



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DEL CRÁNEO Y MANDÍBULA DE LOS
MURCIÉLAGOS DEL GÉNERO *EPTESICUS* CON DISTRIBUCIÓN EN
MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

OSCAR FERNÁNDEZ BARRERA

TUTOR PRINCIPAL: DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA (INAH)
DR. ANDRÉS RAMÍREZ PONCE
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C. (INECOL)

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ABRIL DE 2024



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DEL CRÁNEO Y MANDÍBULA DE LOS
MURCIÉLAGOS DEL GÉNERO *EPTESICUS* CON DISTRIBUCIÓN EN
MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

OSCAR FERNÁNDEZ BARRERA

TUTOR PRINCIPAL: DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA (INAH)
DR. ANDRÉS RAMÍREZ PONCE
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C. (INECOL)

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ABRIL DE 2024

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/ IB /0232/2024
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **17 de abril de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del estudiante **FERNÁNDEZ BARRERA OSCAR** con número de cuenta **305028776** con la tesis titulada "**Análisis morfométrico del cráneo y mandíbula de los murciélagos del género *Eptesicus* con distribución en México**", realizada bajo la dirección del **DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Vocal: DRA. OSIRIS GAONA PINEDA
Vocal: DR. RICARDO LÓPEZ WILCHIS
Vocal: DRA. MARCIA MARÍA RAMÍREZ SÁNCHEZ
Secretario: DR. ANDRÉS RAMÍREZ PONCE

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de marzo de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO

c. c. p. Expediente del alumno

ACBB/RGA/EARR/rga



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM al que debo gran parte de mi formación académica y personal.

A mi tutor, el Dr. Cornelio Sánchez Hernández por su paciencia, apoyo y enseñanzas durante este largo camino.

A los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales y el Dr. Andrés Ramírez Ponce, por su guía y consejo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A los miembros de mi jurado, el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, la Dra. Osiris Gaona Pineda, el Dr. Ricardo López Wilchis y la Dra. Marcia María Ramírez Sánchez, por las valiosas observaciones que ayudaron a enriquecer este trabajo.

Al Dr. Sergio Tícul Álvarez Castañeda, a la Biól. Mayra de la Paz Cuevas y a la Dra. Patricia Cortés Calva de la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR) por el apoyo brindado para obtener las fotografías correspondientes.

A la Dra. Livia Socorro León Paniagua de la Colección de Mamíferos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC), por permitirme examinar algunos especímenes de la colección.

Al Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza y a la M. en C. Julieta Vargas Cuenca de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM, (CNMA) por su amabilidad y apoyo brindados.

Al Dr. Jack Dumbacher, a la Dra. Maureen Flannery y a la Dra. Shalina Peterson de la California Academy of Sciences Mammalogy (CASM); a la Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio y al Biol. Jorge Eduardo Bolaños de la Colección Mastozoológica del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR); al Dr. Gorgonio Ruiz Campos, al M. en C. Martín Yair Cabrera Garrido y al Biól. Arturo Rincón de la Colección de Vertebrados de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC); y a la Dra. Shannen L. Robson del Natural History Museum of Los Angeles County (LACM), por facilitarme fotos de los especímenes depositados en sus respectivas colecciones para complementar este trabajo.

A la Dra. María de Lourdes Romero Almaraz por abrirme las puertas de su casa, además de su paciencia, apoyo y enseñanzas.

A la Dra. Marcia María Ramírez Sánchez por sus acertados comentarios y su guía para hacer funcionar el software.

A mis padres, Filiberto y Susana por su amor y apoyo incondicional, por ser un gran ejemplo de tenacidad y superación, por todos los sacrificios y desvelos que los he hecho pasar, los amo y admiro muchísimo, son mis héroes.

A mi dulce esposa Noemí, por su amor y apoyo durante tantos años, agradezco a la sagrada línea del tiempo por habernos encontrado, te amo con todo el corazón, mi sol y mis estrellas.

A mi Juanita, que es la mejor compañía, por complementar nuestra familia y alegrar nuestros días con sus loqueras.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
Antecedentes.....	9
MARCO TEÓRICO.....	11
Morfometría tradicional.....	11
Morfometría geométrica.....	12
JUSTIFICACIÓN.....	15
OBJETIVOS.....	16
METODOLOGÍA.....	17
Especies de estudio.....	17
<i>Eptesicus fuscus</i>	18
<i>Eptesicus furinalis</i>	20
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	21
Obtención de fotografías.....	22
Registro de datos morfométricos.....	24
Dimorfismo sexual.....	28
Variación alométrica.....	29
Variación intraespecífica.....	29
RESULTADOS.....	30
Dimorfismo sexual.....	30
<i>Eptesicus fuscus</i>	30

<i>Eptesicus furinalis</i>	31
Variación interespecífica (alometría).....	35
Variación intraespecífica.....	42
DISCUSIÓN.....	50
Dimorfismo sexual.....	50
Variación interespecífica (alométrica).....	51
Variación intraespecífica.....	53
<i>Eptesicus fuscus</i>	53
CONCLUSIONES.....	55
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	56
APÉNDICE 1. LISTA DE EJEMPLARES REVISADOS.....	63

RESUMEN

En los mamíferos existen variaciones morfológicas inter e intraespecíficas como son el dimorfismo sexual, la variación alométrica y la variación individual. En el caso de los murciélagos, la mayoría de los estudios sobre dimorfismo sexual se han enfocado en la diferencia de tamaño entre machos y hembras, y la variación de la forma ha sido menos estudiada. Mientras que la variación alométrica se ha analizado principalmente a nivel del cráneo. Los murciélagos del género *Eptesicus* que se distribuyen en México son morfológicamente muy similares y comparten algunas áreas de su distribución, lo que ha dificultado su identificación. Los criterios empleados para separar a las tres especies (*E. fuscus*, *E. furinalis* y *E. brasiliensis*) son una combinación de medidas lineales externas, coloración del pelaje y distribución.

Con el objetivo de aportar mayor información para la caracterización de estas especies se realizaron análisis del cráneo y mandíbula usando morfometría geométrica para: (1) determinar si hay dimorfismo sexual, (2) conocer la variación alométrica y (3) analizar la variación intraespecífica de las subespecies de *E. fuscus*.

Se revisaron 257 cráneos de ejemplares adultos del género *Eptesicus* depositados en siete colecciones mastozoológicas y se obtuvieron series fotográficas de los cráneos en vista dorsal, ventral, lateral izquierda y frontal, y de la mandíbula en vista lateral izquierda.

Para determinar la presencia de dimorfismo sexual se realizó un análisis discriminante (DA) y una prueba de validación cruzada. No se encontró evidencia de dimorfismo sexual en *E. fuscus* y *E. furinalis*, con la única excepción de la vista lateral del cráneo de *E. fuscus*.

Para evaluar la variación alométrica se realizó una regresión lineal multivariada y un análisis de componentes principales (PCA) con preservación de tamaño. Las principales diferencias entre especies resultaron ser alométricas. La especie con el cráneo y la mandíbula de mayor tamaño fue *E. fuscus*, mientras que los especímenes de *E. brasiliensis* se ubicaron en su

mayoría entremezclados con la nube de puntos de *E. furinalis* debido a que ambas especies tienen un tamaño muy similar. También se encontró que *E. fuscus*, está conformado por dos grupos, uno de individuos pequeños, parecidos en tamaño a *E. furinalis* y otro con individuos más grandes.

Finalmente, para analizar la variación morfológica dentro de *E. fuscus* se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) y un análisis de variables canónicas (CVA) asignando a los individuos a una subespecie (*E. f. miradorensis*, *E. f. peninsulae* y *E. f. pallidus*). Estos análisis permitieron diferenciar significativamente a *E. f. miradorensis* de las otras dos subespecies. Los cráneos de *E. f. miradorensis* se caracterizaron por un rostro y maxila más robustos, mientras que *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae* son más estrechos pero altos en el eje dorso-ventral.

Este trabajo contribuye a la caracterización del género *Eptesicus*, sus especies y subespecies como taxones. El análisis morfométrico de este género de murciélagos permite analizar la variación de los caracteres taxonómicos entre grupos definidos a priori y son un primer acercamiento a la inferencia de la filogenia, sin embargo, para un análisis robusto es necesario el uso de caracteres combinados: morfométricos, moleculares y ecológicos, entre otros.

ABSTRACT

In mammals there are inter and intraspecific morphological variations such as sexual dimorphism, allometric variation and individual variation. In the case of bats, most studies on sexual dimorphism have focused on the size difference between males and females, and shape variation has been less studied. While allometric variation has been analyzed mainly at the level of the skull. The bats of the genus *Eptesicus* that are distributed in Mexico are morphologically very similar and share some areas of geographic distribution, which has made their identification difficult. The criteria used to separate the three species (*E. fuscus*, *E. furinalis* and *E. brasiliensis*) are a combination of external linear measurements, coat coloration and distribution.

With the aim of providing more information for the characterization of these species, analysis of the skull and mandible was carried out using geometric morphometrics to: (1) determine if there is sexual dimorphism, (2) know the allometric variation and (3) analyze the intraspecific variation of the subspecies of *E. fuscus*.

A total of 257 skulls of adult specimens of the genus *Eptesicus* deposited in seven mammalian collections were reviewed. Photographic series were obtained of the skulls in dorsal, ventral, left lateral and frontal views, and of the mandible in left lateral view.

To determine the presence of sexual dimorphism, a discriminant analysis and a cross-validation test were performed. No evidence of sexual dimorphism was found in *E. fuscus* and *E. furinalis*, with the only exception being the lateral view of the skull of *E. fuscus*.

To evaluate allometric variation, multivariate linear regression and size-preserving Principal Component Analysis (PCA) were performed. The main differences between species were allometric. The species with the largest skull and jaw was *E. fuscus*, while the *E. brasiliensis* specimens were mostly located interspersed with *E. furinalis* because both species have a very

similar size. It was also found that *E. fuscus* is made up of two groups, one of small individuals, similar in size to *E. furinalis* and another with larger individuals.

Finally, to analyze the morphological variation within *E. fuscus*, a Principal Component Analysis (PCA) and a Canonical Variables Analysis (CVA) were performed assigning the individuals to a subspecies (*E. f. miradorensis*, *E. f. peninsulae* and *E. f. pallidus*). These analyzes allowed us to significantly differentiate *E. f. miradorensis* of the other two subspecies. The skulls of *E. f. miradorensis* were characterized by a more robust face and maxilla, while *E. f. pallidus* and *E. f. peninsulae* are narrower but tall in the dorso-ventral axis.

This work contributes to the characterization of the genus *Eptesicus*, its species and subspecies as taxa. The morphometric analysis of this genus of bats allows analyzing the variation of taxonomic characters between groups defined a priori and is a first approach to the inference of the phylogeny, however, for a robust analysis it is necessary to use combined characters: morphometric, molecular and ecological, among others.

INTRODUCCIÓN

En todos los organismos existen variaciones a diferente nivel ya sea bioquímico, fisiológico, genético, conductual o morfológico y su estudio permite determinar su posición taxonómica en los sistemas de clasificación. Cuando la variación se presenta entre individuos de diferentes especies se conoce como variación interespecífica, mientras que, a la variación existente entre individuos de la misma especie se le denomina variación intraespecífica (Galindo et al., 2019). En los mamíferos es común encontrar organismos de la misma especie con diferentes características morfológicas a lo largo de su distribución, las cuales funcionan como adaptaciones locales a su entorno ya sea por presiones de selección fisiológicas, ambientales o ecológicas (Ridley, 2004; Solomon et al., 2013; Feldhamer et al., 2015). Algunos ejemplos de estas variaciones morfológicas intraespecíficas se refieren al dimorfismo sexual, la variación alométrica y la variación individual, entre otras.

El dimorfismo sexual es un conjunto de rasgos (características sexuales secundarias) que permiten diferenciar a los machos y las hembras de la misma especie: usualmente se relacionan con el tamaño corporal, patrones de color, desarrollo de elementos como ornamentos para competencia o defensa y la producción de olores y sonidos (Ralls y Mesnick, 2009; Muñoz-Romo et al., 2021).

Varias especies de murciélagos presentan dimorfismo sexual, principalmente en el tamaño, lo que se ha relacionado con la competencia por las parejas, el espacio o el alimento (Findley y Wilson, 1982). En algunos murciélagos filostómidos se han observado patrones de dimorfismo sexual relacionados fuertemente con la selección sexual precopulatoria y competencia entre los machos por acceso a las hembras. Los machos del 85% de las especies de filostómidos tienen caninos más largos que los de las hembras, los cuales tienen un papel fundamental para la defensa de grupos de hembras (Adams et al., 2020). La mayoría de las especies de vespertiliónidos tiende

a presentar dimorfismo sexual en tamaño, en este caso las hembras generalmente son más grandes y pesadas que los machos. Myers (1978) encontró en los murciélagos vespertiliónidos una correlación positiva entre el tamaño del antebrazo de las hembras y el número de crías, de modo que las hembras con dos o tres crías tienen antebrazos más largos, resultando en una reducción de la carga alar (gramos transportados por centímetro cuadrado del ala) al transportar mayor peso de sus crías al volar (Myers, 1978). Por otra parte, Williams y Findley (1979) consideran que un tamaño mayor en las hembras de los vespertiliónidos se relaciona con el mantenimiento homeostático durante la preñez.

La mayoría de los estudios sobre dimorfismo sexual en murciélagos se han enfocado en la diferencia de tamaño entre machos y hembras, mientras que la variación de la forma ha sido menos estudiada (Benítez y Püschel, 2014). El murciélago filostómido *Sturnira lilium* no presenta dimorfismo sexual en el tamaño de las alas, pero sí en la forma de estas. Las hembras tienen el plagiopatagio y el dáctilopatagio más anchos y las puntas del ala más triangulares que los machos (De Camargo y De Oliveira, 2012). Estas diferencias están relacionadas con la eficiencia en el vuelo de las hembras durante la gestación y transporte de la cría en la lactancia, lo cual puede reducir el costo energético para mantener el vuelo rápido y la maniobrabilidad (De Camargo y De Oliveira, 2012). Otro ejemplo más sobre dimorfismo sexual son los murciélagos del género *Noctilio*, en los que se han observado diferencias en la forma del cráneo; los machos tienen la cresta sagital y el proceso mastoideo más prominentes que las hembras, lo que les permite alimentarse de mayor variedad de presas con distintos tamaños (Ospina-Garcés y León-Paniagua, 2022).

La variación alométrica es la asociación entre el tamaño del cuerpo y alguna característica morfológica del organismo (Pélabon et al., 2014). El tamaño del cuerpo puede variar con la edad o etapa del desarrollo del organismo, entre individuos o entre poblaciones de especies, de tal manera que se pueden distinguir tres tipos de alometría: 1) alometría ontogenética: relación entre

el tamaño y un rasgo morfológico durante el crecimiento, 2) alometría estática: variación del tamaño entre individuos de etapa de desarrollo similar y 3) alometría evolutiva: relación observada entre el tamaño del cuerpo en diferentes especies (Shingleton, 2010 y Pélabon et al., 2014).

La alometría es considerada un factor integrador, pues produce con frecuencia cambios coordinados entre distintas partes de una estructura morfológica, a esta dependencia estadística se le conoce como integración (Varón, 2015). Debido a que la integración de las partes de una estructura está condicionada por un mismo grupo de genes y procesos de desarrollo, estas no pueden evolucionar de manera independiente. Por su parte, se dice que una estructura tiene modularidad cuando sus partes evolucionan de manera relativamente independiente. En una estructura morfológica la integración es fuerte dentro de un módulo y débil entre módulos (Klingenberg, 2014).

En los mamíferos, el cráneo es el componente de mayor covariación alométrica (Cardini y Polly, 2013). Sin tal integración, las funciones fundamentales de los organismos podrían quedar comprometidas durante la ontogenia y la evolución, por lo que la evolución actúa en la alometría restringiendo el rango de dirección del cambio en la forma, pero también como un acelerador produciendo diferencias fenotípicas pronunciadas en las estructuras con líneas genéticas de menor resistencia evolutiva, es decir, en aquellas estructuras en las que la selección puede producir una respuesta evolutiva más rápidamente (Harder y Barrett, 2006; Cardini y Polly, 2013).

En el cráneo de los quirópteros se puede encontrar variación alométrica en el largo, ancho y altura. Esta alometría está relacionada con la musculatura mandibular que determina la fuerza de la mordida y a su vez el tipo de dieta (Herrel et al., 2008). En cuanto a su morfología, el cráneo tiene una gran diversidad de formas, tales como la presencia de bulbos rostrales, escudos faciales, premaxilares móviles, paladares hendidos, bordes en los arcos zigomáticos y presencia o ausencia

de crestas sagitales prominentes; esta variedad se asocia principalmente a adaptaciones sensoriales, tales como la ecolocación y la visión (Arbour et al., 2021 y Herrel et al., 2008).

Se ha observado que en los murciélagos que no ecolocalizan, el tamaño del cráneo y sus partes está fuertemente relacionado con la variación en la forma. Este tipo de murciélagos tiene ojos de gran tamaño ya que dependen principalmente de su capacidad de visión para forrajear y también poseen barras postorbitales parciales o casi completas que sostienen y colocan los ojos en la posición que les permita tener una mejor visibilidad (Arbour et al., 2021). Asimismo, hay alargamiento del rostro anterior a la órbita, como se observa en otros grupos de mamíferos con ojos grandes y que está ausente en los murciélagos que sí ecolocalizan. Adicionalmente, los murciélagos que ecolocalizan presentan gran variedad de adaptaciones en los tejidos nasales y orales, tales como cúpulas nasales óseas, concavidades frontales, premaxilares flotantes, cornetes modificados y hojas nasales (Arbour et al., 2021).

Los murciélagos carnívoros (por ejemplo, algunas especies de las familias Hipposideridae, Megadermatidae, Noctilionidae, Nycteridae, Phyllostomidae y Vespertilionidae) tienen cráneos cuyas formas, además de fuerza en la mordida, permiten una gran apertura y rápido cierre de la mandíbula. La forma del cráneo de los murciélagos piscívoros e insectívoros maximiza la fuerza de la mandíbula, pero con aperturas menores. Ambos casos presentan alometría positiva del largo del rostro con relación al tamaño del cráneo, lo que permite que los murciélagos más grandes consuman también presas más grandes (Santana y Cheung, 2016). En los murciélagos frugívoros, nectarívoros y vampiros (familia Phyllostomidae), la variación alométrica del tamaño del cuerpo y la fuerza de la mordida no muestran un patrón claro. Aunque se ha asociado que a mayor tamaño corporal hay mayor fuerza en la mordida, esto no siempre se observa, por ejemplo, los murciélagos del género *Centurio*, tienen cráneos cortos y anchos que les permiten tener gran fuerza en la

mordida (a pesar de ser de tamaño pequeño), debido a que poseen una gran superficie para la inserción del músculo temporal y masetero (Monteiro y Nogueira, 2011; Santana et al., 2012).

Antecedentes

En el caso de *Eptesicus fuscus* se han descrito subespecies con base en las diferencias de coloración del pelaje, por ejemplo, *E. f. pallidus* (Young, 1908), tiene las puntas del pelo marrón y la base gris, más pálido que el tipo de *E. fuscus*. Sin embargo, la coloración del pelaje en los murciélagos varía geográficamente dependiendo del hábitat y la estación del año; y los especímenes colectados en regiones húmedas son más oscuros que los de zonas áridas, por lo que la coloración del pelo está más relacionada con factores geográficos y ecológicos que con diferencias entre las especies (Mies et al., 1996; López-González, 2005).

Con la finalidad de determinar el grado de discriminación entre las subespecies Burnett (1983) hizo un análisis de tres caracteres del tamaño del ala y diez medidas craneales de 4,791 ejemplares de *E. fuscus* provenientes de Canadá, Estados Unidos y México. Los resultados arrojaron una mejor separación entre las especies insulares y peninsulares, *E. f. peninsulae* con distribución en Baja California Sur resultó una de las subespecies más distintivas con 96% de la función discriminante. En contraparte, las subespecies continentales mostraron un mayor grado de solapamiento entre ellas y *E. f. pallidus* fue una de las que arrojó menores porcentajes de clasificación correcta (29%).

