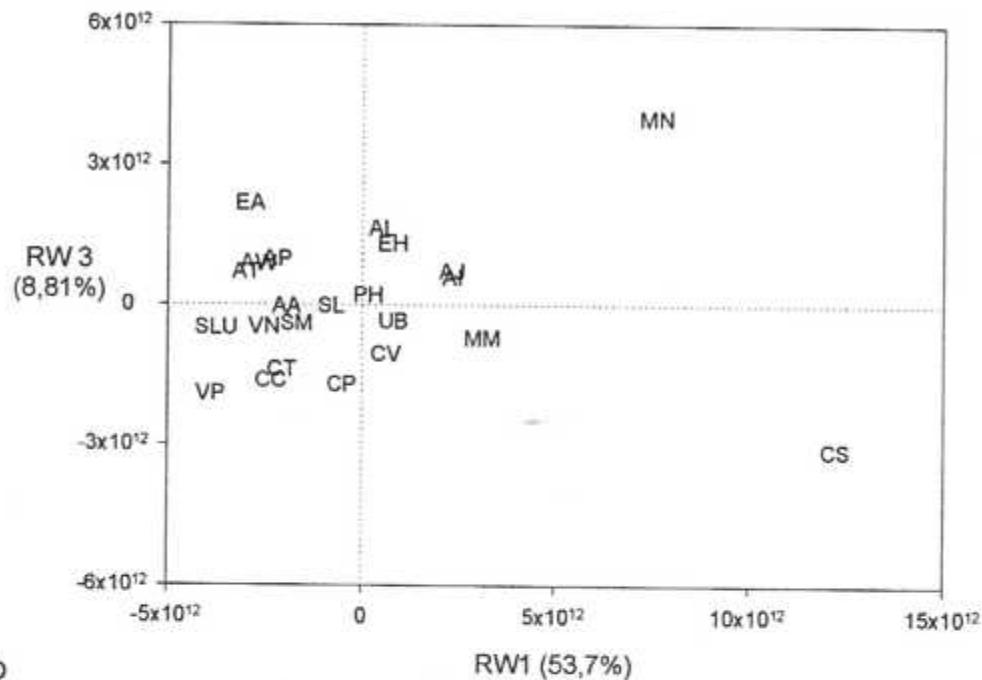
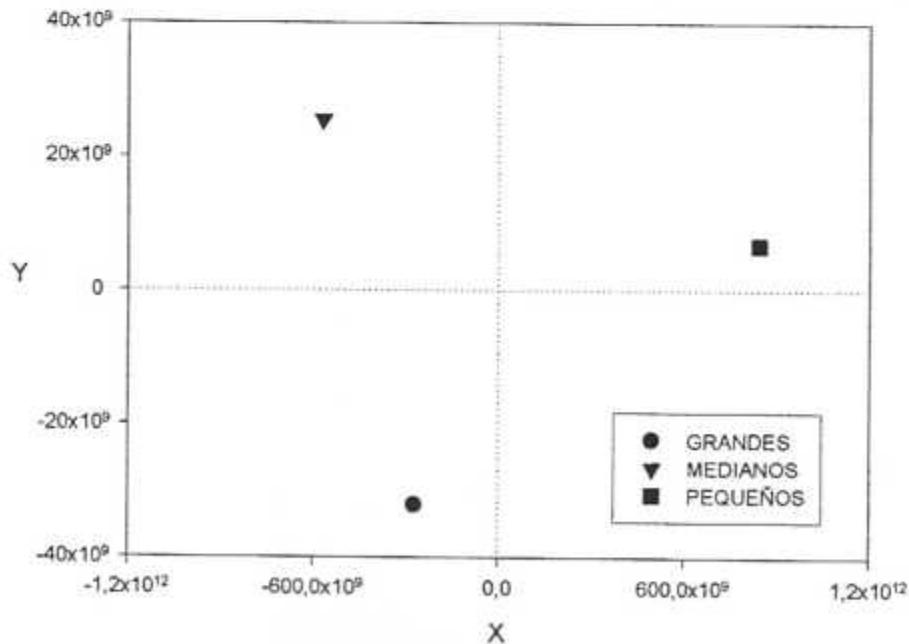


Figura 19. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.





**Figura 20.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 23 especies de murciélagos Filostómidos frugívoros. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp Relativos 1 y 3 (b). Ver Figura 16 para simbología de las especies.



**Figura 21.** Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros.

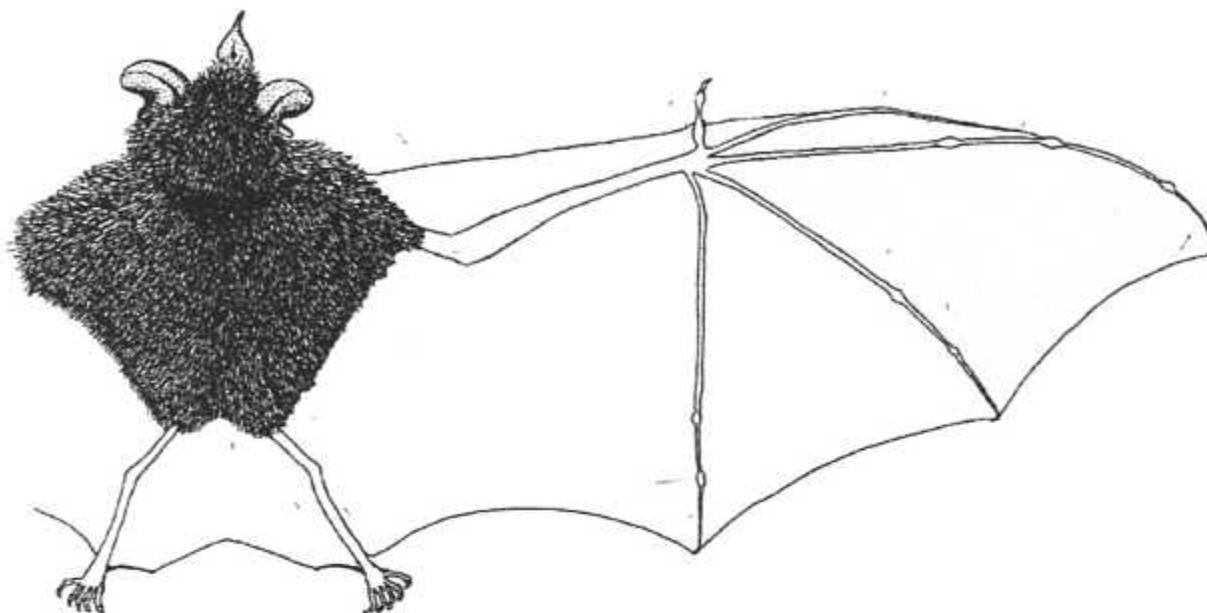


Figura 22. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.

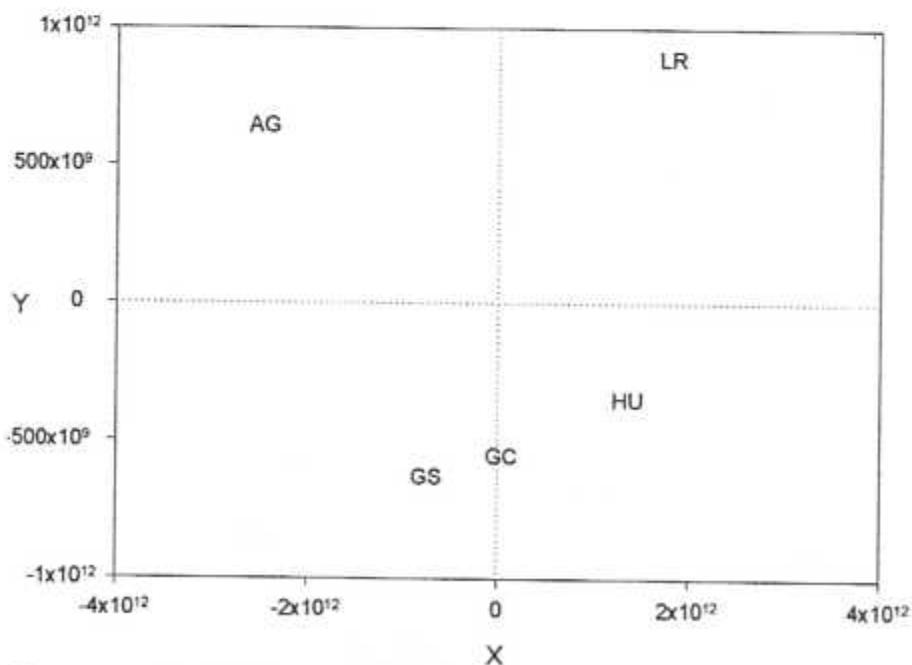
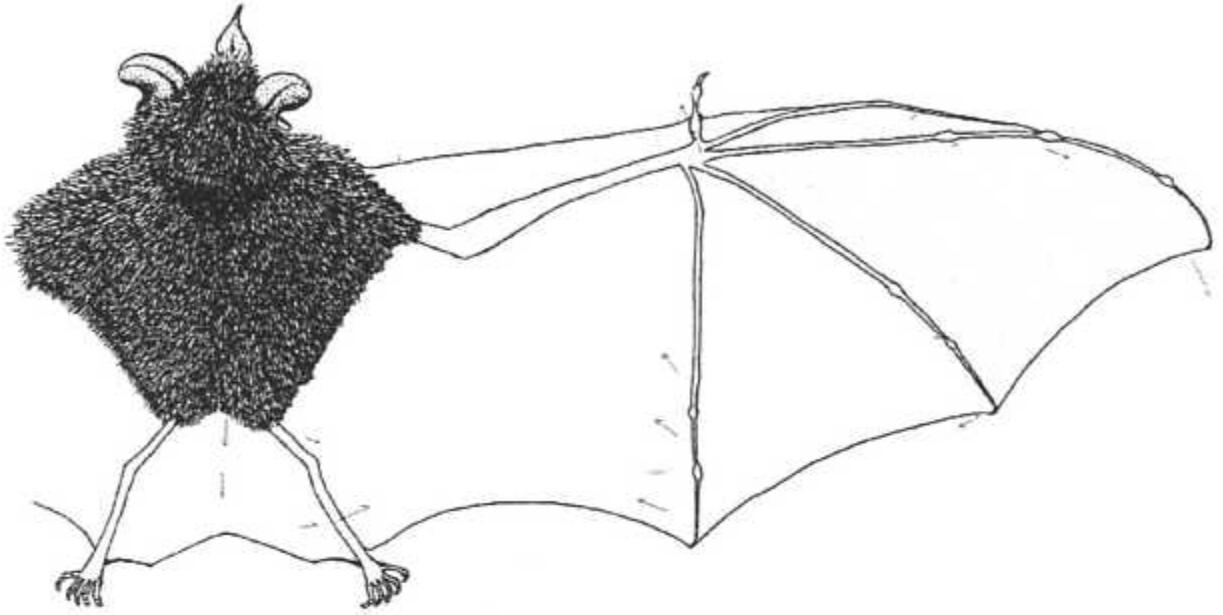
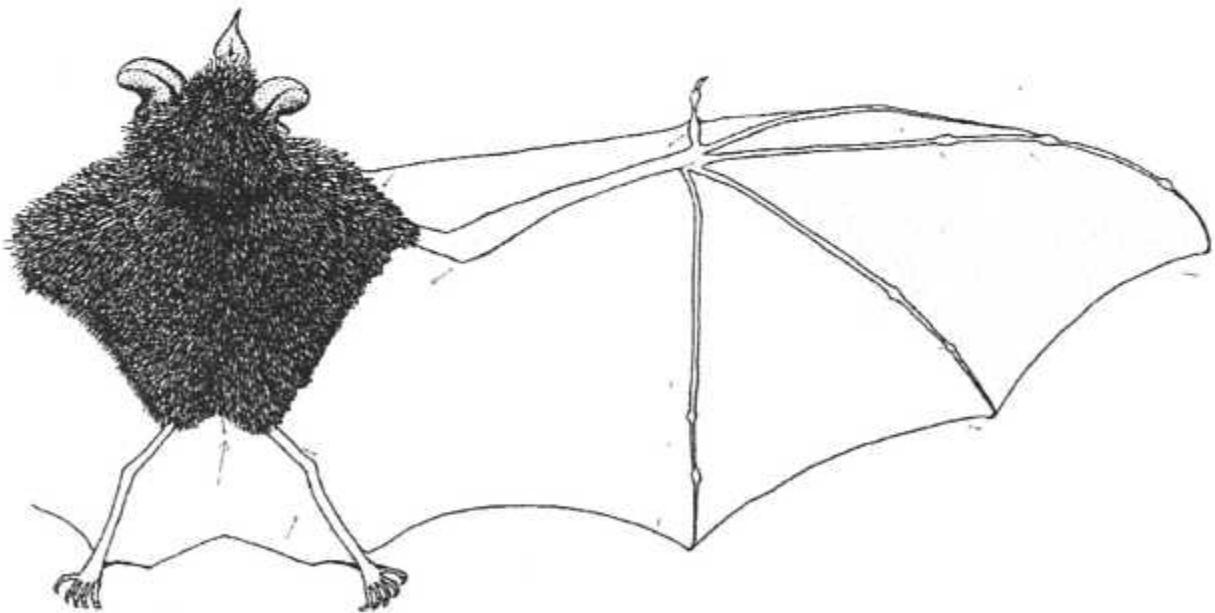


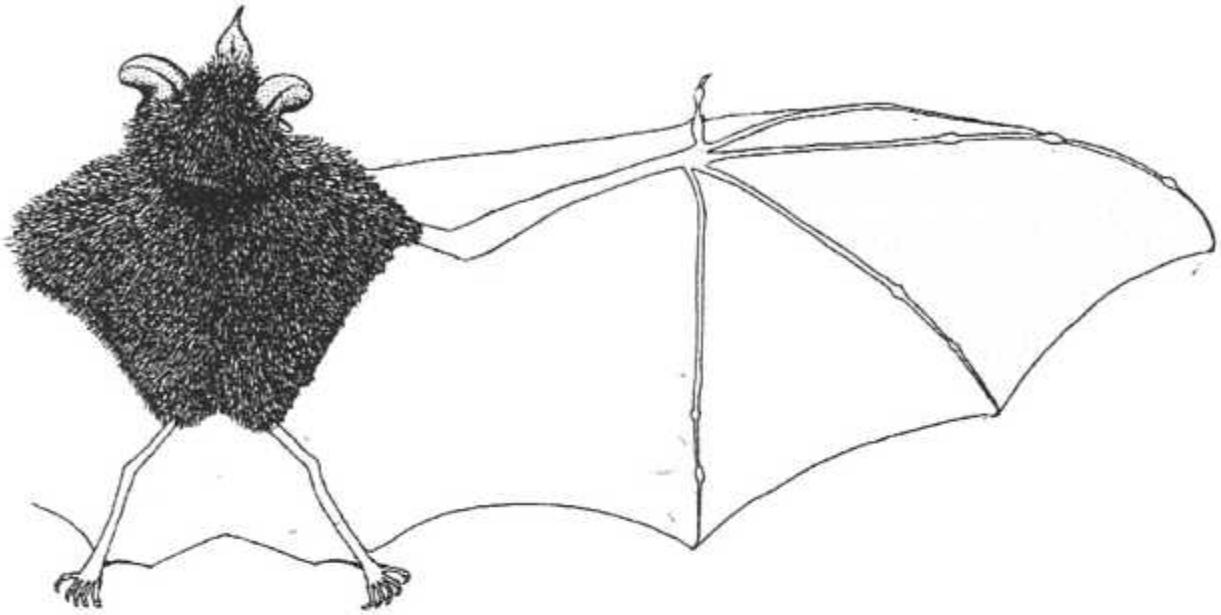
Figura 23. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros (G.C.=*Glossophaga commisarissi*, G.S.= *Glossophaga soricina*, H.U.= *Hylonycteris underwoodi*, A.G.= *Anoura geoffroyi* y L.R.= *Lonchophylla robusta*).



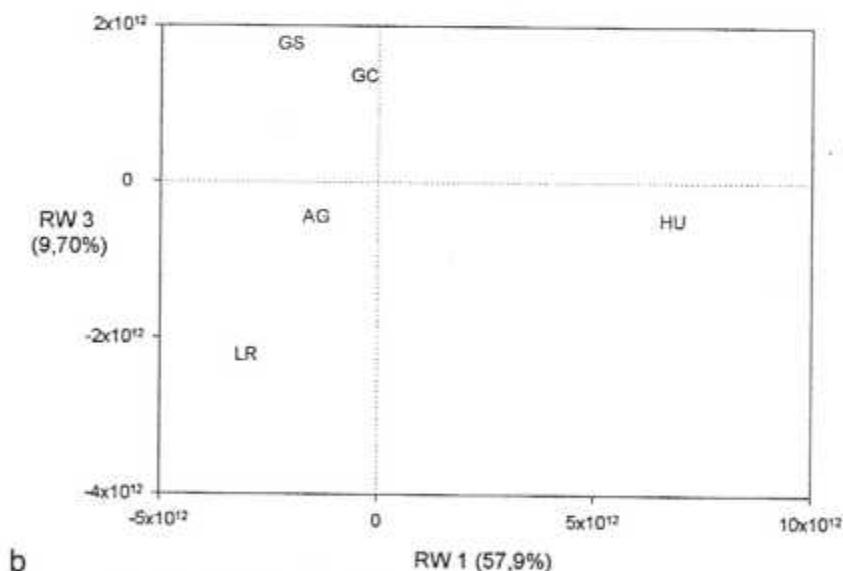
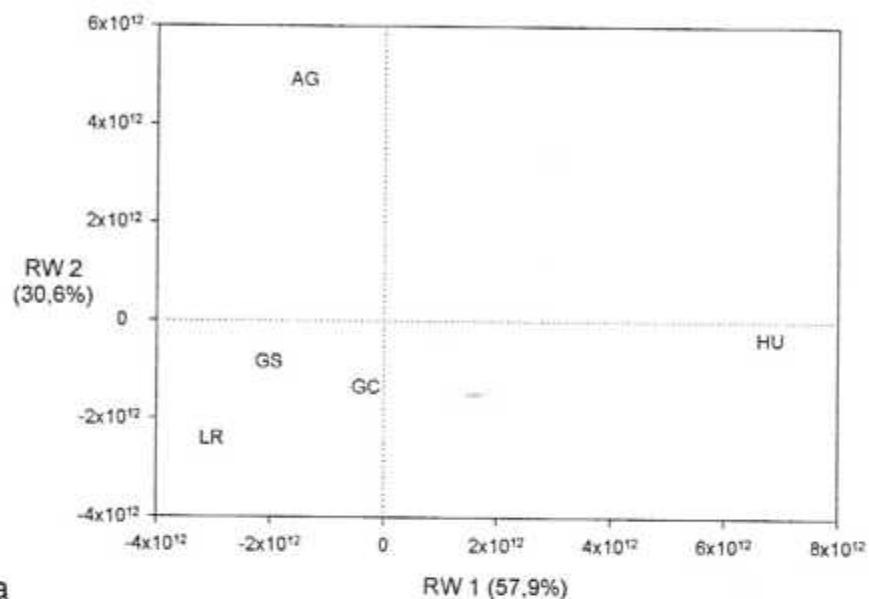
**Figura 24.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



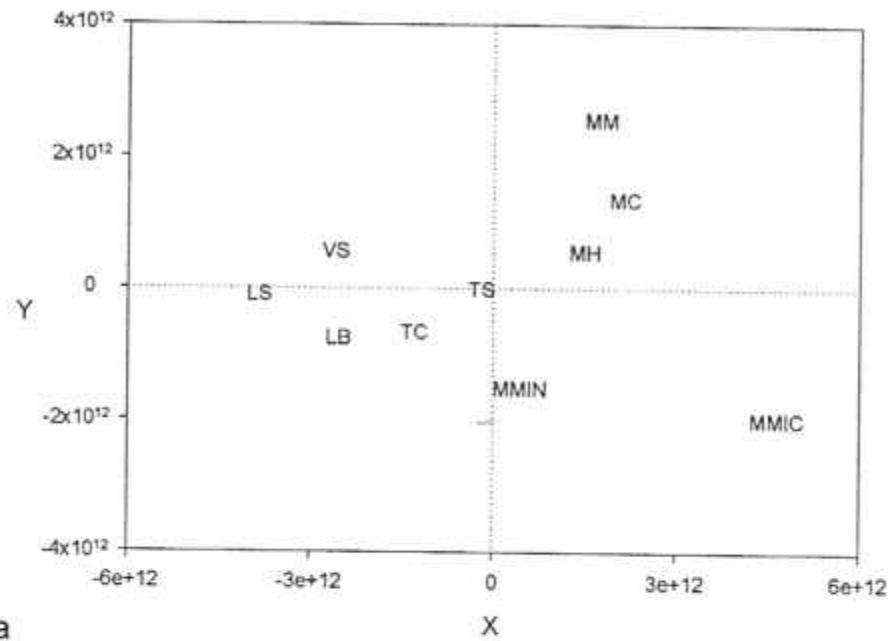
**Figura 25.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.



