



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Análisis ecomorfológico del aparato
masticatorio de *Myotis vivesi* (Chiroptera:
Vespertilionidae)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

Sandra Milena Ospina Garcés

DIRECTOR DE TESIS: Luis Gerardo Herrera Montalvo

MÉXICO, D.F.

MARZO, 2010



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

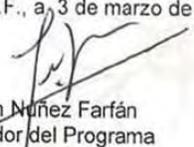
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de enero de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **OSPINA GARCÉS SANDRA MILENA** con número de cuenta **508462391** con la tesis titulada "**Análisis ecomorfológico del aparato masticatorio de *Myotis vivesi* (Chiroptera: Vespertilionidae)**", realizada bajo la dirección del **DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO**:

Presidente: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Vocal: DR. MARK EARL OLSON
Secretario: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO
Suplente: DR. JUAN FRANCISCO EFRAÍN DE LUNA GARCÍA
Suplente: DR. VÍCTOR SÁNCHEZ CORDERO DÁVILA

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 3 de marzo de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

A CONACYT por la beca para realizar mis estudios y al posgrado en ciencias biológicas de la UNAM por los apoyos otorgados.

Al apoyo recibido del PAPIIT (IN201108), dentro del proyecto “Mecanismos de coexistencia entre dos especies insulares: el murciélago pescador y el petrel”

A mi tutor el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo por su confianza y enseñanzas. Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por su apoyo incondicional.

A los miembros del comité tutorial: Dr. Víctor Sánchez-Cordero y Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, por sus observaciones y consejos. A los miembros del jurado: Dr. Mark E. Olson y al Dr. Efraín de Luna, por sus valiosos comentarios.

A las colecciones Nacional de Mamíferos (CNM) del instituto de Biología de la UNAM, Colección Osteológica de Comparación del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), la colección de mamíferos del Instituto Politécnico Nacional (IPN), la colección de la Estación Biológica de Doñana en Sevilla (EBD) y al Museo de Historia Natural de la Universidad de Humboldt en Berlín (ZMB). Así como a todos sus miembros por su colaboración en la obtención de los datos.

Al Ingeniero Rodolfo Peters y al personal del laboratorio de materiales del Instituto de Ingeniería de la UNAM por su ayuda.

Agradecimientos

A mis padres Ramón y Alicia por todo su amor y esfuerzo para darme lo mejor.

A Mis tías queridas, mis tíos, a Laura y Dani por ser mi alegría y a toda mi familia por su apoyo. A la Familia Velasco por acogerme, a Rosalía por su cariño, a mis carnales Daniel y Toño, a Germán, Diana, Sebas, Santi, Caro, Emanuel por ser parte de mi familia en México.

A mis amigos por su compañía en estos dos años y a todos los amigos en Colombia que han estado conmigo a pesar de la distancia.

A todas las personas que me ayudaron en el campo: José Juan, Mali, Stephanie, Aída, Enrico, Fermín y Valeria, y al personal del Prescott College en Bahía Kino por el apoyo logístico.

ÍNDICE

Resumen.....	7
Lista de Tablas.....	11
Lista de figuras.....	12
I. Introducción general.....	15
II. LA RELACIÓN ENTRE MORFOLOGÍA DEL CRÁNEO Y EL DESEMPEÑO EN LA MASTICACIÓN	
2.1 ANTECEDENTES.....	22
2.2 METODOLOGÍA.....	27
2.2.1 Especímenes.....	27
2.2.2 Morfometría tradicional.....	29
2.2.3 Análisis de la fuerza de la mordida.....	37
2.3 RESULTADOS.....	39
2.3.1 Variación Morfométrica.....	39
2.3.2 Desempeño muscular.....	49
III. VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LA MANDÍBULA	
3.1 LA FUNCIÓN MANDIBULAR.....	52
3.2 METODOLOGÍA.....	54
3.3 Resultados.....	59
3.3.1 Dimorfismo sexual.....	59
3.3.2 Variación Interespecífica.....	61

IV. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	
4.1 LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL APARATO MASTICATORIO Y SUS IMPLICACIONES.....	74
4.2 EL DESEMPEÑO EN LA DIETA: FUERZA DE MORDIDA.....	83
4.3 TENDENCIAS EVOLUTIVAS DEL TAMAÑO EN ISLAS.....	84
4.4 CONCLUSIONES.....	88
V. BIBLIOGRAFÍA.....	90
ANEXOS.....	99

RESUMEN

Myotis vivesi (Vespertilionidae) es una especie endémica del golfo de California que se distribuye principalmente en las islas, donde se alimenta de crustáceos y peces que captura de la superficie del agua. Representa la única especie del nuevo mundo para el género con este hábito alimenticio. La adaptación a esta nueva dieta con respecto a sus congéneres insectívoros probablemente incluyó modificaciones en su aparato masticatorio.

A nivel craneal se han documentado características morfológicas de relevancia en el desempeño de los músculos de la masticación para algunos gremios y específicamente para la especie piscívora *Noctilio leporinus* (Noctilionidae). Partiendo de la presencia de adaptaciones craneales para el desempeño muscular asociadas a la dieta y a la presencia de características externas convergentes entre murciélagos pescadores, se plantearon las siguientes hipótesis 1. *M. vivesi* muestra cambios en características craneales de relevancia funcional en la dieta, respecto a sus congéneres insectívoros; y 2. *M. vivesi* presenta características morfológicas craneales paralelas con las especies piscívora *N. leporinus* y piscívoras facultativas *M. capaccinii* y *M. daubentonii*.

Para probar las hipótesis se compararon rasgos asociados al desempeño del aparato masticatorio en la dieta entre *M. vivesi* y dos especies insectívoras del mismo género (*M. velifer* y *M. keaysi*), así como dos especies piscívoras facultativas (*M. daubentonii* y *M. capaccini*) y con la especie piscívora *Noctilio*

leporinus. Se midieron algunas proporciones craneales y se analizó su variación mediante la morfometría tradicional. Además se evaluó la variación morfológica de la mandíbula en conjunto mediante la morfometría geométrica. Los resultados se analizaron mediante análisis estadísticos multivariados.

Los resultados muestran que *M. vivesi* presenta cambios en características craneales de relevancia funcional en la dieta respecto a sus congéneres insectívoros, pero no se observaron paralelismos con las especies piscívoras. En esta especie el aumento del tamaño del cráneo mostró una relación con el aumento del volumen del músculo temporal y el incremento en la fuerza de mordida. Los principales cambios en la morfología fueron el alargamiento de las fibras del músculo temporal y los cambios en la orientación de los músculos de la masticación, los cuales se relacionan a un mayor ángulo de apertura mandibular y aparecieron sin una contribución significativa del tamaño del cráneo. Es probable que estos cambios le hayan permitido conservar el rendimiento masticatorio para el consumo de presas con mayor tamaño y dureza que los insectos.

Aunque *M. vivesi* y otras especies piscívoras facultativas incluyen peces y crustáceos en su alimentación, la separación observada entre estas especies es un indicio de diferentes respuestas al cambio de dieta. Por tanto, es necesario continuar investigando la evolución de la piscivoría, considerando la morfología del organismo en conjunto y el escenario en el que aparece.

ABSTRACT

Myotis vivesi is a Fish-eating Bat endemic to the Gulf of California that distributes mainly on the islands, and feeds on marine crustaceans and fish. It represents the only fish-eating species of the genus in the New World. Adaptation to this diet from its insectivorous ancestors probably included morphological changes in its masticatory apparatus.

It has been previously documented that cranial characteristics are relevant for the performance of the masticatory muscles in the piscivorous species *Noctilio leporinus*. Based on the presence of cranial adaptations for muscle performance that are related to the diet, and the existence of convergent external morphological traits among fishing bats, I tested the hypothesis that 1. *M. vivesi* shows changes in skull characteristics with respect to its insectivorous relatives and these are of functional relevance to its diet, and 2. *M. vivesi* presents cranial morphological features that are similar to those in the piscivorous species *N. leporinus* and the facultative piscivorous species *M. capaccinii* and *M. daubentonii*.

To test these hypotheses I compared traits associated with the performance of the masticatory apparatus between *M. vivesi* and two New World *Myotis* insectivores (*M. velifer* and *M. keaysi*), two Old World *Myotis* facultative piscivorous (*M. capaccini* and *M. daubentonii*), and one piscivorous species (*N. leporinus*). I measured several cranial proportions and analyzed their variation using traditional morphometrics. I also studied the morphological variation of the mandible using

geometric morphometry.

My results indicate that *M. vivesi* presents changes in morphological traits with respect to its insectivorous ancestors that are relevant to its diet. However, there were no parallelisms in morphological traits with the fish-eating species. The increase in the size of the skull in *M. vivesi* was related to an increase of the volume of the temporalis muscle resulting in an increment of bite force. Morphological changes in *M. vivesi* included the lengthening of the temporalis muscle fibers and changes in the orientation of the masticatory muscles. These changes are associated to the large jaw opening angle and they appeared without a significant contribution of skull size. It is likely that the increase in size and some changes in cranial morphology observed in *M. vivesi* favored the performance of the masticatory allowing the consumption of prey with different physical characteristics (e.g., larger size, harder structures) compared to insects.

Although *M. vivesi* and other *Myotis* facultative piscivorous include fish and crustaceans in their diets, the morphological separation observed among these species indicates different responses to dietary changes. For this reason it is necessary to continue investigating the evolution of piscivory in bats, considering the morphology of the organisms as a whole and the scene in which it appears.

Lista de Tablas

Capítulo II

Tabla 2.1. Número de individuos para las especies comparadas.....	29
Tabla 2.2. Medidas consideradas por su relevancia funcional.....	32
Tabla 2.3. Coeficiente de Regresión, pendiente y significancia de la correlación entre las proporciones listadas versus la longitud mayor del cráneo.....	40
Tabla 2.4. Resultados de la prueba post-hoc, Tukey HSD para la comparación del ángulo mandibular entre seis especies de murciélagos.....	46
Tabla 2.5. Resultados de la prueba post-hoc, Tukey HSD para la comparación del ángulo de elevación del cóndilo (MAT).....	46

Capítulo III

Tabla 3.1. Resultados de la prueba de normalidad y las pruebas de diferencia entre medias.....	60
Tabla 3.2. Distancia de Mahalanobis obtenida a partir de los análisis discriminantes entre los sexos de cada una de las especies.....	60
Tabla 3.3. Valores y porcentaje de variación explicado por cada RW.....	61
Tabla 3.4. Desviación de cada PAR, indica la contribución a la discriminación entre las especies.....	65
Tabla 3.5. Distancia de Mahalanobis (D2) obtenida a partir de los análisis discriminantes entre las hembras de las especies.....	71
Tabla 3.6. Distancia de Mahalanobis obtenida a partir de los análisis discriminantes entre los machos de las especies.....	72
Tabla 3.7. Resultados del MANOVA para los ejes canónicos del CVA.....	73

Lista de Figuras

Capítulo II

Figura 2.1. Mediciones craneales usadas en el modelo del desempeño del músculo masetero.....	24
Figura 2.2. Mediciones craneales usadas en este estudio.....	30
Figura 2.3. Ubicación de los músculos temporal y masetero.....	34
Figura 2.4. Ángulos medidos para evaluar cambios en la orientación de los músculos de la masticación.....	35
Figura 2.5. Regresión lineal entre el estimador de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL) y el volumen del músculo temporal (VoIT), y entre el estimador de tamaño y la proporción anchura cigomática sobre la longitud cóndilo canino (MZB/CCL).....	41
Figura 2.6. Regresión lineal entre el estimado de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL) y el volumen del músculo temporal (VoIT), y entre el tamaño y la proporción profundidad del dentario sobre longitud del dentario (DD/DL), para las especies del género <i>Myotis</i>	42
Figura 2.7. Regresión lineal entre el estimador de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL) y las proporciones Origen/Inserción del masetero (Ori/InsM) y Origen/Inserción del temporal (Ori/InsT).....	43
Figura 2.8. Correlación entre el Angulo mandibular y el ángulo de elevación del cóndilo mandibular (MAT).....	44
Figura 2.9. Regresión entre las proporciones altura del proceso coronoide sobre longitud del dentario (CPH/DI) y ancho maxilar (M3B/MTR), con el estimador de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL).....	45

Figura 2.10. Valores promedio para el ángulo mandibular y el ángulo MAT de cada especie.....	47
Figura 2.11. Análisis de componentes principales que muestra la separación entre las especies en el espacio multivariado.....	49
Figura 2.12. Cargas o contribución de las variables morfométricas consideradas a la separación entre los grupos, según el PCA.....	49
Figura 2.13. Gráfico de Fuerza versus Resistencia a partir de la Ecuación para la función linearizada.....	51
Figura 2.14. Regresión lineal entre el estimador de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL) y la fuerza promedio para varias especies de murciélagos.....	51
Capítulo III	
Figura 3.1. Mandíbula de <i>M. vivesi</i> y los puntos anatómicos de referencia (PAR).....	60
Figura 3.2. Valores promedio para las hembras en el R W 1 y 2.....	62
Figura 3.3. Valores promedio para los machos en el RW 1 y 2.....	62
Figura 3.4. Diferencias en la conformación entre las hembras de las diferentes especies de murciélagos.....	63
Figura 3.5. Diferencias en la conformación entre los machos de las diferentes especies de murciélagos.....	64
Figura 3.6. Vectores del desplazamiento de los PAR de las especies piscívoras respecto a un consenso entre insectívoros y piscívoros facultativos, en machos.....	66
Figura 3.7. Deformación del consenso de las especies piscívoras respecto a un consenso entre insectívoros y piscívoros facultativos, para las hembras.....	68

Figura 3.8. Deformación del consenso de las especies piscívoras respecto a una conformación consenso entre insectívoros y piscívoros facultativos, para los machos.....69

Figura 3.9. Diferencias en la conformación entre las hembras (izquierda) y machos (derecha) de las diferentes especies, soportadas por el CVA.....70

I. INTRODUCCIÓN

Existe una relación entre la variación morfológica y las diferencias ecológicas entre las especies, sugiriendo a menudo un papel adaptativo a un estilo de vida en particular. La morfología de un organismo determina su habilidad para explotar el ambiente (Rickflets y Miles, 1994). Dado que los cambios en las estructuras involucradas en el desempeño de los organismos tienen implicaciones en el uso del hábitat, éstos también tienen consecuencias a nivel evolutivo en términos de la adecuación (Swartz *et al.*, 2003). Por esta razón, establecer la relación entre morfología y ecología permite reconocer presiones selectivas en el ambiente e identificar las características fenotípicas que se encuentran bajo el efecto de estas presiones (Losos y Miles 1994).

La relación entre la forma y la función es uno de los aspectos fundamentales para entender los patrones de distribución de especies, su diversificación filogenética y especialización morfológica. Las características fenotípicas adaptativas pueden ser conservadas a partir de una historia evolutiva común o pueden aparecer gracias a la evolución independiente de rasgos adaptativos (Rickflets y Miles, 1994). La aparición de estos rasgos ha sido estudiada en muchos grupos de vertebrados (Gatz, 1979; Emerson y Radinsky, 1980; Losos y De Queiroz, 1999; Wyckmans *et al.*, 2007), incluyendo los murciélagos, ya que presentan gran diversidad en formas, ecología y comportamiento (Swartz *et al.*, 2003).

Para entender las relaciones entre la morfología y la ecología y sus implicaciones evolutivas, se ha examinado la estructura del aparato alimenticio en relación a las preferencias dietarias (Swartz *et al.*, 2003). Se ha encontrado que dentro de algunas familias las diferencias morfológicas en las mandíbulas y los cráneos corresponden a un tipo de dieta particular y pueden contribuir a la separación morfológica entre los linajes (Freeman, 1981; Dumont, 1999; Swartz *et al.*, 2003). Nogueira *et al.* (2005) realizaron un análisis ecomorfológico de la mandíbula y el cráneo en varias especies de murciélagos frugívoros de la subfamilia Stenodermatinae, en el cual encontraron que las especies del género *Chiroderma* presentan adaptaciones para el consumo de semillas que aparecieron como innovaciones evolutivas.

Algunos análisis han demostrado que, dentro del espacio morfológico, el desarrollo de ciertos rasgos está asociado al incremento de hábitos carnívoros (Swartz *et al.*, 2003). Freeman (1984) en sus análisis morfológicos sobre murciélagos carnívoros encontró que estas especies son las más grandes de sus familias, tienen adaptaciones a nivel de la dentición, y se diferencian por la forma del cráneo. Estos rasgos también se han encontrado en félidos extintos (Emerson y Radinsky, 1980) y sugieren paralelismos en cuanto al desempeño en la masticación (Freeman, 1981).

Otros estudios han demostrado que las diferencias morfológicas coinciden no solo con diferencias en el tipo de alimento consumido, sino también con la especificidad de hábitat (Findley, 1976; Freeman, 1981; Norberg y Rayner, 1987; Nogueira *et al.*, 2005). La ecomorfología estudia la estructura morfológica en

relación a la ecología de los individuos, por lo cual la dieta y el tipo de forrajeo han sido objetos centrales de estos estudios (Losos y Miles, 1994). Aunque se han establecido bases para generar hipótesis acerca de la función de los rasgos morfológicos en el aparato masticatorio, muchas de estas hipótesis sobre diferencias morfológicas y comportamientos asociados tienen todavía que ser probadas experimentalmente (Swartz *et al.*, 2003).

Una de las familias en la cuales se han estudiado estas relaciones es la familia Vespertilionidae, particularmente el género *Myotis*. Los análisis de las especies a partir de características involucradas en la alimentación, muestran la separación de grupos funcionales dentro del género caracterizados por sus estrategias de forrajeo (Findley, 1972; Reduker, 1983). Utilizando métodos fenéticos se separaron cuatro grupos dentro del género, caracterizados por similitudes morfológicas y ecológicas (Norberg y Rayner, 1987). Esta diversidad ecológica y morfológica ha sido explicada mediante la radiación adaptativa del género después de la colonización del Nuevo Mundo (Ruedi y Mayer, 2001).

Myotis vivesi es una especie que exhibe gran diferenciación tanto en su morfología como en su ecología, respecto a sus congéneres. Esta especie presenta adaptaciones para atrapar presas de la superficie del agua, observadas en otras especies pescadoras no relacionadas filogenéticamente (Stadelman *et al.*, 2004). El gran tamaño corporal, las largas extremidades inferiores, y los pies con garras alargadas y lateralmente comprimidas han sido consideradas adaptaciones a este tipo de dieta (Hood y Jones, 1984; Blood and Clark, 1998). Estas características ubican a esta especie lejos de sus congéneres, hasta el punto de ser considerada

inicialmente parte de un género monotípico (Miller y Allen, 1928). Esta variación se refleja en las hipótesis de relaciones filogenéticas publicadas para el género, ya que no proporcionan información sobre cuál es el grupo hermano de *M. vivesi* (Stadelman *et al.*, 2004).

Myotis vivesi es una especie endémica de las islas del Golfo de California, donde se alimenta de crustáceos y peces que captura de la superficie del mar (Blood y Clark, 1998). Este patrón de distribución y las características morfológicas mencionadas anteriormente son un indicio de la divergencia adaptativa que pudo haber ocurrido a partir de la colonización de nuevos nichos por parte del grupo (Kawata, 2001). La ocupación de este hábitat por los murciélagos insectívoros puede ser limitada por los requerimientos alimenticios, ya que en islas pequeñas y alejadas del continente no hay una oferta de recursos suficiente para suplir las demandas de alimento (Frick *et al.*, 2008).

La colonización de estas áreas por *M. vivesi* pudo haber contribuido a la inclusión de peces y crustáceos en su dieta y representar una presión selectiva sobre los caracteres morfológicos externos considerados adaptativos. A nivel craneal no se han estudiado los cambios morfológicos relacionados al desempeño en la masticación que podrían estar bajo presión selectiva por cambios en la dieta. Sin embargo para la especie pescadora *Noctilio leporinus* (Noctilionidae), aunque no se han encontrado grandes cambios en la morfología craneal, se han encontrado diferencias a nivel de forrajeo con la especie insectívora *N. albiventris*, acompañadas por las características externas mencionadas anteriormente (Kalko *et al.*, 1998).

En cuanto a la morfología del cráneo, *N. leporinus* presenta características similares a la especie insectívora *N. albiventris*. Algunos autores plantean que esta similitud puede deberse a una radiación reciente de la piscívora a partir de la insectívora lo cual le permite a la especie piscívora usar ambas estrategias alimenticias (Slaughter, 1970; Lewis-Oritt, Van Den Bussche, y Baker, 2001). Incluso si las características del alimento son similares en ambos gremios en términos de dureza (Dumont, 1999), las especies podrían cambiar de dieta sin efectuar grandes cambios en la morfología (Lewis-Oritt *et al.*, 2001).

Aunque en el cráneo no se han documentado rasgos directamente asociados a la piscivoría, se ha observado que la especie piscívora *N. leporinus* presenta características relacionadas al desarrollo de los músculos masticatorios. El rostro corto y amplio, y las distancias maxilares muy amplias reflejan el desarrollo del músculo temporal y masetero, así como una orientación más vertical del músculo temporal (Freeman, 1981; Van Cakenberghe *et al.*, 2002). Además, se ha observado un desplazamiento del proceso angular, lo cual es común en algunos grupos de carnívoros extintos y sugiere cambios en la dirección de los músculos pterigoide y masetero (Mathew 1910, Freeman 1981).

