



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Variación craneal de los géneros mexicanos de la
subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

SARA CAROLINA LUCERO VERDUGO



**DIRECTOR DE TESIS:
BIÓL. GIOVANI HERNÁNDEZ CANCHOLA**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Lucero

Verdugo

Sara Carolina

61 21 02 00 76

Universidad Nacional Autónoma de

México

Facultad de Ciencias

Biología

414001819

2. Datos del tutor

Biól.

Giovani

Hernández

Canchola

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Fernando Alfredo

Cervantes

Reza

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Livia Socorro

León

Paniagua

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Marcia María

Ramírez

Sánchez

6. Datos del sinodal 4

Dra.

Sandra Milena

Ospina

Garcés

7. Datos del trabajo escrito

Variación craneal de los géneros mexicanos de la subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae)

66 p.

2018

Agradecimientos académicos

Agradezco al Biól. Giovani Hernández Canchola, por el asesoramiento de este trabajo y su orientación durante mi aprendizaje.

A la Dra. Livia León Paniagua, por el otorgamiento del espacio y material para la elaboración de esta tesis, además del apoyo para visitar las colecciones científicas necesarias, financiado por el proyecto CONACyT 239482 “Diversificación de dos especies del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Mesoamérica”.

Al Biól. Martín Y. Cabrera Garrido, por el préstamo de la cámara fotográfica que fue utilizada para la obtención de las fotografías necesarias para este trabajo.

A la Dra. Sandra M. Ospina Garcés, por las excelentes recomendaciones y asesorías para mejorar el proyecto.

Gracias a los curadores y técnicos de las colecciones mastozoológicas que me otorgaron el permiso de tomar fotografías a sus ejemplares: Dra. Livia León Paniagua y M. en C. Yire A. Gómez Jiménez (MZFC-M), Dr. Fernando A. Cervantes Reza, M en C. Julieta Vargas Cuenca y M. en C. Yolanda Hortelano Moncada (CNMA), Dr. Juan Carlos López Vidal (IPN-ENCB), Dr. Noé González Ruíz (UAM-I), así como a la Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio y al Biól. Jorge E. Bolaños Citalán (ECOSUR).

A los miembros del jurado por la revisión y correcciones de este trabajo: Biól. Giovani Hernández Canchola, Dra. Livia León Paniagua, Dr. Fernando A. Cervantes Reza, Dra. Sandra M. Ospina Garcés y a la Dra. Marcia M. Ramírez Sánchez.

La presente tesis fue realizada en el taller de “Biodiversidad de los vertebrados terrestres de México” del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradecimientos personales

Hoy puedo decir que soy bióloga y que estudié en la universidad que siempre deseé. Un proyecto que logró culminarse gracias al apoyo de mis excelentes padres, Patricia y Miguel, quienes jamás me dieron una respuesta negativa durante este camino que elegimos; gracias por tan cálida educación llena de apoyo y por siempre orientarme a formarme en lo que nos da felicidad, además de ser un ejemplo de ello. Gracias a mi hermano Abraham y a su esposa Fátima, por apoyarme aun cuando yo no estuve enterada; también por la maravillosa noticia que me llenó de motivación al final de este trabajo. A Teresa, mi favorita, por alentarme desde niña a buscar algo más para mi futuro. Cada apoyo y aceptación de mis familiares me alentó a continuar y nunca desertar. A Marisol, por tener tanto cariño para continuar con esta bella amistad y siempre darme los ánimos para seguir adelante. Y especialmente, agradezco a Ángel, por ser esa hermosa compañía con quién tengo la dicha de compartir momentos de mi vida tan importantes como éste, por tener tanto amor y paciencia.

Gracias a quienes fueron mi familia en la Ciudad de México. A Karen, por una linda amistad y compañía que me enseñaron a ser mejor persona. A Natalia, por escucharme, aconsejarme y hacerme reír tanto que las penas se minimizaron. Y al cubil nuevamente: Lorena, Yire, Martín, Juan, Iván, Lucía, Lázaro, Brenda, Josué, Tania, Alfredo, Marco y Adriana; y de una manera personal, gracias a Gio, porque además de haber sido mi tutor fue un gran amigo. Agradezco a Livia, por formar un equipo de trabajo en el que todos están siempre dispuestos a ayudar. En conjunto, gracias a todos ustedes por ser mi familia adoptiva estos años.

Y especialmente, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, por la excelente calidad académica y las grandes oportunidades que ofrece no solamente a la comunidad universitaria, sino al público en general.

Contenido

Resumen	1
I. Introducción	2
1.2 Los murciélagos frugívoros de la subfamilia Stenodermatinae	2
1.2 Morfometría geométrica	4
1.3 Señal filogenética	7
II. Métodos	9
2.1 Obtención de fotografías	9
2.2 Elección de módulos, landmarks y semilandmarks	10
2.3 Alometría	13
2.4 Submódulos	14
2.5 Variación craneal entre géneros (CVA/MANOVA, y Análisis de Cluster)	15
2.6 Filomorfoespacio y señal filogenética	16
III. Resultados	17
3.1 Ejemplares analizados	17
3.2 Alometría	17
3.3 Submódulos	19
3.4 Variación craneal	20
3.4.1 CVA(MANOVA) y Análisis de Cluster	20
3.5 Filomorfoespacio y señal filogenética	28
IV. Discusión	37
4. 2 Variación craneal y frugivoría	37
4.3 Señal filogenética	42
IV. Conclusiones	47
IV. Referencias	48
IV. ANEXOS	57

Resumen

Dentro de los filostómidos, la subfamilia Stenodermatinae es conocida por ser la más numerosa y diversa morfológicamente, su origen se ha vinculado al cambio a una dieta frugívora y la evolución de un cráneo más robusto. Debido a la relación existente entre la forma del cráneo y la dieta de murciélagos filostómidos, la gran variación presente en murciélagos estenodermatinos podría tener un componente ecológico y/o filogenético. Es por ello que el objetivo principal de este trabajo fue describir la variación en la forma del cráneo de los géneros mexicanos y analizar si existe un componente filogenético relacionado con dicha variación. Para ello, se cuantificó la variación existente en el cráneo y mandíbula de los 10 géneros mexicanos, con los cuales quedan representados los principales linajes dentro de la subfamilia Stenodermatinae, utilizando métodos de morfometría geométrica y modularidad. La morfología obtenida fue comparada con la filogenia más reciente a través del filomorfoespacio y con la estimación de los valores de señal filogenética. Se encontró que la forma del cráneo fue significativamente distinta en cada módulo analizado en los diez géneros, los cuales también presentaron una tendencia a agruparse en 3 principales conjuntos que coinciden con las especializaciones de la dieta reportadas previamente: 1) especialistas en frutos blandos; 2) especialistas en frutos duros y 3) durófagos especialistas. El análisis del filomorfoespacio permitió observar que algunas especies son cercanas en su morfología, pero lejanas en las relaciones filogenéticas, principalmente en los módulos mandibulares donde se obtuvo mayor variación y ausencia de señal filogenética. Lo anterior puede deberse a una alta plasticidad en respuesta a factores ecológicos, por lo que los caracteres mandibulares podrían ser de gran utilidad en estudios ecomorfológicos donde se busque analizar la relación de la dieta y la forma mandibular. En contraste, en los módulos craneales se obtuvo señal filogenética significativa, indicando una congruencia filogenética. Debido a lo anterior, los caracteres craneales como bóveda craneana y rostro podrían brindar mayor información en estudios donde se realicen construcciones filogenéticas de murciélagos estenodermatinos.

I. Introducción

En la región del Neotrópico, la familia de murciélagos Phyllostomidae es considerada la más numerosa y predominante con más de 200 especies y cerca de 60 géneros (Fenton *et al.*, 1992; Cirranello *et al.*, 2016), cuya historia evolutiva se remonta a un ancestro insectívoro en el Eoceno tardío (Datzmann, *et al.*, 2010; Teeling *et al.*, 2005; Monteiro y Nogueira, 2011). Las especies actuales de filostómidos pueden alimentarse de insectos, plantas, néctar, polen, frutos, sangre y vertebrados pequeños incluyendo peces (Neuweiler, 2000). Su gran diversidad en número y dietas también se ve reflejada en la morfología, ya que pueden exhibir una alta variación en tamaño, forma de las alas y tipo de vuelo (Cirranello *et al.*, 2016). Esta diversidad ecomorfológica ha sido considerada como resultado de una radiación adaptativa, así como la gama más grande de la variación en la forma del cráneo (Monteiro y Nogueira, 2011; Dumont *et al.*, 2014). Estas características convierten a la familia Phyllostomidae en un modelo biológico de gran interés para estudios ecomorfológicos y evolutivos.

I.2 Los murciélagos frugívoros de la subfamilia Stenodermatinae

Dentro de los filostómidos, la subfamilia Stenodermatinae (Figura 1) es la más numerosa en géneros y especies, es considerada como un taxón estable con una monofilia bien soportada tanto en análisis moleculares como morfológicos (Baker *et al.*, 2016; Cirranello *et al.*, 2016). El origen de esta subfamilia está asociado a un aumento en la tasa de diversificación causada por un aumento de la especiación en el ancestro común de la subfamilia, así como con un cambio a una dieta frugívora y la evolución de un cráneo más fuerte (Dumont *et al.*, 2012). Todas las especies de stenodermatinos son frugívoras, pueden ser de tamaño pequeño o mediano y algunas presentan franjas claras en el rostro (Dumont *et al.*, 2014; Cirranello *et al.*, 2016), además, se ha observado que estos murciélagos pueden llegar a presentar cráneos muy acotados (Freeman, 2000). El conocimiento de la variación de los cráneos de esta subfamilia podría ayudar a comprender su información filogenética y ecológica, ya que aún faltan relaciones filogenéticas por esclarecer dentro de los clados (Rojas *et al.*, 2016; Tavares *et al.*, 2018).

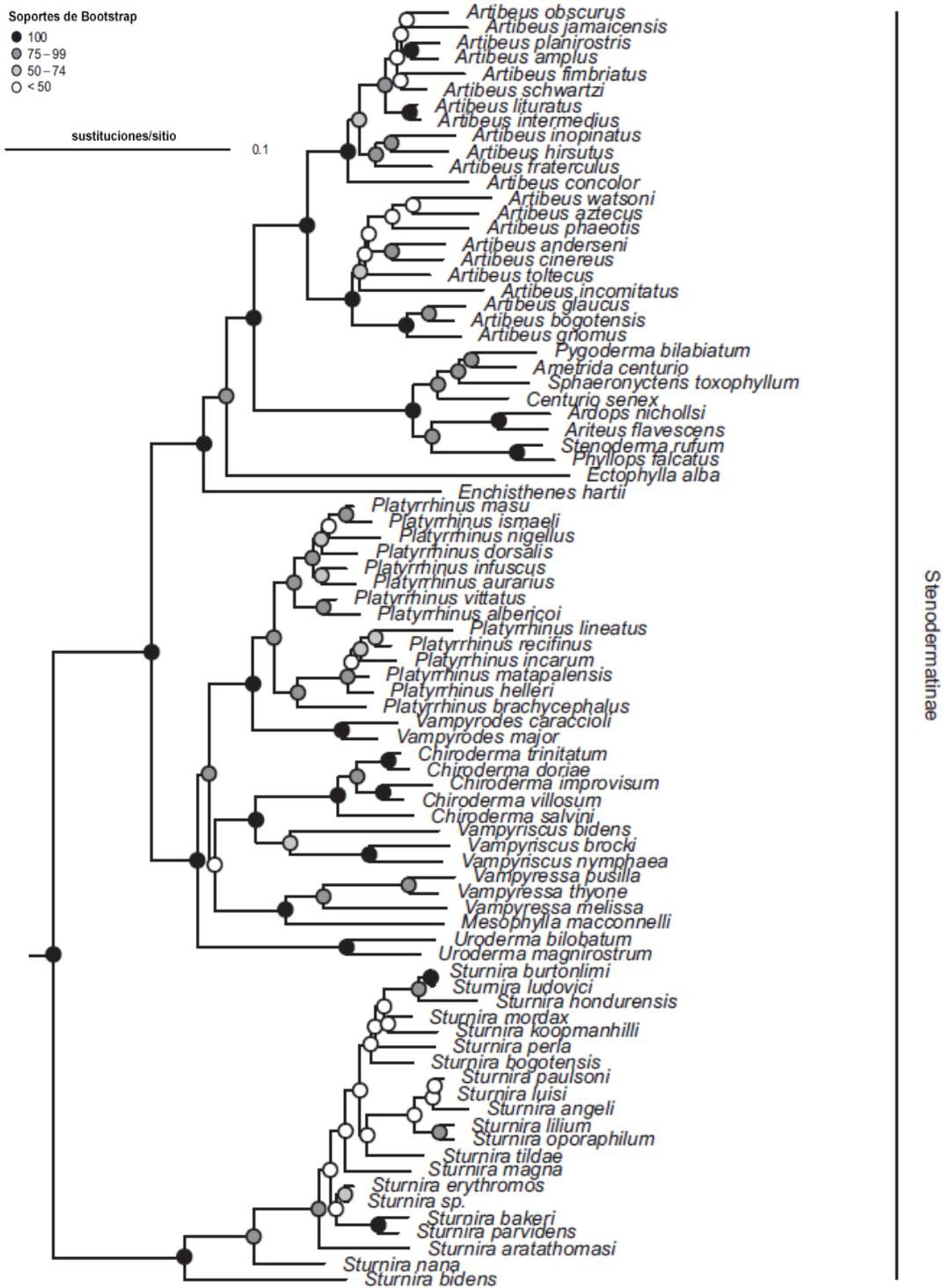


Figura 1. Relaciones filogenéticas de la subfamilia Stenodermatinae obtenida de secuencias de genes nucleares y mitocondriales. Los símbolos en los nodos representan los valores de Bootstrap (Rojas *et al.*, 2016).

La especialización de las dietas de los murciélagos filostómidos creó demandas funcionales que determinaron cambios en la forma craneal y mandibular (Monteiro y Nogueira, 2011), de tal manera que los cambios en la dieta a lo largo de su evolución se ven reflejados en la forma del cráneo (Dumont, 2004). En el caso de los murciélagos estenodermatinos se observan cráneos y mandíbulas robustos (Freeman, 1988). No obstante, a pesar de tener dietas semejantes, presentan una alta variación craneal entre especies (Freeman, 1988; Dumont, 1997), posiblemente como consecuencia de la diversa y contrastante gamma de frutos consumidos entre especies (Ungar, 1995; Strait y Overdorff, 1996; Aguirre *et al.*, 2003; Dumont, 2003).

En el grupo de los mamíferos el cráneo es una estructura de gran relevancia debido a que se ve influenciada por las funciones que cumple, como la protección del cerebro, el olfato, vista, respiración y masticación (Evin *et al.*, 2008), y su estudio ha ayudado a esclarecer problemas taxonómicos y comprender la influencia de factores ecológicos (Medellín, 1991). Por lo anterior, la descripción y entendimiento de la variación del cráneo en los estenodermatinos podría asociarse con los factores evolutivos y/o ecológicos que ayuden a comprender su origen y función. La información generada en este grupo de organismos es de gran relevancia ya que se tienen reportes de que al menos 549 especies en 191 géneros de 62 familias de plantas son dispersadas por murciélagos (Geiselman *et al.*, 2002), y esto convierte a los murciélagos frugívoros en importantes mediadores ecológicos en la dispersión de semillas en los bosques tropicales (Heithaus *et al.*, 1975; Horsley *et al.*, 2015), incluso en hábitats fragmentados (Evelyn y Stiles, 2003), por lo que también juegan un papel fundamental en la regeneración forestal (Muscarella y Fleming, 2007).

1.2 Morfometría geométrica

La variación en la morfología craneal entre los linajes de filostómidos es grande, y ha sido evaluada por estudios cualitativa y cuantitativamente correlacionales, utilizando medidas lineales de caracteres de relevancia funcional o morfológica (Monteiro y Nogueira, 2011; Freeman, 2000; Swartz *et al.*, 2003; Freeman, 1998; Dumont, 1999; Dumont, 2003; Van Cakenberghe *et al.*, 2002).

Actualmente la variación de la forma biológica se estudia a través de la morfometría geométrica, la cual se define como el análisis estadístico de la variación de la forma basada en coordenadas cartesianas (Mitteroecker y Gunz, 2009). La forma es descrita mediante un conjunto de puntos de referencia conocidos como landmarks (Bookstein, 1991), los cuales son puntos de correspondencia entre los especímenes (Dryden y Mardia, 1998), y se colocan en puntos anatómicos de interés. Debido a lo anterior, deben ser colocados en estructuras que estén presentes en todos los ejemplares para que puedan ser comparables, esto es lo que se considera en morfometría geométrica como homología (Kendall, 1977; Bookstein, 1991). Las coordenadas de estos landmarks pueden ser digitalizadas en dos (2D) o tres (3D) dimensiones, y su relación se obtiene mediante las coordenadas geométricas cartesianas de cada landmark (Adams *et al.*, 2013). Para la eliminación de los componentes no relacionados con la forma, como la escala, rotación y traslación, se lleva a cabo un proceso de superposición, el más comúnmente utilizado es el Análisis Generalizado de Procrustes (AGP: Gower, 1975; Rohlf y Slice, 1990). Este análisis traslada las configuraciones de landmarks de todos los ejemplares en un centro de origen, el centroide de la configuración, estandariza su tamaño calculando el tamaño del *Centroid size* o tamaño centroide, el cual es un estimador del tamaño equivalente a la suma de distancias cuadradas de cada landmark al centroide de la configuración, y finalmente los rota para minimizar las desviaciones de las sumas de cuadrados totales en referencia a la configuración de una forma promedio o consenso (Adams *et al.*, 2013). Posteriormente, debido a que las nuevas coordenadas se encuentran en un espacio curvo relacionado al espacio de Kendall (Rohlf, 1999; Slice, 2001), éstas son proyectadas ortogonalmente a un espacio tangente, dando lugar al espacio tangente de Kent (Kent y Mardia, 2001). Una vez realizado lo anterior, se obtiene una matriz de coordenadas de forma llamadas *partial warps* que puede utilizarse en cualquier análisis estadístico multivariado de interés. Adicionalmente, las coordenadas pueden ser graficadas y así representar de una manera visual los cambios en la forma de interés entre los ejemplares y/o grupos en gradillas de deformación (Bookstein, 1989; Adams *et al.*, 2013).

La morfometría geométrica permite explorar la variación de las formas y sus posibles causas desde diferentes enfoques como los de simetría, alometría, trayectorias fenotípicas, genética cuantitativa, integración y modularidad, biomecánica en el estudio de las formas

biológicas, estudios ecomorfológicos y en la identificación de especies crípticas, entre otros (Adams *et al.*, 2013).

Se han utilizado métodos de morfometría geométrica para esclarecer no sólo la posible relación de la dieta sobre la forma del cráneo, sino también su variación a lo largo de filogenias. En un estudio de Wroe y Milne (2007), aplican técnicas morfogeométricas para estudiar la convergencia de la forma del cráneo de mamíferos carnívoros y marsupiales no herbívoros, en donde encuentran que la forma del cráneo puede predecir aspectos ecológicos de la alimentación en la diversidad filogenética de los marsupiales. Por otra parte, en Sorensen *et al.* (2014), comparan la variación y evolución del palatino de murciélagos de la familia Phyllostomidae y Pteropodidae, sugiriendo que el palatino es altamente conservado en ambas familias y que ha evolucionado de manera más rápida en filostómidos.

Dentro de la biología existe el concepto de modularidad, el cual busca explicar la integración o autonomía de las partes que conforman un organismo (Goswami, 2007). Un sistema se considera modular si puede ser dividido en diferentes secciones independientes unas de otras (Melo *et al.* 2016). Un módulo puede definirse como la parte de un organismo que se compone respecto a un patrón de formación y diferenciación, o bien, por señales genéticas en cascada autónomas (Wagner *et al.*, 2007). Se han distinguido diferentes tipos de módulos de acuerdo a los factores que lo integran. Por ejemplo, un módulo funcional se compone por factores que actúan juntos para ejercer funciones fisiológicas discretas, a diferencia de un módulo variacional, el cual se compone por características que varían en conjunto y son relativamente independientes de otros rasgos similares (West-Eberhard, 2003; Wagner *et al.*, 2007). Una característica esencial de la autonomía de diferentes partes es que éstas pueden cambiar de manera independiente, por lo que las respuestas adaptativas y evolutivas son distintas entre ellas, además de que la modularidad afecta la forma en que se originan, funcionan y evolucionan los sistemas biológicos (Callebaut y Rasskin-Gutman, 2005; Santana y Lofgren, 2013; Esteve-Altava, 2017). Debido a lo anterior, es necesario tomar en cuenta la modularidad de las estructuras biológicas para así obtener resultados más precisos en los estudios morfológicos, ecológicos, taxonómicos, entre otros (Santana y Lofgren, 2013).