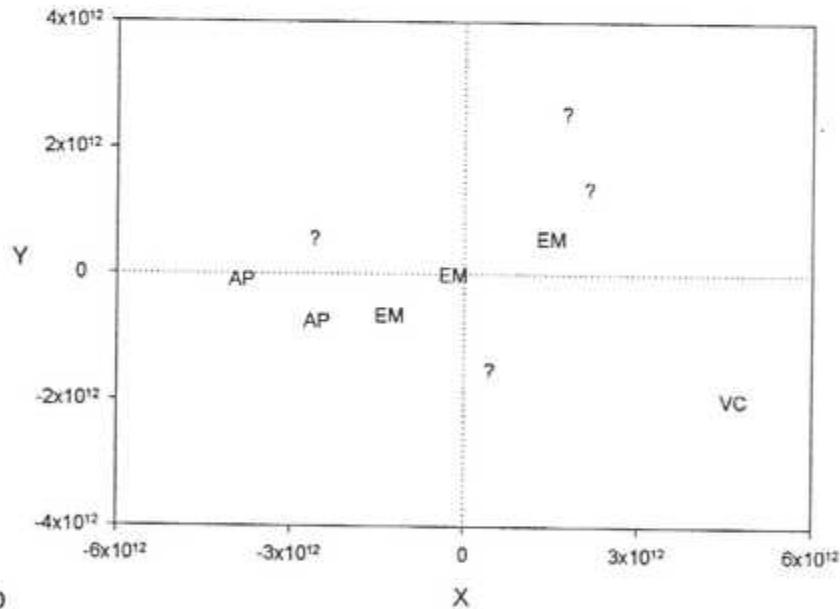
**Figura 26.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.



**Figura 27.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 5 especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (b) (G.C.=*Glossophaga commisarissi*, G.S.= *Glossophaga soricina*, H.U.= *Hylonycteris underwoodi*, A.G.= *Anoura geoffroyi* y L.R.= *Lonchophylla robusta*).

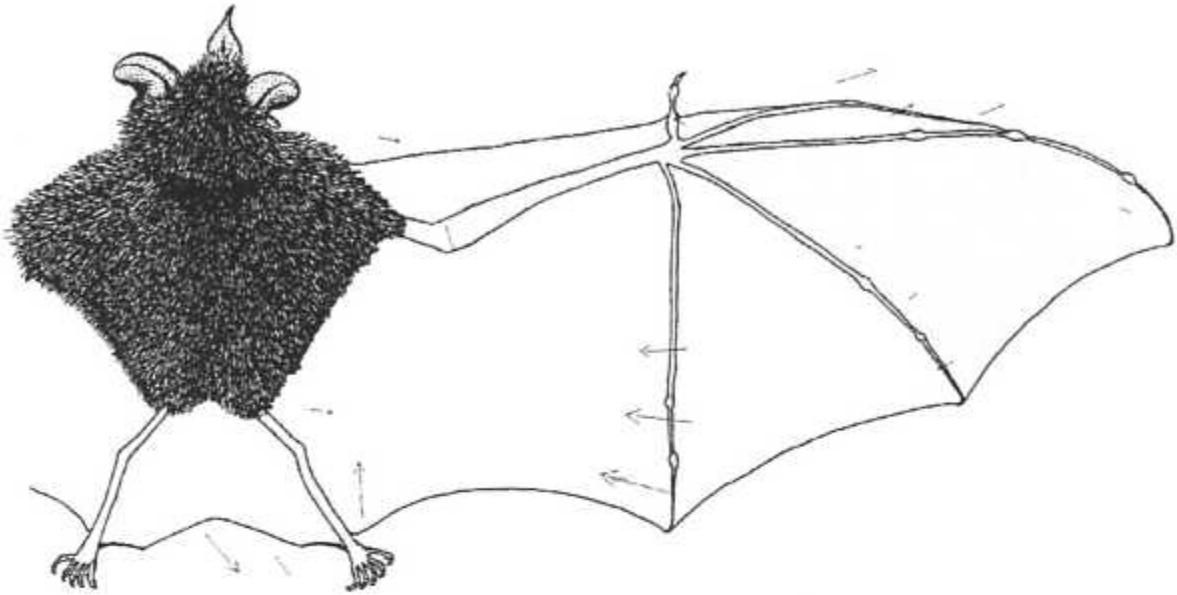


a

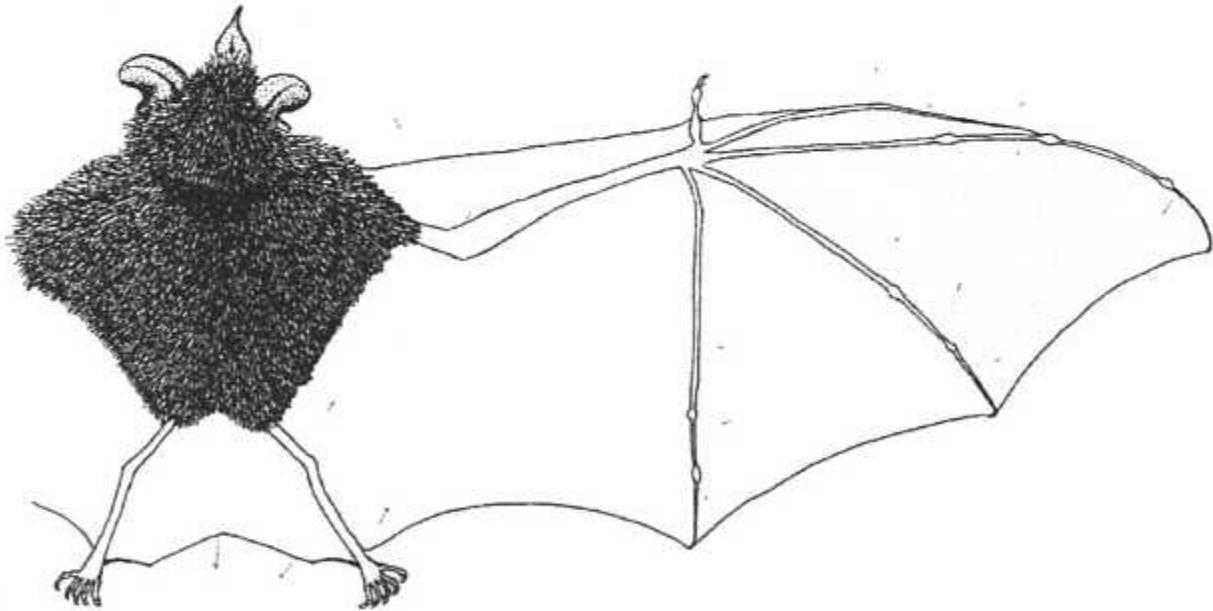


b

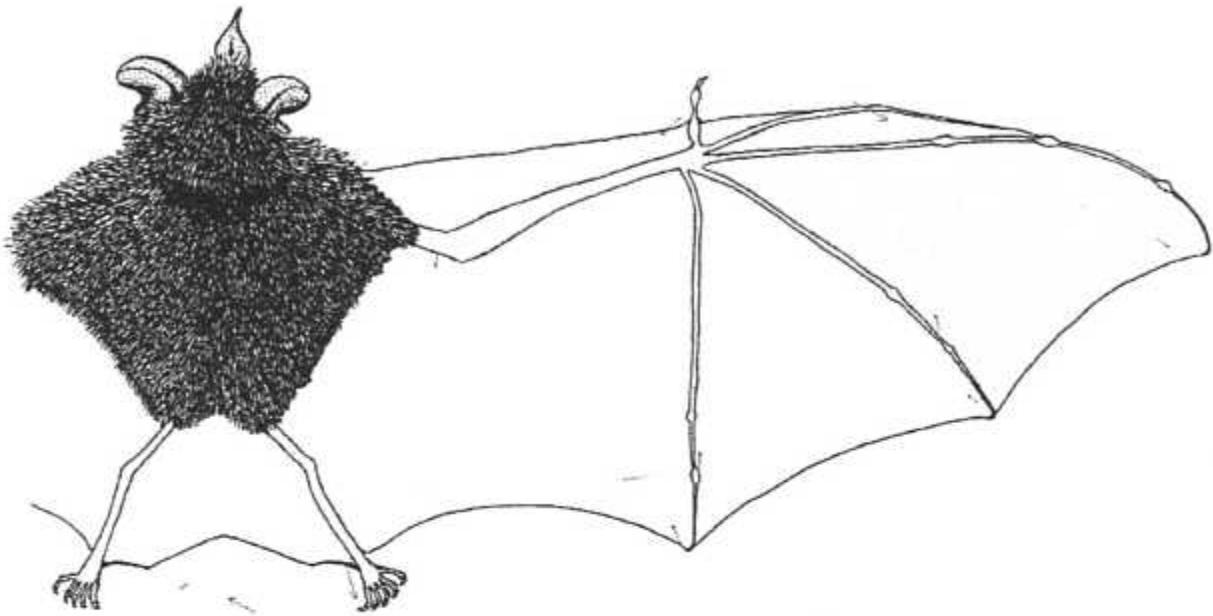
**Figura 28.** Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros (a) y estrategias de forrajeo (b). (VS=*Vampyrum spectrum*, MMIN=*Micronycteris minuta*, MC=*Mimon crenulatum*, MM=*Macrophyllum macrophyllum*, LB= *Lophostoma brasiliensis*, LS=*Lophostoma silvicolum*, MMIC=*Micronycteris microtis*, MH=*Micronycteris hirsuta*, TC=*Trachops cirrhosus*, TS=*Tonatia saurophila*, AP=Ataque desde Percha, EM=Estrategia Mixta, VC=Vuelo Constante).



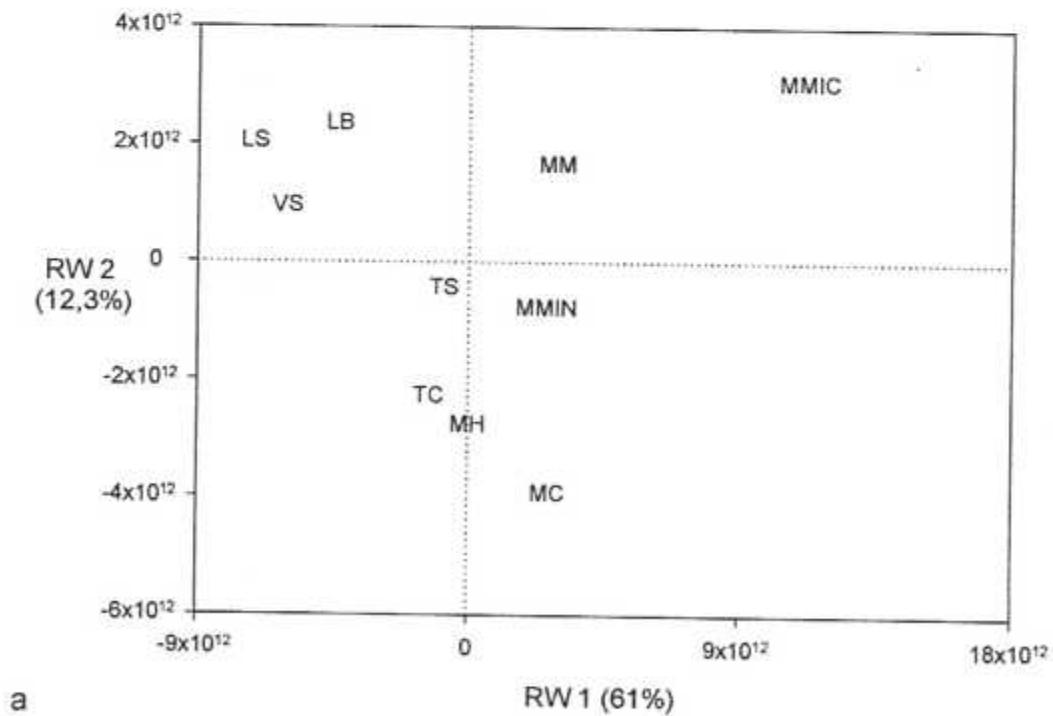
**Figura 29.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.

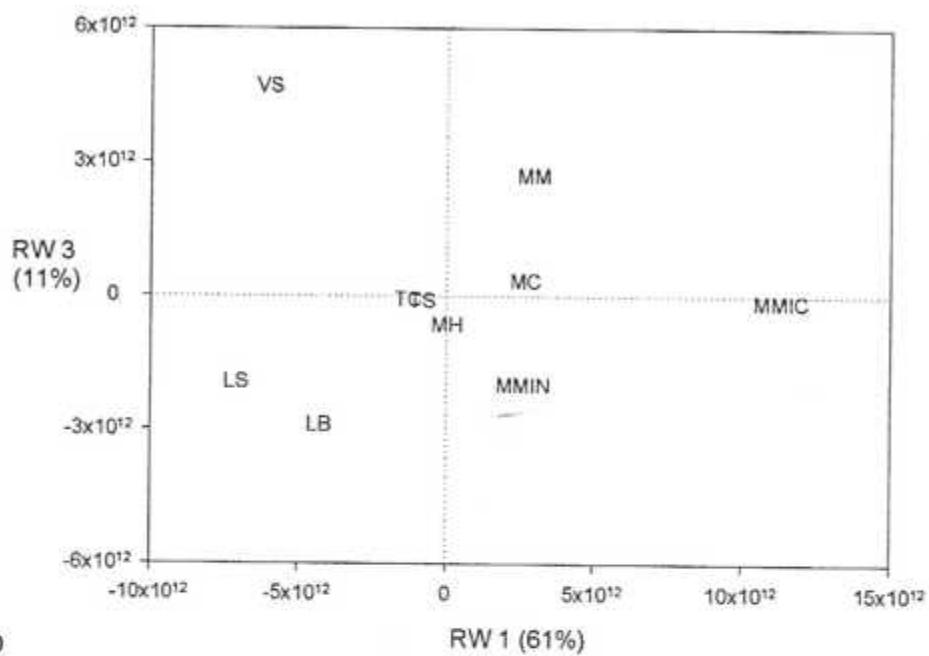


**Figura 30.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.

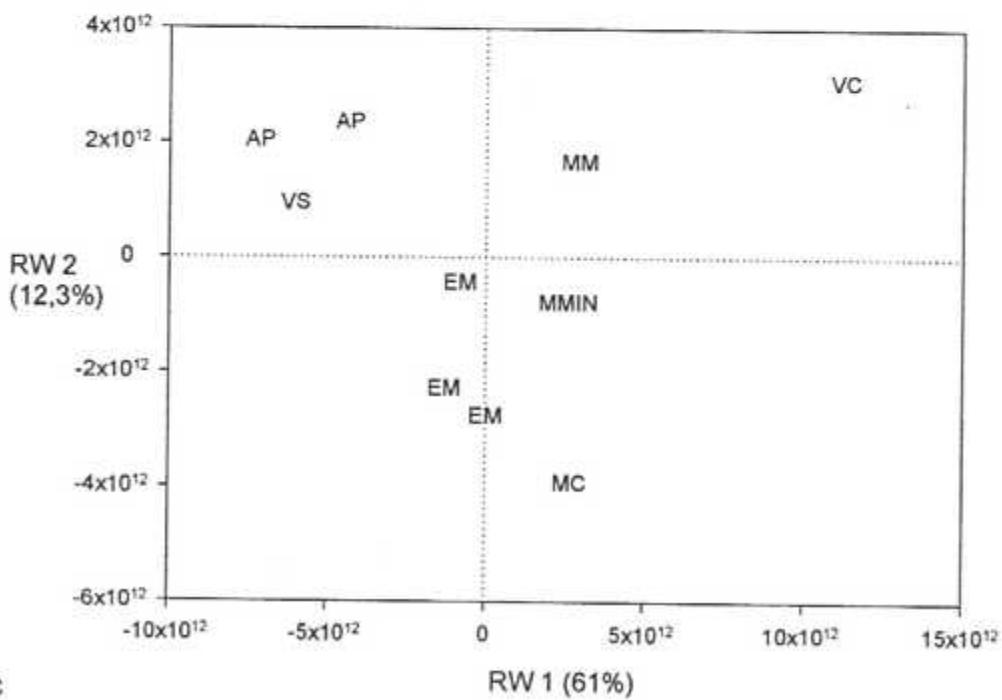


**Figura 31.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

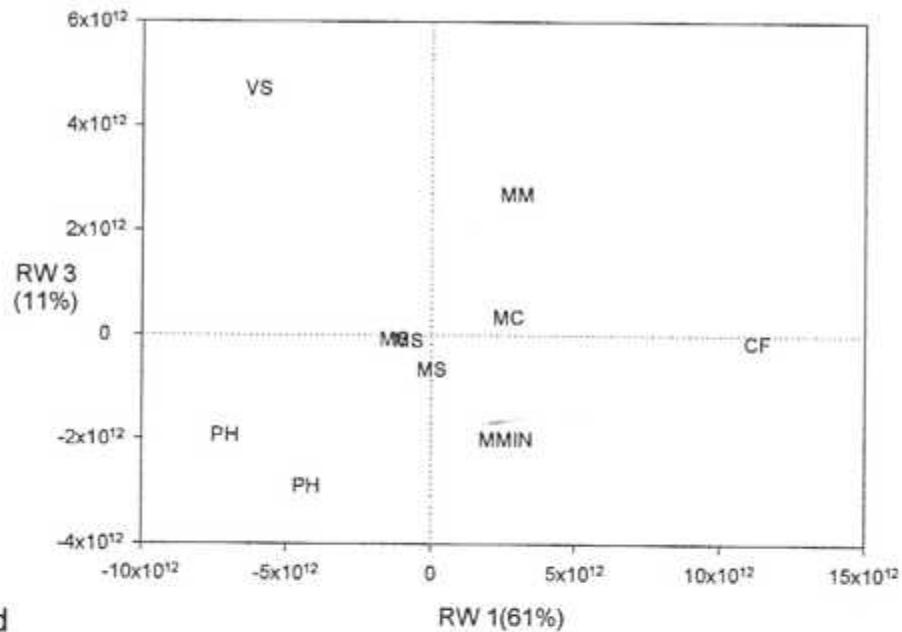




b



c



**Figura 32.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre 10 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros según especies para los Warps relativos 1 y 2 (a), Warps relativos 1 y 3 (b), para estrategias de forrajeo de los Warp relativos 1 y 2 (c) y Warps relativos 1 y 3 (d). Ver Figura 28 para simbología de las especies.

