Relación entre la dieta y la morfología alar en murciélagos de la familia Phyllostomidae

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo

Autor: Santiago Tafur Valencia[1]*
Director: Danny Rojas Martin, PhD[2]

1 Programa de Biología, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.
2 Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.
* Correo electrónico: santitafur@javerianacali.edu.co

Resumen: La dieta es uno de los factores que permite comprender la variación de la morfología alar en vertebrados voladores. Sin embargo, estudios previos sobre la relación entre la morfología alar y la ecología trófica en murciélagos han pasado por alto las diferencias en la composición de la dieta de muchas especies, lo que podría haber ocultado patrones importantes. Este estudio evaluó el efecto de la dieta en la razón de aspecto y la carga alar, dos variables que caracterizan la morfología alar, en 49 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. Para definir los gremios tróficos se utilizaron dos criterios que consideran varios tipos de omnivoría y de especializaciones tróficas. Se tomaron datos de especies cuya morfología alar aún no había sido caracterizada. Aunque no se encontró una relación significativa entre la razón de aspecto y la masa de las especies estudiadas, se encontraron diferencias significativas en la relación de la carga alar y la masa entre especies herbívoras o mayormente herbívoras y especies omnívoras y omnívoras-animalívoras. Este patrón sugiere que una dieta mayormente herbívora impone más restricciones a la forma de las alas y a los estilos de vuelo que una dieta con un alto consumo de animales. Ampliar la investigación a un marco macroevolutivo más amplio en el contexto neotropical permitirá evaluar el impacto relativo de la dieta y otros factores ecológicos, como la estructura del hábitat, en la diversificación de las alas en una de las mayores radiaciones de mamíferos.

Palabras clave: carga alar, diversidad trófica, métodos comparativos filogenéticos, omnivoría, razón de aspecto.

Abstract: Diet is one of the factors that enables understanding wing morphology variation in flying vertebrates. However, previous studies on the relationship between wing morphology and trophic ecology in bats have overlooked differences in the diet composition of many species, potentially masking important patterns. This study evaluated the effect of diet on wing aspect ratio and wing loading, two variables characterizing wing morphology, across 49 species of bats from the family Phyllostomidae. We used two criteria to define trophic guilds, considering various types of omnivory and trophic specializations. We took data from species whose wing morphology had not yet been characterized. Although we found no

significant relationship between wing aspect ratio and species mass, we found significant differences in the relationship between wing loading and mass among herbivorous or mostly herbivorous species and omnivorous and omnivorous-carnivorous species. This pattern suggests that a mostly herbivorous diet imposes more constraints on wing shape and flight styles than a diet with a high consumption of animals. Expanding research to a broader macroevolutionary framework in the neotropical context will allow for evaluating the relative impact of diet and other ecological factors, such as habitat structure, on wing diversification in one of the largest mammal radiations.

Keywords: aspect ratio, omnivory, phylogenetic comparative methods, trophic diversity, wing loading.

Abreviaturas

A: razón de aspecto (B^2/S)
B: envergadura
F: frugívoros
g: aceleración de la gravedad (9.8 m/s^2)
H: herbívoros
M: masa
N: nectarívoros
O: omnívoros
OA: omnívoros-animalívoros
OF: omnívoros-frugívoros
OH: omnívoros-herbívoros
ON: omnívoros-nectarívoros
S: área del ala
W: carga alar (Mg/S)
w: ponderación del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas

INTRODUCCIÓN

El vuelo surgió de manera independiente en cuatro ocasiones en la historia evolutiva de los animales: en insectos, pterosaurios, aves y murciélagos. En todos los casos, esta función proporcionó ventajas en diferentes ejes del nicho ecológico de las especies, incluyendo la dispersión y colonización de nuevos hábitats y nuevas estrategias para obtener alimento y evitar a los depredadores (Altshuler, 2006; Wang y Clarke, 2015; Le Roy et al., 2019; Varzinczak, 2020). Por esta razón, el estudio de las alas ha atraído el interés de numerosos investigadores. Mediante enfoques morfológicos, fisiológicos, ecológicos y evolutivos se ha

buscado comprender cuáles son los factores que pueden explicar la variación de las alas y las modalidades de vuelo a lo largo de la diversificación de las especies.

La morfología de las alas se describió inicialmente a partir de longitudes y áreas de distintas secciones de estas estructuras (Banks, 1930). Rápidamente los investigadores se centraron en variables aerodinámicas (o descriptores biomecánicos del vuelo) basadas en proporciones corporales que permitieran realizar comparaciones morfológicas entre especies, independientemente del tamaño de los individuos (Poole, 1936; Findley et al., 1972). Una de las variables más utilizadas ha sido la razón de aspecto, que se calcula como la proporción entre la envergadura y el área total de las alas. La razón de aspecto informa sobre la sustentabilidad y la maniobrabilidad del vuelo: valores altos indican vuelos rápidos y eficientes y valores bajos indican vuelos lentos y con mayor maniobrabilidad (Norberg, 1981; Arita y Fenton, 1997). Otra de las variables más utilizadas ha sido la carga alar, que se calcula como la proporción entre el peso y el área total de las alas (Norberg y Rayner, 1987). La carga alar se relaciona con la duración del vuelo y con la frecuencia de aleteo: valores altos indican un vuelo corto y una frecuencia de aleteo baja y valores bajos indican un vuelo sostenido prolongado con mayor velocidad y mayor maniobrabilidad (Norberg, 1981; Arita y Fenton, 1997).

A pesar de ser el grupo de animales voladores con menor cantidad de especies (n = 1466) entre los tres grupos vivientes, los murciélagos (orden Chiroptera) ostentan la mayor diversidad ecológica entre los mamíferos (Mammal Diversity Database, 2024; Upham et al., 2019). Esta diversidad se manifiesta especialmente en la dieta y en las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales asociadas a ella (Ingala et al., 2021; Rojas et al., 2018a). La familia Phyllostomidae, la segunda en número de especies dentro del orden (n = 227), representa una radiación adaptativa con dietas tan diversas como la sanguivoría, frugivoría, nectarivoría, insectivoría, carnivoría o combinaciones de estas (Freeman, 2000; Rojas et al., 2012). Estas variadas formas de alimentación se relacionan con modificaciones en la forma de vuelo como parte de las adaptaciones que permiten a los individuos acceder a distintos tipos de alimento, lo que se refleja en las variaciones de la morfología alar (Arita y Fenton, 1997; Hemingway et al., 2020). Aunque las modalidades de vuelo definen en gran medida la ecología trófica de los murciélagos (Norberg y Rayner, 1987), continúan siendo escasas las investigaciones que identifican el efecto de la morfología alar en la ecología trófica y en la diversificación de las especies.