Estos resultados sugieren adaptaciones craneales a la piscivoría que podrían estar presentes en *M. vivesi*, puesto que se han documentado paralelismos evolutivos en los caracteres externos. Así, *M. vivesi* podría aportar evidencia para aclarar el origen de la piscivoría, siendo considerada una innovación evolutiva reciente de los murciélagos insectívoros (Lewis-Oritt *et al.*, 2001). Aunque se han

planteado algunas características morfológicas externas de la especie como paralelismos evolutivos a partir de la dieta, no se ha analizado la estructura del aparato masticatorio, por lo cual se plantean las siguientes preguntas: ¿existen paralelismos en la morfología craneal entre *M. vivesi* y otras especies piscívoras de murciélagos?, y ¿tienen estas características una relevancia funcional asociada a la dieta?

Estas preguntas surgen con base en el supuesto de la existencia de paralelismos a nivel craneal entre *M. vivesi* y otras especies piscívoras en respuesta a cambios en el hábito alimenticio. Partiendo de la presencia de adaptaciones craneales para el desempeño muscular asociadas a la dieta y de características externas paralelas entre murciélagos pescadores, se plantean dos hipótesis:

1. *Myotis vivesi* muestra cambios en las características craneales con relevancia funcional en la dieta, respecto a sus congéneres insectívoros.
2. *Myotis vivesi* presenta características morfológicas craneales paralelas con las especies piscívora *Noctilio leporinus* y piscívoras facultativas *M. capaccinii* y *M. daubentonii*.

El objetivo general de este trabajo fue analizar la especialización craneal relacionada con la piscivoría en *M. vivesi* para determinar si existen paralelismos evolutivos con otros murciélagos piscívoros. Para ello se abordaron los siguientes objetivos particulares:

- evaluar los rasgos involucrados con la piscivoria en *M. vivesi* para describir las características morfológicas comunes que podrían ser consideradas paralelas con otras especies piscívoras como *N. leporinus*, *M. daubentonii* y *M. capaccinii*;
- comparar la morfología craneal entre *M. vivesi* y algunos congéneres insectívoros del nuevo mundo (*M. velifer* y *M. keaysi*) para descartar un efecto histórico en los caracteres morfológicos paralelos; y
- analizar la relevancia funcional de estas características en relación al desempeño en la alimentación.

II. LA RELACIÓN ENTRE MORFOLOGÍA DEL CRÁNEO Y EL DESEMPEÑO EN LA MASTICACIÓN

2.1 ANTECEDENTES

Varios autores han analizado la morfología craneal en relación a la dieta y han encontrado que las modificaciones craneales están relacionadas con el desempeño de los músculos masticatorios (Freeman, 1981; Freeman, 1984; Van Cakenberghe *et al.*, 2002; Nogueira *et al.*, 2005). Estos rasgos podrían cambiar en relación a las condiciones del alimento como el tamaño y la dureza, ya que éstas ejercen presión sobre el desempeño de los músculos (Dumont, 1999). Aguirre *et al.* (2002) sugieren la existencia de un efecto significativo del tamaño corporal sobre la variación en la fuerza de la mordida en un amplio intervalo de especies de la familia Phyllostomidae. Esto tendría como consecuencia que la evolución hacia una alta capacidad de mordida, así como la diversidad dietaria podría estar relacionada a la evolución del gran tamaño corporal.

Otros trabajos han estudiado cambios en la morfología de los músculos masticatorios que tienen implicaciones sobre la fuerza de mordida. Herrel *et al.* (2008) encontraron que las variaciones en la fuerza de la mordida entre especies de diferentes grupos dietarios fueron explicadas por los cambios en la masa del músculo temporal, la longitud de las fibras y la masa del músculo masetero. Dumont y Herrel (2003) demostraron que la fuerza de la mordida disminuye significativamente con el ángulo de apertura de la mandíbula y sugieren además que la morfología de los músculos puede contribuir a esta relación. Este es el caso

de la longitud de las fibras del músculo temporal, que al aumentar limitan la capacidad de apertura de la mandíbula.

Herring y Herring (1974) en su modelo sobre el factor de estiramiento del músculo masetero (una medida del desempeño del músculo) demuestra que éste depende de la proporción origen/inserción del músculo, el ángulo entre estas distancias, y el ángulo de rotación de la mandíbula (Figura 2.1). Si el origen (a) es igual a la inserción (b), se produce el máximo factor de estiramiento permitido (máxima tensión); si esta proporción aumenta, puede lograrse más fuerza aductora, ya que el factor de estiramiento se aleja de su punto de máxima tensión. Las especies con mordidas amplias muestran una razón origen /inserción del músculo mayor a 1 y ángulos origen/inserción mayores a 90°. En insectívoros, la relación a/b oscila entre 1.5 – 2, y el ángulo de apertura entre 80°-110°; en carnívoros, a/b es mayor que en insectívoros (2.4-3.4) y el ángulo de apertura tiende a ser ligeramente más obtuso. Estas proporciones y ángulos podrían reflejar cambios en la biomecánica de los músculos.

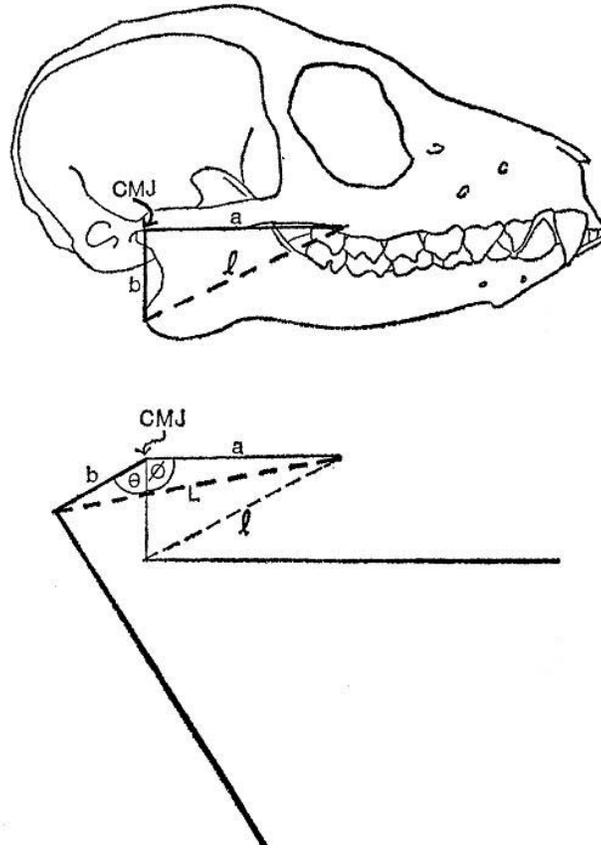


Figura 2.1. Mediciones craneales usadas en el modelo del desempeño del músculo masetero, modificado de Herring y Herring (1984). CMJ representa a la unión craniomandibular, a al origen del músculo, b a la inserción del músculo, Φ al ángulo origen/ inserción, θ al ángulo de rotación de la mandíbula, l a la longitud del músculo, y L a la longitud del músculo estirado.

Otros rasgos craneales relacionados indirectamente al desempeño de los músculos sugieren paralelismos entre algunas especies de murciélagos que presentan similitudes en su dieta. En insectívoros la anchura cigomática representa entre el 55-70% de la longitud del cóndilo al canino y los rostros son estrechos y alargados. Las especies animalívoras de gran talla como *Noctilio*

leporinus, *Cheiromeles torquatus*, *Scotophilus gigas* y *Saccolaimus peli* muestran los rostros amplios y cortos, con una amplitud cigomática que representa entre el 70-80% de la longitud del cóndilo al canino, lo cual puede estar asociado al gran volumen de los músculos (Freeman, 1981). Estas características, junto con el cambio en el temporal a una posición más vertical, podrían significar mayor capacidad de apertura de la mordida (Van Cakenberghe *et al.*, 2002).

Características craneales como el abombamiento lateral del proceso angular, los bajos procesos coronoides, la fosa temporal verticalmente orientada y la alta razón origen/inserción del músculo temporal, sugieren una amplia y fuerte mordida para desgarrar las presas (Freeman, 1988; Emerson y Radinsky, 1980). En carnívoros dientes de sable (*Eusmilus*, *Barbourofelis fricky*, *Thylasmilus*) se ha encontrado que la fosa temporal se encuentra verticalmente orientada, lo que refleja que el músculo temporal se orienta verticalmente y genera a su vez procesos coronoides más bajos. Dichas características podrían estar asociadas a una mayor apertura bucal ya que la posición vertical del músculo disminuye el esfuerzo requerido para procesar el alimento (Matthew, 1910; Emerson y Radinsky, 1980). Estos rasgos se presentan también en *N. leporinus*, así como una razón origen/inserción del músculo en el intervalo de los dientes de sable (Freeman 1981, Herring y Herring, 1984).

Antón *et al.* (2006) en su análisis sobre el cráneo de *Chasmaporthetes lunensis* comparado con otros Hyaenidos actuales, encontraron además otros rasgos asociados al desarrollo del músculo temporal. El desplazamiento antero ventral de

la órbita refleja la expansión del músculo temporal, y una fuerte curvatura dorsal del arco zigomático posterior indica un fuerte desarrollo en la parte cigomática de este músculo. Tales características se presentan en especies de cánidos carroñeros y están acompañadas por el desgaste horizontal de los premolares, lo que indica una mordida trituradora por estos dientes.

Freeman (1981) evaluó las diferencias dentro de los murciélagos carnívoros a nivel de los molares superiores y sugiere algunas diferencias con los insectívoros. Las cúspides internas intermedia y posterior del primer molar (el protocónido y el metacrística) y la cúspide anterior del siguiente molar (paracrística), forman una unidad funcional durante la masticación, que es medida como la distancia intercúspides. Esta distancia se acopla con el borde del hipocónido del molar inferior con el que hace contacto. La distancia intracúspides es la unidad funcional formada por la distancia entre las cúspides internas del molar (el postparacrística y el premetacrística). En los carnívoros la distancia interna es mucho menor que la externa por lo cual la razón intracúspides/intercúspides es siempre menor a 1. Los insectívoros tienen longitudes similares, por lo cual esta razón se aproxima a 1.

En los carnívoros también se presenta un alargamiento del borde metástilar, que implica un aumento de la distancia intercúspides y, por lo tanto de la superficie cortante, así como un hipocónido de menor tamaño. Los cambios en la proporción de la altura del protocónido e hipocónido del M2 pueden ser expresados como una proporción; en los carnívoros esta razón es menor a 1 debido a que tienen

largos protocónidos y pequeños hipocónidos. A pesar de estas diferencias, *N. leporinus* presenta una dentición más similar a la de los insectívoros, probablemente debido a una radiación reciente o a características similares en el alimento (Freeman, 1981). Slaughter (1970) menciona que la dentición de esta especie representa una combinación de caracteres primitivos (insectívoros) con nuevos caracteres como el cambio en el número de premolares e incisivos y la reducción del hipoconúlido.

Los resultados de estos estudios sugieren que las modificaciones en las características relacionadas al desempeño del músculo podrían ser paralelismos entre las especies piscívoras. Para poner a prueba las hipótesis de cambios craneales con relevancia funcional en la dieta de *M. vivesi* y los paralelismos morfológicos entre las especies piscívoras, se evaluó en esta primera parte la variación en los rasgos craneales mediante las variables morfométricas lineares. Estos fueron propuestos en estudios previos como indicadores de cambios asociados a la dieta y permitieron describir diferencias entre especies piscívoras y algunos *Myotis* insectívoros. Además se analizó el desempeño en la alimentación para *M. vivesi*, mediante la medición de la fuerza de mordida.

2.2 METODOLOGÍA

2.2.1 Especímenes

Para analizar la adaptación craneal a la dieta se compararon cráneos de 145 individuos adultos (Pacheco y Patterson, 1992) de diferentes sexos y especies

(tabla 2.1). El material pertenece a la Colección Nacional de Mamíferos (CNM) del instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y de la Colección Osteológica de Comparación del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH). Se compararon las especies piscívoras *Myotis vivesi* y *Noctilio leporinus* y, las especies insectívoras *M. velifer* y *M. keaysi*. Estas especies son miembros del mismo clado junto con *M. vivesi*, aunque no es clara la posición de este último dentro del grupo (Stadelman *et al.*, 2004).

Se incluyeron especímenes de *M. daubentonii* y *M. capaccinii*, especies del viejo mundo inicialmente agrupadas en el subgénero *Leuconoe*, junto con *M. vivesi*, debido al tipo de forrajeo (Findley, 1972). Estas especies incluyen ocasionalmente peces en su dieta cuando la oferta de insectos disminuye (Siemers *et al.*, 2001; Aihartza *et al.*, 2008) por lo que serán referidos como piscívoros facultativos. Se consideraron especímenes de la misma región biogeográfica en Europa y los datos fueron tomados de la Colección de Mamíferos de la *Estación Biológica de Doñana* en Sevilla (EBD), España y el Museo de Historia Natural de Berlín, (*Museum für Naturkunden*) de la *Universidad de Humboldt* en Berlín (ZMB), Alemania.

Las identificaciones de los especímenes fueron corroboradas usando caracteres craneales y externos, cuando era posible distinguirlos sobre las pieles. Para esto se siguieron las revisiones de los géneros (Laval, 1973; Hood y Jones, 1984; Koopman, 1994; Blood y Clark, 1998), así como las descripciones de *M. velifer* y

M. keaysi (Allen, 1894; Allen, 1900).

Tabla 2.1. Número de individuos para las especies comparadas

Especie	Longitud mayor del cráneo	N	N
	promedio (mm)	Hembras	Machos
<i>Noctilio leporinus</i>	26.71	25	27
<i>Myotis vivesi</i>	21.44	22	24
<i>Myotis velifer</i>	16.35	26	27
<i>Myotis keaysi</i>	13.01	30	18
<i>Myotis daubentonii</i>	14.80	12	5
<i>Myotis capaccinii</i>	15.33	5	5
Total		120	106

2. 2 .2 Morfometría Tradicional

Para analizar la variación craneal en relación a la dieta, se tomaron medidas de los rasgos craneales asociados al desarrollo muscular (figura 2.2, tabla 2.2), considerados determinantes del desempeño en la masticación (Freeman, 1984; Dumont, 1999; Aguirre *et al.*, 2002; Dumont y Herrel, 2003; Nogueira *et al.*, 2005; Dumont y Nicolay 2006). Las mediciones fueron tomadas con un vernier digital (error ± 0.01 mm, Mitutoyo CD-6''), sobre el lado derecho de la mandíbula y el cráneo. Un subconjunto de 30 individuos fue medido tres veces para considerar la desviación estándar de cada medida, como un estimador de la precisión en la

medición. En los casos donde no fue posible tomar algún dato por ausencia o fractura de la estructura, se utilizó el promedio de la variable para la especie.

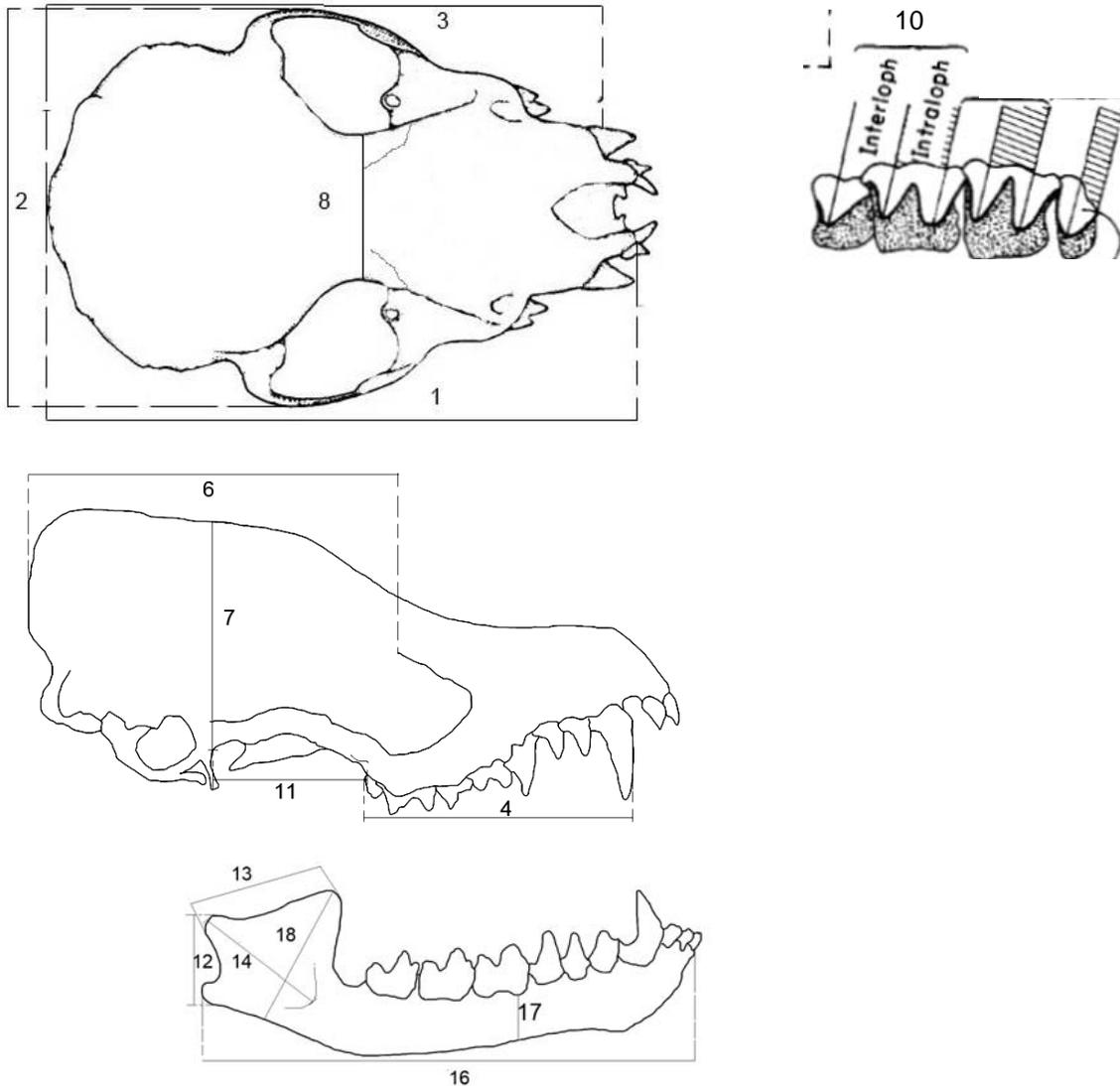


Figura 2.2. Mediciones craneales usadas en este estudio definidas en la tabla 2.2.

Las proporciones entre algunas mediciones, consideradas por Freeman (1984) debido a que reflejan cambios en la forma del cráneo (Anexo 1) y la variación del tamaño, fueron analizadas en relación a la longitud mayor del cráneo como

estimador de tamaño (GSL). Para esto se utilizó la ecuación de la regresión lineal, siendo el tamaño la variable independiente. La significancia del efecto alométrico fue evaluada a partir del coeficiente de regresión “r”, y se realizó una t de Student para probar diferencias entre un parámetro observado de la regresión y el esperado en caso de crecimiento isométrico (Sokal y Rohlf, 1995).