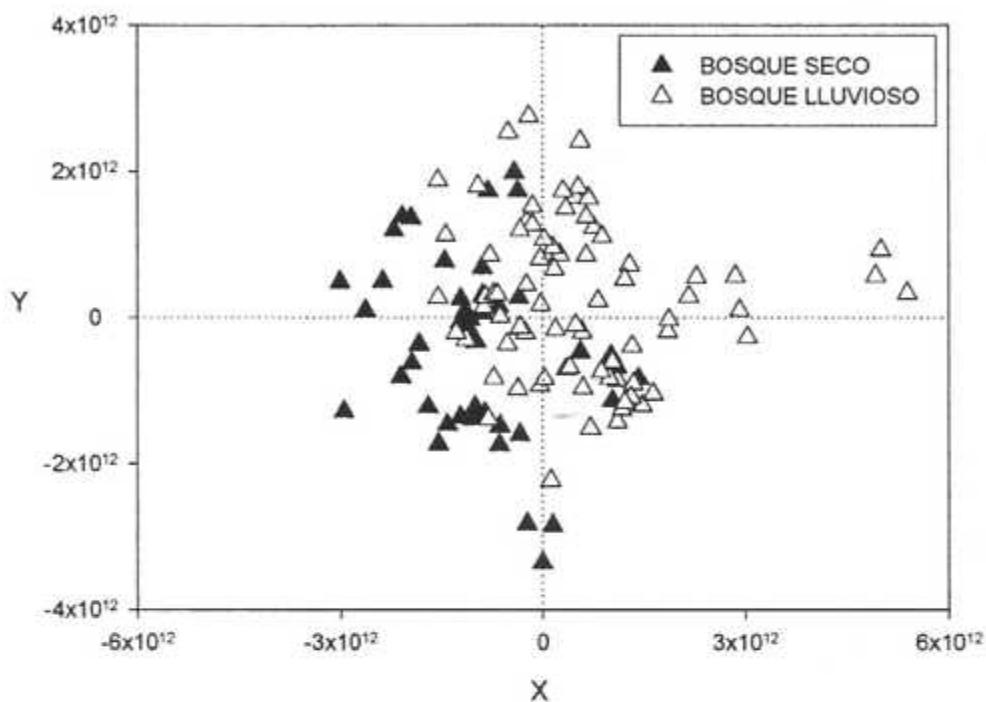
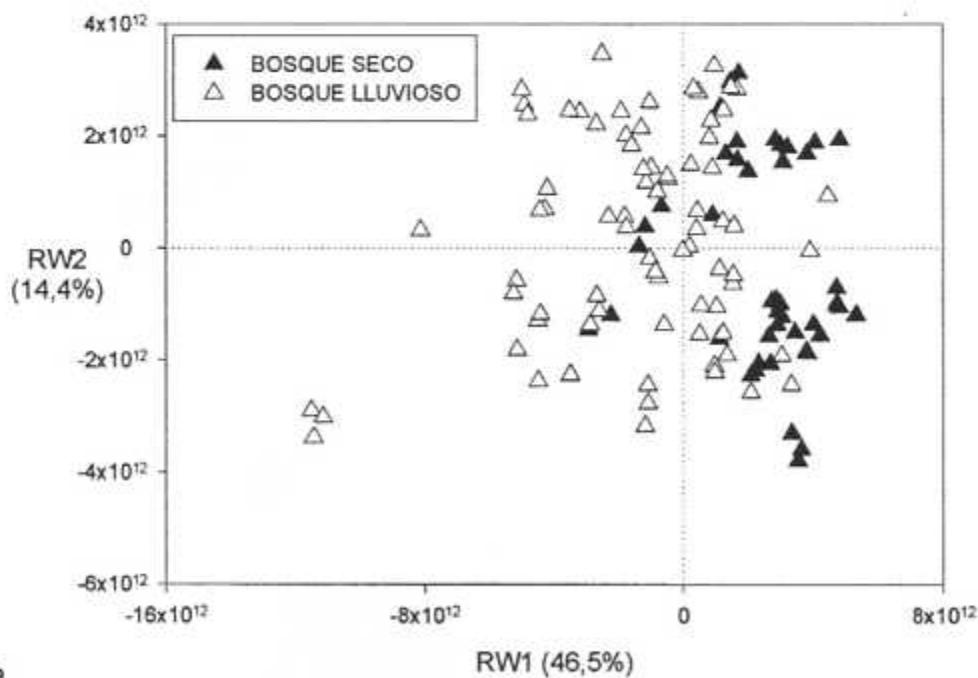
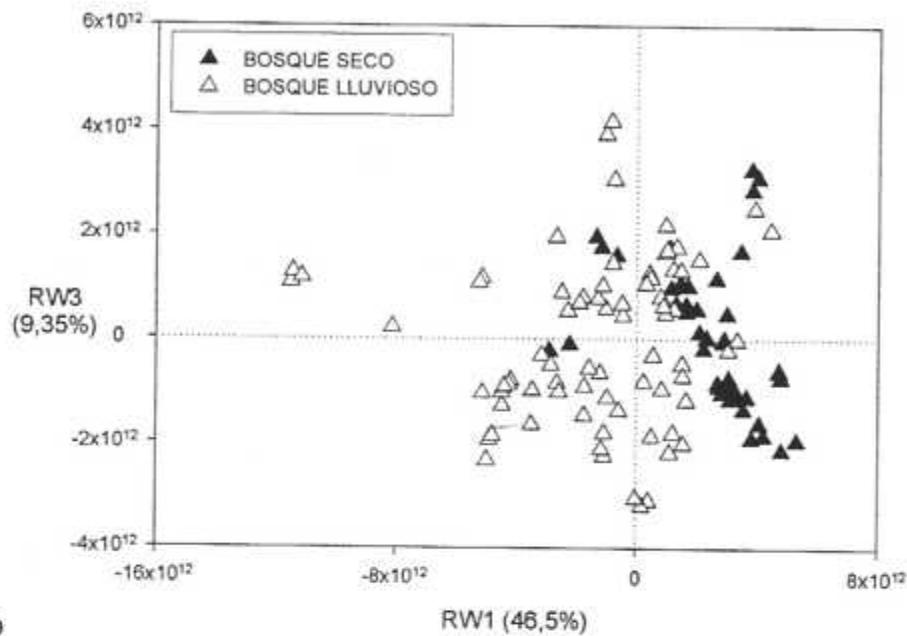


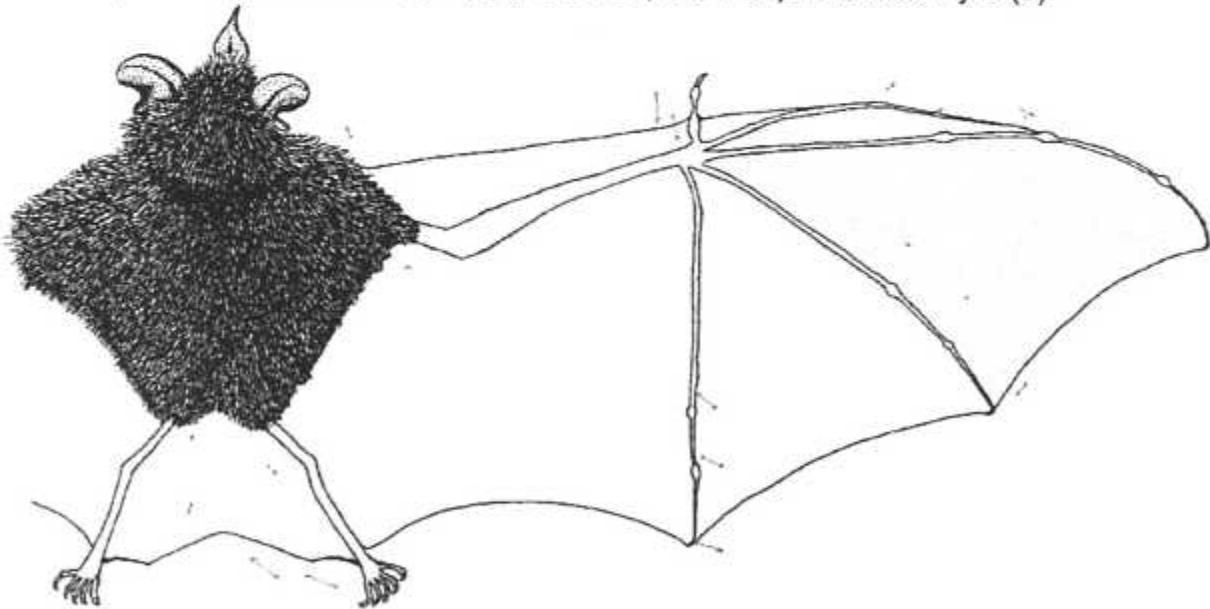
Figura 33. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Artibeus jamaicensis*.



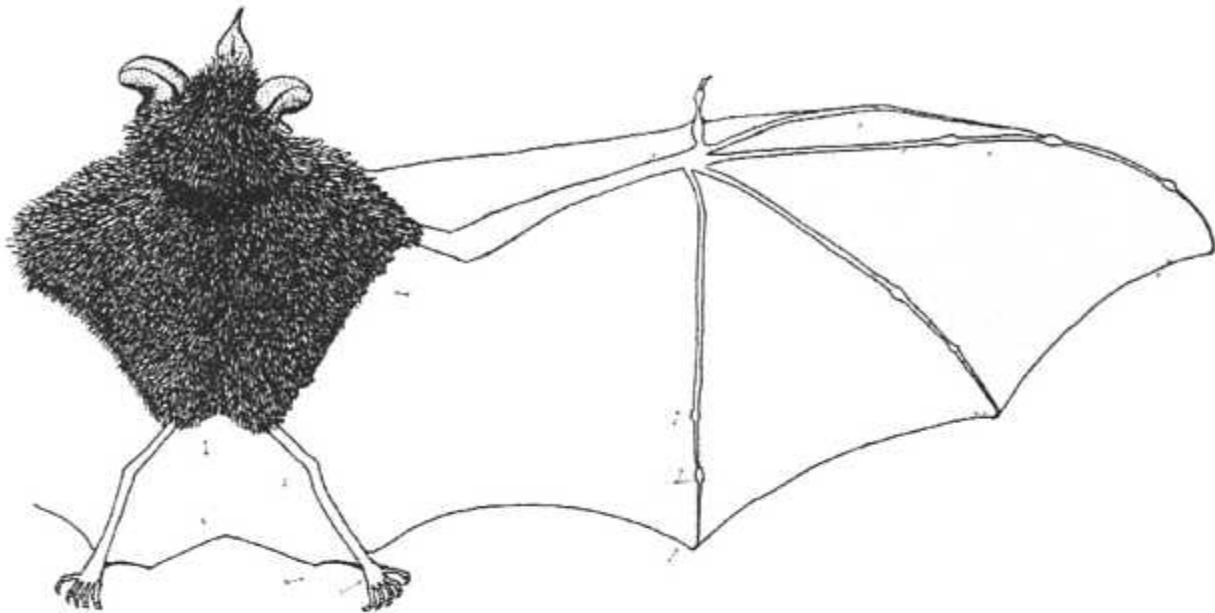
a



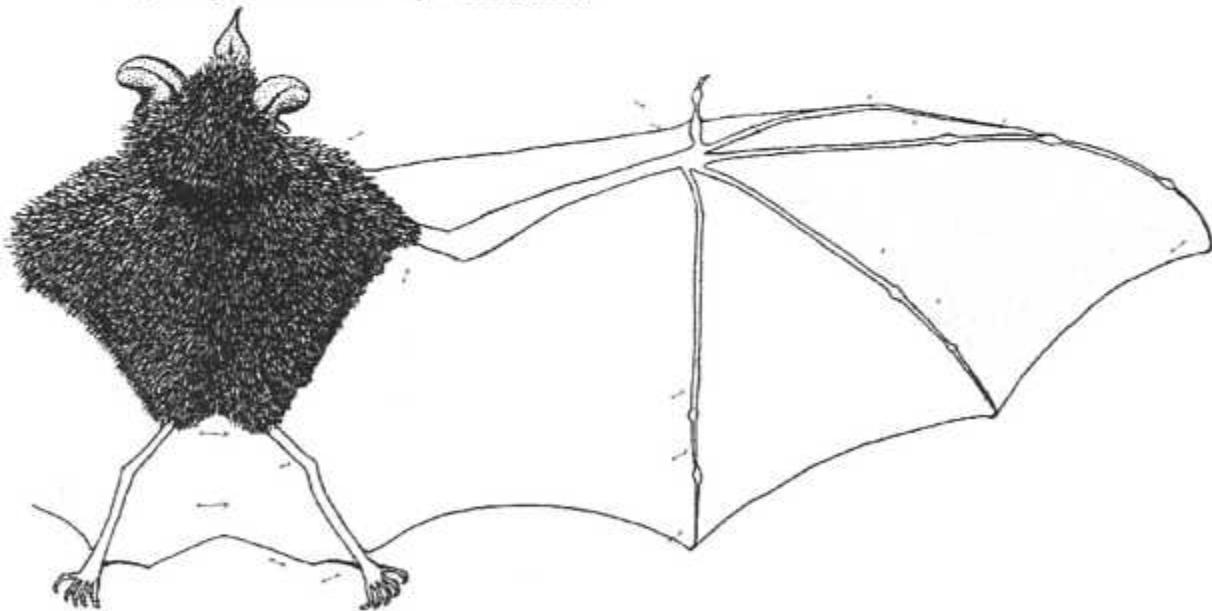
**Figura 34.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Artibeus jamaicensis*. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (b).



**Figura 35.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Artibeus jamaicensis*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



**Figura 36.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Artibeus jamaicensis*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.



**Figura 37.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Artibeus jamaicensis*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

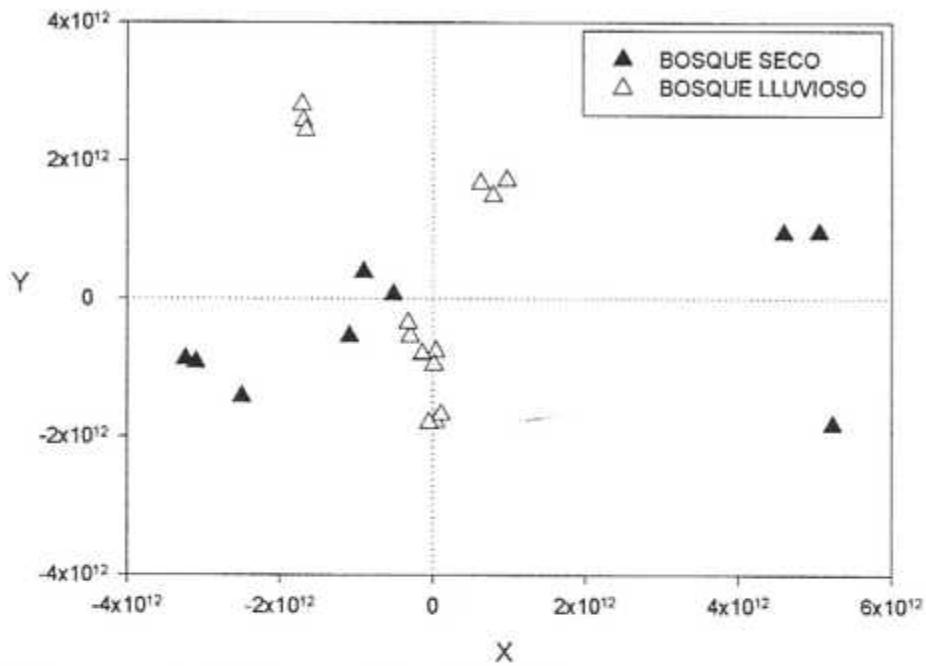
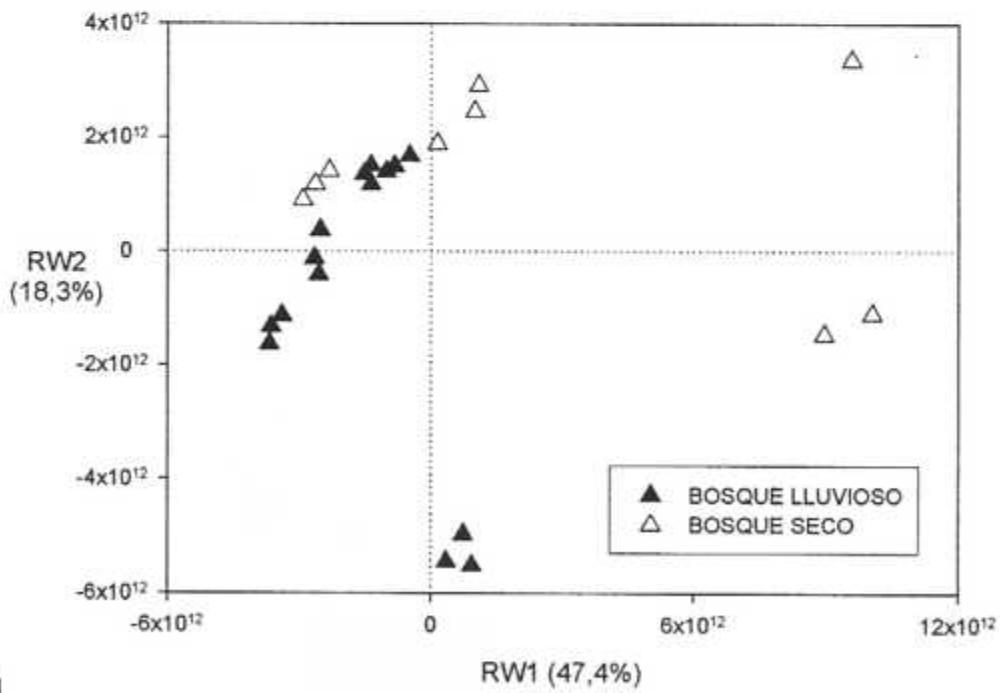
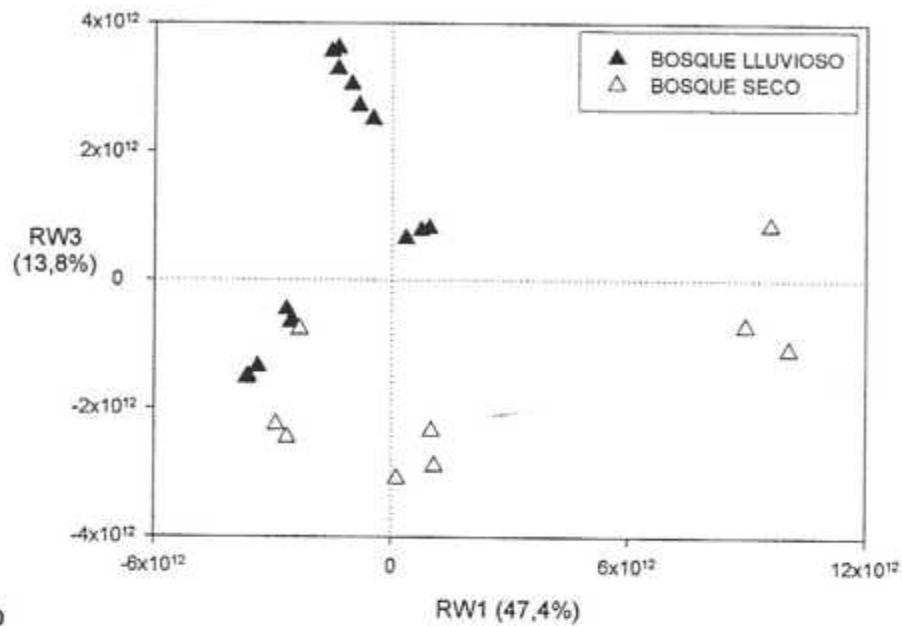


