



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

**COMPARACIÓN DE LA MORFOMETRÍA ALAR  
DEL GÉNERO *Artibeus* y *Dermanura* (Chiroptera) EN  
RELACIÓN AL RECURSO ALIMENTO.**

**T E S I S**

Que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Ecología de Zonas Áridas )

P r e s e n t a

**Lilia Isabel López Pérez**

La Paz, Baja California Sur, junio de 2020.

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 16:44 horas del día 13 del Mes de Junio del 2020, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**“Comparación de la morfometría alar del género *Artibeus* y *Dermanura* (Chiroptera) en relación al recurso alimento”**

Presentada por el alumno:

**Lilia Isabel López Pérez**

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología en Zonas Áridas**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda  
Co-Director de Tesis

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Ignacio Leyva Valencia  
Co-Director de Tesis

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón  
Tutor

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos.

## **Conformación de Comité**

### **Comité Tutorial**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroestes, S.C

Co-Director de Tesis

Dr. Ignacio Leyva Valencia

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - IPN

Co-Director de Tesis

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroestes, S.C

Co-Tutor de Tesis

### **Comité Revisor de Tesis**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Dr. Ignacio Leyva Valencia

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

### **Jurado de Examen**

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Dr. Ignacio Leyva Valencia

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

### **Suplente**

Dra. Patricia Cortez Calva.

## Resumen

Los géneros *Artibeus* y *Dermanura* se encuentran dentro de la familia Phyllostomidae. Esta familia presenta una amplia variedad morfológica y hábitos alimenticios. Comprende especies hematófagas, frugívoras, polinívoras, carnívoras, insectívoras y nectarívoras, siendo la familia con mayor diversidad en requerimientos alimenticios. Los géneros *Artibeus* y *Dermanura* por su parte, están especializados en consumir frutos de diferentes especies de plantas. Las siete especies que se consideran dentro de estos géneros comparten esta característica de alimentación. Sin embargo, hacen uso del hábitat de diferente manera para poder obtener su alimento y así reducir la competencia entre miembros del mismo género y especies de otros géneros. Se conoce poco de cómo las especies que pertenecen a este gremio trófico hacen uso del espacio para poder alimentarse cuando el hábitat y recurso es el mismo. El objetivo de este trabajo fue evaluar las diferencias morfométricas en la forma de las alas de siete especies de los géneros *Artibeus* y *Dermanura* en relación al alimento que consumen. Se tomaron fotos de un total de 167 ejemplares colectados en 25 localidades distribuidas en la zona del Pacífico Mexicano y sureste de México. Se utilizaron herramientas de morfometría geométrica para evaluar las distintas formas de las alas de los individuos entre diferentes especies. Se determinó por medio de análisis de componentes principales las diferencias entre los individuos y aplicando análisis de variables canónicas para obtener las variaciones entre los grupos que forman las distintas especies. Las diferencias en las alas entre individuos de las mismas especies no presentaron gran variación. Infiriendo que entre individuos no existe una variación en la morfología del ala muy marcada que los diferencie, a pesar de encontrarse en diferentes latitudes. Sin embargo, si se observaron cambios en la forma de las alas entre los grupos de las especies analizadas, mostrando variaciones que les permiten compartir el mismo hábitat y hacer uso del mismo tipo de alimento repartiendo el recurso para minimizar la competencia entre las especies.

**Palabras clave:** morfometría geométrica, alas, recurso alimento, *Artibeus*, *Dermanura*.




---

Vo.Bo.

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Co-Director de tesis




---

Vo.Bo.

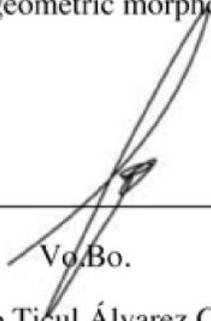
Dr. Ignacio Leyva Valencia

Co-Director de tesis

## Summary

The genera *Artibeus* and *Dermanura* are placed in the family Phyllostomidae. This family presents a broad morphological variability and eating habits. It includes haematophagous, frugivorous, polynivorous, carnivorous, insectivorous and nectarivorous species, being the family with the greatest diversity in nutritional requirements. The genera *Artibeus* and *Dermanura* in particular, specialize in consuming fruits from different plant species. The seven species placed in these genera share this feeding characteristic, however they use the habitat in a different way in order to obtain their food and thus reduce competition between members of the same genus and species of other genera. Little is known about the way that species belonging to this trophic guild use space to feed when the habitat and resource are the same. The objective of this work was to evaluate the morphometric differences in the shape of the wings of seven species of the genus *Artibeus* and *Dermanura* in relation to the food they consume. Photos were taken of a total of 167 specimens collected from 25 localities distributed in the Mexican Pacific area and southeastern Mexico. Geometric morphometry tools were used to assess the different wing shapes of individuals between different species. The differences between the individuals were determined using principal component analysis and canonical variable analysis to obtain the variations between the groups that make up the different species. The differences in the wings among individuals of the same species did not show great variation. This suggests that at the individual level there is not a marked variation in the morphology of the wing, which differentiates them despite being at different latitudes. However, changes were observed in the shape of the wings between the groups of species analyzed, showing variations that allow them to share the same habitat and make use of the same type of food, distributing the resource to minimize competition between the species.

Keywords: geometric morphometry, wings, food resource, *Artibeus*, *Dermanura*.



---

Vo.Bo.

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda  
Co-Director de tesis



---

Vo.Bo.

Dr. Ignacio Leyva Valencia  
Co-Director de tesis

## **Dedicatoria**

A mi madre por todo el apoyo brindado, a mi padre por siempre estar orgulloso de mí. Pero sobre todo por su gran amor.

A los grandes amores de mi vida, a mi esposo por toda la comprensión y amor.

A mi pequeño David por esperar pacientemente y por darme la fuerza para seguir mi camino.

## **Agradecimientos**

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR) por brindarme un espacio para estudiar un posgrado y ser mi casa de estudio.

Al (CONACYT) Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada No. 635761.

A mi comité tutorial: Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, Dr. Ignacio Leyva Valencia y a mi co-tutor el Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón por sus conocimientos, por el tiempo y la paciencia brindada para la realización de este proyecto.

A mi Director de Tesis Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda por sus valiosos consejos de vida y su paciencia en mi etapa de crecimiento como mamá.

A las personas que me acompañaron en mi trabajo de campo: Mayela, Ernesto, Abraham, Cintya. A quienes nos prestaron un espacio en sus casas para acampar y colegas que nos brindaron consejos y apoyaron en la toma de las muestras.

Al personal del Laboratorio de Mastozoología, a Mayra de La Paz por el apoyo con las bases de datos y a Izmene Gutiérrez por el apoyo en la logística para el trabajo de campo.

Al personal de Posgrado la Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro, Lic. Leticia González Rubio Rivera, Lic. Osvelia Ibarra Morales; por su atención y los apoyos otorgados. A Tania Núñez Valdez y Adriana Teresa Franzoni García por su amable apoyo y atención brindada para los trámites y dudas. Al Lic. Horacio Sandoval Gómez por su apoyo en la logística para las reuniones y apoyo para la instalación de programas.

A mis compañeros de Laboratorio de Mastozoología: Issac Camargo, Leticia Cab-Sulub, Ernesto Pérez por su apoyo, consejos y risas para seguir adelante en mi trabajo de tesis.

A mis compañeros y amigos de generación de maestría por acompañarme en este camino y que me brindaron la oportunidad de conocer a personas grandiosas.

A mi pequeña familia Chametlense que me ha acompañado estos años y me han brindado su amistad y apoyo.

Pero en especial:

A mi Madre por apoyarme en cada paso, creer mí, por brindarme todo su amor y comprensión, a mi Padre que desde el cielo me mira y motiva a seguir adelante.

A los grandes amores de mi vida; a mi amado esposo David, por acompañarme de la mano en este camino y mi pequeño Davidcito por darme la fuerza y el valor que se requiere para ser madre e investigadora a la vez; Te Amo.

## Contenido

<b>Resumen.....</b>	<b>i</b>
<b>Summary.....</b>	<b>ii</b>
<b>Dedicatoria.....</b>	<b>iii</b>
<b>Agradecimientos.....</b>	<b>iv</b>
<b>Contenido.....</b>	<b>vi</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>viii</b>
<b>Lista de tablas.....</b>	<b>ix</b>
<b>Glosario.....</b>	<b>x</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES.....</b>	<b>10</b>
<b>3. JUSTIFICACION.....</b>	<b>12</b>
<b>4. HIPOTESIS.....</b>	<b>13</b>
<b>5. OBJETIVOS.....</b>	<b>14</b>
5.1 Objetivo general.....	14
5.2 Objetivos particulares.....	14
<b>6. MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>15</b>
6.1 Área de estudio.....	15
6.2 Trabajo de campo.....	16
6.3 Análisis de morfometría geométrica.....	16
6.4 Análisis generalizado de Procrustes.....	18
6.5 Análisis estadístico.....	19
6.5.1 Variación de la forma intraespecífica.....	19
6.5.2 Variación en la forma entre grupos.....	20
<b>7. RESULTADOS.....</b>	<b>21</b>

7.1 Análisis de morfometría geométrica.....	21
7.1.1 Variación de la forma alar entre individuos de la misma especie.....	21
7.1.2 Análisis de la variación de la forma entre especies.....	29
<b>8. DISCUSIÓN.....</b>	<b>35</b>
<b>9. CONCLUSIONES.....</b>	<b>39</b>
<b>10. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>40</b>

## Lista de Figuras

<b>Figura 1.</b> -Descripción de la morfología del ala de murciélago, imagen tomada de “Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica”, (Díaz <i>et al.</i> , 2011).....	2
<b>Figura 2.</b> -Especies de murciélagos del género <i>Artibeus</i> . Imágenes tomadas de <a href="http://www.naturalista.mx">www.naturalista.mx</a> .....	4
<b>Figura 3.</b> -Mapa de distribución potencial del género <i>Artibeus</i> . Lado superior izquierdo distribución potencial por especies: a) <i>A. lituratus</i> , b) <i>A. jamaicensis</i> , c) <i>A. hirsutus</i> ; parte inferior derecha mapa de distribución potencial de todo el género. ....	5
<b>Figura 4.</b> -Especies de murciélagos del género <i>Dermanura</i> . a) <i>D. azteca</i> , b) <i>D. phaeotis</i> , c) <i>D. tolteca</i> , d) <i>D. watsoni</i> . Imágenes tomadas de <a href="http://www.naturalista.mx">www.naturalista.mx</a> .....	6
<b>Figura 5.</b> -Distribución potencial del género <i>Dermanura</i> . Lado superior derecho distribución por especies: a) <i>D. watsoni</i> , b) <i>D. tolteca</i> , c) <i>D. phaeotis</i> , d) <i>D. azteca</i> ; parte inferior izquierda distribución potencial del género.....	7
<b>Figura 6.</b> -Localidades de muestreo.....	15
<b>Figura 7.</b> -Imagen del ala donde se muestran las marcas de referencia utilizadas.....	18
<b>Figura 8.</b> -Variación en la forma del ala de todos los individuos en consenso. (a) Imagen muestra zonas del ala con mayor variación, (b) foto del ala donde se señala las zonas con alta variación.....	22
<b>Figura 9.</b> -Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie <i>Artibeus hirsutus</i> . ....	23
<b>Figura 10.</b> - a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie <i>Artibeus jamaicensis</i> . ....	24
<b>Figura 11.</b> - a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie <i>Artibeus lituratus</i> .....	25
<b>Figura 12.</b> - a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie <i>Dermanura phaeotis</i> .....	26
<b>Figura 13.</b> - a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie <i>Dermanura tolteca</i> .....	27
<b>Figura 14.</b> - a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie <i>Dermanura azteca</i> y <i>Dermanura</i> . ....	28
<b>Figura 15.</b> - a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2 en el que se muestra la conformación establecida para las especies: <i>A. hirsutus</i> , <i>A. jamaicensis</i> , <i>A. lituratus</i> ; <i>D. azteca</i> , <i>D. Phaeotis</i> , <i>D. watsoni</i> y <i>D. tolteca</i> , y (b) imagen que muestra las zonas con mayor variación en el ala.....	30
<b>Figura 16.</b> - Planos de ordenación de los ejes 1 y 3, en el círculo azul se muestra separada la especie <i>A. hirsutus</i> .....	31
<b>Figura 17.</b> - Planos de ordenación para los ejes 1 y 4, en el círculo azul muestra separada la especie <i>D. azteca</i> .....	32
<b>Figura 18.</b> - Planos de ordenación de los ejes 3 y 4, en el círculo azul muestra separadas a las especies <i>D. azteca</i> y <i>A. hirsutus</i> .....	33

**Lista de Tablas**

<b>Tabla I.</b> Listado de las especies usadas para el análisis morfométrico.....	17
<b>Tabla II.</b> Varianza explicada para los componentes principales 1 (CP1) y 2 (CP2).....	21
<b>Tabla III.-</b> Valores de significancia del estadístico MANOVA. Ejes estadísticamente significativos, valores de lambda ( $\lambda$ ), Chi cuadrada, grados de libertad y el valor de $p$ .....	29
<b>Tablas IV.</b> Análisis de asignación de grupos por el método Jackknifed de CVA para las comparaciones de las especies <i>Artibeus hirsutus</i> , <i>Artibeus jamaicensis</i> , <i>Artibeus lituratus</i> ; <i>Dermanura azteca</i> , <i>Dermanura Phaeotis</i> , <i>Dermanura watsoni</i> y <i>Dermanura tolteca</i> .....	34

## Glosario

**Marcas de referencia:** Son puntos anatómicos que no alteran su posición topológica en la anatomía del individuo, proveen una cobertura adecuada de la forma y pueden ser fácilmente ubicados y repetidamente entre un organismo y otro.

**IMP:** Integrated Morphometric Package. Por sus siglas en inglés, es un paquete que incluye una serie de programas y se pueden realizar varias operaciones, análisis estadísticos y despliegues gráficos de la variación y las deformaciones relativas.

**TPS:** Thin Plate spline. Función de placa delgada, es una función de interpolación que permite representar cambios entre una forma y otra como deformación continua.

**ACP:** Análisis de componentes principales. Es un método de ordenación que puede ser utilizado para examinar la variación de los datos.

**AVC:** Análisis de Variables Canónicas: Es un análisis multivariados que encuentra transformaciones lineales de los datos para maximizar la separación entre los grupos, que pueden ser por ejemplo, diferentes especies, grupos de edad, sexo o cualquier otra categoría establecida *a priori*.

