



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**MORFOLOGÍA ALAR DE MURCIÉLAGOS EN
LA ZONA METROPOLITANA DE
GUADALAJARA, JALISCO**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias en Biosistemática y
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Martha Rosario Gallardo Galaviz

Dr. Miguel Vásquez Bolaños
Director

Zapopan, Jalisco

Diciembre de 2016



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

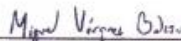
MORFOLOGÍA ALAR DE MURCIÉLAGOS EN LA ZONA METROPOLITANA DE GUADALAJARA, JALISCO.

Por

MARTHA ROSARIO GALLARDO GALAVIZ

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobado por:



Dr. Miguel Vázquez Bolaños
Director de Tesis e integrante del jurado


18 Nov. de 2016
Fecha

Dra. Laura Guzmán Dávalos
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

Fecha


Dr. Eduardo Ríos Jara
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

Fecha



M. en C. Luis Javier Víctor Rosas
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

18/Nov/2016
Fecha



Dra. Patricia Zarazúa Villaseñor
Sinodal e integrante del jurado

18/NOV/2016
Fecha

Dedicatoria

A mí Mamá Bertha y mi Papá Mon, por regalarnos una gran familia, por enseñarnos que ésta es más que compartir los genes y es más que la distancia. Porque aunque ya no están, siempre estarán.

Agradecimientos

A CONACyT por el apoyo económico para el desarrollo de la maestría.

A mí director el Dr. Miguel Vásquez Bolaños por creer en mí, por su paciencia interminable, por su esfuerzo, dedicación y apoyo constante.

Al M. en C. Luis Javier Víctor Rosas por compartir su conocimiento, orientarme en todo momento, por su apoyo, persistencia y tiempo dedicado a éste trabajo.

A mis asesores y sinodales la Dra. Laura Guzmán Dávalos, la Dra. Patricia Zarazúa Villaseñor y el Dr. Eduardo Ríos Jara por sus comentarios y aportaciones.

A la Dra. Paty y a Jury por su paciencia y disposición en todo momento.

A mis papás y mis hermanos por todo el amor, por ser mi inspiración, por siempre formar parte de mis proyectos, apoyarlos, disfrutarlos y celebrarlos.

A Arqui mi esposo porque al pasar de los años sigue siendo mi compañero de campo, de horas y horas de trabajo y de las desveladas de análisis de datos. Gracias por estar y por comenzar ésta familia conmigo.

A mis amigos y compañeros de campo, Fabiola, Rocío, Lidia, Dulce, Carlitos, Nora, Liz, Carlos S. y Andrés.

A mis amigos de vida Margot y David.

A los parques Metropolitano, Alcalde, Agua Azul, Ávila Camacho y Bosque Los Colomos por el apoyo para realizar los muestreos.

CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS	3
ÍNDICE DE TABLAS	4
ÍNDICE DE ANEXO	5
RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	7
INTRODUCCIÓN	8
ANTECEDENTES.....	10
OBJETIVO.....	12
HIPÓTESIS.....	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Área de estudio	13
Sitios de muestreo.....	13
Captura de murciélagos	17
Obtención de fotografías	17
Morfometría tradicional.....	19
Morfometría geométrica	22
Selección y digitalización de marcas (landmarks)	22
Superposición de configuraciones de marcas (landmarks)	25
Análisis de datos	26
Morfometría tradicional.....	26
Morfometría geométrica	26
RESULTADOS.....	28

Muestreo de murciélagos	28
Morfometría tradicional.....	29
Grupos morfológicos.....	34
Morfometría geométrica	36
Comparación de los grupos morfológicos.....	42
DISCUSIÓN	43
CONCLUSIONES	47
LITERATURA CITADA.....	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura. 1. Carta de macrolocalización de la Zona Metropolitana de Guadalajara y los sitios de estudio.	16
Figura. 2. Localización de los parques estudiados en la Zona Metropolitana de Guadalajara.	16
Figura. 3. Base de acrílico para la toma de fotografías con la estructura fija para la cámara.	18
Figura. 4. Toma de fotografía a un murciélago.	18
Figura. 5. Individuo posado sobre la base de acrílico para la toma de fotografías, con una línea para dar uniformidad y una etiqueta de identificación.	19
Figura. 6. Medidas lineales analizadas: AB= longitud del antebrazo, Law= longitud del brazo alar, Lhw= longitud de la mano alar, Lala= largo del ala, Aala= ancho del ala y B= envergadura.	20
Figura. 7. Áreas alares analizadas: $\frac{1}{2} S$ = área alar, Saw= área del brazo alar y Shw= área de la mano alar.	21
Figura. 8. Ubicación de dos abanicos y dos peines para la localización de las semi marcas.	23
Figura. 9. Ubicación de marcas y semi marcas en el ala derecha.	23
Figura. 10. Ubicación de todas las marcas y semi marcas en las dos alas del murciélago y dos marcas en la regla para indicar la escala.	24
Figura. 11. Resultado del análisis NMDS con el que se forman tres grupos morfológicos de las especies de murciélagos. Arhir= <i>Artibeus hirsutus</i> , ArjamH= <i>Artibeus jamaicensis</i> (hembras), ArjamM= <i>Artibeus jamaicensis</i> (machos), ArlitH= <i>Artibeus lituratus</i> (hembras), ArlitM= <i>Artibeus lituratus</i> (machos), Moruf= <i>Molossus rufus</i> , Prcen= <i>Promops centralis</i> , StlilH= <i>Sturnira lilium</i> (hembras), StlilM= <i>Sturnira lilium</i> (machos), Depha= <i>Dermanura phaeotis</i>	35
Figura. 12. Carga alar (WL) contra la relación de aspecto (AR), se forman tres grupos morfológicos de especies de murciélagos. Arhir= <i>Artibeus hirsutus</i> , ArjamH= <i>Artibeus jamaicensis</i> (hembras), ArjamM= <i>Artibeus jamaicensis</i> (machos), ArlitH= <i>Artibeus lituratus</i> (hembras), ArlitM= <i>Artibeus lituratus</i> (machos), Moruf= <i>Molossus rufus</i> , Prcen= <i>Promops centralis</i> , StlilH= <i>Sturnira lilium</i> (hembras), StlilM= <i>Sturnira lilium</i> (machos), Depha= <i>Dermanura phaeotis</i>	35
Figura. 13. Superposición de Procrustes de todos los individuos de murciélagos estudiados.	38
Figura. 14. Superposición de Procrustes de todos los individuos, con la especie de murciélago señaladas. Arhir= <i>Artibeus hirsutus</i> , ArjamH= <i>Artibeus jamaicensis</i> (hembras), ArjamM= <i>Artibeus jamaicensis</i> (machos), ArlitH= <i>Artibeus lituratus</i> (hembras), ArlitM= <i>Artibeus lituratus</i> (machos), Moruf= <i>Molossus rufus</i> , Prcen= <i>Promops centralis</i> , StlilH= <i>Sturnira lilium</i> (hembras), StlilM= <i>Sturnira lilium</i> (machos), Depha= <i>Dermanura phaeotis</i>	38

Figura. 15. Análisis de componentes principales. El componente uno, alas más anchas y puntiagudas, explicó el 42.9% de la variación, el componente dos, proceso de estrechamiento de las alas y las puntas más redondeadas, explicó el 11.3% de la variación. Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*. 39

Figura. 16. Análisis de variables canónicas con el que se observaron seis grupos morfológicos. El primero incluyó a *M. rufus* y *P. centralis*, el segundo a *A. hirsutus* y *A. lituratus* (hembra), el tercero *A. jamaicensis* (hembra y macho) y *A. lituratus* (macho), el cuarto a *D. phaeotis*, el quinto a *S. lilium* (hembra) y el sexto a *S. lilium* (macho). Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*. 40

Figura. 17. Regresión entre la forma del ala y el tamaño del centroide ($r = -0.0490$, $Z = -0.5724$, $p = 0.7164$). 41

Figura. 18. Grupos morfológicos de los murciélagos estudiados obtenidos a partir de morfometría geométrica (lado izquierdo), y los obtenidos a partir de morfometría tradicional (lado derecho). ... 42

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Medidas lineales y áreas alares obtenidas de las fotografías para cada individuo. 19

Tabla 2. Descripción de la ubicación de las marcas, curvas, abanicos y los puntos que dan escala. 24

Tabla 3. Individuos capturados por especie de murciélago, gremio trófico y sexo. Donde Arjam= *Artibeus jamaicensis*, Arhir= *Artibeus hirsutus*, Arlit= *Artibeus lituratus* y Stlil= *Sturnira lilium*, Depha= *Dermanura phaeotis*, Moruf= *Molossus rufus* y Prcen= *Promops centralis*. 28

Tabla 4. Diferencias entre hembras y machos de las especies de murciélagos para las variables morfológicas y los índices alares de acuerdo al PERMANOVA. Arhir= *Artibeus hirsutus*, Arjam= *Artibeus jamaicensis*, Arlit= *Artibeus lituratus* y Stlil= *Sturnira lilium*. *= Diferencia estadísticamente significativa (para un nivel de significancia $\alpha = 0.05$). 29

Tabla 5. Diferencias entre las especies de murciélagos para la carga alar y la relación de aspecto con la prueba de Tukey. Donde Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus*

lituratus (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*. 31

Tabla 6. Descripciones alares por especie de murciélago a partir de los índices alares con su fotografía respectiva. 33

Tabla 7. Datos estadísticos básicos por especie de murciélago estudiado. Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*. 37

ÍNDICE DE ANEXO

Anexo 1. Estadísticas básicas por especie para cada variable. 53

RESUMEN

En estudios de morfometría tradicional aplicados a murciélagos se reconocen tres medidas principales: masa corporal, envergadura y área alar. De estas variables se derivan la carga alar y la relación de aspecto que describen el tamaño y la forma de las alas. A pesar de considerarse independientes de la masa corporal, se ha señalado la influencia del tamaño sobre las variables lineales; por ejemplo, el incremento de la relación de aspecto y la carga alar con el aumento de la masa corporal y la envergadura. En contraste se propuso abordar el estudio de las formas biológicas a partir de la morfología cuantitativa (morfometría geométrica), que recupera la información relativa a la geometría de los objetos y permite visualizar los cambios morfológicos. Por lo tanto el presente trabajo tuvo como finalidad caracterizar y comparar los grupos morfológicos obtenidos a partir de la morfometría tradicional con los obtenidos por la geométrica y analizar las posibles implicaciones ecológicas en las poblaciones de siete especies de murciélagos (cinco frugívoras y dos insectívoras) presentes en la zona metropolitana de Guadalajara, Jalisco.

Los grupos morfológicos obtenidos a partir de los dos métodos fueron diferentes; la morfometría tradicional no separa a las especies del gremio trófico frugívoro, en cambio la morfometría geométrica sí logra diferenciarlas. La morfometría tradicional distinguió tres grupos y la geométrica seis. Dentro de los insectívoros las diferencias se observan en la punta del ala y dentro de los frugívoros en el alargamiento de las falanges dando lugar a una mayor extensión de la membrana alar que proporciona diferentes grados de maniobrabilidad a los individuos. *Dermanura phaeotis* presentó, en el proceso de ensanchamiento del ala, el desplazamiento de las falanges del cuarto dedo en sentido contrario que el resto, lo que provoca mayor cercanía del tercer y cuarto dedo. Esto posiblemente ayuda a proporcionar más fuerza en la punta del ala y mayor maniobrabilidad. No se encontró relación del tamaño con el cambio de la forma en los individuos. *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *Sturnira lilium* mostraron diferencias significativas entre hembras y machos para las variables morfológicas y los índices alares.

ABSTRACT

In studies of traditional morphometry applied to bats are recognized three main measures: body mass, wingspan and wing area. These variables are derived from the wing loading and the aspect ratio that describe the size and shape of the wings. Despite viewed as independent of the body mass, it has been pointed out the influence of size on the linear variables; for example, the increase of the aspect ratio and the wing loading with the increase of the body mass and the wingspan. In contrast is proposed to tackle the study of biological forms from the quantitative morphology (geometric morphometry), that retrieves the information related to the geometry of the objects and allows you to display the morphological changes. Therefore the present work had as purpose to characterize and compare the morphological groups obtained from the traditional morphometry with those obtained by the geometrical and analyze possible ecological implications in the populations of seven species of bats (five frugivores and two insectivorous) present in the Metropolitan Area of Guadalajara, Jalisco.

The morphological groups obtained from the two methods were different; the traditional morphometry does not separate the species of the trophic guild frugivore, in contrast the geometric morphometry identify differences. The traditional morphometry distinguished three groups and the geometrical six. Within the insectivorous differences are observed in the tip of the wing and within the fruit bats in the elongation of the phalanges giving rise to a greater extension of the membrane alar that provides different degrees of manoeuvrability to individuals. *Dermanura phaeotis* presented, in the process of broadening the wing, the displacement of the phalanges of the fourth finger in the opposite direction than the rest, which causes greater proximity of the third and fourth finger. This may help to provide more strength in the tip of the wing and greater maneuverability. No relationship of size with shape change was found in individuals. *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* and *Sturnira lilium* showed significant differences between females and males for morphological variables and wing index.

INTRODUCCIÓN

El tamaño y la forma son características fundamentales para distinguir especies o para entender cómo funcionan los organismos (Birch 1997). En estudios de morfometría tradicional aplicados a murciélagos se reconocen tres medidas principales: masa corporal, envergadura y área alar. De estas variables se derivan la carga alar y la relación de aspecto, que se consideran independientes de la masa corporal y describen respectivamente, el tamaño y la forma de las alas (Norberg 1981, 1998; Aldridge y Rautenbach 1987; Norberg y Rayner 1987; Arita y Fenton 1997).

En los murciélagos se considera que la forma y tamaño de las alas influyen en el hábito de forrajeo; los que tienen alas más estrechas y largas pueden alcanzar un vuelo alto y mayor velocidad, por lo tanto cazan su alimento en vuelo activo. Aquellos individuos con alas más anchas, cortas y con puntas redondeadas logran aplicar la fuerza necesaria para arrancar los frutos de los árboles y transportar el alimento hasta su sitio de percha. Los que presentan alas anchas, cortas y puntas bien definidas logran un vuelo estacionario y mayor maniobrabilidad para obtener su alimento (Vaughan 1970; Norberg 1981; Rayner 1981; Norberg y Rayner 1987; Crome y Richards 1988; Heller y Helversen 1989; Findley 1993; Kingston *et al.* 2000; Stockwell 2001).

Estudios recientes a partir de morfometría tradicional, muestran la formación de grupos morfológicamente distintos al graficar la relación de aspecto y la carga alar de cada especie de murciélago (Norberg 1998). Sin embargo, se ha señalado la influencia del tamaño sobre las variables lineales (Findley *et al.* 1972; Toro *et al.* 2010); por ejemplo, el incremento de la relación de aspecto y la carga alar con el aumento de la masa corporal y la envergadura (Hodgkison *et al.* 2004; Hixon *et al.* 2012).