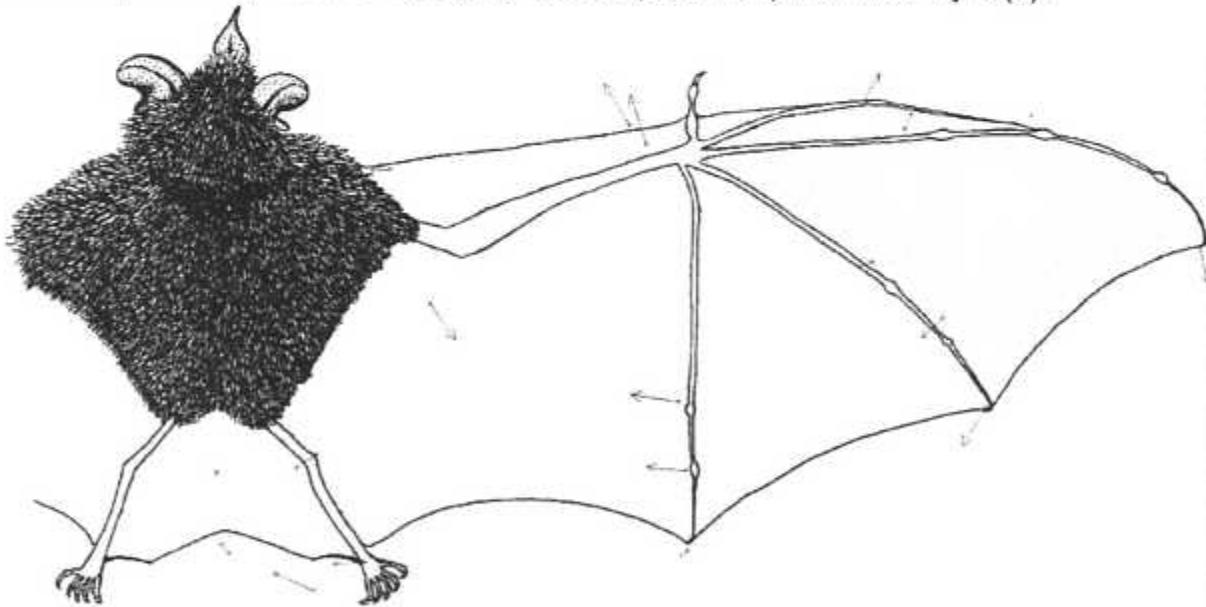
Figura 38. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Chiroderma villosum*.



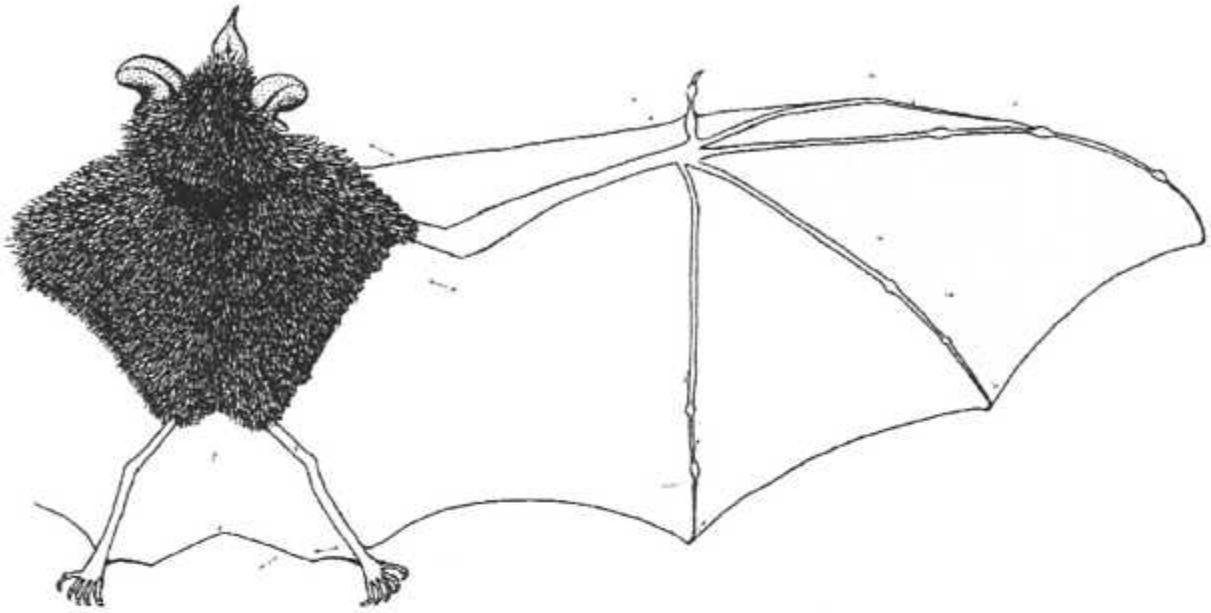
a



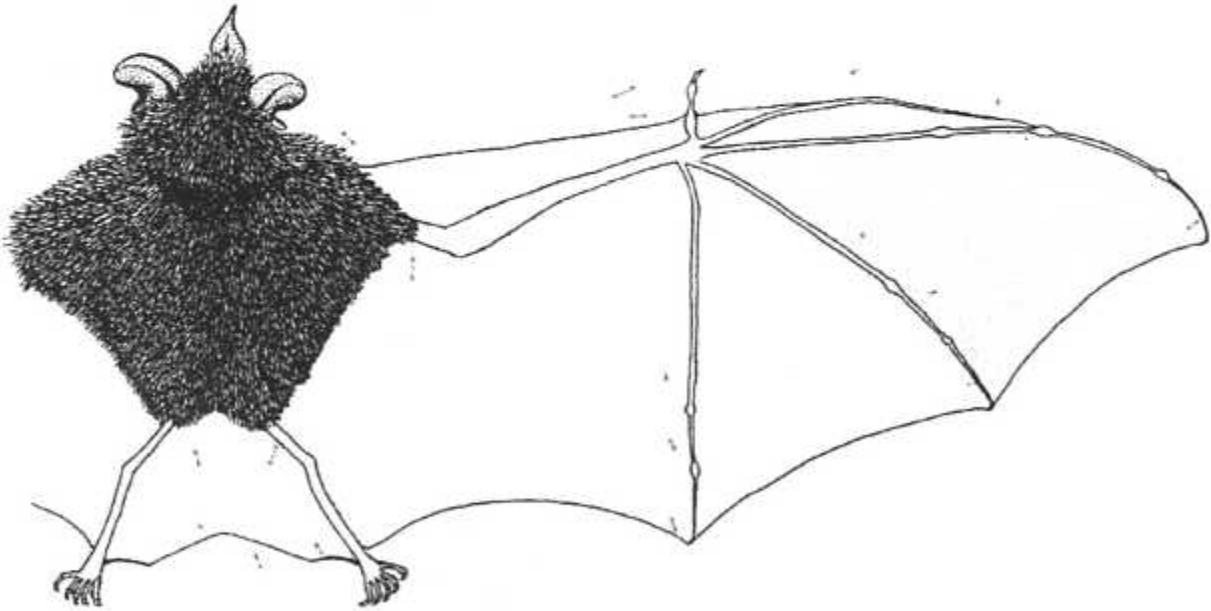
**Figura 39.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Chiroderma villosum*. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (b).



**Figura 40.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Chiroderma villosum*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



**Figura 41.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Chiroderma villosum*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.



**Figura 42.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Chiroderma villosum*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

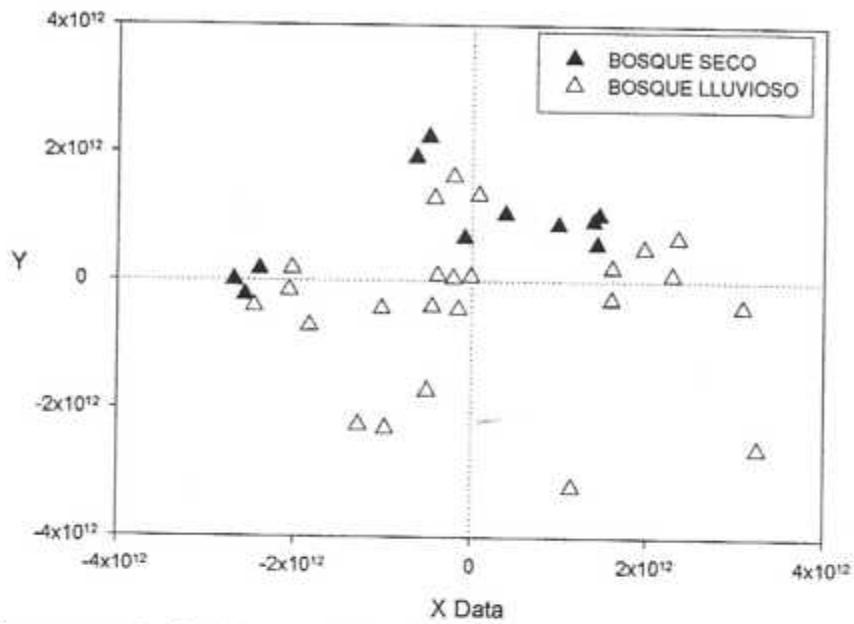
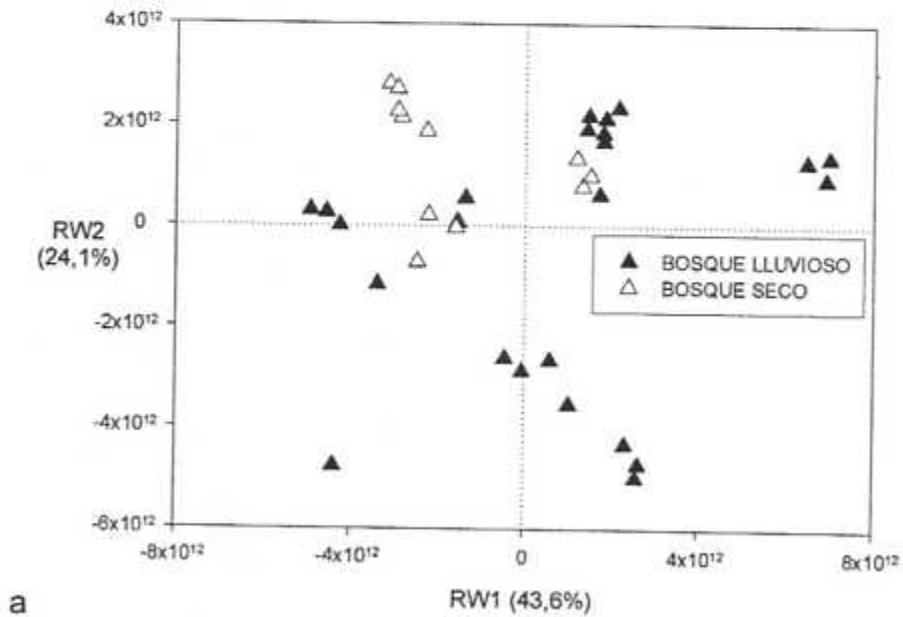
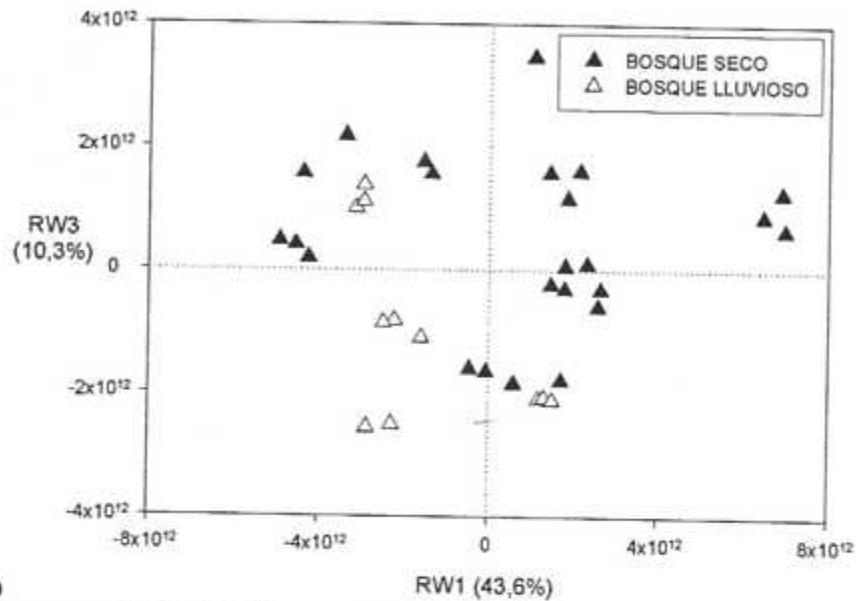


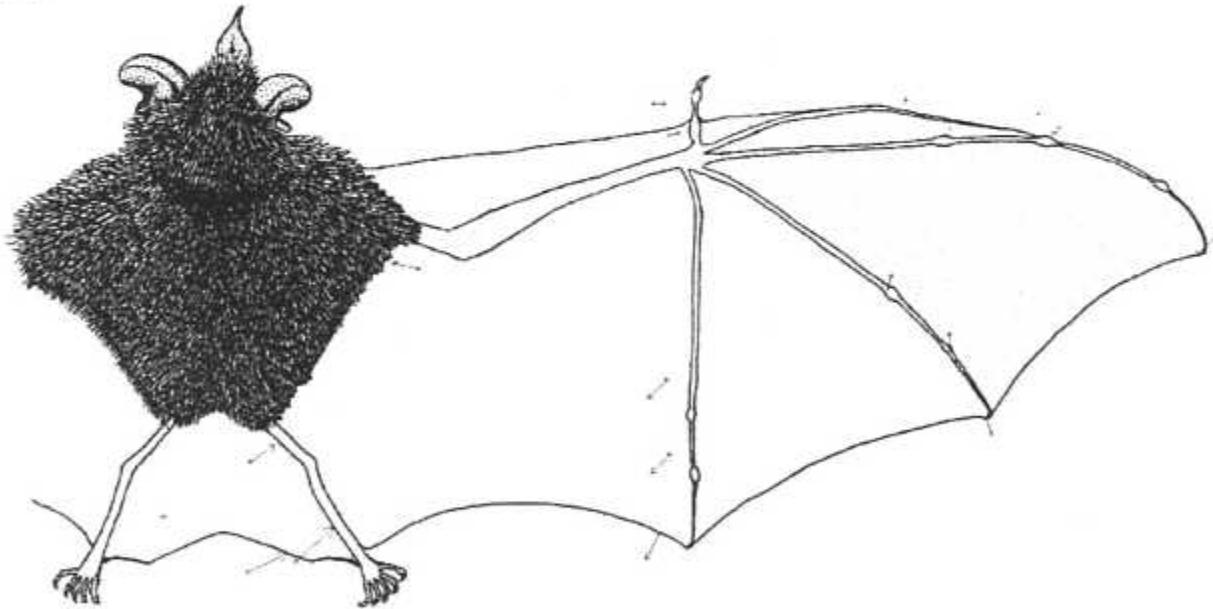
Figura 43. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga commissarisi*.



a



**Figura 44.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga commissarisi*. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (b).



**Figura 45.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga commissarisi*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.