**CoordGen:** Coordinate Generator, Es un programa que se emplea para generar las coordenadas de la forma de los especímenes utilizados.

**CVAGen:** Generador de Análisis de Variables Canónicas. Programa del paquete IMP que se utiliza para generar el análisis estadístico de variables canónicas que muestra la variación en la forma de las estructura entre grupos.

**PCA Gen:** Generador de Análisis de Componentes Principales. Programa del Paquete IMP que genera el análisis exploratorio para la evaluación de la variación entre individuos.

## 1. INTRODUCCIÓN

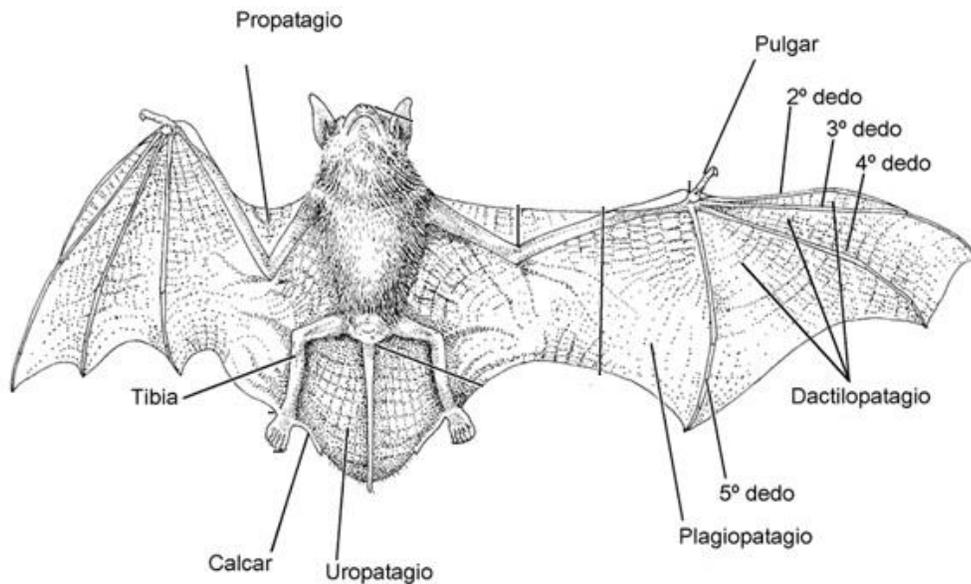
Dentro de los mamíferos, los únicos que presentan vuelo verdadero son los murciélagos, además de que poseen una gran variedad de hábitos alimenticios, también son los responsables de la polinización de cientos de plantas algunas de las cuales son dependientes completamente (Bolzan *et. al.*, 2015).

La familia Phyllostomidae utiliza la ecolocalización para ubicarse en el espacio y rastrear su alimento, es una de las familias más diversas del orden Chiroptera, con un poco más de 170 especies. Los Phyllostomidos han tenido una gran radiación adaptativa en términos ecológicos y morfológicos, por lo que han explotados casi todos los tipos de alimentación (Monteiro y Nogueira, 2011). En la familia Phyllostomidae hay especies con hábitos alimentarios específicos, como los que solamente consumen sangre (hematófagas), frutas (frugívoras), carne (carnívoras), polen y néctar, e incluso solamente la sabia de los árboles de ficus (Dumont, 1999). Debido a su gran variedad de estrategias alimenticias, los miembros de la familia Phyllostomidae tienen un importante papel ecológico. Por ejemplo los frugívoros ayudan a la dispersión de semillas, mientras que las que consumen polen llevan a cabo la polinización de una gran variedad de plantas (Trejo, 2013).

La familia Phyllostomidae tiene su origen en Norteamérica entre 31 a 25 millones de años (Teeling *et al.*, 2005), esta estimación se basa en un fósil del oligoceno temprano y se cree que partiendo de un ancestro común de hábitos insectívoros (Simmons, 2005). La gran diversificación y diversidad ecológica que lleva a una repartición de recursos es quizá el detonante de la riqueza de especies y de hábitos dentro de esta familia, derivando así en demandas funcionales que llevaron a la modificación de las estructuras como lo son el cráneo, la mandíbula y las alas (Aguirre *et al.*, 2003).

De las mejores adaptaciones que pudieron tener los murciélagos fue el desarrollo de la ecolocalización y desarrollo del vuelo, ambas adaptaciones son la clave para entender sus movimientos ecológicos. Las alas de los murciélagos tienen muchas similitudes con las alas de las aves y de los insectos, pero difiere de estos en distintos rasgos (Voigt *et al.*, 2017).

Las alas de los murciélagos tienen huesos que varían mucho en su densidad y proporción en minerales y vitaminas, con excepción del pulgar todas las falanges de los dedos del ala están alargados para que puedan sostener una extensa y fina membrana de piel, flexible y elástica, la cual se conoce como patagio y que le permite sostenerse en el aire. El patagio está formado por tejidos plagados de nervios, vasos sanguíneos y fibras musculares. Este se divide en propatagio (parte del ala que va del cuello hasta el primer dedo), dactilopatagio (membrana entre los dedos), plagiopatagio (membrana entre el último dedo y las patas) y uropatagio (membrana caudal o interfemorales), que une ambas patas entre sí, incluyendo la cola (Medellín, 2008) (Fig.1). Algunas especies de murciélagos presentan una reducción en su uropatagio o pueden carecer de él, en el caso de los murciélagos de los géneros *Artibeus* y *Dermanura* el uropatagio es reducido.



**Figura 1.-** Descripción de la morfología del ala de murciélago, imagen tomada de “Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica” (Díaz *et al.*, 2011).

Los huesos de los murciélagos son más flexibles comparados con los huesos de las aves, además poseen una gran cantidad de uniones entre los dedos y son controladas por una gran cantidad de músculos. El cartílago de los huesos carece de calcio y otros minerales, lo que les permite mayor torsión y la piel de las membranas del ala es muy elástica y permite que se pueda estirar más que lo habitual en la piel de otros mamíferos (Swartz y Middleton, 2008; Cheney *et al.*, 2014). Al ser sus alas más delgadas, pueden maniobrar de una manera más rápida y precisa; estas pueden llegar a dañarse con facilidad, pero su tejido se repone en poco tiempo, por lo que se pueden curar con rapidez. La superficie del ala esta provista de pequeños pelos táctiles, estos pelos hacen que las alas sean más sensibles y les permita detectar y recoger información para volar en los diferentes espacios y cambiar de dirección para volar con mayor eficacia (Sterbing y Moss, 2017).

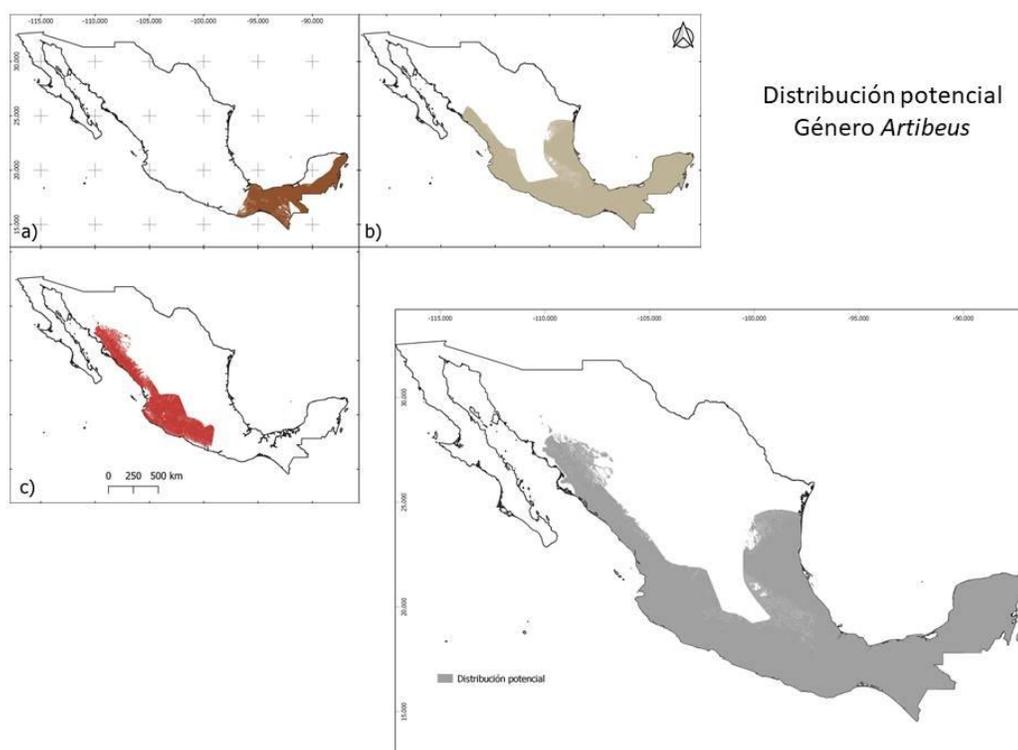
La diversificación dentro de la familia ha demostrado que diferentes especies con características similares utilizan recursos similares, pero pareciera que existen diferencias morfológicas que no pueden ser detectadas a simple vista y que pueden afectar el uso y consumo de los recursos. Es por ello que es necesario hacer análisis que permitan el estudio evolutivo de especies hermanas, con morfología y hábitos alimentarios similares. Tal es el caso de las relaciones que existen entre los murciélagos frugívoros de los géneros *Artibeus* y *Demanura*, donde las principales diferencias entre los géneros y las especies es el tamaño.

Los miembros del género *Artibeus* se caracterizan por ser murciélagos de tamaño mediano-grande, se especializan en comer frutos, en promedio miden de 10 a 13 cm de largo y pesan entre 50 a 85 g (Wilson y Reeder, 2005). Su pelaje va del color café a gris en la parte de arriba; la cara posee cuatro líneas blancas o difusas; carece de cola y su uropatagio es muy pequeño. Su nariz tiene una pequeña y aguda hoja que es usada para la ecolocalización (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015) (Fig. 2).



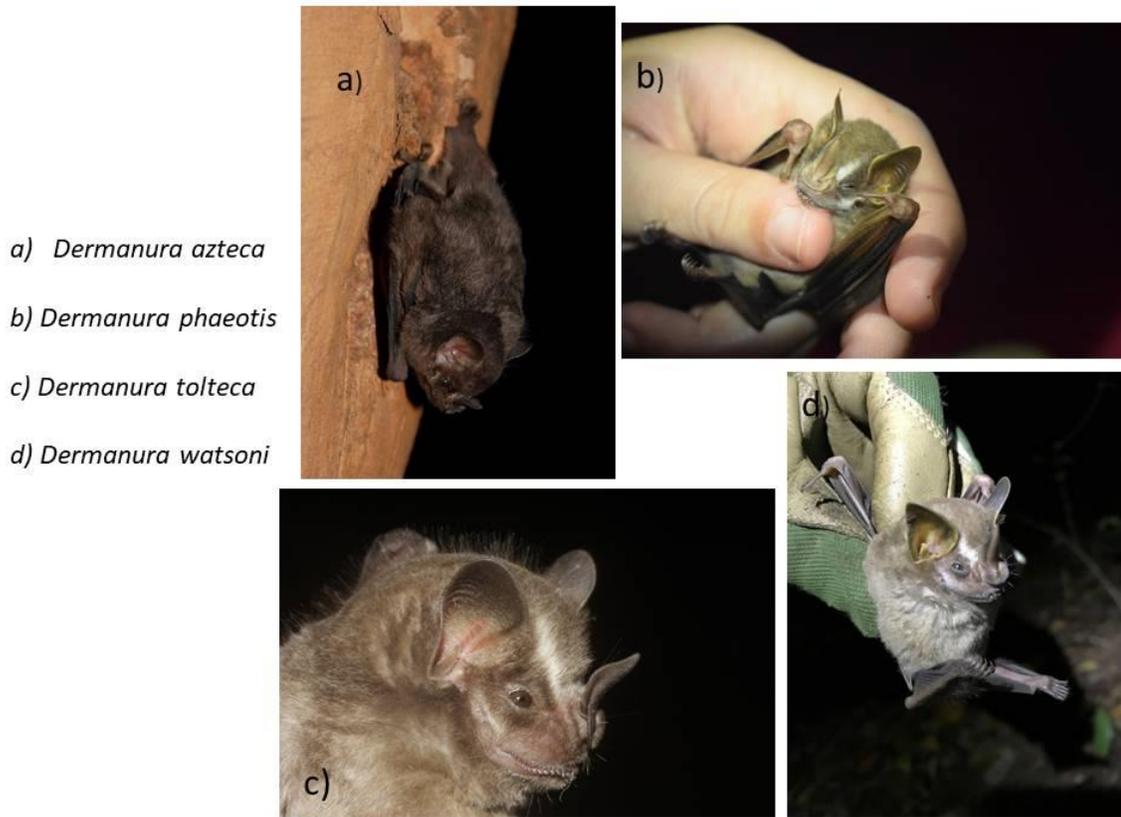
**Figura 2.-** Especies de murciélagos del género *Artibeus*. Imagen de [www.naturalista.mx](http://www.naturalista.mx).

Se distribuye desde el norte de México y las Bahamas hasta el norte de Argentina. En México se puede encontrar en casi todo el territorio y vive en diferentes hábitats, desde selvas, bosques y pastizales (Fig. 3).