Este efecto del tamaño corporal en los estudios biométricos ha sido un tema de preocupación (Toro *et al.* 2010), por lo que en el marco de la morfometría tradicional se propusieron métodos para su corrección, que no fueron del todo satisfactorios debido a la disparidad de sus resultados (Jungers *et al.* 1995). Es entonces cuando se propone abordar el estudio de las formas biológicas a partir de la morfología cuantitativa (morfometría

geométrica), que recupera la información relativa a la geometría de los objetos y permite visualizar los cambios morfológicos. De esta manera se analiza la forma, independiente de aquellos componentes que no definen la geometría intrínseca del objeto (Toro *et al.* 2010).

La geometría de la estructura se puede capturar como contornos o hitos («landmarks»), básicamente siguiendo tres pasos: 1) obtención de los datos, 2) obtención de la información que describe la forma “pura” o «shape» y 3) análisis exploratorios y confirmatorios de covariación de la forma (Toro *et al.* 2010).

Por lo tanto, el presente trabajo tiene como finalidad caracterizar y comparar los grupos morfológicos obtenidos a partir de la morfometría tradicional y la geométrica y analizar las posibles implicaciones ecológicas. Además, la aplicación de los dos métodos morfométricos no solo nos ayuda a entender la relación de los individuos con el hábitat y sus conductas de forrajeo, también da la oportunidad de definir el método más preciso para la obtención de la forma.

ANTECEDENTES

La búsqueda de la relación del tamaño y la forma de las alas con la obtención del alimento en murciélagos comenzó con comparaciones entre músculos, huesos y membranas alares (Vaughan 1959; Struhsaker 1961). Fueron Norberg y Rayner (1987) quienes establecieron las bases del análisis de la morfología alar y la aplicación de los índices alares. Ellos basaron su investigación en datos obtenidos de literatura y en especímenes preservados en museos.

A pesar de la trascendencia de los índices alares, se ha considerado que las medidas morfológicas de murciélagos utilizadas en los análisis presentan una fuente de error influenciada por el tipo de espécimen utilizado, o la forma de obtención de los datos, debido a que las medidas registradas de individuos preservados en museos podrían no ser equivalentes a las mismas medidas en animales vivos. A este respecto, Bininda-Emonds y Russell (1993) realizaron un trabajo en donde se compararon los valores de área alar, envergadura, masa, relación de aspecto y carga alar de *Myotis lucifugus* vivos contra individuos preservados en fluidos. Encontraron diferencias significativas entre individuos vivos y los valores reportados por Norberg y Rayner (1987) con base en especímenes de colección, por lo que concluyeron que los valores obtenidos a partir de individuos vivos son más confiables.

Por otro lado, se han propuesto diferentes técnicas para obtener las medidas alares de los murciélagos, por ejemplo, tomar el trazo del ala derecha (Hartman 1963; Isaac y Marimuthu 1997; Hodgkison *et al.* 2004; Vaughan *et al.* 2004; Moreno *et al.* 2006) o izquierda (Bininda-Emonds y Russell 1992) sobre un papel, o la toma de una fotografía digital del ala derecha y procesamiento en programas especializados (Birch 1997; Schmieder *et al.* 2015). Estas diferencias en la obtención de las medidas alares dificulta la comparación de los resultados (Schmieder *et al.* 2015).

Para el análisis de los índices alares, se han comparado la relación de aspecto y la carga alar de cada especie de murciélago con el fin de visualizar grupos morfológicamente

distintos (Norberg 1998; Hodgkison *et al.* 2004; Hixon *et al.* 2012). Asimismo, se observó que estas variables incrementaron con relación a la masa corporal y a la envergadura (Hodgkison *et al.* 2004).

En murciélagos europeos se observaron especies que mostraron una morfología alar similar, pero que difirieron significativamente en tamaño, o por el contrario, se encontraron diferencias en la forma de las alas en las especies con tamaños similares, por lo que se argumenta que tanto el tamaño como la forma desempeñan un papel importante para la separación del nicho entre las especies (Dietz *et al.* 2006). Un ejemplo es *Lasiurus cinereus* y *L. borealis*, dos especies que son morfológica y aerodinámicamente distintas, lo que puede explicar su coexistencia alrededor de los lagos de Canadá durante la temporada de gestación y lactancia, aun cuando ambas especies se alimentan de insectos voladores (de la Cueva 1996).

Schmieder *et al.* (2015), compararon los resultados obtenidos a partir de la morfometría tradicional y la geométrica de 76 individuos similares en tamaño, pertenecientes a cinco especies del mismo género de murciélagos europeos. Para la morfometría tradicional aplicaron los índices alares propuestos por Norberg (1981). Para la morfometría geométrica utilizaron 17 marcas y solamente tomaron en cuenta puntos anatómicos de la parte derecha del ala, pata y uropatagio, sin tomar en cuenta las curvas del ala. Concluyeron que la morfometría geométrica proporcionó mejor discriminación de las especies; sin embargo, la tendencia en la variación de la forma interespecífica se asocia con el tamaño, lo que interpretan como un patrón evolutivo de alometría.

OBJETIVO

Comparar los grupos morfológicos obtenidos a partir de la morfometría tradicional y la morfometría geométrica y analizar las posibles implicaciones ecológicas.

HIPÓTESIS

Las características alares obtenidas con morfometría geométrica son diferentes de las obtenidas con morfometría tradicional, entonces, la agrupación morfológica de las especies a partir de la morfometría tradicional es diferente de la agrupación morfológica obtenida a partir de la aplicación de la morfometría geométrica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Zona Metropolitana de Guadalajara (ZMG) se localiza en la parte central del estado de Jalisco (Fig. 1) y comprende una superficie de 6,134 km². Es la segunda región urbana más poblada con 7, 498, 514 habitantes, después de la Zona Metropolitana del Valle de México. Los municipios que integran la ZMG son San Pedro Tlaquepaque, Tonalá, Tlajomulco de Zúñiga, El Salto, Juanacatlán, Ixtlahuacán de los Membrillos, Zapopan y Guadalajara; los dos últimos son los más grandes en tamaño y número de habitantes (INEGI 2010).

Las especies arbóreas más abundantes en la ZMG son *Pinus devoniana*, *Quercus resinosa*, *Q. castanea*, *Spathodea campanulata*, *Jacaranda mimosifolia*, *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus globulus*, *Liquidambar orientalis*, *Fraxinus uhdei*, *Salix humboldtiana*, *Delonix regia* y *Ficus benjamina* (INEGI 2010).

El municipio de Guadalajara se encuentra a 1,567 m s.n.m., presenta un clima predominante templado subhúmedo con lluvias en verano y la primavera es la estación más seca y cálida. La temporada de lluvias tiene lugar entre finales de mayo y principios de octubre, con una precipitación anual de 924.7 mm. La temperatura media anual es de 21.2 °C, con una máxima de 27 °C y una mínima de 11.9 °C (INEGI 2010).

En el municipio de Zapopan el clima predominante es templado subhúmedo, con inviernos y primaveras secos. La temperatura media es de 23.5 °C, con una máxima de 35 °C y una mínima de 5.4 °C. La precipitación media anual es de 906.1 mm y llueve principalmente entre los meses de junio a octubre (INEGI 2010).

Sitios de muestreo

Para la captura de los individuos se seleccionaron cinco parques dentro de la ZMG, los cuales fueron Agua Azul, Alcalde, Ávila Camacho y Bosque Los Colomos, que forman parte del municipio de Guadalajara, y el parque Metropolitano de Guadalajara que

pertenece al municipio de Zapopan. Todos los parques cuentan con cuerpos de agua permanentes (Fig. 2).

Parque Agua Azul: se ubica al sur del centro histórico de Guadalajara, con una superficie de 16.8 hectáreas, rodeado por tres avenidas importantes con flujo vehicular constante y una zona habitacional. Se encuentra seccionado en su parte media por la Calzada González Gallo y es unido por un puente. Es utilizado para actividades recreativas de alto alcance por un auditorio (la concha acústica). Las fuentes funcionan como cuerpos de agua constantes. Las especies arbóreas dominantes son *Araucaria* spp., *Bixa orellana*, *Bougainvillea glabra*, *Casuarina equisetifolia*, *Cestrum nocturnum*, *Citrus limon*, *Cnidioscolus multilobus*, *Cupressus lusitanica*, *Delonix regia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Eucalyptus globulus*, *Euphorbia pulcherrima*, *Ficus elastica*, *Ficus retusa*, *Ficus* spp., *Fraxinus uhdei*, *Grevilla robusta*, *Hibiscus rosasinensis*, *Jacaranda mimosaeifolia*, *Jacaranda mimosaeifolia*, *Juglans regia*, *Lagerstroemia indica*, *Magnolia grandiflora*, *Mespilus germánica*, *Persea americana*, *Phoenix dactylifera*, *Pinus devoniana*, *Pistacia mexicana*, *Pithecellobium dulce*, *Prunus salicifolia*, *Psidium guajava*, *Psidium sartorianum*, *Rhododendron* sp., *Tabebuia donnellsmithii*, *Tabebuia rosea*, *Taxodium mucronatum* y *Washingtonia robusta* (INEGI 2010).

Parque Alcalde: ubicado en la zona centro de Guadalajara, cuenta con una superficie de 8.44 hectáreas, se encuentra rodeado por zonas habitacionales y calles con flujo vehicular constante. Cuenta con un lago artificial permanente. La construcción abandonada del túnel para el tren funciona como sitio de percha para los murciélagos. Las especies arbóreas dominantes son *Casuarina equisetifolia*, *Delonix regia*, *Eucalyptus globulus*, *Ficus benjamina*, *Ficus elastica*, *Fraxinus uhdei*, *Jacaranda mimosifolia*, *Persea americana* y *Spathodea campanulata* (Anaya s/a).

Parque Ávila Camacho: ubicado al poniente de la ZMG, con 9.6 hectáreas, está enmarcado por dos avenidas grandes Av. Ávila Camacho y Av. Patria con flujo vehicular constante. Tiene un lago artificial permanente y una explanada acuática. Las especies arbóreas predominantes son *Casuarina commingamiana*, *Eucalyptus globulus*, *Ficus nítida*,

Fraxinus uhdei, *Grevillea robusta*, *Hibiscus elatus*, *Jacaranda mimosifolia*, *Phitecellobium dulce*, *Ricino communis*, *Schinus molle*, *Sphatodea campanulata* y *Washingtonia filifera* (Anaya s/a; INEGI 2010).

Bosque Los Colomos: es considerado un bosque urbano, ubicado en la parte norponiente de Guadalajara y está conformado por 92 hectáreas. Está delimitado por zonas habitacionales y al norte por la Av. Patria que presenta flujo vehicular constante de regular a alto. Es un área hidrológica protegida, que cuenta con cuerpos de agua constante entre ellos dos lagos artificiales. Dentro de su gran masa forestal, las especies arbóreas dominantes son *Casuarina cunninghamiana*, *C. equisetifolia*, *Clethra rosei*, *Eucalyptus globulus*, *Leucaena esculenta*, *Macrocarpa occidentalis*, *Pinus oocarpa*, *P. devoniana*, *Pinus greggii*, *Pithecellobium dulce* y *Salix humboldtiana* (De la Rosa 2012).

Parque Metropolitano de Guadalajara: ubicado en la zona poniente del municipio de Zapopan, con 119 hectáreas y rodeado por zonas habitacionales. Los cuerpos de agua permanentes están representados por dos lagos artificiales, uno de ellos para uso de perros. Los árboles y arbustos presentes corresponden a especies de *Acacia farnesiana*, *Agave spp.*, *Annona muricata*, *Araucaria excelsa*, *Arecastrum romanzoffianum*, *Bougainvillea spectabilis*, *Bursera bipinnata*, *B. kerberi*, *B. multijuga*, *Casimiroa edulis*, *Cassia fistula*, *Casuarina equisetifolia*, *Ceiba pentandra*, *Ceiba speciosas*, *Cestrum nocturnum*, *Citrus aurantium*, *C. limmeta*, *C. limon*, *Cupressus lusitanica*, *C. sempervires*, *Cynodon dactylon*, *Delonix regia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Eucaliptus camaldulensis*, *E. cinerea*, *Ficus benjamina*, *F. carica*, *F. elastica*, *F. insipida*, *F. microcarpa*, *Fraxinus uhdei*, *Ipomea intrapilosa*, *Jacaranda mimosifolia*, *Juglans major*, *Koelreuteria elegans*, *Lagerstroemia indica*, *Magnolia pugana*, *Malva parviflora*, *Nerium oleander*, *Phoenix canariensis*, *Pinus brutea*, *P. cembroides*, *P. devoniana*, *P. douglasiana*, *P. greggii*, *P. maximartinezii*, *P. oocarpa*, *Pithecellobium dulce*, *Prosopis laevigata*, *Psidium guajaba*, *P. artorianum*, *Quercus castanea*, *Q. magnoliifolia*, *Q. virginiana*, *Ricinus comunis*, *Salix bonplandiana*, *Schinus molle*, *Spathodea campanulata*, *Tabebuia chrysantha*, *T. rosea*, *Taxodium mucronatum*, *Thevetia ovata*, *Washingtonia filifera* (INEGI 2010).

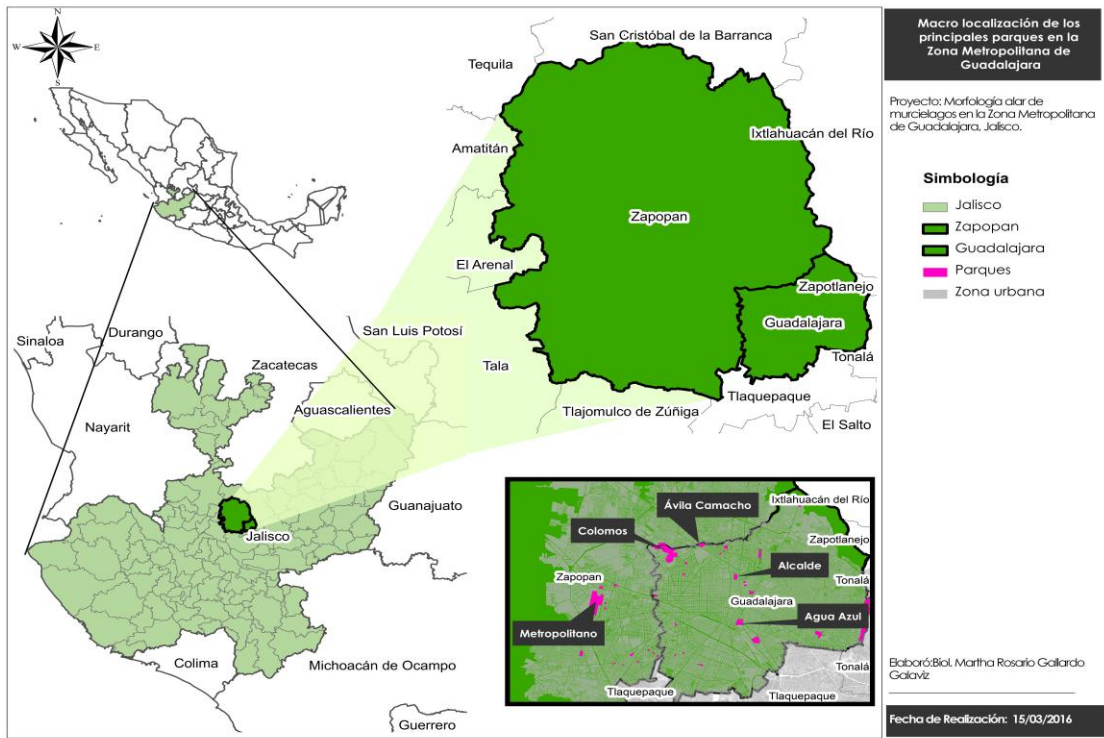


Figura. 1. Carta de macrolocalización de la Zona Metropolitana de Guadalajara y los sitios de estudio.