La relación entre la variación de las alas y la ecología trófica en murciélagos se ha estudiado de manera puntual a lo largo de varias décadas. Por ejemplo, Norberg y Rayner (1987) llevaron a cabo uno de los primeros y más completos estudios ecomorfológicos, comparando la morfología alar de 257 especies de murciélagos según la familia taxonómica y la preferencia alimentaria. Los autores encontraron que las especies frugívoras y nectarívoras tienen una carga alar relativamente mayor que las especies carnívoras y piscívoras, y que la razón de aspecto promedio de los filostómidos es menor que la razón de aspecto promedio de las 18 familias analizadas. A principios del siglo XXI, Stockwell (2001)

evaluó la relación entre la morfología alar y el grado de maniobrabilidad en cinco especies de murciélagos con diferentes dietas y estrategias de forrajeo. La investigación mostró que las especies frugívoras que se alimentan en hábitats con vegetación densa pueden mantener la sustentación a bajas velocidades de vuelo, a diferencia de las especies insectívoras. Por su parte, Marinello y Bernard (2014) realizaron un estudio similar al de Norberg y Rayner (1987), pero con murciélagos de la Amazonía brasileña, considerando el uso de hábitat. Los autores encontraron que la forma de las alas proporciona mayor flexibilidad en el uso del espacio y los recursos del hábitat en las especies frugívoras en comparación con las insectívoras. En una investigación más reciente Maucieri et al. (2021) analizaron las diferencias en la morfología alar de 19 especies entre sexos y tres gremios tróficos. Los autores no encontraron dimorfismo sexual en la forma del ala, pero las especies frugívoras mostraron los valores más altos de razón de aspecto y carga alar. En cambio, Ospina-Garcés et al. (2023) no encontraron una relación evolutiva significativa entre la forma del ala y las estrategias de forrajeo (captura aérea, captura por arrastre sobre el agua, recogida directa desde un sustrato y captura por detección de vibraciones) en 69 especies de 7 familias. Los autores no solo describieron la forma del ala por medio de la razón de aspecto y la carga alar, sino que también utilizaron morfometría geométrica.

Una de las principales limitaciones en los estudios que han examinado la relación entre la morfología alar y la ecología trófica en murciélagos radica en que, independientemente de cómo los autores hayan definido los grupos funcionales, no han tenido en cuenta las diferencias en la composición de la dieta de muchas especies. Tanto si los gremios tróficos incluyen o no el tipo de hábitat (por ejemplo, vegetación densa, borde de la vegetación o espacio abierto) y la estrategia de forrajeo (por ejemplo, captura aérea o recolección directa desde un sustrato), desde el punto de vista de la dieta se han centrado en especializaciones tróficas es decir, insectívoros, carnívoros, sanguívoros, nectarívoros, frugívoros, y el poco preciso término de omnívoros. La asignación de las especies a estos grupos funcionales ignora las evidencias cada vez más abundantes de la complejidad de la dieta de muchas especies de murciélagos, especialmente en la familia Phyllostomidae, donde la importancia de un mismo ítem varía notablemente entre especies muy cercanas filogenéticamente (Rojas et al., 2018a). Para detectar patrones que podrían haber quedado enmascarados en investigaciones previas que utilizaron definiciones de gremios tróficos menos precisas, cualquier análisis que explore las relaciones entre la morfología alar y la dieta en murciélagos debe integrar criterios de definición de gremios tróficos que reflejen la amplia diversidad de dietas de las especies implicadas.

En este estudio se evalúa el posible efecto de la dieta en la morfología alar de murciélagos filostómidos. La investigación incorpora la diversidad trófica de las especies, particularmente diferentes tipos de omnivoría y de especializaciones tróficas, y examina las relaciones alométricas de la razón de aspecto y la carga alar con respecto a la masa en un contexto evolutivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Se realizaron cuatro muestreos en sendas localidades de la cordillera Occidental en el departamento Valle del Cauca (Colombia): Fundación Ecotonos (3°34'30.21" N, 76°36'17.78" W) en septiembre de 2023, Reserva Natural Cerro El Inglés (4°45'35.14" N, 76°16'54.77" W) en octubre de 2023, Reserva Natural Bachué (3°19'40.66" N, 76°39'11.81" W) en noviembre de 2023 y marzo de 2024 y Finca Farallones, La Vorágine, Cali (3°19'54.78" N, 76°36'2.41" W) en marzo de 2024. Para capturar los murciélagos se activaron entre 10 y 14 redes de niebla de diferente tamaño (6, 9 y 12 m de largo y 2.5 m de alto) por localidad, colocadas a nivel del suelo, entre las 18:00 h y las 00:00 h. Los individuos se identificaron hasta el nivel de especie mediante la clave dicotómica de Díaz et al. (2021).

Se midieron y fotografiaron *in situ* individuos adultos de ambos sexos. La edad se confirmó a partir del grado de calcificación de las epífisis y diáfisis de las falanges de los dedos de las alas. En el caso de las hembras, se trabajó solamente con aquellas que se encontraban en receso reproductivo aparente. La masa corporal (*M*), en gramos, se obtuvo con una balanza de resorte Pesola (100 ± 1 g). Las fotografías se tomaron del ala derecha de cada murciélago con una cámara digital (Nikon Coolpix P500) sostenida por un trípode a una altura aproximada de 30 cm en línea recta respecto al ala. Cada individuo se colocó sobre una hoja de papel milimetrado con la superficie ventral del cuerpo apoyada y el ala derecha extendida (Schmieder et al., 2015; Ospina-Garcés et al., 2023) (Fig. 1). Para extender el ala se tuvo en cuenta que esta abriera completamente de manera natural, la muñeca se ubicó a una altura similar a la del cuello, las patas se estiraron para extender el uropatagio (donde procedía) y el plagiopatagio y se verificó que ninguna articulación quedara oculta al sujetar gentilmente a cada individuo. Una vez tomada la fotografía, el murciélago era hidratado y liberado.

Variables aerodinámicas

Se utilizó el *software* Image J versión 1.54g (Schneider et al., 2012) para medir la envergadura y el área del ala. La envergadura (*B*) se midió en centímetros como el doble de la distancia entre el extremo del ala derecha y el centro del cuerpo del animal a la altura del borde del propatagio. El área del ala (*S*, según el criterio de Norberg 1981) se calculó en centímetros cuadrados con la siguiente fórmula a partir de 11 puntos de referencia anatómicos (modificados de Schmieder et al. 2015) (Fig. 1).

$$2\{½[(x_1y_2 - x_2y_1) + (x_2y_3 - x_3y_2) + \ldots + (x_{10}y_{11} - x_{11}y_1) + (x_{11}y_1 - x_1y_{11})]\}$$

La masa se transformó a kilogramos, la envergadura a metros y el área del ala a metros cuadrados. Con estos valores y las fórmulas propuestas por Norberg y Rayner (1987) se calcularon dos variables aerodinámicas para cada individuo: la razón de aspecto ($A = B^2/S$) y la carga alar ($W = Mg/S$, donde g = 9.8 m/s^2) (Anexo 1).