Tabla 2.2. Medidas consideradas por su relevancia funcional. Los números corresponden a las medidas tomadas en el cráneo, señaladas en la figura 2.1

Variable	Definición	Importancia funcional
1. GSL	Longitud mayor del cráneo	Usada para estimar el efecto del tamaño
2. MZB	Anchura cigomática máxima	Refleja el engrosamiento del temporal
3. CCL	Distancia del cóndilo al borde anterior del cíngulo del canino.	Permite estimar el acortamiento del rostro, respecto a su amplitud. Asociada al consumo de presas duras.
4. MTR	Longitud de la fila maxilar, medida desde el borde más anterior del canino al borde posterior del último molar (M3).	Usada para estimar el alargamiento del canino. Asociada al aumento de la carnívoría
5. M3B	Mayor anchura a través de la maxila por el borde labial del M3	Refleja la amplitud del rostro
6. Origen del temporal	Del borde posterior de la cresta sagital a la cicatriz más anterior	Usado para estimar el volumen del músculo y la

	del músculo en el foramen ocular sobre el hueso frontal, punto homólogo al proceso postorbital.	capacidad de estiramiento de las fibras.
7.Inserción del temporal	Altura de la fosa temporal tomada desde la base de la fosa glenoide al punto sobre la cresta sagital directamente dorsal a la cavidad.	Usada para estimar la longitud y la capacidad de estiramiento de las fibras.
8. POC	Ancho de la constricción postorbital.	Medida para estimar la profundidad del músculo temporal
9.Volumen temporal	El origen multiplicado por la profundidad (derivada al sustraer el ancho de la constricción postorbital del ancho cigomático y dividirlo por 2), y la Inserción del músculo.	Indica el desarrollo del músculo y puede relacionarse a la fuerza de la mordida.
10.Intracúspides/ intercúspides	Razón: suma de las longitudes (P4 – M3) de las cúspides internas del molar, sobre la suma de las cúspides compartidas entre los molares (el metacrista del molar anterior o parástilo del P4 y el paracrista del siguiente molar).	Refleja el aumento en el borde metástilar en carnívoros.
11.Origen del masetero	Longitud del borde posterior de la fosa glenoide hasta la cicatriz del músculo sobre el proceso zigomático.	Usado para estimar el estiramiento del músculo
12.Inserción del masetero (MAT)	Medido desde el borde superior del proceso cóndilar al borde	Corresponde al brazo del músculo (Nogueira et al

	inferior del proceso angular.	2005).Es perpendicular a su línea de acción.
13.Brazo del músculo temporal (MAT)	Del punto medio ventral del cóndilo mandibular al borde del proceso coronoide.	Usada para estimar la línea de acción del músculo y la dirección de las fibras.
14.MFL	Longitud de la fosa masetérica	Indica el desarrollo de las fibras del músculo masetero
15.Ancho del dentario	Amplitud del dentario tomada debajo del protocónido del m2	Usada para calcular la resistencia de la mandíbula al doblamiento
16. DL	Longitud del dentario tomado desde el borde posterior del proceso cóndilar al borde anterior del alvéolo del i1.	Estima la resistencia al doblamiento y el acortamiento del rostro (DD/DL)
17. DD	Profundidad del dentario bajo la base del protocónido del m2 (Freeman 1981).	Permite calcular la resistencia al doblamiento (Radinsky 1981) y área de la sección transversal de la mandíbula (Dumont y Nicolay 2006).
18. CPH	Altura del proceso coronoide, desde la base del proceso hasta el borde superior del mismo.	Disminuye en <i>Noctilio</i> por cambios en la dirección del músculo temporal.

Los puntos de origen e inserción de los músculos corresponden a los descritos por Turnbull (1970) en su análisis anatómico de los músculos masticatorios en

mamíferos. Además, fueron corroborados por la remoción del músculo temporal y masetero en algunos especímenes. Estos realmente corresponden a grupos de fibras que pueden variar en su dirección en la parte superficial y profunda, sin embargo serán tratados como un solo músculo (Figura 2.3) y su dirección se tomó de acuerdo a la fuerza resultante, que es perpendicular al brazo del músculo (Nogueira *et al.*, 2005).

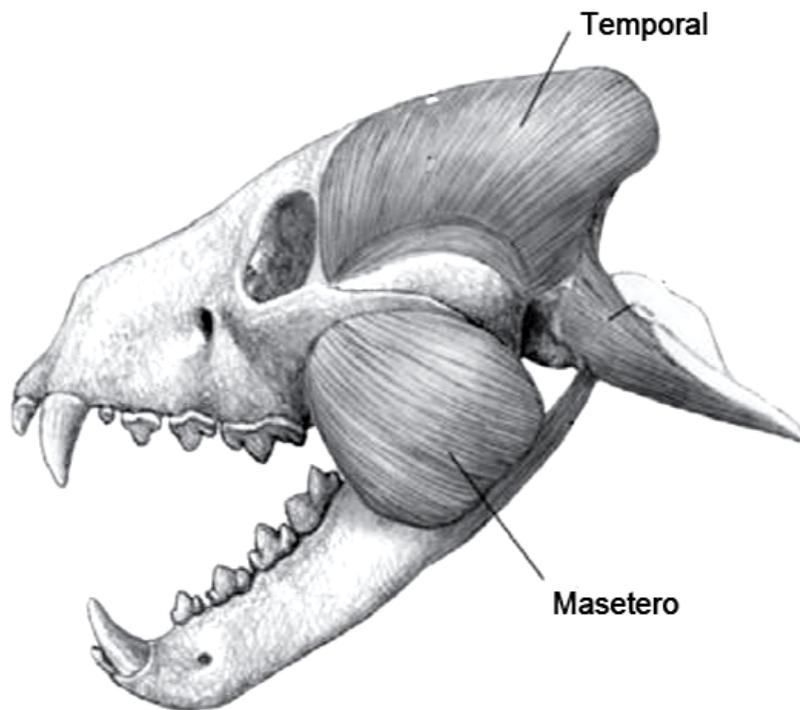


Figura 2.3. Ubicación de los músculos temporal y masetero. Modificado de Anton *et al.* (2006).

Algunas medidas como los ángulos y las distancias medidas entre las cúspides de los molares superiores se tomaron sobre fotografías. Estas fueron obtenidas con una cámara digital Panasonic Lumix 8.1 a través del ocular izquierdo de un estereoscopio Motic SMZ-168, y las medidas se obtuvieron con la ayuda del

programa Tps dig (Rohlf 2005). El ángulo mandibular fue medido entre las líneas que corresponden a la altura del proceso coronoide y la longitud del dentario a través del borde anterior del alvéolo del canino, que es visible en vista lateral de todas las especies. El ángulo de elevación del cóndilo (MAT) fue medido entre la línea correspondiente a la altura del proceso coronoide y una línea que une los extremos del proceso condilar y coronoide (Figura 2.4). Además, se evaluó la proporción de la altura del proceso coronoide (CPH) respecto a la longitud del dentario (DL) en relación al tamaño, ya que puede estar asociada a estos cambios.

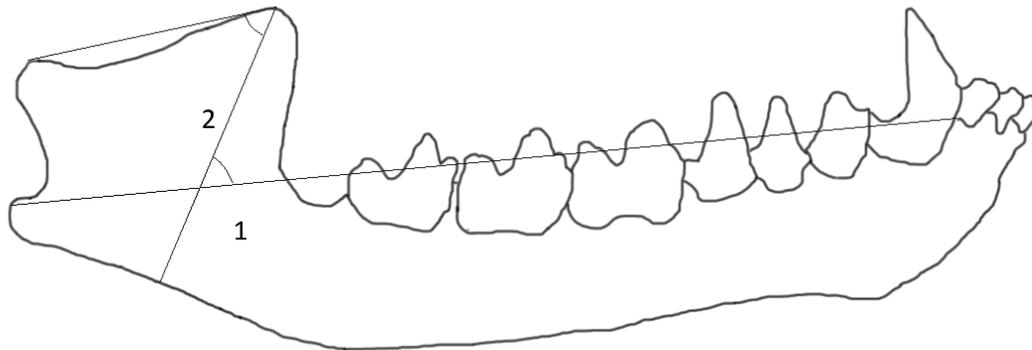


Figura 2.4. Ángulos medidos para evaluar cambios en la orientación de los músculos de la masticación. 1. Ángulo mandibular 2. Ángulo de elevación del cóndilo mandibular MAT

Para validar la distancia intra/intercuspides tomada en las imágenes, se probaron diferencias significativas entre las distancias en las fotos y las medidas manualmente en 25 individuos. Debido a que no se encontró normalidad en ambos tipos de medición (medida manualmente Shapiro-Wilk $w=0.9220$, $p=0.058$

y en la foto $w=0.8963$, $p=0.0179$), se evaluaron las diferencias entre los dos procedimientos usando la prueba no paramétrica de igualdad de medias Mann-Whitney U. No se encontraron diferencias significativas entre los dos tipos de medición ($U_b= 214$, $p=0.1296$). Estos análisis se realizaron en el programa STATISTICA (StatSoft, 2007).

Se utilizó la longitud mayor del cráneo como estimador del tamaño, para evaluar dimorfismo sexual y el efecto del tamaño sobre la variación entre las especies. Primero se evaluaron los conjuntos de datos para corroborar el tipo de distribución de cada uno y, con base a esto, se usó la prueba paramétrica t de Student o la no paramétrica Kruskal Wallis para evaluar diferencias entre las medias de los sexos. Para las mediciones lineares se realizó una normalización de los datos previa a las comparaciones. Todas las medidas fueron divididas por el tamaño (GSL) para obtener el promedio y la desviación estándar de cada variable. Posteriormente se normalizaron las mediciones sustrayendo el promedio y dividiendo este valor por la desviación estándar. Con los datos normalizados se realizaron comparaciones entre especies.

A partir de las variables transformadas se realizaron análisis de componentes principales (ACP) para explorar la separación entre los grupos y las variables de mayor peso en esta separación. De esta manera pudieron identificarse las variables que contribuyen a la similitud entre las especies piscívoras y que pueden estar involucrados en la dieta, así como aquellas que se conservan entre las especies emparentadas. Todos los análisis se realizaron en el programa

STATISTICA (StatSoft, 2007), y los gráficos de la regresión y el ACP se obtuvieron del programa PAST (Hammer, Harper y Ryan, 2005).

Debido a que los ángulos no pueden ser tratados de la misma manera que las variables lineales, se realizaron análisis diferentes para los ángulos. Primero se evaluó la correlación entre los ángulos y se probaron diferencias significativas entre las especies mediante una ANOVA y posteriormente se realizaron comparaciones por pares con una prueba Post-Hoc (Tukey HSD) para probar diferencias significativas entre las medias de cada grupo. Estos análisis fueron realizados en el programa STATISTICA (StatSoft, 2007).

2.2.3 Análisis de la fuerza de la mordida

Para comparar la fuerza de la mordida de *M. vivesi* con otras especies de los géneros *Myotis* y *Noctilio*, se implementó un dispositivo portátil que permitió obtener datos en campo. Este mecanismo denominado Flexiforce (A 201-100 sensibilidad 0-100 libras) actúa como una celda de carga en un circuito eléctrico, ya que tiene una resistencia constante que disminuye al aplicar una fuerza en un área sensible de la celda. Consta de dos películas ultradelgadas de poliéster con un recubrimiento de material conductor (plata) en el sitio donde se aplica la fuerza y posee un espesor de 0.127 mm, 203 mm de longitud, 14 mm de ancho y un área activa de 9.53 mm de diámetro.

Para obtener la resistencia se conectaron las terminales de la celda a un multímetro de alta sensibilidad. Se utilizó un multímetro industrial marca Techmaster D-8500 con una sensibilidad de 400 Mega Ohms ($M\Omega$), el cual requiere una presión mínima de tres segundos para mostrar una lectura. La fuerza aplicada se obtiene de una regresión usando datos de la resistencia de la celda a la aplicación de fuerzas conocidas (Parallax, 2003).

Se realizaron algunas pruebas con las láminas para aumentar la sensibilidad de la placa. Uno de los dispositivos de medición fue cubierto con una lámina de aluminio de 0.5 mm para lograr uniformidad en la aplicación de la fuerza sobre el área sensible. Esto se hizo debido a que la fuerza aplicada por los animales es una fuerza cortante que está localizada solamente en los caninos, la única porción de la dentición que hace contacto con la placa. Las comparaciones fueron efectuadas en el programa STATISTICA (Statsoft, 2007).

Las mediciones de la mordida fueron tomadas directamente en campo. Para esto se efectuaron capturas de *M. vivesi* en Isla Partida Norte ($28^{\circ} 52' N$ y $113^{\circ} 02' W$), en el estado de Baja California. Las capturas se realizaron cada mañana durante 4 días. Los individuos fueron retirados de los refugios, bajo las rocas, entre las 6 y 9 horas, y las mediciones se efectuaron entre las 9 y las 13 horas.

Los individuos (3 machos y 12 hembras), se colocaron frente a la placa de modo que la apertura bucal ocupara el primer tercio del área sensible debido a que la lámina es más grande que la apertura bucal. Este procedimiento se efectuó tres

veces para cada individuo. Durante la medición algunos individuos solo mordieron en una ocasión con una baja presión; estos datos no fueron incluidos. De las lecturas obtenidas se tomó la resistencia más baja, que corresponde a la mayor fuerza aplicada. Después de la medición de la fuerza los individuos fueron liberados.

2. 3 RESULTADOS

2. 3.1 Variación Morfométrica

No se encontraron diferencias significativas en el GSL entre los sexos de las especies del género *Myotis* (*M. vivesi* $t=0.8351$, $p=0.4123$; *M. velifer* $H= 0.3809$ y $p= 0.5371$, *M. capaccinii* $H=0.8333$ $p=0.3613$ y *M. daubentonii* $H=0.9412$ y $p=0.332$; *M. keaysi* $t=-0.6377$, $p=0.5272$). Sin embargo hubo diferencias significativas en el GSL entre los sexos para *Noctilio leporinus* ($H= 20.65$ y $p= 5.8E^{-6}$).

Al evaluar el efecto del tamaño del cráneo (GSL) sobre las proporciones consideradas asociadas a cambios en la dieta en todas las especies, se encontró que el incremento en la anchura cigomática respecto a la longitud cóndilo-canino (MZB/CCL) responde a un aumento en el tamaño del cráneo (Tabla 2.3). Así mismo, el volumen del músculo temporal tuvo una correlación significativa con el tamaño del cráneo (Tabla 2.3, Figura 2.5), aunque en *M. vivesi* se desvió de la pendiente de regresión. Para analizar esta desviación en detalle, se graficó esta

relación solo entre las especies de *Myotis* y se encontró que el ajuste fue mayor (Figura 2.5). Puede inferirse que los cambios en estas proporciones son explicados por el aumento de tamaño del cráneo. Las promedios para las proporciones graficadas están listados en el anexo 2.

Tabla 2.3. Coeficiente de regresión, pendiente y significancia de la correlación para las proporciones listadas versus la longitud mayor del cráneo (GSL).

Proporción (Log)	Coeficiente de determinación r^2	Coeficiente de regresión r^*	B	Error Estandár	T (GL221)	p-level
Log MZB/CCL	0.7287	0.8536	0.5764	0.0065	87.5598	<0.00001
Log M3B/MTR	0.1884	0.4341	-0.3761	0.0459	-8.1966	<0.00001
Log ORI/INS T	0.0096	0.0978	0.2265	0.0376	6.0269	<0.00001
Log ORI/INS M	0.1763	-0.4198	-0.0383	0.0262	-1.4625	0.14502
Log VOL T	0.9459	0.9725	0.2936	0.0050	58.2770	<0.00001
Log DD/DL	0.4461	0.6679	-0.1268	0.0270	-4.7006	<0.00001
Log						
Intra/intercúspides	0.2595	0.5094	-0.0961	0.0123	-7.7863	<0.00001
Log CPH/DL	0.5980	0.7547	0.2262	0.0043	52.1979	<0.00001

* Regresiones calculadas entre todas las especies. Fueron calculados intervalos de confianza (IC) del 95 % para la pendiente.

La mayoría de las proporciones no mostraron una alta regresión con la longitud mayor del cráneo (GSL) entre todas las especies. La proporción entre la distancia

intra/inter cúspides no dependió del tamaño; en *M. vivesi* estas proporciones fueron similares a las de sus congéneres. En el caso del ancho maxilar (M3B/MTR) tampoco se encontró una relación significativa con el tamaño entre todas las especies. *M. vivesi* presentó valores menores esta proporción según lo esperado para su tamaño, lo que implica maxilas más amplias.

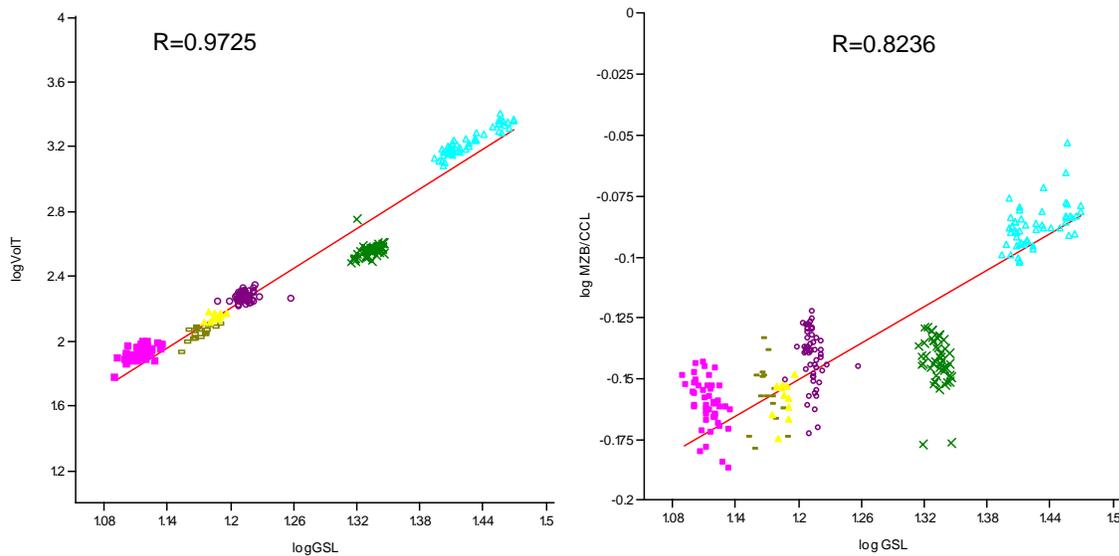


Figura 2.5. Regresión lineal entre el estimador de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL) y el volumen del músculo temporal (VoIT) y, entre el estimador de tamaño y la proporción anchura cigomática sobre la longitud cóndilo canino (MZB/CCL), en seis especies de murciélagos. Los valores están expresados en escala logarítmica. Los coeficientes de correlación fueron mayores a 0.65. *M. keaysi* ■, *M. daubentonii* ■, *M. capaccinii* ▲, *M. velifer* ○, *M. vivesi* × *N. leporinus* △

El engrosamiento del dentario respecto a su longitud (DD/DL) tampoco muestra una relación significativa con el tamaño. Para visualizar mejor esta tendencia se

graficó esta relación entre las especies de *Myotis*, consideradas en este estudio y, se observó que *M. vivesi* presentó un promedio ligeramente menor en esta proporción (Figura 2.6). Esto sugiere que la especie tiene mandíbulas más delgadas.

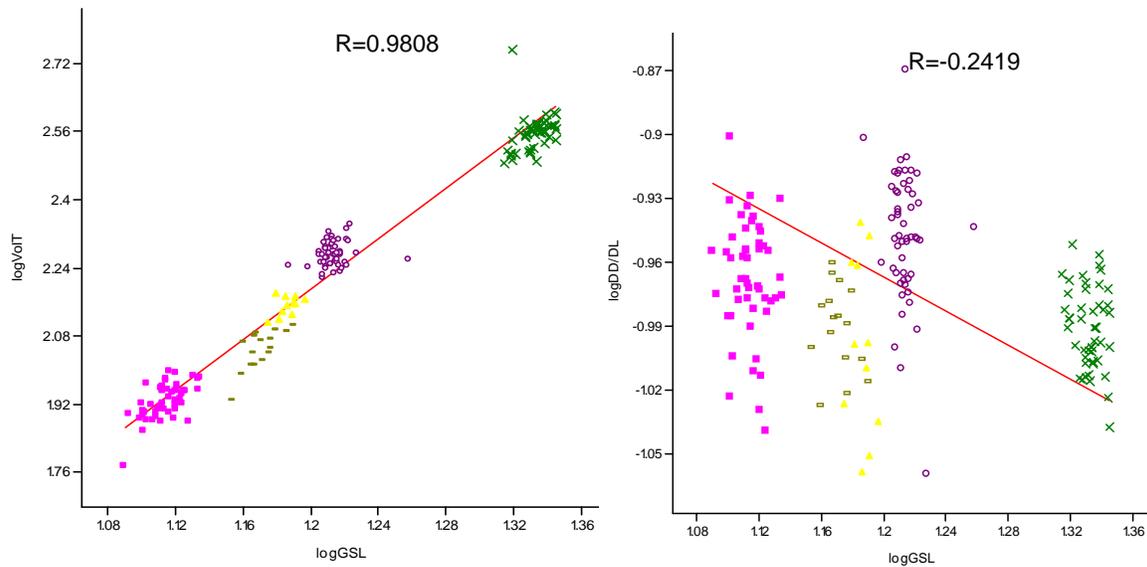


Figura 2.6. Regresión lineal entre el estimado de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL) y el volumen del músculo temporal (VoIT) y, entre el tamaño y la proporción profundidad del dentario sobre longitud del dentario (DD/DL), para las especies del género *Myotis*. Expresados en escala logarítmica. *M. keaysi* ■, *M. daubentonii* ■, *M. capaccinii* ▲, *M. velifer* ○, *M. vivesi* ×

En el caso de la proporción origen/inserción de los músculos no hubo una relación significativa entre estas razones y el tamaño del cráneo. *M. vivesi* presentó proporciones más altas que el resto de las especies para el Origen/Inserción del músculo temporal. Esto implica fibras musculares más largas (figura 2.7).