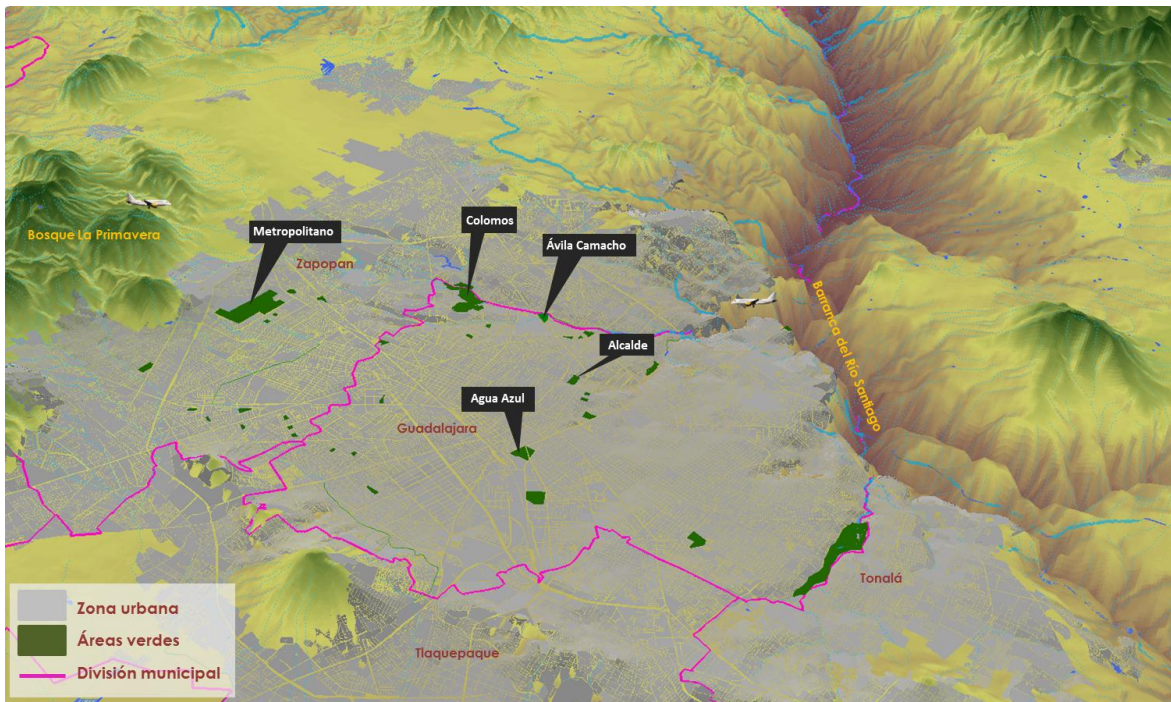


Figura. 2. Localización de los parques estudiados en la Zona Metropolitana de Guadalajara.

Captura de murciélagos

Los muestreos se realizaron de manera mensual de septiembre 2014 a enero 2016. Se usaron seis redes de niebla (12 x 4 m) en cada parque, activas durante cuatro horas a partir del ocaso. Las redes fueron revisadas a intervalos de 30 minutos, los individuos capturados se extrajeron con guantes de carnaza y se colocaron en bolsas de manta individuales para su posterior procesamiento.

Los individuos capturados se determinaron a nivel de especie con la guía de murciélagos de México de Medellín *et al.* (2008) y se tomaron los siguientes datos: antebrazo, con un calibrador vernier marca AutoTech; peso, con una balanza de resorte con precisión de hasta 100 gr marca Capacity, edad relativa, en la que se consideraron las categorías juvenil, subadulto o adulto, basados en la osificación de las falanges (Romero-Almaraz *et al.* 2007); sexo y condición reproductiva. Para esta última, en el caso de los machos se determinaron como activos aquéllos que presentaran testículos escrotados e inactivos aquéllos en los que no se observaron escrotados. En el caso de las hembras se consideraron preñadas, aquéllas en las que se pudo palpar y medir el feto; lactantes cuando al palpar se observó salir leche de las glándulas mamarias; post-lactantes, aquéllas que aun presentaban glándulas mamarias pero no se observó leche; e inactivas, cuando no presentaron ninguna de las características anteriores.

Obtención de fotografías

Las fotografías se tomaron sobre una base de acrílico blanco de 60 x 30 x 8 cm, con una regla de metal pegada a la base, una línea recta marcada a lo largo para dar referencia al acomodo de las alas y una etiqueta de identificación para cada individuo. La altura de la cámara fue de 46 cm en todos los casos para conservar la uniformidad en cada fotografía (Figs. 3-4). Dentro de la base de acrílico se mantuvo encendida una lámpara de luz led de 36 x 7.5 cm para lograr observar claramente las estructuras alares. Los individuos se colocaron boca abajo con las alas extendidas en línea recta perpendicular al cuerpo (procurando mantener la forma del propatagio y alineando el tercer metacarpo de cada ala a la línea trazada), sujetándolos de la parte media de cada antebrazo y ambas patas (Fig. 5). A

cada individuo se le tomaron cuatro fotografías y una vez tomadas las fotografías se liberaron.



Figura. 3. Base de acrílico para la toma de fotografías con la estructura fija para la cámara.



Figura. 4. Toma de fotografía a un murciélago.



Figura. 5. Individuo posado sobre la base de acrílico para la toma de fotografías, con una línea para dar uniformidad y una etiqueta de identificación.

Morfometría tradicional

Las fotografías obtenidas en campo se procesaron en el laboratorio con el uso del programa Image-Pro v6. Se obtuvieron cinco medidas lineales y tres áreas alares, para cada una de las alas; en el caso de la envergadura solo se obtuvo un valor por individuo. En total se registraron 17 variables. Se procesó una fotografía por individuo (Tabla 1, Figs. 6-7).

Tabla 1. Medidas lineales y áreas alares obtenidas de las fotografías para cada individuo.

Medida lineal	Descripción
Longitud del antebrazo (AB , izquierdo y derecho)	Longitud del codo a la muñeca.
Longitud del ala (Lala , izquierda y derecha)	Longitud entre el cuerpo (inicio de la membrana alar) y la punta del ala.
Ancho del ala (Aala , izquierda y derecha)	Longitud de la muñeca a la punta del quinto dedo (el punto más ancho del ala).
Longitud del brazo del ala (Law , izquierdo	Longitud entre el cuerpo y el quinto dedo.

y derecho)	
Longitud de la mano alar (Lhw , izquierda y derecha)	Longitud entre la punta del ala y el quinto dedo.
Envergadura (B)	Longitud de punta a punta de las alas extendidas.

Áreas alares

Área alar (1/2 S , izquierda y derecha)	Área del ala, tomando en cuenta el uropatagio (cuando se presenta), y el área del cuerpo entre las alas, sin tomar en cuenta el área de la cabeza.
Área del brazo alar (Saw , izquierdo y derecho)	Área entre el cuerpo y el quinto dedo.
Área de la mano alar (Shw , izquierda y derecha)	Área entre la punta del ala y el quinto dedo.

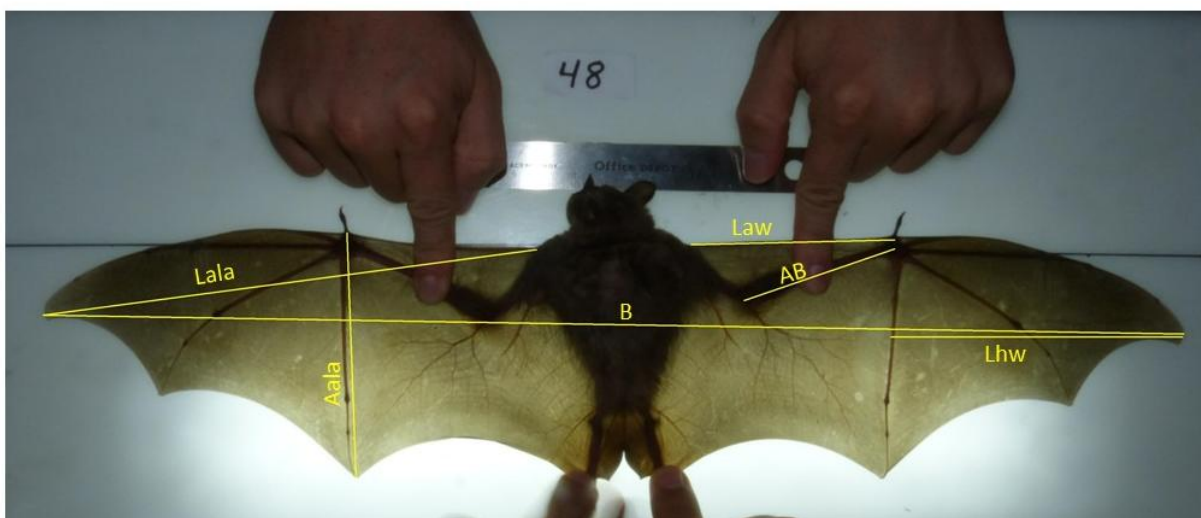


Figura. 6. Medidas lineales analizadas: AB= longitud del antebrazo, Law= longitud del brazo alar, Lhw= longitud de la mano alar, Lala= largo del ala, Aala= ancho del ala y B= envergadura.

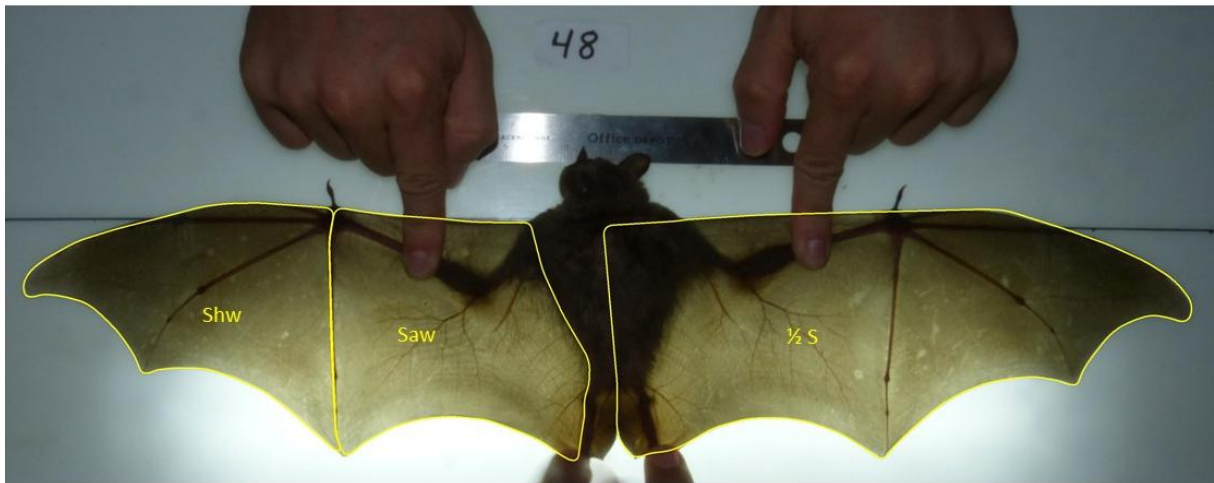


Figura. 7. Áreas alares analizadas: $\frac{1}{2} S$ = área alar, S_{aw} = área del brazo alar y S_{hw} = área de la mano alar.

A partir de las variables anteriores y de la multiplicación del peso por la fuerza gravitacional (9.81 m/s) se obtuvieron los siguientes índices alares, basados en la propuesta de Norberg y Rayner (1987):

Carga alar (wing loading, WL); está relacionada con la presión media que se ejerce en las alas y la capacidad de carga de las alas por centímetro cuadrado. Con este índice se puede describir el tamaño de las alas con la fórmula:

1) $WL = Mg/S$, en donde:

Mg = peso multiplicado por la aceleración gravitacional (9.81 m/s).

S = área alar (suma del área alar izquierda y derecha).

Relación de aspecto (aspect ratio, AR): se utiliza para evaluar el vuelo y el hábitat que usan los murciélagos, a partir de la forma de las alas. Este índice es un indicador de la anchura de las alas, dado por la fórmula:

2) $AR = B^2/S$, en donde:

B = envergadura

S= área alar (suma del área alar izquierda y derecha)

Relación del largo de la punta (Tip length ratio, Ti): es la relación del largo de la mano alar (Lhw) con el largo del brazo (Law), dada por la fórmula:

3) Ti: Lhw/Law para cada ala, en donde:

Lhw= largo de la mano alar

Law= longitud del brazo

Relación del área de la punta (Tip area ratio, Ts): es la relación del área de la mano alar (Shw) con el área del brazo (Saw), dada por la fórmula:

4) Ts: Shw/Saw para cada ala, en donde:

Shw= área de la mano

Saw= área del brazo

Índice de forma de punta (Tip shape index, TI): se considera una medida independiente del tamaño corporal y es determinado por el tamaño relativo de la mano y el brazo del ala. Es un indicador del ángulo y la forma de la punta del ala, independientemente de la longitud de la mano alar. Un índice bajo indica alas puntiagudas y un índice alto indica puntas redondeadas. Está dado por la fórmula:

5) TI: $Ts/(Ti-Ts)$ para cada ala (ver fórmulas 3 y 4).

Morfometría geométrica

En este caso se procesaron cuatro fotografías por cada individuo, con el fin de medir el error metodológico.

Selección y digitalización de marcas (landmarks)

La geometría de las estructuras se captura como contornos o marcas (“landmarks”). Los aspectos básicos para la ubicación de las marcas son la consistencia, la repetibilidad y se localizan en la intersección de estructuras. Con el programa tpsDig v. 14 se ubicaron las

marcas en puntos anatómicos de las alas. Las semi marcas (“semilandmarks”) capturan la información de las curvas. Las guías para la ubicación de las semi marcas fueron dos abanicos y un peine en cada ala y se ubicaron con el programa MakeFan v. 6 (Fig. 8). En total se utilizaron 14 marcas y 13 semi-marcas para cada ala y dos marcas para indicar la escala de tamaño en los análisis (Figs.9 y 10 y Tabla 2).