Existen diferentes aproximaciones para evaluar la presencia de modularidad, entre los que destacan la prueba de *Two-Block Partial Least Squares*. Este consiste en evaluar la

covariación de dos módulos (Rohlf y Corti, 2000). Por ejemplo, los estudios de Porto *et al.* (2009) y Marroig *et al.* (2009) muestran evidencias de modularidad en el cráneo de 15 órdenes de mamíferos incluyendo a Chiroptera, en donde sugieren una evolución independiente de cada módulo encontrado: la región del rostro y la del neurocráneo. Por otro lado, Ospina-Garcés *et al.* (2016) realizó un estudio de la variación craneal de murciélagos del género *Myotis*, y concluyó dividir la mandíbula en dos módulos independientes, uno de ellos compuesto por los procesos coronoides y angular, mientras que el otro abarca la zona dentaria. Estudiar cada módulo de manera independiente permite enfocar el análisis de los resultados en la funcionalidad de cada módulo, profundizando en las posibles causas ecológicas.

1.3 Señal filogenética

Se ha observado que los organismos filogenéticamente relacionados presentan una tendencia a ser similares en su fenotipo, esto es un patrón conocido como señal filogenética, y se han desarrollado diversos enfoques para calcularla. Algunos métodos consisten en utilizar caracteres morfológicos univariados como medidas lineales para determinar la dependencia entre la covariación del carácter entre las especies y sus relaciones evolutivas. La detección de señal filogenética depende del tamaño de muestra, del poder de la prueba estadística, de la precisión del árbol filogenético y de los caracteres fenotípicos (Blomberg *et al.*, 2003; Adams, 2014).

Blomberg *et al.* (2003) utilizan la señal filogenética para describir una tendencia en la que los organismos relacionados evolutivamente se asemejen entre sí, sin la implicación del mecanismo que cause esta semejanza. En particular, aplican un modelo evolutivo de movimiento browniano, en el cual los cambios evolutivos se agregan a los valores presentes en la generación o nodo anterior en un árbol filogenético. De esta manera, los taxones que se han separado recientemente tienden a ser más similares que aquellos linajes más distantes. El valor propuesto que estima el grado de señal filogenética es conocido como K . Adams *et al.* (2014) proponen una versión de K para datos morfológicos multivariados como las coordenadas utilizadas en morfometría geométrica. De esta manera, es posible evaluar el grado de señal filogenética de datos morfogeométricos a lo largo de una filogenia en particular.

La subfamilia Stenodermatinae presenta una gran diversidad de formas en los cráneos. Sin embargo, no se han realizado estudios previos que cuantifiquen la variación existente bajo un enfoque morfogeométrico. Es por ello que el objetivo principal de este trabajo es describir y analizar la variación en la forma de los cráneos de los géneros mexicanos de la subfamilia Stenodermatinae, con los cuales quedan representados los principales linajes dentro de la subfamilia, para así poder determinar si esta variación es congruente con la filogenia. Lo anterior bajo la hipótesis de que existen diferencias significativas entre los géneros, y debido a la fuerte relación del cráneo y la dieta, la variación craneal obtenida no deberá tener un componente filogenético. Para ello se utilizan técnicas de morfometría geométrica, modularidad y análisis de señal filogenética, que permitirán esclarecer el patrón de variación en la forma de los cráneos encontrados en la subfamilia Stenodermatinae.

II. Métodos

2.1 Obtención de fotografías

En este estudio se incluyeron a los 10 géneros mexicanos de la subfamilia Stenodermatinae, que representan a los principales linajes dentro de la subfamilia: *Artibeus* Leach, 1821, *Dermanura* Gervais, 1856, *Centurio* Gray, 1842, *Enchisthenes* Andersen, 1906, *Platyrrhinus* de Saussure, 1860, *Chiroderma* Peters, 1860, *Uroderma* Peters, 1865, *Vampyressa* Thomas, 1900, *Vampyrodes* Thomas, 1900 y *Sturnira* Gray, 1842 (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014). Cada género fue representado por una especie, utilizando ejemplares adultos y un solo sexo con la finalidad de evitar posibles efectos ontogenéticos y de dimorfismo sexual (Swanepoel y Genoways, 1979; Sánchez y Pacheco, 2016; Baker *et al.*, 1972; Hernández-Chávez, com. pers.) (Tabla 1). A pesar de que se intentó tener una muestra homogénea de un solo sexo, las especies *Platyrrhinus helleri*, *Chiroderma salvini*, *Vampyressa thyone* y *Vampyrodes major*, sólo pudieron ser representadas por ejemplares hembra. La edad de los ejemplares se determinó con la revisión de la osificación de las falanges, además de la presencia de la cresta sagital en algunas especies (Kunz y Anthony, 1982). Todos los ejemplares analizados encuentran depositados en las siguientes colecciones científicas: Colección de Mamíferos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM; Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM; Colección Mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN; Colección de Mamíferos de la Sierra Volcánica Transversal de México, UAM-I; y Colección Mastozoológica del Colegio de la Frontera Sur, unidad San Cristóbal (Anexo 1).

Tabla 1. Especies incluidas en el estudio. * Géneros monotípicos.

Género	Especie analizada	Sexo
<i>Artibeus</i>	<i>Artibeus hirsutus</i> (Andersen, 1906)	Macho
<i>Dermanura</i>	<i>Dermanura azteca</i> (Andersen, 1906)	Macho
<i>Centurio</i>	<i>Centurio senex</i> (Gray, 1842) *	Macho
<i>Enchisthenes</i>	<i>Enchisthenes hartii</i> (Thomas, 1892) *	Macho
<i>Platyrrhinus</i>	<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	Hembra
<i>Chiroderma</i>	<i>Chiroderma salvini</i> (Dobson, 1878)	Hembra
<i>Uroderma</i>	<i>Uroderma bilobatum</i> (Peters, 1866)	Macho
<i>Vampyressa</i>	<i>Vampyressa thylene</i> (Thomas, 1909)	Hembra
<i>Vampyrodes</i>	<i>Vampyrodes major</i> (Allen, G. M., 1908)	Hembra
<i>Sturnira</i>	<i>Sturnira hondurensis</i> (Goodwin, 1940)	Macho

Se tomaron fotografías de la vista lateral del cráneo y de la mandíbula de cada especie representativa por género (Anexo 2), utilizando una cámara fotográfica réflex Nikon D3300 y un lente Nikon Macro-Nikkor 60 mm. Con la finalidad de obtener fotografías con todas las regiones de interés enfocadas, se utilizó la técnica de *Focus stacking* en el programa Adobe Photoshop CS6 (1990-2012 Adobe Systems Incorporated).

2.2 Elección de módulos, landmarks y semilandmarks

Cada vista fotografiada se dividió en dos módulos de acuerdo a la propuesta de Marroig *et al.* (2009) y Porto *et al.* (2009). El módulo 1 corresponde a la bóveda craneana (Figura 2), mientras que el módulo 2 al rostro (Figura 3). Una división similar se llevó a cabo en la mandíbula, correspondiendo el módulo 3 a la región de los procesos coronoides y angular (Figura 4), y el módulo 4 para la región dentaria (Figura 5). Los landmarks y semilandmarks fueron seleccionados con base en la literatura especializada (Ospina-Garcés *et al.*, 2016; Marcus *et al.*, 2000; Porto *et al.*, 2009; Sztencel-Jablonka *et al.*, 2009; Giannini y Simmons, 2007), haciendo énfasis en zonas de importancia funcional (Tabla 2). Adicionalmente, se hizo una revisión de todos los ejemplares en cada módulo para descartar aquellos con las estructuras anatómicas de interés rotas o en mal estado. Los semilandmarks se colocaron con la ayuda de las herramientas visuales del programa *MakeFan8* (Sheets, 2014). Para los módulos 1 y 2, se ancló un abanico en el vértice inferior del *foramen magnum*, en los alvéolos

dentales entre los molares M1 y M2, y en el alveolo del canino. Para los módulos 3 y 4 se utilizó la herramienta círculo, anclándolo en la curvatura máxima del proceso coronoides y en el alveolo del canino. Posteriormente, con el software *TPSutil* se generó un archivo con extensión TPS que guarda las configuraciones de coordenadas para cada imagen, las cuales se digitalizan con el software *TPSdig* (Rohlf, 2016 a, b).

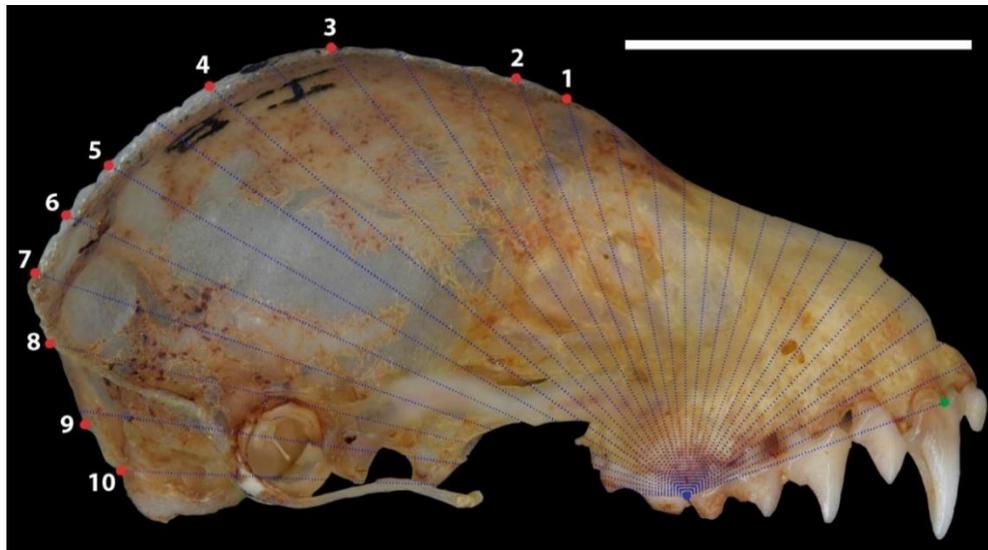


Figura 2. Configuración de landmarks y semilandmarks del módulo 1 de la vista lateral del cráneo. Ejemplar: *Artibeus hirsutus*, 34438 CNMA. Escala: 10 mm.

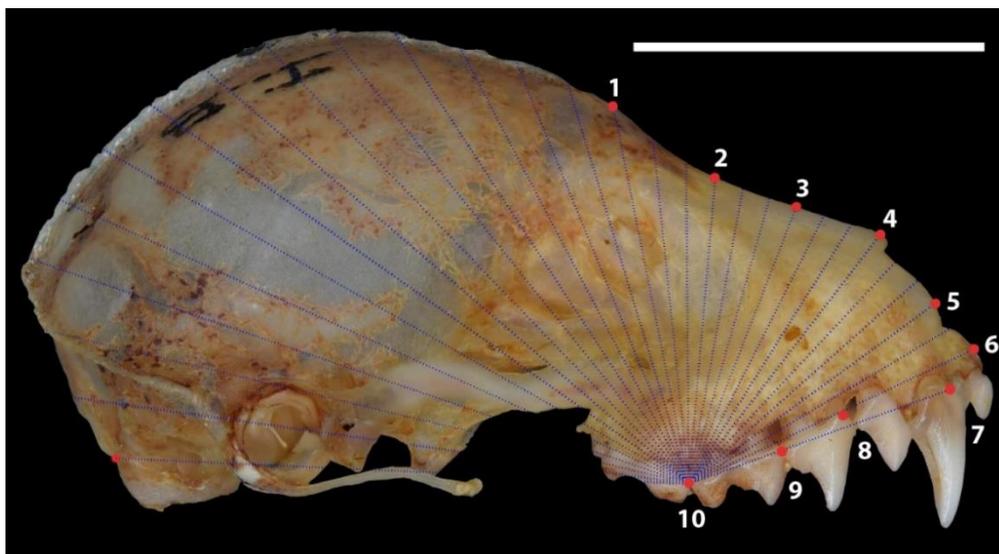


Figura 3. Configuraciones de landmarks y semilandmarks del módulo 2 de la vista lateral del cráneo. Ejemplar: *Artibeus hirsutus*, 34438 CNMA. Escala: 10 mm.



Figura 4. Configuraciones de landmarks y semilandmarks del módulo 3. Ejemplar: *Artibeus hirsutus*, 34438 CNMA. Escala: 10 mm.

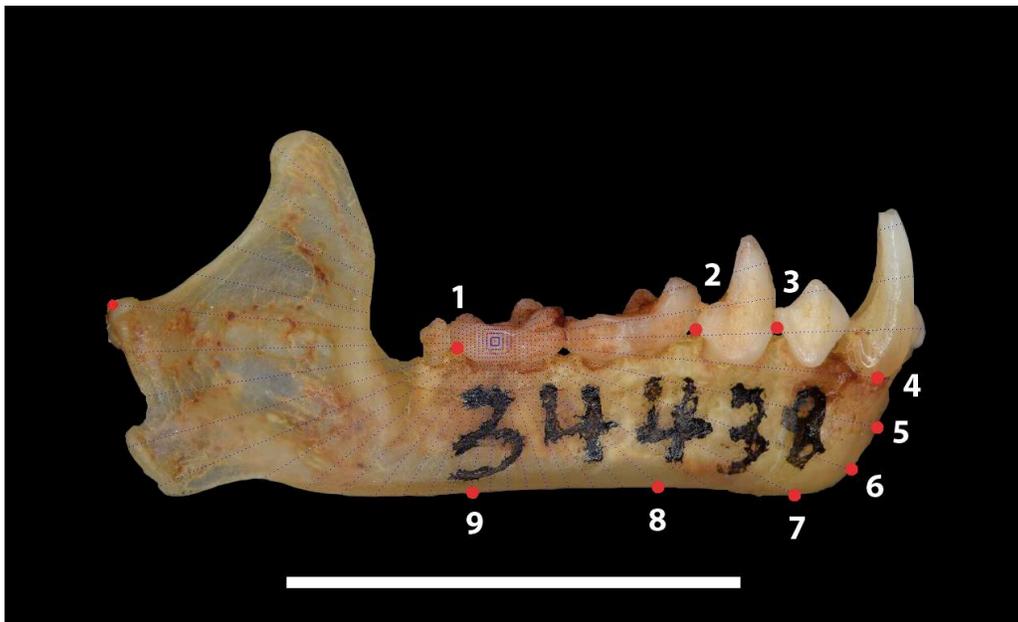


Figura 5. Configuraciones de landmarks y semilandmarks del módulo 4. Ejemplar: *Artibeus hirsutus*, 34438 CNMA. Escala: 10 mm.

Tabla 2. Descripción de los landmarks y semilandmarks analizados en cada módulo.

Módulo	Número	Tipo	Descripción
1. Bóveda craneana	1 - 8	Semilandmark	Contorno de la bóveda craneana
	9 - 10	II	Vértices del foramen magnum
2. Rostro	1 - 6	Semilandmark	Contorno del rostro
	7 - 10	I	Extremos de los alveolos dentales (C, PM2, M2).
3. Procesos mandibulares	3, 4, 6, 7 y 8	Semilandmark	Curvaturas entre los procesos mandibulares
	9	Semilandmark	Delimitación del proceso mandibular
4. Dentario	1 - 3	I	Extremos de los alveolos dentales (PM2, M2).
	4	II	Curvatura Máxima del alveolo del canino
	5 - 9	Semilandmark	Contorno inferior del dentario

Una vez digitalizados los landmarks y semilandmarks, los efectos no relacionados con la forma como la escala, traslación y rotación, fueron eliminados en cada módulo con un Análisis Generalizado de Procrustes (Gower, 1975; Rohlf y Slice, 1990) en *Coordgen 8* (Sheets, 2014). Para que los contornos sean homólogos es necesario realizar una alineación de los semilandmarks deslizándolos a lo largo de la curva o contorno que definen hasta que coincidan lo máximo posible, tomando como referencia el contorno correspondiente en la configuración promedio (Bookstein *et al.* 2002; Adams *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2006), esta alineación se llevó a cabo en el programa *Semiland8* (Sheets, 2014).

2.3 Alometría

La alometría, conocida como la relación de los rasgos biológicos con el tamaño (Huxley y Tessier, 1936), puede ser considerada como una restricción en la que el tamaño y el crecimiento se imponen sobre la forma que los organismos pueden adoptar (Simpson, 1944; Gould y Lewontin, 1979; Maynard Smith *et al.*, 1985). En morfometría geométrica se puede calcular un estimador del tamaño conocido como *Centroid Size* a partir de la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas de cada landmark al centroide de la configuración (Bookstein, 1991). El *Centroid size* permite separar la información relacionada con la forma de aquella vinculada al tamaño, y de esta forma es posible estudiar cuánto de la variación

obtenida se debe a la influencia del tamaño (Monteiro, 1999). Para poder determinar si los módulos presentaban efectos alométricos, en el programa *Regress8* (Sheets, 2014) se realizó un análisis de regresión entre las coordenadas alineadas y el *Centroid size* de cada configuración. Se obtuvo el porcentaje de varianza en la forma explicado por el tamaño y la significancia estadística de esta dependencia, que se calculó a partir del estadístico *F* de Goodall y un remuestreo de Bootstrap con 1000 iteraciones.

2.4 Submódulos

Con la finalidad de indagar la posibilidad que los módulos analizados no estén conformados por estructuras que varían de manera independiente, se realizaron particiones de las coordenadas alineadas dentro cada configuración, obteniendo subconjuntos de landmarks (Figura 6). Se evaluó la individualidad de cada partición con el análisis de *Two-block Partial Least Squares* en el programa *PLS8* (Sheets, 2014), en este análisis se obtienen pares de ejes, uno por cada submódulo, que expresen el mayor patrón de covarianza entre los ejes llamados *singular axes*. Lo anterior se realizó en todos los módulos excepto en el número 1, ya que este se compone del contorno de la bóveda craneana, en el cual no se encontraron subunidades que pudieran ser evaluadas como independientes. Los submódulos evaluados para el rostro son consideradas subregiones en los estudios de modularidad de Porto *et al.* (2009), en el caso de la mandíbula se consideraron los submódulos analizados por Monteiro y Nogueira (2009).

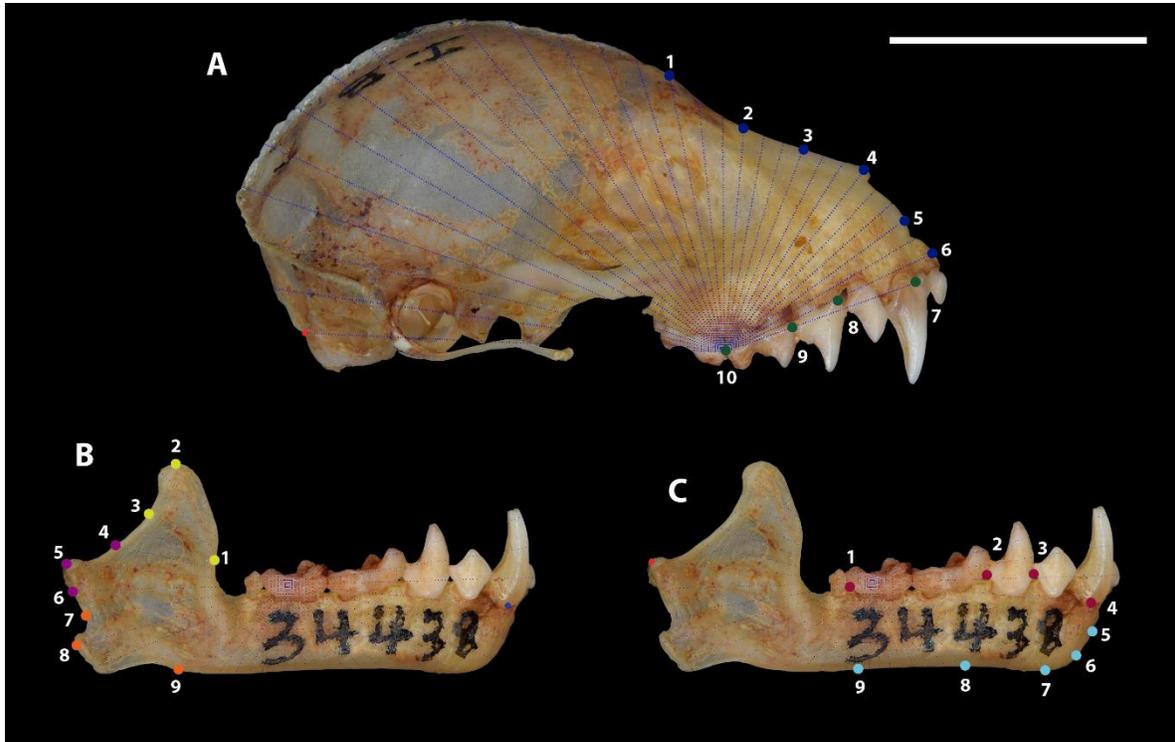


Figura 6. Descripción de los submódulos evaluados de cada configuración. **A) Módulo 2.** Rostro: landmarks azules 1-6; Extremos de los alveolos dentales (C, PM2, M2): landmarks verdes 7-10. **B) Módulo 3.** Proceso coronoides: landmarks amarillos 1-3; Cóndilo: landmarks morados 4-6; Proceso angular: landmarks naranja 7-9. **C) Módulo 4.** Alveolos dentales (C, PM2, M2): landmarks magenta 1-4; Base del dentario: landmarks azul claro 5-9. Escala: 10 mm.