Los datos de razón de aspecto y carga alar de las especies capturadas en campo se complementaron con datos de la literatura para otras especies de filostómidos (Norberg y Rayner, 1987; Zou et al., 2022) (Anexo 1).

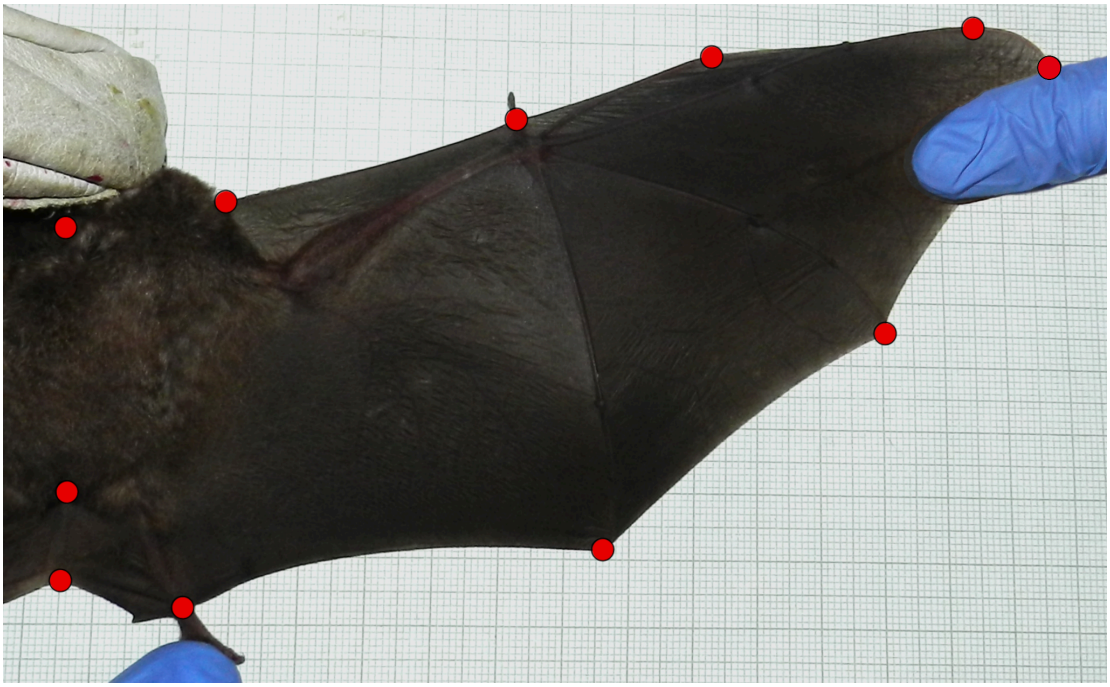


Figura 1. Extensión del ala derecha y puntos de referencia anatómicos. Los puntos se ubicaron a partir de Schmieder et al. (2015), con una modificación que agrega un punto cerca del cuello.

Dimorfismo sexual

Con el fin de evaluar si los datos presentaban dimorfismo sexual en la masa corporal, la razón de aspecto y la carga alar, se aplicó una prueba de comparación de muestras independientes. Este análisis se realizó con las especies para las que se obtuvieron datos de machos y hembras en las expediciones, ya que los datos de la literatura no distinguen entre sexos. El supuesto de normalidad, según la prueba de Shapiro-Wilk, se cumple para la masa (W = 0.942, P = 0.374) y la carga alar (W = 0.962, P = 0.699), pero no para la razón de aspecto (W = 0.877, P = 0.035). Por su parte, el supuesto de homogeneidad de varianzas, según la prueba de Levene de la biblioteca *lawstat* (versión 3.6) de R, se cumple para las tres variables (masa: F = 0.201, P = 0.661; A: F = 4.147, P = 0.061; W: F = 1.843, P = 0.196). Por lo tanto, para comparar la

masa corporal y la carga alar entre sexos se utilizó una prueba *t* de Student, mientras que para comparar la razón de aspecto se utilizó una prueba de suma de rangos Wilcoxon. No se detectaron diferencias significativas entre machos y hembras para las tres variables (*M*: t_{14} = 0.521, *P* = 0.611; *A*: W = 42, *P* = 0.318; *W*: t_{14} = 1.077, *P* = 0.299) (Anexo 2), lo que coincide con un estudio previo donde se trabajó con un grupo mayor y diferente de especies (Maucieri et al., 2021). Consecuentemente, se calculó la media aritmética por especie de los valores de las variables aerodinámicas. En todas las pruebas estadísticas se utilizó el *software* R en la versión 4.3.2 (R Core Team, 2023) y un nivel de significación de 0.05. Para unificar el texto con las figuras que se obtienen con el software, se utilizó el punto en lugar de la coma para indicar las posiciones decimales.

Caracterización de la dieta

Se utilizaron dos criterios de grupos funcionales para asignar cada especie de filostómido al gremio trófico que mejor describe la variación estacional y la composición de la dieta (Ochoa-Sanz et al., en preparación). Con base en el primer criterio, los gremios fueron: herbívoros (H), omnívoros mayormente herbívoros (OH), omnívoros (O) y omnívoros mayormente animalívoros (OA). Esta clasificación permite considerar diferentes tipos de omnivoría y a su vez distinguir entre especies con dietas similares pero que presentan variaciones en el consumo de algún ítem. En el segundo criterio se tuvo en cuenta que algunas especies herbívoras son predominantemente nectarívoras, mientras que otras son predominantemente frugívoras (Rojas et al., 2018a). Con base en este criterio, los gremios fueron: frugívoros (F), nectarívoros (N), omnívoros mayormente frugívoros (OF), omnívoros mayormente nectarívoros (ON), omnívoros (O) y omnívoros mayormente animalívoros (OA) (Anexo 1). Por ejemplo, *Anoura caudifer* y *Artibeus lituratus* son consideradas omnívoras-herbívoras bajo el primer criterio, pero bajo el segundo criterio la primera especie es omnívora-nectarívora y la segunda es omnívora-frugívora.

Análisis comparativos filogenéticos

Para evaluar las posibles relaciones evolutivas entre la dieta y las variables aerodinámicas de las especies de murciélagos filostómidos incluidas en este estudio, se utilizó la hipótesis filogenética de la superfamilia Noctilionoidea de Rojas et al. (2016). Esta filogenia molecular contiene 166 especies de la familia Phyllostomidae de las 227 que se conocen en la actualidad.