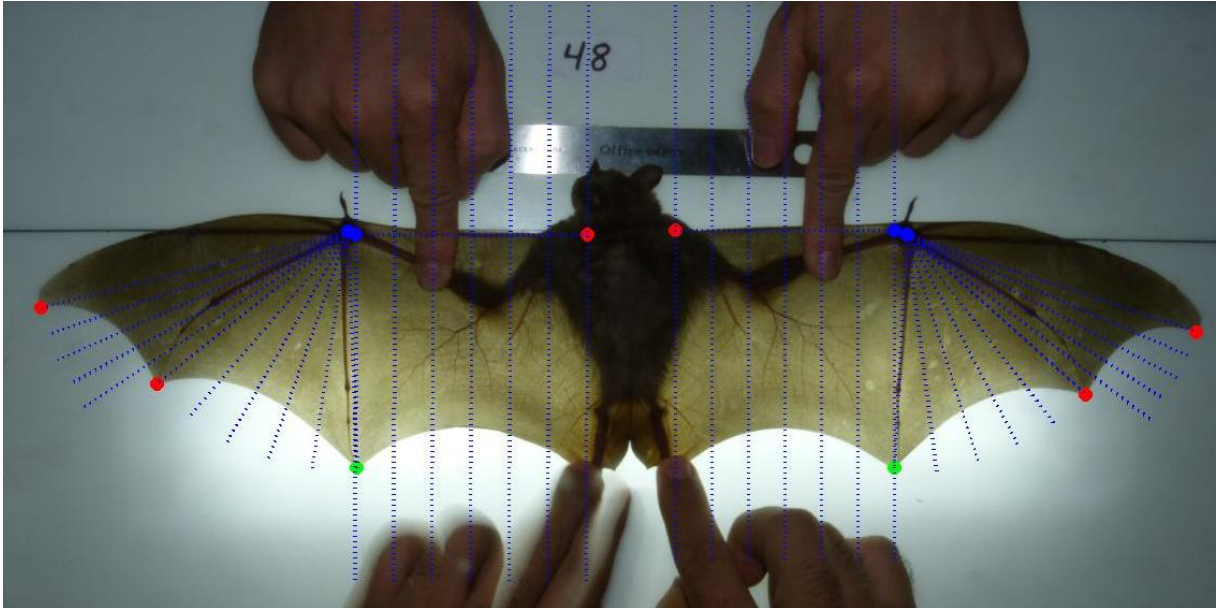


Figura. 8. Ubicación de dos abanicos y dos peines para la localización de las semi marcas.

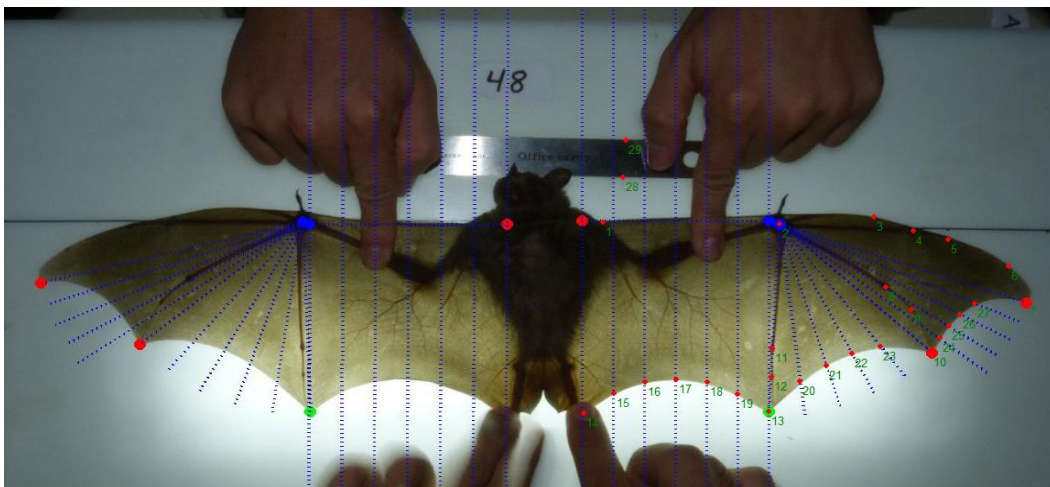


Figura. 9. Ubicación de marcas y semi marcas en el ala derecha.

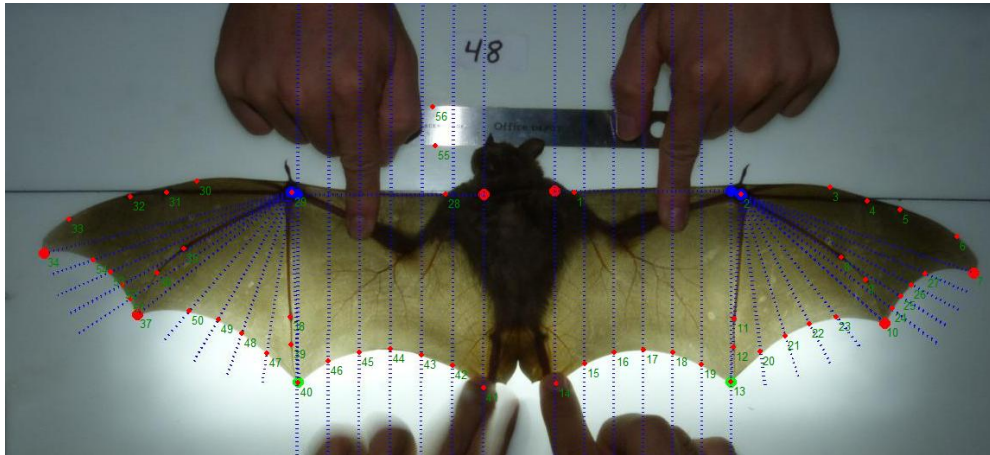


Figura. 10. Ubicación de todas las marcas y semi marcas en las dos alas del murciélago y dos marcas en la regla para indicar la escala.

Tabla 2. Descripción de la ubicación de las marcas, curvas, abanicos y los puntos que dan escala.

No. de marca	Descripción de la ubicación
1	Unión del propatagio y el cuerpo
2	Unión de carpales en la muñeca
3	Final de la última falange del dedo índice
4	Unión del metacarpo con la primera falange del dedo medio
5	Punto de unión de la primera con la segunda falange del dedo medio
6	Punto de unión de la segunda con la tercera falange del dedo medio
7	Final de la tercera falange del dedo medio (punta del ala)
8	Unión del metacarpo con la primera falange del dedo anular
9	Punto de unión de la primera con la segunda falange del dedo anular
10	Final de la tercera falange del dedo anular

11	Unión del metacarpo con la primera falange del dedo meñique
12	Punto de unión del final de la primera con la segunda falange del dedo meñique
13	Final de la tercera falange del dedo meñique
14	Unión del plagiopatagio con la pierna
15, 16, 17, 18, 19	Curva del plagiopatagio. Inicia en la unión del plagiopatagio con la pierna y termina en la punta del dedo meñique
20, 21, 22, 23	Curva que inicia en la punta del dedo meñique y termina en la punta del dedo anular.
24, 25, 26, 27	Curva que inicia en la punta del dedo anular y termina en la punta del dedo medio.
55, 56	Inicio y fin del ancho de la regla (19.27 mm)

Superposición de configuraciones de marcas (landmarks)

Con ayuda del programa CoordGen v8 se realizó la superposición de configuraciones de marcas mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA) (Bookstein 1991; Zelditch *et al.* 2012). A través de este se eliminaron los efectos del tamaño, posición y orientación, y se alinearon todos los individuos preservando exclusivamente sus diferencias en forma.

Análisis de datos

Morfometría tradicional

Con el fin de determinar si existían diferencias entre las hembras y los machos en las variables morfológicas y los índices alares se utilizó un análisis de PERMANOVA en el programa Primer v6. Se obtuvieron datos estadísticos descriptivos (promedio, mínimo, máximo y desviación estándar) por variable para cada especie y se buscaron diferencias estadísticas de las variables y los índices alares entre las especies mediante pruebas de ANOVA y Kruskal-Wallis con el programa SigmaPlot 11.0, seguidos de su respectiva prueba de comparaciones múltiples cuando se encontraron diferencias significativas.

La formación de los grupos morfológicos se realizó con un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) basado en distancias euclidianas y tomando en consideración la propuesta de Norberg (1998) de realizar una gráfica de dispersión de puntos entre la carga alar (WL) y la relación de aspecto (AR) en el programa PAST v. 2.17C.

Morfometría geométrica

Se efectuó un análisis de láminas de placa delgada o thin-plate spline (Bookstein 1989, 1991; Klingenberg 2013) para representar gráficamente los cambios de forma mediante retículas de deformación, así como para descomponer dichos cambios en sus deformaciones parciales (partial warps) y usar esos valores en análisis subsecuentes.

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) para evaluar la variación de los individuos estudiados, reconocer patrones de ordenación de dicha variabilidad e identificar los puntos del ala que presentaran mayor variación.

Se aplicó un análisis de variables canónicas (CVA por sus siglas en inglés) para probar la separación entre las especies e identificar los cambios morfológicos que mejor las discriminan. Del resultado del análisis se definieron los grupos morfológicos observados.

Para el análisis de forma en relación al tamaño se llevó a cabo un análisis de regresión lineal múltiple entre la configuración de las marcas y el tamaño del centroide.

Todos los análisis se desarrollaron en el paquete Integrated Morphometrics Package (IMP v. 8).

RESULTADOS

Muestreo de murciélagos

En los muestreos realizados de septiembre 2014 a enero 2016 se capturó un total de 151 individuos pertenecientes a siete especies, dos familias y dos gremios tróficos; cuatro frugívoras y dos insectívoras. No se fotografiaron a las hembras preñadas para evitar lastimarlas y tampoco se tomaron en cuenta para el análisis aquellas fotografías en las que no se logró el correcto acomodo de los individuos que no dejaron de moverse (Tabla 3). Por lo tanto, se procesó un total de 139 fotografías para la morfometría tradicional y 560 para la geométrica.

Dentro de los frugívoros la especie con mayor número de capturas fue *Artibeus jamaicensis* con 40 individuos, 30 hembras y 10 machos. En el caso de los insectívoros solo se capturaron dos especies, para *Molossus rufus* tres individuos, dos hembras y un macho, y *Promops centralis* con una hembra y un macho (Tabla 3).

Tabla 3. Individuos capturados por especie de murciélago, gremio trófico y sexo. Donde Arjam= *Artibeus jamaicensis*, Arhir= *Artibeus hirsutus*, Arlit= *Artibeus lituratus* y Stlil= *Sturnira lilium*, Depha= *Dermanura phaeotis*, Moruf= *Molossus rufus* y Prcen= *Promops centralis*.

Nombre científico	Número de individuos	Número de individuos por sexo	
		♀	♂
Frugívoros			
Familia Phyllostomidae			
<i>Artibeus jamaicensis</i> (Arjam)	40	30	10
<i>Artibeus hirsutus</i> (Arhir)	33	13	20
<i>Artibeus lituratus</i> (Arlit)	33	8	25
<i>Sturnira lilium</i> (Stlil)	26	9	17
<i>Dermanura phaeotis</i> (Depha)	2	2	0
Insectívoros			
Familia Molossidae			
<i>Molossus rufus</i> (Moruf)	3	2	1
<i>Promops centralis</i> (Prcen)	2	1	1

Morfometría tradicional

No se capturó ningún juvenil durante el muestreo, por lo que no se presenta aquí separación entre categoría de edades. Se encontraron diferencias significativas entre hembras y machos para las variables morfológicas y los índices alares de *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *Sturnira lilium*, por lo que se analizaron por separado (Tabla 4). *Dermanura phaeotis* solo presenta hembras, *Molossus rufus* dos hembras y un macho y *Promops centralis* una hembra y un macho por lo que no se pudieron probar diferencias entre sexos. Finalmente, *A. hirsutus* no presentó diferencias significativas entre sexos.

Tabla 4. Diferencias entre hembras y machos de las especies de murciélagos para las variables morfológicas y los índices alares de acuerdo al PERMANOVA. Arhir= *Artibeus hirsutus*, Arjam= *Artibeus jamaicensis*, Arlit= *Artibeus lituratus* y Stlil= *Sturnira lilium*. *= Diferencia estadísticamente significativa (para un nivel de significancia $\alpha = 0.05$).

	Fuente de variación	Df	MS	F	P
Arhir	Sexo	1	61305	2.6098	0.0949
	Residual	44	23490		
	Total	45			
Arjam	Sexo	1	1.6076E5	5.7855	0.0096*
	Residual	44	27786		
	Total	45			
Arlit	Sexo	1	2.0706E5	6.862	0.0039*
	Residual	44	30174		
	Total	45			
Stlil	Sexo	1	49696	4.8465	0.019*

	Residual	44	10254
	Total	45	

Los datos estadísticos descriptivos para las variables y los índices alares de cada especie se muestran en el anexo 1. En promedio, *M. rufus* fue la especie que presentó mayor carga alar (17.925 Nm²) y *D. phaeotis* la menor (11.578 Nm²). Los mayores promedios de relación de aspecto se presentaron en las especies insectívoras *M. rufus* (7.938 Nm²) y *P. centralis* (8.23 Nm²) (Anexo 1).




La carga alar fue estadísticamente diferente entre *S. liliium* (hembra), *A. lituratus* (hembras) y *M. rufus*, *D. phaeotis* mostró diferencias con todas las especies menos con *A. hirsutus*, *A. lituratus* (machos) y *S. liliium* (hembras). La relación de aspecto mostró diferencias entre *D. phaeotis* y todas las especies. Los insectívoros *M. rufus* y *P. centralis* fueron diferentes de todas las especies frugívoras. *Sturnira liliium* (hembras) fue diferente de *A. hirsutus* y *A. jamaicensis* (machos) (Tabla 5).


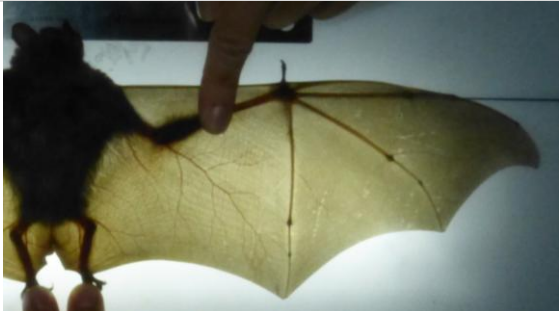


Tabla 5. Diferencias entre las especies de murciélagos para la carga alar y la relación de aspecto con la prueba de Tukey. Donde Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*.