2.5 Variación craneal entre géneros (CVA/MANOVA, y Análisis de Cluster)

Para observar gráficamente el grado de variación entre los géneros, en *CVAgen8* (Sheets, 2014) se realizó un Análisis de Variables Canónicas (CVA) de cada módulo, seguido de un Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA), con una prueba de Barlett asociada a la Lambda de Wilks y 1000 iteraciones para determinar la significancia de cada eje canónica y grupo discriminado. Siguiendo la metodología de Ramírez-Sánchez *et al.* (2016), con la finalidad de observar de manera gráfica la jerarquía de los grupos, en este mismo programa se obtuvieron las distancias Procrustes entre los géneros para poder visualizar dicha jerarquía en un Análisis de Cluster, el cual se realizó en el programa *NTSYS2.02* (Rohlf, 1991) utilizando el algoritmo UPGMA.

2.6 Filomorfoespacio y señal filogenética

Para obtener las gráficas del filomorfoespacio correspondiente a cada módulo, se utilizó la función *plotGMPhyloMorphoSpace* de la paquetería *Geomorph 3* (Adams *et al.*, 2018) del software *R* (R Core Team, 2015). Esta realiza un Análisis de Componentes Principales de las formas promedio de cada género proyectadas en la filogenia más reciente de la familia Phyllostomidae (Rojas *et al.*, 2016). Adicionalmente, se realizó un Análisis de Componentes principales en PCAGEN (Sheets, 2014) de las coordenadas alineadas para poder obtener las gradillas de deformación, las cuales son cuadrículas que ilustran los cambios de los landmarks por medio de deformaciones en la cuadrícula y vectores que marcan la dirección del cambio (Bookstein, 1991; Mitteroecker y Gunz, 2009), estas permitieron describir la variación de los puntos anatómicos de cada módulo.

Para la estimación de la señal filogenética se utilizó la filogenia de la superfamilia Noctilionoidea, la cual incluye a los murciélagos filostómidos (Rojas *et al.*, 2016). Con la función de *drop.tip* del paquete *Ape 5.1* (Paradis *et al.*, 2004) en el software *R*, se eliminaron a las especies del árbol que no fueron utilizadas en este estudio. Posteriormente, se obtuvieron las formas promedio de cada especie para poder evaluar la señal filogenética de cada módulo. Con la función *physignal* del paquete *Geomorph 3.0.6*, se calculó una versión multivariada del estadístico “*K*” o “*Kappa*” denominada K_{mult} (K : Blomberg *et al.*, 2003; K_{mult} : Adams, 2014), la cual evalúa el grado de señal filogenética en relación con lo que se espera bajo un modelo de evolución de movimiento browniano. El valor de K esperado bajo este modelo es 1, por lo que valores >1 indican señal filogenética, mientras que valores <1 se interpretan como ausencia de señal filogenética. Para medir la significancia de cada valor de K_{mult} , se realiza una prueba de aleatorización, en la cual las formas promedio de cada género se distribuyen de manera aleatoria en la filogenia (Blomberg *et al.*, 2003). Si la distribución aleatoria genera mayor variación que en su posición correcta, los valores se vuelven significativos y se interpreta como indicios de señal filogenética, ya que la posición en la filogenia es importante. Por lo contrario, si se obtiene menor variación en la distribución de las formas al azar, la posición filogenética no es relevante y los valores no son significativos, por lo que no hay señal filogenética detectada. La significancia de cada valor se obtuvo mediante 1000 iteraciones.

III. Resultados

3.1 Ejemplares analizados

Se obtuvo un mayor número de ejemplares (Tabla 3) en la región del rostro (n=318), seguida de la caja craneana (n=317), procesos mandibulares (n= 301) y región dentaria de la mandíbula (n= 300).

Tabla 3. Número total de ejemplares analizados

Especie	<i>n</i>			
	Módulo 1	Módulo 2	Módulo 3	Módulo 4
<i>Artibeus hirsutus</i>	35	35	35	35
<i>Dermanura azteca</i>	29	29	29	29
<i>Centurio senex</i>	39	39	36	35
<i>Enchisthenes hartii</i>	20	20	18	18
<i>Platyrrhinus helleri</i>	32	32	31	29
<i>Chiroderma salvini</i>	37	38	38	35
<i>Uroderma bilobatum</i>	38	38	29	31
<i>Vampyressa thuyone</i>	26	26	26	27
<i>Vampyrodes major</i>	34	34	32	34
<i>Sturnira hondurensis</i>	27	27	27	27
Total	317	318	301	300

3.2 Alometría

En el análisis de regresión de las coordenadas alineadas y el *centroid size*, a pesar de que la región de la bóveda craneana y los módulos mandibulares mostraron bajos porcentajes de la variación dada por el tamaño, éstos fueron significativos. La región de la dentición de la mandíbula presentó los valores más altos del coeficiente de correlación ($r = 0.4828$, $p < 0.05$), así como del porcentaje de varianza explicado por el tamaño ($F = 79.831$, 21.1287%). Se obtuvieron valores similares para la caja craneana ($r = 0.4796$, $p < 0.05$; $F = 72.983$, 18.6221 %), seguido de los procesos mandibulares ($r = 0.1423$, $p < 0.05$; $F = 54.91$, 15.5152%). La región del rostro mostró un bajo coeficiente de correlación ($r = 0.0641$, $p > 0.05$), así como un mínimo porcentaje de varianza explicado por el tamaño ($F = 5.44$, 1.6925%) no significativo. En las gráficas obtenidas de la regresión de las distancias Procrustes contra el *centroid size* de ambos módulos (Figuras 7 y 8), se observa una pendiente cercana a 0

(Bóveda craneana: 0.0019; Zona dentaria de la mandíbula: 0.0168). A pesar de que en la literatura no existe un consenso sobre qué porcentaje de varianza explicado por el tamaño es considerado bajo, debido a que el mayor porcentaje obtenido fue de 21.12% en el módulo de la región dentaria de la mandíbula, cerca del 80% de la varianza no se debe al efecto del *centroid size*, por lo que se consideró un bajo efecto de alometría y se utilizaron las coordenadas alineadas para los análisis posteriores.

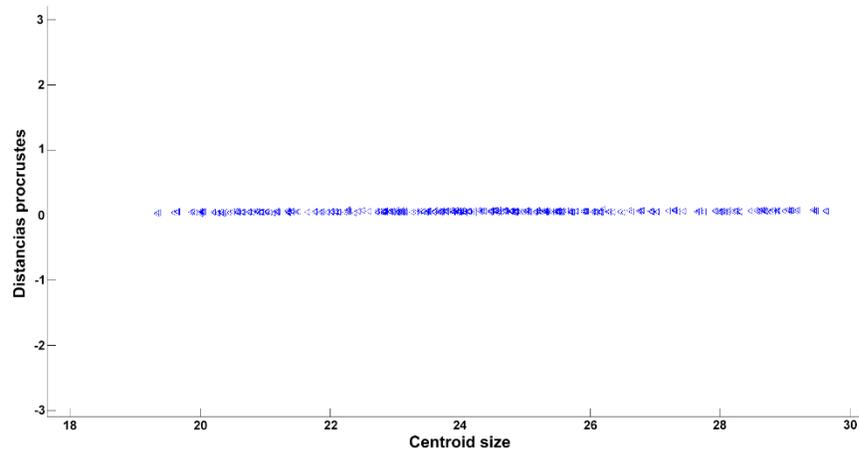


Figura 7. Gráfica de la regresión de las distancias Procrustes de cada ejemplar a la forma consenso, en función del centroid size del módulo de la bóveda craneana.

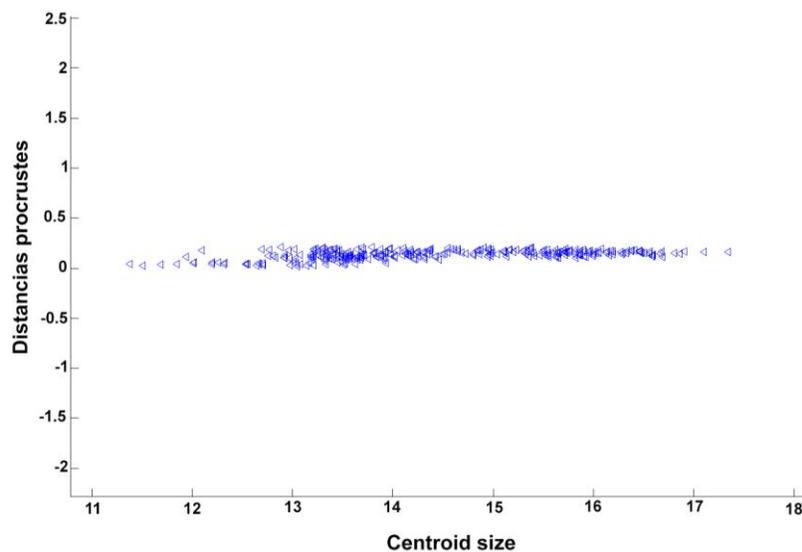


Figura 8. Gráfica de la regresión de las distancias Procrustes de cada ejemplar a la forma consenso, en función del centroid size del módulo de la región dentaria de la mandíbula.

3.3 Submódulos

Para los módulos del rostro y de la región dentaria de la mandíbula, la evaluación de los submódulos mostró correlaciones superiores a 0.5 en los primeros ejes (Tabla 4), por lo que no se consideraron como estructuras independientes. Debido a que el módulo de los procesos mandibulares estaba compuesto por 3 subunidades, se realizaron correlaciones pareadas. El proceso angular de la mandíbula mostró una correlación inferior a 0.5, por lo que podría ser considerada como una estructura independiente. Sin embargo, siguiendo las recomendaciones de Ospina-Garcés (com. pers.), sería necesario agregar más landmarks a este submódulo para poder corroborar estos resultados. En vista de lo anterior, no se consideró dividir a los módulos para los análisis posteriores.

Tabla 4. Resultados obtenidos del *Two-block Partial Least Squares*.

	Eje	Correlación	p	Eigenvalue	p
Módulo 2	s1	0.9455	<0.01	1.3336	<0.01
	s2	0.5819	<0.01	0.1652	<0.01
	s3	0.3973	<0.01	0.1099	<0.01
	s4	0.2123	<0.01	0.0164	0.027
Módulo 3					
Sub1 vs Sub2	s1	0.6916	<0.01	0.8054	<0.01
	s2	0.0218	<0.01	0.0224	0.546
Sub2 vs Sub3	s1	0.2406	<0.01	0.4921	<0.01
	s2	0.2038	<0.01	0.1579	<0.01
Sub1 vs Sub3	s1	0.4274	<0.01	0.8784	<0.01
	s2	0.4768	<0.01	0.2419	<0.01
Módulo 4	s1	0.6009	<0.01	0.3901	<0.01
	s2	0.4871	<0.01	0.0624	<0.01
	s3	0.2965	<0.01	0.0252	<0.01
	s4	0.0699	<0.01	0.0019	0.597
	s4	0.0699	<0.01	0.0019	0.597

S: singular axes.

3.4 Variación craneal

3.4.1 CVA(MANOVA) y Análisis de Cluster

Módulo 1- Bóveda craneana

Debido a que el número de ejes obtenidos en el CVA(MANOVA) indican cuántos grupos se separaron de manera significativa, al obtenerse 7 ejes con valores de $p < 0.05$, se deduce que, de los 10 géneros, solamente 8 se separaron (Tabla 5). En la gráfica obtenida del CVA se puede observar que el género *Centurio* se agrupa de manera alejada del resto de los géneros, comportándose con valores atípicos (Figura 9). Esta separación oculta gran parte de la variación del resto de los géneros, es por ello que se decidió realizar los mismos análisis, pero excluyendo a *Centurio senex* de la base de datos. Una vez realizado lo anterior, los 9 géneros tuvieron diferencias significativas en 8 ejes canónicos del CVA/MANOVA (Tabla 5).

Al omitir a *Centurio senex*, en el resto de los géneros se aprecia una separación en ambos ejes de *Sturnira hondurensis*. Las especies *Uroderma bilobatum*, *Vampyressa thyone*, *Enchisthenes hartii*, *Chiroderma salvini*, *Dermanura azteca* y *Platyrrhinus helleri*, se encuentran aglomerados en la gráfica, pero separados por el eje 2 de *Artibeus hirsutus*, *Vampyrodes major* y *Sturnira hondurensis* (Figura 10).

En el Análisis de Cluster de los 10 géneros de la bóveda craneana (Figura 11), se observa mayor similitud entre las especies *Artibeus hirsutus* y *Dermanura azteca*, *Sturnira hondurensis* y *Vampyrodes major*, así como de *Platyrrhinus helleri* y *Vampyressa thyone*. *Centurio senex* se mantiene separado del resto de los géneros. Al omitir a *Centurio senex* (Figura 12), se observa un cambio en la relación de *Artibeus hirsutus* y *Dermanura azteca* con *Vampyrodes major* y *Sturnira hondurensis*. El resto de las relaciones permanecen constantes.

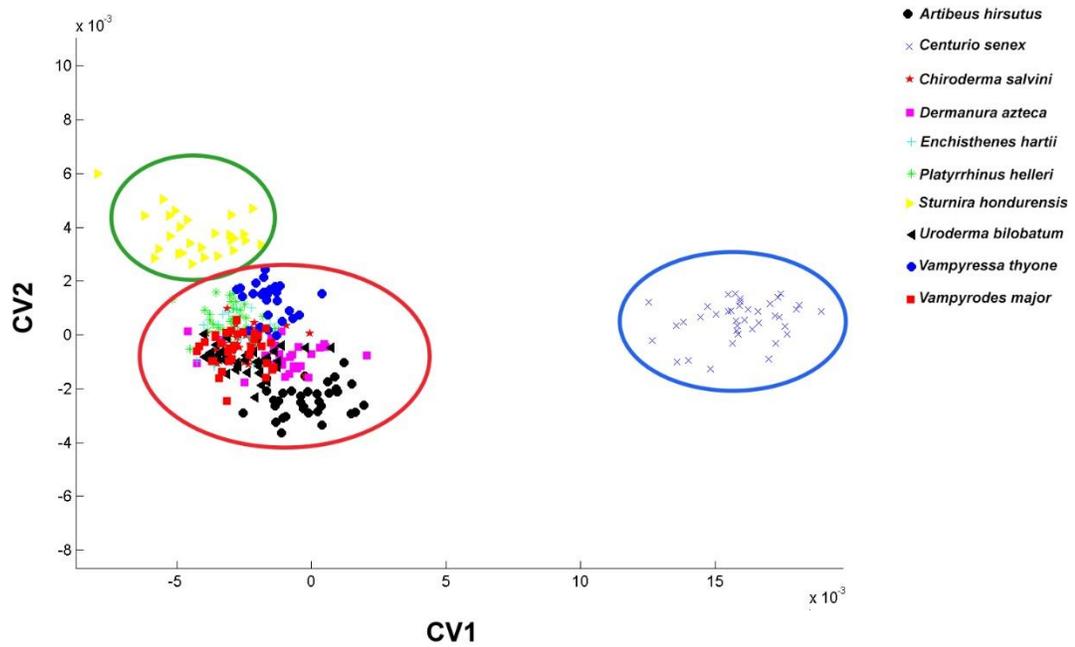


Figura 9. Análisis de CVA para la región de la bóveda craneana de los 10 géneros analizados. Dieta de frutos blandos: eclipse verde; dieta de frutos duros: eclipse rojo y eclipse azul: durófago especialista.

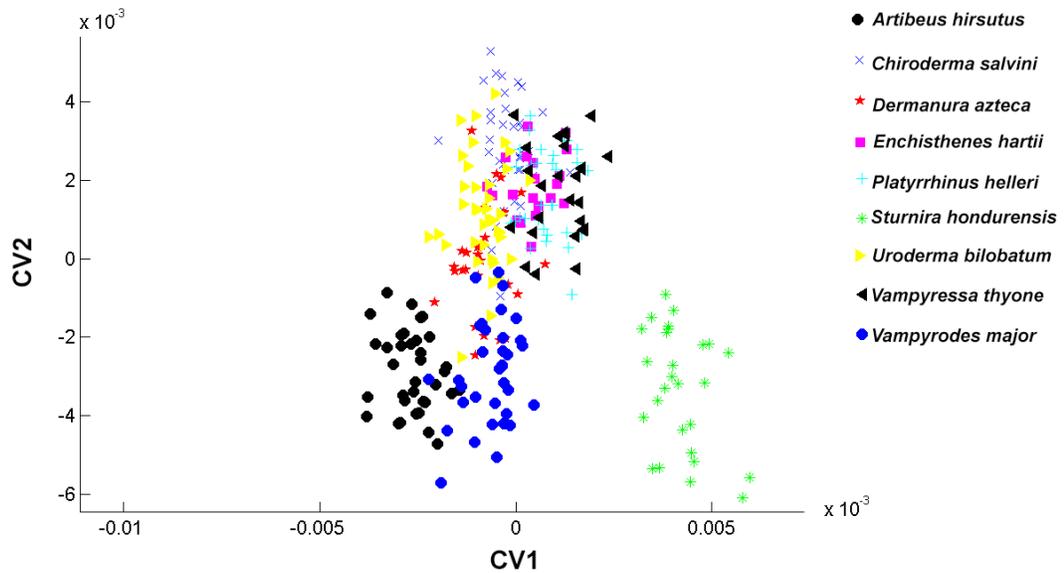


Figura 10. Análisis de CVA de la región de la bóveda craneana sin *Centurio senex*.

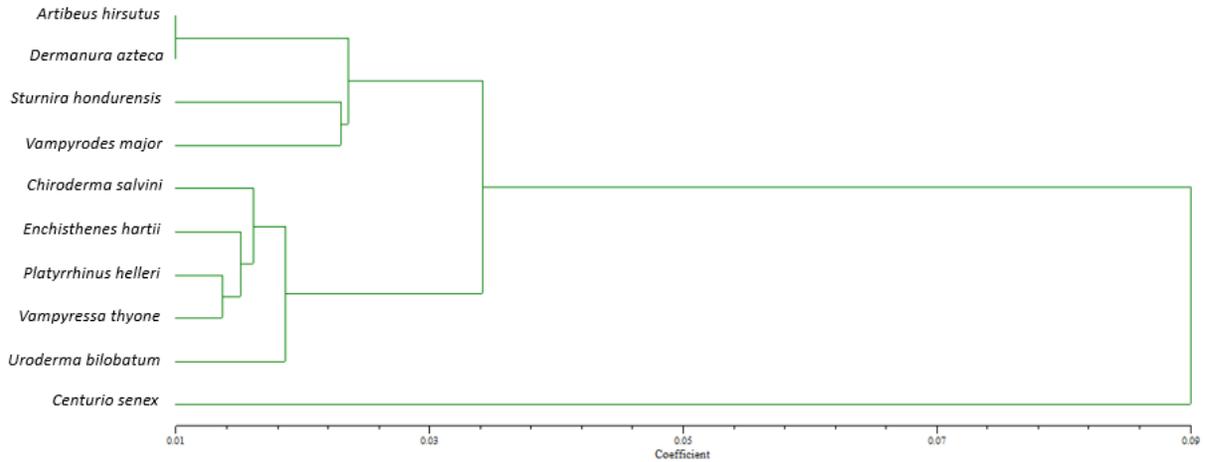


Figura 11. Análisis de Cluster de la bóveda craneana de los 10 géneros analizados.

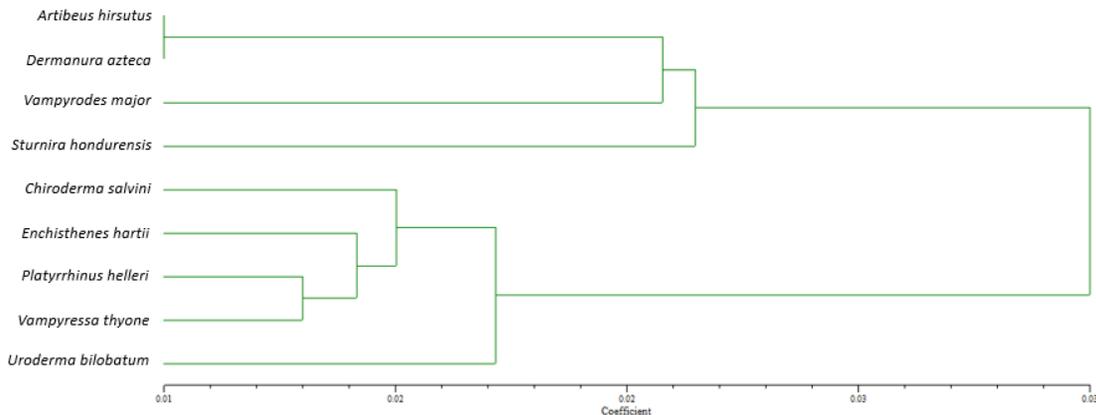


Figura 12. Análisis de Cluster de la bóveda craneana sin incluir a *Centurio senex*.