Mediante la función *pgls* del paquete *caper* (versión 1.0.3) de R se examinaron diferentes modelos alométricos de las dos variables aerodinámicas con respecto a la masa a partir del método filogenético de mínimos cuadrados generalizados (Symonds y Blomberg, 2014). Este método permite estimar la covarianza esperada en los datos de las especies teniendo en cuenta la historia evolutiva. Al realizar análisis comparativos de caracteres entre especies, es

importante corregir la posible dependencia de los datos a causa de las relaciones evolutivas entre las especies.

Las cinco categorías del primer criterio de grupos funcionales (H, OH, O y OA) se organizaron de cuatro maneras para evaluar sendas hipótesis: (1) H, OH, O-OA, (2) H, OH-O, OA, (3) H-OH, O-OA y (4) H-OH-O, OA. De manera similar, las seis categorías del segundo criterio de grupos funcionales (F, N, OF, ON, O y OA) se organizaron de dos maneras para evaluar sendas hipótesis: (5) F, OF, N-ON, O-OA y (6) F, OF-N-ON, O-OA. En ambos casos, las agrupaciones también se diseñaron para evitar la formación de grupos con un número de especies inferior al número de parámetros de los modelos. Además, cada hipótesis consideró las posibles diferencias entre interceptos y pendientes. Por lo tanto, se examinaron 19 modelos alométricos para cada variable aerodinámica. El ajuste de los modelos se verificó mediante el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (Burnham y Anderson, 2002).

RESULTADOS

Especies y gremios tróficos

En campo se obtuvieron datos de 90 individuos pertenecientes a 20 especies de murciélagos filostómidos. De estas especies, 11 corresponden a nuevos registros que no se han reportado en estudios previos sobre morfología alar. Una de estas especies, *Dermanura rosenbergi*, no se incluyó en los análisis comparativos debido a su ausencia del árbol filogenético utilizado. De la literatura se obtuvieron datos para 39 especies. En correspondencia con las especies disponibles en la filogenia de la familia que se utilizó en los análisis, los resultados se presentan para 49 especies de filostómidos distribuidas en 31 géneros y 6 subfamilias (Anexo 1).

El 42.9% de las especies analizadas pertenecen al gremio de omnívoros mayormente herbívoros (OH), mientras que en el otro extremo el 6.1% de las especies pertenece al gremio de los omnívoros (Fig. 2). Cuando consideramos los principales tipos de dieta herbívora, el 30.6% de las especies pertenecen al gremio de los omnívoros mayormente frugívoros (OF) y el 12.2% al de los omnívoros mayormente nectarívoros (ON) (Fig. 2). El gremio de los omnívoros mayormente animalívoros (OA) estuvo representados por el 24.5% de las especies (Fig. 2).

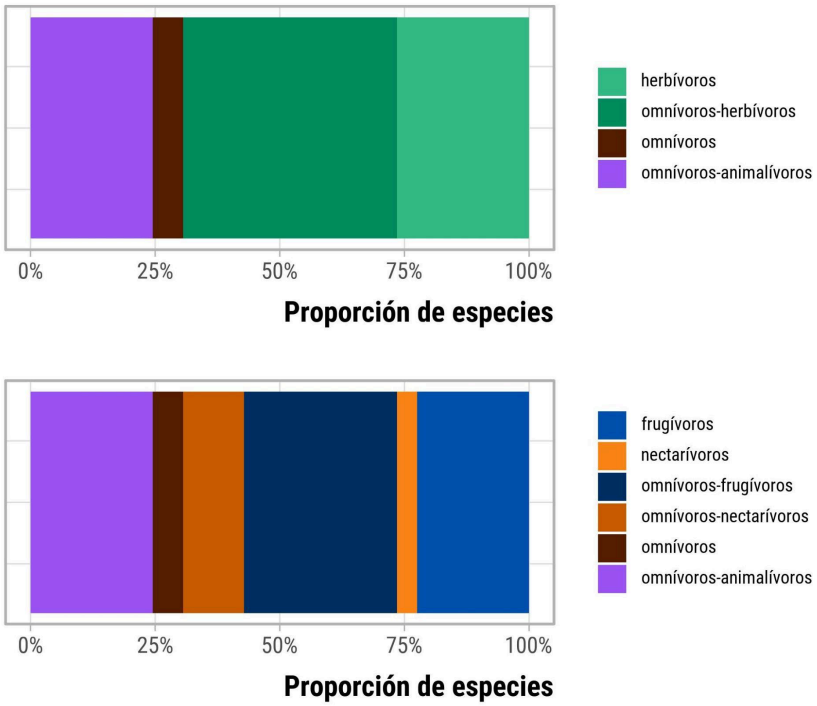


Figura 2. Distribución en gremios tróficos de 49 especies de murciélagos filostómidos. Para definir los gremios se utilizaron dos criterios que consideran distintos tipos de omnivoría. En el segundo criterio se diferencia, además, el tipo de dieta de las especies herbívoras o mayoritariamente herbívoras: la frugivoría y la nectarivoría.

Relaciones alométricas de las variables aerodinámicas

La razón de aspecto varió entre 5.1 (*Sturnira erythromos*) y 9.0 (*Macrotus waterhousii*), mientras que la carga alar varió entre 6.5 N/m^2 (*Micronycteris megalotis*) y 25.2 N/m^2 (*Phyllostomus hastatus*) (Anexo 1). El modelo de mejor ajuste para la relación alométrica de la razón de aspecto establece que no existen efectos de la dieta en la relación evolutiva de la razón de aspecto y la masa (Tabla 1). La pendiente de la relación entre ambas variables no se diferencia significativamente de 0 (Fig. 3). En cambio, para la relación alométrica entre la carga alar y la masa se obtuvieron dos modelos con un ajuste similar a los datos. En ambos modelos se considera un grupo que está formado por las especies herbívoras y omnívoras mayormente herbívoras (H-OH) y otro grupo que está formado por las especies omnívoras y omnívoras mayormente animalívoras (O-OA). El primero de estos dos modelos, con un valor de ponderación de Akaike corregido para muestras pequeñas de 0.145, asume interceptos diferentes y pendientes iguales, mientras que el segundo modelo, con un valor de ponderación de Akaike corregido para muestras pequeñas de 0.147, asume interceptos iguales y pendientes diferentes (Tabla 2). Al examinar cómo varía la carga alar entre los dos grupos de especies (H-OH y O-OA) por medio de un análisis de varianza filogenético

(modelo de cuadrados mínimos generalizados en la biblioteca *nlme* versión 3.1 de R) no se encontraron diferencias significativas en los valores promedio ($F_{1,43}$ = 0.778, P = 0.383) (Anexo 5). Por lo tanto, se descarta el modelo que asume interceptos diferentes. El modelo que asume interceptos iguales y pendientes diferentes muestra un efecto de la dieta en la relación alométrica: en especies herbívoras y omnívoras mayormente herbívoras la carga alar aumenta con la masa más rápidamente (y = 1.415 + 0.355x, t = 11.253, P < 0.001) que en especies omnívoras y omnívoras mayormente animalívoras (y = 1.415 + 0.327x, t = 10.986, P < 0.001), si bien esta diferencia es pequeña (Fig. 4).