En otro estudio Álvarez y Polaco (1984) analizaron once individuos de *E. fuscus* de La Michilía, Durango, México y encontraron cuatro fases de coloración, con variaciones de café negruzco a sepia y dos estadios intermedios, los autores concluyeron con base en la distribución de la subespecie que los especímenes correspondían a *E. f. miradorensis*, aunque la coloración del pelaje también correspondía con la de *E. f. pallidus*; por lo que se señaló la necesidad de una

revisión de estas subespecies. Variaciones similares en la coloración también se han encontrado en ejemplares de Michoacán, Oaxaca y Tamaulipas (Álvarez y Polaco, 1984).

Por otra parte, los criterios principales que se han utilizado para separar a *Eptesicus furinalis* de *Eptesicus brasiliensis* son el largo total, la longitud del antebrazo y el color del pelo; sin embargo, siempre existe un grado de incertidumbre en su identificación pues el tamaño de las hembras más grandes de *E. furinalis* se sobrelapa con el de los machos más pequeños de *E. brasiliensis* (Williams, 1978; Mies et al., 1996). Además, como un carácter diagnóstico para la identificación de *E. furinalis* se tiene la longitud del antebrazo de 34–47 mm, medidas que podrían incluir a casi todas las especies del género *Eptesicus*, por otro lado se reportan rangos de variación relativamente menores de 38–42 mm, debido a esto se requiere una revisión morfológica de los ejemplares identificados como *E. furinalis* (Poma et al., 2019). En cuanto al criterio de coloración para su identificación, se señala que el dorso es café negruzco, muy parecido al de *E. fuscus* (Mies et al., 1996).

Finalmente, para *E. brasiliensis* no hay un consenso en el estado taxonómico. En Nayarit, México fue considerado por diversos autores como *Eptesicus furinalis*, *Eptesicus andinus* o *Eptesicus chiriquinus* (Ceballos y Oliva, 2005; Arroyo-Cabrales et al., 2008). Sin embargo, otros autores sostienen que *E. brasiliensis* se diferencia fácilmente de *E. andinus* por la unión de dos crestas craneales prominentes, que están separadas y poco desarrolladas en *E. andinus*; en *E. chiriquinus* se observa un proceso supraorbital a diferencia de *E. brasiliensis* en donde es plano; también puede separarse de *E. furinalis* por las medidas y tamaño del pelo (Simmons y Voss, 1998; Arroyo-Cabrales et al., 2008).

De acuerdo con filogenias moleculares los murciélagos del género *Eptesicus* del nuevo mundo están más relacionadas con el género *Histiotus* que con murciélagos *Eptesicus* del viejo mundo, sin embargo, las orejas largas características de *Histiotus* los separan de *Eptesicus* ya que

tienen las orejas de tamaño medio (Yi y Latch, 2022a). En un estudio sistemático y filogenético de los géneros *Eptesicus* e *Histiotus*, en el que se utilizó DNA genómico de tejidos de ejemplares de museo, se encontró que los individuos de *E. brasiliensis* analizados no están relacionados genéticamente unos con otros y que además son más parecidos a los clados *Histiotus* o *Myotis*; lo que indica que existe un alta tasa de identificación incorrecta en los ejemplares de *E. brasiliensis* y a que posiblemente se asignan a este clado individuos cuya descripción morfológica no corresponde a ninguna otra especie bien identificada (Yi y Latch, 2022a).

MARCO TEÓRICO

Morfometría tradicional

La morfometría se refiere al análisis cualitativo o cuantitativo de la forma (Aguirre y Jiménez, 2018). Tradicionalmente se basa en medidas como la longitud, la profundidad, la altura, radios o ángulos que pueden analizarse individualmente por métodos univariados o, en conjunto por análisis bi-variados o multivariados (Zelditch et al., 2004; Webster y Sheets, 2010). Estos análisis a menudo producen gráficas y tablas que no conservan las relaciones geométricas del objeto de estudio, dificultando la visualización de los cambios morfológicos (Benítez y Püschel, 2014). En la morfometría tradicional el tamaño es la principal explicación de la varianza entre organismos, lo cual es lógico dado que todas las medidas tomadas son medidas de tamaño, sin embargo; es importante determinar qué proporción de la variación en la forma es explicada por otras causas (Zelditch et al., 2004). Varias de estas medidas son tomadas de un punto anatómico hacia otro, de modo que un error en la localización del primero afecta a todas las demás medidas por lo que no pueden considerarse estadísticamente independientes y dan como resultado fuertes correlaciones entre ellas (Zelditch et al., 2004; Aguirre y Jiménez, 2018). Además, la definición de las variables

en ocasiones no refleja un criterio de homología biológica, pues el *largo máximo* o *ancho mínimo* de una estructura, no necesariamente es homóloga en todos los especímenes. Debido a esto se han propuesto múltiples métodos para eliminar el efecto del tamaño y extraer la forma pura del objeto de estudio (Toro et al., 2010).

Morfometría Geométrica

Con la morfometría geométrica la forma del objeto no se describe en términos de sus dimensiones, sí no en la relación espacial entre sus partes, de modo que se puede describir, por ejemplo, cómo y en dónde se modifica la forma de una estructura en distintas etapas del desarrollo (Toro et al., 2010). Este método tiene la ventaja de permitir el análisis de una estructura en su totalidad, a diferencia de los análisis con morfometría tradicional, en los cuales se puede dificultar estudiar la forma de una estructura mediante una serie de medidas lineales correlacionadas entre sí (Aguirre y Jiménez, 2018). Los análisis con morfometría geométrica son de alto significado biológico porque se basan en la comparación de estructuras evolutivamente homólogas que permiten realizar interpretaciones de las diferencias entre individuos y poblaciones (Toro et al., 2010).

El método más utilizado en morfometría geométrica se basa en marcas o puntos anatómicos, que resume la forma en términos de una configuración de coordenadas bidimensionales (x, y) o tridimensionales (x, y, z) en el plano cartesiano. En el caso de que la estructura careciera de una cantidad suficiente de marcas, se utiliza la morfometría geométrica basada en contornos, la cual se basa en el supuesto de que el contorno de una estructura es homólogo al contorno de otra (Toro et al., 2010; Webster y Sheets, 2010).

Una marca corresponde a un punto anatómico de una estructura biológica determinada, que debe ser homólogo en todos los especímenes del estudio. Esto quiere decir que un punto de un espécimen corresponde al mismo punto en todos los demás individuos. Las marcas se consideran

puntos anatómicos fijos en un organismo, puesto que pueden ser definidos y bien delimitados (Zelditch et al., 2004; Aguirre y Jiménez, 2018). Las marcas son definidas por coordenadas en dos (x, y) o tres (x, y, z) dimensiones que en conjunto resumen la forma del organismo o estructura bajo estudio, de tal manera que se pueden realizar diagramas de transformaciones morfológicas que permiten visualizar los cambios en la forma y localizar los puntos de variación específica (Bogdanowicz, 2009; Webster y Sheets, 2010).

De acuerdo con su naturaleza, las marcas se pueden clasificar en tres tipos: Tipo 1: Yuxtaposición discreta de tejidos. Es una marca cuya posición se define con base en homología sobre todo biológica y es soportada fuertemente por evidencia histológica, tal como fusión de ciertas venas en las alas de los murciélagos, suturas craneales o la unión de ciertos tendones al hueso (Bookstein, 1991; Bogdanowicz, 2009). Tipo 2: Máximas curvaturas. Es una marca basada más en su geometría que en su anatomía y a menudo sirve como punto de aplicación de fuerzas biomecánicas, tales como la curvatura máxima del cráneo o el contorno de estructuras como garras y dientes (Bookstein, 1991; Bogdanowicz, 2009). Tipo 3: Semimarcas. Son puntos que se ubican en un contorno y que carecen de una posición anatómica exacta. Frecuentemente se utilizan en regiones de la estructura en donde no es posible ubicar marcas (Bookstein, 1991; Bogdanowicz, 2009). Las configuraciones de las marcas deben representar adecuadamente la morfología del objeto de estudio y cuando los perímetros o curvaturas son de interés, es recomendable usar semimarcas (Bogdanowicz, 2009; Webster y Sheets, 2010).

El método más utilizado para registrar las marcas en coordenadas bidimensionales es mediante la toma de imágenes digitales de los especímenes junto con una escala conocida que pueda utilizarse como referencia del tamaño, porque aunque este método permite eliminar el tamaño, lo tenemos que registrar para poder estandarizarlo y hacer un análisis completo de la forma. Una vez obtenida una configuración de las marcas para cada uno de los especímenes a

analizar, se deben trasladar, rotar y escalar las configuraciones en una posición común que remueva las diferencias debidas al tamaño, la posición y la orientación entre ellas, a este proceso, se le conoce como superposición (Zelditch et al., 2004; Webster y Sheets, 2010).

Existen varios métodos de superposición y su principal diferencia radica en cómo remueven los efectos de traslación, rotación y escala (Aguirre y Jiménez, 2018). El método más utilizado es la superposición Procrustes, debido a que redistribuye homogéneamente la varianza de la configuración total entre cada marca (Rhoda et al., 2021). Este método se basa en remover las diferencias de locación centrando las configuraciones. Cada configuración de marcas y semimarcas tiene un centro geométrico, o centroide, que se traslada al origen del espacio en las coordenadas (0, 0) para que todos los especímenes tengan la misma posición (Aguirre y Jiménez, 2018). Después, se remueven las diferencias en la orientación rotando las configuraciones con su centroide fijo hasta que la diferencia sea mínima entre las marcas correspondientes. Debido a que con la superposición se remueven diferencias en ubicación, escala y orientación, una vez realizada, se puede asumir que todas las diferencias en las coordenadas de las marcas correspondientes se deben a diferencias en la forma entre las configuraciones (Zelditch et al., 2004; Webster y Sheets, 2010).

Para visualizar los cambios entre las configuraciones o especímenes de la muestra, se pueden usar “gradillas de deformación” que muestran la ubicación de los cambios morfológicos mediante una deformación (expansión, contracción o torsión) de dicha gradilla respecto a la de otros organismos de la muestra o de una forma promedio que se calcula a partir de la superposición (Bogdanowicz, 2009; Webster y Sheets, 2010). Los patrones de variación de la forma pueden ser explorados por varios modelos estadísticos multivariados, tales como el Análisis de Componentes Principales (ACP o PCA por sus siglas en inglés) o el Análisis de Variables Canónicas (CVA; Webster y Sheets, 2010).

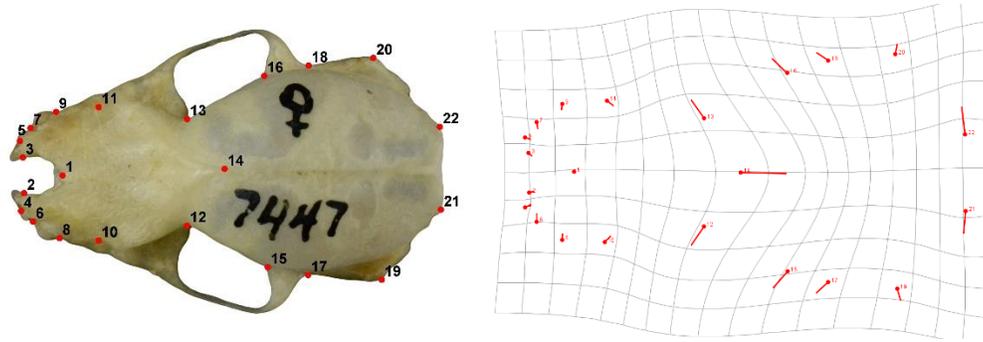


Figura 1. Comparación de la forma del cráneo entre dos especies de murciélagos, visualizada con la gradilla de deformación estimada en el morfoespacio del PCA. La dimensión de los vectores de deformación y la distorsión de las cuadrículas de deformación, muestran que el cambio de forma es mayor al centro y en la parte posterior del cráneo.

JUSTIFICACIÓN

Los murciélagos del género *Eptesicus* que se encuentran en México son morfológicamente similares y se sobrelapan en parte de su distribución, lo que ha dificultado su identificación. Los criterios empleados para distinguir entre las tres especies (*Eptesicus fuscus*, *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus brasiliensis*) son una combinación de medidas lineales externas, coloración del pelaje y distribución. Con el fin de aportar mayor información para la caracterización de estas especies es necesario emplear técnicas que proporcionen análisis robustos como la morfometría geométrica, la cual, permite el estudio de la forma de las estructuras morfológicas y la relación espacial entre sus partes, así como visualizar gráficamente la variación morfológica intraespecífica e interespecífica (Benítez y Püschel, 2014; Villalobos-Leiva y Benítez, 2020).

OBJETIVOS

General

Analizar la variación interespecífica e intraespecífica del cráneo y mandíbula de especímenes de las tres especies del género *Eptesicus* que se distribuyen en México usando morfometría geométrica y con ello aportar información que contribuya a identificar y caracterizar morfológicamente a cada taxón.

Particulares

1. Determinar la presencia de dimorfismo sexual en la forma de los cráneos y mandíbulas de los murciélagos del género *Eptesicus*.
2. Describir la variación alométrica de los cráneos y mandíbulas de los murciélagos del género *Eptesicus*.
3. Describir la variación intraespecífica de los cráneos y mandíbulas de las subespecies de *Eptesicus fuscus* (*E. f. miradorensis*, *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae*).

METODOLOGÍA

Especies de Estudio

La familia Vespertilionidae se encuentra prácticamente en todas las regiones ya sean tropicales, templadas o desérticas, excepto en regiones polares, áreas con elevación mayor a 3,500 m y algunas islas oceánicas (Vaughan, 1972; Feldhamer, 2015). Incluye el mayor número de especies del orden Chiroptera y es la de mayor distribución. Se reconocen alrededor de 59 géneros y 526 especies de vespertiliónidos en el mundo, de los cuales 15 géneros (*Aeorestes*, *Antrozous*, *Bauerus*, *Corynorhinus*, *Dasypterus*, *Eptesicus*, *Euderma*, *Idionycteris*, *Lasionycteris*, *Lasiurus*, *Myotis*, *Nycticeius*, *Parastrellus*, *Perimyotis*, y *Rhogeessa*) y 46 especies se distribuyen en México (Mammal Diversity Database, 2024).

La mayoría de los vespertiliónidos se alimentan de insectos, aunque algunas especies incluyen en su dieta escorpiones, crustáceos, peces, lagartijas y aves (Sánchez-Hernández et al., 2016). El número total de dientes varía de 28 a 38 y la reducción se da generalmente por la pérdida de premolares, aunque el número de molares siempre es 3/3 y el patrón de las cúspides de los molares superiores es dilambdodonto (Feldhamer, 2015).

El género *Eptesicus* incluye a murciélagos de tamaño pequeño a mediano (LT: 85–127 mm), con una membrana alar amplia y sin pelo (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995a; Sánchez-Hernández et al., 2016). La fórmula dental es $2/3, 1/1, 1/2, 3/3 \times 2 = 32$ (Davis, 1966). Los incisivos superiores internos son más grandes que los externos y se encuentran separados del canino por un diastema; los incisivos inferiores son desiguales y trilobulados (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995a; Gardner, 2007). Los caninos son simples, con el cingulo bien definido y carecen de cúspides secundarias; mientras que los premolares y molares son dilambdodontos que son característicos en la familia (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995b; Gardner, 2007).

En México se encuentran tres especies: *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus fuscus* (Simmons, 2005).

Eptesicus fuscus

Es un murciélago mediano con una longitud total de 87–138 mm y antebrazo de 48–54 mm (Davis, 1966). La cabeza es grande, el rostro es ancho y con pocas vibrisas y las orejas son cortas y redondas (Kurta y Baker, 1990). El calcáneo es quillado y la punta de la cola sobresale del uropatagio de 3 a 5 mm (Anderson, 1972). El pelo del dorso es largo, de más de 9 mm, suave y brillante (Davis, 1966). La coloración del dorso varía dependiendo de la distribución y la subespecie, de café oscuro a café-rojizo, mientras que el vientre es más pálido, de canela brillante a olivo. El rostro, orejas y membranas alares son más oscuros y contrastan con el cuerpo que es más claro (Burnett, 1983). Se alimentan de una gran variedad de insectos de cuerpo rígido, principalmente coleópteros y hemípteros (Agosta, 2002). Las hembras son entre 1.3 y 3.8% más grandes que los machos (Burnett, 1983). Se ha encontrado dimorfismo sexual en el tamaño de las alas correlacionado positivamente con la humedad ambiental, mientras que el tamaño del esqueleto está correlacionado negativamente con la temperatura; de modo que se pueden encontrar hembras con esqueletos más grandes en lugares con temperaturas más frías y hembras con alas más grandes en lugares con mayor humedad ambiental (Burnett, 1983).

Se distribuyen en gran parte de Norteamérica y Centroamérica, así como en algunas islas de Bahamas, Cuba, Jamaica y Puerto Rico. En México ocupan casi todo el territorio, con excepción de la planicie costera del Pacífico de Michoacán hacia el sur y la península de Yucatán (Figura 2). Se han reconocido 11 subespecies: *E. f. bahamensis*, *E. f. bernardinus*, *E. f. dutertreus*, *E. f. fuscus*, *E. f. hispanolae*, *E. f. miradorensis*, *E. f. osceolae*, *E. f. pallidus*, *E. f. peninsulae*, *E. f. petersoni* y

E. f. wetmorei, de las cuales, tres se distribuyen en México, *E. f. peninsulae*, *E. f. pallidus* y *E. f. miradorensis* (Hall, 1981; Kurta y Baker, 1990).

La subespecie *E. f. miradorensis* fue descrita por Allen (1866) con base en especímenes colectados en el Mirador, Veracruz, que tienen el color del pelo casi unicolor, el dorso con las puntas color marrón amarillento y un poco más claro en la base, mientras que el tipo de *E. fuscus* es claramente bicolor. La subespecie *E. f. peninsulae* fue descrita por Thomas (1898) a partir de cuatro especímenes colectados en Sierra Laguna, Baja California, cuyo tamaño es significativamente menor al de *E. f. miradorensis*, además, la coloración del pelo es más pálido que el de *E. f. pallidus*. Mientras que Young (1908) describió a *E. f. pallidus* analizando cuatro especímenes recolectados en Boulder, Colorado, que tienen una coloración notablemente más clara, café parduzco en el dorso y gris plateado en el vientre.

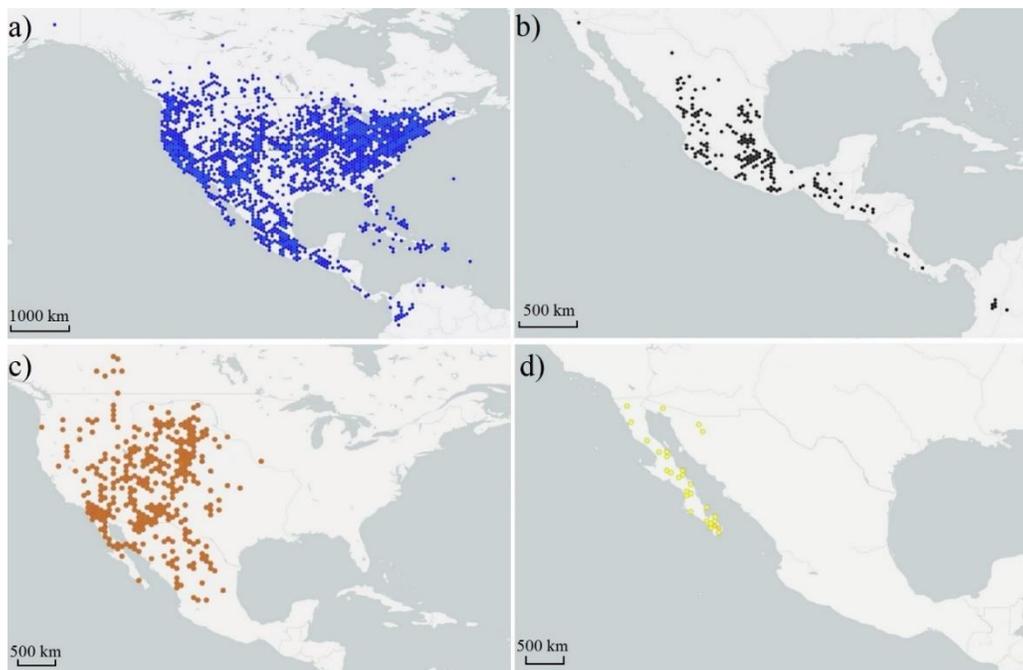


Figura 2. a) Distribución de *Eptesicus fuscus* y las tres subespecies que se distribuyen en México, b) *E. miradorensis*, c) *E. pallidus* y d) *E. peninsulae* (Modificado de GBIF, 2023).