Carga alar										
F=54.95 Df=16.24 p=1.896E-10										
	Arhir	ArjamH	ArjamM	ArlitH	ArlitM	Moruf	Prcen	StlilH	StlilM	Depha
Arhir	0	0.926	0.9972	0.4272	1	0.1184	0.8092	0.944	0.991	0.1592
ArjamH		0	1	0.998	0.9496	0.9112	1	0.1551	1	0.001437
ArjamM			0	0.9365	0.9988	0.6114	0.9986	0.4465	1	0.01144
ArlitH				0	0.4872	0.9998	0.9999	0.0125	0.9692	3.877E-05
ArlitM					0	0.147	0.8535	0.9187	0.9953	0.1288
Moruf						0	0.9756	0.00114	0.7136	1.331E-05
Prcen							0	0.07646	0.9997	0.0004623
StlilH								0	0.3481	0.9293
StlilM									0	0.006612
Depha										0
Relación de aspecto										
F=77.43 Df=14.66 p=9.38E-11										
	Arhir	ArjamH	ArjamM	ArlitH	ArlitM	Moruf	Prcen	StlilH	StlilM	Depha
Arhir	0	0.998	1	0.6862	0.9898	1.249E-05	1.249E-05	0.02059	0.9999	0.02177
ArjamH		0	0.9981	0.9901	1	1.249E-05	1.249E-05	0.2162	1	0.000866
ArjamM			0	0.692	0.9904	1.249E-05	1.249E-05	0.02119	0.9999	0.02116
ArlitH				0	0.998	1.249E-05	1.249E-05	0.8646	0.9586	1.704E-05
ArlitM					0	1.249E-05	1.249E-05	0.3249	1	0.0003488
Moruf						0	0.2553	1.249E-05	1.249E-05	1.249E-05
Prcen							0	1.249E-05	1.249E-05	1.249E-05
StlilH								0	0.1218	1.249E-05
StlilM									0	0.002358

Depha										0
--------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---

Tabla 6. Descripciones alares por especie de murciélago a partir de los índices alares con su fotografía respectiva.

<p><i>Molossus rufus</i></p>	<p><i>Promops centralis</i></p>
	
<p>Carga alar alta, ala estrecha y área de la mano pequeña.</p>	<p>Carga alar baja, ala estrecha y área de la mano grande.</p>
<p><i>Artibeus hirsutus</i></p>	<p><i>Dermanura phaeotis</i></p>
	
<p>Carga alar intermedia, ala estrecha intermedia y área de la mano grande.</p>	<p>Carga alar baja, ala ancha y área de la mano pequeña.</p>
<p><i>Artibeus jamaicensis</i> (hembra)</p>	<p><i>Artibeus jamaicensis</i> (macho)</p>
	
<p>Carga alar alta, ala ancha y área de la mano grande.</p>	<p>Carga alar baja, ala ancha y área de la mano grande.</p>

<i>Artibeus lituratus</i> (hembra)	<i>Artibeus lituratus</i> (macho)
	
<p>Carga alar grande, ala ancha y área de la mano grande.</p>	<p>Carga alar baja, ala ancha y área de la mano pequeña.</p>
<i>Sturnira lilium</i> (hembra)	<i>Sturnira lilium</i> (macho)
	
<p>Carga alar intermedia, ala ancha y área de la mano pequeña.</p>	<p>Carga alar grande, ala ancha y área de la mano grande.</p>

Grupos morfológicos

A pesar de que con el análisis NMDS (Stress= 0) y la gráfica de la carga alar (WL por sus siglas en inglés) y la relación de aspecto (AR por sus siglas en inglés) mostraron los resultados reflejados, el acomodo de las especies es igual. En la gráfica la alta relación de aspecto de las especies insectívoras *M. rufus* y *P. centralis* las separó del resto. La carga alar ordenó a los individuos de las especies frugívoras, desde las más pequeñas a la izquierda hasta las grandes a la derecha. Se observaron tres grupos morfológicos, el primero incluye a *M. rufus* y *P. centralis*, el segundo a *A. hirsutus*, *A. lituratus*, *A. jamaicensis* y *S. lilium* y el tercero a *D. phaeotis*. Solo en el caso de *S. lilium* se observó una separación clara entre hembras y machos (Figs. 11 y 12).

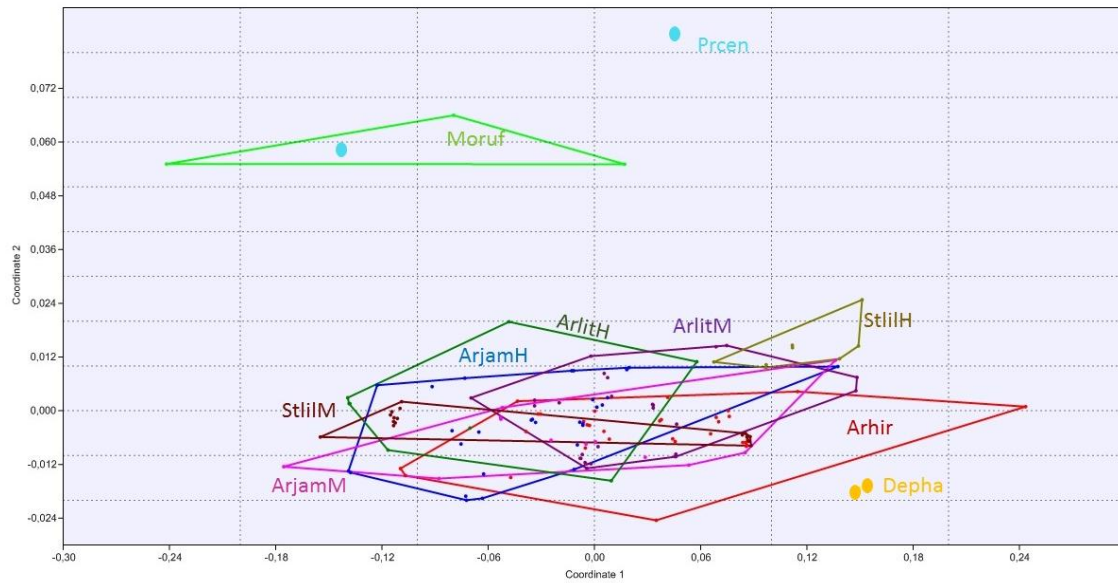


Figura. 11. Resultado del análisis NMS con el que se forman tres grupos morfológicos de las especies de murciélagos. Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*.

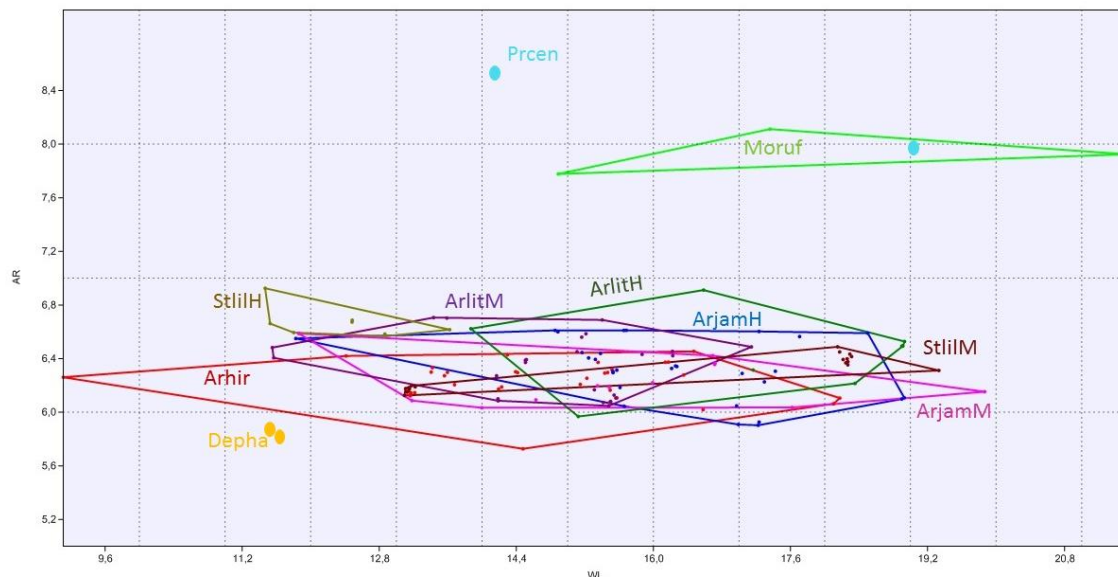


Figura. 12. Carga alar (WL) contra la relación de aspecto (AR), se forman tres grupos morfológicos de especies de murciélagos. Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*.

Morfometría geométrica

Se obtuvieron las estadísticas básicas de tamaño del centroide para cada especie (Tabla 7). Se alinearon todas las marcas de los individuos a través de superposición de Procrustes (Figs. 13-14). El análisis de componentes principales mostró la separación de dos grupos, frugívoros (derecha) e insectívoros (izquierda). El componente principal uno explicó el 42.9% de la variación y está asociado mayormente a alas más anchas y puntiagudas, el componente dos explicó el 11.3% de la variación, y se asocia con el proceso de estrechamiento de las alas y las puntas más redondeadas. El análisis no mostró una separación clara entre las especies frugívoras (Fig. 15).

Del análisis de variables canónicas se obtuvieron ocho variables canónicas significativamente diferentes (CV 1 $p < 2.22045e-16$; CV2 $p < 2.22045e-16$; CV 3 $p < 2.22045e-16$; CV 4 $p < 2.22045e-16$; CV 5 $p < 2.22045e-16$; CV 6 $p < 2.22045e-16$; CV 7 $p = 3.03236e-13$; CV 8 $p = 1.98167e-05$). El análisis permitió diferenciar seis grupos con intervalos de confianza de 95%: el primer grupo incluyó a *M. rufus* y *P. centralis*, el segundo a *A. hirsutus* y *A. lituratus* hembras, el tercero a *A. jamaicensis* hembras y machos y *A. lituratus* machos, el cuarto a *D. phaeotis*, el quinto a *S. liliium* hembras y el sexto a *S. liliium* machos. Se mantuvieron las diferencias en forma para *A. lituratus* y *S. liliium* (Fig. 16).

En el análisis de regresión entre la forma alar y el tamaño no se obtuvo evidencia de relación significativa entre las variables (Fig. 17), obteniéndose un coeficiente de correlación bajo y estadísticamente no significativo ($r = -0.0490$, $Z = -0.5724$, $p = 0.7164$).

Tabla 7. Datos estadísticos básicos por especie de murciélago estudiado. Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*.

Especie	Tamaño medio del centroide	Tamaño mínimo del centroide	Tamaño máximo del centroide	Desviación estándar del tamaño del centroide
Arhir	384.756	321.651	495.924	52.6749
Arjam H	1002.18	1070.02	917.997	41.5509
Arjam M	976.454	1064.99	911.094	50.743
Arlit H	1195.72	1266.04	1128.04	49.1261
Arlit M	1134.92	1201.66	1084.03	33.0683
Depha	265.229	258.886	271.571	8.96954
Stlil H	758.549	778.992	741.834	10.7387
Stlil M	756.232	796.291	720.63	25.2413
Moruf	327.254	312.989	352.643	22.0437
Prcen	417.017	411.236	422.799	8.17625

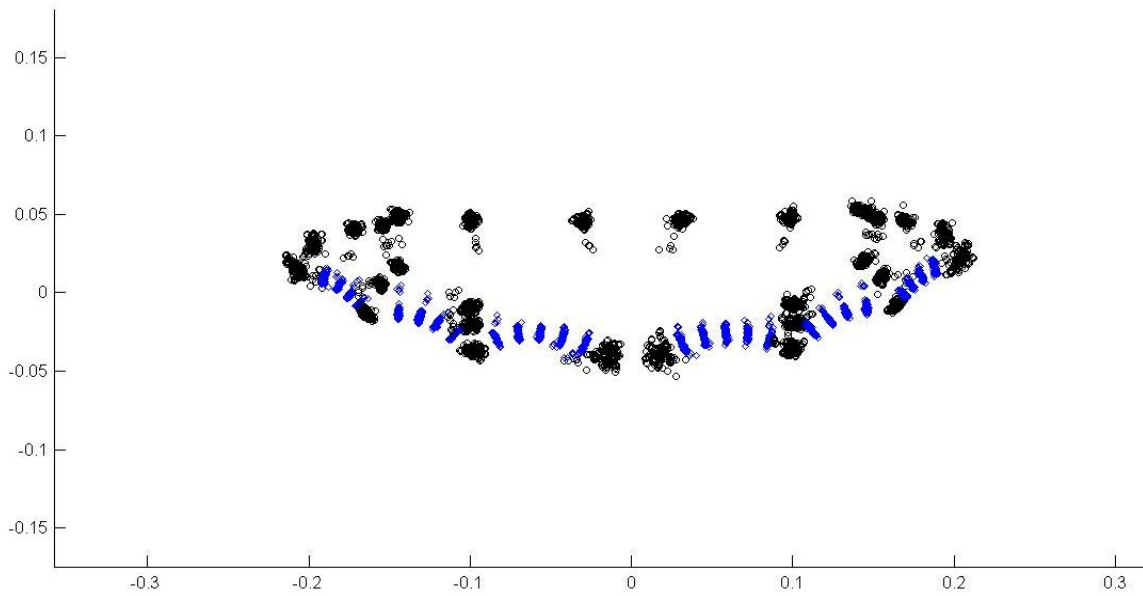


Figura. 13. Superposición de Procrustes de todos los individuos de murciélagos estudiados.