Tabla 1. Modelos alométricos evolutivos de la razón de aspecto de 49 especies de murciélagos filostómidos. Gremios tróficos: F: frugívoros, H: herbívoros, N: nectarívoros, OA: omnívoros-animalívoros, OF: omnívoros-frugívoros, OH: omnívoros-herbívoros, ON: omnívoros-nectarívoros. Parámetros del modelo: df_n: grados de libertad del numerador, df_d: grados de libertad del denominador, λ: señal filogenética, w: ponderación del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas. En los modelos con el valor de λ subrayado, la señal filogenética fue significativamente distinta de 0 y de 1; en los demás, la señal filogenética fue significativamente distinta de 0 pero no de 1. El modelo que mejor se ajusta a los datos se indica en negrita.

Modelo	r^2	F	df_n	df_d	P	λ	AICc	w
Sin efecto de los gremios	<0.001	0.013	1	47	0.912	0.82	-72.129	0.169
Interceptos diferentes y pendientes iguales								
H, OH, O-OA	0.086	1.405	3	45	0.254	0.97	-70.214	0.065
H, OH-O, OA	0.085	1.385	3	45	0.259	0.96	-70.302	0.068
H-OH, O-OA	<0.001	0.008	2	46	0.992	0.82	-69.860	0.054
H-OH-O, OA	0.005	0.117	2	46	0.889	0.82	-70.093	0.061
F, OF, N-ON, O-OA	0.086	1.041	4	44	0.397	0.96	-67.983	0.021
F, OF-N-ON, O-OA	0.094	1.551	3	45	0.215	0.97	-70.372	0.070
Interceptos iguales y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.126	2.170	3	45	0.105	1.00	-70.763	0.086
H, OH-O, OA	0.124	2.128	3	45	0.110	1.00	-70.641	0.080
H-OH, O-OA	0.002	0.038	2	46	0.963	0.82	-69.925	0.056
H-OH-O, OA	<0.01	0.007	2	46	0.993	0.82	-69.858	0.054
F, OF, N-ON, O-OA	0.095	1.150	4	44	0.346	0.97	-68.163	0.023
F, OF-N-ON, O-OA	0.123	2.098	3	45	0.114	1.00	-70.557	0.077
Interceptos y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.101	0.969	5	43	0.447	0.94	-66.793	0.012
H, OH-O, OA	0.104	1.002	5	43	0.428	0.90	-67.454	0.016
H-OH, O-OA	0.023	0.352	3	45	0.788	<u>0.79</u>	-68.573	0.029
H-OH-O, OA	0.044	0.691	3	45	0.562	<u>0.75</u>	-69.528	0.046
F, OF, N-ON, O-OA	0.098	0.636	7	41	0.723	0.88	-61.647	<0.01
F, OF-N-ON, O-OA	0.091	0.859	5	43	0.516	0.93	-66.418	<0.01

Tabla 2. Modelos alométricos evolutivos de la carga alar de 45 especies de murciélagos filostómidos. Gremios tróficos: F: frugívoros, H: herbívoros, N:, nectarívoros, OA: omnívoros-animalívoros, OF: omnívoros-frugívoros, OH: omnívoros-herbívoros, ON: omnívoros-nectarívoros. Parámetros del modelo: df_n: grados de libertad del numerador, df_d: grados de libertad del denominador, λ: señal filogenética, *w*: ponderación del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas. En todos los modelos la señal filogenética fue significativamente distinta de 1 pero no de 0. El modelo que mejor se ajusta a los datos se indica en negrita.

Modelo	r^2	*F*	df_n	df_d	*P*	λ	AICc	*w*
Sin efecto de los gremios	0.738	121.10	1	43	<0.001	0	-45.141	0.078
Interceptos diferentes y pendientes iguales								
H, OH, O-OA	0.758	42.81	3	41	<0.001	0	-44.008	0.044
H, OH-O, OA	0.754	41.96	3	41	<0.001	0	-43.324	0.032
H-OH, O-OA	0.758	65.70	2	42	<0.001	0	-46.382	0.145
H-OH-O, OA	0.753	64.17	2	42	<0.001	0	-45.581	0.097
F, OF, N-ON, O-OA	0.763	32.24	4	40	<0.001	0	-42.456	0.020
F, OF-N-ON, O-OA	0.759	42.99	3	41	<0.001	0	-44.153	0.048
Interceptos iguales y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.759	42.93	3	41	<0.001	0	-44.105	0.047
H, OH-O, OA	0.757	42.67	3	41	<0.001	0	-43.896	0.042
H-OH, O-OA	0.758	65.75	2	42	<0.001	0	-46.405	0.147
H-OH-O, OA	0.756	65.16	2	42	<0.001	0	-46.102	0.126
F, OF, N-ON, O-OA	0.766	32.68	4	40	<0.001	0	-42.927	0.026
F, OF-N-ON, O-OA	0.759	43.06	3	41	<0.001	0	-44.210	0.049
Interceptos y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.761	24.79	5	39	<0.001	0	-39.300	0.004
H, OH-O, OA	0.759	24.54	5	39	<0.001	0	-38.941	0.004
H-OH, O-OA	0.759	42.93	3	41	<0.001	0	-44.037	0.045
H-OH-O, OA	0.757	42.67	3	41	<0.001	0	-43.818	0.040
F, OF, N-ON, O-OA	0.767	17.41	7	31	<0.001	0	-34.725	<0.001
F, OF-N-ON, O-OA	0.761	24.88	5	39	<0.001	0	-39.420	0.004

DISCUSIÓN

Comprender los correlatos ecológicos y evolutivos de la diversidad de dietas en los murciélagos filostómidos, incluso entre especies estrechamente emparentadas filogenéticamente, requiere un examen cuidadoso de las relaciones entre la ecología trófica y la morfología alar. En esta investigación se incluyeron datos de variables aerodinámicas de especies que no se habían caracterizado previamente y se definieron grupos funcionales que abarcan variaciones en la dieta que no se habían considerado en estudios anteriores. Aunque no se observó una relación significativa entre la razón de aspecto y la masa de las especies estudiadas, se encontraron diferencias significativas en la relación de la carga alar

y la masa entre especies herbívoras o mayormente herbívoras y especies cuya dieta incluye animales en al menos el 50% de los ítems consumidos (Fig. 4). ¿Cuáles son las implicaciones de este patrón en la forma del vuelo de las especies estudiadas?