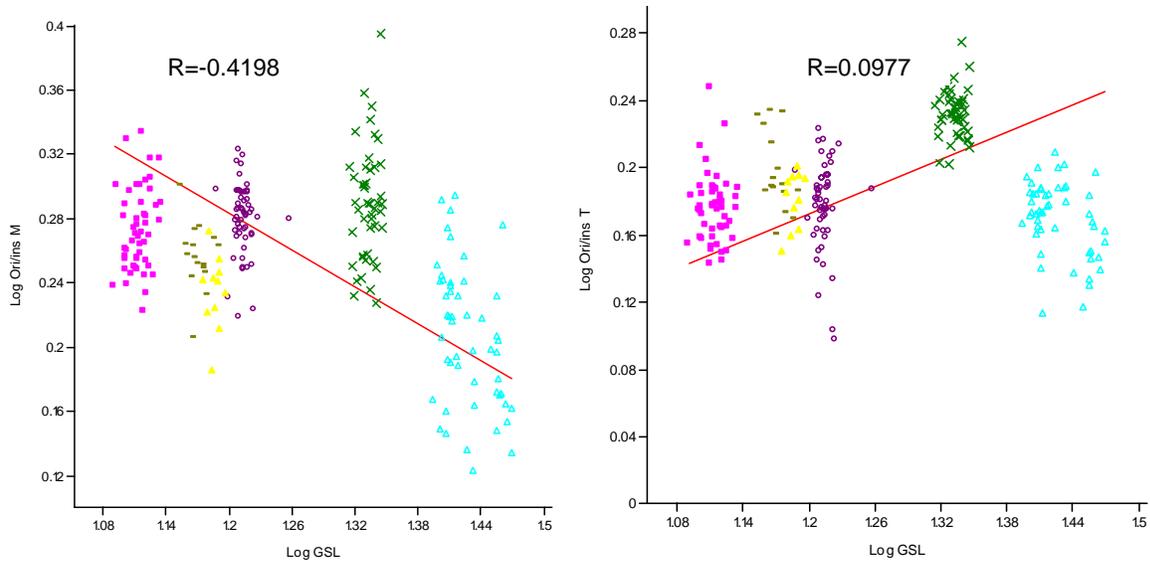


Figura 2.7. Regresión lineal entre el estimador de tamaño, longitud mayor del cráneo (GSL) y las proporciones Origen/Inserción del masetero (Ori/InsM) y Origen/Inserción del temporal (Ori/InsT). Se consideraron las seis especies de murciélagos. *M. keaysi* ■, *M. daubentonii* ■, *M. capaccinii* ▲, *M. velifer* ○, *M. vivesi* x *N. leporinus* △

Se hallaron diferencias en el ángulo mandibular y el ángulo de elevación del cóndilo respecto al proceso coronoide. En *N. leporinus* el cóndilo fue casi tan alto como el proceso coronoide, lo que genera a su vez cambios en el ángulo mandibular, siendo mayor que en las otras especies. En *M. vivesi* estos ángulos presentaron un intervalo de variación intermedia entre los demás *Myotis* y *N. leporinus* (Figura 2.8). Además el proceso coronoide fue más bajo en relación al tamaño, lo que podría estar asociado a los cambios en los ángulos (Figura 2.9). La elevación del proceso coronoide refleja cambios en el brazo del músculo temporal, y los cambios en el ángulo mandibular pueden estar asociados a cambios en el brazo y ángulo origen/inserción del masetero.

El coeficiente de correlación fue alto entre los ángulos mandibular y MAT ($r=0.7872$, $t=19.19$ y p de significancia <0.000), entre todas las especies. Sobre la recta se separaron las especies piscívoras de las demás (Figura 2.9). Las diferencias en el ángulo mandibular fueron mayores entre las especies insectívoras y piscívoras facultativas (Figura 2.10 y Tabla 2.4). Se encontraron diferencias significativas entre las especies piscívoras y el resto de las especies para ambos ángulos (Tabla 2.4 y 2.5).

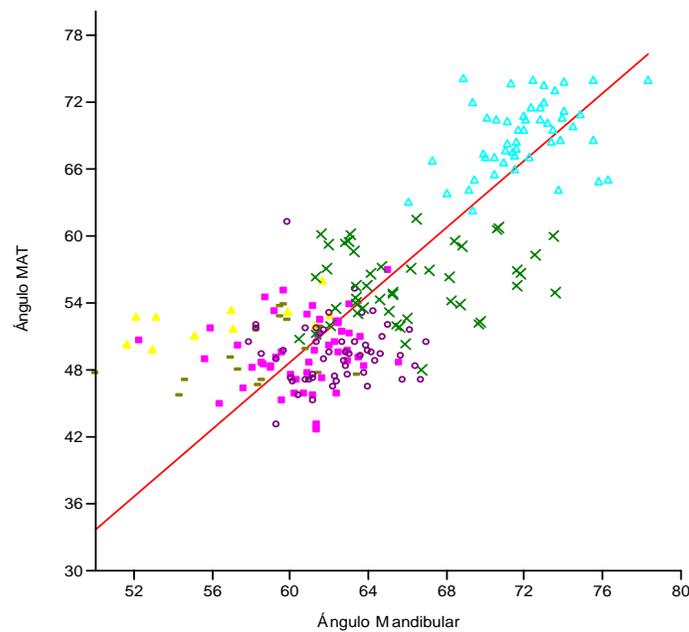


Figura 2.8. Correlación entre el ángulo mandibular y el ángulo de elevación del cóndilo mandibular (MAT). Se consideraron las seis especies de murciélagos. *M. vivesi* muestra una posición intermedia entre las demás especies. *M. keaysi* ■, *M. daubentonii* ■, *M. capaccinii* ▲, *M. velifer* ○, *M. vivesi* × *N. leporinus* △

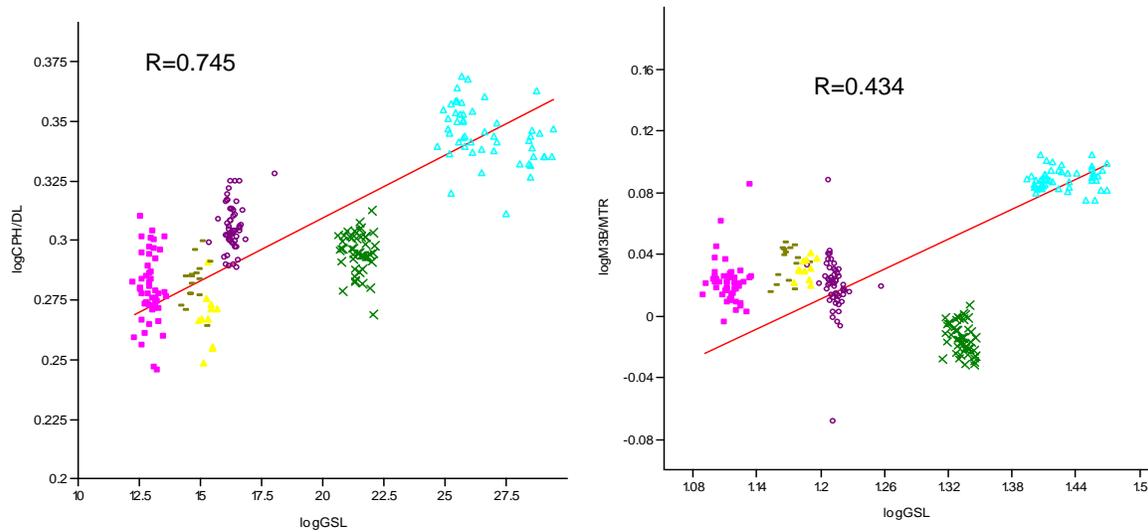


Figura 2.9. Regresión entre las proporciones altura del proceso coronoide sobre longitud del dentario (CPH/DI) y ancho maxilar (M3B/MTR), con el longitud mayor del cráneo (GSL). *M. vivesi* muestra procesos coronoides más bajos y máximas más estrechas, en proporción a su tamaño. *M. keaysi* ■, *M. daubentonii* ■, *M. capaccinii* ▲, *M. velifer* ○, *M. vivesi* × *N. leporinus* △

Los resultados no mostraron una separación clara entre las especies piscívoras facultativas y las especies insectívoras en el ángulo Mandibular y el ángulo MAT. Las especie insectívora *M. keaysi* no presentó diferencias con la especie piscívora facultativa *M. daubentonii*, así como las especies piscívoras facultativas no presentaron diferencias significativas entre ellas en el ángulo mandibular. Para el ángulo MAT no se encontraron diferencias significativas entre las especies insectívoras y las especies piscívoras facultativas, excepto entre *M. velifer* y *M. capaccinii* (Tabla 2.4 y 2.5).

Tabla 2.4. Resultados de la prueba post-hoc, Tukey HSD para la comparación del ángulo mandibular entre seis especies de murciélagos. Los valores corresponden al valor de P para cada comparación.

Especie	<i>N. leporinus</i>	<i>M. velifer</i>	<i>M. keaysii</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. capaccinii</i>
<i>M. vivesi</i>	0.00002	0.00002	0.00002	0.00002	0.00002
<i>N. leporinus</i>		0.00002	0.00002	0.00002	0.00002
<i>M. velifer</i>			0.03299	0.000028	0.00002
<i>M. keaysii</i>				0.04193	0.000267
<i>M. daubentonii</i>					0.65379

Tabla 2.5. Resultados de la prueba post-hoc, Tukey HSD para la comparación del ángulo de elevación del cóndilo (MAT) entre seis especies de murciélagos. Los valores corresponden al valor de P para cada comparación.

Especie	<i>N. leporinus</i>	<i>M. velifer</i>	<i>M. keaysii</i>	<i>M. daubentonii</i>	<i>M. capaccinii</i>
<i>M. vivesi</i>	0.00002	0.00002	0.00002	0.00002	0.01191
<i>N. leporinus</i>		0.00002	0.00002	0.00002	0.00002
<i>M. velifer</i>			0.99999	1	0.04468
<i>M. keaysii</i>				1	0.05761
<i>M. daubentonii</i>					0.14974

M. vivesi presentó valores intermedios de los promedios de los ángulos MAT y mandibular (figura 2.10) y *N. leporinus* presentó los valores más altos. El promedio de los ángulos fue significativamente diferente entre *N. leporinus* y el resto de las especies.

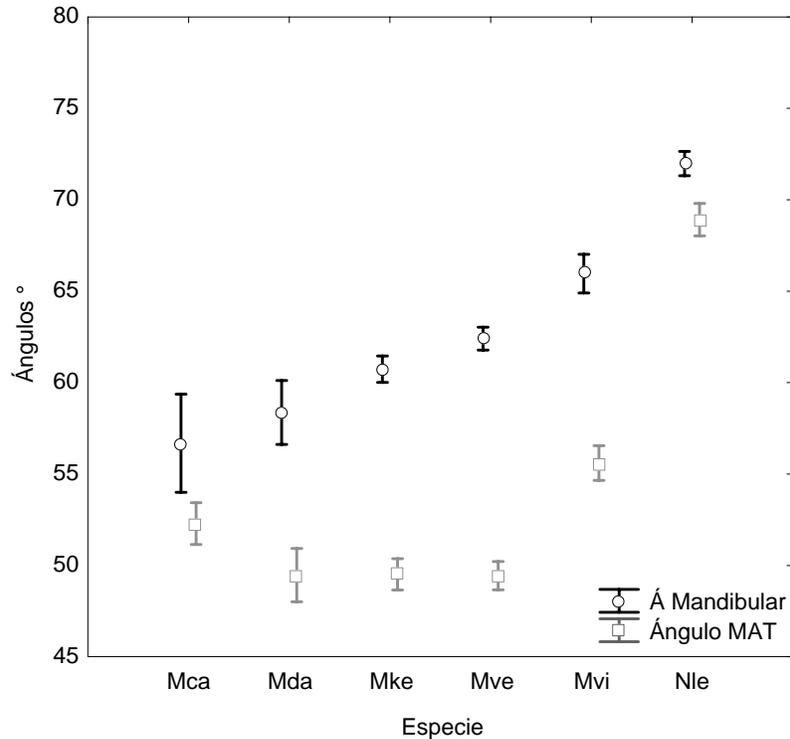


Figura 2.10. Valores promedio para el ángulo mandibular y el ángulo MAT de cada especie. Las barras denotan la desviación estándar para cada grupo de datos. Mca: *M. capaccinii*, Mda: *M. daubentonii*, Mke: *M. keaysi*, Mve: *M. velifer*, Mvi: *M. vivesi*, Nle: *N. leporinus*.

Los análisis exploratorios mostraron una separación entre *N. leporinus* y el resto de las especies (Figura 2.11), mientras que *M. vivesi*, aunque se separó de la mayoría, se sobrelapó con *M. velifer*. Las cargas están distribuidas entre la mayoría de las variables, sin embargo las de mayor contribución fueron el ancho maxilar (M3B), el origen y la inserción del músculo temporal, la inserción del músculo masetero, la profundidad de la fosa masetérica y el ancho del dentario (Figura 2.12).

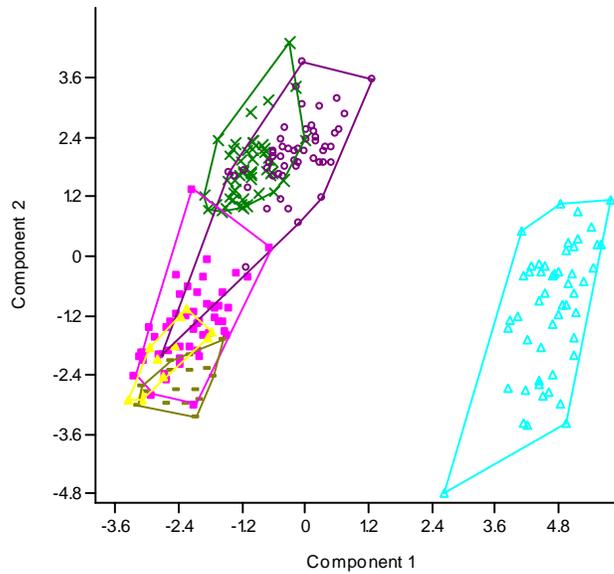


Figura 2.11. Análisis de componentes principales que muestra la separación entre las especies en el espacio multivariado. La varianza explicada por los 2 primeros componentes (PC1 51.33 % y PC2 % 26.91) representa aproximadamente el 78 % de la variación. *M. keaysi* ■, *M. daubentonii* ■, *M. capaccinii* ▲, *M. velifer* ○, *M. vivesi* × *N. leporinus* ▲

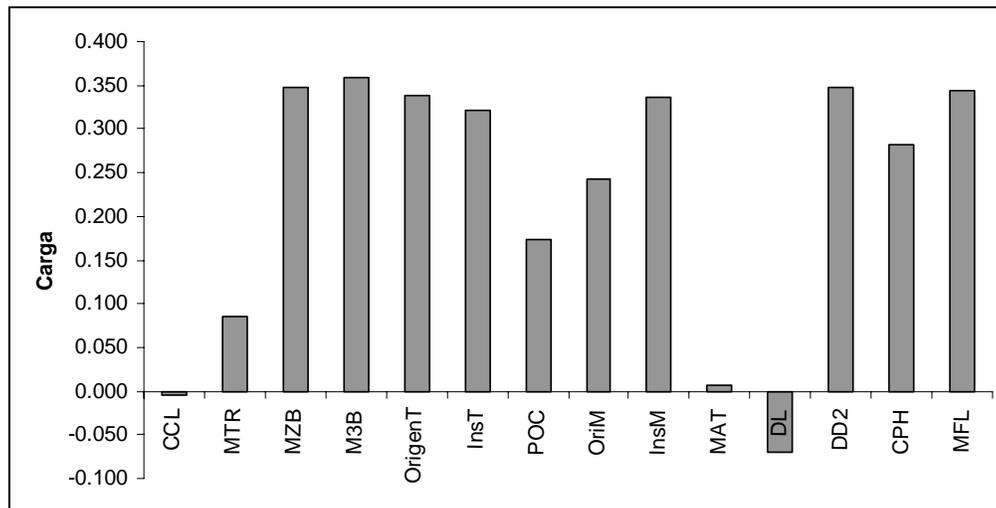


Figura 2.12. Cargas o contribución de las variables morfométricas consideradas a la separación entre los grupos, según el PCA. Las variables están definidas en la Tabla 2.2.

Los resultados de los análisis morfométricos indican que, aunque *M. vivesi* conserva la forma típica de las especies de *Myotis*, presenta variación morfológica en regiones de relevancia funcional para el desempeño de los músculos de la masticación. Se encontraron diferencias en el origen y la inserción del músculo temporal y cambios en los ángulos MAT y mandibular, que pueden reflejar cambios en la dirección del músculo.

2. 3.2 Desempeño muscular

Antes de transformar los datos para obtener la fuerza de presión de mordida se hicieron comparaciones entre las láminas utilizadas, una de ellas con un recubrimiento de aluminio y otra sin recubrimiento. Para probar diferencias entre las lecturas tomadas con cada placa se realizó primero una prueba de normalidad a cada conjunto de datos y se encontró que no presentan distribución normal (con recubrimiento $N=8$ $W=0.7845$ $p=0.0286$; sin recubrimiento $N=8$ $W=0.7907$ $p=0.0331$). No se encontraron diferencias significativas entre las lecturas de las placas (Kruskal-Wallis prueba de medias $H=0.102$ $p=0.7494$). Esto concuerda con lo reportado por Freeman y Lemen (2008), quienes utilizaron diferentes tipos de recubrimiento para las celdas y no obtuvieron alteraciones en las mediciones.

Al realizar la regresión entre la fuerza aplicada en Newtons (N) a la celda de carga y la resistencia obtenida, se encontró que la relación entre las variables es una potencia. Al realizar la linearización de esta relación, se extrapolaron los datos de fuerza, partiendo de la resistencia obtenida en campo (Figura 2.13). Se encontró

que *M. vivesi* exhibió un intervalo de presión entre 1 y 19 N, con un promedio de 10.37 (\pm 5.39), mayor al reportado para otros *Myotis* de menor talla por Aguirre *et al.* (2002), quienes encontraron una relación significativa entre el tamaño y la fuerza (Figura 2.14).

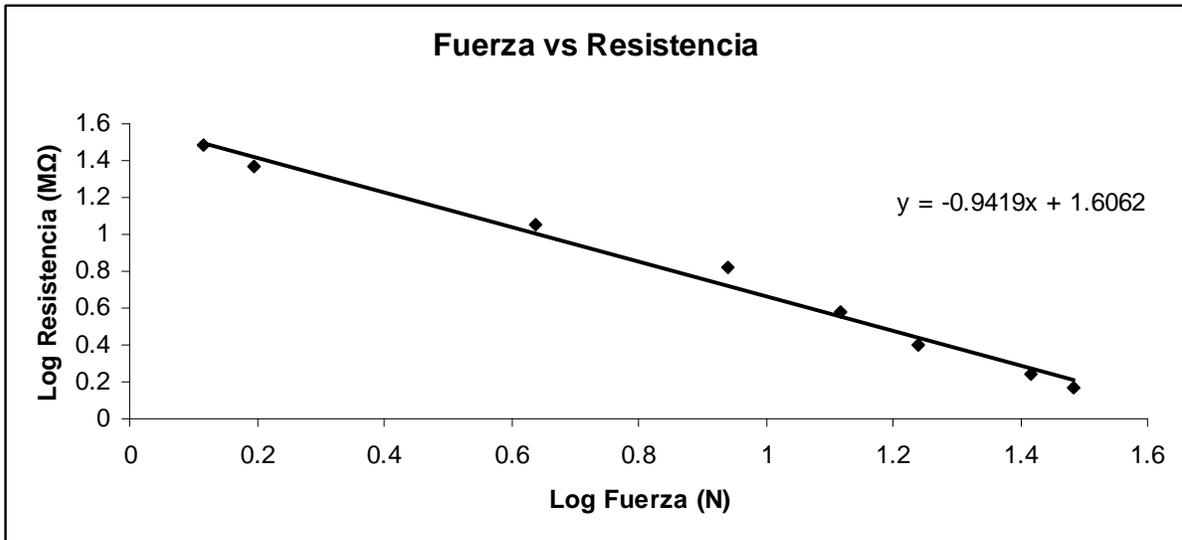


Figura 2.13. Gráfico de Fuerza versus Resistencia a partir de la Ecuación para la función linearizada. Mediante esta ecuación se extrapolaron los valores de fuerza de mordida a partir de los datos de resistencia de la mordida, obtenidos usando el Flexiforce. Los puntos corresponden a pesos conocidos aplicados a la zona sensible.

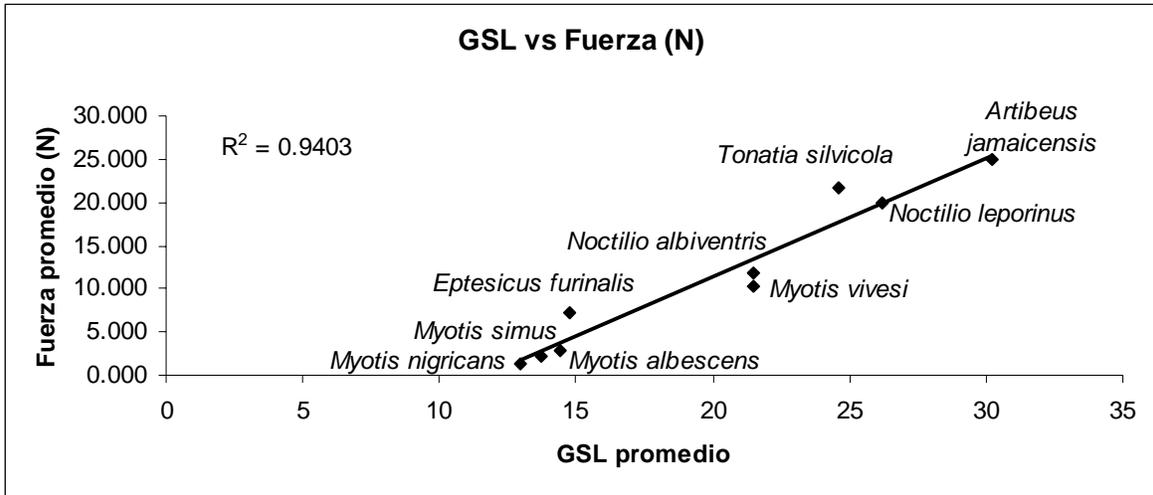


Figura 2.14. Regresión lineal entre el estimador de tamaño, la longitud mayor del cráneo (GSL) y la fuerza promedio para varias especies de murciélagos. En la gráfica se muestra la posición de *M. vivesi*. Los datos para las demás especies fueron tomados de Aguirre *et al.* (2002).