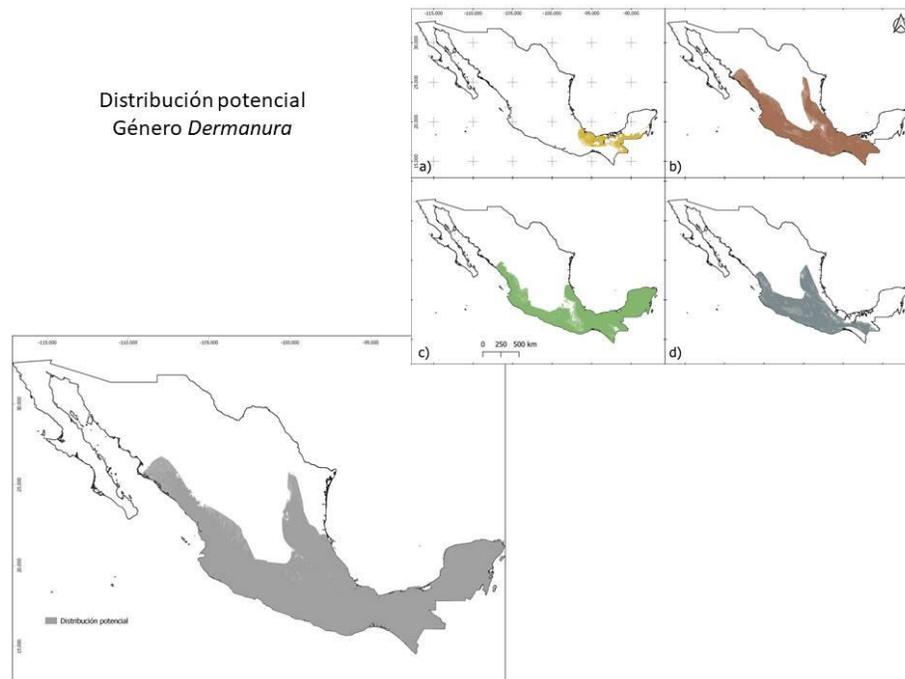
**Figura 3.-** Mapa de distribución potencial del género *Artibeus*. Lado superior izquierdo distribución potencial por especies: a) *A. lituratus*, b) *A. jamaicensis*, c) *A. hirsutus*; parte inferior derecha mapa de distribución potencial de todo el género.

El género *Dermanura* por su parte se caracteriza por ser murciélagos de tamaño pequeño en promedio miden 6 cm y pesan entre 14 a 20 g (Lozano-Cavazos, 2010). Su pelaje dorsal va del pardo grisáceo a negruzco, con líneas faciales bien marcadas, uropatagio poco desarrollado en forma de “U”, cola ausente. Orejas y hoja nasal pequeñas (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015) (Fig. 4).



**Figura 4.-** Especies de murciélagos del género *Dermanura*. a) *D. azteca*, b) *D. phaeotis*, c) *D. tolteca*, d) *D. watsoni*. Imágenes tomadas de [www.naturalista.mx](http://www.naturalista.mx).

Su distribución va desde México hasta Panamá; en México su distribución se extiende desde Sinaloa hasta Chiapas por la parte del Pacífico y desde Veracruz hasta la península Yucatán en el Golfo de México. Los hábitats en los que puede encontrarse van desde bosques templados, selvas bajas y selvas altas perennifolias (Fig. 5).



**Figura 5.-** Distribución potencial del género *Dermanura*. Lado superior derecho distribución por especies: a) *D. watsoni*, b) *D. tolteca*, c) *D. phaeotis*, d) *D. azteca*; parte inferior izquierda distribución potencial del género.

El entender una estructura tan importante como son las alas en las especies voladoras explica los procesos evolutivos y de uso de los recursos, siendo las especies de murciélagos de los géneros *Artibeus* y *Dermanura* un buen ejemplo de estudio, para poner en práctica herramientas de análisis morfométricos y con ello tratar de entender la gran diversidad que presenta los géneros de la familia Phyllostomidae en sus hábitos de alimentación tan diferentes (Hedrick y Dumont, 2018).

La diversidad de tipos de alimentación se ve reflejada en la morfología de las especies dando a cada una diferentes formas en los cráneos y mandíbulas que están especializadas para cada tipo de alimento, por lo tanto se esperaría que para cada grupo las formas de las alas estén también especializadas para adquirir su alimento.

Se conoce que de acuerdo a la teoría de la aerodinámica del vuelo, surge la hipótesis que la morfología del ala, puede determinar la velocidad de vuelo, así como la posible carga que

pueden sustentar y esto prolongarse al hábitat donde un murciélago puede obtener su alimento. Por ejemplo, alas largas y puntiagudas permiten un vuelo más rápido y ágil en espacios abiertos, mientras que alas cortas y anchas están mejor adaptadas para un vuelo lento y maniobrable en ambientes con abundantes obstáculos, como es el caso del sotobosque (Olaya-Rodríguez, 2009). La morfología alar debe estar determinada por una combinación de factores tales como la selección del hábitat y la obtención del alimento. Los murciélagos insectívoros requieren un alto grado de maniobrabilidad, los nectarívoros necesitan un vuelo estacionario, mientras que los carnívoros y frugívoros necesitan poder transportar cargas. Así cada una de estas conductas imponen distintos requerimientos sobre la mecánica y forma alar (Canals *et al.*, 2001).

Conocer la influencia que tienen la forma de las alas para la obtención del alimento nos dará un panorama más cercano de cómo las especies, con base en la morfología del ala, pueden explotar recursos y distintos estratos de la vegetación. Estas variaciones morfológicas podrían ayudar a establecer si existe algún patrón que permita la distribución de los recursos dentro de miembros que comparten el mismo hábito alimenticio.

Estudios realizados con morfometría geométrica han mostrado ser muy eficientes en comparación con los tradicionales análisis de morfología, para distinguir diferentes especies y variaciones en las estructuras (Schmieder *et al.*, 2016; Monteiro y Nogueira, 2011).

La morfometría geométrica es utilizada para el análisis de especies en su conjunto o de diferentes áreas (Bookstein, 1999; Adams *et al.*, 2004), adaptaciones al ambiente, diferencias en gradientes latitudinales, diferenciación de especies (Evin *et al.*, 2011; Marchán-Rivadeneira *et al.*, 2012). Las diferencias de forma dan pauta para poder dividir roles ecológicos dentro de un gremio (Zelditch *et al.*, 2004). Esto debido a que son una herramienta para separar el tamaño de la forma (Bookstein, 1999).

Al eliminar localización, escala y rotación de las partes queda solamente la información geométrica para las comparaciones (Zelditch *et al.*, 2004), siendo el método más comúnmente aplicado el de morfometría geométrica (Catalano *et al.*, 2010). Las “marcas de referencia” forman una estructura geométrica que por medio de la superposición alinean dos configuraciones para eliminar la localización, rotación y talla, por lo que se puede evaluar la posición relativa de cada marca de manera individual (Adams *et al.*, 2004; Catalano *et al.*, 2010). El método se basa en la colocación de “marcas” sobre posiciones anatómicas específicas en los diferentes ejemplares (Zelditch *et al.*, 2004).

Lo que la metodología determina es la disparidad en la morfometría, que es el grado de diferenciación morfológica (Rodrigues *et al.*, 2011) y es una medida de la divergencia y variación organismos (Goswami y Polly, 2010). La disparidad total se define como la suma de los Procrustes para todos los especímenes (Goswami y Polly, 2010). Esto permite determinar y comparar el nivel de la variación entre los organismos de una manera estandarizada por medios estadísticos. Lo que se puede determinar con distancias Procrustes entre cada individuo y el promedio (Goswami y Polly, 2010).

## 2. ANTECEDENTES

La morfología externa de las alas ha sido usada en algunas especies de murciélagos para establecer las diferencias entre la morfología tradicional contra morfometría geométrica. La morfometría geométrica es usada para analizar la variación de las formas de las alas y discriminar especies y poblaciones (Schmieder *et al.*, 2016). Las mayores diferencias entre las especies radicaban en la medida en que el ala alcanzaba la dirección de la cabeza. Esta fuerte tendencia en la variación de forma interespecífica está asociada con el tamaño, que interpretaron como un patrón de alometría evolutiva (Schmieder *et al.*, 2016).

La velocidad y la agilidad para maniobrar de los murciélagos tienen una influencia directa en la morfología del ala. Esta característica está ligada al lugar donde los murciélagos buscan su alimento. Usando el aspecto de la forma del ala y la carga alar de 51 especies diferentes de murciélagos neotropicales de la Amazonia, se caracterizó la forma del ala. Se encontró una gran variabilidad en la forma del ala, los murciélagos frugívoros presentaron una variabilidad intermedia, lo que indica flexibilidad en uso del espacio y de los recursos. Esto indicaría como hacen la repartición de los recursos para que puedan coexistir varias especies en un mismo hábitat (Marinello y Bernard, 2014).

La repartición del recurso de cuatro especies de murciélagos mormópidos de Cuba, sugiere que está influenciada por la variación en la forma de sus alas. Usan diferentes estrategias de forrajeo y diferentes microhábitats cuando estas se encuentran de manera simpátrica. Sus alas están adaptadas para maniobrar de forma lenta y forrajear en lugares con vegetación cerrada (Mancina *et al.*, 2012).

Emrich *et al.* (2014), con el fin de explicar la división de recursos entre seis especies de murciélagos insectívoros en Jamaica, comparó la morfología alar, el uso de hábitat, las estrategias de alimentación y el desarrollo de ecolocalización. Encontrando diferencias en los patrones de alimentación entre especies que utilizan ecolocalización de alta intensidad, las especies que usan ecolocalización de alta intensidad de señales más largas y de banda más estrecha y las especies que usan ecolocalización de banda ancha de baja intensidad.

En contraparte para especies que presentan características similares en cuanto a tamaño y envergadura de las alas, se evaluaron los patrones de vuelo de dos especies diferentes, coincidiendo con las estrategias de forrajeo y selección del hábitat para obtener su alimento (Canals *et al.*, 2001).

Se realizó con morfología alar un estudio basado en los comportamientos de forrajeo de *Ectophylla alba* en Costa Rica, como modelo para conocer como la forma del ala se puede relacionar con el comportamiento de forrajeo y como está estrechamente ligado a los frutos de los que se alimenta asociado a una dieta tan estricta que ha evolucionado para optimizar sus estrategias de alimentación (Villalobos-Chaves *et al.*, 2017).

El uso y la repartición de los recursos dentro de un mismo hábitat, no solo puede ser observada entre especies si no también dentro de los individuos que pertenecen a la misma especie. Tal es el caso de los individuos de la especie *Pteronotus mesoamericanus*, en la cual la morfología del ala puede predecir la manera en que minimizan la competencia y hacen una repartición del recurso. Se reportó que para individuos que mostraron alas puntiagudas tenían una mayor especialización de sus presas y la alas con puntas redondeadas de proporcionaba mayor flexibilidad para tener obtener diferentes tipos de presas (Magalhães de Oliveira *et al.*, 2020).

La comparación morfoespacio del vuelo, con base en las alas de vertebrados voladores mostro características particulares en las extremidades para cada grupo, con el supuesto que para los murciélagos las extremidades anteriores presentan mayor variación que las extremidades posteriores debido a que las anteriores son utilizadas para el vuelo y las posteriores no participan como tal pero si brindan estabilidad, aunque comparados con las aves estas presentaron mayor variabilidad pues ambas extremidades son usadas para el vuelo activo.(Rodrigues *et al.*, 2011).

### **3. JUSTIFICACIÓN**

Los estudios enfocados a morfometría geométrica alar en referencia al recurso alimento, pueden ayudar a entender el uso del microhábitat de las especies, así como sus relaciones evolutivas, el uso diferencial de los recursos y las relaciones entre las especies dentro de un mismo gremio.

El estudio tiene importancia científica desde el punto de vista ecológico, debido a que trata de conocer acerca de la variación de la morfología asociada al uso de los recursos y, la repartición de los mismos dentro de un gremio. El presente trabajo pretende proveer conocimiento respecto a estas especies debido a que nos ofrecen una gran variedad de servicios ecosistémicos.

#### **4. HIPÓTESIS**

Dado que se ha demostrado que el recurso alimento juega un importante rol en la morfología de cráneo, mandíbula y el comportamiento de ecolocalización, se espera que dentro de especies morfológicamente similares las diferencias en la forma de las alas sea determinante en el uso de microhábitats diferentes.

## 5. OBJETIVOS

### 5.1 Objetivo general

Comparar las diferencias en la morfología alar de las siete especies de morfología similar pero tamaño diferentes de los géneros *Artibeus* y *Dermanura*.

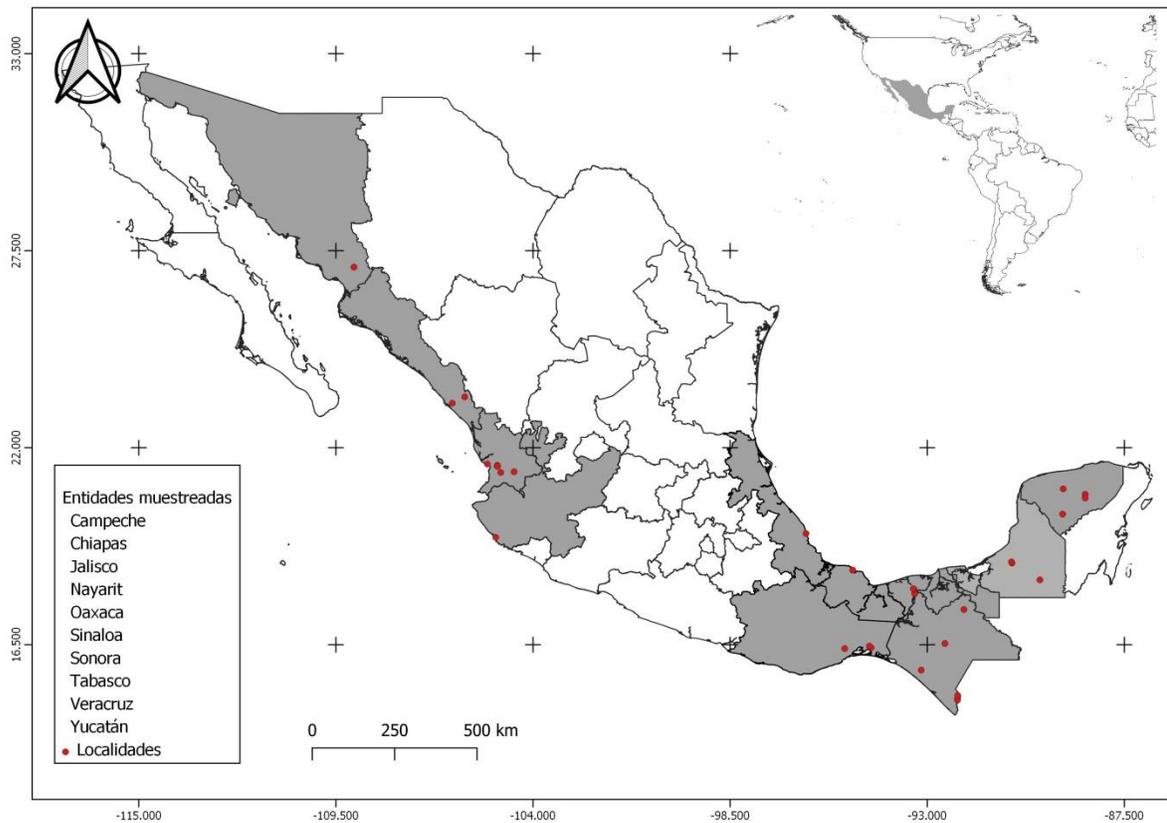
### 5.2 Objetivos particulares

- 1.- Describir la forma de las alas de las siete especies de los géneros *Artibeus* y *Dermanura*.
- 2.- Evaluar las diferencias intraespecie en la morfología alar de las siete especies de los géneros *Artibeus* y *Dermanura*.
- 3.-Evaluar las diferencias entre las siete especies de los géneros *Artibeus* y *Dermanura*.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Área de estudio.