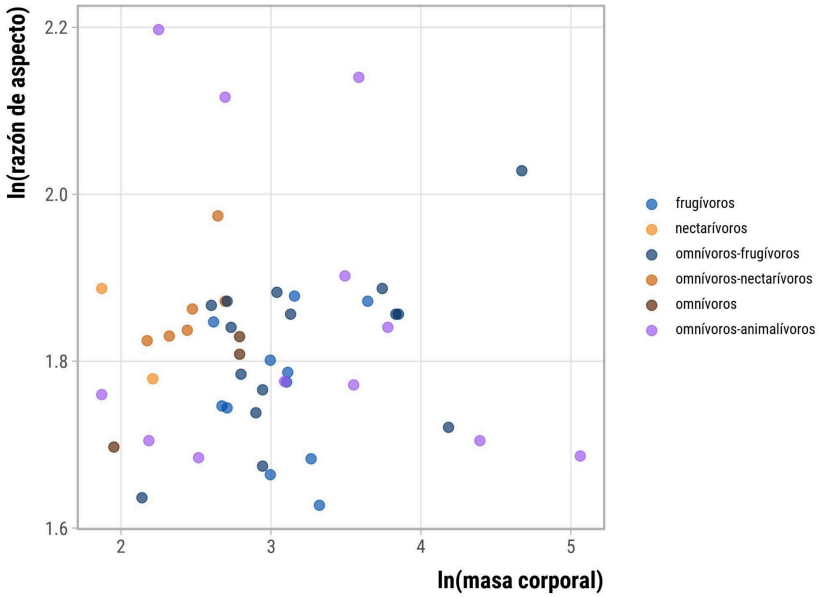


Figura 3. Relación entre la razón de aspecto y la masa corporal en 49 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. Aunque el modelo de mejor ajuste no incorporó el efecto de los gremios tróficos, estos se resaltan en colores con fines ilustrativos.

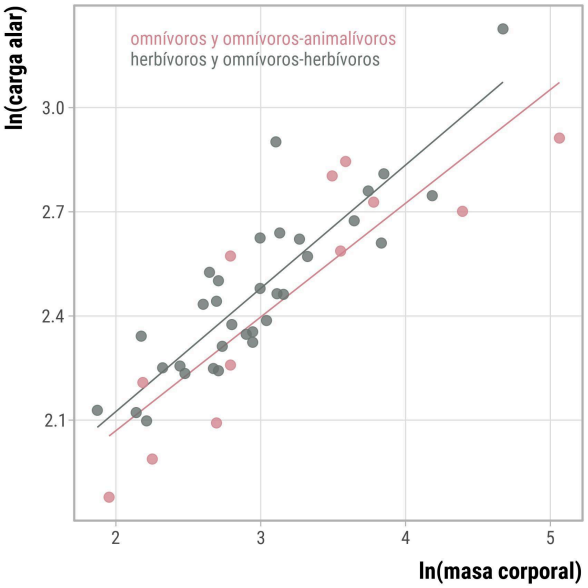


Figura 4. Relación entre la carga alar y la masa corporal en 45 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae.

En un modelo de forrajeo óptimo se maximiza la ingesta neta de energía o se minimiza el tiempo de forrajeo. El costo energético del vuelo sugiere que el diseño de las alas de los murciélagos está bajo presiones selectivas extremas (Neuweiler, 2000). Mientras que investigaciones previas encontraron que la carga alar es mayor en filostómidos frugívoros que en otras especies de la familia con otras dietas (Norberg y Rayner, 1987; Ospina-Garcés et al., 2023), en este estudio no se detectaron diferencias significativas en la carga alar entre gremios tróficos (Anexo 5). No obstante, los residuales de la relación entre la carga alar y la masa son, como promedio, 1.6 veces más altos en el gremio O-OA que en el gremio H-OH, y la pendiente es significativamente mayor en el segundo grupo de especies que en el primero. Esto indica que las especies herbívoras y predominantemente herbívoras tienen más restricciones que las especies omnívoras y predominantemente animalívoras en la variación alométrica de la carga alar en función del tamaño corporal. Estas restricciones pueden explicarse desde la eficiencia energética del vuelo.

En el Neotrópico, los recursos vegetales disponibles para los murciélagos varían en el espacio y en el tiempo (Fleming y Muchhala, 2008). Los murciélagos nectarívoros y frugívoros deben desplazarse desde sus refugios diurnos hacia los arbustos y árboles que se encuentren en fruto o en flor, y visitar a lo largo de la noche varias plantas que pueden estar separadas cientos de metros entre sí. Por ejemplo, individuos de *Leptonycteris curasoae* pueden recorrer 27.2 km en una sola noche hacia sus áreas de alimentación, a una velocidad de 8.2 m/s (Sahley et al., 1993). La modalidad de vuelo de las especies herbívoras y predominantemente herbívoras de murciélagos requiere, por lo tanto, resistencia y economía de recursos. Sin embargo, una presa proporciona más energía por unidad de masa que la misma cantidad de néctar o pulpa de frutas (Neuweiler, 2000; McGuire y Boyles, 2024). Por consiguiente, las especies de murciélagos con una dieta omnívora o mayormente animalívora pueden desplazarse a distancias más cortas y con vuelos relativamente más costosos que las especies nectarívoras y frugívoras. En términos evolutivos, esta diferencia sugiere que la variación en la morfología alar está más limitada en las especies herbívoras. Esto se debe a que los individuos de estas especies deben realizar desplazamientos más largos para satisfacer sus necesidades energéticas diarias, en contraste con individuos de especies animalívoras, que pueden obtener la energía que requieren capturando una o pocas presas con vuelos más cortos.

Las diferencias en los valores de la carga alar y la razón de aspecto entre las especies se han asociado al rendimiento del vuelo y el grado de maniobrabilidad (Marinello y Bernard, 2014; Simmons y Jones, 2024). Como parte de su estrategia de alimentación, muchas especies animalívoras levantan a su presa del sustrato y se desplazan a un sitio cercano para consumirla (Norberg y Fenton, 1988; Kalko et al., 1999). En ocasiones, la masa de la presa equivale al 50% o más de la masa del murciélago. Por ejemplo, *Micronycteris microtis* es uno de los filostómidos animalívoros más pequeños (5.0-7.0 g), pero consume artrópodos y lagartos cercanos a su tamaño (Santana et al., 2011). En cambio, los frutos representan entre el 5 y 50% de la masa corporal de las especies herbívoras que los consumen (Vandoros y

Dumont, 2004). En algunas especies frugívoras los murciélagos transportan frutos que representan entre el 10 y 20% de su tamaño corporal (Vandoros y Dumont, 2004). Las especies carnívoras o las que se alimentan de insectos que toman del sustrato requieren, por lo tanto, valores bajos de carga alar (Norberg y Rayner, 1987). En cambio, en las especies frugívoras y nectarívoras debe existir un equilibrio entre la capacidad de maniobrar en la vegetación (e incluso, de quedar suspendido en el aire durante el vuelo) y la capacidad de realizar vuelos rápidos para desplazarse entre sitios de alimentación (Norberg, 1994). El primer factor requiere valores bajos de la carga alar y el segundo factor requiere valores altos de la carga alar y de la razón de aspecto (Norberg y Rayner, 1987). Estos elementos explican por qué no se encontraron diferencias en este estudio en los valores de carga alar entre gremios tróficos.