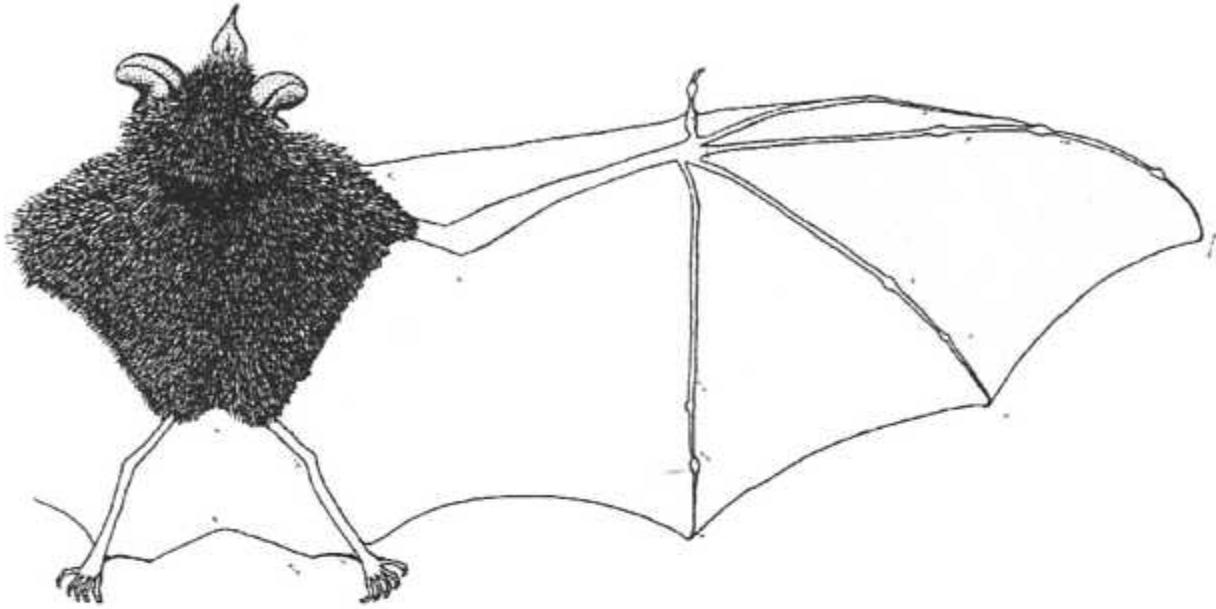


Figura 46. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga commissarisi*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.

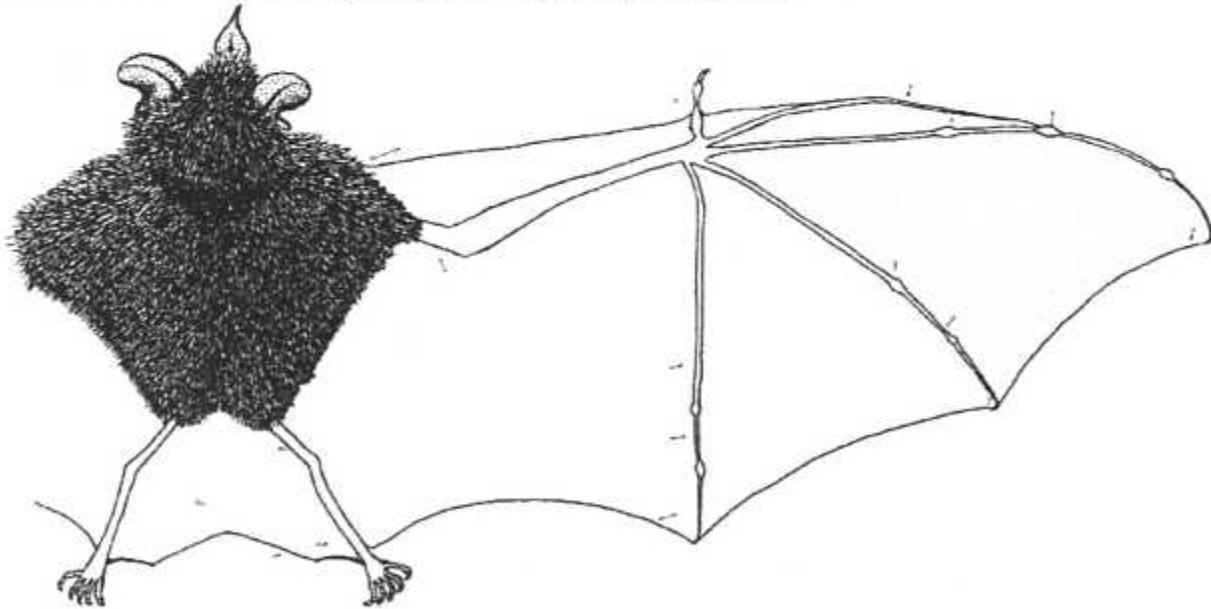


Figura 47. Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga commissarisi*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

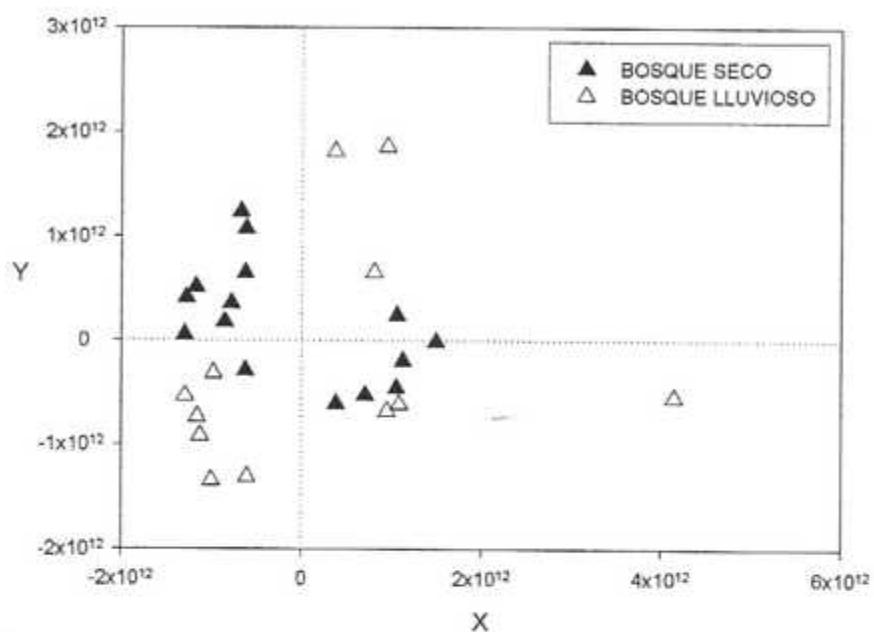
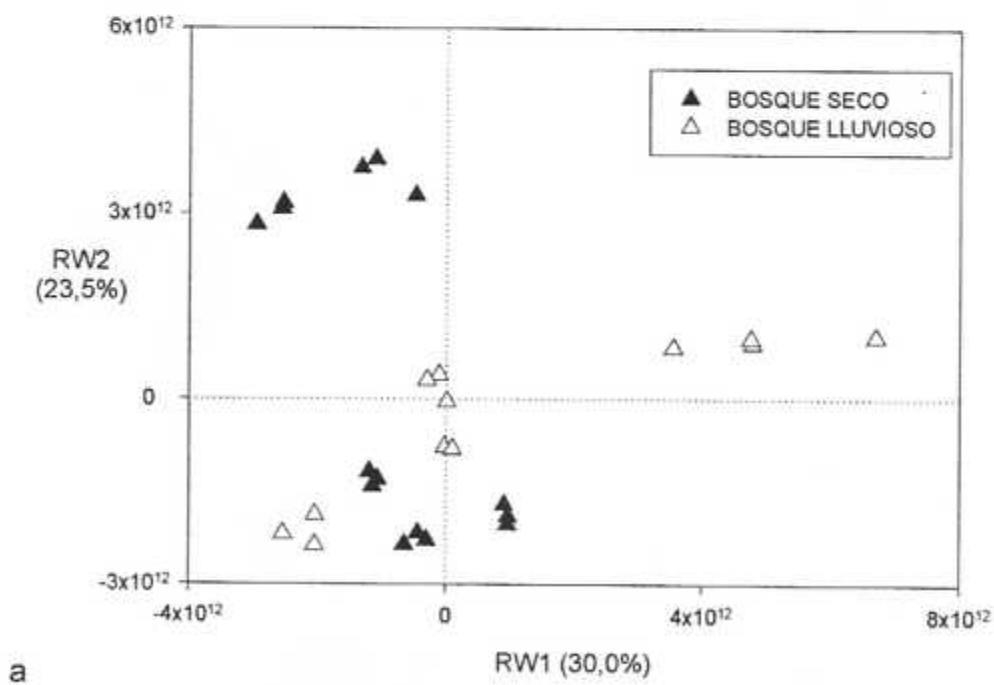
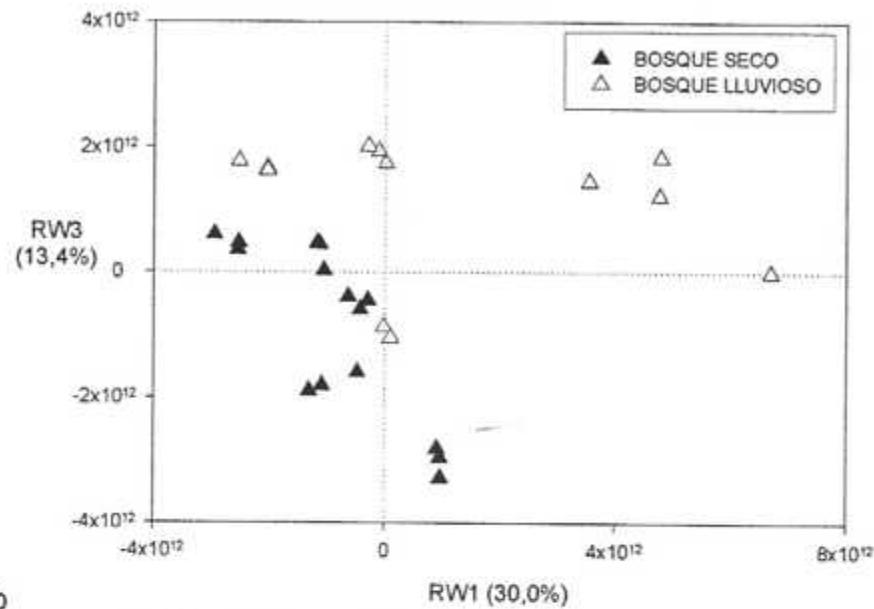


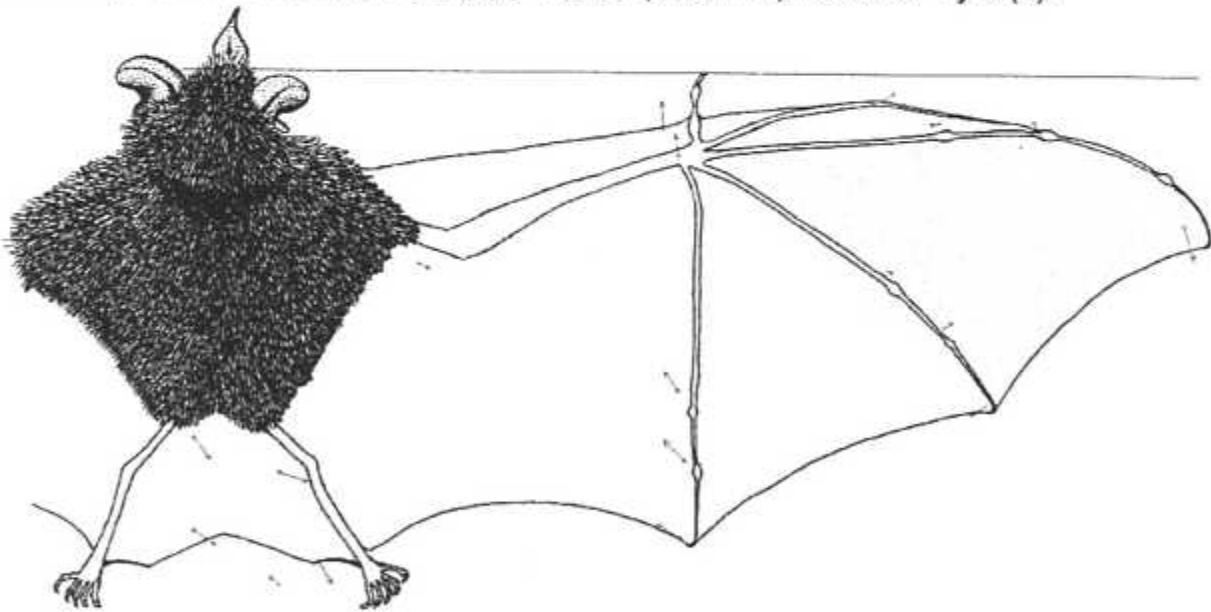
Figura 48. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga soricina*.



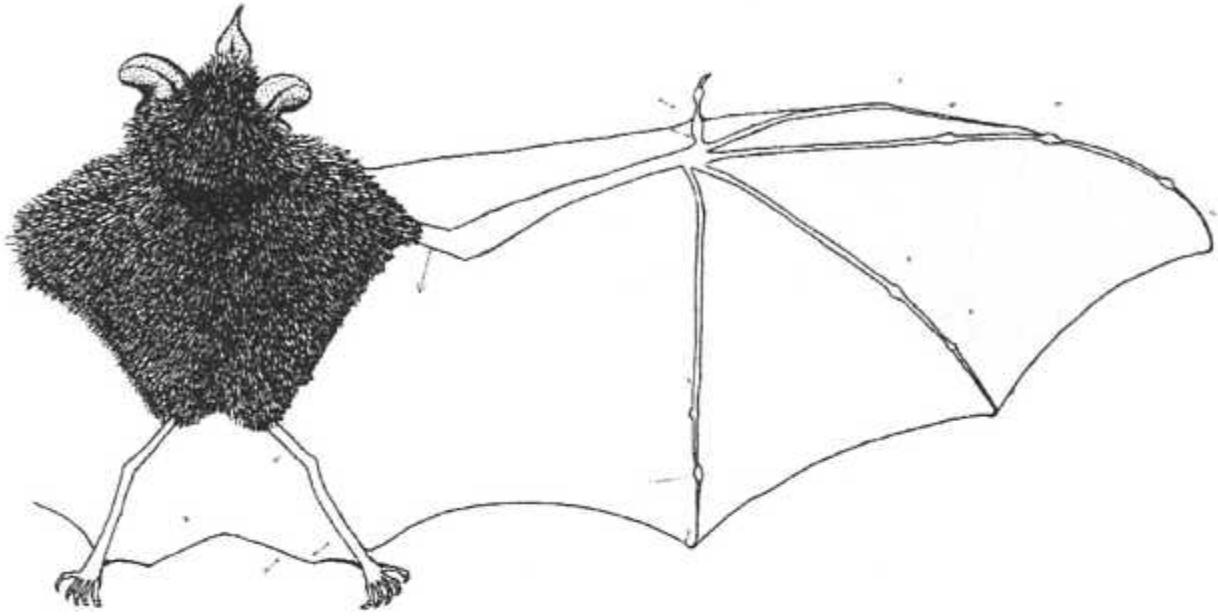
a



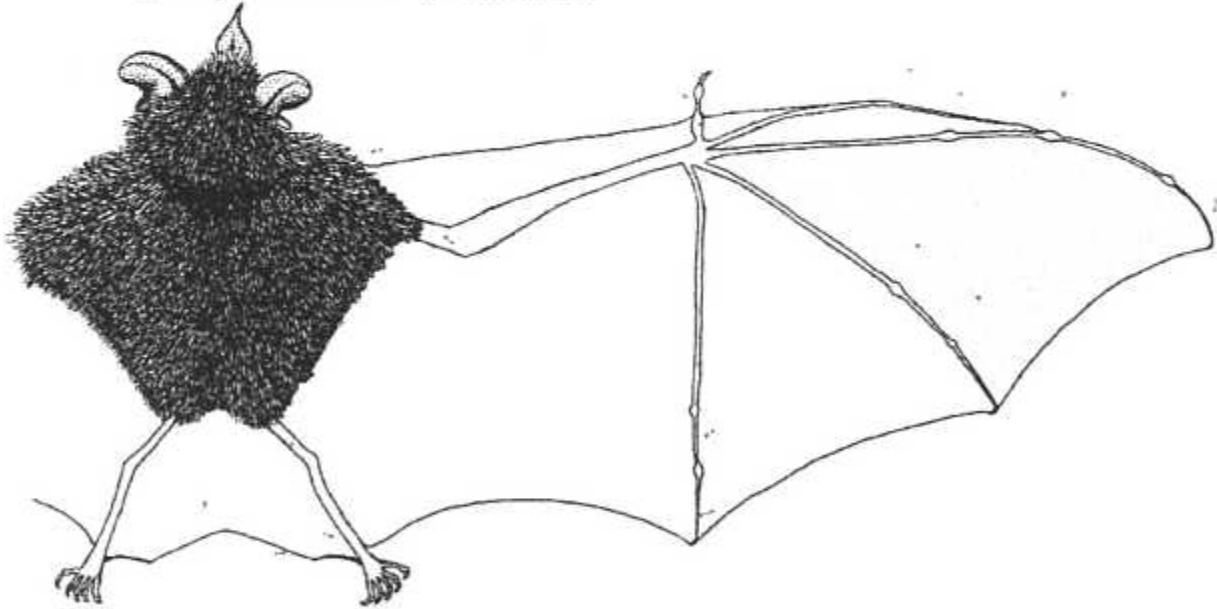
**Figura 49.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga soricina*. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (b).



**Figura 50.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga soricina*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



**Figura 51.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga soricina*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.