Módulo 2- Rostro

Se obtuvieron 9 ejes con valores de $p < 0.05$ en el MANOVA, indicando que los 10 géneros difieren significativamente para la región del rostro (Tabla 5). Al igual que los resultados para el módulo 1, en el CVA *Centurio senex* se observa que se distribuye separadamente del resto de los géneros, lo cual oscurece su variación, (Figura 13), por lo que se procedió nuevamente a probar los mismos análisis excluyendo a esta especie de las coordenadas utilizadas. Al omitir a *Centurio senex*, las diferencias significativas entre los 9 géneros restantes se mantienen, ya que se obtuvieron 8 ejes con una p inferior a 0.05 (Tabla 5).

Al omitir a *Centurio senex* en el CVA (Figura 14), al igual que en el módulo 1, *Sturnira hondurensis* se aleja del resto de los géneros según las formas de los rostros. Las especies *Vampyressa thylene*, *Uroderma bilobatum*, *Platyrrhinus helleri* y *Chiroderma*

salvini se agrupan ligeramente de manera más separada de *Vampyrodes major*, *Enchisthenes hartii*, *Artibeus hirsutus* y *Dermanura azteca*.

En el Análisis de Cluster de los 10 géneros de la región del rostro (Figura 15), se observa una similitud de las especies *Artibeus hirsutus* y *Vampyrodes major*, *Platyrrhinus helleri* y *Uroderma bilobatum*, así como de *Dermanura azteca* y *Enchisthenes hartii*. *Centurio senex* se mantiene separado del resto de las especies. Al omitir a *Centurio senex* no se observó cambio en las similitudes de los géneros (Figura 16).

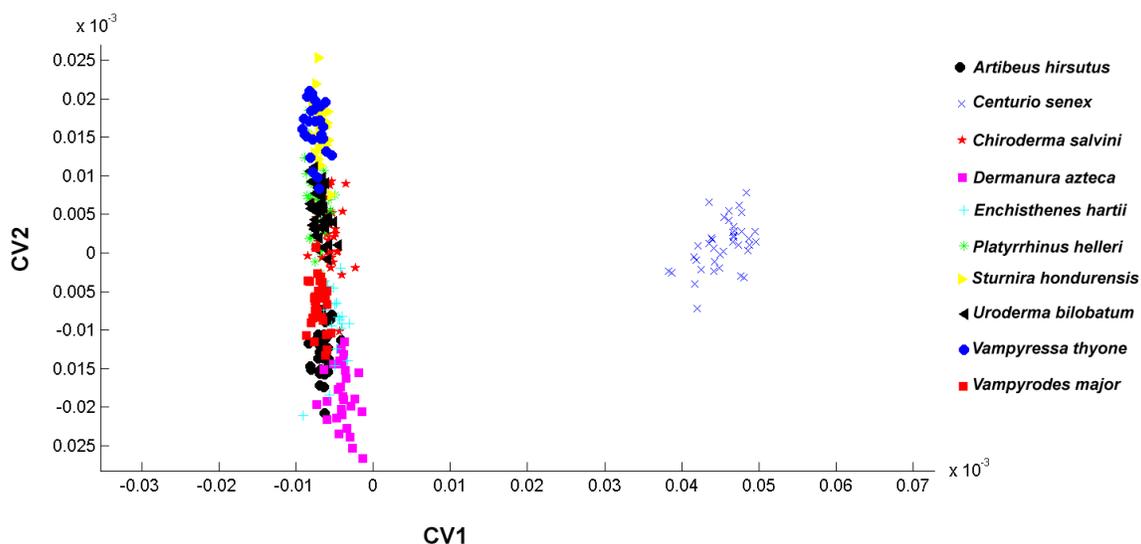


Figura 13. Análisis de CVA para la región del rostro de los 10 géneros analizados.

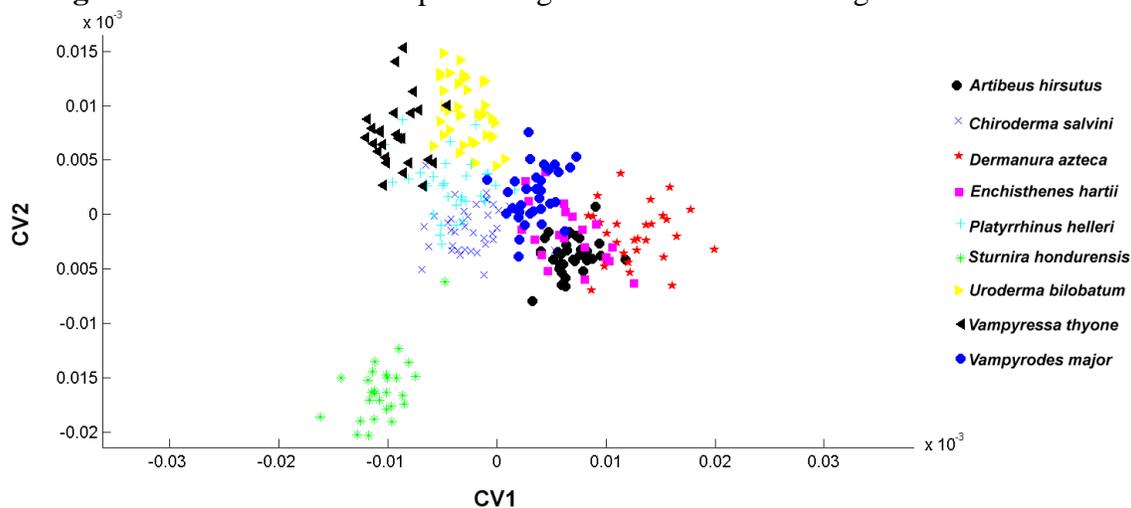


Figura 14. Análisis de CVA para la región del rostro sin *Centurio senex*.

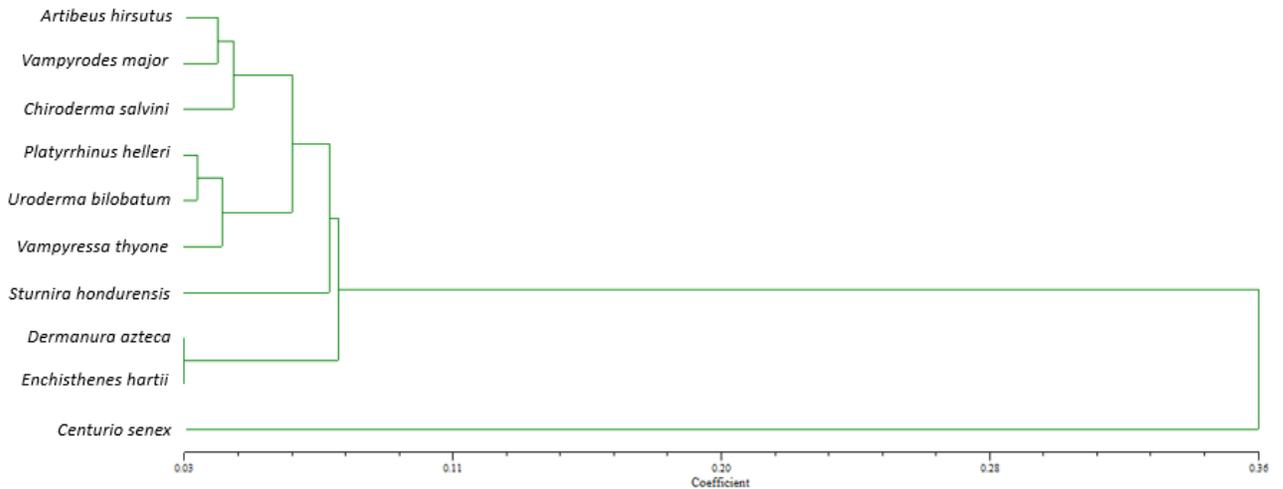


Figura 15. Análisis de Cluster de la región del rostro, de los 10 géneros analizados.

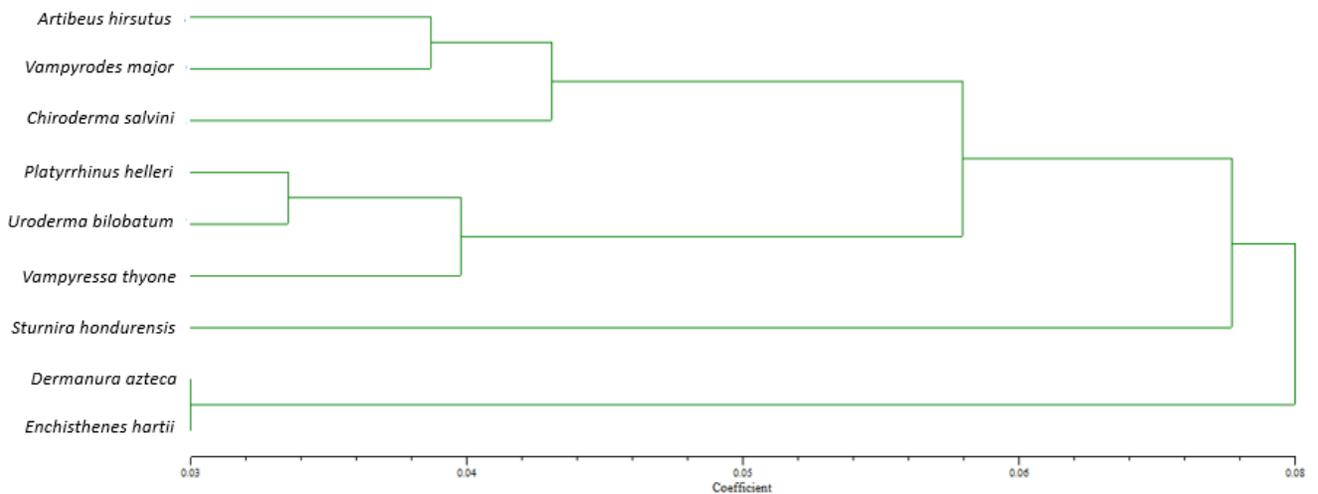


Figura 16. Análisis de Cluster del rostro, sin incluir a *Centurio senex*.

Módulo 3- Procesos mandibulares

Para la región de los procesos mandibulares se obtuvieron 9 ejes con valores de $p < 0.05$, indicando que los 10 géneros son significativamente distintos en el CVA/MANOVA (Tabla 5). La especie *Sturnira hondurensis* se agrupa de manera alejada del resto de los géneros en el CVA (Figura 17). Por otra parte, *Platyrhinus helleri*, *Vampyressa thyone*, *Uroderma bilobatum* y *Enchisthenes hartii* se mantienen más agrupados y con una ligera separación de *Dermanura azteca*, *Chiroderma salvini*, *Vampyrodes major*, *Artibeus hirsutus* y *Centurio senex*.

En el Análisis de Cluster del módulo 3 (Figura 18), *Sturnira hondurensis* se mantiene alejada del resto de los géneros, mientras que *Artibeus hirsutus* se agrupa con *Vampyrodes*

major, *Centurio senex* con *Dermanura azteca* y *Enchisthenes hartii* con *Uroderma bilobatum*.

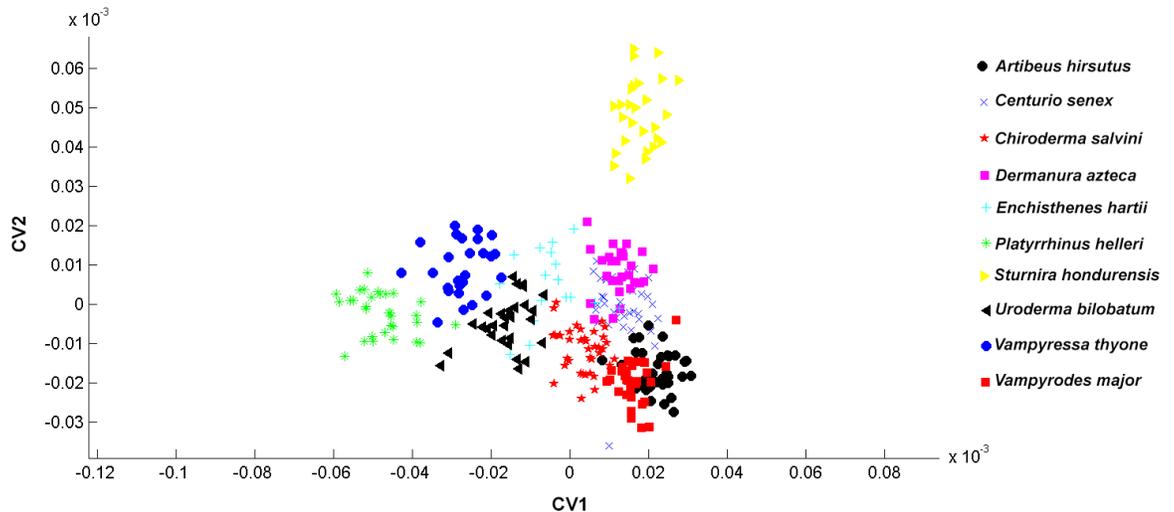


Figura 17. Análisis de CVA para la región de los procesos mandibulares de los 10 géneros analizados.

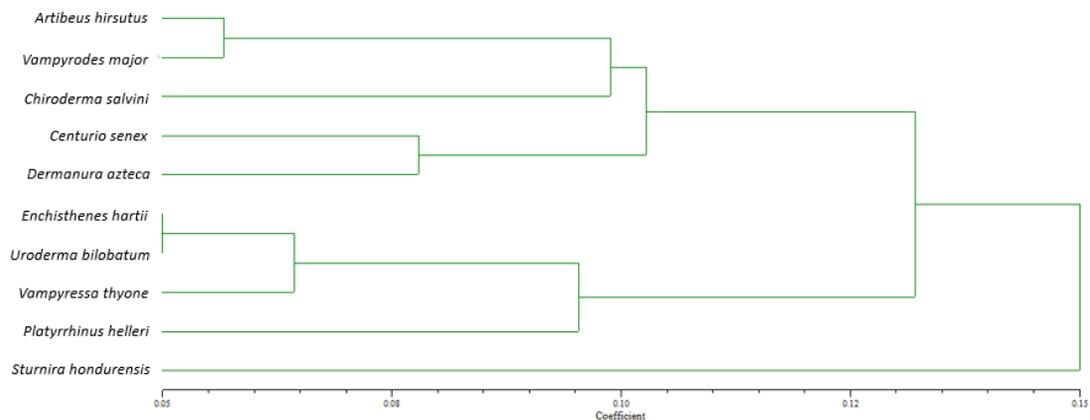


Figura 18. Análisis de Cluster de la región de los procesos mandibulares de los 10 géneros analizados.

Módulo 4- Región dentaria de la mandíbula

En el módulo de los procesos mandibulares, se obtuvieron 9 ejes con valores de $p < 0.05$, indicando que los 10 géneros son significativamente distintos en el CVA/MANOVA (Tabla 5). Las especies *Centurio senex* y *Sturnira hondurensis* presentan una mayor separación del resto de los géneros en ambos ejes del CVA (Figura 19). Las especies *Chiroderma salvini*, *Vampyroides major* y *Artibeus hirsutus* se encuentran ligeramente separados de *Dermanura*

azteca, así como de otra agrupación de *Enchisthenes hartii*, *Uroderma bilobatum*, *Platyrrhinus helleri* y *Vampyressa thyone*.

En los resultados del Análisis de Cluster (Figura 20), *Centurio senex* se mantiene alejado del resto de los géneros, seguido *Sturnira hondurensis*. *Artibeus hirsutus* se agrupa con *Vampyrodes major*, de manera cercana *Platyrrhinus helleri* con *Uroderma bilobatum*, *Dermanura azteca* con *Enchisthenes hartii* y *Chiroderma salvini* con *Vampyressa thyone*.

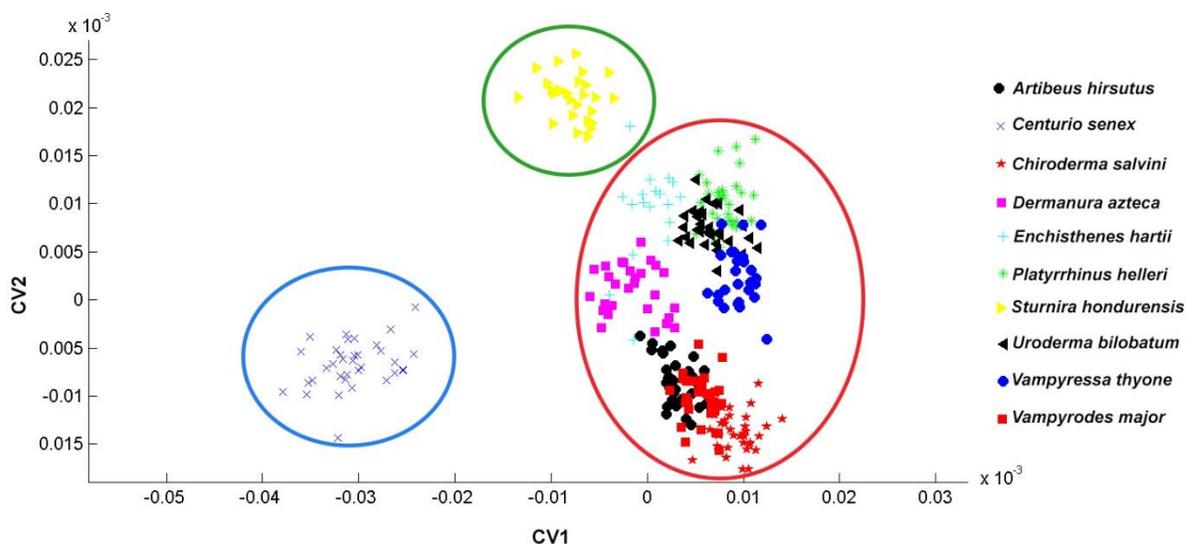


Figura 19. Análisis de CVA para la región dentaria de la mandíbula de los 10 géneros analizados. Dieta de frutos blandos: eclipse verde; dieta de frutos duros: eclipse rojo y eclipse azul: durófago especialista.

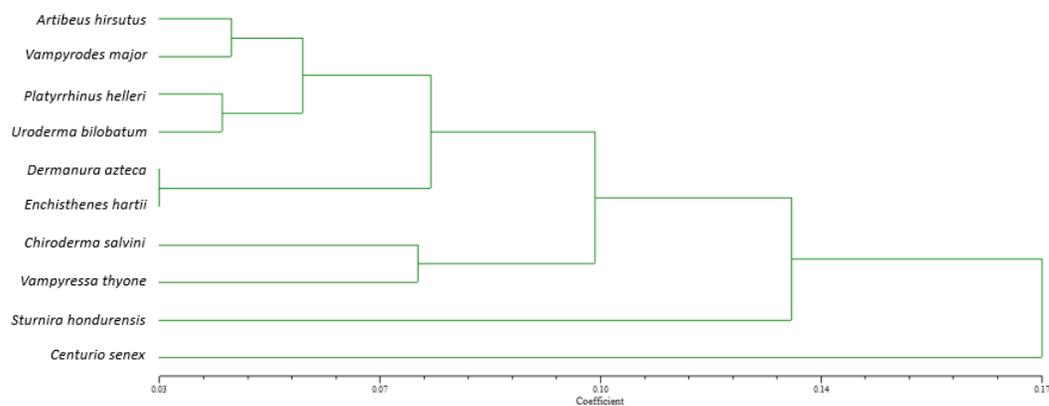


Figura 20. Análisis de Cluster de la región de los procesos mandibulares de los 10 géneros analizados.

Tabla 5. Valores obtenidos prueba de significancia del CVA/MANOVA. CC: con *Centurio senex*; SC: sin *Centurio senex*.

Eje	λ de Wilks		X^2		df		p		
	CC	SC	CC	SC	CC	SC	CC	SC	
1	0.0002	0.001	2663.955	1695.158	144	128	2.22E-16	2.22E-16	Caja craneana
2	0.005	0.016	1607.67	1091.851	120	105	2.22E-16	2.22E-16	
3	0.0352	0.07	1014.391	700.748	98	84	2.22E-16	2.22E-16	
4	0.132	0.197	613.206	428.893	78	65	2.22E-16	2.22E-16	
5	0.32	0.382	345.258	254.327	60	48	2.22E-16	2.22E-16	
6	0.566	0.630	172.326	121.841	44	33	2.22E-16	4.13E-12	
7	0.812	0.838	62.889	46.489	30	20	0.0004	6.90E-04	
8		0.932		18.454		9		0.03	
1	0	0.0001	4291.869	2617.651	144	128	2.22E-16	2.22E-16	Rostro
2	0.0001	0.0006	2745.118	1985.996	120	105	2.22E-16	2.22E-16	
3	0.001	0.004	2059.797	1423.643	98	84	2.22E-16	2.22E-16	
4	0.008	0.032	1449.564	910.281	78	65	2.22E-16	2.22E-16	
5	0.053	0.113	892.757	577.496	60	48	2.22E-16	2.22E-16	
6	0.164	0.26	548.514	356.724	44	33	2.22E-16	2.22E-16	
7	0.36	0.529	310.171	168.922	30	20	2.22E-16	2.22E-16	
8	0.627	0.774	141.649	67.942	18	9	2.22E-16	3.85E-11	
9	0.853		48.346		8		8.48E-08		
1		0.0001		2848.019		126		2.22E-16	Procesos mandibulares
2		0.0009		2010.538		104		2.22E-16	
3		0.0079		1393.892		84		2.22E-16	
4		0.0437		901.337		66		2.22E-16	
5		0.170		509.05		50		2.22E-16	
6		0.34		310.587		36		2.22E-16	
7		0.571		161.051		24		2.22E-16	
8		0.834		52.219		14		2.58E-06	
9		0.926		22.013		6		0.001	
1		0		3906.893		126		2.22E-16	Región dentaria de la mandíbula
2		0		2900.523		104		2.22E-16	
3		0.0007		2083.021		84		2.22E-16	
4		0.007		1415.14		66		2.22E-16	
5		0.041		911.184		50		2.22E-16	
6		0.149		544.793		36		2.22E-16	
7		0.367		287.095		24		2.22E-16	
8		0.7		102.227		14		1.77E-15	
9		0.952		14.118		6		0.0283	

Los valores de λ de Wilks son medidas de los porcentajes de varianza no explicados por el modelo; la X^2 obtenida de la prueba de Bartlett; Los df son los grados de libertad de y los valores de p la significancia de la prueba.