Para la obtención de los datos utilizados en el presente estudio, se realizó trabajo de campo con una duración de 4.5 meses de julio a octubre del 2015, en los que se capturaron individuos de distintas especies de murciélagos y se les tomaron fotografías de las alas. El estudio se realizó en la zona de la costa del Pacífico, parte del Golfo y sureste de México, realizando los muestreos en los estados de Campeche, Chiapas, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Veracruz, Yucatán, y (Fig. 6).



**Figura 6.-** Localidades de muestreo.

## 6.2 Trabajo de campo.

En cada sitio se realizaron al menos tres muestreos nocturnos y se colocaron redes de niebla para la captura de los individuos, posteriormente se colocaron sobre una hoja milimétrica y se le tomo una foto tratando que esta fuera lo más clara posible. Las alas de los murciélagos se estiraron de la forma más natural posible, evitando estirar de más para causar deformación que provocara un sesgo en la digitalización de la imagen. Todas las fotos que se tomaron a la misma distancia y ángulo, las fotografías se obtuvieron con una cámara Canon EOS Rebel, colocando una escala de 1 cm, que serviría como referencia para evitar variaciones por la diferencia del tamaño del ala de cada individuo.

Se generó una base de datos en la cual se indica la especie, el tipo de hábitat donde se encontró y el tipo de alimento que consumía el individuo. Para las especies que no se pudieron identificar en campo, fue necesaria una revisión más detallada en el laboratorio.

## 6.3 Análisis de morfometría geométrica.

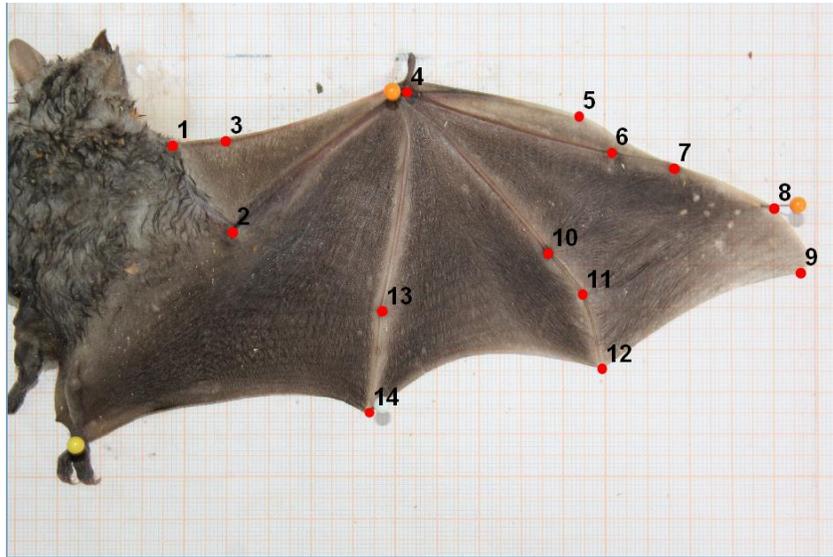
La morfometría geométrica se utilizó para determinar la variación en la forma de las alas de siete especies de los géneros *Artibeus* y *Dermanura*. Además para evaluar la variación en la forma de las alas entre los individuos de la misma especie. El número de fotografías por especie fue para *D. azteca* = 2, *A. hirsutus* = 7, *A. jamaicensis* = 69, *A. lituratus* = 60, *D. phaeotis* = 8, *D. tolteca* = 19 y *D. watsoni* = 2 (Tabla I).

El registro de la forma fue realizado con los programas TPSutil ver. 1.44 (Rohlf, 2009) y TPSdig ver. 2.12 (Rohlf, 2008) que se utilizaron para registrar las coordenadas  $x$ ,  $y$  de las fotografías. En cada fotografía se posicionaron puntos anatómicos de referencia (marcas), con la finalidad de evaluar la variación en la forma con base en su ubicación sobre puntos clave del ala y de importancia evolutiva. Esto permitirá la descripción del ala. Las marcas de referencia son puntos anatómicos que no alteran su posición topológica en la anatomía del individuo, proveen una cobertura adecuada de la forma y pueden ser fácilmente ubicados y repetidamente entre un organismo y otro.

**Tabla I.** Listado de las especies usadas para el análisis morfométrico.

<b>Especie</b>	<b>Hábitat</b>	<b>Alimentación</b>
<i>Artibeus hirsutus</i>	Selva baja caducifolia, cerca de arroyos y estanques.	Frutos de mango e higo.
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Selva baja caducifolia y selva alta perennifolia.	Fruto de mango, higo y papaya.
<i>Artibeus lituratus</i>	Selva baja caducifolia y selva alta perennifolia.	Frutos de higo.
<i>Dermanura azteca</i>	Selva baja caducifolia y bosques templados.	Fruto de Tecojote, conos de <i>Cupresus</i> y <i>Juniperus</i> .
<i>Dermanura phaeotis</i>	Selva baja caducifolia y selva alta perennifolia.	Frutos de higo.
<i>Dermanura tolteca</i>	Selva baja caducifolia y selva alta perennifolia.	Frutos de <i>Cecropia</i> , higo, <i>Conostegia volcanalis</i> .
<i>Dermanura watsoni</i>	Selva alta perennifolia y bosques templados.	Frutos de higo, <i>Cecropia</i> .

En total se registraron 14 marcas (Fig.7) que se describen a continuación: 1) unión del patagio con el hombro, 2) el codo, 3) altura del propatagio, 4) dedo pulgar, 5) falange del segundo, 6) primer falange del tercer dedo, 7) segunda falange del tercer dedo, 8) tercer falange del tercer dedo, 9) cuarta falange del tercer dedo, 10) primer falange del cuarto dedo, 11) segunda falange del cuarto dedo, 12)tercer falange del cuarto dedo, 13) primer falange del quinto dedo y 14) segunda falange del quinto dedo.



**Figura 7.-** Imagen del ala donde se muestran las marcas de referencia utilizadas.

#### 6.4 Análisis generalizado de Procrustes

El análisis generalizado de las coordenadas geométricas obtenidas, se realizó en el paquete de Integrated Morphometrics Package (IMP) versión 8 (Rohlf y Sheets, 2004). Se realizó una superimposición de datos con la matriz de configuraciones geométricas utilizando CoordGen ver. 8 (Sheets, 2014), extrayendo una matriz con variables de conformación Partial warps y el tamaño centroide en el programas del IMP. Esta metodología se aplicó con el fin de eliminar los efectos de tamaño, posición y escala (Klingenberg, 2002; Ospina Garcés, 2010).

Las distancias Procrustes determinan la variación individual con base en las marcas de cada configuración con respecto a la configuración promedio del espacio multivariado. La variación entre los individuos se puede visualizar en la red de deformación con respecto a la configuración consenso, utilizando el algoritmo de deformación de “placas delgadas” TPS, por sus siglas en inglés (Ospina Garcés, 2010). El tamaño del centroide es una medida de tamaño, que se correlaciona con la forma, pero se considera matemáticamente

independiente de ella (Zelditch *et al.*, 2004), lo que se utiliza para poder analizar las relaciones entre forma y el tamaño.

Los análisis de coordenadas de Procrustes se utilizaron para la exploración de los datos y para realizar análisis multivariados, con ellos se describen variación entre los individuos y diferencias entre grupos. Se realizaron análisis de componentes principales (ACP) y análisis de variables canónicas (AVC) para los datos.

## **6.5 Análisis estadístico.**

### **6.5.1 Variación de la forma intraespecífica.**

Para evaluar la variación de la forma del ala entre los individuos de la misma especie se aplicó un análisis de componentes principales en el programa PCAGen ver. 8 (Sheets, 2014). El análisis de componentes principales se utiliza para la exploración de los datos, cuando se tiene un número  $n$  de variables de las cuales se quiere extraer información. Una de las aplicaciones del ACP es la reducción de la dimensionalidad (variables), sin perder tanta información (varianza), cuando se tiene una gran cantidad de variables posiblemente correlacionadas, ACP permite una reducción de estas variables, transformándolas en componentes principales que explican gran cantidad de la variabilidad de los datos. Cada componente es la combinación de las variables originales. La mayor cantidad de información se ve reflejada en el primer componente (Abdi y Williams, 2010).

En análisis de morfometría geométrica, ACP es una herramienta para simplificar las descripciones de variación entre individuos, también crea un nuevo grupo de variables que son la combinación de las variables originales y que son independientes unas de otras, además de una serie de valores para los individuos que pueden ser observados en una gráfica y usarlo para visualizar patrones (Zelditch *et al.*, 2004). Para determinar que componentes son significativamente distintos uno de otro se utiliza un valor de significancia mayor al 5 %, empezando por el componente principal más alto hasta llegar a los componentes que no son diferentes al 5% usando el estadístico  $\chi^2$ .

### 6.5.2 Variación en la forma entre grupos

Para evaluar las diferencias en forma entre grupos se realizó un análisis de variables canónicas (AVC) con el programa CVAGen ver 8 (Sheets, 2014). El propósito de AVC es simplificar las diferencias entre grupos de datos, construye un nuevo grupo de coordenadas y determina el valor de los ejes para cada individuo. Además, las variables canónicas son combinaciones de las variables originales, pero estas se forzan para que sean ortogonales. También hace un re-escalamiento de los ejes usando los patrones de variación dentro del grupo para escalar los ejes del nuevo sistema de coordenadas. Con el nuevo re-escalamiento el resultado, la variable canónica (CV) 1 es la dirección en la que los grupos son más efectivamente discriminados.

Los resultados de un CVA describen las diferencias entre los grupos, y la dirección en la que la media de cada grupo es diferente no necesariamente la dirección en la que individuos presentan diferencias, CVA busca los ejes que optimizan de mejor manera las diferencias entre los grupos en relación con la variación dentro del grupo, y en general, los ejes tendrán diferentes direcciones de aquellos que maximizan las diferencias entre grupos (Zelditch *et al.*, 2004). Así mismo, en CVAGen se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) que determina cuantos ejes distintos existen en los datos y analiza las variables canónicas que serán visualizadas en los planos de ordenación. Asigna a cada uno de los individuos en grupos establecidos *a priori*, los grupos se mostraron en los planos de ordenación de las variables canónicas.

Además, se utilizó el Método de JackKnife el cual asigna mediante una validación a los individuos en grupos *a posteriori*, colocándoles porcentajes de asignación. También se emplearon gradillas de deformación las cuales muestran los cambios más significativos en la forma de las alas de los grupos.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Análisis de morfometría geométrica

#### 7.1.1 Variación de la forma alar entre individuos de la misma especie.

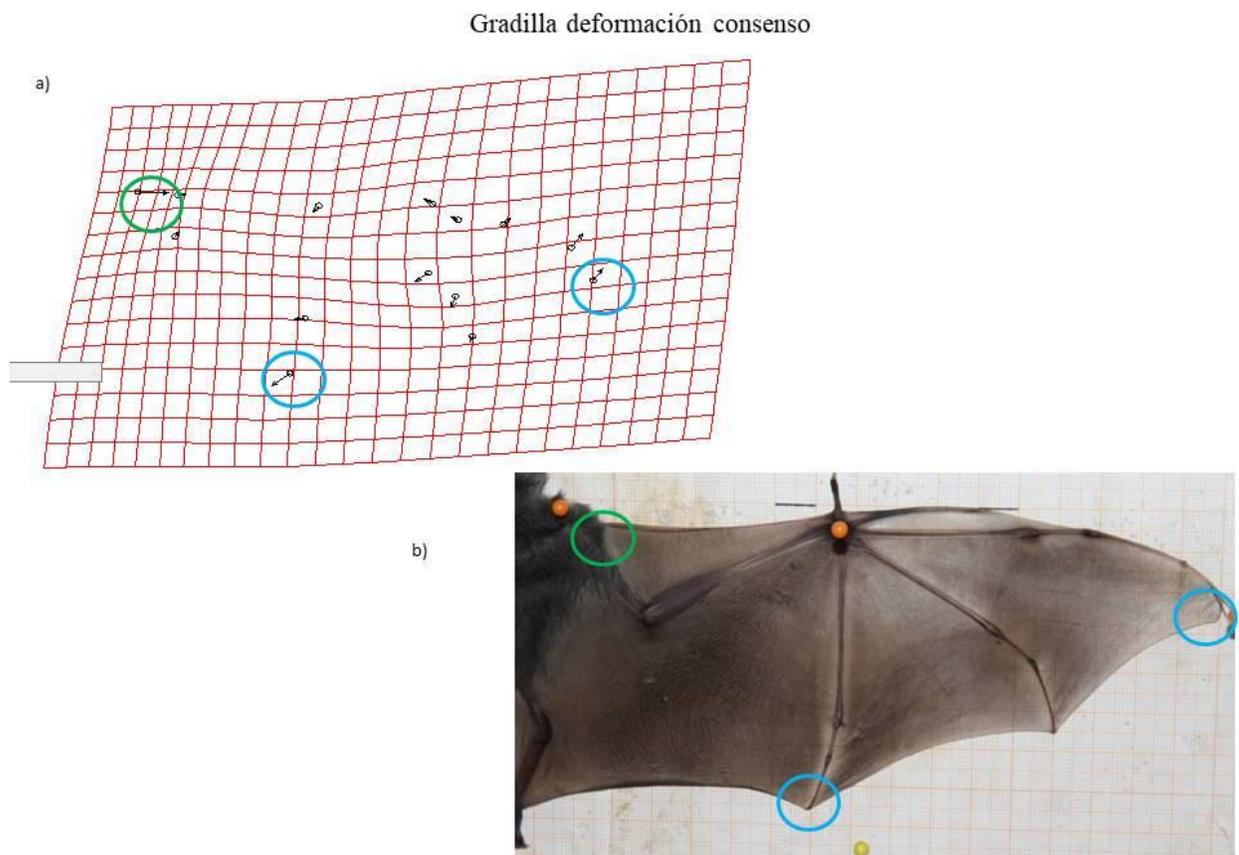
El ACP aplicado a los individuos de cada especie (Tabla II), muestra que, la mayor variación es observada en el componente principal 1 (CP1), debido a que distribuye a los individuos de cada especie dentro del espacio multivariado. Las especies con menor variación intraespecífica fueron *Dermanura tolteca* y *Artibeus jamaicensis*, mientras que *D. phaeotis*, *A. hirsutus* y *A. lituratus* mostraron una mayor variación entre individuos. Las especies *D. azteca* y *D. watsoni* presentaron pocos ejemplares, por lo tanto la variación no fue representativa en este análisis, pero si fueron utilizadas para el análisis de variables canónicas (CVA) y el análisis multivariado de la varianza (MANOVA).