**Figura 52.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Glossophaga soricina*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

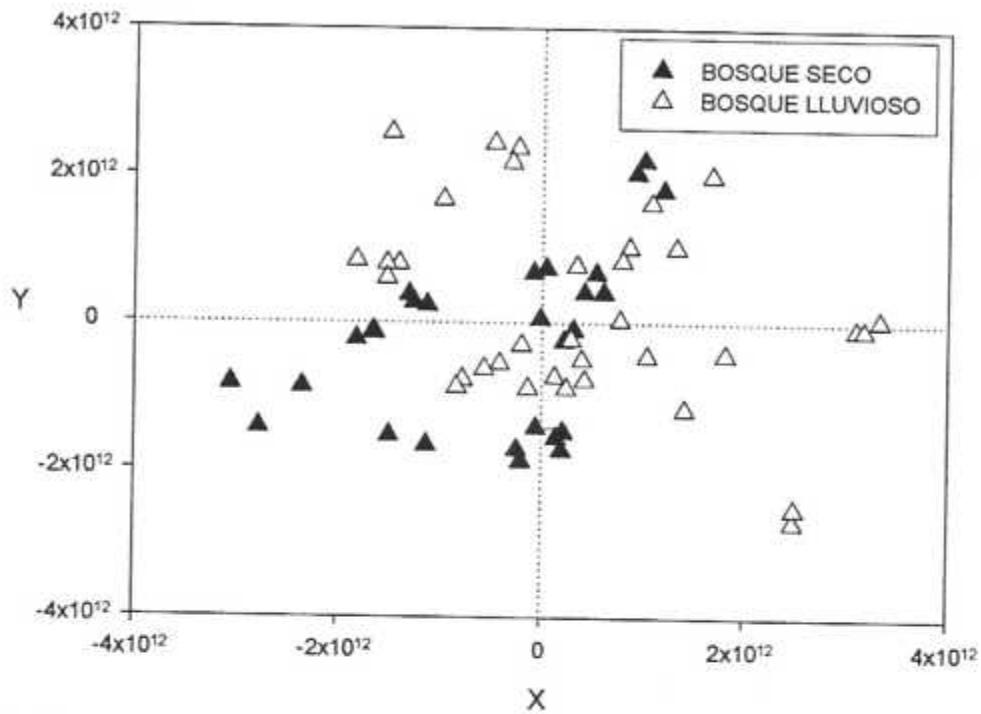
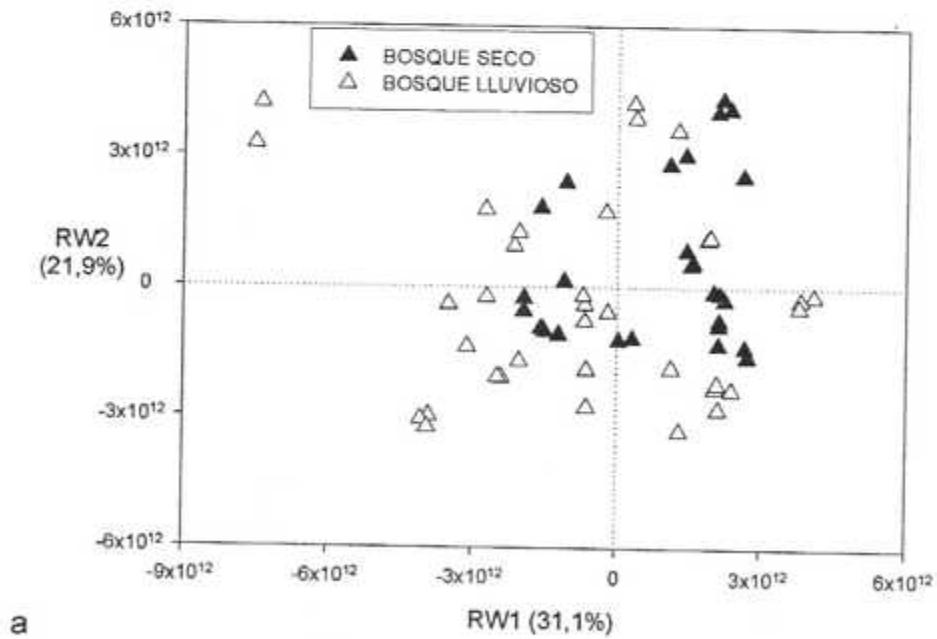
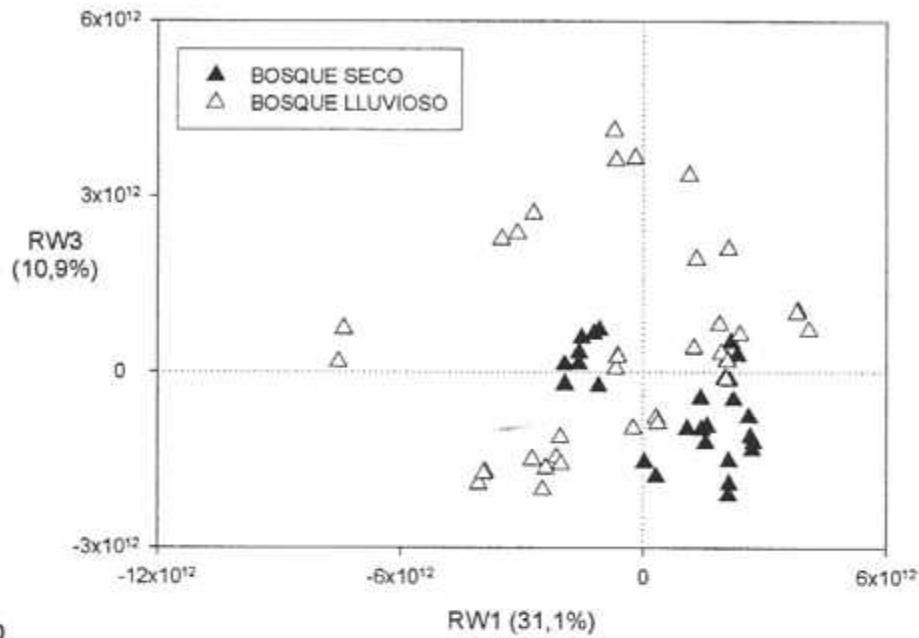


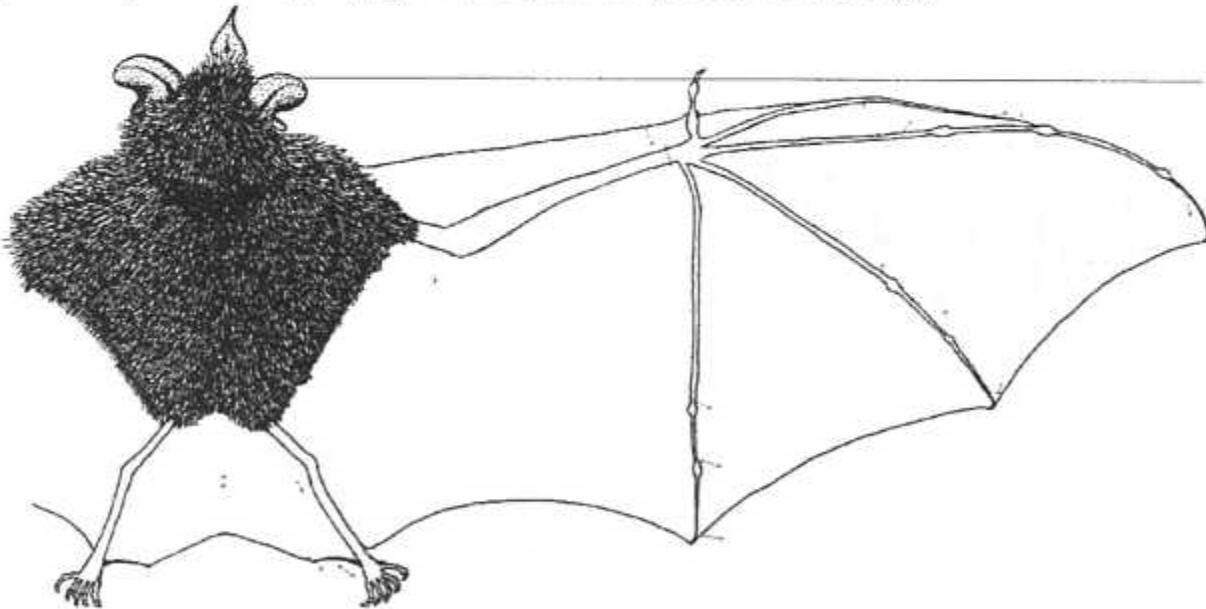
Figura 53. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Sturnira lilium*.



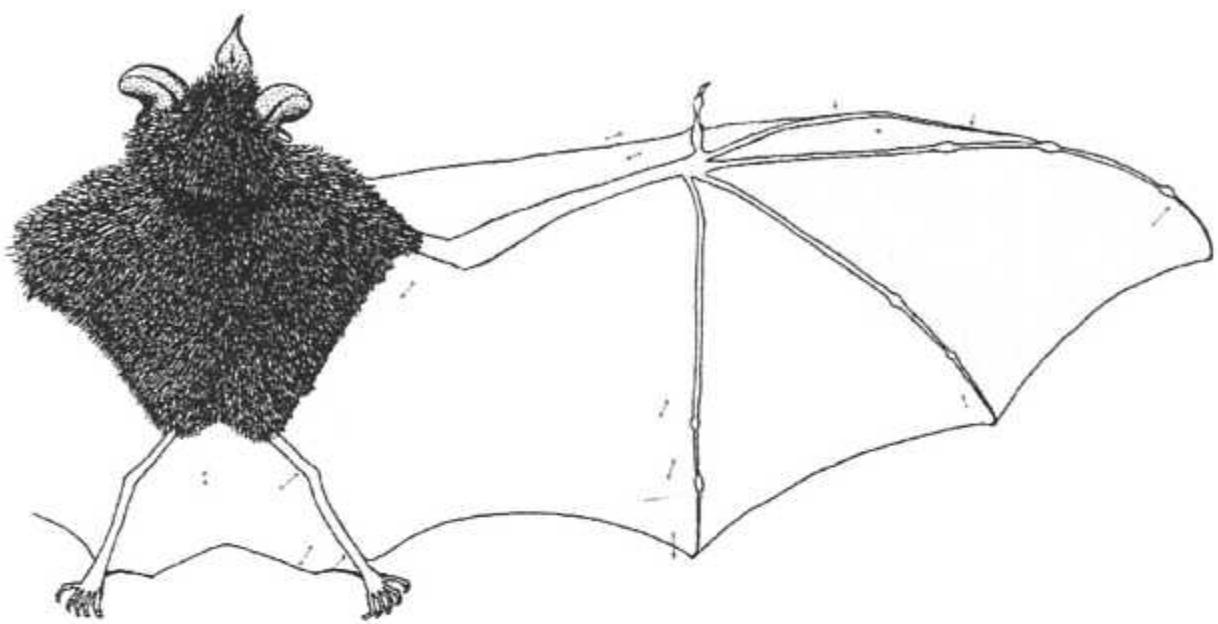
a



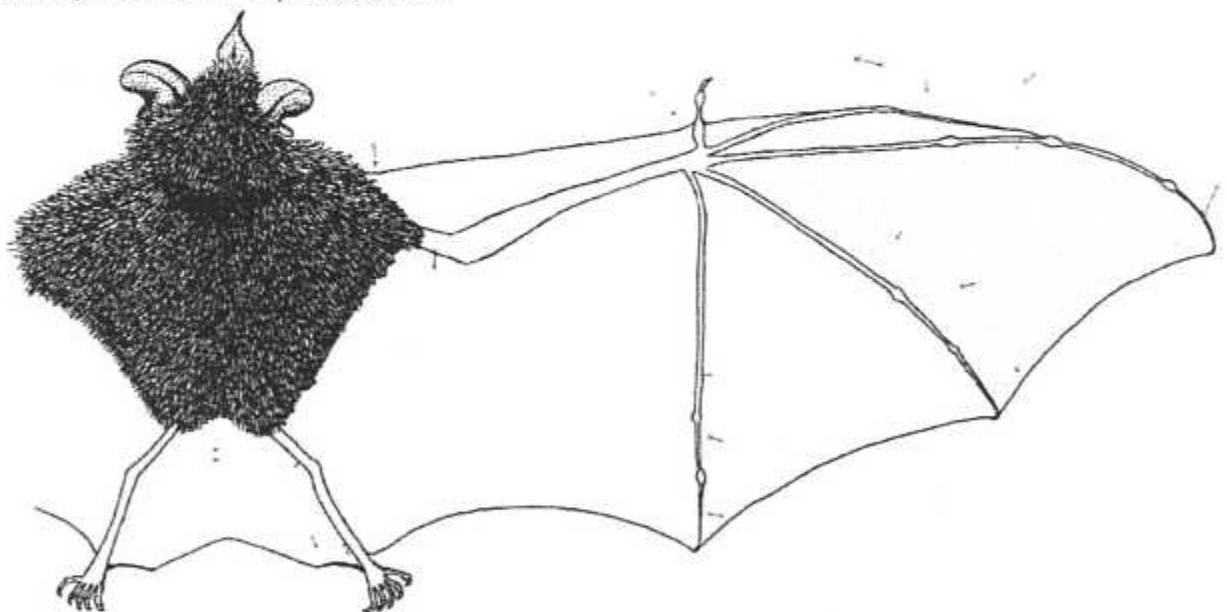
**Figura 54.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Sturnira lilium*. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (b).



**Figura 55.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Sturnira lilium*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



**Figura 56.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Sturnira lilium*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.



**Figura 57.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Sturnira lilium*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

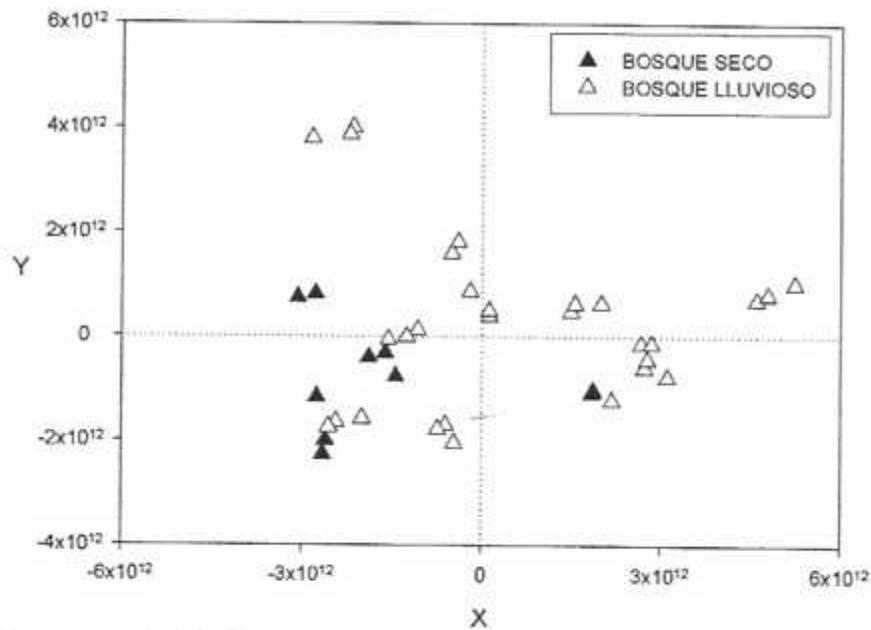
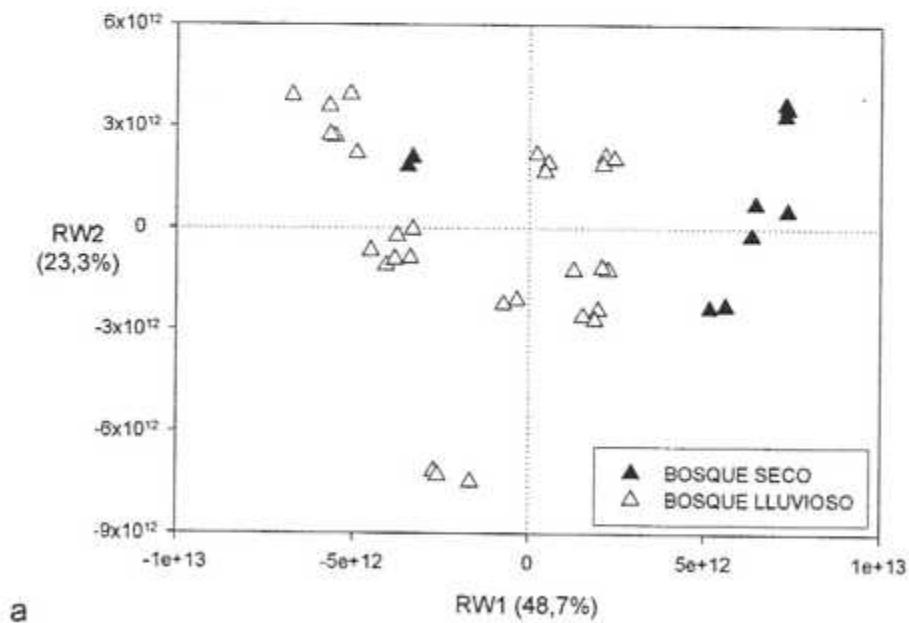
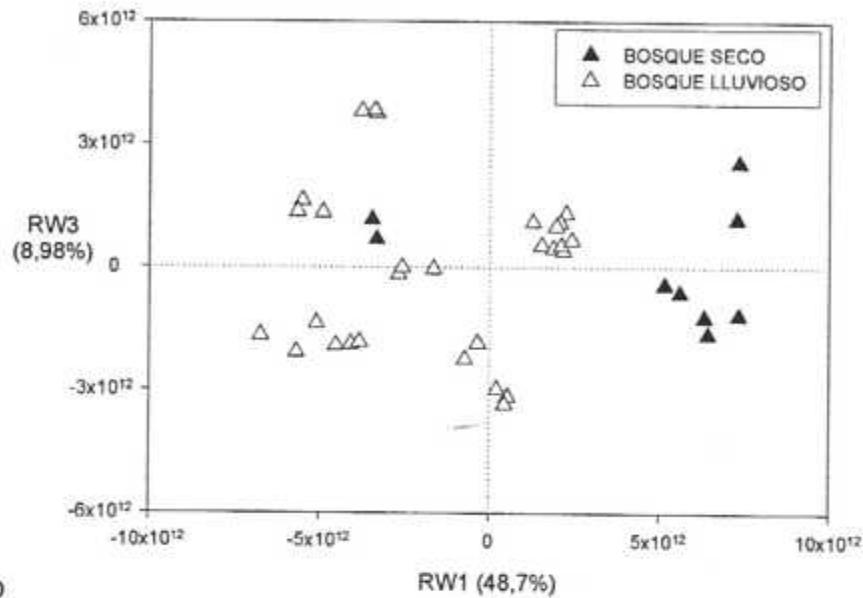


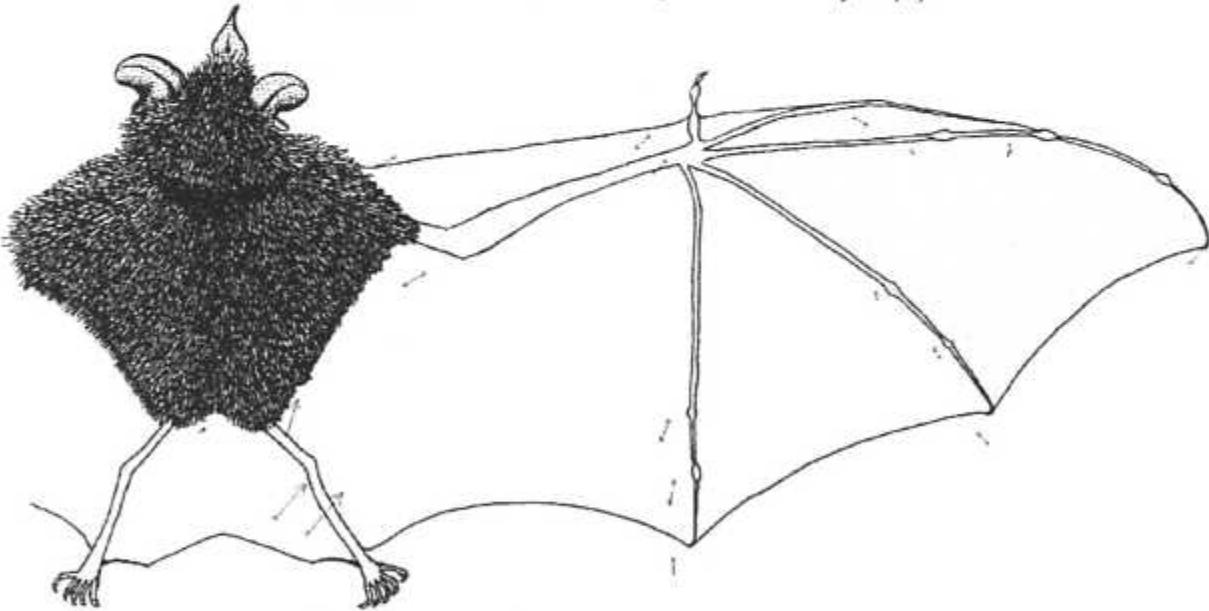
Figura 58. Componente Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Stumira ludovici*.