La razón de aspecto no se asoció de manera significativa con la masa y tampoco varió de manera significativa entre los gremios tróficos de filostómidos (Fig. 3). Estos resultados son consistentes con otros estudios (Norberg y Rayner, 1987; Ospina-Garcés et al., 2023), pero no deberían considerarse como resultados esperados. Por un lado, la envergadura no escala isométricamente con la masa (Norberg, 1981), por lo que la razón de aspecto no es del todo independiente de la masa. Por otro lado, el hábitat predominante de la mayoría de las especies de murciélagos filostómidos puede explicar que las diferencias en la razón de aspecto entre gremios no sean significativas. La mayoría de los murciélagos filostómidos se distribuye en bosques tropicales (Rojas et al., 2018b), que se caracterizan por tener una densidad de vegetación relativamente alta, lo que implica una cantidad alta de obstáculos que dificultan el vuelo. En este entorno, muchas especies se desplazan entre diferentes estratos de la vegetación. Por ejemplo, las especies del género *Sturnira* se han asociado comúnmente al sotobosque, donde consumen frutos de Clusiaceae, Piperaceae y Solanaceae (Kalko y Handley, 2001). No obstante, también se ha observado que las especies de *Sturnira* se alimentan de frutos de árboles de dosel como *Cecropia*, *Ficus* y *Urera* (García-Herrera et al., 2023). De manera similar, especies de los géneros *Artibeus*, *Uroderma* y *Platyrrhinus* que se asocian al consumo de *Ficus* y de otras moráceas (Olaya-Rodríguez et al., 2019), también se alimentan de plantas del sotobosque. También se ha documentado que especies animalívoras como *Lophostoma silvicola* y *Trachops cirrhosus* tienen sus refugios en árboles altos, pero bajan al sotobosque a buscar insectos y vertebrados pequeños (Kalko et al., 1999). Estos desplazamientos dentro de la vegetación requieren una maniobrabilidad con un alto grado de precisión. Esto se consigue con una disminución de la razón de aspecto, que es lo que ocurre con la familia Phyllostomidae, cuyas especies exhiben valores bajos de razón de aspecto y la menor disparidad con respecto a otras familias de murciélagos (Ospina-Garcés et al., 2023). Por lo tanto, la complejidad de la vegetación de los bosques tropicales puede explicar por qué la razón de aspecto no cambia significativamente entre especies de filostómidos con distintas dietas.

La familia Pteropodidae, que se distribuye en el hemisferio oriental, incluye especies frugívoras y nectarívoras. Sin embargo, debido a la menor diversidad de dietas en

comparación con los filostómidos, se requiere precaución al extrapolar patrones en la relación entre la dieta y la morfología alar entre ambas familias. Puede resultar más interesante analizar esta relación dentro del contexto de la superfamilia Noctilionoidea, que incluye, además de a los filostómidos, a familias insectívoras como Mormoopidae, Furipteridae y Thyropteridae, y a la familia piscívora Noctilionidae (Rojas et al., 2016). En este contexto macroevolutivo, una caracterización detallada de la dieta y nuevos datos sobre especies con morfología alar desconocida podrían ofrecer evidencias sobre la diversificación de las alas en la mayor radiación neotropical de murciélagos (Rojas et al., 2016).

Este estudio abarcó el 21.6% de las especies de la familia Phyllostomidae, debido a limitaciones asociadas con la disponibilidad de datos publicados y al esfuerzo de muestreo en campo. No obstante, se incluyeron datos de especies que no habían sido estudiadas previamente y se tomaron en cuenta factores como las variaciones en la dieta y el efecto de la historia evolutiva de las especies. Además, la proporción de especies en cada gremio trófico en este estudio fue similar a la proporción obtenida a partir de la caracterización realizada por Ochoa-Sanz et al. (en preparación) en 213 especies. Los resultados de esta investigación contribuyen a comprender la variabilidad de las alas en la familia Phyllostomidae, uno de los grupos de mamíferos más diversos. Asimismo, se destaca la importancia de integrar otros factores asociados a la adquisición de alimento que influyen en la forma de las alas, como las condiciones del hábitat donde se encuentran los recursos tróficos.

CONCLUSIONES

- La dieta es un factor importante que explica la variación morfológica de las alas en grupos con una alta diversidad ecológica y evolutiva, como los murciélagos filostómidos.
- Una dieta mayormente herbívora impone más restricciones a la forma de las alas y a los estilos de vuelo que una dieta donde los animales representan al menos el 50% de los ítems consumidos.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que han contribuido de manera significativa a la realización de esta tesis. Gracias a mi director de tesis, Danny Rojas, por su paciencia, orientación y apoyo a lo largo de este proceso. También agradezco al profesor Ángel Vale por su apoyo en la gestión de una expedición y su constante retroalimentación. Gracias a mis amigos Samuel Morales, Angelin Loaiza, Mauricio Ramírez, Lina Mazo y Sebastián Viveros por toda su ayuda durante las expediciones. Gracias a todos los integrantes de RojasLab por escuchar mis dudas y compartir sus sugerencias y a Diana Ochoa por proporcionar la información sobre la dieta de los filostómidos. Por último, quiero agradecer a la Pontificia

Universidad Javeriana Cali, Fundación Ecotonos, Fundación Farallones y a todos en la Finca Farallones por su apoyo económico y por facilitar sitios para realizar el trabajo de campo.

REFERENCIAS

Altshuler, D. L. (2006). Flight Performance and Competitive Displacement of Hummingbirds across Elevational Gradients. *The American Naturalist*, *167*(2), 216-229. https://doi.org/10.1086/498622

Arita, H. T., y Fenton, M. B. (1997). Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology & Evolution*, *12*(2), 53-58. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(96)10058-6

Banks, E. (1930). The Relation of Weight to Wing Area in the Flight of Animals. *Journal of the Malayan Branch of the Royal Asiatic Society*, *8*(2 (110)), 334-360. JSTOR.