La varianza total explicada por los primeros dos componentes principales para los individuos de la especie *A. hirsutus* fue de 80%, para *A. jamaicensis* 52%, *A. lituratus* 61%, *D. phaeotis* 77% y *D. tolteca* 50%, mostrando que en los dos primeros ejes se concentra la mayor información sobre la variación en la forma de las alas de los individuos para cada especie (Tabla II).

**Tabla II.** Varianza explicada para los componentes principales 1 (CP1) y 2 (CP2).

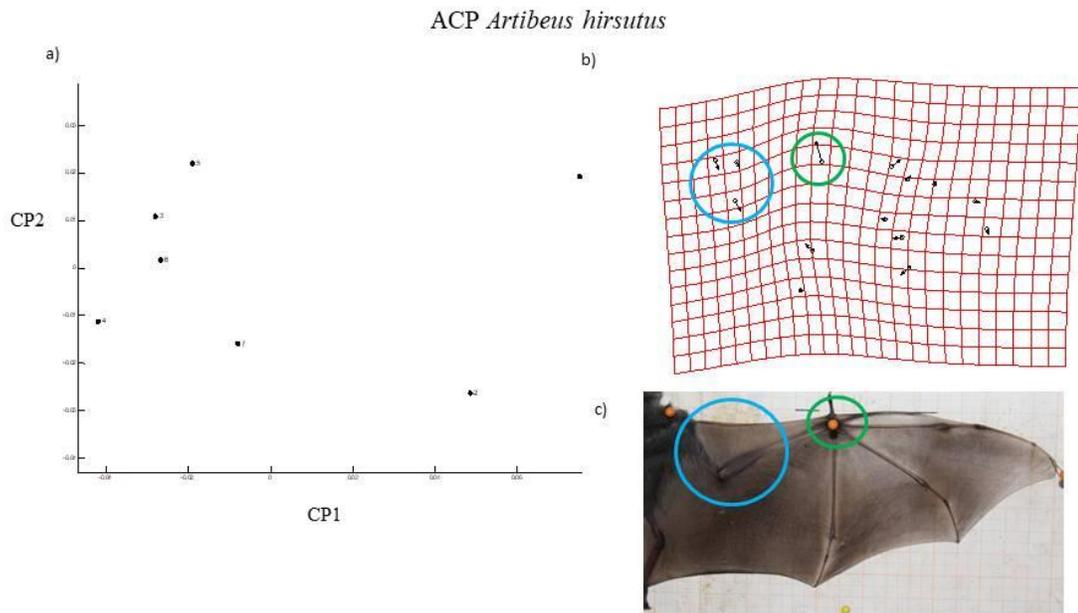
<b>Especie</b>	<b>% CP1</b>	<b>%CP2</b>	<b>% Acumulada</b>
<i>Artibeus hirsutus</i>	61.38	19.24	80
<i>Artibeus jamaicensis</i>	31.38	21.74	52
<i>Artibeus lituratus</i>	50.40	11.19	61
<i>Dermanura phaeotis</i>	68.74	9.69	77
<i>Dermanura tolteca</i>	31.53	19.76	50

Los planos de ordenación para los individuos de las diferentes especies están distribuidos de diferente manera en el espacio multivariado, observándose diferencias en la forma del ala entre las especies. Para todos los individuos de las especies en consenso (Figura 8), de forma general la mayor variación se presenta en la marca 1, la cual corresponde al área del hombro, otra área que presentó alta variación incluyen las marcas 9 y 14, que corresponden a las falanges del tercer y quinto dedo, respectivamente.



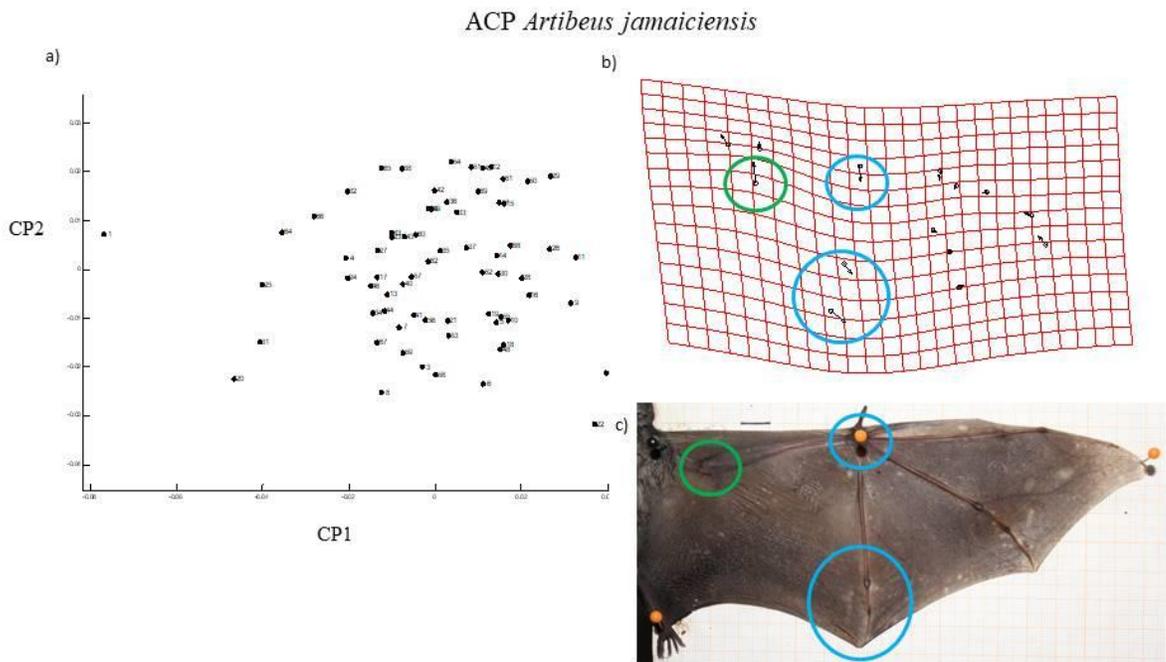
**Figura 8.** Variación en la forma del ala de todos los individuos en consenso. (a) Imagen muestra zonas del ala con mayor variación, (b) foto del ala donde se señala las zonas con alta variación.

La conformación del espacio multivariado para cada especie diferente muestra en el caso de *A. hirsutus* que los individuos se agrupan en dos zonas, mostrando mayor variación en el CP1, mismo que hace referencia a la variación en la forma de las alas, dando como resultado que existe variación entre la forma de las alas de los individuos de esta especie. La mayor variación en la forma de las alas se presenta en la marca 4 (Fig. 9), que corresponde al dedo pulgar, otra zona con variación relevante incluye a las marcas 1, 2, y 3, que corresponden al área del propatagio.



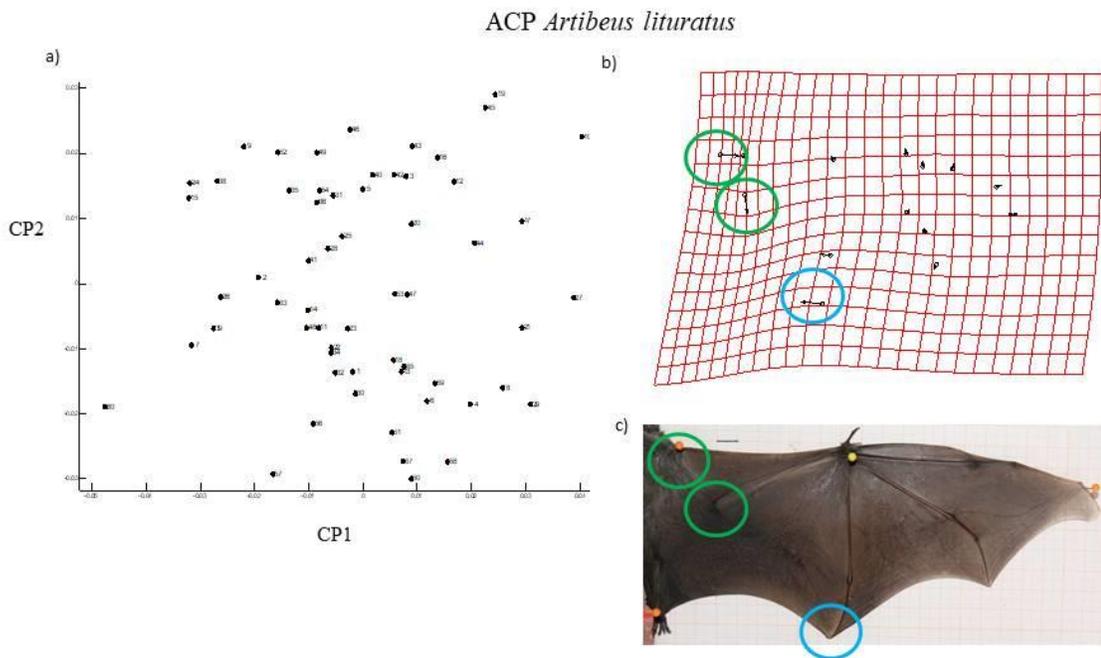
**Figura 9.-** a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas de mayor variación y c) imagen del ala; para la especie *Artibeus hirsutus*.

Para *A. jamaicensis* los individuos muestran un patrón de agrupamiento que los coloca en un gran grupo al centro del espacio multivariado, indicando que la variación en la forma de las alas entre los especímenes es poca, la marca que presentó mayor diferencia fue la 2, la cual corresponde al área del propatagio, otras de las marcas que presentaron diferencias fueron la 4, 13 y 14, las cuales corresponden al pulgar y a las falanges del quinto dedo respectivamente (Fig. 10).



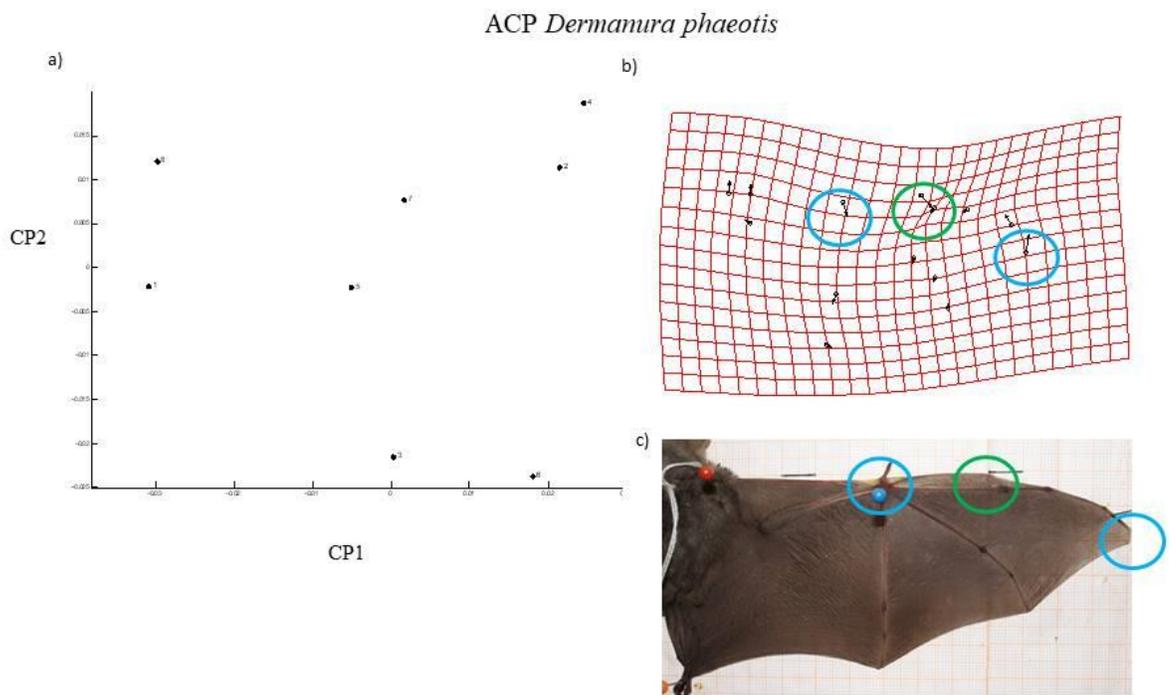
**Figura 10.-** a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie *Artibeus jamaicensis*.

La especie *A. lituratus* no muestra ningún patrón de agrupamiento entre los individuos, estos se encuentran muy separados en el espacio multivariado, lo que indica que existe una gran variación en la forma de las alas de los individuos (Fig. 11). La mayor variación se presentó en las marcas 1 y 2 que corresponden al área del propatagio, también la marca 14 presenta diferencias entre los individuos y esta corresponde a la falange del quinto dedo.