3.5 Filomorfoespacio y señal filogenética

Al eliminar los taxones no utilizados en este trabajo de la filogenia propuesta por Rojas *et al.* (2016), se mantuvieron la mayoría de las relaciones filogenéticas entre las especies incluidas en este estudio. Sin embargo, la relación de *Chiroderma salvini* y *Vampyressa thyone* no se mantuvo, posiblemente porque esta relación estaba apoyada con bajos valores de soporte en la filogenia original (Figura 21).

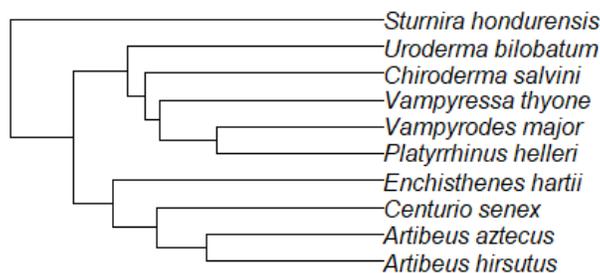


Figura 21. Filogenia obtenida al eliminar los taxones no utilizados en este estudio, y con la cual se obtuvieron las gráficas de los filomorfoespacios y estimaciones de señales filogenéticas.

Módulo 1

La distribución de las formas de la bóveda craneana en el filomorfoespacio (Figura 22), se observa la separación de *Centurio senex* del resto de los géneros. Semejante a los análisis de cluster, las formas promedio del módulo 1 se mantienen cercanas para las especies *Artibeus hirsutus*, *Dermanura azteca*, *Sturnira hondurensis* y *Vampyrodes major*. Destaca que la forma promedio de *Platyrrhinus helleri* se aleja de *Vampyrodes major*, y se parece más a *Uroderma bilobatum*. La relación filogenética entre *Chiroderma salvini* y *Vampyressa thyone* se respalda con similitud morfológica, y *Enchisthenes hartii* se agrupa de manera independiente al resto de los géneros. En el PC1, *Centurio senex* se encuentra en la zona que describe cráneos muy acotados. Mientras que, en el PC2, se encuentra ligeramente orientado hacia valores negativos donde se observan cráneos con mayor variación en la región posterior del cráneo. En zonas con valores negativos del PC2 se agrupan las especies que carecen de cresta sagital y cráneos más redondeados en la zona del foramen magnum, como *Uroderma bilobatum*, *Platyrrhinus helleri*, *Enchisthenes hartii*, *Vampyressa thyone* y *Chiroderma salvini*. Mientras que en los valores positivos del PC2 se agrupan las especies que presentan cresta sagital, como *Vampyrodes major*, *Sturnira hondurensis*, *Artibeus hirsutus* y *Dermanura azteca*.

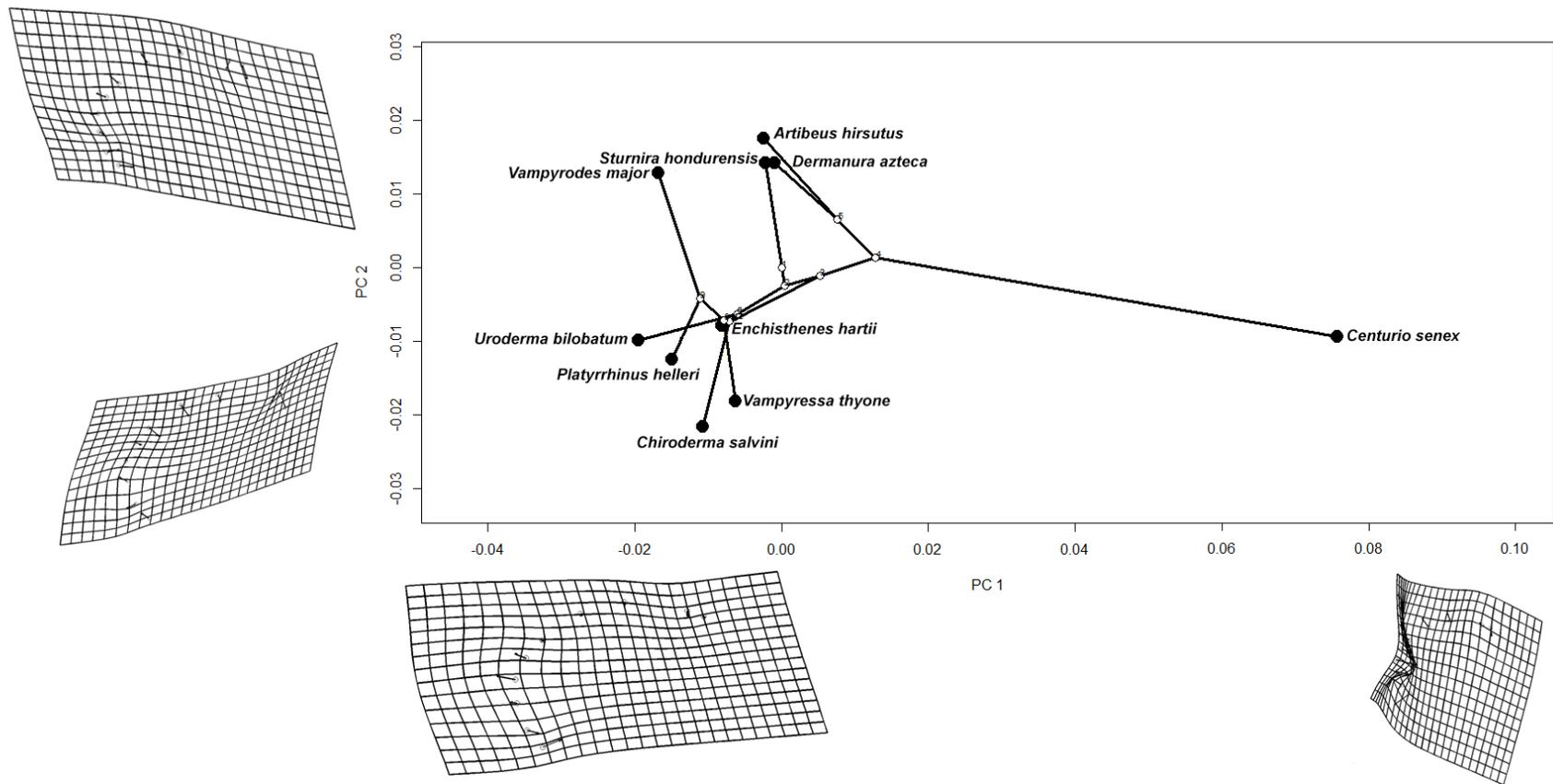


Figura 22. Filomorfoespacio de la caja craneana con gradillas de deformación entre los extremos de los ejes 1 y 2 del PCA.

Módulo 2

En el filomorfoespacio de la región del rostro, *Centurio senex* se separa del resto de los géneros (Figura 23). La forma de *Artibeus hirsutus* se aleja de la relación que mantiene en la filogenia con *Dermanura azteca*. De la misma manera, *Vampyrodes major* se separa de *Platyrrhinus helleri*, pero *Sturnira hondurensis* es muy semejante a *Platyrrhinus helleri*. Al igual que en el módulo anterior, *Enchisthenes hartii* se separa del resto de los géneros. *Centurio senex* se encuentra en valores del PC1 donde se observa un gran acotamiento tanto en la región del rostro como en la dentaria, y el inicio del rostro se encuentra en punto con mayor altura cercana a la bóveda craneana. Por otra parte, en los valores negativos del PC1 se observan rostros que inician a una menor pendiente y que son más alargados, en esta zona se encuentran agrupadas las 9 especies restantes. Los valores positivos del PC2 indican rostros más alargados en la zona de las narinas, así como alveolos premolares de mayor tamaño. En esta región se encuentran agrupadas las especies *Sturnira hondurensis*, *Platyrrhinus helleri*, *Uroderma bilobatum* y *Vampyressa thuyone*. Por otra parte, especies como *Chiroderma salvini*, *Enchisthenes hartii*, *Dermanura azteca* y *Artibeus hirsutus* presentan alveolos premolares de menor tamaño.

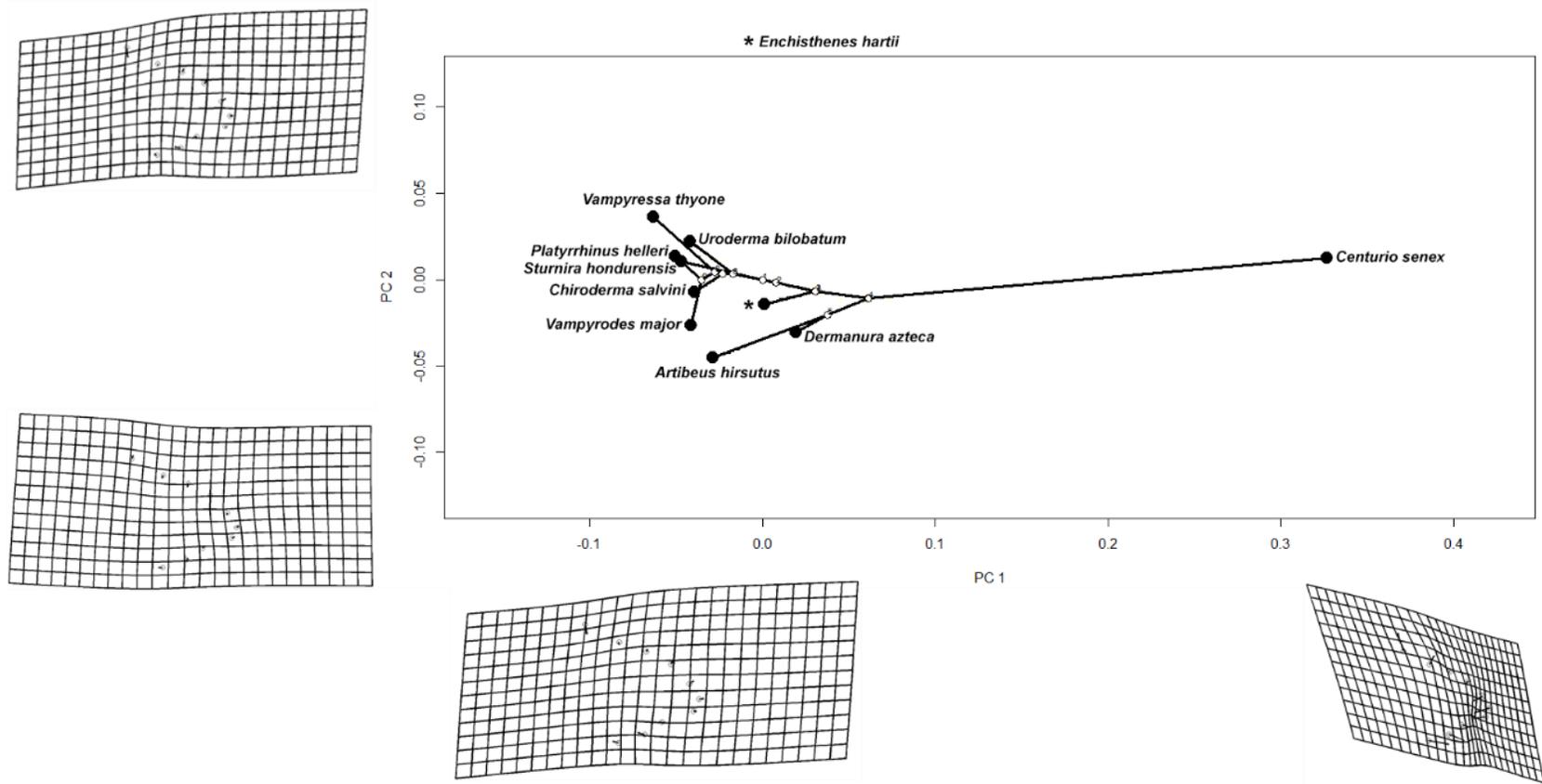


Figura 23. Filomorfoespacio del rostro y gradillas de deformación entre los extremos de los ejes 1 y 2 del PCA.

Módulo 3

En las formas de los procesos mandibulares (Figura 24) se observa que *Dermanura azteca* se aleja de *Artibeus hirsutus*, pero que es muy parecido a *Vampyrodes major*. El resto de los géneros se distribuyen de manera independiente sin observarse agrupaciones de semejanza morfológica. Las especies *Enchisthenes hartii*, *Vampyrodes major*, *Dermanura azteca*, *Platyrrhinus helleri* y *Artibeus hirsutus* se encuentran agrupadas hacia los valores negativos del PC1, en donde se observan procesos angulares y coronoides más pequeños, así como con cóndilos más alargados. Por otra parte, las especies *Vampyressa thyone*, *Chiroderma salvini*, *Uroderma bilobatum*, *Centurio senex* y *Sturnira hondurensis* se encuentran orientados hacia los valores positivos del PC1, donde se observan procesos coronoides y angular más desarrollados, así como cóndilos reducidos. En el PC2 con valores arriba de 0 se observan a las especies *Dermanura azteca*, *Vampyrodes major*, *Enchisthenes hartii*, *Vampyressa thyone*; mismas que presentan procesos coronoides más anchos y un proceso angular más corto. En contraste, las especies *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus hirsutus*, *Sturnira hondurensis*, *Centurio senex* y *Uroderma bilobatum* presentan un proceso angular más amplio, así como procesos coronoides alargados y estrechos.

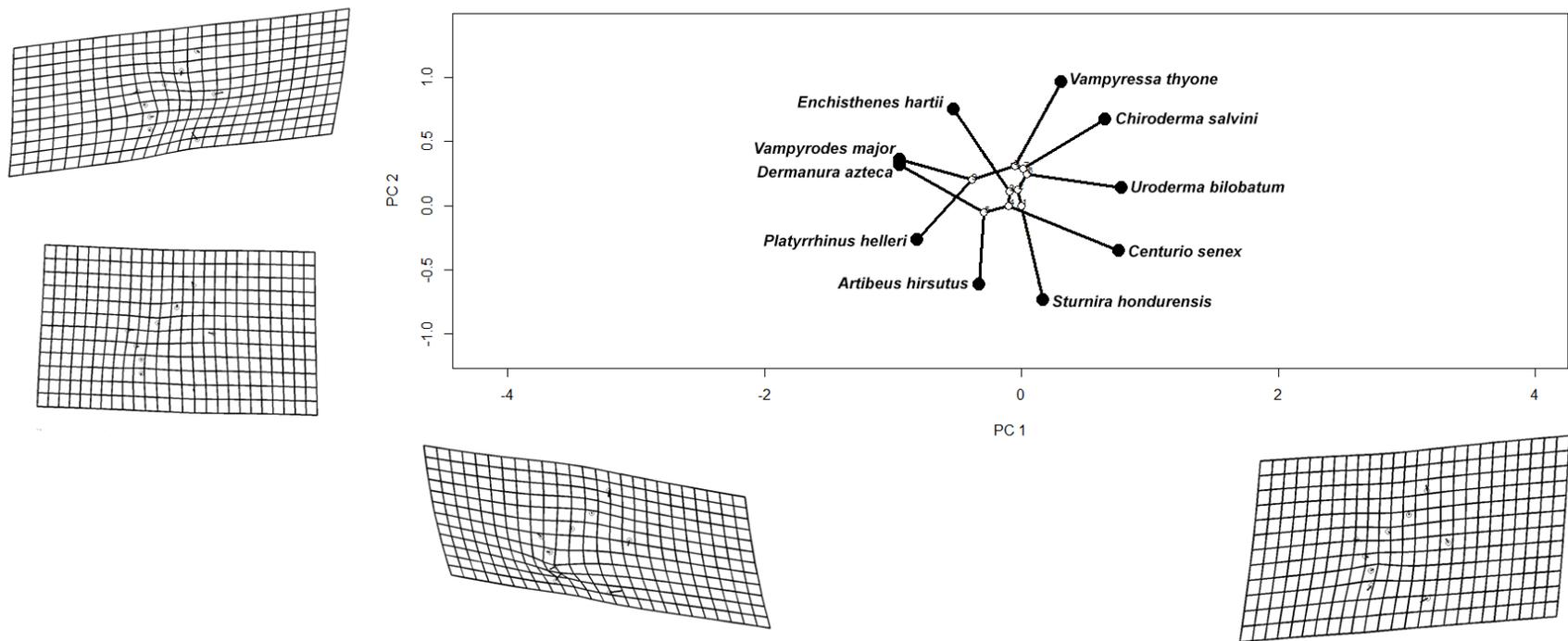


Figura 24. Filomorfoespacio de los procesos mandibulares y gradillas de deformación entre los extremos de los ejes 1 y 2 del PCA.

Módulo 4

En el filomorfoespacio para la zona de dentición de la mandíbula (Figura 25), *Dermanura azteca* y *Vampyrodes major* muestra morfologías muy parecidas, y ninguna de ellas presenta una fuerte semejanza con sus especies relacionadas filogenéticamente, *Artibeus hirsutus* y *Platyrrhinus helleri*, respectivamente. Las especies *Vampyressa thyone*, *Enchisthenes hartii*, *Vampyrodes major*, *Dermanura azteca* y *Platyrrhinus helleri* se encuentran orientadas hacia los valores negativos del PC1; zona donde se observan mandíbulas más largas. Mientras que las especies *Chiroderma salvini*, *Uroderma bilobatum*, *Centurio senex*, *Sturnira hondurensis* y *Artibeus hirsutus*, presentan mandíbulas más cortas. Por otra parte, en el PC2, las especies *Enchisthenes hartii*, *Vampyressa thyone*, *Chiroderma salvini* y *Uroderma bilobatum*, presentan mandíbulas más anchas. Mientras que *Vampyrodes major*, *Dermanura azteca*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus hirsutus*, *Sturnira hondurensis* y *Centurio senex* tienen la región dentaria más corta.

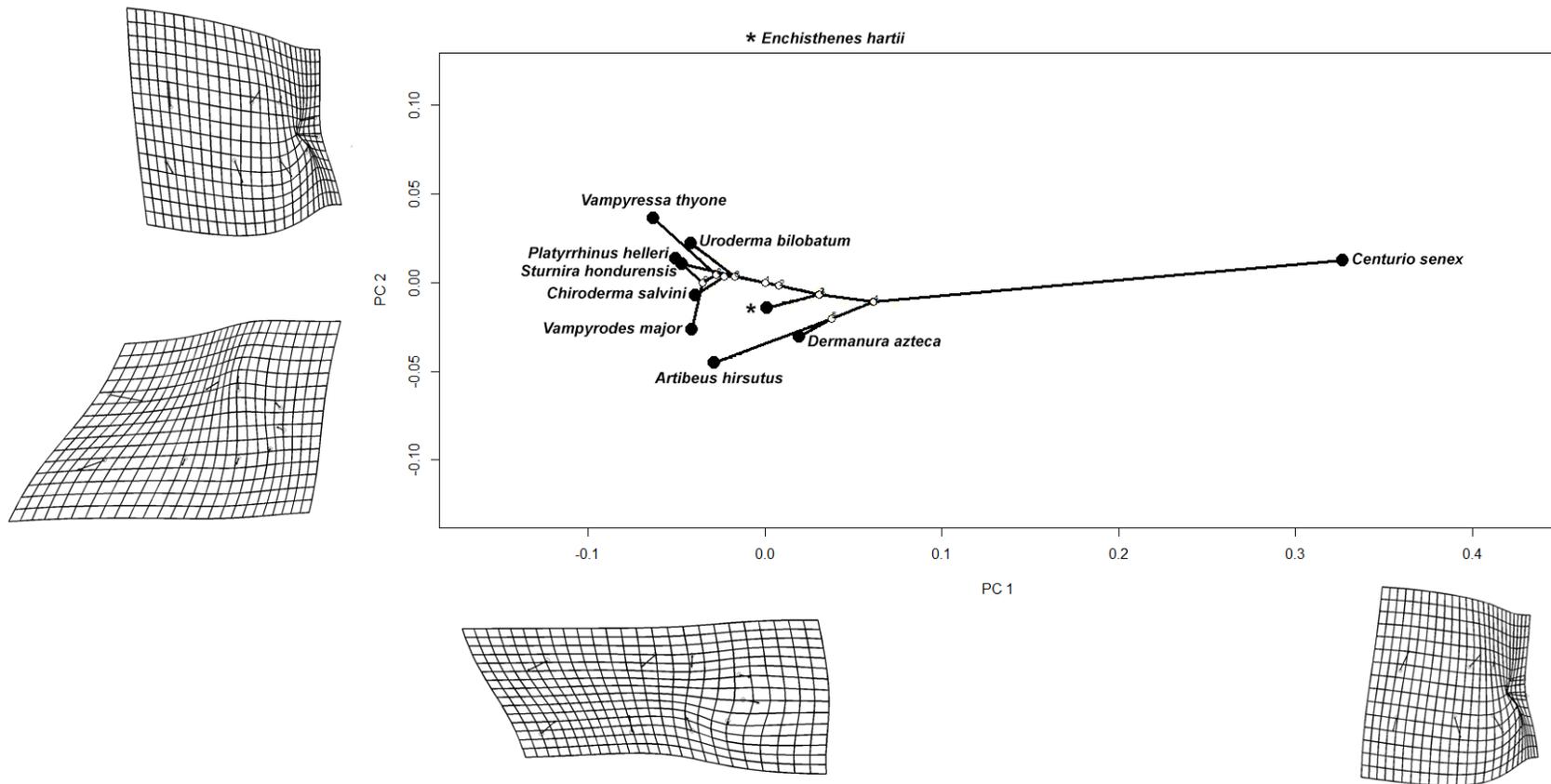


Figura 25. Filomorfoespacio de la región dentaria de la mandíbula y gradillas de deformación entre los extremos de los ejes 1 y 2 del PCA.