La recta de regresión presenta un buen ajuste de los datos de fuerza para la mayoría de las especies. El promedio de fuerza obtenido para *M. vivesi* muestra una pequeña desviación de la recta; aunque éste presenta un longitud craneal promedio similar al de *N. albiventris*, la fuerza promedio es ligeramente menor.

III. VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LA MANDÍBULA

3.1 LA FUNCIÓN MANDIBULAR

La mandíbula juega un papel crucial en el desempeño en la dieta. En ella no solo se encuentra la dentición, que ejerce directamente resistencia a las propiedades físicas del alimento, sino también los sitios de inserción de los músculos masticatorios (Turnbull, 1970; Nogueira *et al.*, 2005). Como consecuencia, algunos rasgos morfológicos reflejan la posición de los músculos, como son la desviación del proceso angular y la posición de los procesos coronoide y condilar (Matthew, 1920; Emerson y Radinsky, 1980; Freeman, 1998; Dumont y Herrel, 2003). Los procesos son importantes porque constituyen no solo los sitios de inserción muscular sino también los brazos de los músculos temporal y masetero, que son representados por las distancias entre ellos (Emerson y Radinsky, 1980; Freeman, 1998; Nogueira *et al.*, 2005).

El brazo de un músculo es la distancia entre el punto de articulación mandibular y la línea de acción de la fuerza, siendo perpendicular a ésta, por lo cual refleja la dirección del músculo (Emerson y Radinsky, 1980). La capacidad del músculo para vencer la resistencia del alimento depende de la fuerza que pueda ejercer, es decir el esfuerzo, el cual puede disminuir si cambia la posición o el brazo del músculo (Herring y Herring, 1974; Dumont *et al.*, 2009). De acuerdo a esto, la

variación en los procesos indica cambios en el brazo de los músculos y, por lo tanto, en la fuerza producida (Nogueira *et al.*, 2009).

En los murciélagos la forma de la mandíbula ha sido asociada a un tipo de dieta particular. Las mandíbulas gruesas y cortas, en conjunto con el rostro, son características de especies con grandes fuerzas de mordida que consumen generalmente presas duras (Freeman, 1981; 1988). El grosor del dentario permite estimar la resistencia al doblamiento de la estructura, que es un indicador de la capacidad de procesar alimentos duros (Emerson y Radinsky 1980; Radinsky, 1981, Dumont y Nicolay 2006). En este grupo el cráneo presenta zonas de inserción muscular más desarrolladas (Dumont, 1999; Nogueira *et al.*, 2005).

La variación en la posición de los músculos refleja cambios en la capacidad de apertura mandibular (Herring y Herring, 1974; Dumont *et al.*, 2009). Las diferencias entre especies de murciélagos en estas características se traducen en diferencias en el tipo de forrajeo (Reduker 1983, Dumont *et al.*, 2009; Nogueira, Peracchi y Monteiro, 2009). En el caso de la especie piscívora *Noctilio leporinus*, algunas características en la mandíbula, como el abombamiento lateral del proceso angular, los bajos procesos coronoides, y la alta razón origen/inserción del músculo temporal, sugieren una amplia y eficiente mordida para desgarrar las presas (Freeman 1988).

Se consideraron estos rasgos como indicadores de cambios asociados a la dieta para evaluar la variación morfológica de la mandíbula y poner a prueba las

hipótesis planteadas anteriormente. Se estudio la variación en *M. vivesi* y posibles paralelismos morfológicos entre las especies piscívoras, analizando la morfología de la mandíbula en conjunto. Para ello se implementó la morfometría geométrica, que permitió señalar y describir cambios en las regiones involucradas en el funcionamiento de los músculos.

3. 2. METODOLOGÍA

Considerando algunos rasgos determinantes en el desempeño de los músculos, propuestos anteriormente, se usó morfometría geométrica para identificar paralelismos a nivel mandibular entre las especies piscívoras. Además se evaluó la variación de estas características en conjunto entre las especies. Para ésto, se utilizaron las fotografías de las mandíbulas en vista lateral derecha de los especímenes y se ubicaron cinco puntos anatómicos de referencia (PAR) en los procesos y la posición de la fila dental y 21 semi puntos anatómicos de referencia para evaluar la variación en el contorno de la estructura (figura 3.1). Los puntos anatómicos de referencia (PAR) son reconocibles en todos los individuos y cumplen con el criterio de similitud topológica. Estos PAR son de tipo I y II; los primeros son de mayor precisión en su ubicación y corresponden a uniones de suturas y alvéolos dentales, mientras que los segundos corresponden a los extremos cóncavos o convexos de procesos o curvaturas (Bookstein 1991, Rohlf y Marcus 1993).

Los “semipuntos anatómicos de referencia” son aquellos cuya ubicación no es precisa y por lo tanto no garantizan la similitud topológica; su posición se analiza respecto a los PAR (Bookstein *et al.* 1985, Rohlf y Marcus 1993). Para aumentar la precisión en su ubicación se usó un abanico entre el borde del proceso angular (PAR 1), el extremo anterior de la fosa masetérica y el proceso coronoide (PAR 10), usando radios equidistantes para ubicar 10 semipuntos anatómicos de referencia. Además se usó un peine entre los PAR 1 y 14 para poner semilandmarks en el borde inferior del ramus mandibular. Para este procedimiento se usó el programa MakeFan 6 (Sheets *et al.*, 2002).

Estos puntos fueron ubicados considerando la posición de los músculos masticatorios. Algunos puntos se ubicaron en el proceso coronoide, que es el sitio de inserción de la porción superficial del músculo temporal y, alrededor del proceso condilar. La distancia entre estos procesos se considera el brazo del músculo temporal (Emerson y Radinsky 1980, Nogueira *et al.*, 2005). Así mismo se incluyeron puntos en el proceso angular, que es uno de los puntos de origen del músculo masetero (Turnbull, 1970).

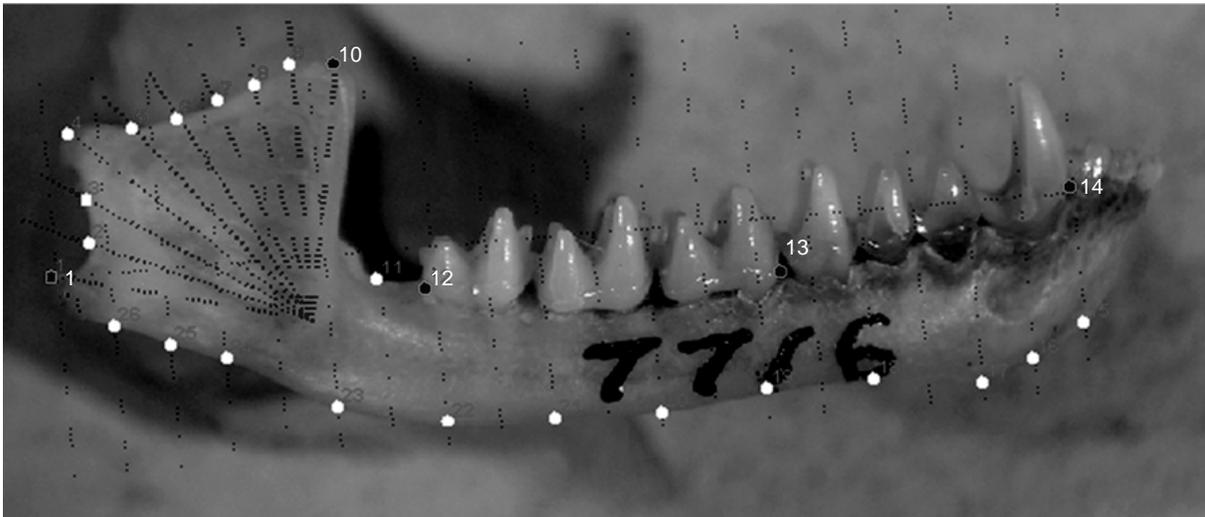


Figura 3.1. Mandíbula de *M. vivesi* y los puntos anatómicos de referencia (PAR). Se presentan en negro y en blanco los semi PAR. Los abanicos y peines se presentan en líneas punteadas.

De la ubicación de los PAR y los semi PAR sobre cada fotografía de la mandíbula, se obtuvieron las configuraciones geométricas como coordenadas en un plano bidimensional y se depuró la matriz de datos. Para eliminar la variación no biológica contenida en los datos de la matriz se realizó el Análisis Generalizado Procrustes (AGP). Este consistió en la superposición de las configuraciones geométricas por sus centroides (centros de gravedad de cada estructura), las cuales se ajustaron a un tamaño único y se rotaron hasta obtener el mayor ajuste entre los puntos de acuerdo con el criterio de los mínimos cuadrados. De esta manera se eliminó el efecto del tamaño, la posición y la escala y, se obtuvo la variación de origen biológico depurada (Klingenberg 2002).

Las distancias entre los PAR en una conformación y los PAR correspondientes en la configuración consenso después del ajuste por el AGP, describen la variación

de cada individuo respecto al consenso en un espacio multidimensional, el espacio Curvo de Kendall (De Moraes *et al.*, 2003). Este espacio multidimensional no permite usar las variables de conformación para hacer análisis estadísticos multivariados, por lo cual se proyectaron las configuraciones superpuestas sobre un hiperplano tangente a la configuración consenso. Con ayuda de la función matemática tps (deformación de placas delgadas: “thin plate spline”), fue posible visualizar la deformación de los especímenes respecto a la configuración consenso (Rohlf 1990).

Estas proyecciones sobre el espacio tangente constituyeron la *weight matrix* (componentes no uniformes y componentes uniformes), que son las variables de conformación y que en conjunto contienen toda la información de la variación biológica. Los componentes uniformes correspondieron a los efectos de un estiramiento o compresión de la estructura como un todo en una dirección particular, mientras que los componentes no uniformes representan cambios en regiones localizadas de la estructura (Rohlf, 1990; Zelditch *et al.*, 2004). El AGP y la obtención de la *weight matrix* se hizo con el programa Tps Relw (Rohlf, 2005). A partir de esta matriz se realizaron los análisis exploratorios para comparar la variación morfológica entre los sexos y las especies. De este procedimiento también se obtuvieron las distancias procrustes, que corresponden a la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas entre los PAR homólogos y son usadas para probar el efecto del tamaño sobre la conformación (Zelditch *et al.*, 2004).

Para visualizar la separación entre los grupos comparados se hicieron análisis multivariados. Primero un análisis exploratorio llamado análisis de *Relative Warps* (RW) (equivalente al análisis de componentes principales pero usando las variables de conformación) en el programa tpsRelw (Rholff 2005). Posteriormente se realizó el Análisis Canónico de Variables (CVA) para comparar por pares la separación entre las conformaciones de los sexos y las especies a partir de las distancias de Mahalanobis, en el programa STATISTICA (Statsoft 2007). Debido a que los ejes canónicos permiten maximizar la variación, fue posible determinar qué tan alejados están los grupos en el espacio multivariado. Se graficó esta separación y se evaluó cuales ejes fueron estadísticamente significativos mediante una MANOVA, usando el programa CVAgen6o (Sheets 2002).

A partir de los relative warps se obtuvieron los promedios para cada especie y, con ayuda de la función TPS, la deformación para las conformaciones de cada especie respecto a una configuración consenso. La deformación de las especies piscívoras con respecto a las insectívoras fue visualizada mediante el programa TwoGroup6h (Sheets 2000). Además se evaluaron las diferencias entre éstos usando una prueba F y un bootstrap para las distancias entre las medias de cada grupo.

De cada configuración geométrica se obtuvo también un estimador isométrico de tamaño llamado “tamaño centroide”, definido como la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas entre cada PAR individual y su centroide (Bookstein 1991), que permitió analizar la variación del tamaño entre los grupos comparados. Además, éste fue usado para evaluar el efecto del tamaño sobre la variación en la

conformación, es decir el efecto alométrico. Este fue probado con la regresión multivariada de las distancias procrustes y el logaritmo del tamaño centroide. Para probar la significancia de la regresión se usó el estimador Wilk's Lambda y se calculó el porcentaje de varianza no explicada por el tamaño a partir de las distancias observadas y esperadas (Zelditch *et al.* 2004). Estos análisis se realizaron usando en el programa TpsReg (Rohlf 2005).

3. 3 RESULTADOS

3.3.1 Dimorfismo sexual

Para la mayoría de las especies no se encontró dimorfismo sexual. No hubo diferencias significativas en el tamaño centroide entre los sexos de las especies del género *Myotis* consideradas en este estudio. En contraste, *N. leporinus* presentó diferencias significativas entre los sexos en cuanto al tamaño centroide de la mandíbula (Tabla 3.1). El dimorfismo sexual en tamaño se mantuvo también para la conformación en esta especie.

A partir de la *weight matrix* obtenida después de proyectar todas las conformaciones a un plano tangente, se probaron diferencias en conformación para los sexos. Para esto se realizaron análisis discriminantes entre los sexos y se encontró dimorfismo sexual en *N. leporinus* y *M. keaysi* (Tabla 3.2). El dimorfismo sexual puede enmascarar la variación entre poblaciones de diferentes especies. Por esta razón los análisis de morfometría geométrica fueron efectuados

separando los machos de las hembras. Debido al tamaño de la muestra estas distancias no pudieron probarse para *M. daubentonii* y *M. capaccinii*.

Tabla 3.1. Resultados de la prueba de normalidad y diferencia entre medias.

Especie	Normalidad (<i>shapiro wilk</i>)		Diferencias tamaño (p)*
	Hembras	Machos	
<i>M. keaysi</i>	W=0.97 p=0.60	W=0.92 p=0.15	t=0.2261 p=0.822
<i>M. capaccinii</i>	W=0.86 p=0.26	W=0.98 p=0.98	t=1.5385 p=0.1583
<i>M. daudentonii</i>	w=0.9361 p=0.4497	w=0.72p=0.023	H=0.9412 p=0.332
<i>M velifer</i>	w=0.77 p=7.5 E-5	W=0.96 p=0.42	H=1.687 p=0.194
<i>M vivesi</i>	W=0.9 p=0.03	W=0.95 p=0.31	H=0.1459 p=0.7025
<i>N leporinus</i>	w=0.95 p=0.36	w=0.94 p=0.19	t=-6.75 p=1.9 E-8

* Cuando se encontró normalidad se uso la prueba de t de Student y en el caso contrario se uso la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Tabla 3.2. Distancia de Mahalanobis obtenida a partir de los análisis discriminantes entre los sexos de cada una de las especies.

Especie	Distancia de Mahalanobis (D ²)	Valor de Wilks λ	P
<i>M. keaysi</i> ♂ y ♀	13.85	0.0204	*0.024
<i>M. velifer</i> ♂ y ♀	6.73	0.0782	0.573
<i>M. vivesi</i> ♂ y ♀	6.51	0.0586	0.3573
<i>N. leporinus</i> ♂ y ♀	9.37	0.0418	*<0.0001

Las distancias fueron estadísticamente probadas usando una prueba de Wilks λ,

(*) distancia significativa.

3.3.2 Variación Interespecífica

Después de separar los sexos se visualizaron diferencias entre las especies mediante el análisis de componentes principales (*Relative Warps*). Al comparar los promedios de los dos primeros RW, que explican en promedio el 80% de la variación (Tabla 3.3), se encontró que *N. leporinus* fue la especie más distante de acuerdo al primer RW y *M. vivesi* la más distante de acuerdo al segundo RW. Hubo una separación entre las especies piscívoras y el resto de las especies para los machos, sin embargo para las hembras hubo solapamiento entre *M. keaysi* y *M. vivesi*, de acuerdo al primer RW (Figura 3.2 y 3.3).

Tabla 3.3. Valores y porcentaje de variación explicado por cada RW.

N° RW	% Variación (♀)	% Acumulado	% Variación (♂)	% Acumulado
1	70.28%	70.28%	71.09%	71.09%
2	9.89%	80.17%	9.80%	80.89%
3	4.87%	85.04%	4.44%	85.34%
4	4.07%	89.10%	3.57%	88.91%
5	2.25%	91.35%	2.66%	91.57%
6	1.96%	93.32%	1.47%	93.04%
7	1.20%	94.52%	1.15%	94.19%
8	0.92%	95.44%	1.00%	95.19%
9	0.81%	96.24%	0.89%	96.07%
10	0.70%	96.95%	0.69%	96.76%

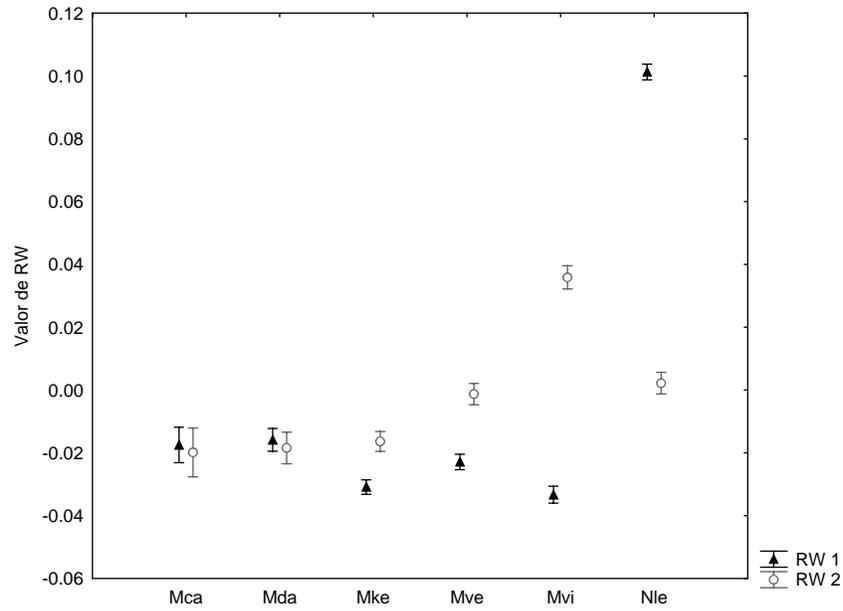


Figura 3.2. Valores promedio para las hembras en el RW 1 y 2. Las barras denotan el intervalo de confianza de 0.95. Mca: *M. capaccinii*, Mda: *M. daubentonii*, Mke: *M. keaysi*, Mve: *M. velifer*, Mvi: *M. vivesi* y Nle: *N. leporinus*.

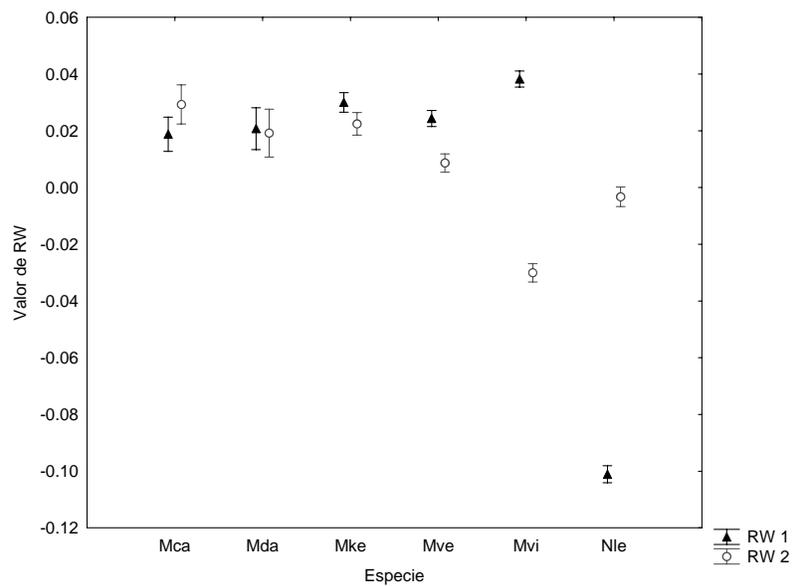


Figura 3.3. Valores promedio para los machos en el RW 1 y 2. Las barras denotan el intervalo de confianza de 0.95. Mca: *M. capaccinii*, Mda: *M. daubentonii*, Mke: *M. keaysi*, Mve: *M. velifer*, Mvi: *M. vivesi* y Nle: *N. leporinus*.