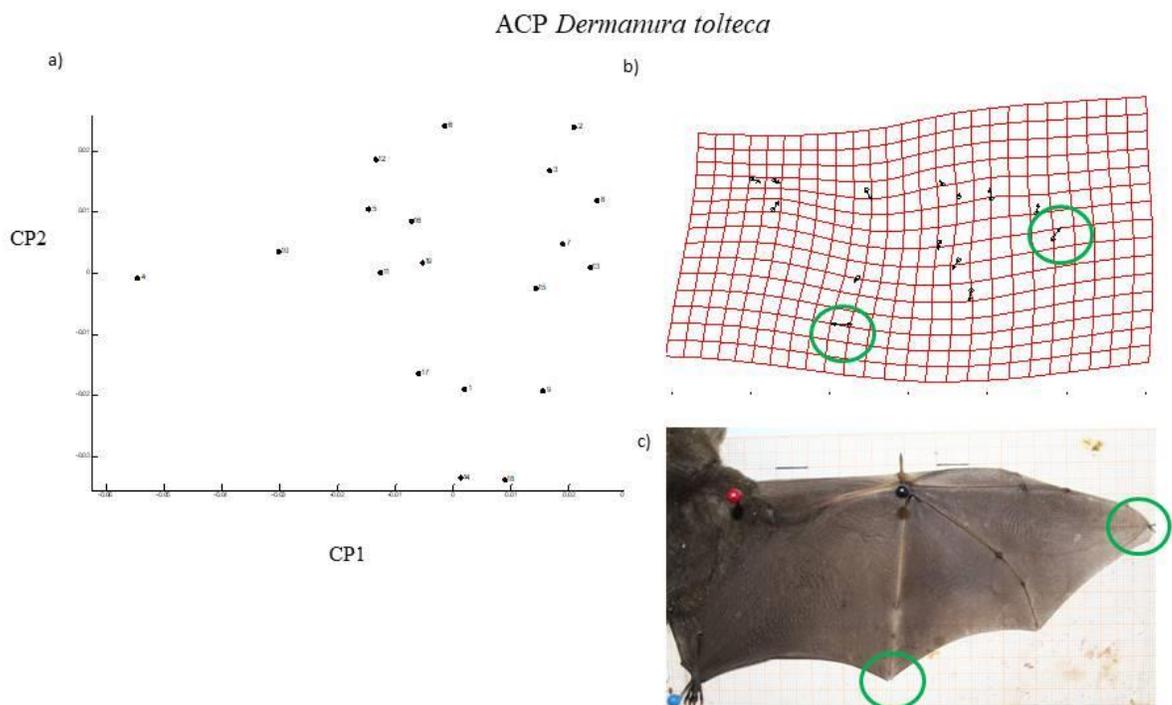
**Figura 11.** a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie *Artibeus lituratus*.

*Dermanura phaeotis* no presenta agrupamiento alguno entre los individuos, estos se encuentran muy dispersos en el espacio multivariado, mostrando que existe variación en la forma del ala entre los individuos (Fig. 12). La mayor variación se muestra en la marca 5, que corresponde a la falange del segundo dedo, seguido de la marca 4 que corresponde al pulgar y la marca 9 a la última falange del tercer dedo



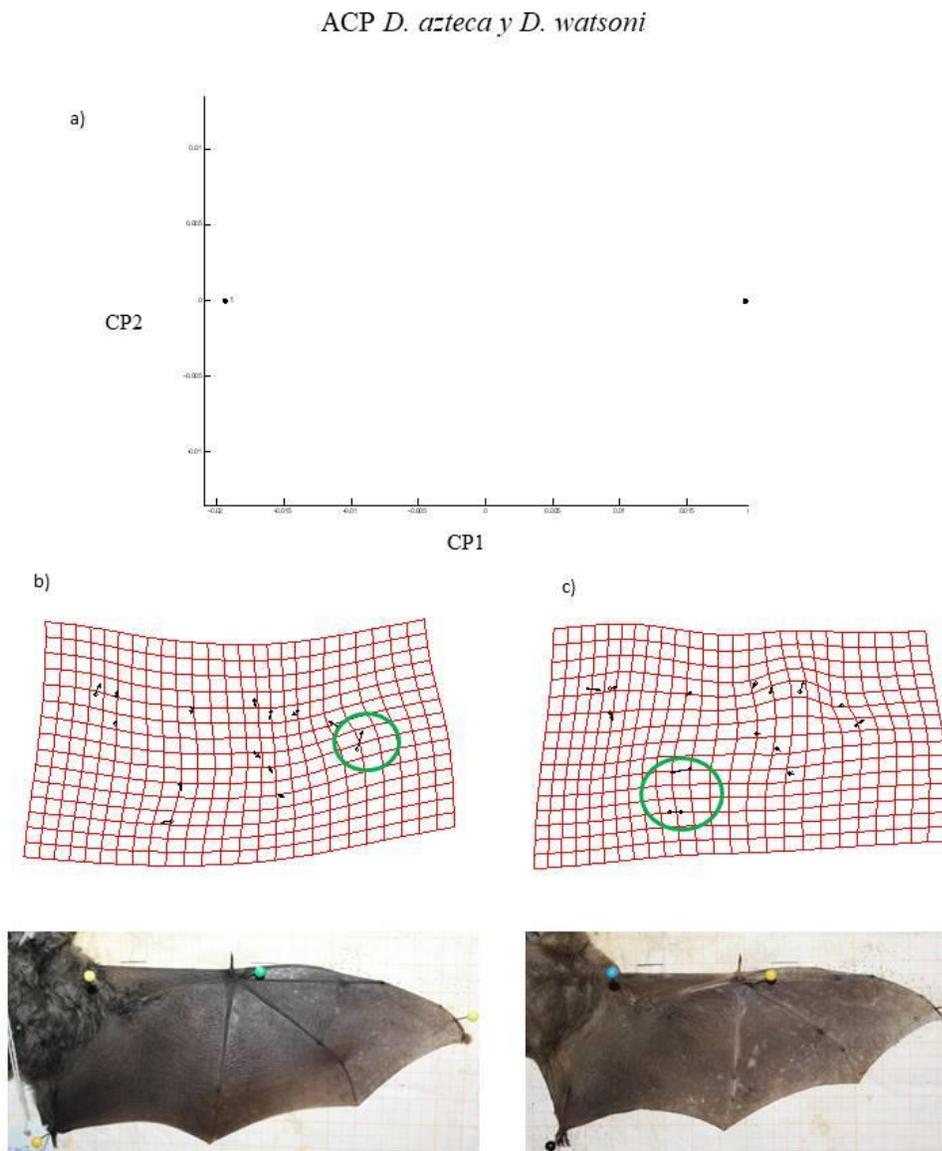
**Figura 12.-** a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie *Dermanura phaeotis*.

Finalmente, *D. tolteca* muestra un agrupamiento para la mayoría de los individuos en el espacio multivariado, mostrando que existe poca variación en la forma de las alas de los individuos (Fig. 13). Las marcas que presentan mayor variación son la 9 y la 14 que corresponden a la última falange del tercer dedo y a la falange del quinto dedo respectivamente.



**Figura 13.-** a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen muestra zonas con mayor variación y c) imagen del ala; para la especie *Dermanura tolteca*.

Las especies *D. azteca* y *D. watsoni* presentan pocos individuos, por lo que en el espacio multivariado se encuentran muy distantes, pero en las gradillas de deformación se muestra que la mayor variación en la forma del ala está en las marcas 13 y 14 que corresponde a las falanges del quinto dedo para *D. watsoni* y para *D. azteca* en la marca 9 que corresponde a la última falange del tercer dedo (Fig. 14).



**Figura 14.-** a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2, b) imagen que muestra zonas de mayor variación y c) imagen del ala; para la especie *Dermanura azteca* y *Dermanura watsoni*.

### 7.1.2 Análisis de la variación de la forma entre especies.

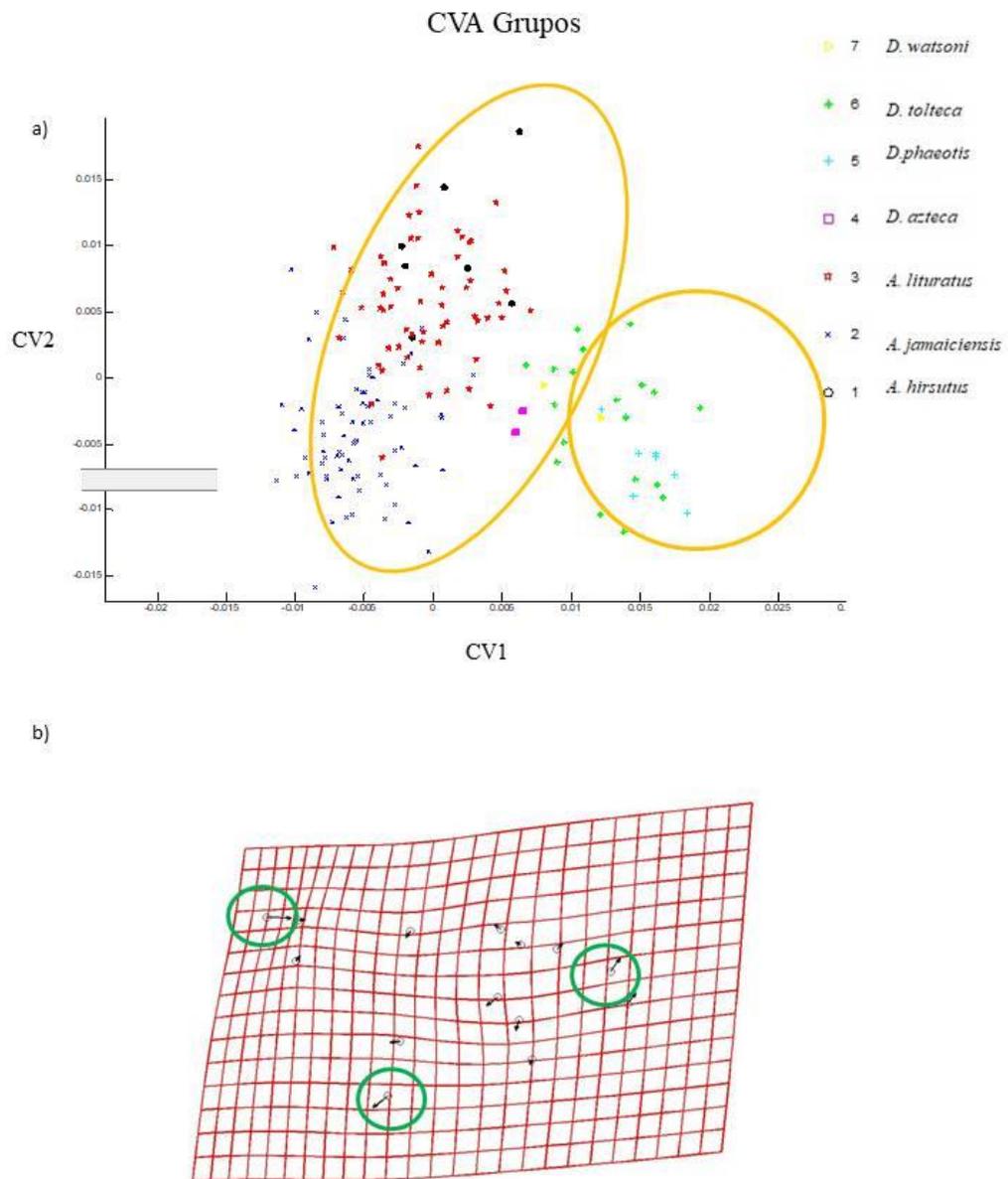
El análisis MANOVA aplicado para todas las especies y todos los individuos, mostró diferencias significativas para cuatro ejes de los cuales se obtuvieron los siguientes datos que se muestran en la Tabla 3. Los valores de lambda fueron más cercanos a cero lo que demuestra que existe una variación la forma de las alas.

**Tabla III.-** Valores de significancia del estadístico MANOVA. Ejes estadísticamente significativos, valores de lambda ( $\lambda$ ), Chi cuadrada, grados de libertad y el valor de  $p$ .

Ejes	Lambda ( $\lambda$ )	$\chi^2$	g.l.	P
1	0.0224	571.70	144	$2.22^{-16}$ ;
2	0.1234	314.83	115	$2.22^{-16}$ ;
3	0.2953	183.57	88	$1.05^{-08}$
4	0.5644	86.09	63	0.028.

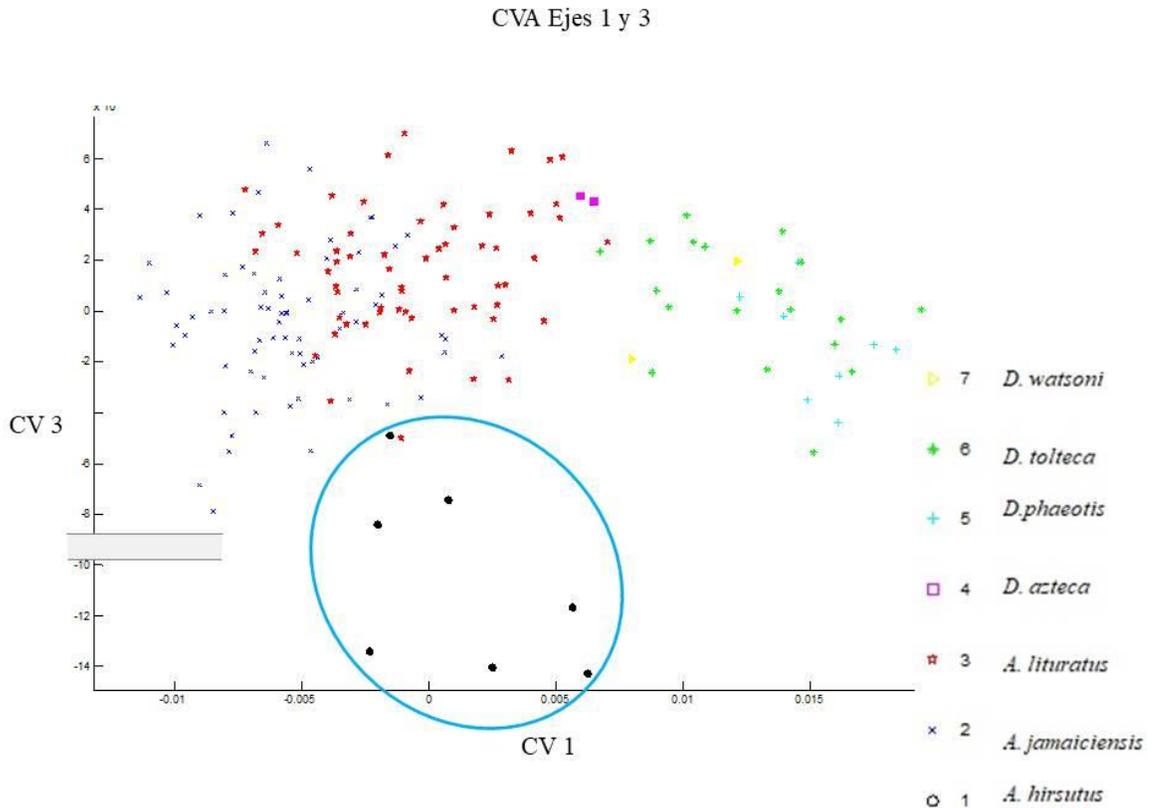
En el espacio multivariado los CP1 y 2 sugieren dos grandes grupos (Fig. 15), en donde se agrupan las especies por tamaño, El primer grupo lo componen las especies de mayor tamaño *A. lituratus*, *A. jamaicensis* y *A. hirsutus*. También dentro de este primer grupo se separan las especies *A. jamaicensis* y *A. lituratus* por la variación en la forma del ala. El segundo grupo queda integrado por las especies de menor tamaño *D. azteca*, *D. phaeotis*, *D. tolteca* y *D. watsoni*. Entre las especies de menor tamaño la variación no fue suficiente entre ellas para poder separarlas, mostrando a las especies *D. phaeotis*, *D. tolteca* y *D. watsoni* mezcladas. Sin embargo, *D. azteca* si se logra separar de las especies de menor tamaño y se muestra cerca del centro de plano de ordenación sugiriendo que su variación en el ala es poca.