Señal filogenética

Inicialmente se estimó el nivel de señal filogenética con los 10 géneros en cada módulo por separado. Se obtuvieron valores altos de K_{mult} , aunque inferiores a 1 y no significativos. Tomando en cuenta lo obtenido previamente en las gráficas de los filomorfoespacio, se procedió a repetir los análisis omitiendo a *Centurio senex* (Tabla 6). En los nuevos resultados, los valores de K_{mult} aumentaron ($K_{mult} > 1$) y los de p disminuyeron ($p < 0.05$), volviéndose significativos para los módulos 1 y 2, lo cual indica señal filogenética. La hipótesis nula en la prueba de significancia del estadístico K_{mult} es que no se observa un patrón de similitud entre la filogenia; al obtener valores de K_{mult} inferiores a 1, además de $p > 0.05$, se concluye que no hay indicios de señal filogenética en los módulos mandibulares (3 y 4).

Tabla 6. Resultados obtenidos de la prueba de señal filogenética para cada módulo.

	Todos		Sin <i>Centurio senex</i>	
	K_{mult}	p	K_{mult}	p
Módulo 1-Bóveda craneana	0.942	0.153	1.0449	0.031
Módulo 2-Rostro	0.9389	0.202	1.0472	0.017
Módulo 3-Procesos mandibulares	0.8738	0.344	0.9059	0.196
Módulo 4- Región dentaria de la mandíbula	0.8462	0.563	0.8659	0.368

IV. Discusión

La división del cráneo en módulos permite identificar y analizar con mayor detalle las zonas que presentan una mayor variación. De esta manera, es posible examinar los elementos craneales en relación a su función y así comprender cómo evolucionan (Santana *et al.*, 2012). Este estudio permitió cuantificar la variación craneal de los murciélagos estenodermatinos distribuidos en México. Particularmente, con la división del cráneo y mandíbula en módulos, fue posible confirmar que varían de manera independiente y las estructuras en las cuales se observa un componente filogenético.

4. 2 Variación craneal y frugivoría

Se ha observado que la forma craneal de los murciélagos frugívoros es altamente variable, y se ha sugerido que esto podría atribuirse a las diferentes propiedades físicas de los frutos que consumen (Freeman, 1988; Dumont, 1997; Ungar, 1995; Strait y Overdoff, 1996; Aguirre *et al.*, 2003, Dumont, 2003; Dumont, 2004). Las investigaciones que buscan explicar la variación craneal en estenodermatinos se centran en la frugivoría, dureza de frutos y la fuerza de mordida (Freeman, 1988; Dumont, 2004; Nogueira *et al.*, 2009; Santana *et al.*, 2012). Es importante mencionar que la dureza de los frutos es una característica restrictiva para su consumo por murciélagos, ya que durante la masticación se imponen diferentes cargas que tanto el cráneo como la mandíbula resisten (Dumont, 2007). Además, la capacidad de alimentarse de frutos de determinada dureza juega un papel importante en el aprovechamiento y división de recursos dentro de las comunidades de vertebrados (Aguirre *et al.*, 2003). Es por ello que, de manera general, los murciélagos frugívoros suelen estar divididos en dos grupos, aquellos que se alimentan de frutos duros, generalmente de *Ficus sp.*; los que se alimentan de frutos blandos como *Piper sp.* y *Solanum sp.* Adicionalmente, dentro de las especies que se alimentan de frutos duros, conocidas como durófagas, puede llegar a presentarse un nivel más alto de dicha durofagia (durofagia especializada), la cual implica alimentarse de frutos aun más duros e incluso la ingesta de semillas (Dumont, 1997; Dumont, 1999; Dumont, 2003; Santana *et al.*, 2012).

La especie *Sturnira hondurensis*, una de las especies analizadas, forma parte del grupo especialista en frutos blandos (Saldaña-Vázquez *et al.* 2010; García-Estrada *et al.*

2012; García-Morales *et al.* 2012). Por otra parte, las especies incluidas en este estudio que forman parte del grupo especialista en frutos duros son: *Artibeus hirsutus*, *Dermanura azteca*, *Enchisthenes hartii*, *Chiroderma salvini*, *Uroderma bilobatum*, *Platyrrhinus helleri*, *Vampyressa thyone* y *Vampyrodes major* (Arroyo-Cabrales y Owen, 1997; da Silva *et al.*, 2008; Velazco y Simmons, 2011; García-Estrada *et al.* 2012; García-Morales *et al.* 2012; Bolívar-Cime *et al.*, 2014; Ríos-Blanco y Pérez-Torres, 2015); y la especie que se consideró como durófago especialista fue *Centurio senex*, ya que se ha reportado que puede llegar a alimentarse de frutos y semillas de mayor dureza que el resto de las especies durófagas (Villalobos-Chavez *et al.*, 2016; Téllez-Girón y Sánchez, 2014). Los estudios de las dietas de murciélagos estenodermatinos son abundantes solamente para algunas especies como *Artibeus jamaicensis*, *Dermanura tolteca*, *Centurio senex*, *Sturnira parvidens* y *Sturnira hondurensis* (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Kunz y Díaz, 1995; Hernández-Conrique *et al.* 1997; Saldaña-Vázquez *et al.*, 2010; Villalobos-Chaves, *et al.*, 2016; Hernández-Montero *et al.*, 2011; García-Estrada *et al.*, 2012; Bolívar-Cime, *et al.* 2014), pero afortunadamente estas especies representan a los principales grupos reportados y detectados en este estudio. La escasez de los reportes de alimentación en el resto de las especies podría deberse a que algunos taxa como *Enchisthenes hartii*, *Artibeus hirsutus* y *Vampyressa thyone* son consideradas raras y por lo tanto se conoce poco sobre sus poblaciones (Téllez-Girón, 2014; Arroyo-Cabrales, 2014). Los módulos que reflejaron a estos dos grupos, incluyendo la separación de *Centurio senex*, fueron la bóveda craneana, en los cuales los extremos de dieta blanda como *Sturnira hondurensis* presentan cráneos más alargados y los de dieta durófaga especialista como *Centurio senex*, una bóveda craneana más acotada. En la región dentaria de la mandíbula también se observan agrupaciones que podrían ser explicadas por estas diferencias alimenticias, en donde especialistas en frutos blandos presentarían un dentario más alargado, mientras que especies durófagas uno más robusto.

Adicionalmente, la variación detectada en la bóveda craneana parece deberse a la presencia de la cresta sagital en especies como *Sturnira hondurensis*, *Centurio senex*, *Vampyrodes major*, *Artibeus hirsutus* y *Dermanura azteca*. En el análisis de cluster y en el filomorfoespacio, puede observarse la separación de estas especies de aquellas que no cuentan con una cresta sagital como *Vampyressa thyone*, *Enchisthenes hartii*, *Chiroderma salvini*, *Uroderma bilobatum* y *Platyrrhinus helleri*. La cresta sagital desarrollada se ha

vinculado a una mayor inserción del músculo *temporalis*, mismo que participa en el nivel de fuerza de mordida y masticación (Santana *et al.*, 2012). A pesar de especializarse en frutos blandos, se ha reportado que la especie *Sturnira hondurensis* es capaz de alimentarse ocasionalmente de frutos duros (García-Estrada *et al.*, 2012) y se agrupa junto con las especies que presentan una cresta sagital desarrollada. Es impreciso que la cresta sagital sea un indicador de una gran fuerza de mordida, debido a que hay estudios en los que se sugiere que especies del género *Chiroderma* -con una cresta sagital disminuida- podrían especializarse en durofagia debido al consumo de semillas (Nogueira *et al.*, 2005). No obstante, especies que se alimentan de alimentos duros suelen presentar el músculo *temporalis* de mayor tamaño (Santana *et al.*, 2012).

Otros estudios sugieren que los procesos mandibulares son los que más aportan al incremento de la fuerza de mordida (Dumont, 2004; Nogueira *et al.*, 2009). En murciélagos de la familia Pteropodidae, es posible que cóndilos y procesos coronoides más alargados les permite tener una mayor fuerza de mordida que los filostómidos (Dumont, 2004). Estos elementos mandibulares crean un mayor espacio para la unión de los músculos aductores más grandes, por lo que el resultado es un incremento en la fuerza de mordida (Dumont, 2004). Sin embargo, Santana *et al.* (2012) sugiere que el incremento de la fuerza de mordida es el resultado de cambios en los músculos *temporalis* y *masseter*; y de manera particular, el músculo *temporalis* adquiere una mayor importancia en especies durófagas como *Centurio senex*. Por otra parte, Nogueira *et al.* (2009) sugieren que la importancia del *masseter* en el aumento de la fuerza de mordida está influenciado por la expansión del proceso angular. Las especies que presentaron procesos angulares y coronoides más desarrollados fueron *Vampyressa thylene*, *Chiroderma salvini*, *Uroderma bilobatum*, *Centurio senex* y *Sturnira hondurensis*. Por lo que estas especies podrían ser las que presenten una mayor fuerza de mordida, sin embargo, en la literatura solamente se ha reportado al género *Chiroderma* como posible especie durófaga más especializada, además de *Centurio senex* (Nogueira *et al.*, 2005). Sería pertinente esclarecer especificaciones en la dieta de los géneros *Vampyressa* y *Uroderma*, y aunque *Sturnira hondurensis* es especialista en frutos blandos, se ha reportado una ingesta ocasional de *Ficus sp.* (García-Estrada *et al.* 2012).

Se ha encontrado en estudios de la mandíbula de carnívoros que la cercanía de los dientes hacia el *fulcrum* influye en el volumen del *masseter* y, en consecuencia, surge un

aumento de fuerza de mordida (Greaves, 1985). Freeman (1995) encuentra este mismo patrón tomando en cuenta a murciélagos nectarívoros, quienes se caracterizan por tener las menores fuerzas de mordida y dientes lejanos del *fulcrum*. Las especies con dientes que se encuentran cercanos al *fulcrum*, y que se infiere cuentan con mayor fuerza de mordida serían *Vampyressa thyone*, *Enchisthenes hartii*, *Vampyrodes major*, *Dermanura azteca* y *Platyrrhinus helleri*. Este resultado contrasta con el obtenido en la variación del proceso angular. Si bien la cercanía es mínima, esto podría compensar los procesos angulares menos desarrollados que implicarían una menor fuerza de mordida. En los rostros más acotados se observa el efecto anterior, entre más cerca se encuentren los caninos del *fulcrum*, se presenta un aumento del volumen del *temporalis* y *masseter* (Swartz *et al.*, 2003). Este tipo de variación no se observó en las especies estudiadas, ya que el landmark que corresponde al canino no presentó cambios relevantes. La zona que presentó mayor variación fue la zona del nasal, debido al gran acotamiento del rostro que presenta *Centurio senex*. Adicionalmente, se ha reportado que *C. senex* sí presenta una mayor cercanía de la zona dentaria al *fulcrum*, lo cual contribuye a la gran fuerza de mordida que posee (Freeman, 1988). Lo anterior podría ser un resultado del acotamiento extremo del cráneo y mandíbula, lo que contribuyó más a su variación en los resultados obtenidos.

Otros factores importantes a considerar son el tamaño de los frutos y de los cráneos, ya que el tamaño del alimento puede determinar el consumo por parte de los murciélagos (Dumont, 2003), es por ello que tanto la capacidad de la apertura bucal, como la fuerza de la mordida, podrían ser factores importantes a considerar. Algunos estudios se han enfocado en estudiar el desempeño muscular del *masseter* y *temporalis* con las medidas del factor de estiramiento, el cual estima la capacidad de generar una fuerza de mordida a amplias aperturas mandibulares; de acuerdo a estos modelos, la medida en la cual la apertura de la mandíbula estira el masetero superficial y disminuye la fuerza de mordida, depende de la relación entre el origen e inserción del músculo y del ángulo formado con la articulación temporomandibular (Herring y Herring, 1974; Dumont *et al.*, 2009). En los factores de estiramiento de murciélagos estenodermatinos reportados por Dumont *et al.* (2009), se observa una tendencia en la que especies de los géneros *Artibeus* y *Centurio* presentan un mayor factor de estiramiento del *temporalis*, en comparación con los géneros *Platyrrhinus* y *Sturnira*. En contraste, los factores de estiramiento del *masseter* presentan una mayor

variación entre los géneros, siendo *Centurio* y *Platyrrhinus* los que presentan los valores más altos. Esto sugiere que los murciélagos estenodermatinos estudiados, particularmente *Centurio*, son los más adecuados para generar una gran fuerza de mordida a aperturas mandibulares bajas. Lo anterior coincide con el tipo de procesamiento de los frutos durante la alimentación de estenodermatinos, ya que se caracteriza por largos periodos de masticación (Dumont, 2003; Dumont *et al.*, 2009), además de que reúne con los caracteres craneales y mandibulares indicadores de una gran fuerza de mordida, como la presencia de cresta sagital, cráneo robusto y procesos mandibulares desarrollados.

Se ha sugerido que la morfología y función del cráneo están bajo una fuerte selección influidas por las propiedades físicas de los frutos, así como de los comportamientos que intervienen en su búsqueda y procesamiento; dichas presiones actuarían primeramente de manera general en el cráneo, hasta individualizarse sobre los elementos craneales (Santana *et al.*, 2012). Los estudios de Dumont *et al.* (2012, 2014) sugieren que el cráneo bajo y ancho de la subfamilia Stenodermatinae favoreció a la invasión de una nueva zona adaptativa en la que eran capaces de alimentarse de frutos duros. Por lo tanto, desde el inicio de su diversificación pudieron alimentarse de frutos duros que incluyeron cambios en la morfología muscular, estilos de mordida y manejo de fruta (Freeman, 1988; Dumont, 1999; Santana *et al.*, 2010; Santana *et al.*, 2012; Dumont *et al.*, 2014).

Si bien la alimentación es uno de los factores que ayudan a comprender la variación obtenida, el cráneo desempeña otras funciones además del procesamiento del alimento. La protección del encéfalo, así como las diferentes adaptaciones de los sistemas sensoriales auditivo, olfativo y visual son otras de las demandas con las que cumple el cráneo (Hoyte, 1987; Neuweiler, 2000; Pedersen, 2003; Reep y Bhatnagar, 2003; Dumont, 2004). Se han encontrado diferencias en la morfología craneal, asociadas a la ecolocalización oral y nasal entre murciélagos de la familia Pteropodidae y Phyllostomidae (Goudy-Trainor y Freeman, 2002). Algunos estudios se han enfocado en estudiar la variación de las emisiones ecolocalizadoras y la morfología de la hoja nasal, sin embargo, aún no se han realizado investigaciones que correlacionen la morfología del nasal y las emisiones de murciélagos estenodermatinos. Por otra parte, es importante mencionar que se ha reportado dimorfismo sexual en ejemplares de la especie *Sturnira hondurensis* (Hernández-Chávez, 2018), por lo que es necesario tomar en cuenta esta fuente de variación que no pudo ser eliminada, debido

a que se incluyeron ejemplares machos y hembras de 6 y 4 especies respectivamente. Una manera de controlar este efecto pudo haber sido con la obtención de un tamaño de muestra equitativo de hembras y machos de cada especie, para así poder analizar un posible efecto de dimorfismo sexual en cada una.

4.3 Señal filogenética

En las morfologías mandibulares las formas similares no reflejan las relaciones filogenéticas más cercanas entre las especies. Estos módulos no mostraron indicios de señal filogenética, siendo los procesos coronoides y angulares los que presentaron mayor variación, y estas estructuras son relevantes en el incremento de la fuerza de la mordida (Dumont, 2004). Cabe resaltar que en los análisis donde se evaluaron posibles submódulos, el proceso angular resultó ser una estructura independiente al resto de los procesos mandibulares, sin embargo, debido a un número de landmarks insuficiente no se consideró como submódulo. Tomando en cuenta estos resultados, el proceso angular podría ser evaluado en estudios futuros como una estructura independiente. En la mandíbula, la zona de la dentición fue la que presentó mayor variación y valores más bajos de K_{mult} . Se ha sugerido que la gran variación en la dentición de murciélagos estenodermatinos podría ser mayor que la encontrada en todos los yangoquirópteros y que dicha diversidad podría deberse a diferencias en la dieta (Freeman, 1988, 1992, 2000). Es por ello que los módulos mandibulares podrían ser de gran utilidad en estudios ecológicos, particularmente del efecto de hábitos alimenticios en la morfología, ya que no brindan información relacionada a la filogenia. Además, sería pertinente un estudio que cuantifique la morfología dental de los murciélagos estenodermatinos con métodos de morfometría geométrica ya que podrían esclarecer las convergencias morfológicas en la subfamilia, debido a que son las estructuras que tienen un contacto directo con el alimento.

Por otra parte, la bóveda craneana y el rostro sólo muestran indicios de señal filogenética significativa al omitir en los análisis a *Centurio senex*, un género con morfología atípica entre los estenodermatinos y que no presenta similitud morfológica con los géneros cercanos. Esto podría deberse a que durante la prueba de aleatorización para evaluar la significancia de K_{mult} , no se genera mayor variación cuando las formas se distribuyen al azar en la filogenia. Al omitir a *Centurio senex*, se obtiene una mayor variación cuando la distribución de las formas es de manera aleatoria en la filogenia, por lo que la posición y

cercanía filogenética se vuelven importantes, y generan los valores que indican señal filogenética. Esta señal filogenética obtenida podría tener relación con los grupos principales de frugivoría reportados previamente: frutos blandos, frutos duros y durofagia. Estos grupos también presentan una congruencia con la filogenia, ya que *Sturnira hondurensis* se alimenta de frutos blandos y es la primera especie en divergir, seguida de las especies que se alimentan de frutos duros como *Uroderma bilobatum*, *Vampyressa thyone*, *Chiroderma salvini*, *Vampyroides major*, *Platyrrhinus helleri*, *Enchisthenes hartii*, *Dermanura azteca* y *Artibeus hirsutus*. Mientras que *Centurio senex* es una especie durófaga y es una de las que más recientemente ha divergido dentro de los estenodermatinos. Adicionalmente, nuestros resultados coinciden con los obtenidos por Dumont *et al.* (2009) sobre los valores de los factores de estiramiento del *temporalis*, donde se observa una tendencia en la que los valores más altos para las especies de los géneros que han divergido más recientemente como *Artibeus* y *Centurio*, así como los valores más bajos para *Sturnira*.

En la filogenia de Rojas *et al.* (2016) la subfamilia Stenodermatinae es una de las que divergieron más recientemente y, de manera particular, los géneros no estenodermatinos que divergieron antes de esta subfamilia fueron *Carollia* y *Rhinophylla*. Cabe señalar que ambos géneros se alimentan de frutos blandos (Fleming, 1991; Rinehart y Kunz, 2006) y dentro de los estenodermatinos, se hipotetiza que divergió primero el género *Sturnira*, el cual se alimenta primordialmente de frutos blandos (Dumont, 2003; Saldaña-Vázquez *et al.* 2010; García-Estrada *et al.* 2012; García-Morales *et al.* 2012). Sin embargo, se ha reportado para este género que puede alimentarse ocasionalmente de frutos duros (García-Estrada *et al.* 2012), por lo que podría contar con características craneales que le permitan esta ingesta ocasional (Nogueira *et al.*, 2009). Esto podría explicar el agrupamiento de *S. hondurensis* con las especies especialistas en frutos duros y durofagia como *Centurio senex*, *Chiroderma salvini*, *Vampyressa thyone* y *Uroderma bilobatum*. Además, presenta variación en los vértices del *foramen magnum*, lo que podría explicar que esta especie tenga la peculiaridad de realizar movimientos específicos de la cabeza que le permiten desgarrar el fruto mientras se alimenta (Dumont, 1999). Adicionalmente, una característica de los murciélagos especialistas en frutos duros es que durante la alimentación forman bolas de semillas, cáscara y fibra, conocidas como *splats* que escupen después de un largo periodo de masticación (Dumont, 2003). *Sturnira* también forma *splats* y esta conducta podría reflejar la cercanía

filogenética de este género con los estenodermatinos (Dumont, 2003). En cuanto a los módulos mandibulares, la principal diferencia de *Sturnira hondurensis* del resto de las especies es que el proceso coronoides y el cóndilo presentan una mayor separación, lo que podría tener relación con la preferencia de esta especie por alimentos blandos.