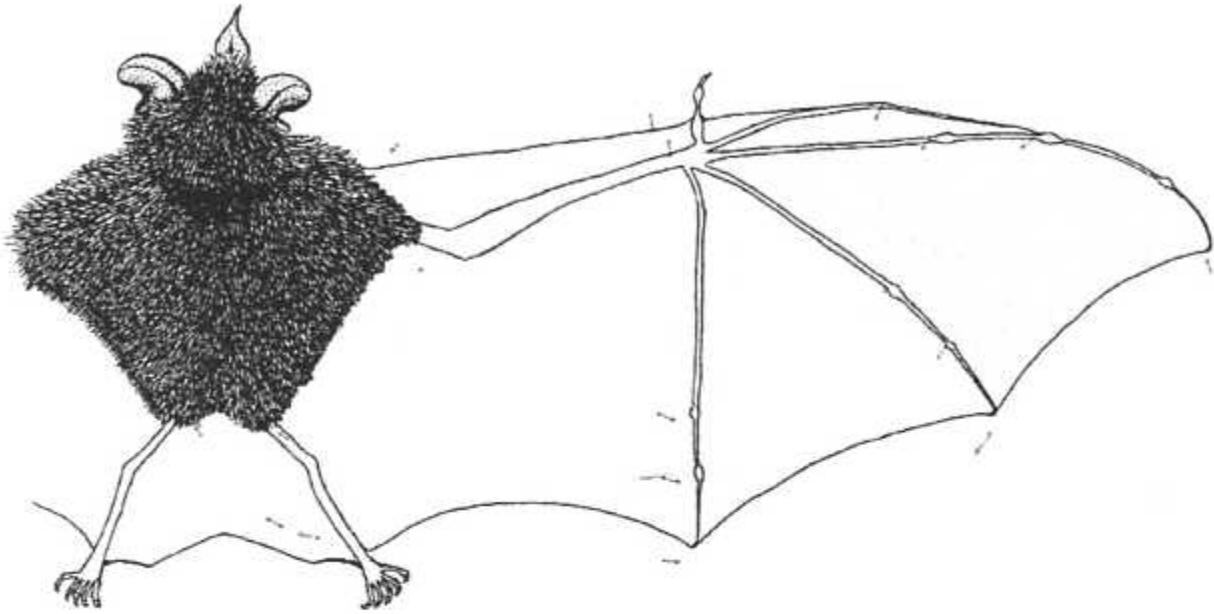
a



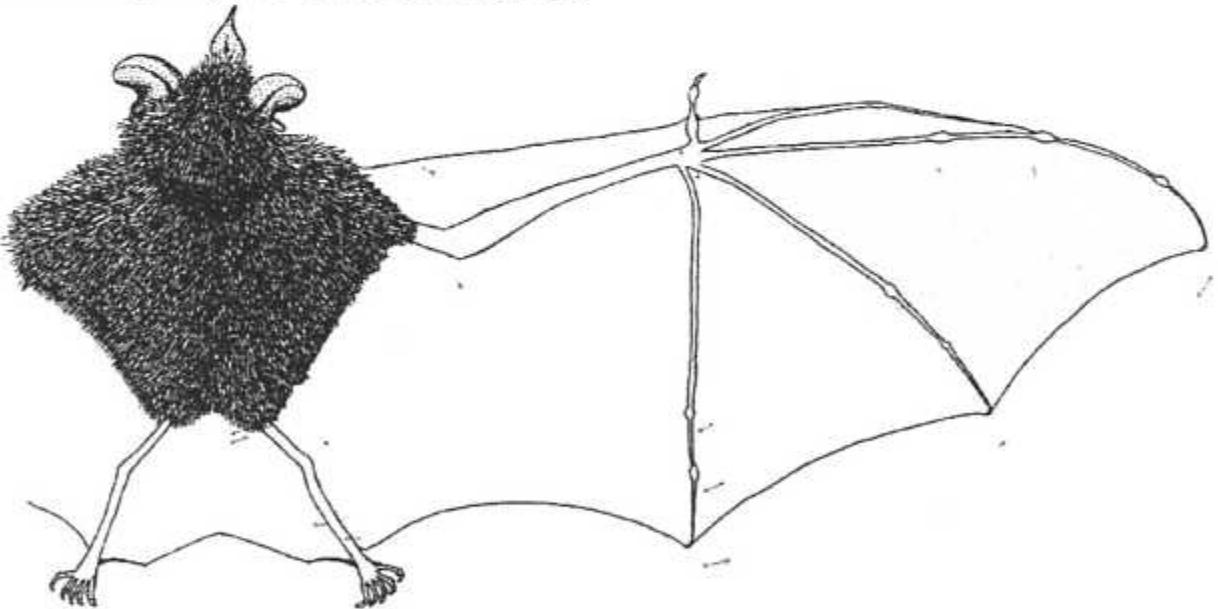
**Figura 59.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Stumira ludovici*. Valores para Warp relativo 1 y 2 (a) y valores para Warp relativos 1 y 3 (b).



**Figura 60.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Stumira ludovici*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 1.



**Figura 61.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Sturnira ludovici*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 2.



**Figura 62.** Componente No Uniforme del análisis Warp de la variación en la morfología alar entre los individuos de bosque seco y bosque lluvioso de *Sturnira ludovici*. Dirección y magnitud del Warp Relativo 3.

## CUADROS

**Cuadro 1.** Especies de murciélagos Filostómidos capturados según Subfamilia, Gremio alimentario y estrategia de forrajeo.

Subfamilia/Especie	Gremio alimentario	Estrategia de Forrajeo o Categoría
<b>PHYLLOSTOMINAE</b>		
<i>Lophostoma brasiliensis</i>	Animalívoro	Ataque desde percha
<i>Lophostoma silvicolum</i>	Animalívoro	Ataque desde percha
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	Animalívoro	Desconocido
<i>Micronycteris hirsuta</i>	Animalívoro	Estrategia Mixta
<i>Micronycteris microtis</i>	Animalívoro	Desconocido
<i>Micronycteris minuta</i>	Animalívoro	Desconocido
<i>Mimon crenulatum</i>	Animalívoro	Desconocido
<i>Phyllostomus discolor</i>	Omnívoro	Desconocido
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Omnívoro	Desconocido
<i>Tonatia saurophila</i>	Animalívoro	Estrategia Mixta
<i>Trachops cirrhosus</i>	Animalívoro	Estrategia Mixta
<i>Micronycteris nicefori</i>	Frugívoro	Pequeño
<i>Vampyrum spectrum</i>	Animalívoro	Desconocido
<b>GLOSSOPHAGINAE</b>		
<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarívoro	Migratoria
<i>Glossophaga commissarisi</i>	Nectarívoro	Residente
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro	Residente
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	Nectarívoro	Residente
<i>Lonchophylla robusta</i>	Nectarívoro	Migratoria
<b>CAROLLINAE</b>		
<i>Carollia castanea</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<b>STENODERMATINAE</b>		
<i>Artibeus aztecus</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Artibeus intermedius</i>	Frugívoro	Frugívoro Grande
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro	Frugívoro Grande
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro	Frugívoro Grande
<i>Artibeus phaeotis</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Artibeus toltecus</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Artibeus watsoni</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Centurio senex</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Chiroderma trinitatum</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Chiroderma villosum</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Ectophylla alba</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Enchistenes hartii</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Mesophylla macconnellii</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano

<i>Sturnira lilium</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Sturnira ludovici</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Sturnira mordax</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoro	Frugívoro Mediano
<i>Vampyressa nymphaea</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<i>Vampyressa pusilla</i>	Frugívoro	Frugívoro Pequeño
<b>DESMODONTINAE</b>		
<i>Desmodus rotundus</i>	Sanguinívoro	Desconocido

**Cuadro 2.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos. \*  $p < 0.001$ .

GREMIOS TRÓFICOS	NECTARÍVOROS	FRUGÍVOROS	OMNÍVOROS	ANIMALÍVOROS	HEMATÓFAGOS
NECTARÍVOROS		0,075175	0,000001*	0,000001*	0,000001*
FRUGÍVOROS	0,000003*		0,000001*	0,000001*	0,000001*
OMNÍVOROS	0,036267*	0,956996		0,003196*	0,001130*
ANIMALÍVOROS	0,780750	0,000002*	0,025355*		0,140561
HEMATÓFAGOS	0,000001*	0,000001*	0,000001*	0,000001*	

**Cuadro 3.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, \*  $p < 0.001$ .

GREMIOS TRÓFICOS	NECTARÍVOROS	FRUGÍVOROS	OMNÍVOROS	ANIMALÍVOROS	HEMATÓFAGOS
NECTARÍVOROS		0,000001*	0,000001*	0,000001*	0,000001*
FRUGÍVOROS	0,000001*		0,000001*	0,000001*	0,045785
OMNÍVOROS	0,000001*	0,000064*		0,010357	0,000076
ANIMALÍVOROS	0,000001*	0,000001*	0,408823		0,009141
HEMATÓFAGOS	0,975120	0,000051*	0,000001*	0,000001*	

**Cuadro 4.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura ( $WS$ ) sobre la diagonal y el área alar ( $WA$ ) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, \*  $p < 0.001$ .

GREMIOS TRÓFICOS	NECTARÍVOROS	FRUGÍVOROS	OMNÍVOROS	ANIMALÍVOROS	HEMATÓFAGOS
NECTARÍVOROS		0,000075*	0,008832*	0,000001*	0,019435*
FRUGÍVOROS	0,000001*		0,000002*	0,000001*	0,341855
OMNÍVOROS	0,000001*	0,000001*		0,001007*	0,000197*
ANIMALÍVOROS	0,000001*	0,000001*	0,045525*		
HEMATÓFAGOS	0,000733*	0,888143	0,000003*	0,000092*	

**Cuadro 5.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, \*  $p < 0.001$ .

GREMIOS TRÓFICOS	NECTARÍVOROS	FRUGÍVOROS	OMNÍVOROS	ANIMALÍVOROS	HEMATÓFAGOS
NECTARÍVOROS		0,000001*	0,000001*	0,000001*	0,000001*
FRUGÍVOROS	0,079192		0,000001*	0,000081*	0,178210
OMNÍVOROS	0,212801	0,627301		0,000001*	0,045735*
ANIMALÍVOROS	0,000001*	0,000001*	0,000001*		0,005543*
HEMATÓFAGOS	0,001658*	0,000071*	0,000487*	0,000001*	

**Cuadro 6.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, \*  $p < 0.001$ .

GREMIOS TRÓFICOS	NECTARÍVOROS	FRUGÍVOROS	OMNÍVOROS	ANIMALÍVOROS	HEMATÓFAGOS
NECTARÍVOROS		0,000001*	0,000001*	0,000001*	0,000001*
FRUGÍVOROS	0,000001*		0,000001*	0,115377*	0,000001*
OMNÍVOROS	0,000001*	0,000001*			0,039006
ANIMALÍVOROS	0,000001*	0,727427	0,000001*		0,000001*
HEMATÓFAGOS	0,000001*	0,000001*	0,904734	0,000001*	

**Cuadro 7.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de la Forma del Ala (TSI) sobre la diagonal entre cinco gremios tróficos de murciélagos Filostómidos, \*  $p < 0.001$ .

GREMIOS TRÓFICOS	NECTARÍVOROS	FRUGÍVOROS	OMNÍVOROS	ANIMALÍVOROS	HEMATÓFAGOS
NECTARÍVOROS		0,008250*	0,054029	0,067500	0,498647
FRUGÍVOROS			0,431476	0,894373	0,768956
OMNÍVOROS				0,436781	0,470910
ANIMALÍVOROS					0,821100
HEMATÓFAGOS					

**Cuadro 8.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, \*  $p < 0.001$ .

TAMAÑO CORPORAL	PEQUEÑO	MEDIANO	GRANDE
PEQUEÑO		0,379639	0,073767
MEDIANO	0,000001*		0,011281*
GRANDE	0,000001*	0,000001*	

**Cuadro 9.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, \*  $p < 0.001$ .

TAMAÑO	PEQUEÑO	MEDIANO	GRANDE
PEQUEÑO		0,000001*	0,000001*
MEDIANO	0,000001*		0,000001*
GRANDE	0,000001*	0,000001*	

**Cuadro 10.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura (WS) sobre la diagonal y el área alar (WA) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, \*  $p < 0.001$ .

TAMAÑO	PEQUEÑO	MEDIANO	GRANDE
PEQUEÑO		0,005095*	0,010443*
MEDIANO	0,000001*		0,000001*
GRANDE	0,000001*	0,000001*	

**Cuadro 11.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, \*  $p < 0.001$ .

TAMAÑO	PEQUEÑO	MEDIANO	GRANDE
PEQUEÑO		0,000001*	0,000001*
MEDIANO	0,000040*		0,000001*
GRANDE	0,671517	0,000037*	

**Cuadro 12.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre tres tamaños de murciélagos Filostómidos frugívoros, \*  $p < 0.001$ .

TAMAÑO	PEQUEÑO	MEDIANO	GRANDE
PEQUEÑO		0,000001*	0,000001*
MEDIANO	0,000001*		0,000001*
GRANDE	0,000001*	0,000001*	

**Cuadro 13.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de la Forma del Ala (TSI) sobre la diagonal entre tres tamaños corporales de murciélagos Filostómidos frugívoros, \*  $p < 0.001$ .

TAMAÑO	PEQUEÑO	MEDIANO	GRANDE
PEQUEÑO		0,063769	0,002362*
MEDIANO			0,197054
GRANDE			

**Cuadro 14.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Peso sobre la diagonal y el Índice de la Forma del Ala (TSI) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, \*  $p < 0.001$ .

CATEGORÍA	MIGRATORIA	RESIDENTE
MIGRATORIA		0,000001*
RESIDENTE	0,663063	

**Cuadro 15.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, \*  $p < 0.001$ .

CATEGORÍA	MIGRATORIA	RESIDENTE
MIGRATORIA		0,015184*
RESIDENTE	0,000064*	

**Cuadro 16.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, \*  $p < 0.001$ .

CATEGORÍA	MIGRATORIA	RESIDENTE
MIGRATORIA		0,011089*
RESIDENTE	0,000001*	

**Cuadro 17.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura (WS) sobre la diagonal y el área alar (WA) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, \*  $p < 0.001$ .

CATEGORÍA	MIGRATORIA	RESIDENTE
MIGRATORIA		0,430823
RESIDENTE	0,000001*	

**Cuadro 18.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, \*  $p < 0.001$ .

CATEGORÍA	MIGRATORIA	RESIDENTE
MIGRATORIA		0,000001*
RESIDENTE	0,650339	

**Cuadro 19.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre dos estrategias de forrajeo en cinco especies de murciélagos Filostómidos nectarívoros, \*  $p < 0.001$ .

CATEGORÍA	MIGRATORIA	RESIDENTE
MIGRATORIA		0,012586*
RESIDENTE	0,417899	

**Cuadro 20.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Peso sobre la diagonal y el Índice de la Forma del Ala (TSI) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, \*  $p < 0.001$ .

ESTRATEGIA	CAZA DESDE PERCHA	VUELO CONTINUO	ESTRATEGIA MIXTA
CAZA DESDE PERCHA		0,000001*	0,001471
VUELO CONTINUO	0,556776		0,000001*
ESTRATEGIA MIXTA	0,002843*	0,004749*	

**Cuadro 21.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la longitud del brazo alar ( $L_{AW}$ ) sobre la diagonal y longitud de la mano alar ( $L_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, \*  $p < 0.001$ .

ESTRATEGIA	CAZA DESDE PERCHA	VUELO CONTINUO	ESTRATEGIA MIXTA
CAZA DESDE PERCHA		0,000001*	0,112632
VUELO CONTINUO	0,000001*		0,000001*
ESTRATEGIA MIXTA	0,000001*	0,004919*	

**Cuadro 22.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el área del brazo alar ( $A_{AW}$ ) sobre la diagonal y el área de la mano alar ( $A_{HW}$ ) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, \*  $p < 0.001$ .

ESTRATEGIA	CAZA DESDE PERCHA	VUELO CONTINUO	ESTRATEGIA MIXTA
CAZA DESDE PERCHA		0,000001*	0,018715*
VUELO	0,263096		0,000001*

CONTINUO			
ESTRATEGIA MIXTA	0,000001*	0,000001*	

**Cuadro 23.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la envergadura (WS) sobre la diagonal y el área alar (WA) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, \*  $p < 0.001$ .

ESTRATEGIA	CAZA DESDE PERCHA	VUELO CONTINUO	ESTRATEGIA MIXTA
CAZA DESDE PERCHA		0,005390*	0,000028*
VUELO CONTINUO	0,000001*		0,053319*
ESTRATEGIA MIXTA	0,000008*	0,000001*	

**Cuadro 24.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para el Índice de Aspecto (AR) sobre la diagonal y la carga alar (WL) bajo la diagonal entre 3 estrategias de forrajeo en 6 especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, \*  $p < 0.001$ .

ESTRATEGIA	CAZA DESDE PERCHA	VUELO CONTINUO	ESTRATEGIA MIXTA
CAZA DESDE PERCHA		0,000001*	0,269740
VUELO CONTINUO	0,565352		0,000001*
ESTRATEGIA MIXTA	0,029719*	0,058191	

**Cuadro 25.** Valores de la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para la Proporción de la Longitud de la Punta del Ala (TLR) sobre la diagonal y la Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR) bajo la diagonal entre tres estrategias de forrajeo en seis especies de murciélagos Filostómidos animalívoros, \*  $p < 0.001$ .

ESTRATEGIA	CAZA DESDE PERCHA	VUELO CONTINUO	ESTRATEGIA MIXTA
CAZA DESDE PERCHA		0,000001*	0,023999
VUELO CONTINUO	0,000001*		0,000001*
ESTRATEGIA MIXTA	0,138138	0,000001*	

**Cuadro 26.** Valores de la Prueba de Tukey-Kramer (Análisis a Posteriori) para 11 parámetros y medidas aerodinámicos en seis especies de murciélagos Filostómidos entre bosque seco y bosque lluvioso. Diferencias con  $p < 0.05$  en negrilla, grados de libertad entre paréntesis (A.J.=*Artibeus jamaicensis*, C.V.=*Chiroderma villosum*, G.C.=*Glossophaga commissarisi*, G.S.=*Glossophaga soricina*, S.LI=*Sturnira lilium*, S.LU=*Sturnira ludovici*).