EL análisis de componentes principales mostró una separación de las especies piscívoras tanto en machos como en hembras (Figura 3.4 y Figura 3.5). Estas gráficas muestran que *M. vivesi* se separa de sus congéneres. Sin embargo *M. vivesi* sigue estando cerca de éstos en un espacio morfológico considerando el RW 1.

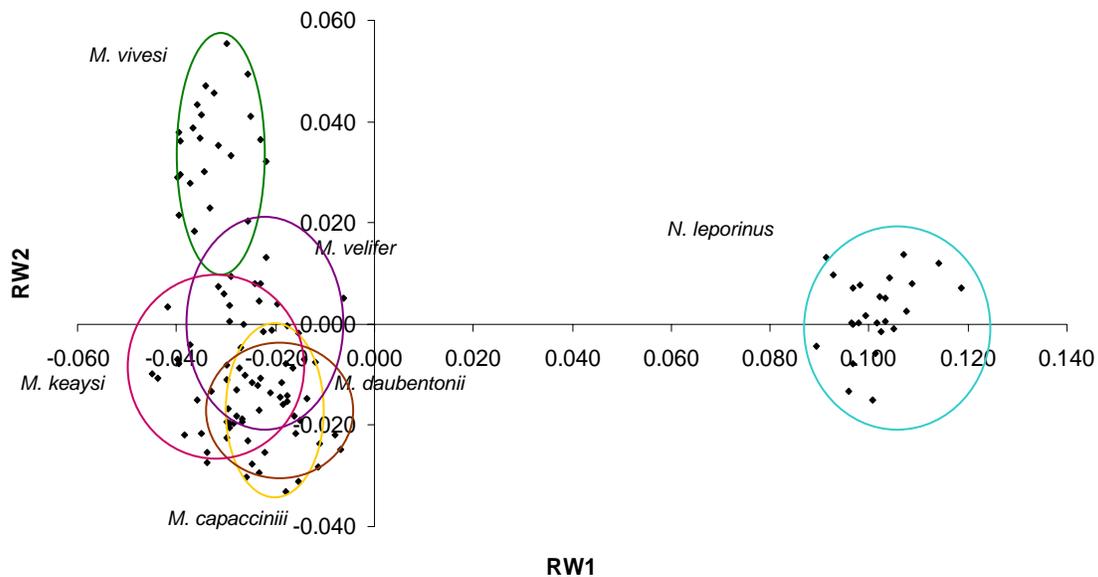


Figura 3.4. Diferencias en la conformación entre las hembras de las diferentes especies de murciélagos. Fueron visualizadas a partir del análisis de componentes principales (2 primeros RW).

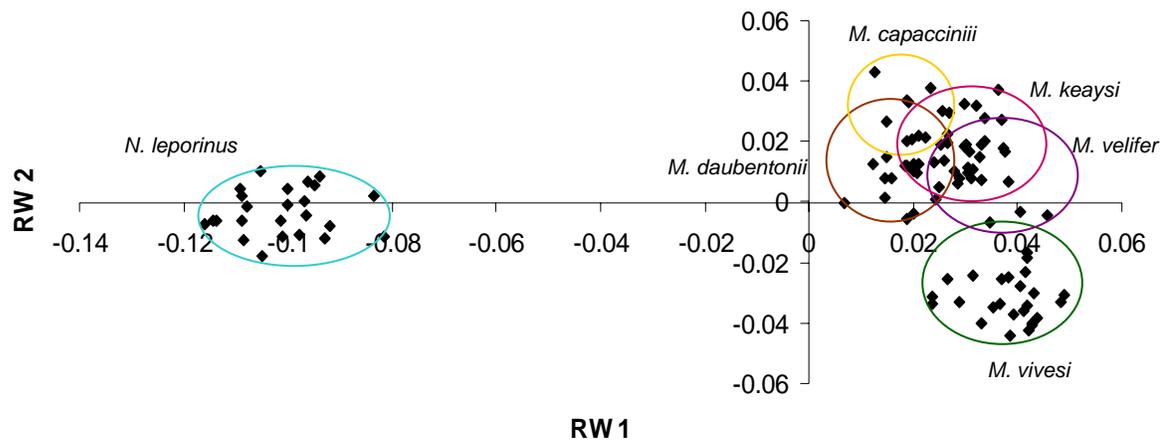


Figura 3.5. Diferencias en la conformación entre los machos de las diferentes especies de murciélagos visualizadas a partir de un análisis de componentes principales (2 primeros relative warps).

Al revisar la desviación de cada PAR (Tabla 3.4) y graficar los vectores de desplazamiento para cada PAR (Figura 3.6), se halló que los de mayor variación entre las especies correspondieron a la región del proceso coronoide y el proceso angular. Debido a que el proceso coronoide y el proceso angular son sitios de origen de los músculos masticatorios (Turnbull 1970), la variación en estos sitios indica variación en la posición de los músculos temporal y masetero.

Tabla 3.4. Desviación de cada PAR. Indica la contribución a la discriminación entre las especies.

PAR	Desviación estándar	Desviación estándar
	(♀)	(♂)
1	0.0099	0.01137
2	0.0244	0.02851
3	0.01305	0.0163
4	0.00441	0.0057
5	0.0271	0.02731
6	0.06105	0.06251
7	*0.08272	0.09162
8	*0.12466	0.13213
9	*0.14392	0.15748
10	0.03209	0.0387
11	0.0048	0.00573
12	0.0046	0.00539
13	0.00024	0.00029
14	0.00032	0.0005
15	0.005	0.00664
16	0.03271	0.03629
17	0.03113	0.03167
18	0.00647	0.00687
19	0.00329	0.00363
20	0.00288	0.00324
21	0.00267	0.00306
22	0.00229	0.00267

23	0.00328	0.00338
24	0.04066	0.03792
25	*0.21612	0.17944
26	*0.12024	0.10167

(*) Mayores desviaciones observadas.

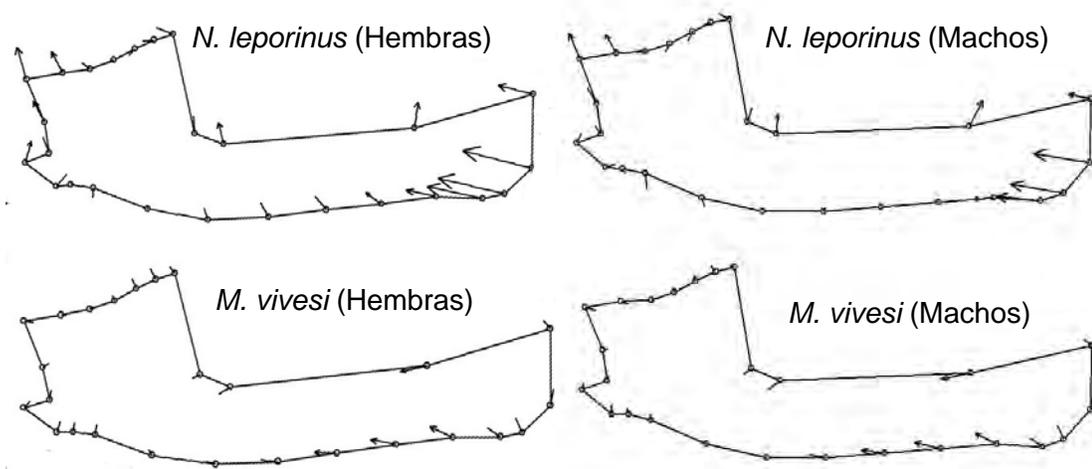


Figura 3.6. Vectores del desplazamiento de los PAR de las especies piscívora respecto a una configuración consenso entre las especies insectívoras y piscívoras facultativas. Estos fueron separados en hembras (Izquierda) y machos (derecha). Los vectores fueron calculados del promedio de los dos primeros RW para cada especie (programa TpsRelw).

Se obtuvo la deformación de cada especie piscívora respecto a una configuración consenso entre las especies insectívoras y piscívoras facultativas, ya que éstas se solaparon en su morfología. Se encontró que *M. vivesi* varió poco respecto a sus congéneres. Sin embargo esta especie tiende a presentar mandíbulas más

estrechas, y cambios en la forma del proceso coronoide y el proceso angular, que fue más delgado (figuras 3.7 y 3.8).

Hubo diferencias significativas entre los consensos de las especies piscívoras respecto a las especies insectívoras. Las diferencias fueron significativas entre las distancias a partir de una prueba de F de Goodall entre el consenso de los insectívoros y *M. vivesi* (Hembras: $F= 59.58$, grados de libertad= 48, 4464, distancia entre medias= 0.05, $p= 0.00$. Machos: $F= 36.6$, grados de libertad= 48, 3840 distancia entre medias= 0.0372, $p= 0.01$). Los resultados fueron similares para *N. leporinus* respecto al consenso de las especies insectívoras (Hembras: $F= 434.26$, grados de libertad= 48, 4608, distancia entre medias= 0.1299, $p= 0.01$. Machos: $F= 228.98$, grados de libertad= 48, 3696, distancia entre medias= 0.1031, $p= 0.00001$).

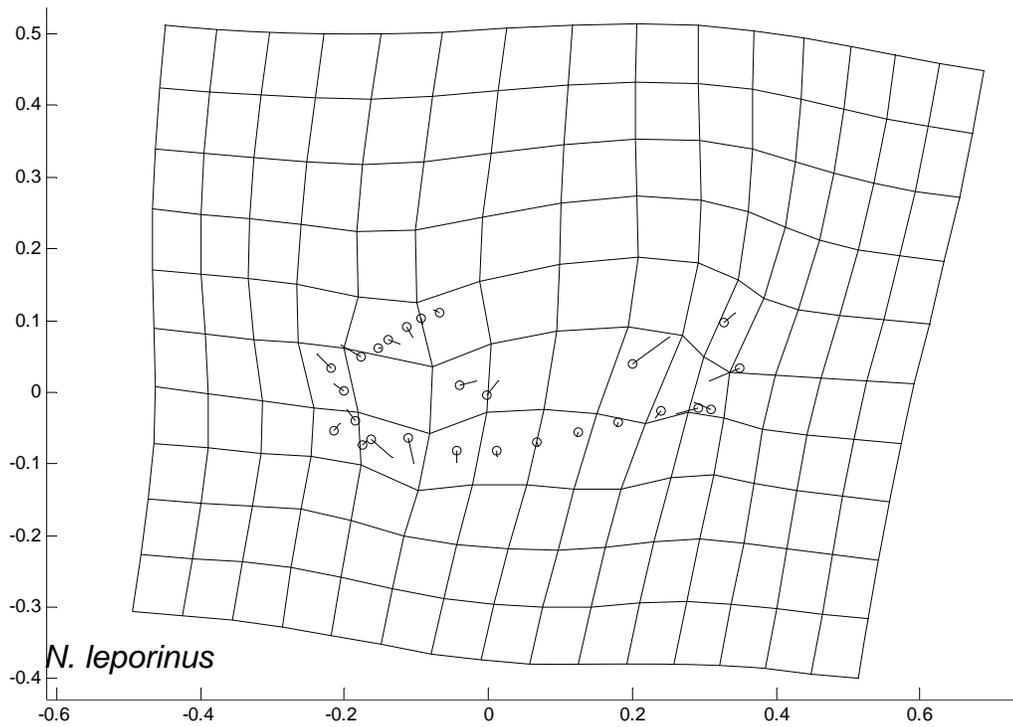
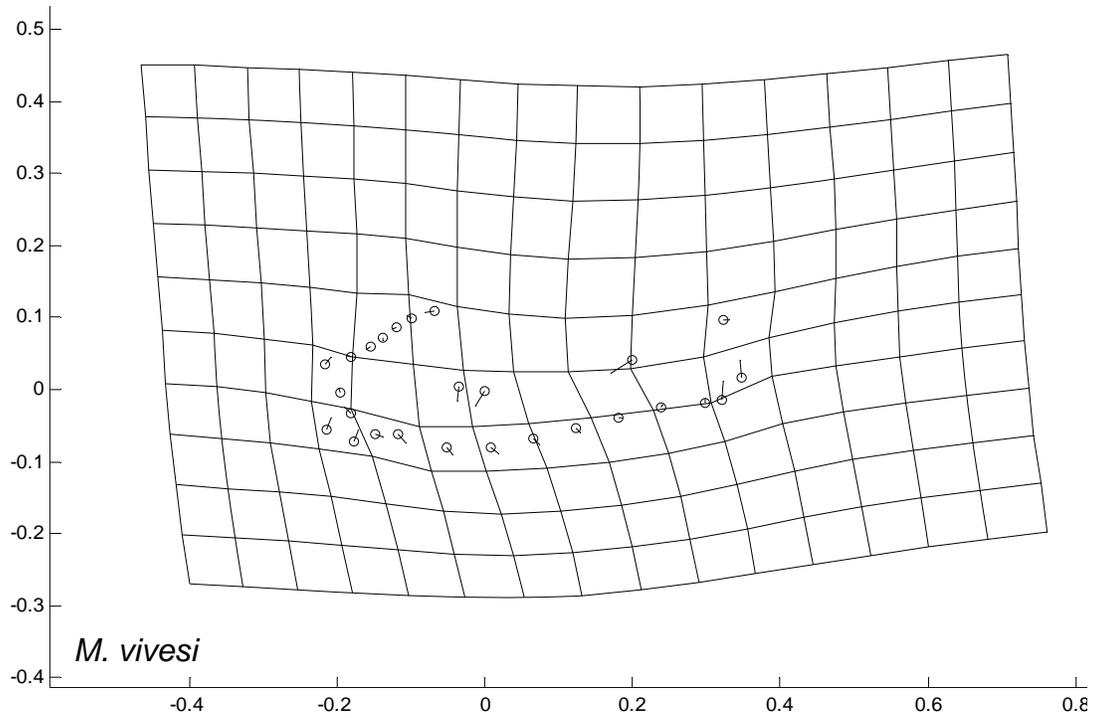


Figura 3.7. Deformación del consenso de cada especie piscívora respecto a un consenso entre las hembras de especies insectívoras y piscívoras facultativas. Los vectores muestran la dirección de la deformación (Programa TwoGroups).

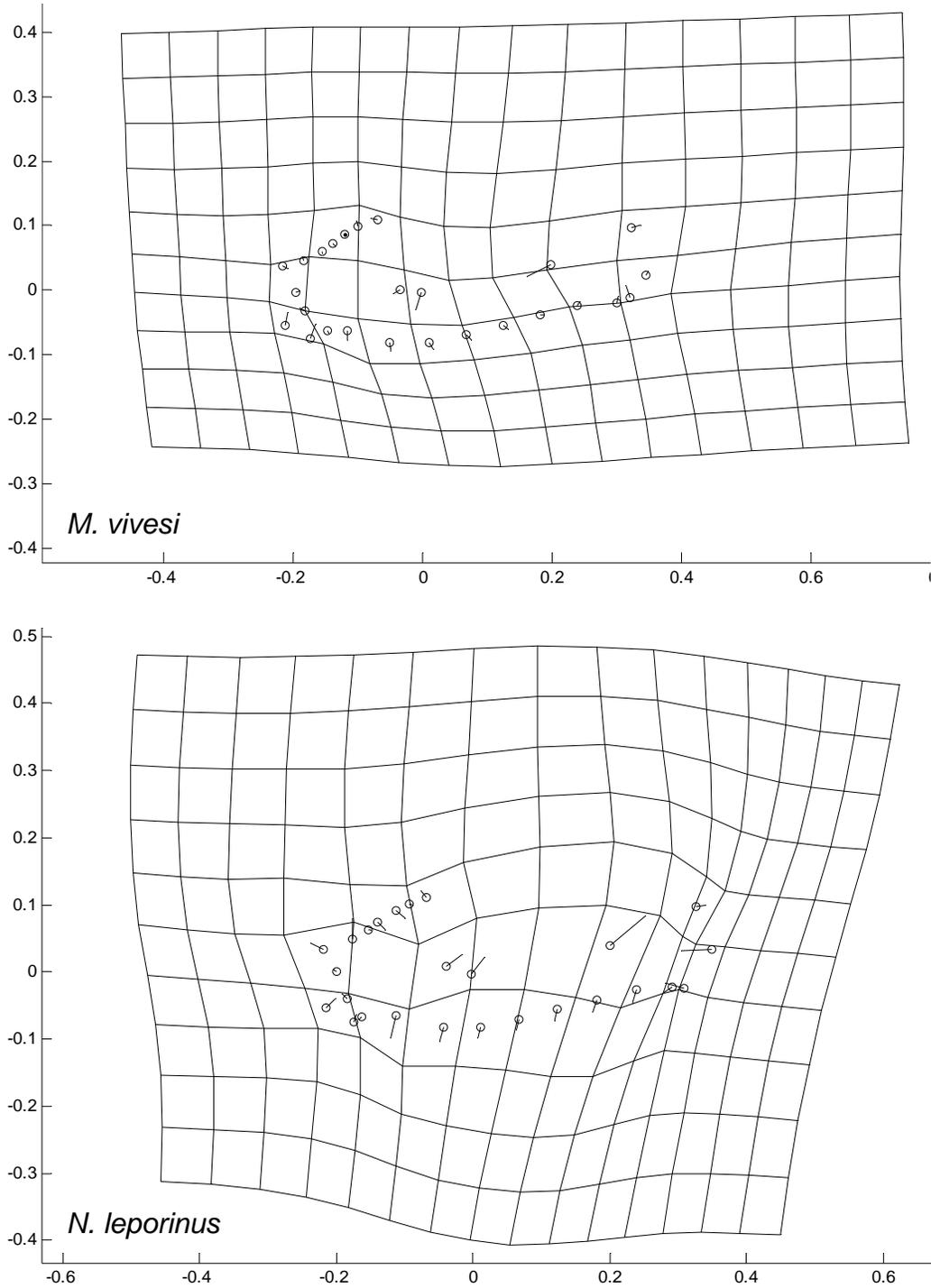


Figura 3.8. Deformación del consenso de cada especie piscívora respecto a una conformación consenso entre los machos de las especies insectívoras y piscívoras facultativas. Los vectores muestran la dirección de la deformación (programa Two Groups).

A partir de la *weight matrix* se probaron diferencias en conformación entre las especies usando análisis discriminantes. Los resultados de los análisis mostraron una separación de tres grupos: *N. leporinus*, *M. vivesi* y el resto de las especies (Figura 3.9). Los resultados del análisis revelaron que la menor distancia se dio entre *M. capaccinii* y *M. daubentonii*, y entre *M. daubentonii* y *M. keaysi*. Sin embargo todas las distancias entre las especies fueron significativas (Tabla 3.5 y 3.6). Se efectuó además una MANOVA para los ejes canónicos del CVA y se encontraron diferencias significativas en los 5 primeros ejes (Tabla 3.7).

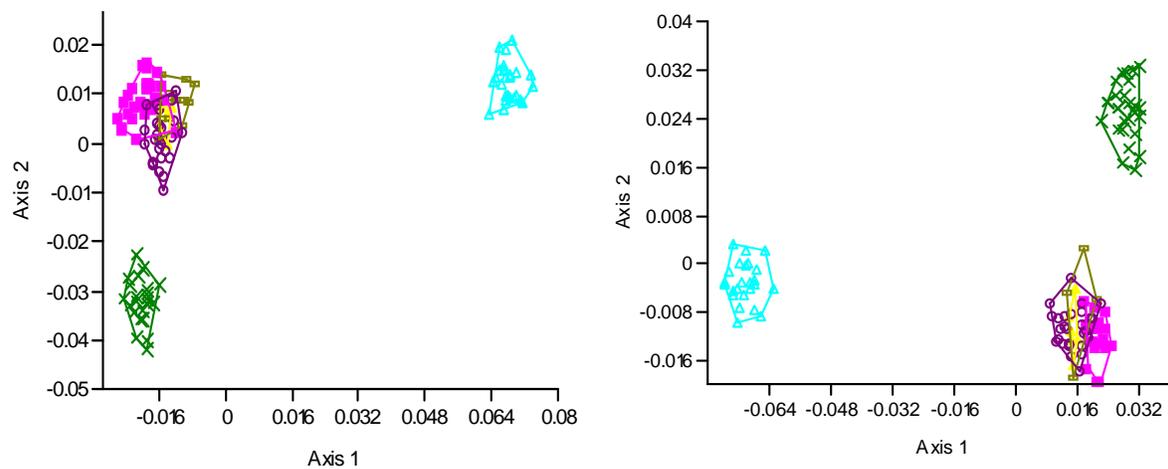


Figura 3.9. Diferencias en la conformación entre las hembras (izquierda) y machos (derecha) de las diferentes especies, soportadas por el CVA. *M. vivesi* se separó de las otras especies. *M. keaysi* ■, *M. daubentonii* ■, *M. capaccinii* ▲, *M. velifer* ○, *M. vivesi* x *N. leporinus* △

Tabla 3.5 Distancia de Mahalanobis (D^2) obtenida a partir de los análisis discriminantes entre las hembras de las especies.