Los géneros estenodermatinos que divergieron posteriormente a *Sturnira*, como *Artibeus hirsutus*, *Dermanura azteca*, *Enchisthenes hartii*, *Chiroderma salvini*, *Platyrrhinus helleri*, *Uroderma bilobatum*, *Vampyressa thyone* y *Vampyrodes major*, pudieron haber explorado más la capacidad de alimentarse de frutos duros, ya que son especialistas en frutos con mayor dureza (Dumont, 1997; Dumont, 1999; Dumont, 2003; Arroyo-Cabrales y Owen, 1997; da Silva *et al.*, 2008; Velazco y Simmons, 2011; García-Estrada *et al.*, 2012; García-Morales *et al.*, 2012; Bolívar-Cime *et al.*, 2014; Ríos-Blanco y Pérez-Torres, 2015). Estas especies convergen en la alimentación de frutos duros, pero difieren en la manera y el tiempo en que los consumen (Dumont, 1999). Se ha visto que murciélagos del género *Artibeus* demoran más tiempo en consumir los frutos que los del género *Dermanura*, aunque ambos muestran patrones similares mientras consumen el alimento, como movimientos de la cabeza y masticación (Dumont, 1999). Además, los géneros *Artibeus*, *Dermanura* y *Sturnira* cambian el estilo de masticación dependiendo de la dureza del fruto (Dumont, 1999). Sin embargo, no es posible explicar con detalle las relaciones dentro de este grupo, ya que no se cuenta con suficiente información sobre la alimentación de algunas especies para poder analizarlas.

Por otra parte, la especie *Centurio senex* es una de las que divergió más recientemente dentro de los estenodermatinos, y presenta estructuras craneales que le permiten especializarse en durofagia, como un proceso angular desarrollado, cresta sagital y el gran acotamiento del cráneo (Santana *et al.*, 2012). Cabe señalar que, a diferencia de los módulos del cráneo, no se observó a *Centurio senex* alejado del resto de los géneros en los módulos mandibulares. Sin embargo, estas estructuras en *esta especie C. senex* se encuentran desviados horizontalmente, de tal manera que no fue posible captar su forma cabalmente mediante fotografías digitales en 2D, por lo que podrían ser mejor estudiados con morfometría geométrica 3D. A pesar de que se intentó mantener una homogeneidad en el protocolo de toma de fotografías, la posición de los ejemplares es otro factor que debe ser

tomado en cuenta, ya que el efecto de la inclinación del lente y de los cráneos continua presente en las coordenadas aún después del AGP.

Debido a las características peculiares del género *Sturnira* tanto en la filogenia como en la morfología, sugerimos que la capacidad de alimentarse de frutos duros pudo haberse especializado y diversificado en los siguientes géneros, hasta especializarse en la durofagia que presenta *Centurio senex*, uno de los géneros que más recientemente diversificó. Esto es congruente con lo reportado por Dumont *et al.* (2012) y Rossoni *et al.* (2017), quienes sugieren que la alta diversificación de la subfamilia Stenodermatinae, se debe principalmente a la evolución de la frugivoría, debido a la capacidad de explorar tanto frutos blandos como duros, lo cual les permitió explotar nuevos nichos. Particularmente, Rossoni *et al.* (2017) proponen que fue debido a una gran fuerza selectiva la que generó una radiación exitosa de los murciélagos altamente especializados, como los durófagos, la cual se refleja en la capacidad de alimentarse de frutos más duros.

La precisión de la filogenia es un factor importante que debe considerarse en este tipo de estudios ya que el valor de la señal filogenética toma como referencia la hipótesis filogenética propuesta y utilizada en el análisis (Blomberg *et al.*, 2003). Por ejemplo, Owen (1987) realizó una filogenia con caracteres lineales y morfológicos, la cual muestra diferentes relaciones evolutivas a las consideradas actualmente, además en ella no se incluyó al género *Platyrrhinus* y se ubicó a *Enchisthenes hartii* dentro del género *Dermanura*. Por otra parte, la filogenia más reciente es la publicada por Tavares y colaboradores (2018), la cual incluye fósiles de murciélagos de cara corta, datos moleculares y morfológicos, pero en ella no se incluyeron a todas las especies de Stenodermatinae. Es por ello que, para el análisis de la señal filogenética, se utilizó la hipótesis evolutiva propuesta por Rojas *et al.* (2016), la cual representa el análisis más grande acerca de las relaciones filogenéticas de los murciélagos del nuevo mundo Noctilionoidea (Chiroptera: Phyllostomidae, Mormoopidae, Noctilionidae, Furipteridae, y Thyropteridae), y en donde sí se incluyeron a todas las especies pertenecientes a Stenodermatinae. Sin embargo, es preciso señalar que, a pesar de utilizar genes mitocondriales y nucleares en esta filogenia, en el caso de los estenodermatinos sólo se incluyó el gen mitocondrial *citocromo b*. En este sentido es importante destacar que los valores de K_{mult} dependen de las relaciones evolutivas analizadas, por lo que sería

recomendable contar con una filogenia que incluyera la mayor cantidad de caracteres (moleculares, morfológicos, etc.) de todas las especies de esta subfamilia.

En conjunto, los rasgos conductuales, ecológicos y filogenéticos, son factores determinantes en la especialización morfológica. De manera específica, estos factores les permiten ampliar el uso de recursos (West-Eberhard, 1989), y su plasticidad son determinantes en la variación morfológica encontrada. Considerando los valores de K_{mult} obtenidos, la mandíbula podría tener mayor plasticidad y susceptibilidad a cambios en los hábitos alimenticios, por lo que el dentario podría ser un carácter útil en estudios ecológicos que busquen profundizar en el efecto de la dieta sobre la morfología en estenodermatinos. Por otra parte, debido a que se obtuvo señal filogenética en los módulos del cráneo, estos caracteres podrían estar más conservados a lo largo de la filogenia y podrían ser considerados en la realización de filogenias de estenodermatinos que incluyan datos morfológicos y moleculares.

IV. Conclusiones

La morfometría geométrica, en conjunto con la modularidad y la evaluación de la señal filogenética de cada módulo, permitieron concluir que los géneros mexicanos de la subfamilia Stenodermatinae presentan formas del cráneo significativamente distintas. Se observó una tendencia de las especies a la agrupación de tres principales conjuntos: 1) *Sturnira hondurensis*, 2) *Artibeus hirsutus*, *Dermanura azteca*, *Chiroderma salvini*, *Platyrrhinus helleri*, *Uroderma bilobatum*, *Enchisthenes hartii*, *Vampyressa thyone* y *Vampyrodes major* y 3) *Centurio senex*. Estos grupos podrían ser explicados por as especializaciones de la dieta: 1) especialistas en frutos blandos; 2) especialistas en frutos duros y 3) durófagos más especialistas. Estos 3 grupos principales también son coincidentes con la filogenia, principalmente en los módulos craneales. La bóveda craneana y el rostro presentaron indicios de señal filogenética, por lo que las relaciones filogenéticas son factores importantes en estos caracteres; estos módulos craneales podrían ser utilizados como caracteres en filogenias de estenodermatinos. En contraste con los módulos mandibulares en los cuales no se encontró evidencia de señal filogenética, esto indica que la mandíbula presenta una alta variación fenotípica en los murciélagos estenodermatinos. Además de que no se encontró un factor que explique las convergencias morfológicas encontradas entre las especies en el filomorfoespacio. Es necesario tomar en cuenta una reevaluación del submódulo del proceso angular que podría presentar una variación independiente a los demás caracteres que componen a la mandíbula. Los módulos mandibulares podrían ser más susceptibles a factores ecológicos como variaciones específicas en la dieta, por lo que este carácter podría ser de gran utilidad en estudios ecológicos de hábitos alimenticios de estenodermatinos.

IV. Referencias

- Adams, D. C., Rohlf, F. J. y Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5-16.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. y Slice, D. E. (2013). A Field Comes of Age: Geometric Morphometrics in the 21st Century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1): 4-14.
- Adams, D. C. (2014). A generalized K statistic for estimating phylogenetic signal from shape and other high-dimensional multivariate data. *Systematic Biology*, 63(5): 685–697.
- Adams, D. C., Collyer, M. L. y Kaliontzopoulou, A. (2018). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.6.
- Adobe Systems Incorporated. (1990-2012). Adobe Photoshop CS6.
- Aguirre, L. F., Herrel, A., Van Damme, R. y Matthyssen, E. (2003). Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B — Biological Sciences*, 269: 1271–1278.
- Arroyo-Cabrales, J. y Owen, R. D. (1997). *Enchisthenes hartii*. *Mammalian Species*, 546: 1-4.
- Arroyo-Cabrales, J. (2014). Hart's Little fruit bat. En: Ceballos, G. (Ed). *Mammals of Mexico*. EUA: Johns Hopkins University.
- Baker, R. J., Atcheley, W. R. y McDaniel, R. (1972). Karyology and morphometrics of Peters' tentmaking bat, *Uroderma bilobatum* Peters (Chiroptera, Phyllostomidae). *Systematic zoology*, 21(4): 414-429
- Blomberg, S. P., Theodore Garland, J. e Ives, A. R. (2003). Testing for Phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *International Journal of Organic Evolution*, 57(4): 717–745.
- Bolívar-Cimé, B. S. (2014). Importancia de la vegetación asociada a los cenotes y los atributos estructurales del paisaje fragmentado para los murciélagos frugívoros, en el noreste de Yucatán (Doctoral dissertation, Tesis de doctorado. Instituto de Ecología AC Xalapa, Veracruz, México).
- Bookstein, F. L. (1989). Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 11: 567–585.
- Bookstein, F.L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge Univ. Press, New York.
- Bookstein, F. L. (1997). Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1(3): 225-243.

- Bookstein, F.L., Streissguth, A. P., Sampson, P. D., Connor, P. D. y Barr, H. M. (2002). Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage*, 15: 233–251.
- Callebaut, W. y Rasskin-Gutman, D. (Eds.). (2005). *Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems*. Cambridge MA: MIT Press.
- Cirranello, A., Simmons, N. B., Solar, S. y Baker, R. J. (2016). Morphological Diagnoses of Higher-Level Phyllostomid Taxa (Chiroptera:Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 18(1): 39-71.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. (1986). Fruiting and Frugivores at a Strangler Fig in the Tropical Rain Forest of Los Tuxtlas. Cambridge University Press. *Rain*, 2(4): 349–357.
- da Silva, A. G., Gaona, O. y Medellín, R. A. (2008). Diet and Trophic Structure in a Community of Fruit-Eating Bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89(1): 43–49.
- Datzmann, T., Von Helversen, O. y Mayer, F. (2010). Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 165(10): 1-14.
- Dryden, I. L. y Mardia, K.V. (1998) *Statistical Shape Analysis*. Nueva York, EUA: John Wiley & Sons.
- Dumont, E. R. (1997). Cranial shape in fruit, nectar, and exudate feeders: Implications for interpreting the fossil record. *American Journal of Physical Anthropology*, 102: 187–202.
- Dumont, E. R. (1999). The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *J. Zool.*, 248: 219-229.
- Dumont, E. R. (2003). Bats and fruit: an ecomorphological approach. En: Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (Eds). *Bat ecology* (Pp. 398–429). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Dumont, E. R. (2004). Patterns of diversity in cranial shape among plant-visiting bats. *Acta Chiropterologica*, 6(1): 59–74.
- Dumont, E. R. (2007). Feeding mechanisms in bats: Variation within the constraints of flight. *Integrative and Comparative Biology*, 47(1): 137–146.
- Dumont, E. R., Herrel, A., Medellín, R. A., Vargas-Contreras, J. A. y Santana, S. E. (2009). Built to bite: Cranial design and function in the wrinkle-faced bat. *Journal of Zoology*, 279(4), 329–337.
- Dumont, E. R., Dávalos, L. M., Goldberg A., Voigt, C. C., Rex, K. y Santana, S. E. (2012). Morphological innovation, diversification and the invasion of a new adaptive zone. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 279: 1797–1805.

- Dumont, E. R., Samadevam, K., Grosse, I., Warsi, O. M., Baird, B. y Davalos, L. M. (2014). Selection for mechanical advantage underlies multiple cranial optima in New World leaf-nosed bats. *Evolution* 68(5): 1436–1449.
- Esteve-Altava, B. (2017). In search of morphological modules: a systematic review. *Biol. Rev.* 92(3): 1332-1347.
- Evelyn, M.J. y Stiles, D.A. (2003). Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Arbiteus intermedius*) in fragmented neotropical forest. *Biotropica*, 35: 405-418.
- Evin, A., Baylac, M., Ruedi, M., Mucedda, M., Pons, J. y Al, A. E. E. T. (2008). Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal: 529–538.
- Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., Syme, D. M. y Adkins, B. (1992). Phyllostomid Bats (Chiroptera; Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24: 440-446.
- Fleming, T. H. (1991). The Relationship between Body Size, Diet, and Habitat Use in Frugivorous Bats, Genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72(3): 493-501.
- Freeman, M. B. (1988). Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera) — dental and cranial adaptations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 33: 249–272.
- Freeman, P. W. (1992). Canine teeth of bats (Microchiroptera): Size, shape, and role in crack propagation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 45: 97-115.
- Freeman, P. W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56: 439–463.
- Freeman, P. W. (1998). Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats. *Bat Biology and Conservation*, 140–156.
- Freeman, P.W. (2000). Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evol. Ecol. Res.*, 2: 317-33.
- García-Estrada, C., Damon, A., Sánchez-Hernández, C., Soto-Pinto, L. e Ibarra-Núñez, G. (2012). Diets of Frugivorous Bats in Montane Rain Forest and Coffee Plantations in Southeastern Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 44(3): 394–401.
- García-Morales, R., Chapa-Vargas, L., Galindo-González, J. y Badano, E. I. (2012). Seed Dispersal Among Three Different Vegetation Communities in the Huasteca Region, Mexico, Analyzed from Bat Feces. *Acta Chiropterologica*, 14(1): 357-367.
- Geiselman, C., Mori, S. A., Obova, T. A. L. y Lanchard, F. B. (2002 onwards). Database of Neotropical bat/plant interactions.

- Giannini, N. P. y Simmons, N. (2007). The Chiropteran Premaxilla: A reanalysis of morphological variation and its phylogenetic interpretation. *American Museum Novitates*, 3585: 1-44.
- Goswami, A. (2007). Cranial modularity and sequence heterochrony in mammals. *Evolution and Development*, 9(3): 290-298.
- Goudy-Trainor, A. y Freeman, P. W. (2002). Call parameters and facial features in bats: a surprising failure of form following function. *Acta Chiroptologica*, 4: 1–16.
- Gould, S. J. y R. C. Lewontin. (1979). The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 205:581–598
- Gower, J. C. (1975). Generalized procrustes analysis. *Psychometrika*, 40: 33-51.
- Greaves, W. S. (1985). The generalized carnivore jaw. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 85: 267–274.
- Heithaus, E. R., Fleming, T. H. y Opler, P. A. (1975). Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841–854.
- Hernández-Chávez, I. A. (2018). Variación morfológica craneal del murciélago frugívoro *Sturnira hondurensis* (Chiroptera: Phyllostomidae) (Tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Hernández-Conrique, D., Iniguez-Divalos, L. I. y Storz, J. F. (1997). Selective Feeding by Phyllostomid Fruit Bats in a Subtropical Montane Cloud Forest. *Biotropica*, 29(3): 376–379.
- Hernández-Montero, J. R., Rojas-Soto, O. R. y Saldaña-Vázquez, R. A. (2011). Consumo y dispersión de semillas de *Solanum schlechtendalianum* (Solanaceae) por el murciélago frugívoro *Sturnira ludovici* (Phyllostomidae). *Chiroptera Neotropical* 17: 1017–1021.
- Herring, S.W. y Herring, S.E. (1974). The superficial masseter and gape in mammals. *Am. Nat.* 108, 561–576.
- Horsley, W. B., Bicknell, J. E., Burton, K. L. y Ammerman, L. K. (2015). Seed dispersal by frugivorous bats in Central Guyana and a description of previously unknown plant-animal interactions. *Acta Chiropterologica* 17: 331-336.
- Hoyte, D. A. N. (1987). Muscles and cranial form. En: Kuhn, H. y Zeller, U. (Eds). *Mammalia depicta: morphogenesis of the mammalian skull* (Pp. 123–144). Alemania: Verlag Paul Parley.
- Huxley, J. S. y G. Teissier. (1936). Terminology of relative growth. *Nature*, 137: 780-781.
- Kendall, D. G. (1977). The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.*, 9: 428-430.
- Kent, J. T. y Mardia, K. V. (2001). Shape, Procrustes tangent projections and bilateral symmetry. *Biometrika*, 88(2): 469-485.

- Kunz, T. y Anthony, E. L. P. (1982). Age Estimation and Post-Natal Growth in the Bat *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy*, 63(1): 23-32.
- Kunz, T. H. y Diaz, C. A. (1995). Folivory in Fruit-Eating Bats, with New Evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Association for Tropical Biology and Conservation*, 27(1): 106–120.
- Marcus, L. F., Hingst-Zaher, E. y Zaher, H. (2000). Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix*, 11(1): 27-47.
- Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., Oliveira, F. B. y Conto, V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II. Evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, 36: 136–148.
- Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. y Woldpert, L. (1985). Developmental constraints and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 60(3): 265-287.
- Medellín, R. A. (1991). Ecomorfología del cráneo de cinco didélfidos: tendencias, divergencias e implicaciones. *Anales Instituto de Biología, UNAM. Ser. Zool.*, 62(2): 269-286.
- Melo, D., Porto, A., Cheverud, J. M. y Marroig, G. (2016). Modularity: Genes, Development, and Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1): 463–486.
- Mitteroecker, P. y Gunz, P. (2009). Advances in Geometric Morphometrics. *Evol. Biol.*, 36: 235–247.
- Monteiro, L. R. (1999). Multivariate Regression Models and Geometric Morphometrics: The Search for Causal Factors in the Analysis of Shape. *Society of Systematic Biologists*, 48(1): 192–199.
- Monteiro, L. R. y Nogueira, M. R. (2011). Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. *BMV Evolutionary Biology*, 11(137): 1-23.
- Muscarella, R. y Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82(4): 573–590.
- Neuweiler, G. (2000). *The biology of bats*. Nueva York: Oxford University Press.
- Nogueira, M. R., Monteiro, L. R., Peracchi, A. L. y A. F. B., de Araujo. (2005). Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in Chiroderma (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Zool.*, 266: 355-364.
- Nogueira, M. R., Peracchi, A. L. y Monteiro, L. R. (2009). Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. *Functional Ecology*, 23: 715–723.
- Ospina-Garcés, S., De Luna, E., Herrera, L. G. y Flores Martínez, J. (2016). Cranial shape and diet variation in *Myotis* species (Chiroptera: Vespertilionidae): testing the relationship between form and function. *Acta Chiropterologica*, 18(1): 163-180.

- Owen, R. D. (1987). Phylogenetic analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). Texas, EUA: Special publications of the Museum Texas Tech University.
- Paradis, E., Claude, J. y Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.
- Pedersen, S. C. (2003). Skull growth and the acoustical axis of the head. En: Adams, R. A. y Pedersen, S. C. (Eds). *Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats* (Pp. 174–213). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Pérez, S. I., Bernal, V. y Gonzalez, P. N. (2006). Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, 208(6): 769–784.
- Porto, A., Oliveira, F. B., de Shirai, L. T., Conto, V. D. y Marroig, G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology*, 36: 118–135.
- Ramírez-Pulido, J., González-Ruíz, N., Gardner, A. L. y Arroyo-Cabrales, J. (2014). *List of recent land mammals of Mexico*. Texas, EUA: Special Publications Museum of Texas Tech University.
- Ramírez-Sánchez, M. M., de Luna, E. y Cramer, C. (2016). Geometric and traditional morphometrics for the assessment of character state identity: multivariate statistical analyses of character variation in the genus *Arrenurus* (Acari, Hydrachnidia, Arrenuridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177(4): 720-749.
- R Core Team. (2015). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
- Reep, R. L. y Bhatnagar, K. P. (2003). Brain ontogeny and ecomorphology in bats. En: Adams, R. A. y Pedersen, S. C. (Eds). *Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Rinehart, J. B. y Kunz, T. H. (2006). *Rhinophylla pumilio*. *Mammalian Species*, 791(791): 1–5.
- Ríos-Blanco, M. C. y Pérez-Torres, J. (2015). Dieta de las especies dominantes del ensamblaje de murciélagos frugívoros en un bosque seco tropical (Colombia). *Mastozoología Neotropical*, 22(1): 103–111.
- Rohlf, F. J. y Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*. *Systematic Zoology*, 39(1): 40-59.
- Rohlf, F. J. (1991). NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Versión 2, Applied Biostatistics Inc., Nueva York.