Eptesicus furinalis

Es la especie de *Eptesicus* más pequeña de las que se distribuyen en México, tiene una longitud total de 88–106 mm y antebrazo de 36–41 mm (Mies et al., 1996). El pelo es corto (menor a 8 mm) y puede variar en color dependiendo de la subespecie, estación y hábitat; el pelo del dorso puede ser desde café oscuro con tintes rojizos hasta tonalidades negruzcas, mientras que el del vientre es más claro y puede llegar a ser blanquecino (Davis, 1966; Ceballos y Oliva, 2005). Las orejas, membranas alares y uropatagio son de color negro a café oscuro (Sánchez-Hernández et al., 2016). Las hembras son más grandes que los machos, por ejemplo, en Paraguay, la longitud promedio del antebrazo de las hembras es 2.3% mayor que la de los machos, aunque son pocos los caracteres que difieren estadísticamente entre machos y hembras (Mies et al., 1996).

En México *E. furinalis* se distribuye desde Jalisco por la costa del Pacífico y desde el sur de Tamaulipas por la vertiente del Golfo hasta Chiapas, el sureste del país y la península de Yucatán, aunque, su distribución comprende hasta Argentina y Uruguay (Mies et al., 1996; Ceballos y Oliva, 2005). Para nuestro país (Figura 3) se reconoce sólo a la subespecie *E. f. gaumeri*, que tiene coloración más oscura y es de menor tamaño que el de las otras subespecies (Allen, 1897). A menudo se le confunde con *E. brasiliensis*, porque son de tamaño similar y se encuentran en simpatria, por lo que el criterio más aceptado para separar ambas especies es una combinación de caracteres. Para *E. furinalis* la longitud de la hilera de molares (del borde anterior del M¹ al borde posterior del M³) es de 5.4–6.0 mm, la longitud del cráneo de 15.0–17.1 mm y el antebrazo de 37–41 mm. Mientras que para *E. brasiliensis* la longitud de la hilera maxilar es de 5.7–6.7 mm, la longitud del cráneo de 16–18 mm y el antebrazo de 39.6–45.6 mm (Davis, 1966).



Figura 3. Distribución geográfica de *Eptesicus furinalis* (Modificado de GBIF, 2023).

Eptesicus brasiliensis

Es un murciélago de tamaño mediano, más pequeño que *E. fuscus*, con una longitud total de 85–91 mm y antebrazo de 37–45 mm (Dalquest, 1953). El pelo es corto (5–9 mm) en el dorso y de color ligeramente más café que el de *E. fuscus*, mientras que el vientre es de color canela (Dalquest, 1953). El rostro no tiene pelo y es de color café rosáceo, con ojos pequeños y orejas cortas; las orejas y membranas alares son negras y la cola es larga (Dalquest, 1953).

Las hembras son de mayor tamaño que los machos en algunos caracteres externos y craneales, aunque Williams (1978) encontró diferencias significativas sólo en 2 de 16 caracteres examinados. La dentición indica que su alimentación es insectívora, aunque sus hábitos alimentarios son desconocidos (Gardner, 2007). En un estudio reciente sobre el efecto de los gradientes ambientales en la estructura de comunidades de murciélagos insectívoros, se observó que la distribución de *E. brasiliensis* está fuertemente asociada con la de insectos de los órdenes

Coleoptera y Diptera, por lo que es probable que estos sean sus presas potenciales (Cabral et al., 2022).

Su distribución se restringe a bosques tropicales desde el centro de México (Figura 3). Se encuentra en los estados de Nayarit y Veracruz hasta el norte de Argentina, Paraguay, Uruguay y Trinidad y Tobago (Dalquest, 1953; Ceballos y Oliva, 2005; García et al., 2007). En México solo se encuentra la subespecie *E. b. propinquus* (Dalquest, 1953).



Figura 4. Distribución geográfica de *Eptesicus brasiliensis* (Modificado de GBIF, 2023).

Obtención de fotografías

Se revisaron 257 cráneos de ejemplares adultos del género *Eptesicus*, 7 pertenecientes a *E. brasiliensis*; 94 de *E. furinalis*; y 156 de *E. fuscus*, que se encuentran depositados en siete colecciones mastozoológicas, 1) California Academy of Sciences Mammalogy (CASM); 2) Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR); 3) Colección de Mamíferos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC);

4) Colección Mastozoológica del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR); 5) Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM (CNMA); 6) Colección de Vertebrados de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y 7) Natural History Museum of Los Angeles County (LACM).

Se obtuvieron series fotográficas de los cráneos en vista dorsal, ventral, lateral izquierda y frontal, y de la mandíbula en vista lateral izquierda. Para los ejemplares depositados en las colecciones CIBNOR, MZFC y CNMA se usó una cámara Nikon D3100 acoplada con una lente AF-S Micro 40 mm Nikon, la cual se montó en un trípode para que estuviera ubicada siempre a la misma distancia de los ejemplares. Los cráneos se colocaron sobre una superficie plana color negro mate, asegurándose que siempre estuvieran en la misma posición respecto a dos líneas perpendiculares al eje principal del elemento óseo (Figura 5). Además, se colocaron monturas con plastilina epóxica que permitieron ubicar las estructuras óseas siempre en la misma posición. Junto a las estructuras se colocó una escala de 1 cm dividida en mm y una etiqueta con el número de ejemplar y la colección en la que se encuentra depositado.

Para las colecciones CASM, ECOSUR, UABC y LACM se solicitó apoyo de los curadores y encargados para la toma y envío de las fotografías. Aunque cada colección usó diferente dispositivo para fotografiar las estructuras estudiadas, se envió una referencia fotográfica para procurar que las estructuras se ubicaran siempre en la misma posición en todos los ejemplares.

Se seleccionó una fotografía de cada vista del cráneo y mandíbula para cada ejemplar en formato JPG, excluyendo a los especímenes fragmentados o sucios que impedían la colocación precisa de la configuración de marcas definida en cada caso. En total se analizaron 226 especímenes para la vista dorsal del cráneo, 233 para la vista ventral, 236 para la vista lateral, 225 para la vista frontal y 236 para la mandíbula en vista lateral (Cuadro 1).



Figura 5. Ejemplo de las fotografías obtenidas para las tres especies de murciélagos del género *Eptesicus*.

Cuadro 1. Número de ejemplares analizados de cada especie en diferentes vistas del cráneo y mandíbula. M= machos, H= hembras.

Estructura y vista	<i>E. fuscus</i>		<i>E. furinalis</i>		<i>E. brasiliensis</i>		Total
	M	H	M	H	M	H	
Cráneo							
Dorsal	69	68	22	61	2	4	226
Ventral	70	69	22	66	2	4	233
Lateral	71	71	25	64	2	3	236
Frontal	66	71	19	63	2	4	225
Mandíbula							
Lateral	73	71	25	61	2	4	236

Registro de datos morfométricos

La colección de fotografías se exportó en un archivo TPS con el programa tpsUtil (Rohlf, 2016) y posteriormente se digitalizaron las coordenadas de las configuraciones de marcas con el software tpsDig (Rohlf, 2014). Se utilizó una configuración de marcas sobre puntos anatómicos homólogos en el cráneo y mandíbula de las tres especies para cada vista, de modo que se recuperó de manera óptima la forma de dichas estructuras en los especímenes. Los puntos anatómicos de interés se

seleccionaron con ayuda de la literatura previa sobre estudios de morfometría geométrica en murciélagos (Bogdanowicz et al., 2005; Bornholdt et al., 2008; Evin et al., 2008; Nogueira et al., 2009; Sztencel-Jablonka et al., 2009; Santana y Lofgren, 2013; Jansky et al., 2016; Ariosa y Mancina, 2018; Olea y Mancina, 2018; Ruelas y López, 2018; Dzeverin, 2019; Rochelle, 2019). Para la vista dorsal se usó una configuración de 22 marcas (Figura 6a; Cuadro 2), para la vista ventral de 26 marcas (Figura 6b; Cuadro 2), para la vista lateral izquierda de 18 marcas (Figura 6c; Cuadro 2), para la vista frontal de 15 marcas (Figura 6d; Cuadro 2) y para la mandíbula de 12 marcas (Figura 6e; Cuadro 2).

Con el fin de verificar la correcta ubicación de las marcas en las estructuras estudiadas se realizó un duplicado del archivo colocando nuevamente todos los puntos y comparándolos con el original. Posteriormente se combinaron ambos *datasets* y se calculó el error de medición usando el método Procrustes ANOVA, asegurándose que los valores de los cuadrados medios de la variación individual siempre fueran mayores a los del error (Espinoza-Donoso et al., 2020).

Dado que los análisis morfométricos basados en marcas utilizan una definición matemática de forma que engloba todas las características de la configuración de marcas exceptuando los efectos de la escala, posición y orientación, es necesario removerlos a través de un proceso llamado superposición. Para superponer las configuraciones de marcas se usó la superposición Procrustes, la cual escala todas las configuraciones a una misma unidad, las traslada a sus centroides (centros de gravedad, cuya localización se obtiene promediando las coordenadas x y y de todas las marcas) y las gira a una orientación de ajuste óptimo a una configuración consenso (Klingenberg, 2002; Klingenberg, 2016). Como medida del tamaño se utilizó el tamaño del centroide, el cual se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de todas las marcas respecto al centroide de la estructura (Zelditch et al., 2004).

Cuadro 2. Definición de las marcas ubicadas en las diferentes vistas del cráneo y mandíbula de las tres especies del género *Eptesicus*, así como los tipos de marcas que representan.

Marca	Definición	Tipo
Cráneo en vista dorsal (a)		
1	Punto medio de la curvatura posterior de la abertura internasal.	2
2, 3	Punto de inserción del primer incisivo con el límite lateral de la abertura internasal.	1
4 y 5	Punto en el margen lateral de la maxila entre el primer y segundo incisivos.	1
6 y 7	Punto en el margen lateral de la maxila entre el segundo incisivo y el canino.	1
8 y 9	Punto en el margen lateral de la maxila, al final posterior del canino.	1
10 y 11	Punto en el vértice anterior de la cresta lacrimonasal.	1
12 y 13	Punto en el frontal en la mayor constricción interorbital.	2
14	Punto más anterior de la sutura sagital.	1
15 y 16	Punto interno más posterior del arco zigomático.	2
17 y 18	Borde posterior de proceso zigomático escamosal.	2
19 y 20	Punto medio del borde inferior del meato auditivo externo.	2
21 y 22	Punto en el margen posterior externo del cráneo al nivel de la cresta occipitotemporal.	2
Cráneo en vista ventral (b)		
1 y 2	Punto de inserción del primer incisivo con el límite lateral de la abertura internasal.	1
3 y 4	Punto más distal entre el primer y segundo incisivos.	1
5 y 6	Punto lateral más posterior del canino.	1
7 y 8	Punto lateral más posterior del premolar.	1
9 y 10	Punto lateral más posterior del primer molar.	1
11 y 12	Punto lateral más posterior del segundo molar.	1
13 y 14	Punto en el palatino al nivel de la mayor constricción interorbital.	2
15	Extremo posterior del palatino.	2
16 y 17	Punto más medial de la fosa mandibular.	2
18 y 19	Punto interno más posterior del arco zigomático.	2
20 y 21	Punto más interno del foramen postglenoide.	1
22 y 23	Punto más lateral del cóndilo occipital.	2
24 y 25	Límite lateral del foramen magnum.	2
26	Margen anterior del foramen magnum sobre la línea media.	2
Cráneo en vista lateral izquierda (c)		
1	Borde anterior de la premaxila.	1
2	Punto en el borde anterior del canino.	1
3	Punto a nivel de la maxila entre el canino y el premolar.	1
4	Punto al nivel de la maxila entre el premolar y el primer molar.	1
5	Punto al nivel de la maxila entre el primer y segundo molar.	1
6	Punto al nivel de la maxila entre el segundo y tercer molar.	1
7	Punto en el extremo posterior del último molar.	1
8	Punto en el extremo anterior de la cresta lacrimonasal.	1
9	Punto en el palatino al nivel de la mayor constricción interorbital.	2

Marca	Definición	Tipo
10	Punto posterior de la inserción del arco zigomático con el cráneo.	2
11	Punto más dorsal del meato auditivo externo.	2
12	Borde entre el ectotímpano y el escamoso.	2
13	Punta inferior del cóndilo occipital.	2
14	Foramen magnum.	2
15	Punto posterior del cráneo entre la cresta sagital y lamboidea.	2
16	Punto más distal de la cresta sagital.	2
17	Punto de máxima curvatura entre la maxila y el rostro.	2
18	Margen anterior de la sutura internasal.	2
Cráneo en vista frontal (d)		
1, 2	Punto de inserción del primer incisivo con el límite lateral de la abertura internasal.	1
3, 4	Punto en el margen lateral de la maxila entre el primer y segundo incisivos.	1
5, 6	Punto en el margen lateral de la maxila entre el segundo incisivo y el canino.	1
7, 8	Punto en la unión amelo cementaria del canino, entre la corona y la raíz.	1
9, 10	Punto en la máxima curvatura anterosuperior del arco zigomático.	2
11	Extremo posterior del palatino.	2
12	Punto medio de la curvatura posterior de la abertura internasal.	1
13	Cresta sagital.	1
14, 15	Sutura escamosa, entre el parietal y el temporal.	1
Mandíbula en vista lateral izquierda (e)		
1	Punto más anterior del cuerpo mandibular.	1
2	Punto entre el canino y el premolar.	1
3	Punto entre el premolar y el primer molar.	1
4	Punto entre el primer y segundo molar.	1
5	Punto entre el segundo y tercer molar.	1
6	Punto al final de la hilera dental.	1
7	Ápice del proceso coronoides.	2
8	Ápice del proceso condilar (cóndilo mandibular).	2
9	Ápice del proceso angular.	2
10	Punto de máxima curvatura en la fosa mesentérica.	2
11	Punto más anterior del borde inferior del cuerpo mandibular.	2
12	Punto medio del foramen mental.	1

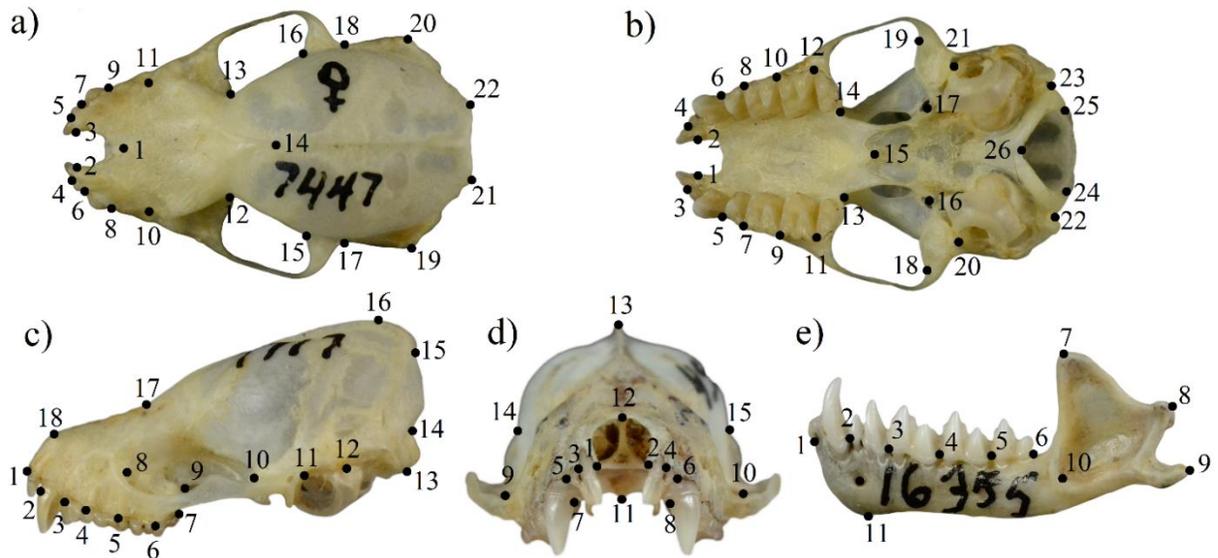


Figura 6. Configuración de marcas utilizada para las vistas del cráneo: a) dorsal, b) ventral, c) lateral izquierda, d) frontal. Mandíbula: e) lateral izquierda, en las tres especies del género *Eptesicus*.

Dimorfismo sexual

Se realizó un Análisis Discriminante (DFA) y una prueba de validación cruzada con el programa MorphoJ versión 1.07a (Klingenberg, 2011) debido a que el dimorfismo sexual puede enmascarar la variación entre poblaciones de diferentes especies (Ariosa y Mancina, 2018). Para este análisis se usó el procedimiento de validación cruzada, el cual crea la función discriminante usando todos los individuos menos al espécimen que se quiere clasificar y luego con ella clasifica la observación omitida; este proceso se repite una vez para cada observación (Aguirre y Jiménez, 2018; Díaz y Morales, 2012). Dado que esta prueba no mostró evidencia de dimorfismo sexual, los análisis posteriores se realizaron incluyendo especímenes de ambos sexos, con la única excepción de la vista lateral del cráneo de *E. fuscus*, en donde sí resultaron significativas las diferencias entre machos y hembras, por lo que se analizaron por separado. Debido al bajo tamaño de muestra estos análisis no pudieron realizarse para *E. brasiliensis*.

Variación alométrica

Para determinar si existe relación entre el tamaño del cráneo y la mandíbula con la forma de estos, se realizó una regresión lineal multivariada en el programa MorphoJ versión 1.07a (Klingenberg, 2011) para cada vista de estas estructuras, utilizando el tamaño del centroide como variable independiente y la configuración de marcas como variable dependiente (Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013). Debido a que las principales diferencias entre especies, resultaron ser alométricas, se realizó un PCA con preservación de tamaño usando el software PCAGen8 (Sheets, 2014).

Variación intraespecífica

Con los datos de colecta de los ejemplares de *E. fuscus* se le asignó a cada individuo una subespecie: *E. fuscus miradorensis*, *E. fuscus peninsulae* y *E. fuscus pallidus*, considerando el sitio en el que fue recolectado (Cuadro 3). Para analizar la variación morfológica dentro de esta especie se realizó un análisis de componentes principales (PCA) y un análisis de variables canónicas (CVA) para cada vista del cráneo y mandíbula de las subespecies. Las diferencias en la forma se evaluaron mediante pruebas de permutación (1000 rondas de permutación) usando la distancia Procrustes y las distancias de Mahalanobis. Este análisis se realizó únicamente para *E. fuscus*, porque en México sólo se reconoce una subespecie para *E. furinalis* y una para *E. brasiliensis*.

Cuadro 3. Número de ejemplares analizados de cada subespecie de *E. fuscus* en diferentes vistas del cráneo y mandíbula.

Estructura y vista	<i>E. f. miradorensis</i>	<i>E. f. peninsulae</i>	<i>E. f. pallidus</i>
Cráneo			
Dorsal	64	44	29
Ventral	66	44	28
Lateral	69	44	29
Frontal	65	44	28
Mandíbula			
Lateral	72	43	29

RESULTADOS

Dimorfismo sexual

Eptesicus fuscus

Los análisis discriminantes mostraron que las vistas ventral (Figura 8c) y lateral izquierda (Figura 8e) del cráneo fueron las estructuras que arrojaron los mayores porcentajes de clasificación correcta, 92.7% y 86.1% para los machos y 88.4% y 94.2% para las hembras, respectivamente (Cuadro 4). De igual manera estas estructuras fueron las que mostraron los mayores porcentajes de clasificación correcta después de la validación cruzada (Figura 8d y 8f), aunque la única estructura en la que se presentó dimorfismo sexual significativo fue la vista lateral izquierda. Las diferencias morfológicas entre machos y hembras visualizadas con un factor escalar de 1.0 son mínimas, pero usando un factor escalar de exageración 5.0 se pueden apreciar en una mayor altura a nivel de la cresta sagital y la maxila más prominente en los machos. En los análisis subsecuentes de la vista lateral del cráneo se analizaron las hembras y los machos por separado.