	<i>M daubentonii</i>	<i>M keaysi</i>	<i>M velifer</i>	<i>M vivesi</i>	<i>N leporinus</i>
<i>M cappacinii</i>	*58.395 (0.0002)	108.841 (<0.0001)	141.289 (<0.0001)	188.535 (<0.0001)	2477.719 (<0.0001)
<i>M daubentonii</i>		61.432 (<0.0001)	74.906 (<0.0001)	162.110 (<0.0001)	2246.698 (<0.0001)
<i>M keaysi</i>			64.180 (<0.0001)	168.065 (<0.0001)	2559.760 (<0.0001)
<i>M velifer</i>				131.809 (<0.0001)	2355.951 (<0.0001)
<i>M vivesi</i>					2479.433 (<0.0001)

*Los números corresponden al valor de (D^2) seguido del valor de P entre paréntesis para cada comparación.

Tabla 3.6 Distancia de Mahalanobis obtenida a partir de los análisis discriminantes entre los machos de las especies.

	<i>M daubentonii</i>	<i>M keaysi</i>	<i>M velifer</i>	<i>M vivesi</i>	<i>N leporinus</i>
<i>M cappacinii</i>	*117.833 (<0.0001)	99.618 (0.00013)	122.570 (<0.0001)	201.366 (<0.0001)	1939.878 (<0.0001)
<i>M daubentonii</i>		78.861 (<0.0001)	157.281 (<0.0001)	221.970 (<0.0001)	1968.149 (<0.0001)
<i>M keaysi</i>			76.752 (<0.0001)	163.301 (<0.0001)	2137.526 (<0.0001)
<i>M velifer</i>				188.362 (<0.0001)	1831.372 (<0.0001)
<i>M vivesi</i>					2362.061 (<0.0001)

*Los números corresponden al valor de (D^2) seguido del valor de P entre paréntesis para cada comparación.

De acuerdo con el análisis discriminante se encontró una separación estadísticamente significativa entre las conformaciones de las especies en ambos sexos. *M. vivesi* se separó del resto de los *Myotis* y de *N. leporinus*. Las distancias de Mahalanobis indican que las especies que más se acercaron a *M. vivesi* fueron *M. velifer* y *M. keaysi*, dependiendo del sexo. Esto podría estar asociado al dimorfismo sexual en conformación encontrado para *M. keaysi*.

Tabla 3.7 Resultados del MANOVA para los ejes canónicos generados por el CVA.

*Eje	Hembras			Machos		
	Lambda	Grados de Libertad	P	Lambda	Grados de Libertad	P
Eje 1	0.0003	30	2.2 e-16	0.0003	30	2.2 e-16
Eje 2	0.0156	20	2.2 e-16	0.0133	20	2.2 e-16
Eje 3	0.0911	12	2.2 e-16	0.0997	12	2.2 e-16
Eje 4	0.3276	6	2.2 e-16	0.3475	6	2.2 e-16
Eje 5	0.6719	2	1.7 e-10	0.813	2	3.5e-5

*Los 5 primeros ejes fueron significativos.

Finalmente, se evaluó el efecto del tamaño centroide, es decir el estimador isométrico de tamaño, sobre la variación en la conformación geométrica. Los resultados mostraron que la variación en la forma fue explicada en un bajo porcentaje por el tamaño para ambos sexos. Para las hembras el ajuste de la regresión fue significativo (Wilk's Lambda: 0.044, $F=31.6$ y $p<0.0001$), así como para los machos (Wilk's Lambda: 0.041, $F=21.1$ y $p<0.0001$). El porcentaje de variación no explicado por el tamaño fue de 65.9% para las hembras y 66.39% para los machos.

IV. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

4.1 LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL APARATO MASTICATORIO Y SUS IMPLICACIONES

Al evaluar las características asociadas al desempeño muscular se encontró que aunque *M. vivesi* conserva un diseño morfológico similar a sus congéneres, se diferenció del resto de las especies en algunos caracteres relevantes para el desempeño en la dieta. Estos están relacionados con la longitud de las fibras musculares, y los ángulos de elevación del cóndilo (MAT) y mandibular, lo cual refleja cambios en la orientación de los músculos y la forma mandibular. En cuanto a las proporciones craneales consideradas, la especie mostró una reducción en el ancho maxilar y en el engrosamiento del dentario (DD/DL), y un aumento en la proporción origen/inserción del músculo temporal respecto a la longitud del cráneo. El resto de las proporciones fue similar entre las especies del género *Myotis*, lo que indica la homogeneidad en la forma del cráneo entre ellas.

En el caso del ancho maxilar (M3B/MTR) y el engrosamiento del dentario (DD/DL) respecto a su longitud, *M. vivesi* presentó cambios en comparación con las demás especies. En esta especie el ancho maxilar fue menor de lo esperado en relación con el tamaño del cráneo (GSL) (Figura 9), lo que refleja un alargamiento en las máxilas. En cuanto al engrosamiento del dentario entre las especies del género *Myotis*, la especie contribuye a una relación negativa con el tamaño del cráneo,

exhibiendo proporciones más bajas y por lo tanto, mandíbulas más delgadas (Figura 6).

La elongación craneal, reflejada por estas características, ha sido relacionada a un menor volumen muscular (Freeman 1981). Además representa un conflicto con la fuerza de mordida, puesto que existe una relación negativa entre la fuerza y estas características (Van Cakenberghe *et al.*, 2002). En el caso de *M. vivesi* este rasgo puede ser explicado por el mantenimiento de la forma típica del género, que presenta rostros más largos y mandíbulas más delgadas. *N. leporinus*, que es la especie más grande en este estudio, presenta una morfología contrastante, con rostros más cortos y estrechos.

El volumen del músculo temporal muestra una correlación alta con el tamaño del cráneo. Aunque *M. vivesi* mostró valores más bajos de lo esperado en la regresión (Figura 5), al efectuar la regresión entre las especies de *Myotis* el ajuste fue mayor. Por lo tanto los cambios en el volumen responden a un aumento del tamaño corporal, que se traducen en un aumento de la fuerza de mordida, dado que existe una relación positiva entre la masa muscular y la fuerza producida (Nogueira *et al.*, 2005; Herrel *et al.*, 2008; Nogueira *et al.*, 2009).

Esta especie presenta además un alargamiento de las fibras del músculo temporal, reflejado por la alta proporción origen inserción del músculo (Figura 7), y un aumento en el ángulo de elevación del cóndilo mandibular que refleja cambios en su orientación (Figura 10). Herrel *et al.* (2008) concluyeron que los cambios

evolutivos en la capacidad de mordida están asociados con cambios en la masa relativa del músculo y el alargamiento del cráneo (que genera un alargamiento del músculo temporal). Estas características están presentes en carnívoros que requieren un alto desempeño de la mordida a grandes ángulos de apertura mandibular. De acuerdo a lo anterior los cambios observados en *M. vivesi* indican un aumento en el ángulo de apertura mandibular, que no responde al aumento de tamaño.

Los cambios en el ángulo mandibular pueden estar asociados a cambios en el ángulo origen/inserción del músculo masetero, ya que involucran sitios de inserción del músculo. La extensión a la cual las mandíbulas pueden abrirse sin estirar completamente el masetero superficial aumenta con el incremento en la proporción origen/inserción y el ángulo entre ellos. Los altos valores en una de ellas pueden compensarse con los bajos valores en la otra, por lo que la variación en la posición del músculo puede optimizar la producción de fuerza a amplias mordidas (Herring y Herring, 1974; Dumont *et al.*, 2009). Aunque en *M. vivesi* la proporción origen/inserción del músculo fue similar a sus congéneres, los cambios en la posición del músculo, asociados a la variación en el ángulo mandibular, generan cambios en la capacidad de estiramiento de las fibras y por lo tanto en la capacidad de apertura de la mandíbula. El alargamiento de las fibras del temporal apoya esta sugerencia puesto que contribuye a la apertura mandibular.

La variación observada en los ángulos Mandibular y MAT indica mayor similitud entre las especies insectívoras y piscívoras facultativas, mientras que las especies

piscívoras *N. leporinus* y *M. vivesi* muestran un aumento significativo en ambos ángulos (Figura 10). El ángulo MAT mostró menor variación entre las especies insectívoras y piscívoras facultativas, lo que tiene como consecuencia una orientación similar del músculo temporal, que es corroborada por la similitud en la proporción origen/inserción del músculo en estas especies. Considerando que la razón origen/inserción del músculo masetero está directamente relacionado a la capacidad de apertura mandibular (Nogueira *et al.*, 2005), los resultados sugieren que la capacidad de apertura mandibular podría estar mas relacionada al tipo de alimento consumido.

Al analizar la variación de la mandíbula en conjunto fue posible reconocer que la mayor variación entre las especies se da en la región de los procesos coronoide y angular (Figura 17 y 18). Las deformaciones en los piscívoros respecto al consenso entre las especies insectívoras y piscívoras facultativas (cuya morfología se solapa), revelaron que la tendencia para *N. leporinus* es reducir el proceso angular y elevar el cóndilo mandibular. Aunque *M. vivesi* conserva una forma similar a la de de sus congéneres, se separa gracias a que muestra un proceso coronoide menos agudo. Esto es apoyado por los resultados para la regresión entre la altura del proceso coronoide y la longitud del dentario, donde *M. vivesi* muestra los procesos más bajos.

En los mamíferos los cambios en el proceso coronoide responden a los cambios en el ángulo de elevación del cóndilo e indican una posición más vertical del músculo temporal (Emerson y Radinsky, 1980; Freeman, 1988; Van cakenberghe,

et al., 2002). Debido a que la distancia entre el cóndilo mandibular y el borde del proceso coronoide es considerada el brazo del músculo temporal y el brazo es perpendicular a la línea de acción de la fuerza, los cambios en el ángulo de elevación del cóndilo mandibular (MAT) implican cambios en la dirección del músculo (Radinsky, 1982; Nogueira *et al.*, 2005). A su vez, la orientación del músculo temporal tiene implicaciones para la apertura de la mandíbula debido a que una orientación más vertical de las fibras permite una mayor apertura bucal (Matthew, 1910). En consecuencia, *M. vivesi* puede tener un mayor ángulo de apertura bucal respecto a sus congéneres, lo que además es apoyado por la mayor longitud de las fibras del músculo temporal.

En otras especies de murciélagos se han encontrado cambios a nivel de los músculos de la masticación que pueden ser explicados por cambios en la estrategia alimenticia. Jacobs (2008) estudió la divergencia morfológica de la subespecie insular *Lasiurus cinereus semotus*, comparada con la subespecie continental *Lasiurus cinereus cinereus*. Sus resultados muestran un aumento en la apertura mandibular, el tamaño del músculo masetero y la altura del proceso coronoide en la subespecie insular, lo que podría estar relacionado a los cambios en el tipo de presa consumido ya que ésta incluye insectos duros en su dieta a pesar de una marcada reducción de tamaño. En el caso de *M. vivesi* el aumento en la capacidad de apertura mandibular y el volumen del músculo temporal podría haber permitido la inclusión de presas de diferente tamaño o dureza en su dieta.

Reduker (1983) también analizó diferencias en la morfología relacionada al

funcionamiento de los músculos de la masticación entre *M. evotis* y *M. volans*, especies con diferencias en el tipo de forrajeo. El proceso coronoide es más elevado en *M. evotis*, lo cual refleja una posición más horizontal del músculo temporal, que limita el ángulo de apertura mandibular. Esa posición limita la fuerza de mordida pero es más efectiva a pequeños ángulos de apertura mandibular ya que permite movimientos masticatorios rápidos, lo que asociado a la forma del aparato bucal puede permitirle a esta especie capturar e inmovilizar insectos rápidamente. En el caso de *M. volans* la fuerza aductiva se mantiene a ángulos mayores, lo que le permite amplias mordidas para tomar las presas de sus membranas, puesto que esta especie utiliza el uropatagio para capturar las presas.

En *M. vivesi* la posición del cóndilo respecto al proceso coronoide refleja una dirección más vertical del músculo temporal, comparado con las demás especies de *Myotis* incluidas en este estudio. Esta especie forrajea sobre la superficie del agua y también puede utilizar el uropatagio para capturar las presas (Findley, 1972; Norberg y Rayner, 1987; Altenbach, 1989). Es probable que los cambios en la morfología craneal le permitan tener un mayor ángulo de apertura mandibular y mejorar su desempeño en la captura de presas, como en el caso de *M. volans* (Reduker, 1983). Se ha observado además que en la especie pescadora *N. leporinus* el músculo temporal presenta una posición casi vertical y grandes ángulos de apertura mandibular (Freeman, 1988; Van Cakenberghe *et al.*, 2002), lo que apoya que estos cambios estén asociados al tipo de forrajeo.

Myotis vivesi consume principalmente peces mictófidos y crustáceos misidáceos (Otálora, 2010), los cuales tienen diferentes características físicas respecto a los insectos consumidos por sus parientes continentales. Aunque no han sido documentados los datos de dureza específica para estas presas se conoce que el esfuerzo requerido para deformar estructuras óseas (9 Newtons/cm^2) es mayor al requerido para deformar la cutícula del exoesqueleto de los artrópodos (7.9 Newtons/cm^2) o los crustáceos (1.8 Newtons/cm^2) (Currey, 1970). Así mismo el tamaño de los peces es mayor que el reportado para los insectos consumidos por varias especies de murciélagos, incluidas algunas del género *Myotis* (Wisner, 1976; Aguirre *et al.*, 2003). En el caso de las especies piscívoras facultativas aunque se ha encontrado que consumen peces pequeños (Siemers *et al.*, 2001), no es posible determinar si estos son mayores a los consumidos por *M. vivesi*. Estos cambios en las presas consumidas podrían representar presiones sobre la morfología craneal y la capacidad de mordida de *M. vivesi*.

En esta especie el cambio de hábitat y de dieta respecto a sus parientes continentales pudo haber favorecido modificaciones en el tamaño corporal y en particular del tamaño del cráneo. Estos pudieron tener implicaciones en el desarrollo muscular, la fuerza producida en la mandíbula, y en los cambios de posición de los músculos de la masticación. Además, como se mencionó anteriormente, el estilo de forrajeo en el grupo de especies de *Myotis* que capturan sus presas sobre la superficie del agua también podría requerir una mayor capacidad de apertura mandibular.

A pesar de los cambios encontrados en la morfología craneal de la especie *M. vivesi* no se encontraron características morfológicas paralelas entre *M. vivesi* y *N. leporinus* o con las especies piscívoras facultativas. Por lo tanto se rechaza la hipótesis de que *M. vivesi* presenta características morfológicas craneales paralelas con las especies que incluyen peces en su alimentación. Sin embargo se observó una dirección de cambio común en estas especies a nivel del proceso angular, que podría estar asociada a una expansión del proceso angular presente también en *M. vivesi*.

La expansión del proceso angular ha estado asociada a una mayor fuerza de mordida, ya que aumenta el área de inserción del músculo masetero y, ha sido documentada en algunas especies de carnívoros (Mathew, 1910; Emerson y Radinsky, 1980; Nogueira *et al.*, 2009). En murciélagos el desplazamiento lateral del proceso angular se ha documentado para la especie *N. leporinus*, en la cual se considera un paralelismo con los carnívoros (Freeman, 1988). Los resultados de este estudio mostraron que las especies piscívoras *M. vivesi* y *N. leporinus* presentan una reducción en el área del proceso angular, y es probable que este adelgazamiento esté acompañado por la expansión del proceso para ambas especies.

Se observó además que las especies piscívoras facultativas no muestran una separación morfológica de las especies insectívoras, es probable que el paso de la insectívora a la piscivoría no tenga un gran efecto sobre la morfología del aparato masticatorio. Esto podría deberse a que las condiciones del alimento sean

similares en términos de tamaño (Dumont ,1999), y/o a una radiación reciente de la insectívora a la piscívora (Slaughter, 1970; Lewis-Oritt *et al.*, 2001).

Algunos estudios han encontrado una baja diferenciación craneal entre especies especialistas en alimentos duros y blandos en diferentes grupos de murciélagos insectívoros y frugívoros (VanCakenberghe *et al.*, 2002; Nogueira, Peracchi y Monteiro, 2009). Es probable que con cambios mínimos en la forma del cráneo aumente la capacidad de apertura mandibular y la fuerza de la mordida, como lo sugieren Vancakenberghe, *et al.* (2002). Para mantener la equivalencia funcional en diferentes tamaños de organismos es necesario mantener el rendimiento del aparato masticatorio lo cual puede implicar algunos cambios en la morfología (Emerson *et al.*, 1994). Si esto puede lograrse con cambios menores entonces las diferencias entre las especies insectívoras y piscívoras facultativas puede ser difícil de detectar.

Dado que *M. vivesi* presenta una mayor talla que las otras especies del género consideradas en este estudio, es probable que con el aumento del tamaño del cráneo sean necesarios algunos cambios como el aumento del volumen del músculos temporal y la dirección de los músculos para conservar la fuerza de mordida y la apertura mandibular requerida para procesar el alimento. También es probable que los cambios encontrados para *M. vivesi* estén asociados a otras presiones selectivas.

4.2 EL DESEMPEÑO EN LA DIETA: FUERZA DE MORDIDA

Herrel *et al.* (2008) concluyeron que los cambios evolutivos en la capacidad de mordida están asociados con cambios en la masa relativa del músculo y el alargamiento del cráneo (que genera un alargamiento del músculo temporal). En este estudio el aumento de tamaño responde por el aumento en el volumen del músculo temporal y la fuerza de mordida. En el caso de *M. vivesi* este cambio está acompañado por el alargamiento de las fibras del músculo temporal, probablemente respondiendo a la presión ejercida por los cambios en las características físicas del alimento, que cambia de una dieta insectívora a una piscívora.

Dumont y Herrel (2003) en sus análisis encontraron que la fuerza de la mordida es determinada por la masa del músculo temporal, la longitud de las fibras y la masa del músculo masetero. Sin embargo, existe un conflicto entre la longitud de las fibras del músculo temporal y el ángulo de apertura mandibular al cual la fuerza puede ser mayor (Dumont *et al.*, 2008). Esto se debe a que la fuerza disminuye cuando el músculo se acerca a su máxima tensión (Burkholder y Lieber, 2001).

La pérdida de fuerza durante el estiramiento a amplias mordidas es probablemente compensada por la variación en la posición relativa del músculo respecto a la articulación temporomandibular. (Dumont *et al.*, 2009). *M. vivesi* presenta variación en la posición del proceso condilar respecto al proceso

coronoide y el ángulo mandibular. Esto puede traducirse en un acomodamiento del músculo para tener amplias mordidas y la fuerza necesaria para el consumo de las nuevas fuentes alimenticias.

En los mamíferos se ha demostrado que los músculos de la masticación tienen un aporte distinto a la generación de la fuerza y la capacidad de apertura mandibular dependiendo de su dieta. En los carnívoros el músculo temporal exhibe un mayor desarrollo, permitiéndoles alto rendimiento en la apertura de la mandíbula. En contraste, los rumiantes muestran mayor desarrollo del músculo masetero para generar grandes fuerzas de mordida a bajos ángulos de apertura (Turnbull, 1970). La alta participación del músculo temporal en la mordida a grandes ángulos de apertura podría responder a la presión ejercida por la dureza y el tamaño de las presas, lo que sugiere que la evolución hacia grandes fuerzas de mordida está relacionada a un mayor volumen del músculo temporal (Herrel *et al.*, 2008). Los resultados de este estudio sugieren un aumento en la capacidad de apertura de la mandíbula ya que *M. vivesi* presentó mayor diferenciación en características relacionadas al músculo temporal.

4.3 TENDENCIAS EVOLUTIVAS DEL TAMAÑO EN ISLAS

En los vertebrados se han observado tendencias de cambio en el tamaño corporal relacionadas a la ocupación de islas: generalmente los vertebrados de talla pequeña exhiben gigantismo, mientras que las especies grandes exhiben enanismo. Este patrón ha sido relacionado a cambios en la diversidad, que a su

vez responde a cambios en el área de las islas y el grado de aislamiento (Foster 1965, Van Valen 1973, Heaney 1978, Lomolino *et al.*, 2006), y es explicado por la combinación de fuerzas selectivas que incluyen el relajamiento ecológico (de la depredación, el parasitismo y la competencia interespecífica) y la disponibilidad limitada de recursos en las islas mediados por la competencia intraespecífica (Grant, 1965; Case, 1978; Lomolino, 1982; Lomolino *et al.*, 2006).

En el caso de los murciélagos, la mayoría de los estudios que se centran en la variación del tamaño corporal en islas oceánicas, y han encontrado una reducción significativa del tamaño respecto a sus parientes continentales (McNab 1994, Jacobs 1996, Palmeirim 1999, McNab & Bonaccorso 2001, *Juste et a.*, 2007). Esta tendencia ha sido relacionado a cambios tróficos y / o metabólicos en las islas con respecto al continente: las especies insulares podrían haber alcanzado un tamaño corporal convergente en las islas (Palmeirim 1979, *Juste et al* 2007). Esto podría ser una consecuencia de los cambios en la oferta de recursos, ya que si el ambiente presenta menor oferta de recursos, puede ser más ventajoso disminuir el tamaño corporal para reducir las demandas energéticas (McNab 1994).