Parámetros Aerodinámicos	Especies					
	A.J	C.V	G.C	G.S	S.LI	S.LU
Longitud de Brazo Alar ( $L_{AW}$ )	<b>0,0196</b> (gl=229)	<b>0,0016</b> (gl=22)	—	—	—	—
Longitud de Mano Alar ( $L_{HW}$ )	—	—	—	—	—	—
Área de Brazo Alar ( $A_{AW}$ )	—	<b>0,0001</b> (gl=22)	—	—	—	<b>0,0002</b> (gl=43)
Área del Mano Alar ( $A_{HW}$ )	<b>0,0196</b> (gl=229)	<b>0,0001</b> (gl=22)	—	—	<b>0,0002</b> (gl=70)	—
Envergadura (WS)	—	<b>0,0027</b> (gl=22)	—	—	—	—
Área Alar (WA)	—	<b>0,0001</b> (gl=22)	—	—	<b>0,0239</b> (gl=70)	<b>0,0005</b> (gl=43)
Índice de Aspecto (AR)	—	<b>0,0099</b> (gl=22)	—	—	—	<b>0,0285</b> (gl=43)
Carga Alar (WL)	—	<b>0,0003</b> (gl=22)	—	—	<b>0,0111</b> (gl=70)	<b>0,0165</b> (gl=43)
Proporción de Longitud de Punta de Ala (TLR)	<b>0,0007</b> (gl=229)	<b>0,0029</b> (gl=22)	<b>0,0140</b> (gl=60)	—	—	—
Proporción del Área de la Punta del Ala (TAR)	<b>0,0046</b> (gl=229)	<b>0,0001</b> (gl=22)	<b>0,0159</b> (gl=60)	<b>0,0065</b> (gl=49)	<b>0,0087</b> (gl=70)	<b>0,0001</b> (gl=43)
Índice de Forma de Punta de Ala (TSI)	—	<b>0,0001</b> (gl=22)	—	—	—	—

## LITERATURA CITADA

- Aguirre, L. F., Hanagarth, W. y de Urioste, R. 1996 Mamíferos del Refugio de Vida Silvestre Espíritu, Dpto. Beni, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 28, 29-44.
- Aguirre, L. F., A. Herrel, R. Van Damme y E. Matthysen. 2003. The implications of food hardness for diets in bats. *Functional Ecology* 17: 201-212
- Aldridge, H. D. 1996. *Bats: Biology and Behaviour*. Oxford University Press. New York.
- Arroyo-Cabrales, J. y R. D. Owen. 1997. *Enchistenes hartii*. Mammalian Species No. 546
- Baker, R. J., J. Knox Jr. y D. C. Carter. 1976. Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part I. Special Publications The Museum Texas Tech University. No. 10, 218pp
- Baker, R. J., J. Knox Jr. y D. C. Carter. 1977. Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part II. Special Publications The Museum Texas Tech University. No. 13, 364pp
- Baker, R. J., C. S. Hood y R. L. Honeycutt. 1989. Phylogenetic relationships and classification of the higher categories of the New World bat family Phyllostomidae. *Systematic Zoology* 38: 228-238
- Baker, R. J., S. Solari y F. G. Hoffman. 2002. A new Central American species from the *Carollia brevicauda* complex. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 217: 1-12
- Birch, J. M. 1997. Comparing wing shape of bats: the merits of Principal Component Analysis and Relative Warp Analysis. *Journal of Mammalogy* 78 (4): 1187-1198
- Bizerril, M. X. A. y A. Raw. 1997. Feeding specialization of two species of bats and the fruit quality of *Piper arboretum* in a Central Brazilian gallery forest. *Revista de Biología Tropical* 45(2): 913-918
- Bookstein, F. L. 1978. The measurement of biological shape and shape change. *Lecture Note in Biomathematics* 24
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bowie, R. C. y D. S. Jacobs. 1999. Resource use by two morphologically similar insectivorous bats. *South African Journal of Zoology* 34: 27-33
- Cardini, A. 2003. The geometry of the Marmot (Rodentia: Sciuridae) Mandible: Phylogeny and Patterns of Morphological Evolution. *Systematic Biology* 52(2): 186-205
- Cardini, A. y P. Tongiorgi. 2003. Yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) "in the shape space" (Rodentia, Sciuridae): sexual dimorphism, growth and allometry of the mandible. *Zoomorphology* 122: 11-23
- Cramer, M. J., M. R. Willing y C. Jones. 2001. *Trachops cirrhosus*. Mammalian Species No. 656
- De La Cueva, S.H., M. B. Fenton, M. B. C. Hickey y R. W. Blake. 1995. Energetic consequences of flight speeds of foraging red and hoary bats (*Lasiurus borealis* and *Lasiurus cinereus*; Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Experimental Biology* 198: 2245-2251

- Dietrich, H. von Staden. 2002. Comparison of organization, diversity, and structure of two Neotropical bat communities in Panama. Ph.D Dissertation. Fakultät für Biologie der Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
- Dumont, E. R. 1999. The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *J. Zool. Lond.* 248, 219–229.
- Emmons, L. H. 1996. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide. The University of Chicago Press, Chicago. U. S. 281pp
- Essner, R. L. Jr. y J. S. Scheibe. 2000. A comparison of scapular shape in flying squirrels using relative warp analysis (Rodentia: Sciuridae). Pages 213–228. En: *The Biology of Gliding Mammals* (R. Goldingay and J. S. Scheibe eds.). Filander Press, Germany. 287pp.
- Ferrer, A., D. Lewis y C. A. Lasso. 1998. Nota sobre depredación por *Trachops cirrhosus* Spix 1823 (Chiroptera, Phyllostomidae) en Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de la Salle*. Tomo LVIII, No. 149
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53: 555–569
- Fleming, T. H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 135–150
- Freeman, P. W. 1979. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *J. Mamm.* 60, 467–479.
- Gannon, M. R., M. R. Willing y J. Knox Jones Jr. 1989. *Sturnira lilium*. *Mammalian Species* No. 333
- Gardner, A. L. 1977. Feeding Habits. In: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part II. Baker, R.J., Jones, J.K.Jr. y Carter, D.C. (Edit). Special Publication of the Museum of Texas Tech University, Lubbock, p. 293–350
- Greenhall, A. M., G. Joermann y U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species* No. 202
- Greenhall, A. M., U. Schmidt y G. Joermann. 1984. *Diphylla ecaudata*. *Mammalian Species* No. 227
- Greenhall, A. M. y W. A. Schutt Jr. 1996. *Diaemus youngi*. *Mammalian Species* No. 533
- Harrison, D. L. 1975. *Macrophyllum macrophyllum*. *Mammalian Species* No. 62
- Hayssen V. y T. H. Kunz. 1996. Allometry of litter mass in bats: maternal size, wing morphology, and phylogeny. *Journal of Mammalogy* 77(2):476–490
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841–854
- Howell, D. J. y Burch. D. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.* 21:281–294
- Hughes, P. J. M. Rayner. 1993. The flight of pipistrelle bats *Pipistrellus pipistrellus* during pregnancy and lactation. *Journal of Zoology of London* 230: 541–555
- Hughes, P. J. M. Rayner y G. Jones. 1995. Ontogeny of true flight and other aspects of growth in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Journal of Zoology of London* 235: 291–318
- Kalko, E. K. V. y M. A. Condon. 1998. Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of flagelliferous cucurbits. *Functional Ecology* 12: 364–371

- Kalko, E. K. V., D. Friemel, C. O. Handley Jr. y H.-U. Schnitzler. 1999. Roosting and Foraging Behavior of Two Neotropical Gleaning Bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica* 32(2): 344-353
- LaVal, R. K. y B. Rodríguez-H. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Editorial INBio. San José, Costa Rica 320pp
- Lawlor, T. E. 1973. Aerodynamic characteristics of some Neotropical bats. *Journal of Mammalogy* 54: 71-78
- López-Gonzalez, C. 1998. *Micronycteris minuta*. Mammalian Species No. 583
- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52: 352-358
- Medellín, R. A., D. Navarro, W. B. Davis y V. J. Romero. 1983. Notes on the biology of *Micronycteris brachyotis* (Dobson) (Chiroptera), in southern Veracruz, México. *Brenesia* 21: 7-11
- Medellín, R. A., D. E. Wilson y D. Navarro. 1985. *Micronycteris brachyotis*. Mammalian Species No. 251
- Medellín, R. A. 1988. Prey of *Chrotopterus auritus*, with notes on feeding behavior. *Journal of Mammalogy* 69 (4): 841-844
- Medellín, R. A. 1989. *Chrotopterus auritus*. Mammalian Species No. 343
- Medellín, R. A. 1993 Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. In *Avances en el estudio Mamíferos de México publicaciones especiales* (ed. R. A. Medellín y G. Cevallos), pp. 333-354. México: Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*. 14 (6):1666-1675
- Meyer, C. M. Weinbeer y E. Kalko. 2005. Home Range and Spaxing Patterns of *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae) foraging over water. *Journal of Mammalogy*
- Mora, J. M. 2000. Los Mamíferos Silvestres de Costa Rica. EUNED. San José, Costa Rica. 240p
- Morrison, J. W. 1980. Flight speeds of some tropical forest bats. *American Middle Naturalist* 104: 189-192
- Navarro, D. y D. E. Wilson. 1982. *Vampyrum spectrum*. Mammalian Species No. 184
- Norberg, U. M. 1976. Aerodynamics, kinematics, and energetics of horizontal flapping flight in the long-eared bat *Plecotus auritus*. *Journal of Experimental Biology*, 65:179-212
- Norberg, U. M. 1981. Flight morphology, and the ecological niche in some birds and bats. *Symposia of the Zoological Society of London*, 48: 173-197
- Norberg, U. M. y M. V. Rayner. 1987. Ecological, Morphology and Flight in Bats (Mammalia; Chiroptera): Wing Adaptations, Flight Performance, Foraging Strategy and Ecolocatiion. *Phil. Trans. R. Soc. London*. 316: 335-427
- Norberg, U. M., T. H. Kunz, J. F. Steffensen, Winter, Y. y O. Von Helversen. 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding in the bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. *Journal of Experimental Biology* 182: 207-227

- Norberg, U. M., A. P. Brooke y W. J. Trehwella. 2000. Soaring and non-soaring bats of the family Pteropodidae (flying foxes, *Pteropus* spp.): Wing morphology and flight performance. *Journal of Experimental Biology* 203: 651-654
- Pine, R. H. 1972. The bats of the genus *Carollia*. Technical Monograph 8, September. The Texas Agricultural Experiment Station, 125p
- Reid, F. A. 1997. A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast México. Oxford University Press, New York, 334pp
- Rodríguez-H, B y D. E. Wilson. 1999. Lista y Distribución de las Especies de Murciélagos de Costa Rica. *Ocasional Papers in Conservation Biology* No. 5
- Rodríguez-H, B., F. A. Chinchilla y L. J. May. 2004. Lista de Especies, Endemismo y Conservación de los Mamíferos de Costa Rica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 6: 19-41.
- Rohlf, F. J. 2004. tpsDig. Thin Plate Spline Digitizer, version 1.40. Ecology and Evolution. State University of New York and Stony Brook, New York.
- Rohlf, F. J. 2004. tpsRelw. Relative Warps, version 1.39. Ecology and Evolution. State University of New York and Stony Brook, New York.
- Rohlf, F. J. 2004. tpsUtil. version 1.29. Ecology and Evolution. State University of New York and Stony Brook, New York.
- Rohlf, F. J. 2004. tpsSUPER. version 1.29. Ecology and Evolution. State University of New York and Stony Brook, New York.
- Ryan, M. J. y M. D. Tuttle. 1983. The ability of the frog-eating bat to discriminate among novel and potentially poisonous frog species using acoustic cues. *Animal Behavior* 31: 827-833
- Saunders, M. B. y R. M. R. Barclay. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. *Ecology* 73(4):1335-1345
- Sazima, M. 1978. Bat Pollination of the Passion Flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil. *Biotropica* 10(2):100-109
- Schnitzler, H.-U., A. Denzinger y E. K. V. Kalko. 1996. Foraging and Echolocation behavior of the frog-eating bat, *Trachops cirrhosus* when catching frogs and insects. *Bat. Res. News* 36: 107
- Schnitzler, H.-U. y E. K. V. Kalko. 1998. How echolocating bats search and find food. En: *Bat Biology and Conservation* (T. H. Kunz y P. A. Racey edits). Smithsonian Institution Press. Washington.
- Schulze, M. D., N. E. Seavy y D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the Phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forested fragments of Slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica* 32(1): 174-184
- Snow, J. L., J. Knox Jones Jr. y Wm. D. Webster. 1980. *Centurio senex*. *Mammalian Species* No. 138
- Spehn, S. E. 2005. Etho-ecology and sensory physiology of two gleaning bats *Tonatia saurophila* and *Micronycteris hirsuta* in Panama. Ph.D. Dissertation.
- STATSOFT, Inc. 2004. version 7.
- Stern, A. A., T. H. Kunz y S. S. Bhatt. 1997. Seasonal wing loading and the ontogeny of flight in *Phyllostomus hastatus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 78 (4): 1199-1209.

- Swartz, S. M., M. B. Bennett y D. R. Carrier. 1992. Wing bone stress in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight. *Nature* 359: 726-729
- Tamsitt, J. R. y D. Valdivieso. 1961. Notas sobre actividades nocturnas y estados de reproducción de algunos quirópteros de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 9: 219-225
- Tamsitt, J. R. y D. Nagorsen. 1982. *Anoura cultrata*. Mammalian Species No. 179
- Thies, W., E. K. V. Kalko y H-U. Schnitzler. 1998. The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* feeding on Piper. *Behavior Ecology and Sociobiology* 42: 397-409
- Timm, R., Wilson, D. E., Clauson, B. L., LaVal, R. K. y Vaughan, C. S. 1989 Mammals of La Salva-Branlio Carrillo Complex, Costa Rica. U.S. Dept. Int. Fish Wildl. Serv. 75, 1-161.
- Timm, R. M., R. K. LaVal, and B. Rodríguez-H. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia* 52:1-32
- Tschapka, M. 2003. Pollination of the understory palm *Calypstrogyne ghiesbreghtiana* by hovering and perching bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 281-288
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower visiting bats. *Journal of Zoological Society of London* 263: 7-21
- Walker, E.P. 1964. *Mammals of the World*. Johns Hopkins Press. Baltimore.
- Webb, P. I., J. A. Sedgely y C. F. O'Donnell. 1998. Wing shape in New Zealand lesser short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*). *Journal of Zoology of London* 246: 462-465
- Webster, Wm. D. y J. Knox Jones Jr. 1982a. *Artibeus aztecus*. Mammalian Species No. 177
- Webster, Wm. D. y J. Knox Jones Jr. 1982b. *Artibeus toltecus*. Mammalian Species No. 178
- Webster, Wm. D. y J. Knox Jones Jr. 1984. *Glossophaga leachii*. Mammalian Species No. 226
- Weinbeer, M., Meyer, C. y E. K.V. Kalko. En prensa. Activity pattern of the trawling phyllostomid bat, *Macrophyllum macrophyllum*, in Panamá. *Biotrópica*.
- Willing, M. R. y E. A. Sandlin. 1991. Gradients of Species Density and Species Turnover in New World Bats: A Comparison of Quadrat and Band Methodologies. En: *Latin American Mammology: History, Biodiversity and Conservation* (M. Mares y D. Schmidly edit). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma, E.U. 468pp
- Willis, K. B., M. R. Willig y J. Knox Jones Jr. 1990. *Vampyroides caraccioli*. Mammalian Species No. 359
- Winter, Y. y O. Von Helversen, U. M. Norberg, T. H. Kunz y J. F. Steffensen. 1993. Flight cost and economy of nectar-feeding in the bat *Glossophaga soricina*. En: *Plant Interactions in Tropical Environments*.

## ANEXOS

Anexo I. Sitio y elevación de captura de murciélagos Filostómidos de Junio del 2005 a Junio del 2006.

Sitio	Elevación (m.s.n.m.)
Reserva Biológica La Tirimbina, La Virgen, Sarapiquí, Heredia.	170
Finca Dr. Sassa, Jicotea, Turrialba, Cartago.	1550
Refugio de Vida Silvestre Golfito, Golfito, Corredores, Puntarenas.	100
Refugio de Vida Silvestre Playa Hermosa, Jaco, Puntarenas.	5
Parque Nacional Diríá, Santa Cruz, Guanacaste.	128
Reserva Biológica Cuericí, Cerro de la Muerte, Cartago.	2500
C.I.E.E. Monteverde. Monteverde, Puntarenas.	1700
Centro de Conservación Santa Ana, Santa Ana, San José.	1450
Cerros de Tempate, Santa Cruz, Guanacaste.	835
Reserva Leonel Oviedo, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro, San José.	1800
INBIO, Santo Domingo, Heredia.	1450
Parque Nacional Rincón de la Vieja, Guanacaste.	1850
Reserva Bosque del Tigre, Dos Brazos de Río Tigre, Puerto Jiménez, Puntarenas	230
Reserva Remanso, Puerto Jiménez, Puntarenas.	110
Isla Barro del Colorado, Canal de Panamá, Panamá.	44

Anexo II. Descripción de los Puntos de Análisis del ala de los murciélagos Filostómidos. (Los puntos del 1 al 12 corresponden a la mano alar y los puntos del 12 al 19 corresponden al brazo alar y al uropatagio).

1. Punto distal de la falange terminal del 3<sup>er</sup> dedo.
2. Punto proximal de la falange terminal del 3<sup>er</sup> dedo.
3. Punto distal del metacarpal del 3<sup>er</sup> dedo.
4. Punto distal del metacarpal del 2<sup>do</sup> dedo.
5. Punto de unión del punto distal del metacarpal del 1<sup>er</sup> dedo con el *dactylopatagium brevis*.
6. Punto central de la unión de los 5 dedos.
7. Punto distal del metacarpal del 4<sup>to</sup> dedo.
8. Punto proximal de la falange terminal del 4<sup>to</sup> dedo.
9. Punto distal de la falange terminal del 4<sup>to</sup> dedo.
10. Punto distal del metacarpal del 5<sup>to</sup> dedo.
11. Punto proximal de la falange terminal del 5<sup>to</sup> dedo.
12. Punto distal de la falange terminal del 5<sup>to</sup> dedo.
13. Punto central de la unión del radio-humero (proceso olecranon).
14. Punto de unión terminal del propatagium con el cuerpo (con el humero).
15. Punto de unión de punto proximal de la tibia y el *plagiopatagium*.
16. Punto de unión del punto distal de la tibia y el *plagiopatagium*.
17. Punto de unión del punto distal del calcár (calcaneum) y el *uropatagium*.
18. Punto distal del *uropatagium* con el cuerpo.
19. Punto proximal del *uropatagium* con el cuerpo.