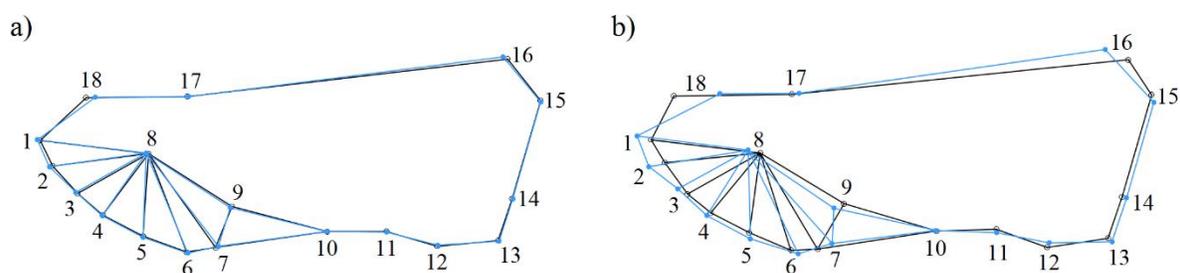


Figura 7. Diferencias morfológicas entre machos (azul) y hembras (negro) de *E. fuscus* para la vista lateral del cráneo: a) factor escalar 1.0 y b) factor escalar 5.0.

Eptesicus furinalis

El análisis discriminante de los cráneos y mandíbulas de *E. furinalis* mostró el mayor porcentaje de clasificación correcta para el cráneo en vista dorsal (Figura 9a) y vista ventral (Figura 9c), que fue mayor de 90% para machos y hembras en ambas vistas. La vista frontal del cráneo fue la estructura que tuvo menor porcentaje de asignación correcta, alrededor de 80%. No se encontró evidencia de dimorfismo sexual en *E. furinalis*, dado que en las pruebas de validación cruzada (Figuras 9b, 9d, 9f, 9h y 9j) los porcentajes de asignación correcta disminuyeron considerablemente y no mostraron diferencias significativas entre la forma del cráneo ni entre las mandíbulas de los machos y las hembras (Cuadro 5).

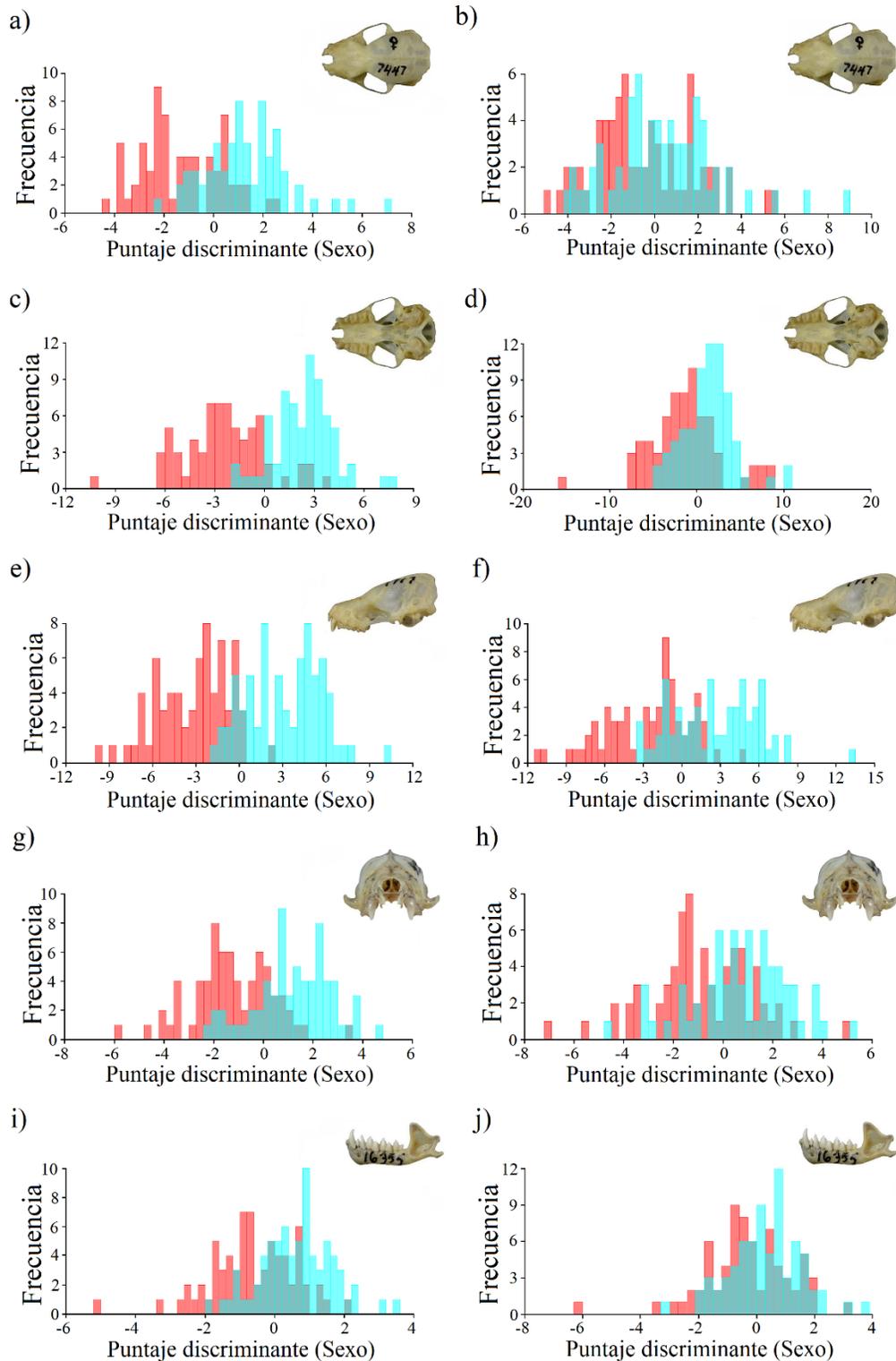


Figura 8. Histogramas de frecuencia de los valores de la función discriminante de las diferentes estructuras analizadas de machos (azul) y hembras (rojo) de *E. fuscus*. a) vista dorsal del cráneo; c) vista ventral del cráneo; e) vista lateral izquierda del cráneo; g) vista frontal del cráneo; i) vista lateral izquierda de la mandíbula. Pruebas de validación cruzada de las mismas estructuras y vistas (8b, 8d, 8f, 8h, 8j).

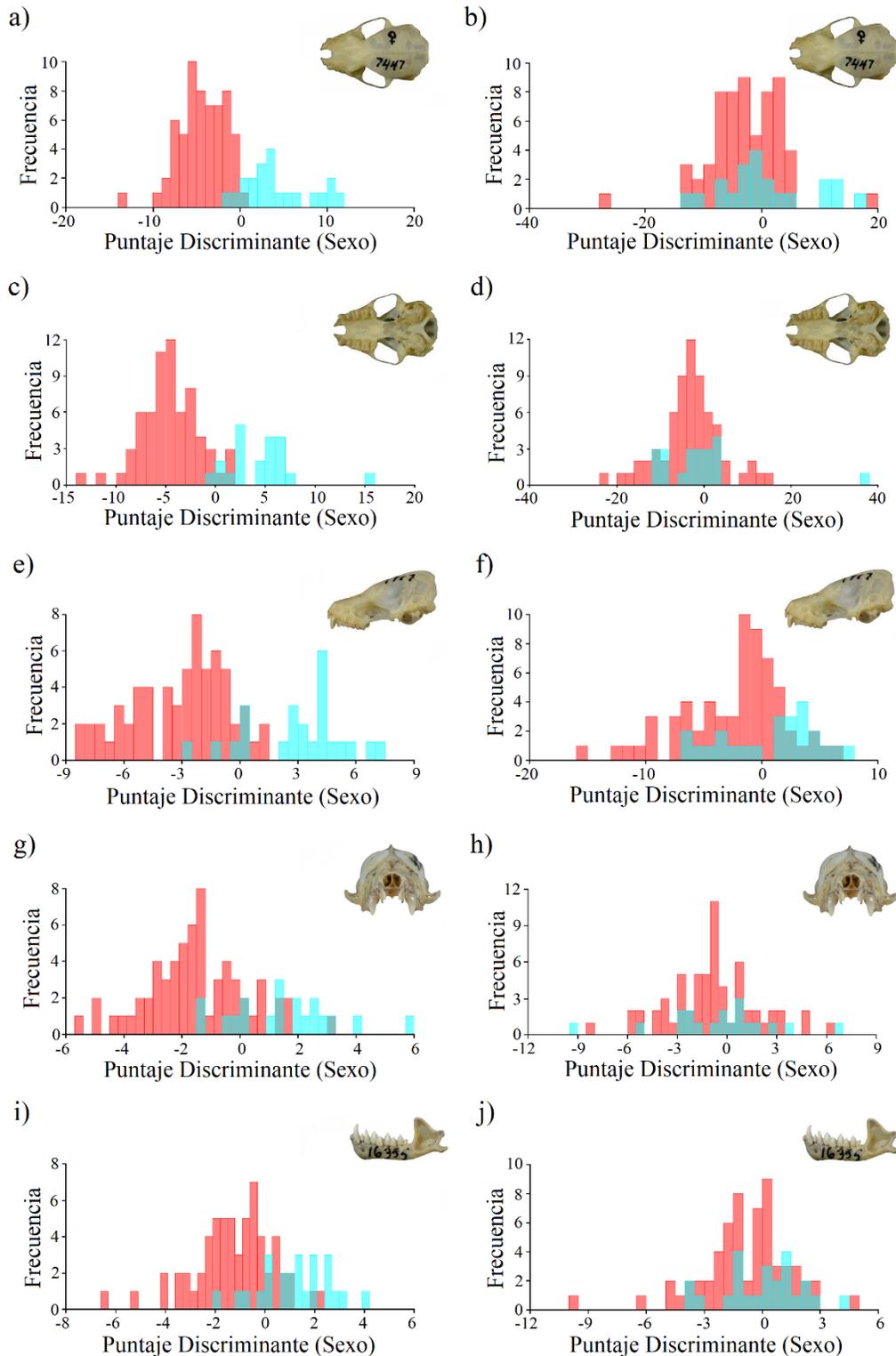


Figura 9. Histogramas de frecuencia de los valores de la función discriminante de las diferentes estructuras analizadas de machos (azul) y hembras (rojo) de *E. furinalis*. a) vista dorsal del cráneo; c) vista ventral del cráneo; e) vista lateral izquierda del cráneo; g) vista frontal del cráneo; i) vista lateral izquierda de la mandíbula. Pruebas de validación cruzada de las mismas estructuras y vistas (9b, 9d, 9f, 9h, 9j).

Cuadro 4. Porcentajes de clasificación correcta del análisis discriminante entre machos y hembras de *E. fuscus*, asignados originalmente por la función discriminante y después de la validación cruzada. Los asteriscos indican diferencias significativas entre machos y hembras.

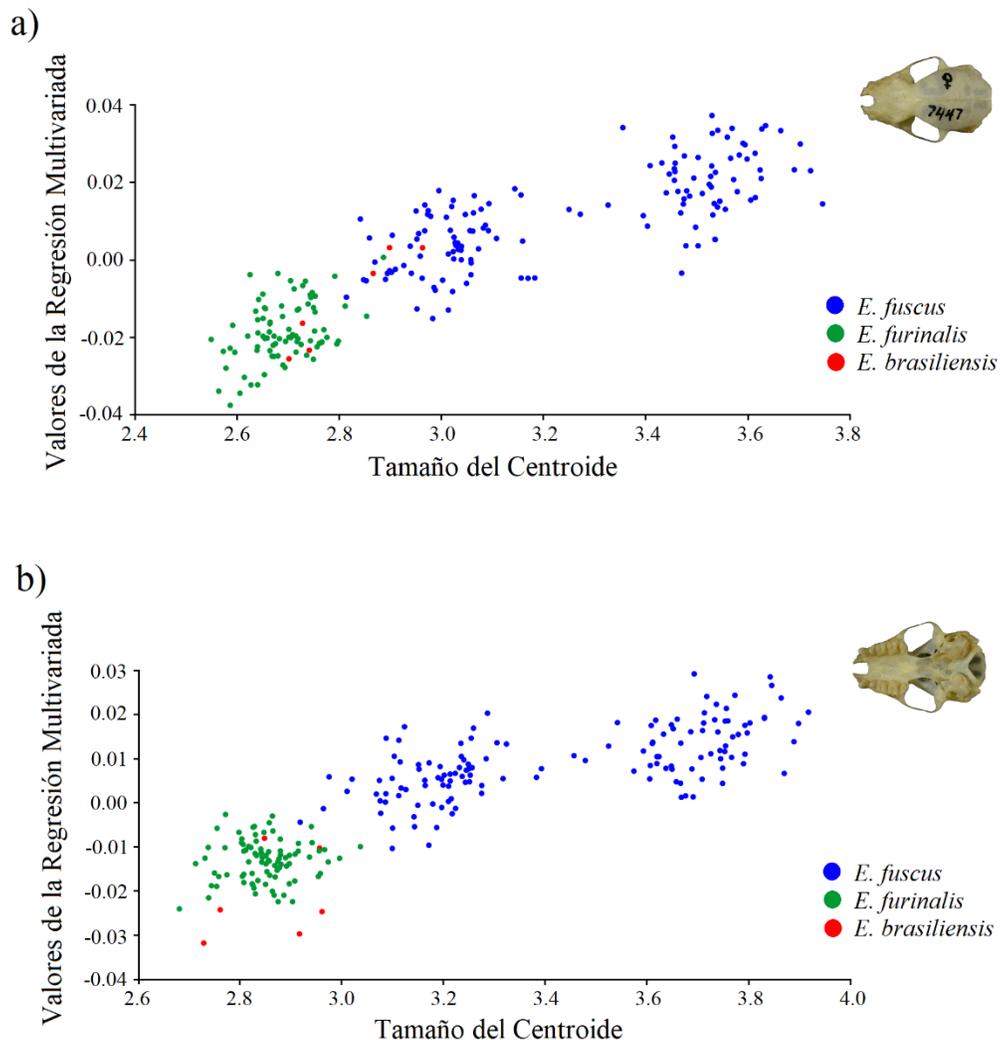
Estructura y vista	Sexo	Asignados originalmente	Porcentaje de asignación correcta de la función discriminante	Porcentaje de asignación correcta después de la validación cruzada
Cráneo				
Dorsal	♂	69	79.7	55.0
	♀	68	73.5	61.7
Ventral	♂	69	92.7	72.4
	♀	69	88.4	68.1
Lateral	♂	72	86.1	73.6*
	♀	70	94.2	78.6*
Frontal	♂	66	81.8	65.2
	♀	70	77.1	62.8
Mandíbula				
Lateral	♂	73	73.9	63.0
	♀	70	68.5	61.4

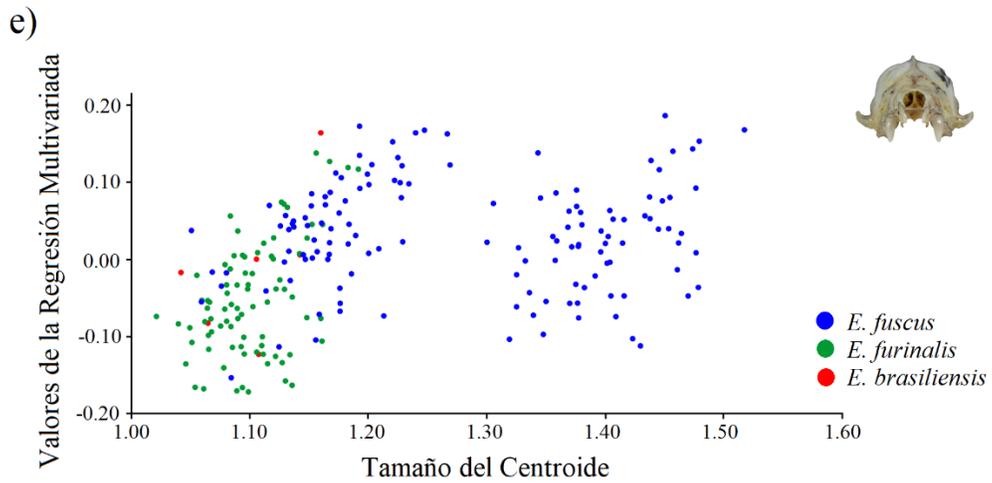
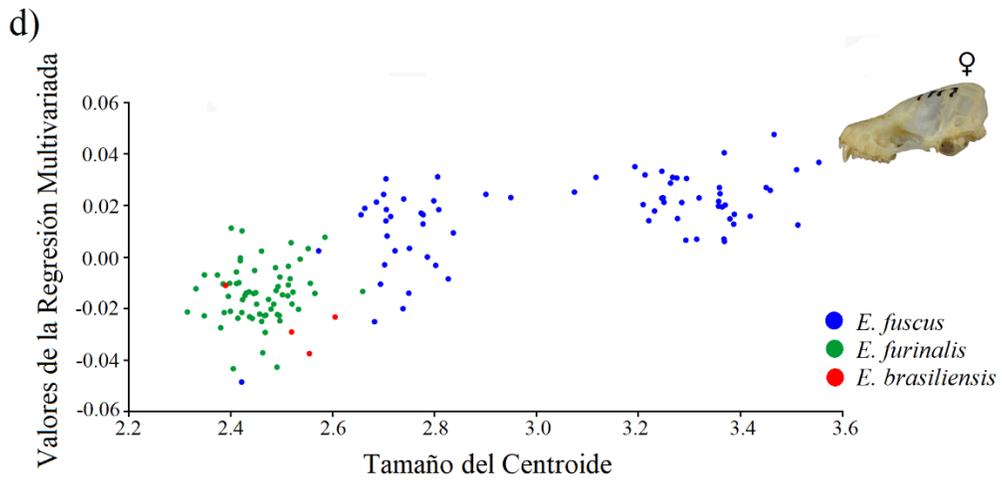
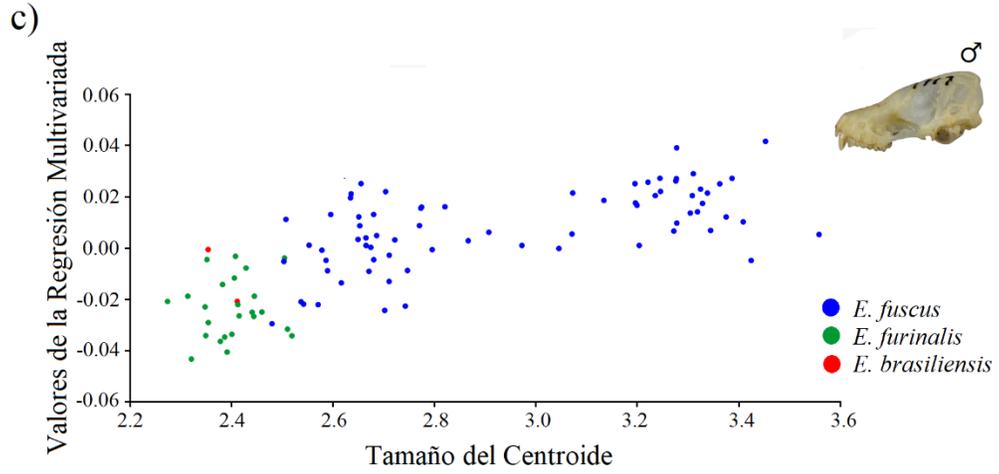
Cuadro 5. Porcentajes de clasificación correcta del análisis discriminante entre machos y hembras de *E. furinalis*, asignados originalmente por la función discriminante y después de la validación cruzada.

Estructura y vista	Sexo	Asignados originalmente	Porcentaje de asignación correcta de la función discriminante	Porcentaje de asignación correcta después de la validación cruzada
Cráneo				
Dorsal	♂	21	90.4	42.8
	♀	61	98.3	63.9
Ventral	♂	21	95.2	38.0
	♀	66	93.9	72.7
Lateral	♂	24	87.5	62.5
	♀	64	90.6	70.3
Frontal	♂	19	78.9	47.3
	♀	62	82.2	69.3
Mandíbula				
Lateral	♂	24	83.3	58.3
	♀	61	80.3	62.29

Variación interespecífica (alometría)

La regresión multivariada mostró una fuerte relación entre el tamaño y la forma para todas las vistas del cráneo y la mandíbula (Figura 10). La especie con el cráneo y la mandíbula de mayor tamaño fue *E. fuscus* que además se observa separada de *E. furinalis* en el morfoespacio de la regresión (Figura 10). Los especímenes de *E. brasiliensis* se ubicaron en su mayoría entremezclados con la nube de puntos de *E. furinalis* debido a que ambas especies tienen un tamaño muy similar, sin embargo, no fue posible diferenciarlos de manera clara ni por la forma ni por el tamaño del cráneo o mandíbula.