Los cambios en la oferta de recursos también pueden promover la inclusión de nuevos recursos. Por ejemplo en la especie insular *Lasiurus cinereus semotus*, se encontró una reducción en el tamaño corporal pero un aumento en el tamaño del cráneo, así como en la apertura mandibular y en el tamaño del músculo masetero respecto a su pariente continental. La reducción de tamaño corporal tiene implicaciones en el vuelo para la especie insular, permitiéndole forrajear en áreas

abiertas y los cambios en la morfología craneal le permiten procesar presas de mayor tamaño y dureza, ya que esta especie incluye insectos duros en su dieta (Jacobs, 2008). Esto sugiere que el aislamiento y los cambios en el hábitat podrían actuar como fuerzas selectivas y promover cambios en la dieta y el estilo de vida.

Existen excepciones a las tendencias planteadas para el tamaño de los mamíferos en las islas. Las tendencias de cambio en el tamaño corporal de especies insulares están relacionadas a la disponibilidad de recursos, que es un balance entre el consumo de los recursos y la competencia (Lomolino *et al.*, 2006). Se ha observado que algunas especies de murciélagos endémicas tienden a un aumento del tamaño corporal, que ha sido relacionado a la disminución de la diversidad en las islas (Baker, Genoways y Patton 1978; Jones y Baker 1980). Esto demuestra que no existe una regla general sobre el tamaño de los mamíferos en las islas, sino que los cambios en el tamaño de las especies insulares están asociados al balance de recursos y competencia en islas que habitan.

En *M. vivesi* la distribución en las islas no responde ni al área insular ni al aislamiento, pues estas condiciones no limitan la colonización por parte de la especie, y por lo tanto aún las islas pequeñas proveen un hábitat para la percha cercano a las áreas de forrajeo (Frick, Hayes, y Heady III, 2008). Existe sin embargo un aumento de tamaño corporal de esta especie con respecto a sus congéneres continentales. Case (1978) sugiere que un incremento en el tamaño corporal en especies insulares ocurre principalmente en especies para las cuales

los niveles de recursos alimentarios son abundantes, lo que podría ser el caso de *M. vivesi*.

Otro de los factores que explican el aumento de tamaño de los mamíferos en las islas, es la inclusión de nuevos recursos alimenticios de alta calidad. Hilderbrand *et al.* (1999) plantean que el aumento de tamaño del oso pardo (*Ursus arctos middendorfi*) en la isla de Kodiak es posible debido a una elevada ingesta de proteínas derivados del salmón (*Oncorhynchus* spp.). La oferta de recursos alimenticios adicionales podría permitir a los organismos mantener las demandas energéticas según su tamaño corporal (McNab, 1994). Este podría ser el caso del salmón en la isla de Kodiak, el cual aporta altas entradas de proteína al oso pardo, o las presas marinas en el caso de *M. vivesi*.

La inclusión de nuevas fuentes alimenticias con mayor oferta, como las fuentes marinas, podría incidir sobre el aumento del tamaño y las modificaciones morfológicas de *M. vivesi* respecto a las especies continentales. Dado que existe una relación positiva entre el tamaño del cráneo con la fuerza de mordida y el volumen del músculo temporal en esta especie, es probable que estos cambios hayan favorecido el consumo de presas de mayor dureza y tamaño. También es posible que estas características hayan ejercido una presión sobre el aparato masticatorio, favoreciendo el aumento de tamaño del cráneo y la capacidad de apertura mandibular.

4.4 CONCLUSIONES

- La especie piscívora *M. vivesi* exhibe cambios en la morfología craneal y mandibular que tienen implicaciones en el desempeño del aparato masticatorio, respecto a las especies insectívoras y piscívoras facultativas consideradas en este estudio. Algunos de ellos están asociados al aumento del tamaño del cráneo, como son la fuerza de mordida y el volumen del músculo temporal. Los otros cambios aparecieron independientemente del aumento de tamaño del cráneo, fueron el alargamiento de las fibras del músculo temporal y los cambios en la orientación de los músculos. Estos cambios indican un mayor ángulo de apertura mandibular.
- Es probable que los cambios encontrados en *M. vivesi* estén relacionados al consumo de presas de mayor tamaño y dureza, como los mictófidios, las cuales requieran mayor fuerza de mordida y eficiencia en el uso de la fuerza. Sin embargo, las especies piscívoras facultativas consumen presas que podrían tener dureza y tamaño similar a las consumidas por *M. vivesi*. Por esta razón es posible que la presión ejercida por la nueva dieta en esta especie haya actuado de una manera diferente sobre la morfología, o que los cambios encontrados estén más relacionados a la estrategia de caza ya que estas especies utilizan la boca en la captura de las presas.
- La baja diferenciación entre las especies insectívoras y las piscívoras facultativas podría deberse a que los cambios en las características del

alimento no representan una fuerte presión sobre la morfología craneal, o al uso de ambas estrategias alimenticias. Es probable que pocos cambios en la morfología craneal permitan aumentar la capacidad de la mordida, es decir el aumento de la fuerza o de la apertura mandibular, como se ha observado entre especialistas en alimentos duros y blandos de diferentes gremios alimenticios en murciélagos.

- No se encontraron paralelismos morfológicos en las características evaluadas entre *M. vivesi* y *N. leporinus*, *M. capaccinii* y *M. daubentonii*. La separación encontrada a nivel de la morfología reveló 3 grupos: *M. vivesi*, *N. leporinus* y un tercer grupo (insectívoros y piscívoros facultativos). Sin embargo, *M. vivesi* y *N. leporinus* muestran una dirección de cambio común en el proceso angular que puede estar asociada a la expansión lateral del proceso, reflejando cambios en la dirección del músculo masetero. Estudiar en detalle esta característica podría revelar una condición común entre las especies piscívoras.
- Dentro del género *Myotis* se han propuesto paralelismos en la morfología externa asociados al tipo de forrajeo. Las especies piscívoras facultativas y piscívora se encuentran dentro del ecomorfo “Trawling”, que captura sus presas sobre la superficie del agua usando el mismo tipo de forrajeo. Sin embargo, la separación observada para la especie piscívora es un indicio de diferentes respuestas al cambio de dieta en este grupo de especies, por lo cual es necesario continuar investigando la evolución de la piscivoría, considerando el organismo conjunto y el escenario en el que aparece.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, L.F., Herrel, A., van Damme, R. y Matthyssen, E. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceeding of Royal Society London* 269:1271–1278.
- Aguirre, L.F., Herrel, A., van Damme, R. y Matthyssen, E. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology* 17(2): 201-212.
- Allen, J.A. 1894. Notes on Collections of Mammals made in Central and Southern Mexico. *Bulletin of American Museum of Natural History* 3:176-194.
- Allen, J.A. 1900. On mammals collected in south eastern Peru by Mr. H. H. Kaeys, with descriptions of new species. *Bulletin of American Museum of Natural History* 13:219-227.
- Antón, M., Turner, A., Salesa, M. Y Morales, J.J. 2006. A complete skull of *Chasmaporthetes lunensis* (Carnivora, Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde (Teruel). *Estudios Geológicos* 62 (1):375-387.
- Baker, R.J., Genoways, H.H. y Patton, J.C. 1978. Bats of Guadeloupe. *Occasional papers the museum Texas Tech University* 50.
- Blood, B. R. y Clark, M. K. 1998. *Myotis vivesi*. *Mammalian Species* 588:1–5.
- Bookstein, F.L. 1991. Morphometric Tools for Landmarks Data: *Geometry and Biology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Burkholder, T. J. y Lieber, R. L. 2001. Sarcomere length operating range of vertebrates muscle during movement. *Journal of Experimental biology* 204: 1529-1536.
- Currey, J. 1970. Animal skeletons. By Jhon D. Currey, New York, 51pp.

- De Moraes, A., Hingst-Zaher, E., Marcus, L.F. y Cerqueira, R. 2000. A Geometric Morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of *Didelphis Marsupials*. *Hystrix* 10(2): 115-130.
- Dumont, E.R. 1999. The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *Journal of Zoology* 248: 219-229.
- Dumont, E. y Herrel, A. 2003. The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. *The Journal of Experimental Biology* 206: 2117-2123.
- Dumont, E.R. y Nicolay, C.W. 2006. Cross-sectional geometry of the dentary in bats. *Zoology* 109: 66–74.
- Dujardin, J.P. 2005. Software for morphometrics: utilities (store, retrieve and manipulate your data), collecting landmarks, multivariate analyses, superimposition in geometric morphometrics. Free access at: <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics/>
- Emerson, S.B. y Radinsky, L. 1980. Functional Analysis of Sabertooth Cranial Morphology. *Paleobiology* 6 (3): 295-312.
- Findley, J.S. 1972. Phenetic Relationships Among Bats of the Genus *Myotis*. *Systematic Zoology* 21(1): 31-52.
- Findley, J.S. 1976. The structure of bat communities. *American Naturalist* 110:129-139.
- Freeman, P.W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy* 62: 166-171.
- Freeman, P.W. 1984. Functional cranial analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera). *Biological Journal of the Linnean society* 21:387-408.
- Freeman, P.W. 1988. Frugivorous and Animalivorous bats (Microchiroptera) dental and

cranial adaptations. *Biological Journal of the Linnean society* 33: 249-272.

Freeman, P.W. 2000. Macroevolution in Microchiroptera: Recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research* 2:317-335.

Freeman, P.W. y Lemen, C. A. 2008. Measuring bite force in small mammals with a piezo-resistive sensor. *Journal of Mammalogy* 89(2): 513-517.

Frick, W.F., Hayer, J.P. y Heady III, P.A. 2008. Patterns of island occupancy in bats: influences of area and isolation on insular incidence of volant mammals. *Global ecology and Biogeography*, Journal compilation :1-11.

Gatz, A.J., Jr. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60: 711-718.

Hammer, O. Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2005. PAST (Paleontological statistics): Software for statistics. Free access at: <http://folk.uio.no/ohammer/past>.

Heaney, L.R. 1978. Island Area and Body Size of Insular Mammals: Evidence from the Tri-Colored Squirrel (*Callosciurus prevosti*) of Southeast. *Evolution* 32 (1):29-44.

Herrel, A., De Smet, A. Aguirre, L.F. y Aerts, P. 2008. Morphological and mechanical determinants of bite force in bats: do muscles matter?. *The journal of Experimental biology* 211:86-91.

Herring, S.W. y Herring, S.E. (1974). The superficial masseter and gape in mammals. *American Naturalist* 108: 561–576.

- Heithaus, E.R., Fleming, T.H. y Opler, P.A. 1975. Patterns of foraging and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854
- Hood, C.S., y Jones, J.K. 1984. *Noctilio leporinus*. *Mammalian Species* 216:1–7.
- Humphries, J.M., F.L. Bookstein, B., Chernoff, J.R. Smith, R. L. Elder, y S.G., Poss. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology* 30:291-308.
- Jacobs, D.S. 1996. Morphological divergence in an insular Bat *Lasiurus cinereus semotus*. *Functional Ecology* 10 (5): 622-630.
- Juste, A., Ferrandez, A., Fa, J.E., Masefield, W. e Ibañez, C. 2007. Taxonomy of little bent-winged bats (*Miniopterus*, Miniopteridae) from the African islands of Sno Tomé, Grand Comoro and Madagascar, based on mtDNA. *Acta Chiropterologica*, 9(1): 27–37, 2007
- Jones, J.K. y Baker, R.J. 1980. *Chiroderma improvisum*. *Mammalian species* 134: 1-3
- Kawata, M. 2001. Invasion of vacant niches and subsequent sympatric speciation. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, *Biological Sciences* 269:55–63.
- Kalko, E.K.V., Herre, E.A. y Handley, C.O. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the new and old world tropics. *Journal of biogeography* 23 (4): 565- 576.
- Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U., Kaipf, I. y Grinnell, A. D. 1998. Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris* preadaptations for piscivory. Behavioural. *Ecology and Sociobiology* 42:305–319.

- Klingenberg, C.P. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene*. 287:3-10.
- Koopman, K. 1994. Handbook of Zoology volume VIII Mammalia, Chiroptera: Systematics. Waler de Gruyter, New York. 217pp.
- La Val, R.K. 1973. A revision of the neotropical bats of the genus *Myotis*. *Natural History Museum Los Angeles County Science Bulletin* 15: 1-53
- Lawlor, T.E., Hafner, D.J., Stapp, P., Brett, R. R. y Alvarez-Castañeda, S.T. 2002. The mammals. En Case, T.J., Cody, M. L. y Ezcurra E. *A new island biogeography in the Sea of Cortez*. Oxford university press, New York, pp 326-36
- Lewis-Oritt, N. Van Den Bussche, R.A. y Baker, R.J. 2001. Molecular evidence for evolution of piscivory in *Noctilio* (chiroptera: noctilionidae). *Journal of mammalogy* 82 (3): 748-759
- Lomolino, M. 1982. Species-Area and Species-Distance Relationships of Terrestrial Mammals in the thousand Island region. *Oecología* 54: 72-75
- Lomolino, M.V., Sax, D.F., Riddle, B.R. y Brown, J.H., 2006. The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. *Journal of Biogeography* 33, 1503–1510.
- Losos, J. y De Queiroz, K. 1997. Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:459-483.
- Losos, J.B. y Miles, D.B. 1994. Adaptation, Constraint, and the Comparative method: Phylogentec Issues and Methods. En Wainwright, P.C. y Reilly, S. *Ecological Morphology*. The University oh Chicago Press, Chicago, pp 60-98.

- Marquez, J. y Morrone, J.J. Análisis Panbiogeográfico de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera:Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana* 90:15-25.
- Mathew, W.D., 1910. The phylogeny of the Felidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 28: 89–318.
- McNab, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52: 352–358.
- Mc Nab, B.K. 2002. Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecology Letters* (2002) 5: 693–704
- Miller, G.S., y Allen, G.M. 1928. The American bats of the genera *Myotis* and *Pizonyx*. *United States National Museum Bulletin* 144:1–218.
- Morrone, J.J., Espinosa, D. Y Llorente, J. 2002. Mexican Biogeographic Provinces: preliminary scheme, general Characterizations, and synonymies. *Acta zoológica Mexicana* 85: 83-108
- Nogueira, R.M., Monteiro, L., Peracchi, A.L. y de Araújo, A.F.B. 2005. Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in the seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, London 266:355-364.
- Nogueira, M.R., Peracchi, A. Y Monteiro, L.R. 2009. Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. *Functional ecology* 23: 715-713
- Otálora, A. 2010. Contribución de las fuentes terrestres y marinas en la dieta del murciélago pescador (*Myotis vivesi*) en el Mar de Cortés, México. Tesis Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Polis, G. A., Rose, M. D., Sánchez-Piñero, F., Stapp, P. T. y Anderson, W.B. 2002. Island food webs. En Case, T.J., Cody, M. L. y Ezcurra E. *A new island biogeography in the Sea of Cortez*. Oxford university press, New York. , pp 326-36
- Reduker, D. W. 1983. Functional analysis of the masticatory apparatus in two species of *Myotis*. *Journal of Mammalogy* 64(2): 277-286.
- Ricklefs, R. E. y Miles, D. E. 1994. Adaptation, Constraint, and the Comparative method: Phylogentec Issues and Methods. En Wainwright, P.C. y Reilly, S. *Ecological Morphology*. The university oh Chicago Press, Chicago, pp 1-9.
- Rohlf, J. 1990. An overview of image processing and analysis techniques for morphometrics. In: Rohlf J., Bookstein F.L. (Eds.). *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*. The University of Michigan. Museum of Zoology. pp. 37-80.
- Rohlf, F.J. y L.F. Marcus. 1993. A Revolution in Morphometrics. *Tree* 8(4):129-132.
- Rohlf, J. 2005. Morphometric software (data adquisition, generalized Procrustes analysis, Multivariate multiple regression of shape onto independent variables, Relative warps analysis, Thin-plate spline, utilities). Department of Ecology and Evolution. SUNY at Stony Brook, New York. Free access at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Ruedi, M., y Mayer, F. 2001. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21:436–448.

- Sheets, H.D. 2002 Morphometric software IMP-Integrated Morphometrics Package. Department of Geology, SUNY at Buffalo, New York. Free access at: <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- Slaughter, B.H. 1970. Evolutionary trends of chiropteran dentitions. In B.H. Slaughter y D. W. Walton (Eds). *About Bats*. Dallas: Southern Methodist University Press.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Stadelmann, B. Herrera, L. G. Arroyo-cabrales, J. Flores-martinez, J.J., May, B.P. y Ruedi, M. 2004. Molecular systematics of the fishing bat *Myotis (pizonyx) vivesi*. *Journal of Mammalogy* 85(1): 133-139
- Swartz, S.M., Freeman, P. y Stockwell, E.F. 2003. Ecomorphology of bats: Comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. In *Bat Ecology*. Kunz, T. H. y Fenton, B. The University of Chicago press 257-300
- Sokal, RF y Rohlf, FJ. 1995. *Biometry*. New York, NY: WH Freeman.
- Tamar, D. y Simberloff, D. 1998. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mammal Rev.* 1998, Volume 28, No. 3, 99–124.
- Tate, G. H. H. 1942. Review of Vespertilionine bats with special attention to genera and species of the Archbold collections. *Bulletin of American Museum of Natural History* 80: 221-297
- Thomson, D. A. y Matthew, R. G. 2002. Rocky-Shore Fishes. En Case, T.J., Cody, M. L. y Ezcurra E. *A new island biogeography in the Sea of Cortez*. Oxford university press, New York,

- Turnbull, W. D., 1970. The mammalian masticatory apparatus. Field Museum of Natural History *Fieldiana: Geology*, 18: 149–356.
- Van Cakenberghe, V. Herrel, A. y Aguirre, L.F. 2002. Evolutionary relationships between Cranial Shape and diet in Bats (Mammalia:Chiroptera). *Topics in Funtional and Ecological Vertebrate Morphology* pp 205-23
- Van der made, J. 2008. New endemic large mammals from the Lower Miocene of Oschiri (Sardinia): Observations on evolution in insular environment. *Quaternary international* 182: 116-134
- Wyckmans, M. Wassenbergh, S. V. Adriaens, D. Van damme, R. Herrel, A. 2007. Size-related changes in cranial morphology affect diet in the catfish *Clariallabes longicauda*. *Biological Journal of the Linnean Society* 92:323–334.
- Wojciechowsky, M. S., Jefimov, M. y Tegowska, E. 2007. Environmental conditions, rather than Seaton, determine use and temperature selection in large Mouse-eared bats (*Myotis myotis*). *Comparative Biochemestry and Physiology Part A* 147: 828-840
- Wisner, R.L. 1976. The taxonomy and distribution of lanternfishes (family Myctophidae) of the eastern Pacific ocean. University of California, San Diego, 224 pp.
- Zelditch, L.M, Swiderski, D.L., Sheets, H. D. y Fink, W. L. 2004. Geometric Morphometris for Biologist. Elsevier Academic Press, New york, 437 p

Anexo 1

Razones consideradas en este estudio (Freeman 1984):

- MZB/CCL: Representa el aumento de la amplitud cigomática respecto a la longitud cóndilo- canino. Esta es mayor en carnívoros, quienes tienen rostros más amplios y cortos.
- Ancho maxilar (M3B/MTR): Mayor amplitud a través de la maxila por el borde labial del M3 (M3B) y la longitud de la fila maxilar (MTR). También indica el acortamiento del rostro.
- Razón origen/inserción temporal (Ori/Ins T). Refleja el desempeño del músculo en la apertura bucal
- Razón origen/ inserción del masetero (Ori/Ins M). Refleja el desempeño del músculo en la apertura bucal.
- DD/DL refleja el engrosamiento del dentario respecto a la longitud del mismo, razones cercanas a 1 indican huesos dentarios robustos y resistentes
- CPH/DL indicador de la altura del proceso coronoide respecto a la longitud del dentario.

Anexo 2

Promedio (desviación estándar) para las proporciones presentadas en los gráficos de regresión con el estimador de tamaño. * Proporciones en las que *M. vivesi* mostró diferencias significativas ($P < 0.001$) con el resto de las especies, probadas mediante una ANOVA.

Especie	CPH/DL	MZB/CCL	DD/DL	Ori/ins T	Ori/insM	M3B/MTR
	0.2672	0.6939	0.1006	1.5165	1.7156	1.0720
<i>M. capaccinii</i>	(0.0034)	(0.0052)	(0.0026)	(0.0221)	(0.0395)	(0.0095)
	0.2824	0.6968	0.1022	1.5766	1.8055	1.0181
<i>M. daubentonii</i>	(0.0028)	(0.0043)	(0.0022)	(0.0183)	(0.0327)	(0.0078)
	0.2797	0.6918	0.1080	1.5028	1.8783	1.0523
<i>M. keaysi</i>	(0.0016)	(0.0024)	(0.0012)	(0.0104)	(0.0185)	(0.0044)
	0.3054	0.7215	0.1132	1.5073	1.9055	1.0466
<i>M. velifer</i>	(0.0015)	(0.0023)	(0.00129)	(0.0101)	(0.0180)	(0.00439)
	*0.2945	0.7189	0.1021	*1.7051	1.9525	*0.9673
<i>M. vivesi</i>	(0.0016)	(0.0025)	(0.00139)	(0.0107)	(0.0191)	(0.0046)
	0.3445	0.8179	0.1614	1.4786	1.6167	1.2273
<i>N. leporinus</i>	(0.0016)	(0.0024)	(0.0012)	(0.0103)	(0.0183)	(0.0044)