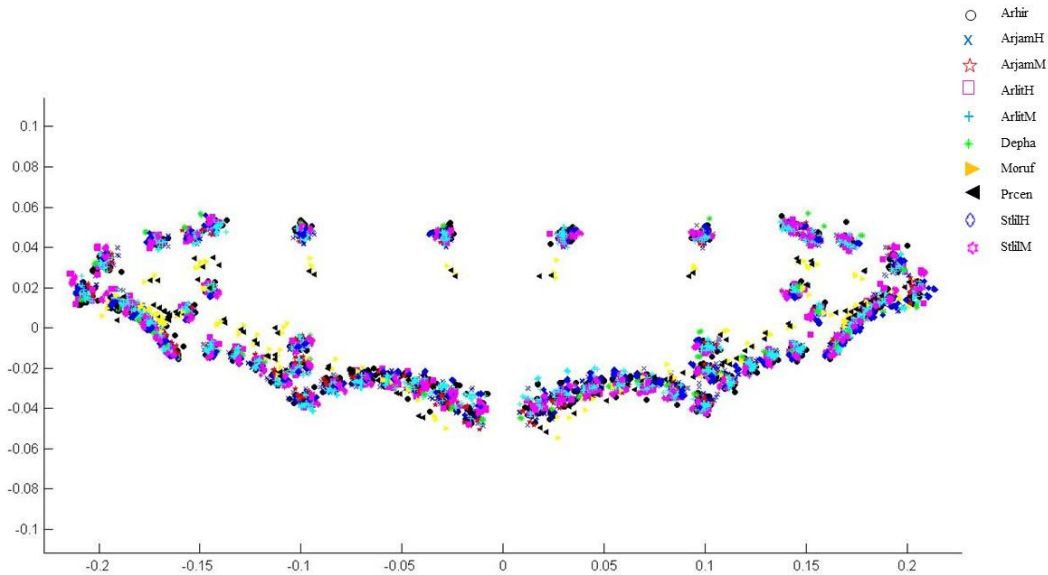


Figura. 14. Superposición de Procrustes de todos los individuos, con la especie de murciélago señaladas. Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*

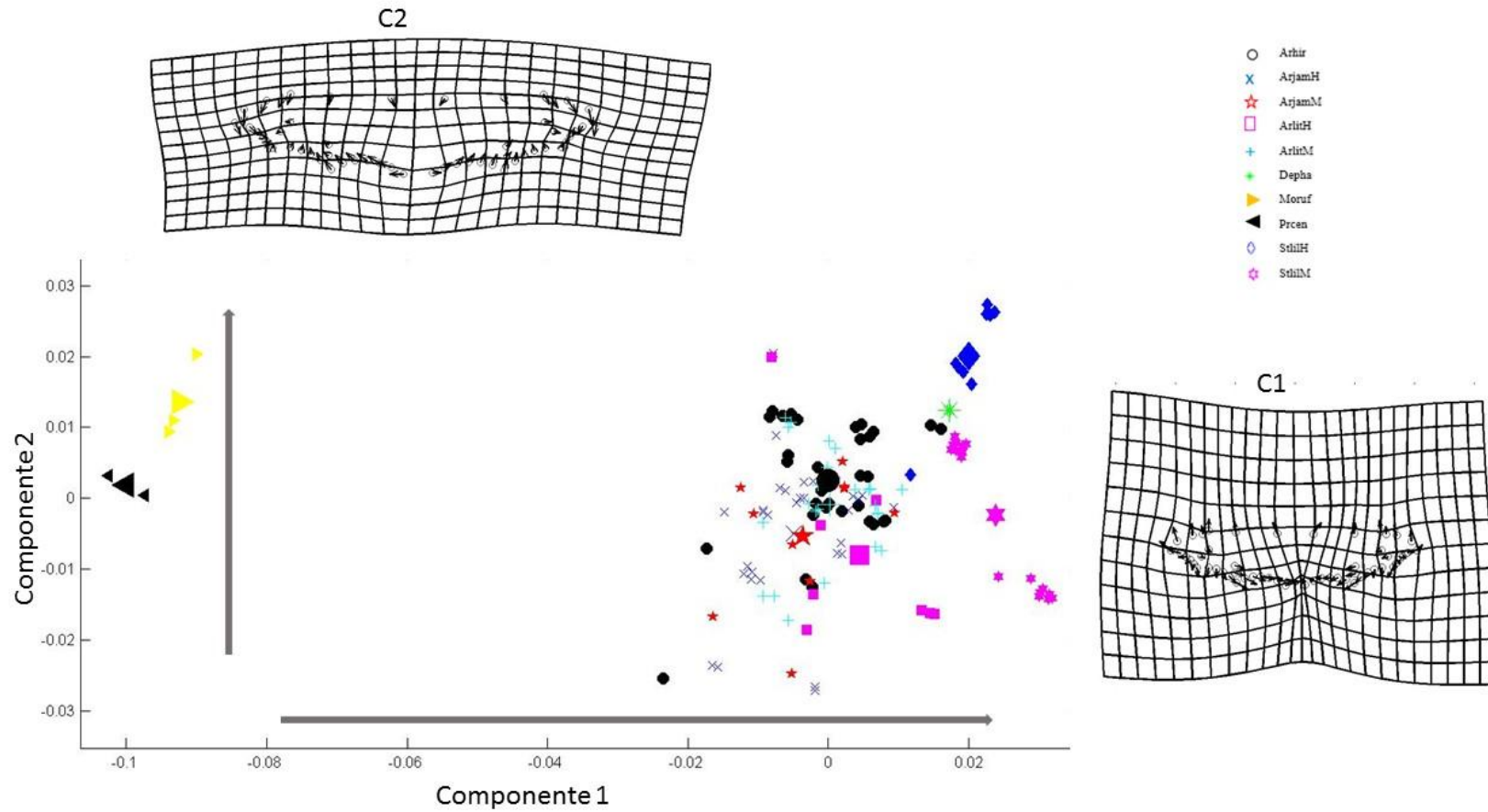


Figura. 15. Análisis de componentes principales. El componente uno, alas más anchas y puntiagudas, explicó el 42.9% de la variación, el componente dos, proceso de estrechamiento de las alas y las puntas más redondeadas, explicó el 11.3% de la variación. Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*.

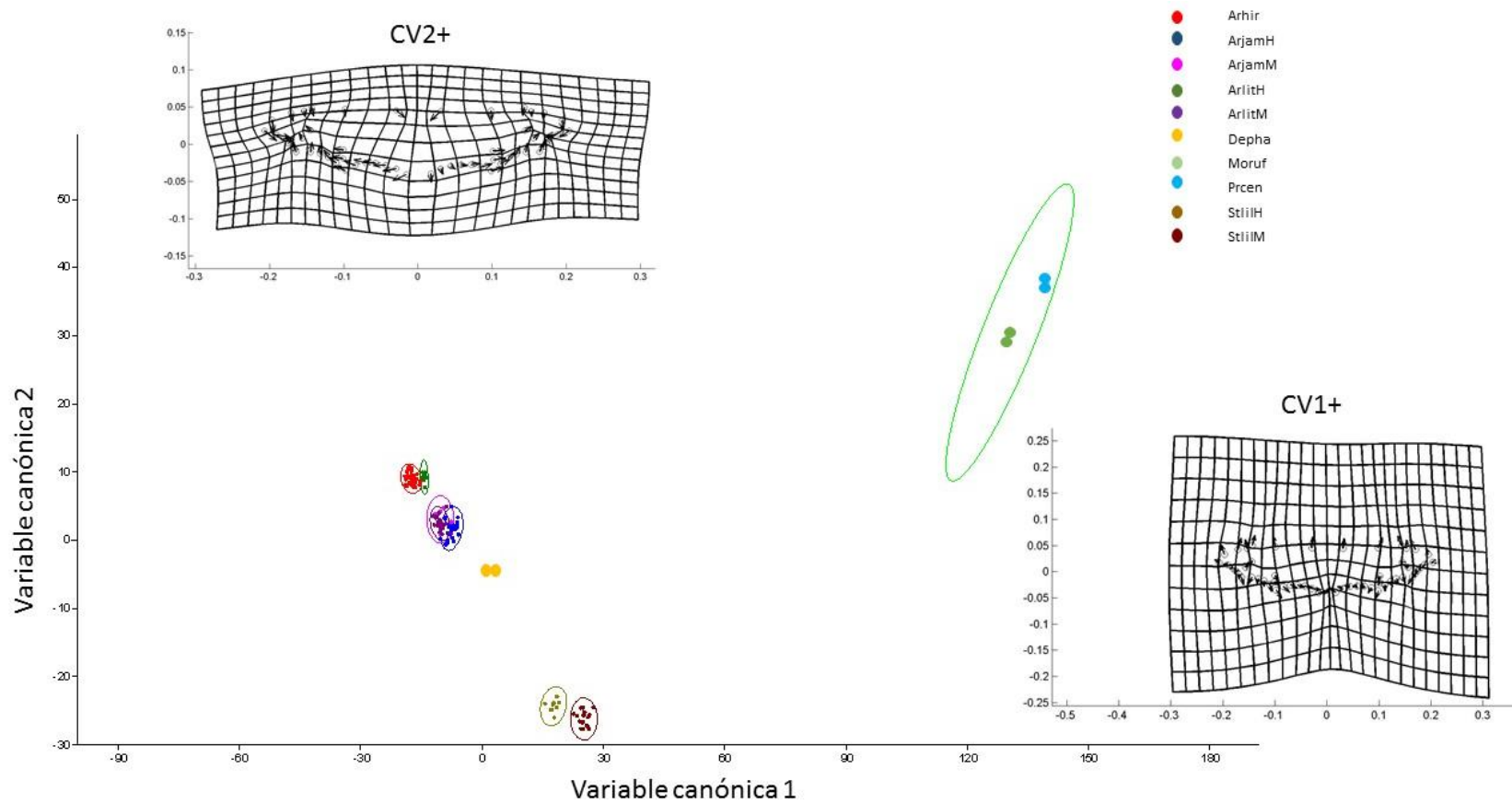


Figura. 16. Análisis de variables canónicas con el que se observaron seis grupos morfológicos. El primero incluyó a *M. rufus* y *P. centralis*, el segundo a *A. hirsutus* y *A. lituratus* (hembra), el tercero *A. jamaicensis* (hembra y macho) y *A. lituratus* (macho), el cuarto a *D. phaeotis*, el quinto a *S. lilium* (hembra) y el sexto a *S. lilium* (macho). Arhir= *Artibeus hirsutus*, ArjamH= *Artibeus jamaicensis* (hembras), ArjamM= *Artibeus jamaicensis* (machos), ArlitH= *Artibeus lituratus* (hembras), ArlitM= *Artibeus lituratus* (machos), Moruf= *Molossus rufus*, Prcen= *Promops centralis*, StlilH= *Sturnira lilium* (hembras), StlilM= *Sturnira lilium* (machos), Depha= *Dermanura phaeotis*.

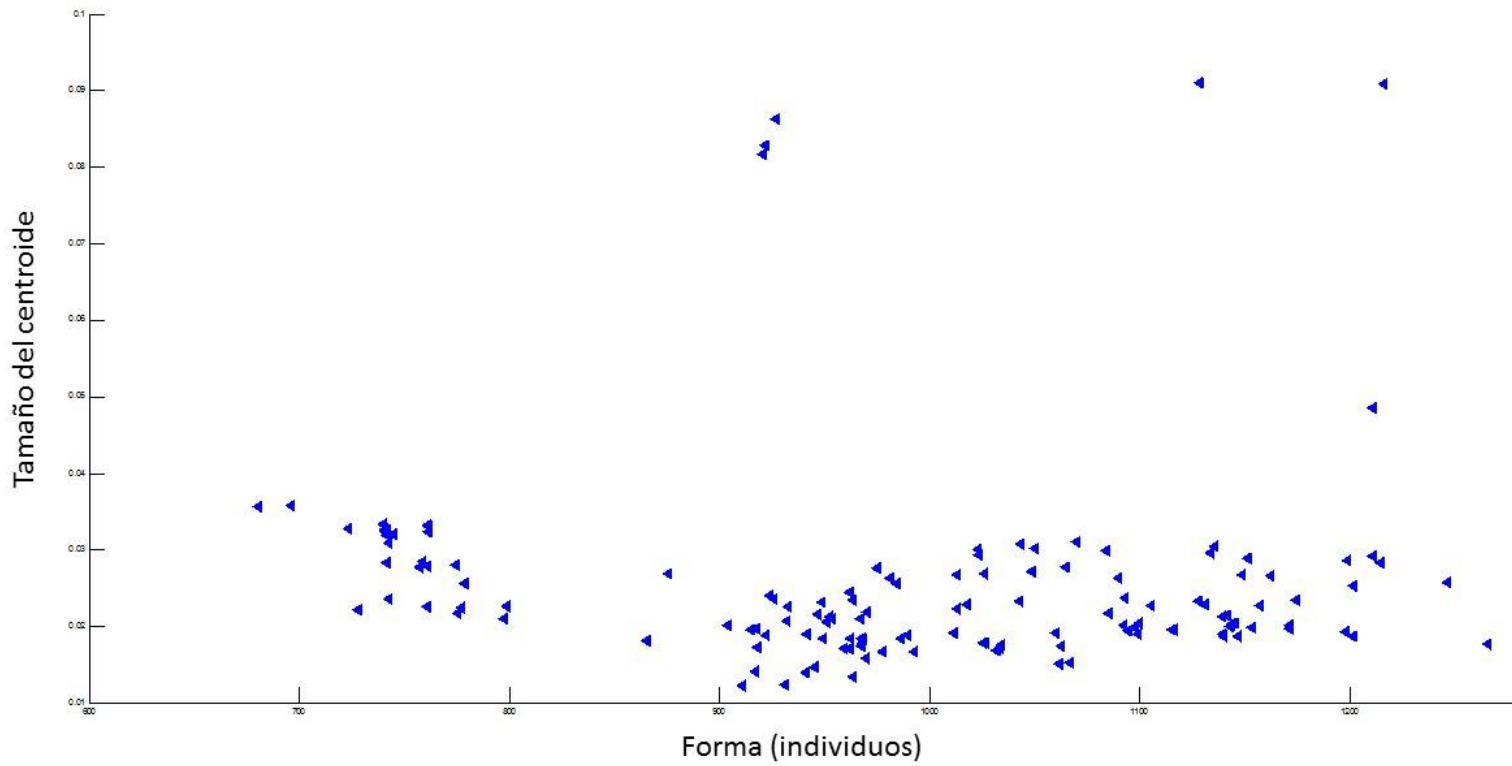


Figura. 17. Regresión entre la forma del ala y el tamaño del centroide ($r = -0.0490$, $Z = -0.5724$, $p = 0.7164$).

Comparación de los grupos morfológicos

Los grupos obtenidos por los dos métodos utilizados coinciden en la separación de *M. rufus* y *P. centralis* como una misma forma y a *D. phaeotis* como una forma distinta del resto. La morfometría tradicional no separó entre las cuatro especies de frugívoros restantes, sin embargo, la morfometría geométrica logró distinguir a los frugívoros, incluso separó entre hembras y machos en el caso de *A. jamaicensis* y *S. lilium* (Figs. 12, 16 y 18).