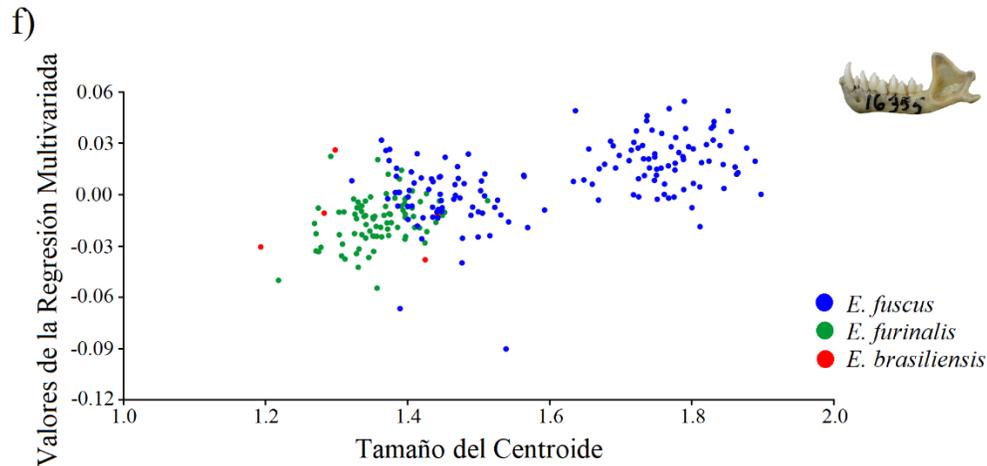


Figura 10. Regresión multivariada de la forma como variable dependiente (valores de la regresión) y el tamaño (tamaño del centroide) como variable independiente de las diferentes vistas del cráneo y mandíbula de tres especies de murciélagos del género *Eptesicus* que se distribuyen en México. Cráneo: a) vista dorsal, b) vista ventral, c) machos en vista lateral izquierda, d) hembras en vista lateral izquierda e) vista frontal; mandíbula: f) vista lateral izquierda.

Los porcentajes alométricos para las diferentes vistas del cráneo fueron 18.46% para la vista dorsal (figura 10a), 15.99% para la vista ventral (figura 10b), 10.44% para los machos (figura 10c) y 10.58% para las hembras en la vista lateral izquierda (figura 10d), 7.03% para la vista frontal (figura 10e) y 10.26% para la vista lateral izquierda de la mandíbula (figura 10f). En todos los casos, las pruebas de permutación indicaron que la alometría fue estadísticamente significativa ($P < 0.0001$), por lo cual se realizó un PCA con preservación de tamaño con el software PCAGen8 (Sheets, 2014).

Los PCA con preservación de tamaño mostraron alejados en el morfoespacio a *E. fuscus* y *E. furinalis* para todas las vistas del cráneo y mandíbula (Figuras 11 a 16), sin embargo, aquellas que mostraron menor solapamiento de puntos fueron las vistas dorsal y ventral del cráneo (Figuras 11a y 12a). Los especímenes de *E. brasiliensis* se encuentran mezclados con los individuos de las otras dos especies, aunque, se ubican con más frecuencia cercanos a *E. furinalis*, puesto que son murciélagos de tamaño y forma más similares.

La variación en la forma y tamaño del cráneo en vista dorsal, ventral y lateral estuvo relacionada principalmente con el ancho de la bóveda craneal y el ancho del rostro, más prominentes en *E. fuscus* y más angostos en *E. furinalis* y *E. brasiliensis* (Figura 11c, 12c y 13c). El PCA de la forma del cráneo en vista lateral de las hembras (Figura 14a) mostró menor solapamiento entre nubes de puntos y resultó más informativo que el de los machos (Figura 13a), puesto que solo hay un individuo macho de *E. brasiliensis*. La variación en la forma del cráneo en vista frontal (Figura 15c) estuvo relacionada con una cresta sagital más elevada (marca 13) y la maxila más ancha en *E. fuscus*, que se puede observar en el punto medio de la curvatura anterosuperior del arco zigomático (marcas 9 y 10) y la sutura escamosa (marcas 14 y 15). Finalmente, las principales diferencias en la mandíbula en vista lateral (Figura 16c) fueron los ápices de los procesos coronoides (marca 7), condilar (marca 8) y angular (marca 9) que son más prominentes en *E. fuscus* que en *E. furinalis* y *E. brasiliensis*; al igual que la parte más anterior de la mandíbula, que comprende desde el punto más anterior del cuerpo mandibular (marca 1) hasta el borde inferior del cuerpo mandibular (marca 11).

Las regresiones multivariadas y los PCA con preservación de tamaño permiten apreciar dos nubes de puntos que corresponden a *E. fuscus*, una de ellas con individuos más pequeños, parecidos en tamaño a *E. furinalis* y en su mayoría conformada por las subespecies *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae*, cuya distribución comprende el norte del país (Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua y Sinaloa) y otra con individuos más grandes, la mayoría de la subespecie *E. f. miradorensis*, con distribución en el centro y sur de México.

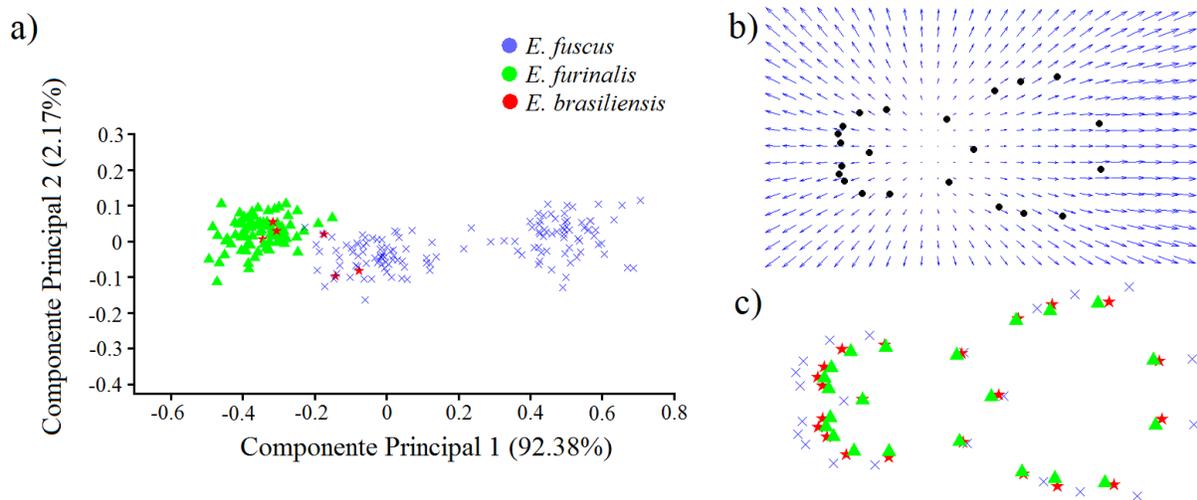


Figura 11. a) PCA con preservación de tamaño de los dos primeros componentes principales de la forma del cráneo en vista dorsal; b) gráfica de vectores de deformación, se pueden apreciar los puntos de máxima variación en el rostro y bóveda craneal; c) forma promedio de cada especie.

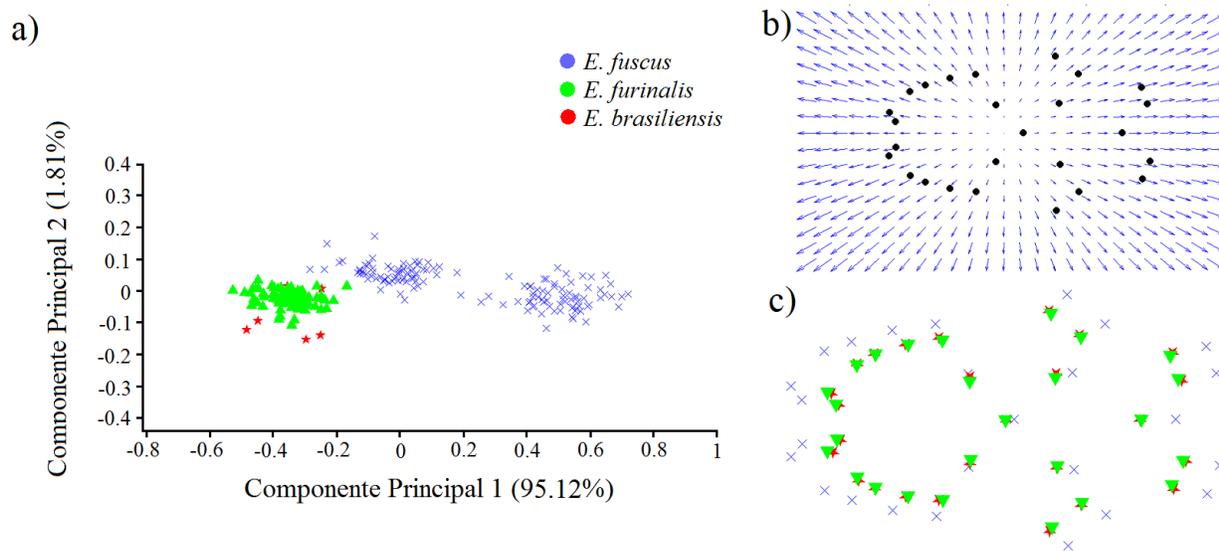


Figura 12. a) PCA con preservación de tamaño de los dos primeros componentes principales de la forma del cráneo en vista ventral; b) gráfica de vectores de deformación, se pueden apreciar los puntos de máxima variación en la maxila y la bóveda craneal; c) forma promedio de cada especie.

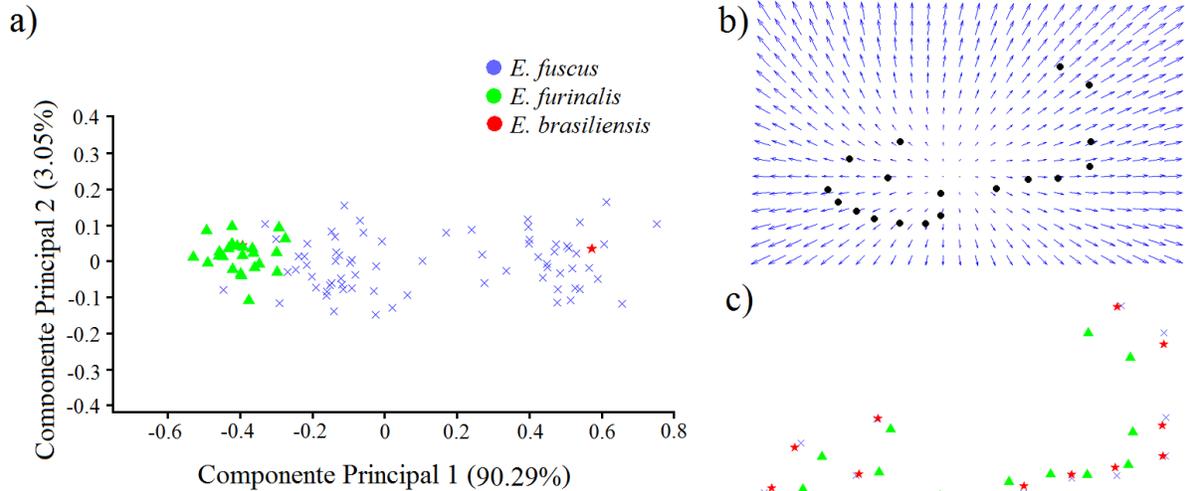


Figura 13. a) PCA con preservación de tamaño de los dos primeros componentes principales de la forma del cráneo en vista lateral para los machos; b) gráfica de vectores de deformación, se pueden apreciar los puntos de máxima variación hacia la parte posterior del cráneo; c) forma promedio de cada especie.

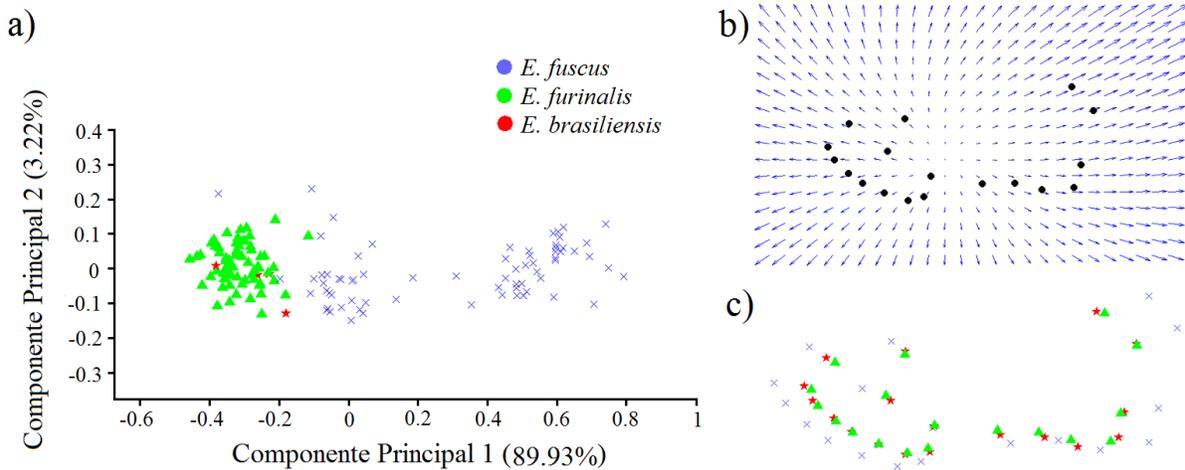


Figura 14. a) PCA con preservación de tamaño de los dos primeros componentes principales de la forma del cráneo en vista lateral para las hembras; b) gráfica de vectores de deformación, se pueden apreciar los puntos de máxima variación hacia la maxila y la parte posterior del cráneo; c) forma promedio de cada especie.

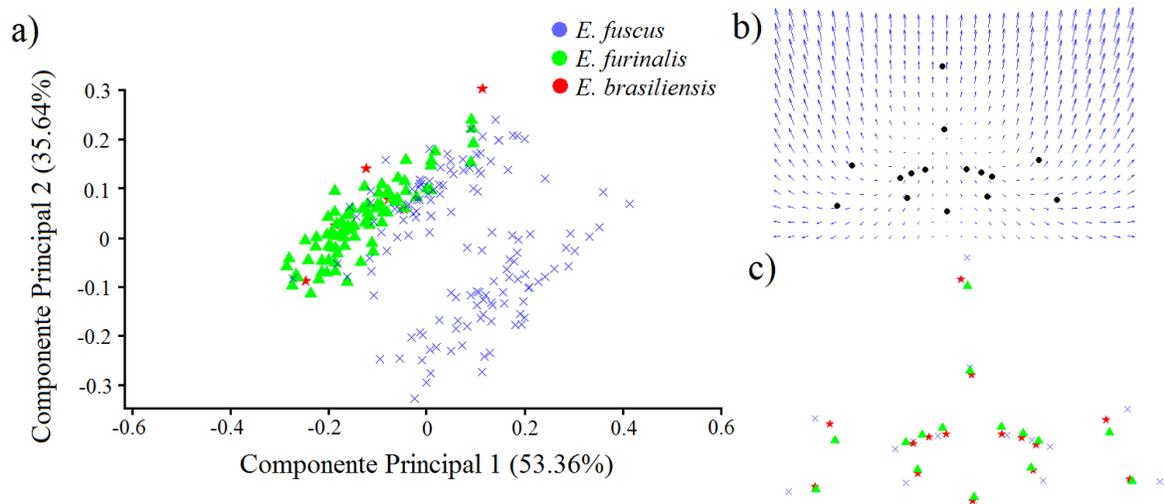


Figura 15. a) PCA con preservación de tamaño de los dos primeros componentes principales de la forma del cráneo en vista frontal; b) gráfica de vectores de deformación, se pueden apreciar los puntos de máxima variación en la parte superior del cráneo; c) forma promedio de cada especie.

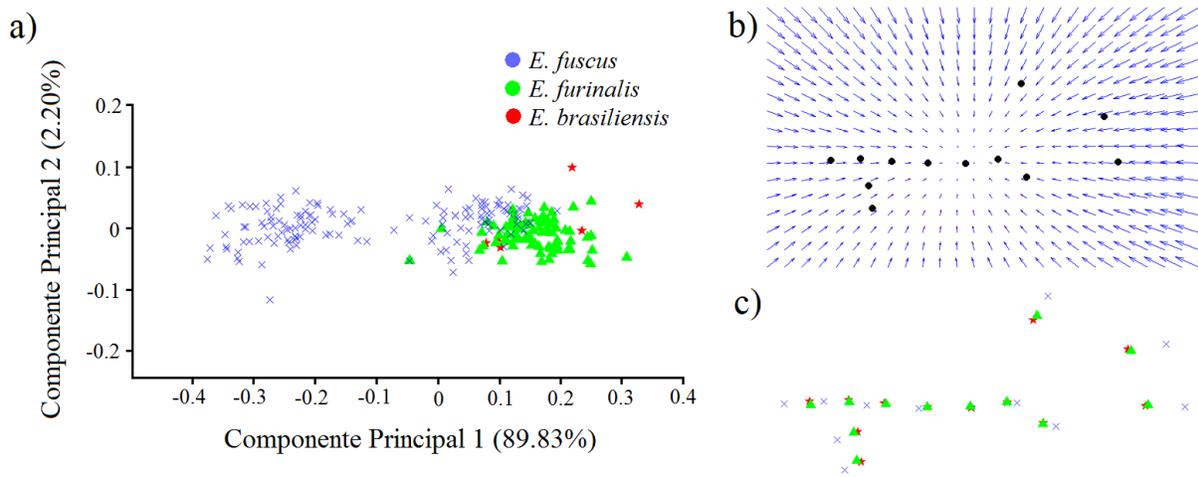
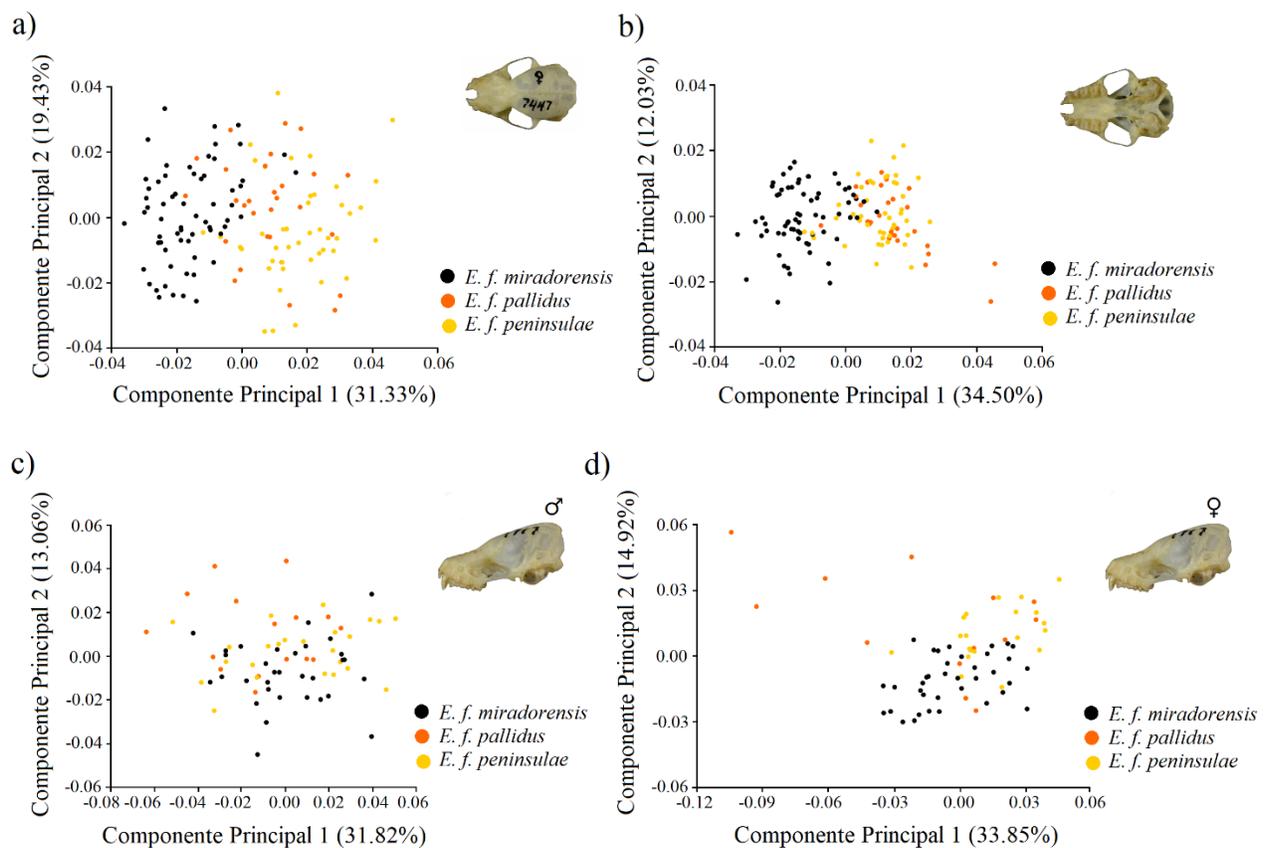


Figura 16 a) PCA con preservación de tamaño de los dos primeros componentes principales de la forma de la mandíbula en vista lateral; b) gráfica de vectores de deformación, se pueden apreciar los puntos de máxima variación en la zona de los cóndilos mandibulares; c) forma promedio de cada especie.