La gradilla de deformación muestra que la mayor variación entre especies se encuentra en las marcas 1, 8 y 14 que corresponden al área del hombro, a la cuarta falange del tercer dedo y a la última falange del quinto dedo.



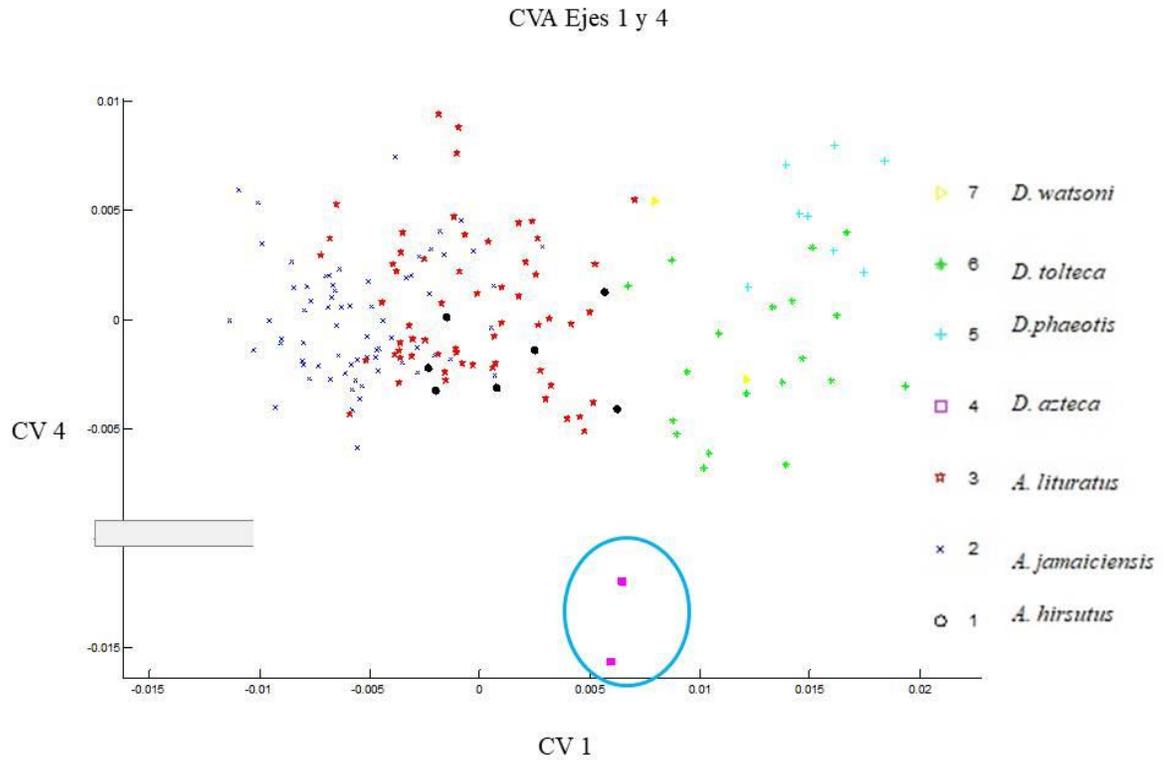
**Figura 15.-** a) Planos de ordenación de los ejes 1 y 2 en el que se muestra la conformación establecida para las especies: *A. hirsutus*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*; *D. azteca*, *D. Phaeotis*, *D. watsoni* y *D. tolteca*, y (b) imagen que muestra las zonas con mayor variación en el ala.

Los componentes 1 y 3 muestran una configuración en donde la especie *A. hirsutus* se separa de la especie *A. lituratus*, para este plano de ordenación es el que muestra de mejor manera la diferencia en forma para estas dos especies (Fig. 16).



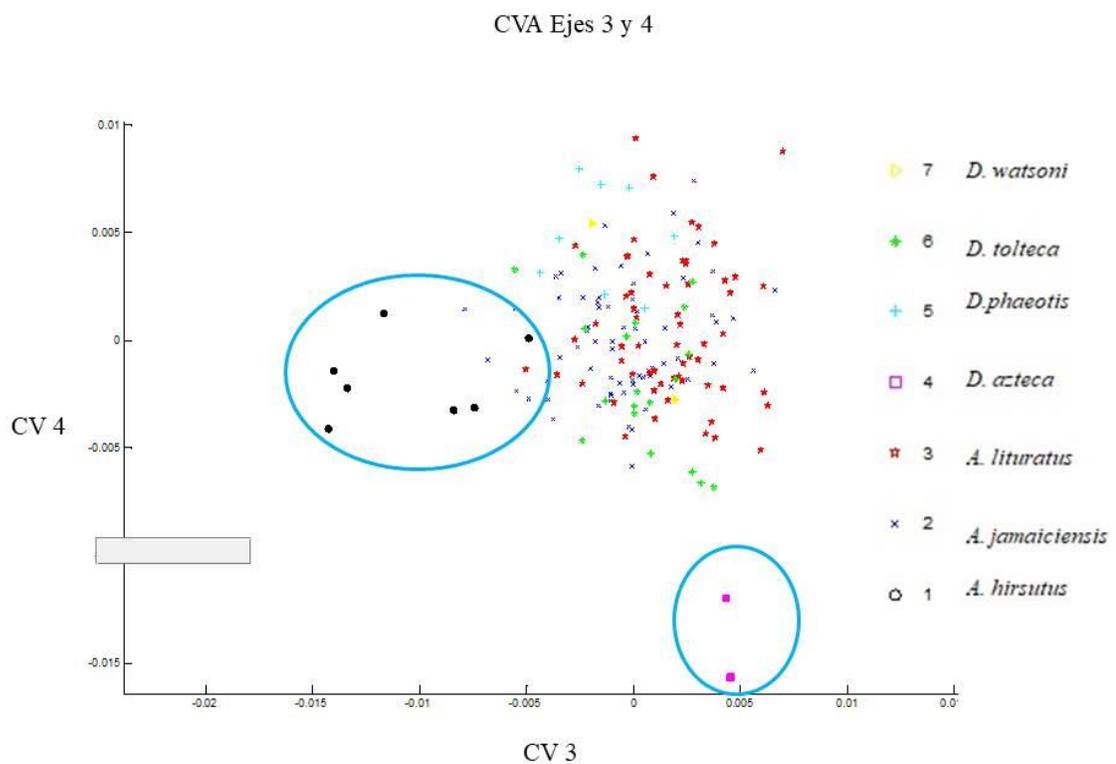
**Figura 16.-** Planos de ordenación de los ejes 1 y 3, en el círculo azul se muestra separada la especie *A. hirsutus*.

Utilizando los ejes 1 y 4 se separa la especie *A. azteca* (Fig.17), mostrando la mayor variación en la forma del ala, la cual la separa de las demás especies. Las demás especies solo se logran separar en dos grupos que los divide por su tamaño.



**Figura 17.-** Planos de ordenación para los ejes 1 y 4, en círculo azul se muestra separada de la especie *D. azteca*.

Finalmente utilizando los ejes 3 y 4 que también mostraron resultados significativos se logran separar en el espacio multivariado y se visualizan las especies *D. azteca* y *A. hirsutus*, colocándolas en grupos separados del resto de las demás especies de estudio (Fig. 18).



**Figura 18.-** Planos de ordenación de los ejes 3 y 4, en círculo azul muestra separadas a las especies *D. azteca* y *A. hirsutus*.

En la asignación de los grupos por el método de Jackknifed mostró un porcentaje de correcta asignación del 75.45% de las especies que fueron asignadas a *priori*. 126 especímenes de los 167 que se utilizaron para el análisis fueron asignados correctamente a la especie a las que pertenecen y 41 fueron asignadas a otras especies de acuerdo a los parámetros establecidos según los grupos de Jackknifed (Tabla IV).

**Tabla IV.-** Análisis de asignación de grupos por el método Jackknifed de CVA para las comparaciones de las especies.

<b>Análisis de grupos de JackKnifed</b>							
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>A.hirsutus</i>	6	1		0	0	0	0
<i>A.jamaicensis</i>	1	60	7	0	0	0	1
<i>A.lituratus</i>	1	10	44	1	0	0	4
<i>D.azteca</i>	0	0	0	1	0	1	0
<i>D.phaeotis</i>	0	0	0	0	6	2	0
<i>D.tolteca</i>	0	0	1	0	3	9	6
<i>D.watsoni</i>	0	0	0	0	1	1	0

## 8. DISCUSIÓN

Los análisis mostraron que existe diferencia entre los individuos de la misma especie y entre los grupos, las diferencias en talla se presentaron dividiendo en dos partes a las especies, aquellos de un tamaño grande y los de tamaño más pequeño. En cuanto a la forma, las principales diferencias se encontraron en el área del plagiopatagio y en dactilopatagio mostrando un patrón de tendencia a ser más anchas y aquellas que se vuelven más largas, esto puede deberse a la adaptación al microhábitat y a la manera en que las especies se reparten el espacio, el uso de los recursos y el método de forrajeo que utilizan dentro de un mismo espacio geográfico (Galindo-González, 2015).

Los valores del estadístico lambda  $\lambda$  fueron bajos por lo cual existe una diferenciación en la forma de las alas de las diferentes especies y se logran separar a cuatro de las siete especies mediante los cuatro ejes estadísticamente relevantes, las especies al presentar variación en el tamaño y forma, pueden tener la capacidad de maniobrar en el aire con mayor facilidad para obtener su alimento y compartir una misma área de distribución pueden repartirse el recurso (Norberg y Rayner 1987, Fleming 1986).

En el análisis de variables canónicas se realizó la comparación de la forma de las alas de todas las especies, se observó que en el primer componente se pueden diferenciar las especies cuya forma tiende a ser más grande de aquellas que son más pequeñas, mientras que en el segundo componente separan por diferencias en su forma a la especie *A. jamaicensis* de *A. lituratus*. La especie *A. hirsutus* se separa de las otras especies por tamaño, pero en cuanto a la forma presenta una variación similar *A. lituratus* pues lo coloca aparentemente en el mismo sitio dentro del espacio multivariado. *D. azteca* es la especie que presenta una forma con la menor variación, en comparación con las otras especies de *Dermanura*. En el análisis de CVA se ubica prácticamente al centro del espacio multivariado. *D. tolteca* y *D. watsoni* tienen una variación mínima entre ellas, el análisis las coloca dentro de un mismo gran grupo. *D. phaeotis* queda en un solo grupo mostrando mayor variación en la forma dentro de *Dermanura*. Las variaciones que permite separar a las especies pertenecientes a cada género nos indican que hacen uso de estrategias

diferentes para la obtención de su alimento y para la selección del microhábitat. El uso diferente del espacio y las diferentes estrategias de alimentación permite la coexistencia entre las especies (Weinbeer y Kalko, 2004).

El tercer eje separa a *A. hirsutus* de *A. lituratus*, muestra una variación en forma dado que lo separa dejándolo en un solo grupo para esta conformación en el espacio multivariado. En esta vista para las demás especies no se logra apreciar por separado más grupos, solo se obtiene dos grupos grandes separados principalmente por tamaño. Esto hace pensar que toda la variación se manifiesta solamente en los dos primeros componentes, el primero es tamaño y el segundo asociado a forma.

Los ejes uno y cuatro muestran otra conformación significativa en la cual se logra separar por forma a la especie *D. azteca* de las demás de *Dermanura* (Fig. 17), esta vista solamente separa a esta especie mientras que las restantes solamente se pueden separar en dos grandes grupos.

*Dermanura azteca* y *A. hirsutus* solamente se pueden separar utilizando el tercer y cuarto eje, las demás especies no se logra visualizar ningún grupo, todas se concentran en un solo grupo mostrando que no existe para este plano una gran variación en la forma que las logre separar (Fig. 18).

A pesar de tener cuatro tipos de conformaciones, las únicas especies que no se logran distinguir con claridad son *D. phaeotis*, *D. tolteca* y *D. watsoni* estas se encuentran en un grupo, mostrando que la variación en la forma de las alas no es muy grande. Solamente se separan por tamaño de las otras especies (Fig. 16). Este resultado nos permite visualizar que algunas de las especies se pueden separar por tamaño (*Artibeus* se separa de *Dermanura*), pero no por forma (*D. phaeotis*, *D. tolteca* y *D. watsoni*), mientras que otras por la forma más que el tamaño (*A. hirsutus* y *A. jamaicensis*), pero la especie *D. azteca*, presenta un tamaño promedio ya que la variación que presenta la coloca en la parte media del espacio multivariado.

El análisis de los 167 especímenes demostró que 126 fueron asignados correctamente a las especies a las que pertenecen y 41 de ellas fueron asignadas a otras especies de acuerdo a los parámetros establecidos según los grupos de Jackknifed (Tabla 3). La mayor diferencia es entre *A. jamaicensis* (16.6%) que fueron asignados a *A. lituratus*, y al inverso el 15.9%. Lo que nos determina que ambas especies tienen un gran parecido en la morfología del ala a pesar de ser especies que se encuentran de manera simpátrica, pero en general su diferencia es por tamaño, por lo que a pesar de pertenecer al mismo gremio pueden tener una diferenciación del recurso.

En contraparte las diferencias que se encontraron en el análisis de ACP para *A. jamaicensis* y *A. hirsutus* muestran una tendencia en sus alas a ser más anchas, esto les pudiera permitir tener mayor fuerza para cargar los frutos, lo que les permite desplazarse a más distancia cargando el fruto, lo que concuerda con las observaciones que tiene la especie de retirar los frutos comerlos en otro lugar de percha. A pesar de presentar una forma ancha en sus alas estas dos especies por lo regular no coinciden en los mismos microhábitat, pero si presentan la misma distribución, debido a esto utilizan diferentes sitios para obtener su alimento, *A. hirsutus* se asocia a los más cálidos húmedos y *A. jamaicensis* a los más secos.