- Rohlf, F. J. (1999). Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Classif.*, 16: 197–223.
- Rohlf, F. J. y Corti, M. (2000). Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Systematic Biology*, 49(4): 740–753.
- Rohlf, F. J. (2016a). TpsUtil, version 1.64. Stony Brook: Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. (2016b.) TpsDig, version 2.22. Stony Brook: Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rojas, D. Warsi, O. M. y Dávalos, L. (2016). Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) Challenge a Recent Origin of Extant Neotropical Diversity, *65*(3): 432–448.
- Rossoni, D. M., Assis, A. P. A., Giannini, N. P. y Marroig, G. (2017). Intense natural selection preceded the invasion of new adaptive zones during the radiation of New World leaf-nosed bats. *Scientific Reports*, 7(1): 1–11.
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R. y López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 19(7): 2111–2124.
- Sánchez, P. y Pacheco, V. (2016). New record of *Sturnira bakeri* Velazco & Patterson, 2014 (Chiroptera: Phyllostomidae) from northwestern Peru. *The journal of biodiversity data*, 12(5): 1-7.
- Santana, S. E., Dumont, E. R. y Davis, J. L. (2010). Mechanics of bite force production and its relationship to diet in bats. *Funct. Ecol.*, 24: 776– 784.
- Santana, S. E., Grosse, I. R. y Dumont, E. R. (2012). Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution*, 66(8): 2587–2598.
- Santana, S. E. y Lofgren, S. E. (2013). Does nasal echolocation influence the modularity of the mammal skull? *Journal of evolutionary biology*: 1–7.
- Sheets, H. D. (2004). Morphometric software IMP. Department of Geology, SUNY en Buffalo, Nueva York. Disponible en: <http://canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution*. Nueva York, EUA: Columbia Univ. Press.
- Slice, D. E. (2001). Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. *Syst. Biol.*, 50: 141– 149.

- Sorensen, D. W., Butkus, C., Cooper, L. N., Cretokos, C. J., Rasweiler IV, J. J. y Sears, K. E. (2014). Palate Variation and Evolution in New World Leaf-Nosed and Old World Fruit Bats (Order Chiroptera). *Evol. Biol.*, 41: 595-605.
- Strait, S. G. y Overdorff, D. J. (1996). Physical properties of fruits eaten by Malagasy primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 22: 244A.
- Swanepoel, P. y Genoways, H. H. (1979). Morphometrics. En: Baker, R., Jones, J. K. J. y Carter, D. C. (Eds.). *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part III* (Pp. 13–106). Lubbock, Texas, EUA: Special Publications The Museum Tech University.
- Swartz S. M., Freeman, P. W. y Stockwell, E. F. (2003). Ecomorphology of bats: comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. En: Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (Eds.). *Bat Ecology* (Pp. 580-621). Chicago: University of Chicago Press.
- Sztencel-Jabłonka, A., Jones, G. y Bogdanowicz, W. (2009). Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*- a 2D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction. *Acta Chiropterologica* 11 (1): 113-126.
- Tavares, V. d. C., Warsi, O. M., Balseiro, F., Mancina, C. A. y Dávalos, L. M. (2018). Roosting ecology of Stenodermatinae bats (Phyllostomidae): evolution of foliage roosting and correlated phenotypes. *Mammal Review*, 48(2): 75–89.
- Téllez-Girón, G. (2014). Northern little yellow-eared bat. En: Ceballos, G. (Ed). *Mammals of Mexico*. EUA: Johns Hopkins University.
- Téllez-Girón, G. y Sánchez, O. (2014). Wrinkle-faced bat. En: Ceballos, G. (Ed). *Mammals of Mexico*. EUA: Johns Hopkins University.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S. J. y Myrphy, W. J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307(5709): 580-4.
- Ungar, P. S. (1995). Fruit preferences of 4 sympatric primate species at Ketambe, northern Sumatra, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 16: 221–245.
- Van Cakenberghe V., Herrel, A. y Aguirre, L. F. (2002). Evolutionary relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalia: Chiroptera). En: Aerts, P., D'aout, K., Herrel, A. y Van Damme, R. (Eds.) *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology* (pp. 205-236). Maastricht, Países Bajos: Shaker Publishing.
- Velazco, P. M. y Simmons, N. B. (2011). Systematics and taxonomy of great striped-faced bats of the genus *Vampyroides* Thomas, 1900 (Chiroptera: Phyllostomidae). *American Museum Novitates*, 3710: 1–36.

- Villalobos-Chaves, D., Padilla-Alvarez, S. y Rodriguez-Herrera, B. (2016). Seed predation by the wrinkle-faced bat *Centurio senex*: A new case of this unusual feeding strategy in Chiroptera. *Journal of Mammalogy*, 97(3): 726–733.
- Wagner, G. P., Pavlicev, M. y Cheverud, J. M. (2007). The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, 8(12): 921–931.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20:249–278.
- Wroe, S. y Milne, N. (2007). Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. *Evolution*, 61: 1251– 1260.

IV. ANEXOS

Anexo 1. Listado de ejemplares analizados.

No.	No. Catálogo	No. Colector	Especie	Colección	Sexo
1	M-0153	004a	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
2	10556	MCAM002	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
3	9497	MAM9076	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
4	11504	Cupa072	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
5	12578	GHC071	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
6	12580	GHC077	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
7	12581	GHC084	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
8	12582	GHC085	<i>Artibeus hirsutus</i>	MZFC	M
9	13805	1225JRP	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
10	4693	3929BVR	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
11	24820	191LSE	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
12	24813	168JPR	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
13	24817	183LSE	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
14	24818	184LSE	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
15	15500	186RML	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
16	15498	184RML	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
17	15499	185RML	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
18	24812	167JPR	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
19	24814	170JPR	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
20	24816	179JPR	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
21	15493	129RML	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
22	15492	126RML	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
23	15494	156RML	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
24	7873	247EMF	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
25	7872	246EMF	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
26	7870	8WLF	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
27	34437	130GTGS	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
28	34438	132GTGS	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
29	34440	136GTGS	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
30	15503	-	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
31	15504	-	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
32	15505	-	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
33	9026	275JRP	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
34	4663	2099BVR	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
35	35013	2969WLF	<i>Artibeus hirsutus</i>	CNMA	M
36	3390	037TJA	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
37	3391	046TJA	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
38	11776	209AGR	<i>Centurio senex</i>	UAM-I	M

39	14179	1656CSH	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
40	15784	-	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
41	16231	-	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
42	1635	2034TIWIL	<i>Centurio senex</i>	IPN	M
43	1803	417AO	<i>Centurio senex</i>	IPN	M
44	19225	969CAR	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
45	20914	1364RAML	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
46	20916	157JVGS	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
47	20920	-	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
48	2376	-	<i>Centurio senex</i>	ECOSUR	M
49	27918	-	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
50	27926	1747ALG	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
51	30863	476	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
52	30867	FN29295	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
53	32631	006LCR	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
54	32633	LCR026	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
55	3335	-	<i>Centurio senex</i>	ECOSUR	M
56	3336	-	<i>Centurio senex</i>	ECOSUR	M
57	36637	370AHH	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
58	3823	586JPR	<i>Centurio senex</i>	UAM-I	M
59	4692	378RLW	<i>Centurio senex</i>	UAM-I	M
60	47870	-	<i>Centurio senex</i>	CNMA	M
61	6858	615SAM	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
62	6296	-	<i>Centurio senex</i>	ECOSUR	M
63	6603	UMSP271	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
64	7665	-	<i>Centurio senex</i>	ECOSUR	M
65	9555	2161JPR	<i>Centurio senex</i>	UAM-I	M
66	7002	AEM074	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
67	-	GHC447	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
68	-	GHC460	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
69	16050	GHC471	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
70		GHC472	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
71		GHC481	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
72		GHC482	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
73		GHC483	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
74	12412	MAR018	<i>Centurio senex</i>	MZFC	M
75	11398	536CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
76	11408	704CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
77	11409	705CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
78	11411	707CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
79	11412	708CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H

80	11413	709CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
81	11414	710CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
82	11415	711CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
83	11417	713CSH	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
84	16186	1008WLF	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
85	34513	31GTGS	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
86	34516	103GTGS	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
87	34517	1671WLF	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
88	3729	1096RAML	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
89	41619	1498CLG	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
90	5848	4542BVR	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
91	5965	4606BVR	<i>Chiroderma salvini</i>	CNMA	H
92	11503	-	<i>Chiroderma salvini</i>	MZFC	H
93	13831	-	<i>Chiroderma salvini</i>	MZFC	H
94	14785	-	<i>Chiroderma salvini</i>	MZFC	H
95	16048	-	<i>Chiroderma salvini</i>	MZFC	H
96	21570	269G2G	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
97	28598	579STAC	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
98	29232	-	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
99	30602	-	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
100	36201	1553AVL	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
101	3845	2460AO	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
102	38627	5396JCLV	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
103	8737	011EGT	<i>Chiroderma salvini</i>	MZFC	H
104	9328	217OSP	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
105	9329	HO6266	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
106	9332	EMA207	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
107	9333	-	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
108	9334	-	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
109	9335	AO6411	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
110	9341	-	<i>Chiroderma salvini</i>	IPN	H
111	9520	34IQL	<i>Chiroderma salvini</i>	UAM-I	H
112	9688	2188JPR	<i>Chiroderma salvini</i>	UAM-I	H
113	4189	002IBR	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
114	4180	003MGF	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
115	4181	004MASL	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
116	4190	004PHR	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
117	4213	0057ERV	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
118	4194	005MRV	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
119	4184	005PVO	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
120	4221	006PHR	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M

121	4216	009RMS	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
122	1057	077MQ	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
123	5544	084GPQ	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
124	5551	185GPQ	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
125	5623	218GQ	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
126	5565	564LLP	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
127	M-0222	88MG	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
128	13272	SNP238	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
129	13273	SNP239	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
130	13275	SNP241	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
131	13291	SNP257	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
132	4187	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
133	4191	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
134	4193	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
135	4199	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
136	4200	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
137	4202	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
138	4207	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
139	4211	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
140	4215	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
141	5561	-	<i>Dermanura azteca</i>	MZFC	M
142	907	0464MZFC	<i>Enchisthenes hartii</i>	MZFC	M
143	1334	-	<i>Enchisthenes hartii</i>	ECOSUR	M
144	1412	-	<i>Enchisthenes hartii</i>	ECOSUR	M
145	9797	165HBR	<i>Enchisthenes hartii</i>	MZFC	M
146	17418	349JA	<i>Enchisthenes hartii</i>	IPN	M
147	4279	174LLP	<i>Enchisthenes hartii</i>	MZFC	M
148	19246	1069RAML	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
149	4280	195LLP	<i>Enchisthenes hartii</i>	MZFC	M
150	4282	196LLP	<i>Enchisthenes hartii</i>	MZFC	M
151	20256	1101RAML	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
152	20257	1102RAML	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
153	20258	26LPUL	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
154	20848	2017WLF	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
155	20849	174APROPIC	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
156	29315	-	<i>Enchisthenes hartii</i>	IPN	M
157	38088	NSC48	<i>Enchisthenes hartii</i>	IPN	M
158	38286	-	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
159	39426	-	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
160	39427	-	<i>Enchisthenes hartii</i>	CNMA	M
161	5528	1297SG	<i>Enchisthenes hartii</i>	UAM-I	M

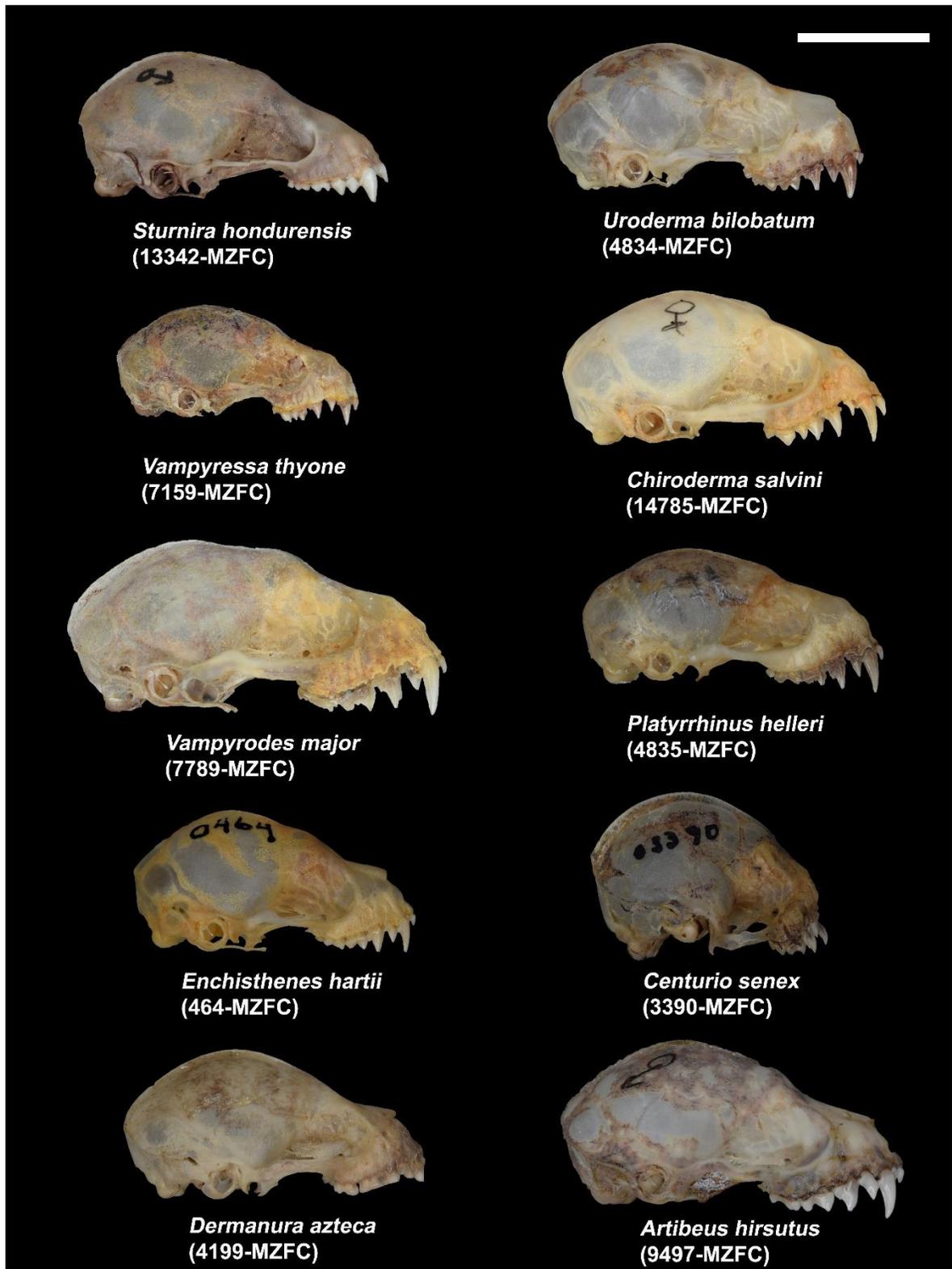
162	4835	471LLP	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
163	06318MZ	013JCEC	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
164	11394	575CSH	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
165	11396	589CSH	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
166	16012	542CSH	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
167	16179	1017WLF	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
168	16182	373RML	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
169	16185	380RML	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
170	18479	835RML	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
171	19234	RAM920	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
172	20414	033UUGS	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
173	20415	026APRO	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
174	22831	766HAW	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
175	22941	664JGS	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
176	22942	665JGS	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
177	22944	1599RAML	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
178	22945	1609RAML	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
179	22946	1623RAML	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
180	2373	1662RAM	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
181	24463	1756RAM	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
182	30334	-	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
183	30338	A23WJS	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
184	39181	442VSC	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
185	6606	12132WJS	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
186	6877	627SAM	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
187	6938	AEM048	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
188	6961	-	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
189	7523	71EME	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
190	7824	UMSP69	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
191	7825	-	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
192	7827	UMSP209	<i>Platyrrhinus helleri</i>	MZFC	H
193	46103	-	<i>Platyrrhinus helleri</i>	CNMA	H
194	4290	0176LLP	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
195	4291	0177LLP	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
196	4288	0184LLP	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
197	4727	0260LLP	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
198	4765	0301LLP	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
199	6658	060GPQ	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
200	5958	1650MG	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
201	8063	188SMY	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
202	8669	349CAS	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M

203	8674	355CAS	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
204	12074	AIMN274	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
205	12028	AIMN290	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
206	9720	CUETM005	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
207	9728	CUETM013	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
208	11259	MRM122	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
209	11261	MRM124	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
210	11266	MRM142	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
211	11267	MRM143	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
212	11268	MRM183	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
213	11273	MRM190	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
214	13238	SNP204	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
215	13241	SNP207	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
216	13242	SNP208	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
217	9744	TACM072	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
218	9742	TACM073	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
219	10015	TACM082	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
220	10021	TACM084	<i>Sturnira hondurensis</i>	MZFC	M
221	4833	0472LLP	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
222	4834	0473LLP	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
223	20156	1163RAML	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
224	20158	-	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
225	20159	3080HAW	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
226	20160	309HAW	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
227	20161	311HAW	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
228	20162	312HAW	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
229	20402	49GGTGS	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
230	20403	497GTGS	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
231	22268	018JHM	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
232	22272	1499RAML	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
233	22676	568JGS	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
234	22827	738HAW	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
235	22938	685JGS	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
236	22939	686JGS	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
237	24660	229JPR	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
238	24661	230JPR	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
239	30335	2121ALG	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
240	30336	5142	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
241	6418	329APH	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
242	43533	2559-24Nah	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
243	5520	3264ALG	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M

244	6878	628SAM	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
245	6340	705	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
246	6350	704	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
247	6351	706	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
248	6352	707	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
249	6354	710	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
250	6355	713	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
251	6363	724	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
252	6364	726	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
253	6367	736	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
254	6649	711	<i>Uroderma bilobatum</i>	CNMA	M
255	6880	AEM018	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
256	7012	AEM084	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
257	12452	GHC039	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
258		GHC606	<i>Uroderma bilobatum</i>	MZFC	M
259	1536	-	<i>Vampyressa thyone</i>	ECOSUR	H
260	1632	2063TIWL	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
261	1633	503EMF	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
262	1634	2064TIWL	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
263	172	-	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA-TX	H
264	18547	9631HO	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
265	18558	697JA	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
266	18559	698JA	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
267	18560	699JA	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
268	18571	617AO	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
269	18581	9627AO	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
270	18582	9628AO	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
271	18584	9630AO	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
272	18588	746JA	<i>Vampyressa thyone</i>	IPN	H
273	20841	057JPR	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
274	22265	1500RAML	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
275	22266	1501RAML	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
276	22267	1502RAML	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
277	22956	-	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
278	22957	1610RAML	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
279	24456	980JGS	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
280	39488	329CAS	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
281	39489	323CAS	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
282	39490	344CAS	<i>Vampyressa thyone</i>	CNMA	H
283	7108	-	<i>Vampyressa thyone</i>	MZFC	H
284	7159	-	<i>Vampyressa thyone</i>	MZFC	H

285	16991	677RML	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
286	19233	968CAR	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
287	20836	028JPR	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
288	20837	029JPR	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
289	20838	-	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
290	20839	031JPR	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
291	20840	032JPR	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
292	22257	1455RAML	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
293	22258	015JHM	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
294	22259	1454RAML	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
295	22261	016JHM	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
296	22832	735HAW	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
297	22833	736HAW	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
298	22836	-	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
299	22837	1535RAML	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
300	22947	666JGS	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
301	22949	670JGS	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
302	22952	1601RAML	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
303	22953	1602RAML	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
304	24458	1758RAM	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
305	30037	-	<i>Vampyrodes major</i>	CNMA	H
306	7783	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
307	7784	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
308	7786	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
309	7787	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
310	7789	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
311	7792	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
312	7793	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
313	7794	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
314	7795	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
315	7796	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
316	7800	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
317	7801	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H
318	9184	-	<i>Vampyrodes major</i>	MZFC	H

Anexo 2. Fotografías de la vista lateral del cráneo y mandíbula de los 10 géneros mexicanos de la subfamilia Stenodermatinae.





Sturnira hondurensis
(13342-MZFC)



Uroderma bilobatum
(4834-MZFC)



Vampyressa thyone
(7159-MZFC)



Chiroderma salvini
(14785-MZFC)



Vampyrodes major
(7789-MZFC)



Platyrhinus helleri
(4835-MZFC)



Enchisthenes hartii
(464-MZFC)



Centurio senex
(3390-MZFC)



Dermanura azteca
(4199-MZFC)



Artibeus hirsutus
(9497-MZFC)