Variación intraespecífica

Los PCA de la forma del cráneo de las vistas dorsal (Figura 17a), ventral (Figura 17b) y frontal (Figura 17e) permiten observar una nube de puntos correspondiente a *E. f. miradorensis* alejadas en el morfoespacio de las otras subespecies, mientras que, las vistas laterales del cráneo (Figura 17c y 17d) no mostraron un patrón tan claro de distribución. Los individuos de las subespecies *E. f. peninsulae* y *E. f. pallidus* se encuentran mezclados en el morfoespacio.



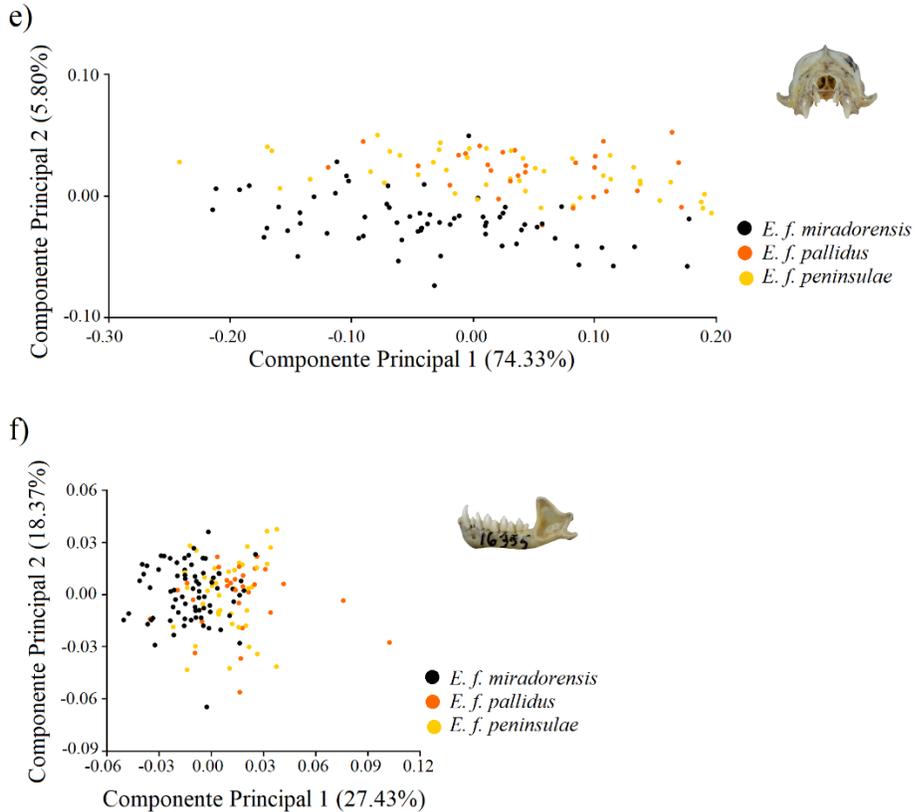


Figura 17. PCA de los dos primeros componentes principales de la forma del cráneo en: a) vista dorsal, b) vista ventral, c) machos en vista lateral, d) hembras en vista lateral, e) vista frontal y mandíbula en: f) vista lateral, para las subespecies de *E. fuscus*. Negro: *E. f. miradorensis*, naranja: *E. f. pallidus* y amarillo: *E. f. peninsulae*.

El CVA de la forma del cráneo en vista dorsal (Figura 18) permitió diferenciar significativamente a *E. f. miradorensis* de las otras dos subespecies. Las elipses de confianza con probabilidad de 90% se traslapan entre *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae*, las pruebas de permutación de la distancia procrustes no fueron significativas entre estas dos subespecies (Cuadro 4). La variable canónica 1 explicó 84.2% de la variación y permitió la diferenciación de *E. f. miradorensis*, mientras que la variable canónica 2 explicó 15.8% de la variación total. La bóveda craneal de *E. f. miradorensis* es más angosta desde la mayor constricción interorbital hasta el borde inferior del meato auditivo externo, mientras que, en *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae* es más ancha.

La parte posterior del cráneo al nivel de la cresta occipitotemporal es más angosta en *E. f. miradorensis* y más ancha en *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae*.

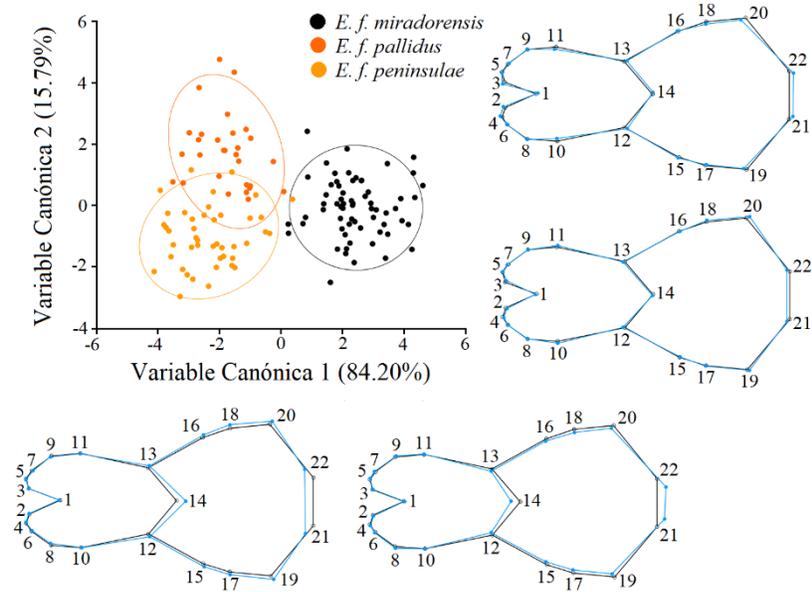


Figura 18. Análisis de variables canónicas del cráneo en vista dorsal para las subespecies de *E. fuscus* con elipses de confianza de 90% de probabilidad. Se muestran los patrones de variación extremos en el morfoespacio (azul) respecto a la VC1 y la VC2 y la forma promedio (negro).

El CVA del cráneo en vista ventral (Figura 19) también mostró una diferenciación morfológica significativa entre las subespecies *E. f. miradorensis* y *E. f. peninsulae*, las pruebas de permutación sólo resultaron significativas con la distancia de Mahalanobis (Cuadro 4). Las elipses de confianza con probabilidad de 90% no se traslapan entre ellas. La variable canónica 1 explicó 81.06% de la variación y permitió la diferenciación de estas dos subespecies, mientras que la variable canónica 2 explicó 18.93% de la variación total. Las subespecies *E. fuscus peninsulae* y *E. fuscus pallidus* tienen el rostro un poco más alargado y angosto que *E. f. miradorensis*, en el que se observa un rostro más corto pero más ancho.

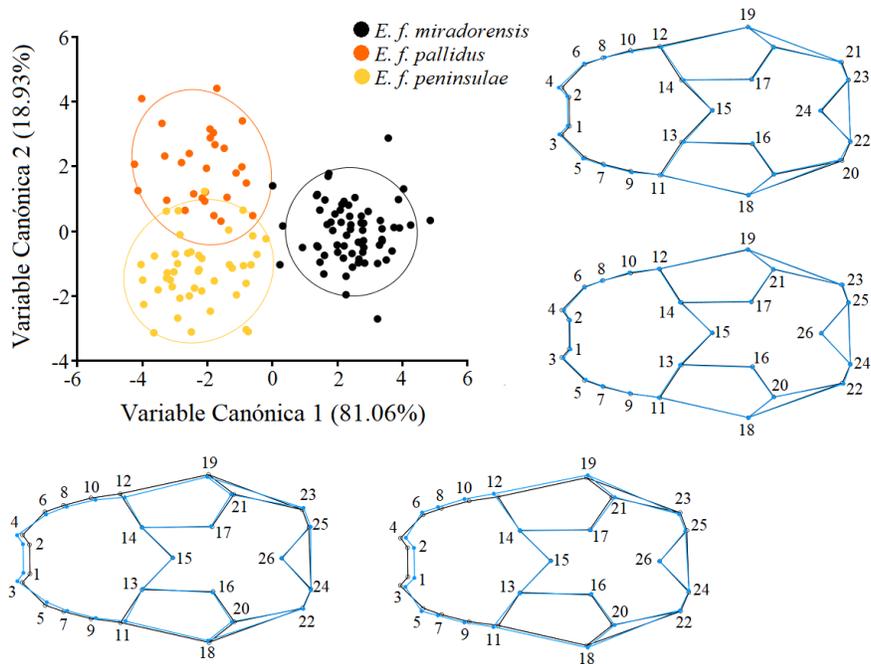


Figura 19. Análisis de variables canónicas del cráneo en vista ventral para las subespecies de *E. fuscus* con elipses de confianza de 90% de probabilidad. Se muestran los patrones de variación extremos en el morfoespacio (azul) respecto a la VC1 y la VC2 y la forma promedio (negro).

Las pruebas de permutación del CVA del cráneo en vista lateral (Figura 20) resultaron significativas para diferenciar a *E. f. miradorensis* de las otras dos subespecies, sin embargo, no resultaron significativas entre *E. f. peninsulae* y *E. f. pallidus* (Cuadro 4). Las elipses de confianza de las tres subespecies se traslapan parcialmente y la variable canónica 1 explicó 79.1% de la variación total, mientras que la 2 explicó 24.9% de la misma. La subespecie *E. fuscus miradorensis* presenta un cráneo más estrecho en 1) el rostro, en la máxima curvatura entre este y la maxila, y el margen anterior de la sutura internasal; 2) el borde entre el ectotímpano y el escamoso, hasta el foramen magnum. Mientras que, el cráneo de *E. f. pallidus* y *E. fuscus peninsulae* es más ancho en estas zonas. La hilera maxilar se nota más prominente a valores negativos de la VC1 y menos prominente a valores positivos.

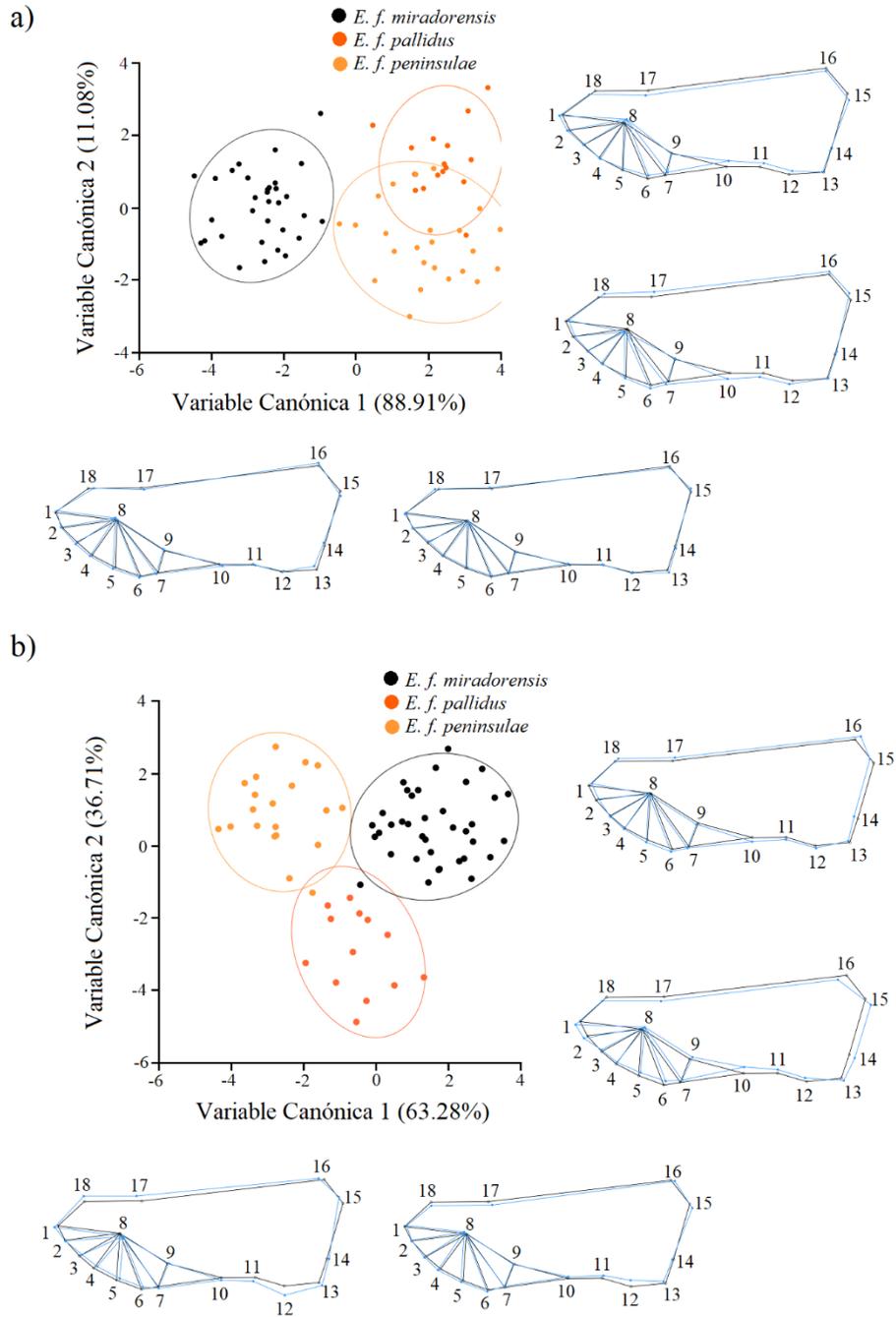


Figura 20. Análisis de variables canónicas del cráneo en vista lateral izquierda para las subespecies de *E. fuscus* con elipses de confianza de 90% de probabilidad. a) Machos y b) Hembras. Se muestran los patrones de variación extremos en el morfoespacio (azul) respecto a la VC1 y la VC2 y la forma promedio (negro).

Al igual que en los análisis anteriores, el análisis de variables canónicas del cráneo en vista frontal (Figura 21) resultó significativo sólo para las subespecies *E. f. miradorensis* y *E. f. peninsulae*. Sin embargo, se observó un ligero traslape de las elipses de confianza. Las pruebas de permutación sólo fueron significativas con la distancia de Mahalanobis (Cuadro 4). La variable canónica 1 explicó 79.9% de la variación y permitió la diferenciación de estas dos subespecies, mientras que la variable canónica 2 explicó 20.1% de la variación total. Las subespecies *E. fuscus miradorensis* y *E. fuscus pallidus* son morfológicamente similares en vista frontal, sin embargo, *E. fuscus peninsulae* tiene la maxila mucho más estrecha y una bóveda craneal más prominente que las otras subespecies.

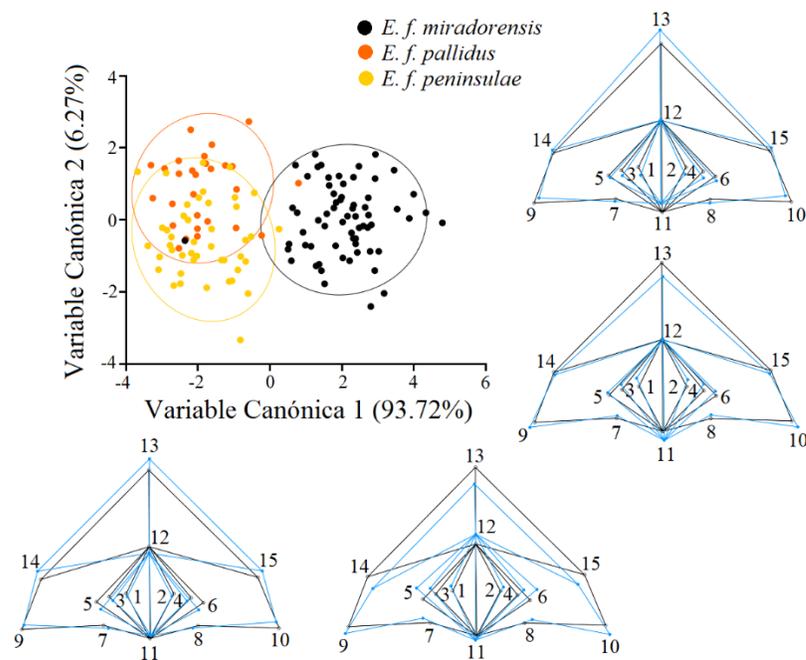


Figura 21. Análisis de variables canónicas del cráneo en vista frontal para las subespecies de *E. fuscus* con elipses de confianza de 90% de probabilidad. Se muestran los patrones de variación extremos en el morfoespacio (azul) respecto a la VC1 y la VC2 y la forma promedio (negro).

Ninguna de las permutaciones del CVA de la mandíbula (Figura 22) resultó significativa con las distancias de Mahalanobis ni con las distancias Procrustes (Cuadro 4) y hubo un traslape entre las nubes de puntos de *E. f. miradorensis* y *E. f. peninsulae* en el morfoespacio. La variable canónica 1 explicó 67.8% de la variación, mientras que la variable canónica 2 explicó 32.2% de la variación total. La variación morfológica más notable entre subespecies fue el desplazamiento de los ápices de los procesos coronoides (marca 7) y angular (marca 9). *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae* tienen una mandíbula más angosta en la parte posterior de la hilera dental, mientras que en *E. f. miradorensis* la mandíbula es más robusta.

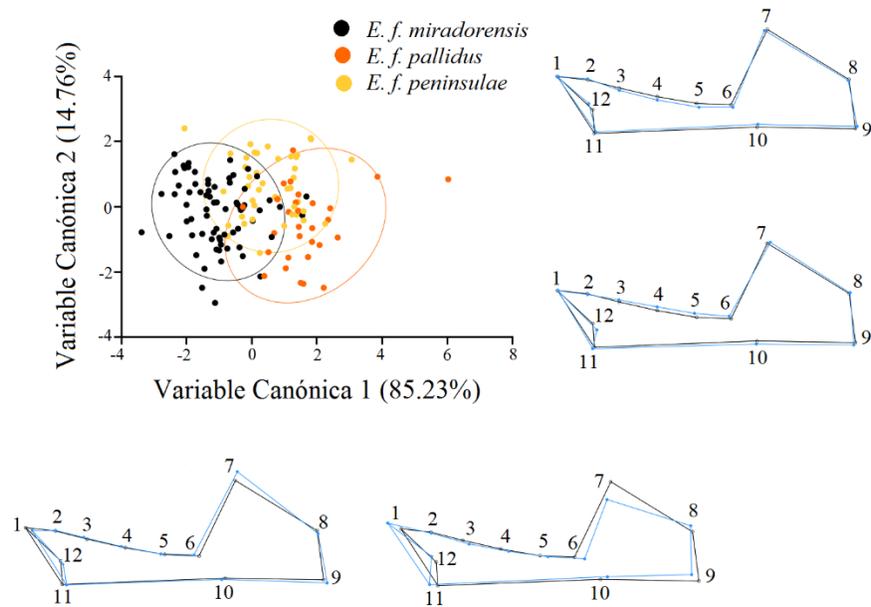


Figura 22. Análisis de variables canónicas de la mandíbula en vista lateral izquierda para las subespecies de *E. fuscus* con elipses de confianza de 90% de probabilidad. Se muestran los patrones de variación extremos en el morfoespacio (azul) respecto a la VC1 y la VC2 y la forma promedio (negro).

Cuadro 6. Resultados del análisis de variables canónicas (CVA) para cada vista del cráneo y mandíbula de las tres subespecies de *E. fuscus*. Las distancias de Mahalanobis y de Procrustes indican similitud entre morfotipos. Un valor de $p < .0001$ indica que las diferencias entre grupos son significativas.