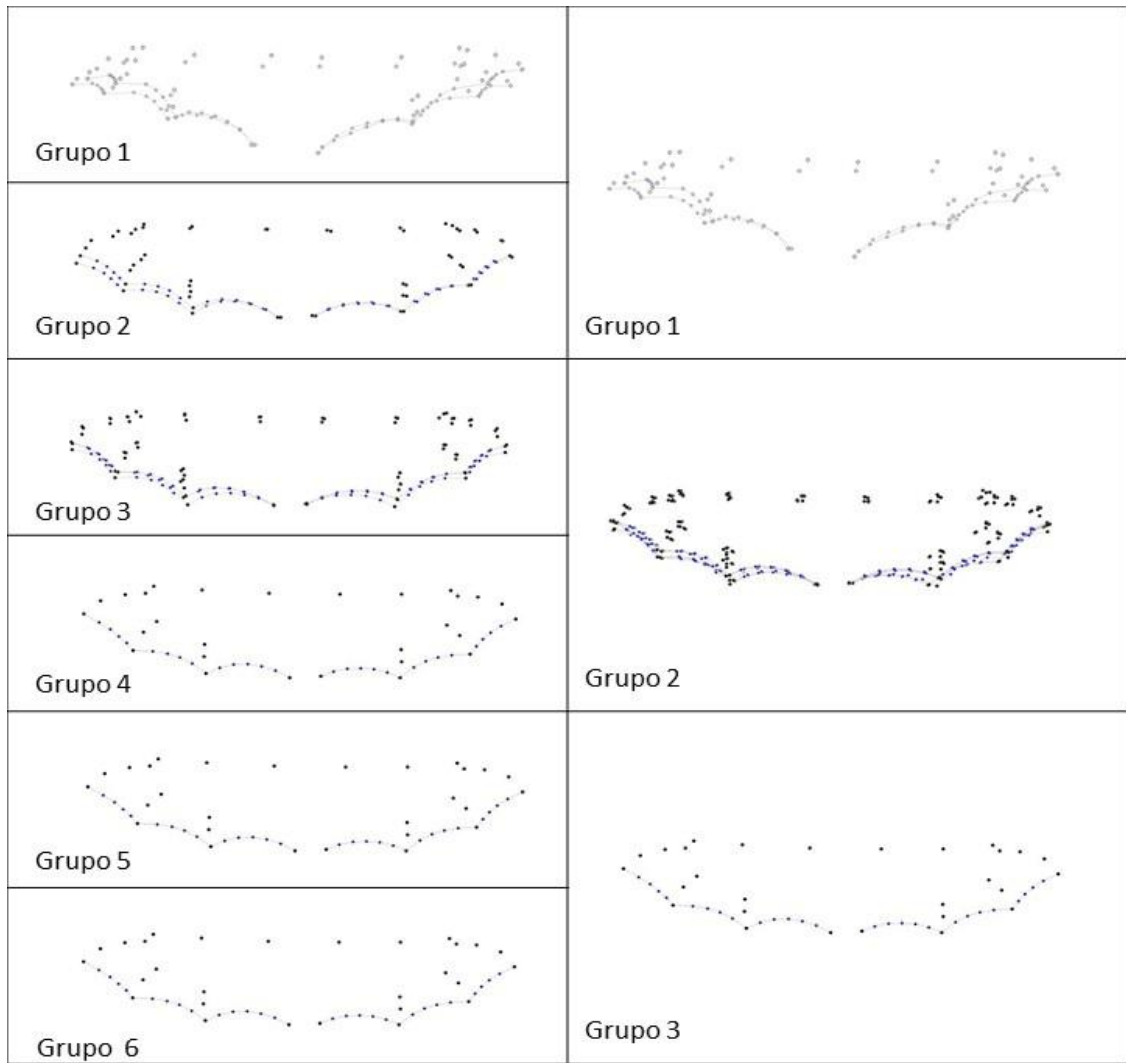


Figura. 18. Grupos morfológicos de los murciélagos estudiados obtenidos a partir de morfometría geométrica (lado izquierdo), y los obtenidos a partir de morfometría tradicional (lado derecho).

DISCUSIÓN

Se esperaba obtener resultados diferentes por la aplicación de métodos diferentes, la morfometría tradicional esconde en sus resultados la influencia del tamaño en los índices alares, el resultado es una proporción entre el peso y la envergadura o el peso y el área de las alas (Hodgkison *et al.* 2004). Los análisis de morfometría geométrica, por ejemplo, las rejillas de deformación, nos permiten observar cómo los componentes del esqueleto de la mano cambian en forma y dónde son más pronunciados los cambios.

Las especies *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *S. lilium* mostraron diferencias significativas entre hembras y machos tanto para las variables morfológicas como para los índices alares, resultados que no se han reportado en otros trabajos para las variables, es posible que el análisis univariado al ser aplicado a cada variable acumule el error y esconda las posibles diferencias entre los individuos de cada sexo (Gallardo 2013).

Como se esperaba, al trabajar con especies provenientes de diferentes familias, tamaños y gremios tróficos los índices alares (carga alar y relación de aspecto) mostraron diferencias significativas entre las especies, resultado que coincide con trabajos previos (Hixon *et al.* 2012), ya que se asocia a los hábitos de forrajeo y conductas de vuelo para cada especie (Norberg 1987). Las descripciones alares de cada especie a partir de tres parámetros: carga alar, relación de aspecto e índice de punta, no permitieron tener claridad en la separación de las características morfológicas, ya que solamente se pudieron describir como alas anchas, intermedias y estrechas o grandes, intermedias y cortas, puntiagudas o redondas. Por lo tanto, más de dos especies podrían coincidir en la descripción y concluiríamos que comparten conductas de forrajeo, de vuelo y habitan el mismo sitio, aunque pertenezcan a gremios tróficos distintos (Gallardo 2013).

El orden de las especies es el mismo si se utiliza un análisis multivariado como el NMDS, que si solo se grafica un índice alar contra otro, lo que demuestra por qué la propuesta de la gráfica trascendió entre distintos trabajos (Norberg 1998; Hodgkison *et al.* 2004; Hixon *et al.* 2012). Además, la configuración de las especies obtenidas en el presente trabajo con ambos análisis aplicados a la morfometría tradicional coincide con reportes

previos (Norberg y Rayner 1987; Norberg 1998, Hodgkison *et al.* 2004; Hixon *et al.* 2012), en los que las especies insectívoras son separadas del resto por las alas estrechas y las especies frugívoras no presentan un patrón claro de segregación, el orden obedece a la carga alar que representa el tamaño de las alas de cada individuo.

La especie frugívora *S. liliium* mantiene el patrón de separación entre hembras y machos en los resultados de ambas gráficas, a pesar de formar parte del mismo grupo en la gráfica de morfometría tradicional (figura 12), los machos presentan mayor carga alar y una configuración de forma diferente en la morfometría geométrica, lo que facilita un vuelo a mayor distancia y tener acceso a más opciones de alimentación y percha, un factor importante en la ZMG, tomando en cuenta la fragmentación de las áreas verdes. La misma fragmentación podría presentar dificultades a las hembras de *S. liliium* al tener menor carga alar, por la necesidad de cargar y transportar a las crías durante la gestación y lactancia, además de poder volar menor distancia que los machos, entonces, tienen menos opciones tanto de alimentación como de percha.

El análisis de componentes principales se utilizó para explicar qué varía más entre las especies, la principal variación se encontró en el estrechamiento o ensanchamiento de las alas y el grado de redondez de las puntas. Como se esperaba y además coincide con reportes previos (Birch 1997; Schmieder *et al.* 2015) el CVA permitió diferenciar cambios en forma entre las distintas especies de frugívoros, por ejemplo, el proceso de ensanchamiento incluye el alargamiento del quinto dedo, acompañado de una media curva hacia el cuerpo de las tres falanges. A pesar de mantener cercanas a las especies insectívoras se observó cómo entre ellas el proceso de estrechamiento termina con las puntas redondeadas más pronunciadas en *M. rufus*, lo que le proporciona mayor maniobrabilidad, y le da oportunidad de cazar en sitios con obstáculos (Norberg 1981; Rayner 1981; Norberg y Rayner 1987; Kingston *et al.* 2000). Lograr definir estas diferencias en forma permitió acercarnos a responder preguntas ecológicas acerca de ¿cómo ciertas especies son encontradas en ciertos hábitats? (Wainwright y Reilly 1994) o ¿cómo diferentes especies con características similares incluso de tamaño pueden coexistir? (Findley 1993).

Las agrupaciones morfológicas con ambos métodos coinciden en la separación de las dos especies insectívoras del resto de especies, sin embargo, la morfometría tradicional no permitió visualizar la tendencia en la variación de la forma entre las dos especies, como se mencionó anteriormente. También coinciden en la separación de *D. phaeotis*, quién fue el frugívoro más pequeño capturado en la ZMG, y su configuración de forma permitió observar que, en el proceso de ensanchamiento de las alas, sus puntas no pierden por completo la curvatura, Esta adaptación podría facilitarle una mayor maniobrabilidad que los frugívoros con alas más puntiagudas, y por lo tanto que pudiera alcanzar los frutos dentro de los árboles. Además, en esta especie el movimiento de las falanges del cuarto dedo se presentó en sentido contrario al resto, lo que genera más cercanía entre el tercer y cuarto dedo, característica que no se observa en el resto de las especies frugívoras, y que posiblemente ayuda a proporcionar más fuerza en la punta del ala y apoya a la maniobrabilidad.

La morfometría tradicional no separó las cuatro especies de frugívoros restantes, lo que lleva a concluir que cientos de individuos de cuatro especies compiten por el mismo sitio de percha, porque tienen la misma capacidad de desplazamiento, la misma fuente de alimento, tamaño y la misma accesibilidad ya que por su configuración de forma pareciera que no pueden alimentarse en espacios con obstáculos. Posiblemente los murciélagos en la ZMG se enfrentarían a un problema de repartición de recursos, podemos sumar a esto la fragmentación antes mencionada de las áreas verdes.

Los frugívoros si fueron separados por la morfometría geométrica en varios grupos, ya que presentaron diferencias en forma, por ejemplo, el grupo dos integrado por *A. hirsutus* y las hembras de *A. lituratus* mostraron el ensanchamiento de las alas y la disminución en la curvatura de las falanges, dando como resultado dedos más rectos, y alas menos puntiagudas, por lo tanto tienen menos membrana alar, lo que disminuye la maniobrabilidad y su capacidad de carga (Norberg 1998).

El grupo tres conformado por *A. jamaicensis*, tanto hembras como machos, y los machos de *A. lituratus*, presentaron un desplazamiento de la segunda falange del quinto

dedo, por lo que no mantienen la misma rectitud que el grupo dos y las puntas son más redondeadas lo que les proporciona mayor membrana alar. Esto se traduce como mejor maniobrabilidad para forrajear en espacios con obstáculos y mayor capacidad de transportar cargas (Norberg 1998). Es decir que pueden acceder a los frutos más pesados, transportarlos por más tiempo y volar mayores distancias que las especies frugívoras del grupo dos. Estas características son importantes al tomar en cuenta la capacidad de dispersión de semillas de este grupo de mamíferos (Norberg 1998).

No se encontró relación entre el cambio en forma de las alas y el tamaño con los análisis de morfometría geométrica, resultados que difieren de lo reportado por Schmieder *et al.* (2015). Ellos trabajaron con cinco especies del mismo género, y concluyeron que a pesar de observar diferencias en forma, estos cambios están asociados al tamaño, además no presentan resultados de las pruebas de esta relación.

CONCLUSIONES

La morfometría geométrica proporcionó un análisis más detallado de la información morfológica de las alas, además de ser independiente del tamaño y permitió hacer inferencias sobre la ecología de los individuos. A través de los resultados de la morfometría geométrica se puede dar un paso hacia la comprensión de la repartición de recursos y el movimiento de las especies de murciélagos en la ZMG. Un siguiente paso podría ser evaluar si el estado de fragmentación de las áreas verdes es un factor negativo para las especies, con base en su forma alar.

- La variación de la forma del ala en los murciélagos de la Zona Metropolitana de Guadalajara está determinada en primer lugar por los hábitos de forrajeo y en segundo lugar por la afinidad taxonómica.
- Las variables morfológicas y los índices alares fueron diferentes entre hembras y machos de las especies *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *Sturnira lilium*.
- Los índices alares fueron diferentes entre las especies.
- Las especies frugívoras no son diferenciadas por la morfometría tradicional.
- La morfometría tradicional separa tres grupos entre las especies.
- La morfometría geométrica identifica seis grupos entre las especies.
- *Molossus rufus* tiene alas con puntas más redondeadas que *Promops centralis* a pesar de compartir el mismo hábito alimentario.
- La falange del cuarto dedo del ala de *Dermanura phaeotis* gira en sentido contrario que el resto y genera mayor cercanía entre el tercer y el cuarto dedo.
- *A. hirsutus* y *A. lituratus* tienen dedos más rectos, alas menos puntiagudas y menor extensión de membrana alar.

- *A. jamaicensis* y los machos de *A. lituratus* tienen puntas más redondeadas y mayor extensión de membrana alar.
- No se encontró relación entre el cambio de forma de las alas y el tamaño.

LITERATURA CITADA

- ALDRIDGE, H. D. J. N. y I. L. RAUTENBACH. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 56:763-778.
- ANAYA, M. C. S/A. Los parques urbanos y su panorama en la zona metropolitana de Guadalajara. *Revista de Vinculación y Ciencia*, 9:4-16.
- ARITA, H., y M. B. FENTON. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 12:53-58.
- BININDA-EMONDS, O. R. P. y A. P. RUSSELL. 1992. Minimization of potential problems associated with the morphometry of spirit-preserved bat wings. *Collection Forum*, 8(1):9-14.
- BININDA-EMONDS O. R. P. y A. P. RUSSELL. 1993. Flight style in bats as predicted from wing morphometry: the effects of specimen preservation. *Journal of Zoological Society of London*, 234(2):275-287.
- BIRCH, J. M. 1997. Comparing wing shape of bats: The merits of Principal Components analysis and Relative Warp analysis. *Journal of Mammalogy*, 78(4):1187-1198.
- BOOKSTEIN, F. L. 1989. Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 11(6):567-585.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CROME, F. H. J. y G. C RICHARDS. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. *Ecology*, 69(6):1960-1969.
- DE LA ROSA, M. C. 2012. Estudio técnico justificativo para la declaratoria de Área Municipal de Protección Hidrológica Arroyo La Campana-Colomos III. Dirección General de Ecología, Zapopan, pp.184.

- DE LA CUEVA, H. 1996. La biomecánica. CICESE, Ensenada, Baja California. No. 42.
- DIETZ, C., I. DIETZ y B. M. SIEMERS. 2006. Wing measurement variations in the five European horseshoe bat species (Chiroptera: Rhinolophidae). *Journal of Mammalogy*, 87(6):1241-1251.
- FINDLEY, J. S. 1993. Bats: a community perspective. Cambridge University Press, Cambridge.
- FINDLEY, J. S., E. H. STUDIER y D. E. WILSON. 1972. Morphologic properties of bat wings. *Journal of Mammalogy*, 53(3):429-444.
- GALLARDO G., M. R. 2013. Morfología alar y velocidad de vuelo de murciélagos en el bosque La Primavera, Jalisco. Tesis de Licenciatura en Biología. División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México.
- HARTMAN, F. 1963. Some flight mechanisms of bats. *Ohio Journal of Science*, 63(4):59-65.
- HELLER, K.-G. y O. V. HELVERSEN. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophid bats. *Oecologia*, 80(2):178-186.
- HIXON S., A. BROOKS, B. MICULKA, C. RICHMOND, D. WARRENDORF, A. WHITMIRE, B. WILKINS, T. E. LACHER, JR., y J. B. WOOLLEY. 2012. Wing morphology, flight speeds and insights into niche structure in Caribbean bats from Dominica. *Chiroptera Neotropical*, 18(1):1067-1073.
- HODGKISON, R. S., T. BALDING, A. ZUBAID y T. H. KUNZ. 2004. Habitat structure, wing morphology, and the vertical stratification of Malaysian fruit bats (Megachiroptera: Pteropodidae). *Journal of Tropical Ecology*, 20(6):667-673.
- INEGI (INSTITUTO DE INFORMACIÓN ESTADÍSTICA Y GEOGRÁFICA DE JALISCO). 2010. SITEL Jalisco. <http://sitel.jalisco.gob.mx/diversidad/> (accesado: enero 2016).
- ISAAC, S. S. y G. MARIMUTHU. 1997. Development of wing morphology in the Indian pygmy bat *Pipistrellus mimus*. *Journal of Bioscientist*, 22(2):193-202.