*Artibeus lituratus* presenta en sus alas una tendencia a ser más alargada y es de mayor tamaño corporal a diferencia de las otras especies de *Artibeus*, lo que coincide con lo registrado en la literatura por su mayor envergadura. La diferencia en la forma le permite obtener frutos más grandes, pero no tan pesados y disponer de otro recurso para minimizar la competencia.

Las especies de tallas más pequeñas también presentaron patrones de diferenciación en cuanto al ancho y largo de sus alas. Las especies con las alas con tendencia a ser más anchas son *D. azteca* y *D. phaeotis*, en contraparte están *D. tolteca* y *D. watsoni* las cuales mostraron una tendencia en sus alas de ser más alargadas, estas especies no comparten la misma distribución geográfica, pero si lo hacen con las otras dos especies del género *Dermanura* pero al ser sus alas más anchas pueden acceder a otros microhábitats para obtener su alimento.

En el análisis de variables canónicas (CVA) para establecer las diferencias en forma de las diferentes especies mostró una clara diferenciación en tamaño y forma entre las especies agrupando y separando a las especies en las cuatro distintas conformaciones de los ejes que presentan mayor información. Este análisis logro distinguir cuatro de las siete especies, para las tres restantes no se encontraron diferencias significativas en la variación de la forma del ala para asignarlas en un grupo. La especie *D. azteca* presenta una forma con menor variación en el espacio multivariado ya que se encuentra en el centro, esto nos hace inferir que la forma que presenta en sus alas es quizá la forma más ancestral para este grupo de frugívoros.

Las diferencias encontradas en la forma y tamaño de las alas de estas siete especies de los géneros *Dermanura* y *Artibeus*, nos lleva a responder como es que estas especies que coinciden en su distribución pueden hacer uso de la repartición del recurso alimento (Adams y Pedersen, 2013). Usan el espacio del microhábitat de distinta manera, recolectando los frutos de diferentes partes del dosel de la vegetación o escogiendo diferentes microhábitats para la obtener su alimento Además el tamaño que tiene los individuos también les proporciona otra característica para que puedan utilizar diferentes espacios de alimentación, pues pueden volar en vegetación un poco más densa que aquellos de mayor tamaño (Galindo-González, 2015). También el tener un ala más larga les ayuda a volar mayores distancias para obtener su alimento y en el caso de alas más anchas les permite cargar frutos de mayor peso y llevarlos a otro lugar lejos del árbol para alimentarse de él. En combinación estas variaciones en la forma del ala al parecer han ayudado a la repartición del recurso alimento entre especies frugívoras y da una pauta para tratar de entender si la variación en la forma se ha mantenido constante para algunas de las especies de estos dos géneros y podría llegar a sugerir que algunas de las especies han conservado rasgos ancestrales en la forma de las alas que les han ayudado a la repartición del recurso (Murillo-García y De la vega, 2018).

## 9. CONCLUSIÓN

El análisis de morfometría geométrica para evaluar las variaciones en la forma del ala de manera intraespecie, mostró cierto grado de diferenciación entre ellos, es decir hubo diferencias en la forma del ala entre los individuos, para el caso de la especie *A. jamaicensis*, los individuos no presentaron variación en su forma, esta fue muy uniforme. Pero la contraparte de *A. lituratus*, los individuos tuvieron una gran variación en la forma del ala, esto puede deberse a que los individuos de estudio pertenecen a diferentes sitios de muestreo. Las cinco especies restantes no presentaron gran variación en entre los individuos.

La comparación a nivel de intergrupala mostró diferencias entre las especies de los dos géneros *Artibeus* y *Dermanura*, en tamaño y forma. La variación dentro de las especies es menor a la variación entre especies, lo que lleva a establecer una morfología alar específica, que permite la comparación entre las especies de los dos géneros. Las especies que tienen distribución simpátrica tienen diferencia en tamaño y forma. Esta diferencia en el ala se puede extrapolar a variaciones en la capacidad de desplazamiento en aspectos de velocidad y potencia. En el punto de velocidad se puede relacionar con la distancia de vuelo del sitio de descanso y en el de protección con la capacidad de poseer desplazar frutos más grandes o pesados.

Las diferencias en la forma del ala de las especies estudiadas hacen referencia a como las especies hacen la repartición del recurso alimento, al tener variación en la forma de las alas pueden acceder a diferentes estratos del dosel y así recolectar otros frutos que otras especies no pueden. Estudios como estos nos permite tener un mejor panorama para entender las interacciones entre las especies y como minimizan la competencia entre ellas.

## 10. LITERATURA CITADA

Abdi, H., L. J. Williams. 2010. Principal Component Analysis. John Wiley and Sons, Inc. *WIREs Comp Stat* 2: 433–459.

Adams, D. C., F. J. Rohlf, D. E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Italian Journal of Zoology*. 71(1):5-16.

Adams, R. A., S. C. Pedersen. 2013. *Bat Evolution, Ecology and Conservation*. Springer. New York. 547p.

Aguirre, L. F., A. Herrel, R. Van Damme, E. Matthysen. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*. 17: 201–212.

Álvarez-Castañeda, S. T., T. Álvarez, N. González-Ruiz. 2015. *Guía para identificar los Mamíferos de México*. Pandora impresores, SA de CV. Jalisco, México. 522p.

Baker, R. J., C. S. Hood, R. Honeycu. 1989. Phylogenetic relationships and classification of the higher categories of the new world bat family phyllostomidae. *Syst. Zool.* 38(3):228-238.

Bookstein, F.L. 1999. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. *Journal of the Royal Statistical Society*. 48: 279.

Bolzan, D. P., L. M. Pessôa, A. L. Peracchi, R. E. Strauss. 2015. Allometric Patterns and Evolution in Neotropical Nectar-Feeding Bats (Chiroptera, Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*. 17(1): 59–73.

Canals, M., J. Iriarte-Díaz, R. Olivares, F. F. Novoa. 2001. Comparación de la morfología alar de *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) y *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae), representantes de dos diferentes patrones de vuelo. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74(3): 699–704.

Catalano, S. A., P. A. Goloboff, N. P. Giannini. 2010. Phylogenetic morphometric (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics*. 26:539-549.

Cheney, J. A., J. J. Allen, S. M. Swartz. 2017. Diversity in the organization of elastin bundles and intramembranous muscles in bat wings. *Journal of anatomy*. 230:510-523.

Díaz, M. M., L. F. Aguirre, R. M. Barquez. 2011. *Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica*. Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada. Cochabamba, Bolivia. 94p.

- Dumont, E. R. 1999. The effect of food hardness on feeding behavior in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *J. Zool.* 248: 219–229.
- Emrich, M. A., E. L. Clare, W. O. C. Symondson, S. E. Koenig, M. B. Fenton. 2014. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology.* 23(15): 3648–3656.
- Evin, A., I. Horáček, P. Hulva. 2011. Phenotypic diversification and island evolution of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus* group) in the Mediterranean region inferred from geometric morphometric and molecular phylogenetics. *Journal of Biogeography.* 38(11):2091-2105.
- Fink. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A primer.* Elsevier. Academic Press. New York, USA. 416p.
- Fleming, T. H. 1986. Opportunism versus specialization: The evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In A. Estrada, and T. H. Fleming (Eds.). *Frugivorous and Seed Dispersal.* 105–118p
- Flores-Abreu, I. N. 2007. *Coevolución entre género agave sensu lato y sus murciélagos polinizadores (Phyllostomidae).* Tesis (Maestría en Ciencias biológicas). México D.F. Universidad Autónoma de México. Instituto de Ecología. 162p.
- Galindo-González, J., I. Vleut, W. F. de Boer, S. I. Leyva-Tacher, L. B. Vazquez. 2015. Niche Differentiation and its Relationship with food Abundance and vegetation Complexity in four Frugivorous Bats Species in Southern Mexico. *Biotropica.* 47(5):606-615.
- Goswami, A., P. D. Polly. 2010. The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PloS one.* 5(3):9517.
- Hedrick, B. P., E. R. Dumont. 2018. Putting the leaf-nosed bats in context: a geometric morphometric analysis of three of the largest families of bats. *Journal of Mammalogy.* 1-13.
- Klingenberg, C. P. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene.* 287(1-2):3-10.
- Leach, W. E. 1821. The characters of seven genera of bats with foliaceous appendages to the nose. *The Transactions of the Linnean Society of London.* 13:73-82.
- Lozano-Cavazos, E. A. 2010. *A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico* fiona A. reid .Oxford University Press. New york, USA. 384p.
- Magalhães de Oliveira, H. F., N. F. Camargo, D. R. Hemprich-Bennett, B. Rodriguez-Herrera, S. J. Rossiter, E. L. Clare. 2020. Wing morphology predicts individual niche

specialization in *Pteronotus mesoamericanus* (Mammalia: Chiroptera). PloS ONE. 15(5):1-17.

Mancina, C. A., L. García-Rivera, B. W. Miller. 2012. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. Journal of Mammalogy. 93(5):1308–1317.

Marchán-Rivadeneira, M. R., P. A. Larsen, C. J. Phillips, R. E. Strauss, Y R. J. Baker. 2012. On the association between environmental gradients and skull size variation in the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). Biological Journal of the Linnean Society. 105:623-634.

Marinello, M. M., E. Bernard. 2014. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. Can. J. Zool. 92:141–147.

Matzke, N. 2010. Lab 13 : Intro to Geometric Morphometrics. Integrative Biology. 200:1–6.

Medellín, R. A., H. T. Arita, O. Sánchez. 2008. Identificación de los murciélagos de México, Clave de Campo. Segunda edición. México. 79p.

Monteiro, L. R., M. R. Nogueira. 2011. Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. Evolutionary Biology. 11:137.

Munguía-Rosas M. A., V. J. Sosa, M. M. Ojeda, J. A. De-Nova. 2009. Specialization clines in the pollination systems of agaves (Agavaceae) and columnar cacti (Cactaceae): a phylogenetically controlled meta-analysis. American Journal of Botany. 96(10):1887–1895.

Murillo-García, O. E., M. E. de la Vega. 2018. Diverge, Converge and Phenotypic Diversity of Neotropical Frugivorous Bats. Diversity. 10(100):1-12.

Norberg, U. M., J. M. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci. 316: 335–427.

Olaya-Rodríguez M. E. 2009. Análisis de la estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos de un fragmento de bosque seco tropical (Córdoba, Colombia), a partir de la heterogeneidad del hábitat y la ecomorfología alar. Tesis (Biología). Bogotá. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. 88p.

Ospina-Garcés, S. M. 2010. Análisis ecomorfológico del aparato masticatorio de *Myotis velifer*. Direct submission. Biology, Texasa state university-San marcos.

Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America & Southeast Mexico. Oxford University Press, New York. 334p.

- Rodrigues, L. A., J. Daunís-I-Estadella, G. Mateu-Flgueras, S. Thió-Henestrosa. 2011. Flying in compositional morphospaces: evolution of limb proportions in flying vertebrates. En: Pawlowsky-Glahn V. y Buccianti A. (eds) *Compositional Data Analysis: Theory and applications*. John Wiley & Sons, Ltd., 235-254p.
- Rohlf, J. 2008. TPSDig ver. 2.12. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. National Science Foundation, <http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.htmlp>.
- Rohlf, J. 2009. TPSUtil ver. 1.44. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. National Science Foundation, <http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.htmlp>.
- Schmieder, D. A., H. A. Benítez, I. M. Borissov, C. Fruciano. 2016. Bat Species Comparisons Based on External Morphology: A Test of Traditional versus Geometric Morphometric Approaches. *PLoS ONE*. 10 (5): 1–13.
- Sheets, D. H. 2014. CoordGen8 versión 8. IMP8. [sheets@canisius.edu](mailto:sheets@canisius.edu).
- Sheets, D. H. 2014. PCAGen8 versión 8. IMP8. [sheets@canisius.edu](mailto:sheets@canisius.edu).
- Sheets, D. H. 2014. CVAGen8 versión 8. IMP8. [sheets@canisius.edu](mailto:sheets@canisius.edu).
- Simmons, N. B. 2005. An Eocene Big Bang for Bats. *SCIENCE*. 307: 526-528.
- Sterbing, S. J., C. F. Moss. 2017. Comparative analysis of the distribution and morphology of tactile hairs on the wing membrane of four bat species. *Journal of Mammalogy*. 99(1):124-130.
- Swartz, S. M., K. M. Middleton. 2008. Biomechanics of the bat limb skeleton: scaling, material properties and mechanics. *Cell Tissues Organs*. 187:59-84.
- Teeling, E. C., M. S. Springer, O. Madsen, P. Bates, S. J. O'Brien, W. J. Murphy. 2005. A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *SCIENCE*. 307: 580-584.
- Trejo Salazar, R. E. 2013. Tiempos de Divergencia de la Familia Phyllostomidae (Chiroptera): Origen de la Nectarivoría. Tesis (Maestría, Programa de Ciencias Biológicas). México, D.F. Universidad Autónoma de México. Instituto de Ecología. 127p.
- Villalobos-Chaves, D. D., M. Spínola-ParallaDa, K. Heer, E. K. V. KalKoç, B. Rodríguez-Herrera. 2017. Implications of a specialized diet for the foraging behavior of the Honduran white bat, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*. 98(4):1193–1201.

Voigt, C. C., W. F. Frick, M. W. Holderied, R. Holland, G. Kerth, M. A. R. Mello, R. K. Plowright, S. Swartz, Y. Yovel. 2017. Principles and patterns of bat movements: from aerodynamics to ecology. *The Quarterly Review of Biology*. 92(3):268-287.

Weinbeer, M., E. V. Kalko. 2004. "Morphological characteristics predict alternate foraging strategy and microhabitat selection in the orange-bellied bat, *lamproncycteris brachyotis*". *Journal of Mammalogy*. 85(6): 1116-1123.

Wilson, D. E., D. M. Reeder. 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic & Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press. 3rd ed. 2, 142p.

Zelditch, M. L.; D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Villalobos-Chaves, D. D., M. Spínola-Parallada, K. Heer, E. K. V. Kalko†, B. Rodríguez-Herrera. 2017. Implications of a specialized diet for the foraging behavior of the Honduran white bat, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*. 98(4):1193–1201.

Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets. 2004. *A Practical Companion to Geometric Morphometric for Biologists: Running analyses in freely-available software*.