Estructura y vista	Estadístico	Subespecie	<i>E. f. miradorensis</i>	<i>E. f. pallidus</i>
Cráneo				
Dorsal	Mahalanobis	<i>E. f. pallidus</i>	4.5908 (<.0001)	–
	Procrustes		0.0260 (<.0001)	–
	Mahalanobis	<i>E. f. peninsulae</i>	4.8551 (<.0001)	2.8058 (<.0001)
	Procrustes		0.0345 (<.0001)	0.0134 (0.0033)
Ventral	Mahalanobis	<i>E. f. pallidus</i>	5.0215 (<.0001)	–
	Procrustes		0.0280 (<.0001)	–
	Mahalanobis	<i>E. f. peninsulae</i>	4.8574 (<.0001)	3.2016 (<.0001)
	Procrustes		0.0241 (<.0001)	0.0079 (0.0283)
Lateral	Mahalanobis	<i>E. f. pallidus</i>	3.4217 (<.0001)	–
	Procrustes		0.0268 (<.0001)	–
	Mahalanobis	<i>E. f. peninsulae</i>	3.4566 (<.0001)	2.3858 (<.0001)
	Procrustes		0.0247 (<.0001)	0.0272 (0.0002)
Frontal	Mahalanobis	<i>E. f. pallidus</i>	4.0077 (<.0001)	–
	Procrustes		0.0951 (<.0001)	–
	Mahalanobis	<i>E. f. peninsulae</i>	3.9323 (<.0001)	1.4257 (0.0736)
	Procrustes		0.0734 (0.0002)	0.0297 (0.2527)
Mandíbula				
Lateral	Mahalanobis	<i>E. f. pallidus</i>	2.7068 (<.0001)	–
	Procrustes		0.0305 (<.0001)	–
	Mahalanobis	<i>E. f. peninsulae</i>	1.7992 (<.0001)	1.6201 (0.0005)
	Procrustes		0.0226 (<.0001)	0.0126 (0.1339)

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual

La existencia de dimorfismo sexual en la forma del cráneo y mandíbula de *Eptesicus fuscus* y *Eptesicus furinalis* no se demostró porque a pesar de que el análisis discriminante en la mayoría de los casos ayudó a clasificar a los machos y a las hembras, la validación cruzada no lo hizo. La única excepción fue la vista lateral del cráneo de *E. fuscus*, que resultó estadísticamente significativa y que se caracteriza por una cresta sagital y maxila más prominentes en los machos. Ariosa y Mancina (2018) obtuvieron resultados similares, cuyas diferencias principales se encuentran en la forma del cráneo de los machos de *E. fuscus* que tienen una mayor altura en vista lateral y el rostro más ancho; mientras que las hembras tienen el paladar más alargado y el área de los dientes del maxilar más reducida.

En cuanto a tamaño, tampoco se encontraron diferencias entre los cráneos y mandíbulas de los machos y las hembras de *E. fuscus*, lo que es similar a lo hallado por Ramírez-Chaves et al., (2023) quienes realizaron un estudio con individuos de *E. fuscus miradorensis*, pero no lograron encontrar un patrón de diferenciación claro entre cráneos de machos y hembras de especímenes provenientes de Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica. Por el contrario, autores como Burnett (1983) y Ariosa y Mancina (2018) han reportado que las hembras son más grandes que los machos, aunque la diferencia en un estudio es baja (entre 1.3–3.8%) y en el otro, las diferencias en tamaño no resultaron significativas.

El dimorfismo sexual en *E. furinalis* ha sido poco estudiado, sin embargo, es importante citar el trabajo realizado por Williams (1978) con ejemplares sudamericanos, que consistió en comparar varias medidas externas del cráneo y esqueleto. Las hembras resultaron ser más grandes que los machos para casi todos los caracteres, aunque pocos de ellos fueron significativos.

No se pudo evaluar la presencia de dimorfismo sexual en *E. brasiliensis* debido al bajo tamaño de muestra, para la mayoría de los análisis se contaba únicamente con dos machos y cuatro hembras.

Variación interespecífica (alometría)

E. furinalis y *E. fuscus* fueron claramente diferenciables en el morfoespacio de la regresión, mientras que *E. brasiliensis* se encontró mezclado con los individuos de *E. furinalis*, debido a que las dos especies son de tamaño y forma parecida, incluso algunos autores se refieren a *E. furinalis* como réplicas más pequeñas de *E. brasiliensis* (Davis, 1966) que sólo pueden diferenciarse por el tamaño de los molares y del cráneo, que son más pequeños en *E. furinalis* y más grandes en *E. brasiliensis*.

E. fuscus tiene el rostro y la maxila largos y anchos y una bóveda craneal más desarrollada en comparación con *E. furinalis* y *E. brasiliensis* y su cresta sagital es elevada. Se ha observado que los murciélagos especializados en dietas rígidas como coleópteros tienen mandíbulas más gruesas y crestas sagitales bien desarrolladas como lo citó Freeman (1979) en murciélagos molósidos. Estas características craneales de *E. fuscus* parecen indicar que su dieta incluye insectos de cuerpo rígido como escarabajos, cuya su disponibilidad varía de manera estacional y anual (Clare et al., 2014). El rostro de *E. fuscus* también es consistente con el de murciélagos que ecolocalizan a longitudes de onda cortas (27–48 kHz) como lo observó Giacomini (2019) en murciélagos insectívoros. Esta longitud de onda no les permite detectar presas muy pequeñas y además pueden ser escuchadas por gran variedad de lepidópteros. Lo que también explicaría la preferencia de alimento en *E. fuscus* por el consumo de escarabajos y en menor proporción el de polillas (Agosta y Morton, 2003).

La mandíbula de *E. fuscus* es más larga, con los procesos angular y coronoides más prominentes que en *E. furinalis* y *E. brasiliensis*. Reduker (1983) observó en murciélagos insectívoros del género *Myotis* que los cambios en la elevación del proceso coronoide, están relacionados con la posición del músculo temporal que a su vez determina el ángulo de apertura mandibular. *Myotis evotis* presenta un proceso coronoide elevado, por lo que el músculo temporal se encuentra más horizontal y limita tanto el ángulo de apertura mandibular como la fuerza en la mordida, mientras que la mandíbula de *Myotis volans* tiene un proceso coronoide menos desarrollado y permite un mayor ángulo de apertura mandibular lo que le permite alimentarse de presas más grandes (Reduker, 1983). Un patrón similar podría presentarse en el género *Eptesicus*, de modo que *E. fuscus* tendría un menor ángulo de apertura mandibular y con ello una mordida más débil que *E. furinalis* y *E. brasiliensis*, en los que el proceso coronoide se encuentra menos elevado y por lo tanto tendrían un mayor ángulo de apertura mandibular y una mordida más fuerte.

La mayor fuente de variación interespecífica de los cráneos y mandíbulas de las especies del género *Eptesicus* estudiadas fue alométrica. *E. fuscus* tiene el cráneo y mandíbula más grandes, mientras que *E. furinalis* y *E. brasiliensis* son de tamaño similar. Como se sabe, en el cráneo se encuentran integrados los sistemas neurosensitivos, masticatorio, olfativo, visual y de emisión de señales acústicas para la comunicación y navegación, los cuales desempeñan funciones cruciales para la adecuación y supervivencia, por lo que es de esperar que el cráneo se encuentre bajo fuertes presiones de selección que resultan en diferencias estructurales (Mutumi et al., 2021). Por otro lado, la dieta es el principal agente selectivo de la mandíbula en murciélagos al ser la alimentación su principal demanda funcional (Dumond y Nicolay, 2006). Un ejemplo similar a los resultados hallados en el género *Eptesicus*, es el de Parés-Cassanova (2018) quién reportó para los murciélagos filostómidos *Phyllostomus discolor* y *P. hastatus* diferencias en el tamaño de la mandíbula pero no en la forma, debido a que la dieta es similar en ambas especies, mientras que,

el tamaño de la mandíbula pudo haber evolucionado de forma independiente. Posiblemente el cráneo y mandíbula de *E. fuscus* y *E. furinalis* se encuentran bajo condiciones de presión selectiva similares, lo cual explicaría la forma craneal y mandibular similar.

Tanto las regresiones lineales multivariadas como los PCA con preservación de tamaño mostraron dos nubes de puntos de *E. fuscus*, correspondientes a ejemplares pequeños asociados a las subespecies *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae* y otros más grandes correspondientes a *E. f. miradorensis*, lo cual coincide con lo reportado por Burnett (1983) y Ramírez-Chaves et al., (2023), quienes mencionan que los especímenes de *E. f. miradorensis* son fácilmente reconocibles de las otras subespecies por su gran tamaño, mientras que, los individuos de Baja California Sur, Las Bahamas y Cuba son inusualmente más pequeños.

Burnett (1983) menciona que existe una transición del tamaño del cráneo y las alas entre *E. f. pallidus* y *E. f. miradorensis*, caracterizada por un patrón de variación clinal que va aumentando en tamaño desde México hasta Honduras, sin embargo, los resultados aquí presentados no sugieren este patrón, lo cual coincide con lo reportado con Ramírez-Chaves et al., (2023), quienes tampoco encontraron en *E. f. miradorensis* variación de tamaño asociada a su distribución.

Variación intraespecífica

Eptesicus fuscus

Al analizar los cráneos a nivel de especie se encontró la mayor variación intraespecífica en las vistas dorsal, ventral y lateral. Las elipses de confianza se observan con poco solapamiento entre ellas, excepto para la vista lateral izquierda de la mandíbula, en la que se observan juntos a los individuos de las tres subespecies. Las subespecies *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae* son más parecidas entre sí y *E. f. miradorensis* se separa en el morfoespacio de ellos en la mayoría de los

análisis. Los cráneos de *E. f. miradorensis* se caracterizan por un rostro y maxila más robustos, mientras que *E. f. pallidus* y *E. f. peninsulae* son más estrechos pero altos en el eje dorso-ventral.

De acuerdo con Ariosa y Mancina (2018) los principales factores que contribuyen a la diferenciación morfológica de las subespecies de *E. fuscus* son la humedad, precipitación y temperatura. Burnett (1983) y Hoffman (2008) encontraron una correlación positiva entre el tamaño de *E. fuscus* y la precipitación, por lo que es plausible pensar que en zonas geográficas con mayor precipitación se encuentran también individuos más grandes. Por otro lado, en un estudio reciente Yi y Latch (2022b) sugieren que la divergencia filogeográfica de *E. fuscus* se debe a un periodo de cambio climático a finales del Pleistoceno y principios del Holoceno, el cual tuvo gran efecto sobre la distribución de las especies. No se sabe cómo la divergencia poblacional de *E. fuscus* dio lugar a la especiación, sin embargo, además de las condiciones climáticas, debieron estar involucrados múltiples mecanismos de la selección natural.

CONCLUSIONES

Los murciélagos del género *Eptesicus* no presentaron dimorfismo sexual en la forma del cráneo y mandíbula, con la única excepción de la vista lateral del cráneo de *Eptesicus fuscus*. Para todos los análisis resultó claramente diferenciable *Eptesicus fuscus* de *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus brasiliensis*, sin embargo, las principales diferencias entre ellos fueron alométricas.

Los individuos de *E. brasiliensis* con frecuencia se encontraron mezclados con los de *E. furinalis* ya que son de tamaño y forma similar, sin embargo, es necesario aumentar el número de individuos de *E. brasiliensis* para estos análisis.

La variación intraespecífica encontrada entre *Eptesicus fuscus miradorensis*, *Eptesicus fuscus palidus* y *Eptesicus fuscus peninsulae* a través de las diferencias morfométricas de las estructuras analizadas contribuyen en gran medida a la caracterización de *E. fuscus* como un taxón, sin embargo, por sí solas no reflejan un proceso de especiación ni permiten la delimitación de especies. Para ello, son necesarios estudios moleculares, ecológicos y reproductivos entre individuos de las diferentes subespecies que en conjunto contribuyan a determinar el grado de especiación de las poblaciones de *E. fuscus*.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, M., Nicolay, D. C. y Wilkinson, S. G. 2020. Patterns of Sexual Dimorphism and Mating Systems. En: Fleming T. H., Dávalos L. M., Mello M. R. (Eds.) Phyllostomid Bats, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 221–236.
- Agosta, S. 2002. Habitat use, diet and roost selection by the Big Brown Bat (*Eptesicus fuscus*) in North America: a casa for conserving an abundant species. *Mammal Review*, 32 (2):179–198.
- Agosta, S. y Morton, D. 2003. Diet of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*, from Pennsylvania and western Maryland. *Northeastern Naturalist*, 10 (1):89–104.
- Aguirre, W. y Jiménez, P. 2018. Guía práctica de Morfometría Geométrica. Aplicaciones en la Ictiología. Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Quito, Ecuador, 104 pp.
- Allen, H. 1866. Notes on the Vespertilionidae of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 18:279–288.
- Allen, J. A. 1897. Description of a new vespertilionine bat from Yucatan. *Bulletin American Museum of Natural History* (9):231–232.
- Álvarez, T. y Polaco, J. 1884. Estudio de los mamíferos capturados en La Michilía, sureste de Durango, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 28 (1):99–148.
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua: taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 148:149–410.
- Arbour, H. J., Curtis, A. A. y Santana, E. S. 2021. Sensory adaptations reshaped intrinsic factors underlying morphological diversification in bats. *BMC Biology*, 19 (88):1-13.
- Ariosa, A. y Mancina, C. 2018. Variación ecogeográfica de la forma y tamaño del cráneo en tres especies de murciélagos insectívoros en Cuba. *Revista Cubana de Zoología*, 8–22.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O., Wilson, D. y Gardner, A. 2008. Nuevos registros de murciélagos para el estado de Nayarit, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12:141–162.
- Benítez, H. y Püschel, T. 2014. Modelando la Varianza de la Forma: Morfometría Geométrica Aplicaciones en Biología Evolutiva. *International Journal of Morphology*, 32 (3):998–1008.
- Bogdanowicz, W. 2009. Analysis of bat morphology. En: Kunz, T. y Parsons, S. (Eds.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. The Johns Hopkins University Press, pp. 409–435.
- Bogdanowicz, W., Juste, J., Owen, R., y Sztencel, A. 2005. Geometric morphometrics and cladistics: testing evolutionary relationships in mega-and microbats. *Acta Chiropterologica*, 7 (1):39–49.

- Bookstein, F. 1991. Morphometric tools for landmark data, geometry and biology. Cambridge University Press, UK, 435pp.
- Bornholdt, R., Oliviera, L. R., y Fabián, M. E. 2008. Size and shape variability in the skull of *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Chiroptera: Vespertilionidae) from two geographic areas in Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68:623–631.
- Burnett, C. 1983. Geographic and secondary sexual variation in the morphology of *Eptesicus fuscus*. *Annals of Carnegie Museum*, 52:139–161.
- Cabral, R. C., Appel, G., Queiroz, O. L., López-Baucells, A., Magnusson, W. E. y Bobrowiec, P. E. 2022. Effect of environmental gradients on community structuring of aerial insectivorous bats in a continuous forest in Central Amazon. *Mammalian Biology*, 103:227–237.
- Cardini, A., y Polly, D. 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature communications*, 4 (2458):1–7.
- Ceballos, G., y Oliva, G. 2005. Los mamíferos silvestres de México. México. Fondo de cultura económica, México, 986 pp.
- Clare, E., Symondson, W., y Brockett, F. 2014. An inordinate fondness for beetles? Variation in seasonal dietary preferences of night-roosting big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Molecular Ecology* (23):3633–3647.
- Dalquest, W. 1953. Mammals of the Mexican state of San Luis Potosí. Louisiana State University Studies, Biological Science Series, United States, 343 pp.
- Davis, W. 1966. Review of South American bats of the genus *Eptesicus*. *Southwestern Naturalist*, 11:245–274.
- De Camargo, F. N., y De Oliveira, F. M. H. 2012. Sexual Dimorphism in *Sturnira lilium* (Chiroptera, Phyllostomidae): Can Pregnancy and Pup Carrying Be Responsible for Differences in Wing Shape? *PLoS ONE*, 7 (11):1–7.
- Díaz-Monroy, L. G. y Morales-Rivera, M. A. 2012. Estadística multivariada: inferencia y métodos. Editorial Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia, 637 pp.
- Dumond, E. y Nicolay, C. 2006. Cross-sectional geometry of the dentary in bats. *Zoology*, 109: 66–74.
- Dzeverin, I. 2019. The Skull Integration Pattern and Internal Constraints in *Myotis myotis*–*Myotis blythii* Species Group (Vespertilionidae, Chiroptera) Might be Shaped by Natural Selection During Evolution Along the Genetic Line of Least Resistance. *Evolutionary Biology*, 47: 18–42.
- Espinoza-Donoso, S., Angulo-Bedoya, M., Lemic, D., y Benítez, H. 2020. Assessing the influence of allometry on sexual and non-sexual traits: An Example in *Cicindelidia trifasciata* (Coleoptera: Cicindelinae) using geometric morphometrics. *Zoologischer Anzeiger*, 287: 61–66.

- Evin, A., Baylac, M., Ruedi, M., Mucedda, M., y Pons, J. M. 2008. Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95:529–538.
- Feldhamer, G., Drickamer, L., Vessey, S., Merritt, J., y Krajewski, C. 2015. *Mammalogy: adaptation, diversity, ecology*. Johns Hopkins University Press, United States, 747 pp.
- Findley, S. J., y Wilson E. D. 1982. Ecological Significance of Chiropteran Morphology. En Kunz, T. H. (Ed.) *Ecology of Bats*, Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 243–260.
- Freeman, P. 1979. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *Journal of Mammalogy*, 60:467–479.
- Galindo, L., Finegan, B., Delgado-Rodríguez, A., y Mesén, F. 2019. Variación intraespecífica de rasgos funcionales de *Cedreia odorata* L. en la Península de Nicoya, Costa Rica. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 11 (57): 57–86.
- García, G., Santos, M., Alfaro, A. y Soto, C. 2007. Noteworthy records of *Eptesicus brasiliensis* (Vespertilionidae) from Oaxaca, México. *Bat Research News*, 48 (1):5–6.
- Gardner, L. 2007. *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. The University of Chicago Press , Chicago, 669 pp.
- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility (17 de diciembre de 2023): <https://www.gbif.org/es/>
- Giacomini, G. 2019. *Bat Skull Evolution: the impact of echolocation*. Liverpool John Moores University, Liverpool, 232 pp.
- Hall, E. 1981. *The mammals of North America, Vol. 1*. John Wiley and Sons, New York, 717 pp.
- Harder, L. y Barrett, S. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, Great Britain, 370 pp.
- Herrel, A., De Smet, A., Aguirre F. L. y Aerts, P. 2008. Morphological and mechanical determinants of bite force in bats: do muscles matter? *The Journal of Experimental Biology*, 86–91.
- Hoffman, J. y Genoways, H. 2008. Characterization of contact zone between two subspecies of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in Nebraska. *Western North American Naturalist*, 68 (1):36–45.
- Jansky, K., Schubert, B. y Wallace, S. 2016. Geometric Morphometrics of Dentaries in *Myotis*: Species Identification and Its Implications for Conservation and the Fossil Record. *Northeastern Naturalist*, 23 (1):184–194.
- Klingenberg, C. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *An International Journal of Genes and Genomes*, 3 (287):3–10.