- JUNGERS, W. L.; A. B. FALSETTI, y C. E. WAL. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology*, 38:137-161.
- KINGSTON, T., G. JONES, A. ZUBAID, y T. H. KUNS. 2000. Resource partitioning in rhinolophoid bats revisited. *Oecologia*, 124(3):332-242.
- KLINGENBERG, C. P. 2013. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix*, 24(1):15-24.
- MEDELLÍN, R. A., H. T. ARITA y O. SÁNCHEZ H. 2008. Identificación de los murciélagos de México. Clave de Campo. Segunda edición. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- MORENO, C. E., H. T. ARITA, y L. SOLIS. 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia*, 149(1):133-140.
- 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. 1998. Morphological adaptations for flight in bats. Pp 93-108. In: T. H. Kunz and P. A. Racey (eds), *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- NORBERG, U. M. y J. M. V. RAYNER. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 316(1179):335-427.
- RAYNER, J. M. V. 1981. Flight adaptations in vertebrates. *Symposia of the Zoological Society of London*, 48:137-172.

- ROMERO-ALMARAZ. M. DE L., C. SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, C. GARCÍA-ESTRADA, y R. D. OWEN. 2007. Mamíferos pequeños: manual de técnicas de captura, preparación y estudio. Las Prensas de Ciencia, Ciudad de México, pp 184.
- SCHMIEDER, D.A., H. A. BENÍTEZ, I. M. BORISSOV y C. FRUCIANO. 2015. Bat species comparisons based on external morphology: a test of traditional versus geometric morphometric approaches. PLoS ONE, 10(5):1-13.
- STOCKWELL, E. F. 2001. Morphology and flight manoeuvrability in New World leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). Journal of Zoology, 254(4):505-514.
- STRUHSAKER, T. T. 1961. Morphological factors regulating flight in bats. Journal of Mammalogy, 42(2):152-159.
- TORO, I. M. V., S. G. MANRIQUEZ, y G. I. SUAZO. 2010. Geometría y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. International Journal of Morphology, 28(4):977-990.
- VAUGHAN, T. A. 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 12:1-153.
- VAUGHAN, T. A. 1970. Flight patterns and aerodynamics. Pp. 195-216, In: W.A. Wimsatt (ed). Biology of bats. Academic Press, Nueva York.
- VAUGHAN, N., S. PARSONS, K. E. BARLOW y M. R. GANNON. 2004. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. Acta Chiropterologica, 6(1):75-90.
- WAINWRIGHT P. C. y S. M. REILLY (EDS). 1994. Ecological morphology: integrative organismal biology. University of Chicago Press, Chicago, III.
- ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., y SHEETS, H. D. 2012. Geometric morphometrics for biologists: a primer. 2ª edición. Elsevier, Amsterdam.

ANEXO

Anexo 1. Estadísticas básicas por especie para cada variable. N= número de individuos, Prom= promedio, Min= mínimo, Max= máximo, SD= desviación estándar.

Arhir						Depha					
	N	Prom	Min	Max	SD		N	Prom	Min	Max	SD
Masa	33	381.698	299.205	539.550	71.286	Masa	2	156.960			
AB M	33	57.289	51.830	69.410	0.858	AB M	2	39.935			
AB D	33	57.228	51.974	68.061	0.921	AB D	2	38.731			
AB I	33	58.438	52.542	71.375	0.996	AB I	2	38.190			
Lala D	33	171.536	146.459	213.482	3.147	Lala D	2	118.616			
Lala I	33	178.911	155.877	217.435	3.087	Lala I	2	123.681			
Aala D	33	86.412	72.840	106.568	1.698	AalaD	2	62.904			
Aala I	33	86.862	77.108	107.911	1.610	Aala I	2	62.585			
Env	33	402.450	353.070	492.613	6.912	Env	2	281.182			
SD	33	12965.045	10264.580	20129.880	479.443	SD	2	6701.880			
SI	33	13289.090	10444.310	19453.470	464.024	SI	2	6854.578			
Saw D	33	6170.701	4602.688	9829.510	253.929	Saw D	2	3019.890			
Shw D	33	5270.425	4021.466	7522.579	182.799	Shw D	2	2843.068			
Saw I	33	6365.013	4390.211	9844.108	256.287	Saw I	2	3076.328			
Shw I	33	5482.430	4590.001	7566.288	182.515	Shw I	2	3000.809			
Law D	33	66.615	58.118	81.985	1.151	Law D	2	45.175			
Lhw D	33	98.577	70.710	119.712	1.989	Lhw D	2	72.356			
Law I	33	71.752	57.761	125.960	2.129	Law I	2	47.422			
Lhw I	33	105.099	94.493	125.191	1.710	Lhw I	2	76.019			
TindexD	33	1.548	1.055	7.138	0.178	TindexD	2	1.426			
Tindex I	33	1.651	1.202	9.790	0.256	Tindex I	2	1.556			
AreaT S	33	26254.135	20708.890	38757.980	932.352	AreaT S	2	13556.458			
AR	33	6.227	5.728	6.454	0.0251	AR	2	5.832			
WL	33	14.684	9.112	18.175	0.301	WL	2	11.578			
Moruf						Pocen					

	N	Prom	Min	Max	SD		N	Prom	Min	Max	SD
Masa	3	295.935				Masa	2	274.680			
AB M	3	49.693				AB M	2	54.850			
AB D	3	49.965				AB D	2	52.654			
AB I	3	49.468				AB I	2	49.179			
Lala D	3	158.067				Lala D	2	170.517			
Lala I	3	158.489				Lala I	2	154.534			
Aala D	3	55.376				Aala D	2	54.057			
Aala I	3	54.921				Aala I	2	53.012			
Env	3	361.769				Env	2	368.076			
SD	3	8367.023				SD	2	8679.151			
SI	3	8128.012				SI	2	7801.760			
Saw D	3	4076.188				Saw D	2	4641.662			
Shw D	3	2346.047				Shw D	2	2580.006			
Saw I	3	4125.261				Saw I	2	4136.717			
Shw I	3	2309.585				Shw I	2	2050.680			
Law D	3	64.556				Law D	2	67.759			
Lhw D	3	85.054				Lhw D	2	94.702			
Law I	3	64.911				Law I	2	64.369			
Lhw I	3	84.799				Lhw I	2	80.714			
TindexD	3	0.777				TindexD	2	0.664			
Tindex I	3	0.751				Tindex I	2	0.654			
AreaT S	3	16495.035				AreaT S	2	16480.911			
AR	3	7.938				AR	2	8.230			
WL	3	17.925				WL	2	16.587			
Arjam			Hembra						Macho		
	N	Prom	Min	Max	SD		N	Prom	Min	Max	SD
Masa	29	413.035	304.110	529.740	53.849	Masa	12	382.181	304.110	431.640	39.543
AB M	29	56.377	52.660	61.340	2.387	AB M	12	55.796	53.700	57.000	1.083
AB D	29	56.106	52.131	60.667	2.345	AB D	12	55.117	49.584	57.594	2.089
AB I	29	56.648	52.181	61.068	2.258	AB I	12	55.512	51.044	57.648	1.766

Lala D	29	170.930	158.925	187.774	7.893	Lala D	12	165.998	143.827	176.813	8.478
Lala I	29	174.878	166.142	191.705	6.566	Lala I	12	170.648	147.908	178.913	8.091
Aala D	29	83.161	79.090	89.569	2.931	Aala D	12	81.893	71.661	84.527	3.580
Aala I	29	84.090	80.400	91.105	3.064	Aala I	12	81.990	71.021	84.669	3.669
Env	29	399.921	378.030	433.143	15.395	Env	12	390.753	337.565	411.025	19.422
SD	29	12499.368	11325.260	14447.550	883.780	SD	12	12238.954	9370.204	13107.160	1059.984
SI	29	12828.051	11634.360	14658.200	897.687	SI	12	12322.545	9147.387	13525.810	1121.758
Saw D	29	6036.660	5154.274	6811.258	517.656	Saw D	12	5905.493	4708.224	6619.659	517.670
Shw D	29	4941.112	4206.868	5977.840	390.320	Shw D	12	4905.686	3590.816	5372.316	464.191
Saw I	29	6181.281	5398.214	7312.245	540.723	Saw I	12	5933.736	4409.143	6625.918	594.510
Shw I	29	5202.682	4729.489	6026.696	358.065	Shw I	12	4980.769	3627.040	5288.069	439.163
Law D	29	67.260	61.526	77.133	3.956	Law D	12	65.143	55.480	71.301	4.100
Lhw D	29	98.176	84.227	109.857	5.494	Lhw D	12	96.707	83.656	102.543	5.110
Law I	29	68.677	59.853	75.957	4.072	Law I	12	67.532	60.174	74.097	3.747
Lhw I	29	103.004	98.261	111.167	3.600	Lhw I	12	100.477	86.634	103.660	4.628
TindexD	29	1.284	1.127	1.496	0.104	TindexD	12	1.277	1.562	1.023	0.142
Tindex I	29	1.290	1.109	1.671	0.135	Tindex I	12	1.304	1.624	1.146	0.124
AreaT S	29	25327.419	22959.620	29105.750	1765.969	AreaT S	12	24561.498	26632.970	18517.591	2147.028
AR	29	6.324	5.903	6.611	1.446	AR	12	6.228	6.588	6.034	0.172
WL	29	16.279	11.825	18.929	1.446	WL	12	15.675	19.866	11.859	2.121
Arlit			Hembra						Macho		
	N	Prom	Min	Max	SD	N	Prom	Min	Max	SD	
Masa	8	597.184	470.880	657.270	65.794	Masa	25	489.127	372.780	549.360	49.528
AB M	8	66.144	64.440	70.070	1.723	AB M	25	64.291	58.460	69.440	2.330
AB D	8	66.140	64.177	70.154	1.782	AB D	25	64.257	61.015	68.903	2.008
AB I	8	66.606	64.411	70.439	1.793	AB I	25	64.982	61.643	68.932	2.020
Lala D	8	202.621	190.054	221.050	8.570	Lala D	25	196.194	185.771	209.926	6.479
Lala I	8	209.476	198.160	218.610	6.022	Lala I	25	201.134	192.540	214.531	5.603
Aala D	8	102.854	100.300	106.203	1.679	Aala D	25	99.305	93.967	105.817	3.351
Aala I	8	103.093	101.470	108.710	2.446	Aala I	25	99.470	92.464	104.058	3.192
Env	8	472.572	450.169	495.268	12.923	Env	25	458.030	439.372	489.872	13.030

SD	8	16988.432	15984.370	17954.820	611.811	SD	25	16396.403	14302.460	17827.970	857.067
SI	8	17687.770	16620.790	18121.360	510.371	SI	25	16684.936	15396.470	17954.460	798.713
Saw D	8	7941.637	7230.771	8669.649	576.848	Saw D	25	7816.779	7044.234	8453.329	374.067
Shw D	8	6920.024	5960.281	7255.786	434.515	Shw D	25	6670.234	5753.541	7815.249	434.428
Saw I	8	8314.925	7942.743	9058.348	426.753	Saw I	25	7911.122	7396.471	8646.166	344.057
Shw I	8	7334.937	6447.132	7713.337	433.788	Shw I	25	6937.150	6015.836	7832.052	525.592
Law D	8	77.004	72.917	89.292	5.280	Law D	25	76.445	70.201	86.586	3.589
Lhw D	8	120.219	108.835	125.318	5.794	Lhw D	25	113.788	101.222	128.551	7.038
Law I	8	80.398	77.693	84.370	2.485	Law I	25	77.619	74.389	85.922	2.701
Lhw I	8	124.919	114.396	132.792	6.887	Lhw I	25	119.308	113.941	129.565	4.488
TindexD	8	1.281	1.071	1.565	0.190	TindexD	25	1.359	1.024	1.586	0.164
TindexI	8	1.328	1.130	1.529	0.159	Tindex I	25	1.338	1.009	1.711	0.163
AreaT S	8	34676.202	32605.160	35677.850	1005.230	AreaT S	25	33081.339	29754.840	35782.430	1590.581
AR	8	6.444	5.969	6.912	0.282	AR	25	6.347	6.048	6.706	0.217
WL	8	17.230	13.869	18.931	1.925	WL	25	14.782	11.550653	17.144	1.295
Stlil			Hembra						Macho		
	N	Prom	Min	Max	SD		N	Prom	Min	Max	SD
Masa	9	177.125	161.865	215.820	16.893	Masa	17	247.558	206.010	284.490	40.378
AB M	9	40.821	40.000	41.890	0.594	AB M	17	41.589	39.460	42.420	0.888
AB D	9	40.180	36.885	40.985	1.280	AB D	17	41.112	39.234	42.779	1.008
AB I	9	39.721	36.994	41.084	1.238	AB I	17	40.895	39.376	42.602	0.990
Lala D	9	127.238	112.450	132.079	5.678	Lala D	17	129.549	127.205	132.268	1.832
Lala I	9	127.525	113.700	131.537	5.268	Lala I	17	135.233	133.385	138.859	1.578
Aala D	9	62.240	57.474	64.168	1.960	Aala D	17	67.500	66.822	68.265	0.385
Aala I	9	61.777	57.617	63.426	1.713	Aala I	17	67.283	65.539	68.046	0.610
Env	9	300.133	265.449	312.659	13.692	Env	17	313.702	310.436	318.910	2.850
SD	9	6687.292	5496.652	6996.177	468.546	SD	17	7688.743	7567.674	7821.571	83.370
SI	9	6919.091	5666.856	7159.083	473.902	SI	17	7942.699	7886.809	8075.446	51.390
Saw D	9	2922.581	2250.244	3156.745	265.014	Saw D	17	3217.217	3084.562	3283.301	50.975
Shw D	9	3050.508	2577.428	3295.471	201.379	Shw D	17	3496.201	3427.704	3621.003	54.425
Saw I	9	3193.543	2444.653	3356.206	287.752	Saw I	17	3418.159	3374.543	3493.383	33.486

Shw I	9	3052.965	2587.632	3326.686	213.714	Shw I	17	3622.920	3551.543	3836.378	61.574
Law D	9	46.186	39.592	48.044	2.550	Law D	17	44.160	40.189	47.697	3.379
Lhw D	9	79.464	71.429	82.609	3.215	Lhw D	17	83.161	81.449	84.402	0.918
Law I	9	46.791	41.949	47.846	1.844	Law I	17	48.379	45.807	51.370	2.045
Lhw I	9	78.703	71.021	81.850	3.159	Lhw I	17	86.361	85.117	87.537	0.727
TindexD	9	1.551	1.447	1.739	0.0802	TindexD	17	1.390	1.094	1.775	0.254
Tindex I	9	1.336	1.180	1.668	0.167	Tindex I	17	1.464	1.317	1.655	0.108
AreaT S	9	13606.383	11163.508	14147.089	938.412	AreaT S	17	15631.442	15534.529	15733.753	60.893
AR	9	6.625	6.312	6.925	0.159	AR	17	6.296	6.125	6.488	0.128
WL	9	13.161	11.467	19.333	2.418	WL	17	15.844	13.094	18.313	2.624