- Klingenberg, C. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11 (2):353–357.
- Klingenberg, C. 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 369 (1649):1–9.
- Klingenberg, C. 2016. Size, shape and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Developmental Genes and Evolution*, 226 (3):113–117.
- Klingenberg, C. y Marugán-Lobón, J. 2013. Evolutionary Covariation in Geometric Morphometric Data: Analyzing Integration, Modularity, and Allometry in a Phylogenetic Context. *Systematic Biology*, 62 (4):591–610.
- Kurta, A. y Baker, R. 1990. *Eptesicus fuscus*. *Mammalian Species*, (356):1–10.
- López-González, C. 2005. Murciélagos del Paraguay. BIOSFERA, Publicaciones del Comité Español del Programa MaB y de la Red IberoMaB de la UNESCO, Madrid, 519 pp.
- Mammal Diversity Database. (26 de Marzo de 2024). Obtenido de Mammal Diversity Database (Version 1.9.1): <https://www.mammaldiversity.org/taxa.html>
- Mies, R., Kurta, A. y King, D. 1996. *Eptesicus furinalis*. *Mammalian species*, (526):1–7.
- Monteiro, R. L. y Nogueira, R. M. 2011. Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. *BMC Evolutionary Biology*, 11 (137):1–23.
- Muñoz-Romo, M., Page A. R. y Kunz, H. T. 2021. Redefining the study of sexual dimorphism in bats: following the odour trail. *Mammal Review*, 1–23.
- Mutumi, G., Jacobs, D. y Bam, L. 2021. Geographic variation in the skulls of the horseshoe bats, *Rhinolophus simulator* and *R. cf simulator*: Determining the relative contributions of adaptation and drift geometric morphometrics. *Ecology and Evolution*, 11 (2):15916–15935.
- Myers, P. 1978. Sexual Dimorphism In Size of Vespertilionid Bats. *The American Naturalist*, 112 (986):701–711.
- Nogueira, M., Peracchi, A. y Monteiro, L. 2009. Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. *Functional Ecology*, 23 (4):715–723.
- Olea, A. y Mancina, C. 2018. Variación ecogeográfica de la forma y tamaño del cráneo en tres especies de murciélagos insectívoros en Cuba. *Revista Cubana de Zoología*, (507):8–22.
- Ospina-Garcés, S. y León-Paniagua, L. 2022. The influence of geography in the cranial diversification of the bulldog bats of the genus *Noctilio* (Noctilionidae: Chiroptera). *Organisms Diversity & Evolution* 22 (2):1099–1121.
- Parés-Casanova, P. M. 2018. El tamaño, pero no la forma reflejaría diferencias en las mandíbulas de dos especies de murciélagos de hoja nasal (*Phyllostomus* Lacépède, 1799) (Chiroptera, Phyllostomidae). *Graellsia*, 74 (2).

- Pélabon, C., Firmat, C., Bolstad, G., Voje, K., Houle, D., Cassara, J., Le Rouzic, A. y Hansen, T. 2014. Evolution of morphological allometry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, (1320):58–75.
- Poma, U. J., Acosta, S. L. y Ingala, M. 2019. Dos especies de *Eptesicus* Rafinesque, 1820 (Chiroptera, Vespertilionidae) registradas por primera vez en Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 54 (2):155–161.
- Ramírez-Chaves, H., Alarcón-Cifuentes, M., Nogueira-Urbano, E. A., Pérez, W. A., Torres-Martínez, M. M., Ossa-López, P. A., Rivera-Páez, F. A. y Morales-Martínez, D. M. 2023. Systematics, morphometrics, and distribution of the *Eptesicus fuscus miradorensis*, with notes on baculum morphology and natural history. *Therya*, 14 (2):299–311.
- Ralls, K. y Mesnick, S. 2009. Sexual Dimorphism. En: Perrin, W. F., Würsig, B. y Thewissen, J. M. (Eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*, Academic Press, pp. 1071–1078.
- Reduker, D. 1983. Functional analysis of the masticatory apparatus in two species of *Myotis*. *Journal of Mammalogy*, 64 (2):277–286.
- Ridley, M. 2004. *Evolution*. Wiley Blackwell Publishing, Oxford, UK, 751 pp.
- Rochelle, M. 2019. *Diversity, distributions, and activity of bats in the San Juan Islands*. University of Washington, United States, 119 pp.
- Rhoda, D., Segall, M., Larouche, O., Evans, K. y Angielczyk, K. 2021. Local Superimpositions Facilitate Morphometric Analysis of Complex Articulating Structures. *Integrative and Comparative Biology*, 61 (5):1892–1904.
- Rohlf, F. 2014. tpsDig, Version 1.40. Stony Brook, NY: State University of New York.
- Rohlf, F. 2016. tpsUtil, Version 1.7. Stony Brook, NY: State University of New York.
- Ruelas, D. y López, E. 2018. Análisis morfogeométrico de las especies peruanas de *Carollia* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical*, 25 (2):419–438.
- Sánchez-Hernández, C. y Romero-Almaraz, M. 1995a. Mastofauna silvestre del área de Reserva Sierra de Huautla (con énfasis en la región noreste). Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, 146 pp.
- Sánchez-Hernández, C. y Romero-Almaraz, M. 1995b. Murciélagos de Tabasco y Campeche una propuesta para su conservación. *Cuadernos del Instituto de Biología* 24, México, D. F, 215 pp.
- Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M. L., Schnell, D., Kennedy, L., Best, L., Owen, D. y González, P. 2016. *Bats of Colima, Mexico*. University of Oklahoma Press, Oklahoma, USA, 340 pp.
- Santana, E. S. y Cheung, E. 2016. Go big or go fish: morphological specialization in carnivorous bats. *Proceedings of The Royal Society of Biology*, 283 (1830):1–9.

- Santana, S. y Lofgren, S. 2013. Does nasal echolocation influence the modularity of the mammal skull? *Journal of Evolutionary Biology*, 26 (11):2520–2526.
- Santana, S., Grosse, I. y Dumont, E. 2012. Dietary Hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution*, 66 (8):2587–2598.
- Sheets, H. D. 2014. Morphometric software IMP-Integrated Morphometrics Package. Department of Geology at Bufalo, New York: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- Shingleton, W. 2010. Allometry: The Study of Biological Scaling. *Nature Education Knowledge*, 3 (10):1–7.
- Simmons, N. 2005. Orden Chiroptera. En: Wilson, D. y Reeder, D. (Eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 312–529.
- Simmons, N. y Voss, R. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana, a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1, Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (237)1–219.
- Solomon, E., Berg, L. y Martin, D. 2013. *Biología*, Cengage Learning, México, 536 pp.
- Sztencel-Jablonka, A., Jones, G. y Bogdanowicz, W. 2009. Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* a 3D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction. *Acta Chiropterologica*, 11 (1):113–126.
- Thomas, O. 1898. On new mammals from western Mexico and Lower California. *Annals and magazine of natural history, series*, 7 (1):40–46.
- Toro, I., Manriquez, S. y Suazo, G. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28 (4):977–990.
- Vaughan, T. 1972. *Mammalogy*. W. B. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, 463 pp.
- Varón, G. 2015. Morfometría geométrica y el estudio evolutivo de la forma. *Evolución*, 10 (1):59–68.
- Villalobos-Leiva, A. y Benítez, H. A. 2020. Morfometría geométrica y sus nuevas aplicaciones en ecología y biología evolutiva, Parte 2. *International Journal of Morphology*, 38 (6):1818–1836.
- Webster, M. y Sheets, H. 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. En: Alroy, J. y Hunt, G. (Eds.) *Quantitative Methods in Paleobiology* (Vol. 16, *Paleontological Society Papers*, United States, pp. 163–188.
- Williams, F. D. y Findley, S. J. 1979. Sexual Size Dimorphism in Vespertilionid Bats. *The American Midland Naturalist*, 102 (1):113–126.
- Williams, D. 1978. Taxonomic and karyologic comments on small Brown bats, genus *Eptesicus*, from South America. *Annals of the Carnegie Museum*, 47 (16):361–383.

- Yi, X. y Latch, E. 2022a. Systematics of the New World bats *Eptesicus* and *Histiotus* suggest trans-marine dispersal followed by Neotropical cryptic diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, (175):1–14.
- Yi, X. y Latch, E. 2022b. Nuclear phylogeography reveals strong impacts of gene flow in big brown bats. *Journal of Biogeography*, 49 (6):1061–1074.
- Young, R. 1908. Notes on the distribution of Colorado mammals, with a description of a new species of bat (*Eptesicus pallidus*) from Boulder. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 60 (3):403–409.
- Zelditch, M., Swiderski, D., Sheets, H. y Fink, W. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, London, 478 pp.

Apéndice 1. Lista de ejemplares revisados de *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus fuscus* de las colecciones: California Academy of Sciences Mammalogy (CASM), Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. (CIBNOR), Colección de Mamíferos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC), Colección Mastozoológica del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM (CNMA), Colección de Vertebrados de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y Natural History Museum of Los Angeles County (LACM).

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Chiapas	Ejido Loma Bonita	Hembra	ECOSUR	01480
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Colima	La Cofradía	Macho	LACM	56027
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Colima	La Cofradía	Hembra	LACM	56028
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Guerrero	Chilpancingo	Hembra	MZFC	11070
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Oaxaca	La Cima	Hembra	CASM	14084
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Oaxaca	La Cima	Macho	CASM	15004
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Tabasco	-	Macho	CNMA	30319
<i>Eptesicus furinalis</i>	Campeche	Hopelchén	Macho	CNMA	37324
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Hembra	CNMA	39306
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Hembra	CNMA	39307
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Hembra	CNMA	39309
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Hembra	CNMA	39310
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Hembra	CNMA	39311
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Hembra	CNMA	39312
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Hembra	CNMA	39314
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	A. Albino	Macho	CNMA	39315
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6375
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6376
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6377
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6378
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Macho	CNMA	6379
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6380
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6381
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6382
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6383
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6384

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6385
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6386
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6387
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6388
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6389
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Macho	CNMA	6390
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Macho	CNMA	6391
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Macho	CNMA	6406
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Macho	CNMA	6464
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	6465
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Macho	CNMA	6466
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Macho	CNMA	6807
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	7447
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	7448
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	-	CNMA	7449
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	7675
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	7678
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	7717
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	7984
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	19307
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	19308
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Tonalá	Hembra	CNMA	30318
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Ocosingo	Macho	CNMA	24467
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	Ocosingo	Hembra	CNMA	24468
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	4803
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	34555
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	34556
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34557
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34558
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34560
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34561

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34563
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34565
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34566
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34567
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34568
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34569
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34570
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34571
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34572
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34573
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34574
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	34575
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34576
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34577
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34578
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	34579
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	34582
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	34590
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Hembra	CNMA	48404
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	48405
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	48406
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Acapulco	Macho	CNMA	48407
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	Coyuca	Macho	CNMA	6754
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Macho	CNMA	34580
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Macho	CNMA	34583
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Hembra	CNMA	34584
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Macho	CNMA	34585
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Hembra	CNMA	34586
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Macho	CNMA	34587
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Macho	CNMA	34588
<i>Eptesicus furinalis</i>	Guerrero	San Marcos	Hembra	CNMA	34589

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus furinalis</i>	Quintana Roo	Carrillo Puerto	Macho	CNMA	20187
<i>Eptesicus furinalis</i>	Quintana Roo	Othon P. Blanco	Hembra	CNMA	22712
<i>Eptesicus furinalis</i>	Quintana Roo	Othon P. Blanco	Hembra	CNMA	22713
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	El triunfo	Hembra	CNMA	37129
<i>Eptesicus furinalis</i>	Chiapas	El triunfo	Hembra	CNMA	37130
<i>Eptesicus furinalis</i>	Tamaulipas	Ocampo	Hembra	CNMA	37322
<i>Eptesicus furinalis</i>	Tamaulipas	Ocampo	Macho	CNMA	37323
<i>Eptesicus furinalis</i>	Veracruz	Actopan	Hembra	CNMA	26768
<i>Eptesicus furinalis</i>	Veracruz	Actopan	Hembra	CNMA	26769
<i>Eptesicus furinalis</i>	Veracruz	Alvarado	Hembra	CNMA	45050
<i>Eptesicus furinalis</i>	Veracruz	Catemaco	Hembra	CNMA	8217
<i>Eptesicus furinalis</i>	Veracruz	El Morro	Macho	CNMA	34729
<i>Eptesicus furinalis</i>	Veracruz	Tlacotalpan	Macho	CNMA	7750
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Calamajue	Macho	CIBNOR	18546
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Cañón de San Carlos, Ensenada	Hembra	UABC	00836
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	El Salto, Ensenada	Macho	UABC	00832
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	El Salto, Ensenada	Macho	UABC	00833
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Ensenada	Hembra	UABC	00088
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Ensenada	Macho	UABC	00089
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Jacume	Macho	CNMA	46973
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Macho	CIBNOR	10096
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Hembra	CIBNOR	10097
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Hembra	CIBNOR	10098
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Hembra	CIBNOR	10099
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Macho	CIBNOR	10100
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Hembra	CIBNOR	10101
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Macho	CIBNOR	10102
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Macho	CIBNOR	10104
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Hembra	CIBNOR	10105
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	La Palmita	Macho	CIBNOR	10106
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Macho	CIBNOR	3900

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Macho	CIBNOR	3901
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Macho	CIBNOR	3902
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Hembra	CIBNOR	3903
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Hembra	CIBNOR	3904
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Hembra	CIBNOR	7885
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Macho	CIBNOR	7886
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California	Misión San Borja	Macho	CIBNOR	7887
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10910
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10911
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10912
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Hembra	CIBNOR	10917
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10918
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10919
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10920
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10921
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10922
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10923
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10924
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	10925
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	22662
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	22663
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Edén, Santiago	Macho	CIBNOR	22664
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Rosario, El Triunfo	Hembra	CIBNOR	19782
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Rosario, El Triunfo	Hembra	CIBNOR	19783
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Rosario, El Triunfo	Hembra	CIBNOR	19784
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	El Rosario, El Triunfo	Hembra	CIBNOR	19785
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	La Presa	Hembra	CIBNOR	4890
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Los Pajaritos, Santiago	Macho	CIBNOR	22670
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Los Pajaritos, Santiago	Macho	CIBNOR	22671
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Miraflores	Hembra	CNMA	9855
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Antonio	Macho	CIBNOR	31390

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Bruno	Hembra	CIBNOR	18555
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Bruno	Hembra	CIBNOR	18556
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Bruno	Macho	CIBNOR	18557
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Macho	CNMA	21682
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Hembra	CIBNOR	4888
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Macho	CIBNOR	8593
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Hembra	CIBNOR	8594
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Hembra	CIBNOR	8595
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Macho	CIBNOR	8596
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Macho	CIBNOR	8597
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Hembra	CIBNOR	8598
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Hembra	CIBNOR	8599
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Hembra	CIBNOR	8600
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Ignacio	Macho	CIBNOR	8601
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Miguel de Comondú	Hembra	CNMA	30316
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	San Miguel de Comondú	Macho	CNMA	30317
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Santa Rosalía	Hembra	CIBNOR	21464
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Santa Rosalía	Hembra	CIBNOR	23966
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Santa Rosalía	Hembra	CIBNOR	23968
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Santa Rosalía	Hembra	CIBNOR	23969
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Santa Rosalía	Hembra	CIBNOR	23971
<i>Eptesicus fuscus</i>	Baja California Sur	Santa Rosalía	Hembra	CIBNOR	23972
<i>Eptesicus fuscus</i>	Chiapas	Ángel A. Corzo	Macho	CNMA	20270
<i>Eptesicus fuscus</i>	Chiapas	Ángel A. Corzo	Macho	CNMA	20271
<i>Eptesicus fuscus</i>	Chiapas	Comitán	Macho	CNMA	19310
<i>Eptesicus fuscus</i>	Chiapas	San Cristóbal de Las Casas	Macho	CNMA	19122
<i>Eptesicus fuscus</i>	Chiapas	San Cristóbal de Las Casas	Macho	CNMA	19123
<i>Eptesicus fuscus</i>	Chiapas	San Cristóbal de Las Casas	Macho	CNMA	19309
<i>Eptesicus fuscus</i>	Coahuila	Ocampo	Hembra	CIBNOR	4112
<i>Eptesicus fuscus</i>	Coahuila	San Buenaventura	Macho	CNMA	2133
<i>Eptesicus fuscus</i>	Coahuila	San Buenaventura	Macho	CNMA	2134

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus fuscus</i>	Durango	Llano Grande	Hembra	CNMA	27971
<i>Eptesicus fuscus</i>	Durango	Parral	Hembra	CNMA	27970
<i>Eptesicus fuscus</i>	Durango	Suchil	Hembra	CNMA	37944
<i>Eptesicus fuscus</i>	Durango	Suchil	Macho	CNMA	39007
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Atizapán de Zaragoza	Macho	CNMA	15578
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Capulhuac	Macho	CNMA	18611
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Jilotepec	Macho	CNMA	19691
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Jilotepec	Hembra	CNMA	19692
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	La Providencia	Macho	CNMA	3408
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Temascaltepec	Hembra	CNMA	5182
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Temascaltepec	Hembra	CNMA	5183
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Temascaltepec	Hembra	CNMA	5184
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Temascaltepec	Hembra	CNMA	5185
<i>Eptesicus fuscus</i>	Estado de México	Villa Victoria	Macho	CNMA	5186
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guanajuato	Xichú	Hembra	CNMA	21370
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guerrero	Chilpancingo	Hembra	CNMA	47115
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guerrero	Chilpancingo	Macho	CNMA	47116
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guerrero	Chilpancingo	Hembra	CNMA	47117
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guerrero	Chilpancingo	Hembra	CNMA	47118
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guerrero	Teloloapan	Hembra	CNMA	9029
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guerrero	Teloloapan	Hembra	CNMA	9030
<i>Eptesicus fuscus</i>	Guerrero	Teloloapan	Hembra	CNMA	33516
<i>Eptesicus fuscus</i>	Hidalgo	Tlanchinol	Hembra	CNMA	40949
<i>Eptesicus fuscus</i>	Michoacán	Angahuan	Hembra	CNMA	5181
<i>Eptesicus fuscus</i>	Nuevo León	La Ciénega	Macho	CNMA	22480
<i>Eptesicus fuscus</i>	Nuevo León	La Ciénega	Macho	CNMA	27973
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	Etla	Hembra	CNMA	5316
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	Etla	Hembra	CNMA	5317
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	Huehuetlán	Macho	CNMA	38287
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	Putla	Hembra	CNMA	27972
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	San Bernardino	Hembra	CNMA	38732

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	San Lorenzo Papalo	Macho	CNMA	44841
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	San Lorenzo Papalo	Hembra	CNMA	44842
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	Santiago Nacaltepec	Macho	CNMA	44838
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	Santiago Nacaltepec	Hembra	CNMA	44839
<i>Eptesicus fuscus</i>	Oaxaca	Santiago Nacaltepec	Hembra	CNMA	44840
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Cuetzalan del progreso	Hembra	CNMA	16353
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Cuetzalan del progreso	Hembra	CNMA	16355
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20494
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20495
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20496
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20497
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20501
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20502
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20503
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20504
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20505
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	20506
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	21964
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Macho	CNMA	21965
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	21966
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Tehuacán	Hembra	CNMA	21967
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Zapotitlán	Macho	CNMA	20498
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Zapotitlán	Macho	CNMA	20499
<i>Eptesicus fuscus</i>	Puebla	Zapotitlán	Macho	CNMA	20500
<i>Eptesicus fuscus</i>	Querétaro	Jalpan	Macho	CNMA	20086
<i>Eptesicus fuscus</i>	Querétaro	Jalpan	Macho	CNMA	20087
<i>Eptesicus fuscus</i>	Querétaro	Jalpan	Hembra	CNMA	20088
<i>Eptesicus fuscus</i>	Querétaro	Tolimán	Macho	CNMA	21331
<i>Eptesicus fuscus</i>	Sonora	-	Hembra	CNMA	5550
<i>Eptesicus fuscus</i>	Sonora	Los Tablones, Tuape	Hembra	CIBNOR	18520
<i>Eptesicus fuscus</i>	Sonora	Rancho El Suareño, Querobabi	Macho	CIBNOR	18537

Especie	Estado	Municipio/Localidad	Sexo	Colección	Catálogo
<i>Eptesicus fuscus</i>	Sonora	Santa Ana	Hembra	CIBNOR	18519
<i>Eptesicus fuscus</i>	Sonora	Puerto Peñasco	Macho	CIBNOR	18518
<i>Eptesicus fuscus</i>	Tamaulipas	Julilo	Macho	CNMA	34810
<i>Eptesicus fuscus</i>	Tamaulipas	Ocampo	Hembra	CNMA	37325
<i>Eptesicus fuscus</i>	Tamaulipas	Ocampo	Hembra	CNMA	37326
<i>Eptesicus fuscus</i>	Tamaulipas	Quintero	-	CNMA	8806
<i>Eptesicus fuscus</i>	Tamaulipas	Quintero	Hembra	CNMA	22493
<i>Eptesicus fuscus</i>	Tlaxcala	Tetla	Macho	CNMA	19381
<i>Eptesicus fuscus</i>	Zacatecas	Valparaíso	Macho	CNMA	19758
<i>Eptesicus fuscus</i>	Zacatecas	Valparaíso	Macho	CNMA	19759
<i>Eptesicus fuscus</i>	Zacatecas	Valparaíso	Macho	CNMA	19760
<i>Eptesicus fuscus</i>	Zacatecas	Valparaíso	Macho	CNMA	19761
<i>Eptesicus fuscus</i>	Zacatecas	Valparaíso	Macho	CNMA	19762
<i>Eptesicus fuscus</i>	Zacatecas	Valparaíso	Macho	CNMA	19763