Burnham, K. P., y Anderson, D. R. (Eds.). (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/b97636

Díaz, M. M., Solari, S., Gregorin, R., Aguirre, L. F., y Barquez, R. M. (2021). *Clave de identificación de los murciélagos neotropicales*. Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina.

Findley, J. S., Studier, E. H., y Wilson, D. E. (1972). Morphologic Properties of Bat Wings. *Journal of Mammalogy*, *53*(3), 429-444. JSTOR. https://doi.org/10.2307/1379035

Fleming, T. H., y Muchhala, N. (2008). Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: Pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35(5), 764-780. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01833.x

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

García-Herrera, L. V., Ramírez-Fráncel, L. A., Guevara, G., Lim, B. K., y Losada-Prado, S. (2023). Wing morphology is related to niche specialization and interaction networks in stenodermatine bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, *104*(2), 347-360. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac112

Hemingway, C. T., Dixon, M. M., y Page, R. A. (2020). The Omnivore's Dilemma: The Paradox of the Generalist Predators. En Fleming, T. H., Dávalos, L. M., y Mello, M. A. R. (Eds.). (2020). *Phyllostomid bats: A unique mammalian radiation*. The University of Chicago Press.

Ingala, M. R., Simmons, N. B., Wultsch, C., Krampis, K., Provost, K. L., y Perkins, S. L. (2021). Molecular diet analysis of neotropical bats based on fecal DNA metabarcoding. *Ecology and Evolution*, *11*(12), 7474-7491. https://doi.org/10.1002/ece3.7579

Kalko, E. K. V., Friemel, D., Handley, C. O., y Schnitzler, H.-U. (1999). Roosting and Foraging Behavior of Two Neotropical Gleaning Bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica*, *31*(2), 344-353. JSTOR.

Kalko, E. K. V., y Handley, C. O. (2001). Neotropical Bats in the Canopy: Diversity, Community Structure, and Implications for Conservation. *Plant Ecology*, *153*(1/2), 319-333. JSTOR.

Le Roy, C., Debat, V., y Llaurens, V. (2019). Adaptive evolution of butterfly wing shape: From morphology to behaviour. *Biological Reviews*, *94*(4), 1261-1281. https://doi.org/10.1111/brv.12500

Mammal Diversity Database. (2024). *Mammal Diversity Database* (v1.12.1) [dataset]. https://doi.org/10.5281/ZENODO.4139722

Marinello, M. M., y Bernard, E. (2014). Wing morphology of Neotropical bats: A quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology*, *92*(2), 141-147. https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0127

Maucieri, D. G., Ashbaugh, A. J., y Theodor, J. M. (2021). Sexual dimorphism in bat wing morphology—Variation among foraging styles. *Canadian Journal of Zoology*, *99*(11), 953-960. https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0035

McGuire, L. P., y Boyles, J. G. (2024). Energetics of foraging bats. En Russo, D., y Fenton, M. B. (Eds.). *A natural history of bat foraging: Evolution, physiology, ecology, behavior, and conservation*. (pp. 173-198). London: Academic Press, an imprint of Elsevier.

Neuweiler, G. (2000). The biology of bats (E. Covey, Trad.). New York: Oxford University Press.

Norberg, U. M. (1981). Allometry of bat wings and legs and comparison with bird wings. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *292*(1061), 359-398. https://doi.org/10.1098/rstb.1981.0034

Norberg, U. M. (1994). Wing Design, Flight Performance, and Habitat Use in Bats. En Wainwright, P. C., y Reilly, S. M. (Eds.). *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. (pp. 205-239). University of Chicago Press.

Norberg, U. M., y Fenton, M. B. (1988). Carnivorous bats? *Biological Journal of the Linnean Society*, *33*(4), 383-394. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1988.tb00451.x

Norberg, U. M., y Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *316*(1179), 335-427. https://doi.org/10.1098/rstb.1987.0030

Ochoa-Sanz, D. M., Villalobos, F. y Rojas, D (en preparación). Efecto de la dieta en los patrones de diversificación de los murciélagos de la familia Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera).

Olaya-Rodríguez, M. H., Pérez-Torres, J., y Londoño-Murcia, M. C. (2019). Use of forest strata by bats according to wing morphology and habitat complexity in a fragment of tropical dry forest (Colombia). *Barbastella*, *12*(1). https://doi.org/10.14709/BarbJ.12.1.2019.11

Ospina-Garcés, S. M., Zamora-Gutierrez, V., Lara-Delgado, J. M., Morelos-Martínez, M., Ávila-Flores, R., Kurali, A., Ortega, J., Selem-Salas, C. I., y MacSwiney G, M. C. (2023). The relationship between wing morphology and foraging guilds: Exploring the evolution of wing ecomorphs in bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, blad157. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad157

Poole, E. L. (1936). Relative Wing Ratios of Bats and Birds. *Journal of Mammalogy*, *17*(4), 412-413. https://doi.org/10.1093/jmammal/17.4.412-a

R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Rojas, D., Ramos Pereira, M. J., Fonseca, C., y Dávalos, L. M. (2018a). Eating down the food chain: Generalism is not an evolutionary dead end for herbivores. *Ecology Letters*, *21*(3), 402-410. https://doi.org/10.1111/ele.12911

Rojas, D., Moreira, M., Ramos Pereira, M. J., Fonseca, C., y Dávalos, L. M. (2018b). Updated distribution maps for neotropical bats in the superfamily Noctilionoidea. *Ecology*, *99*(9), 2131-2131. https://doi.org/10.1002/ecy.2404

Rojas, D., Vale, Á., Ferrero, V., y Navarro, L. (2012). The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography*, *39*(11), 1948-1960. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02709.x

Rojas, D., Warsi, O. M., y Dávalos, L. M. (2016). Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) Challenge a Recent Origin of Extant Neotropical Diversity. *Systematic Biology*, *65*(3), 432-448. https://doi.org/10.1093/sysbio/syw011

Sahley, C. T., Horner, M. A., y Fleming, T. H. (1993). Flight Speeds and Mechanical Power Outputs of the Nectar-Feedint Bat, *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae: Glossophaginae). *Journal of Mammalogy*, 74(3), 594-600. https://doi.org/10.2307/1382278

Santana, S. E., Geipel, I., Dumont, E. R., Kalka, M. B., y Kalko, E. K. V. (2011). All You Can Eat: High Performance Capacity and Plasticity in the Common Big-Eared Bat, *Micronycteris microtis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *PLoS ONE*, *6*(12), e28584. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028584

Schmieder, D. A., Benítez, H. A., Borissov, I. M., y Fruciano, C. (2015). Bat Species Comparisons Based on External Morphology: A Test of Traditional versus Geometric Morphometric Approaches. *PLOS ONE*, *10*(5), e0127043. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127043

Schneider, C. A., Rasband, W. S., y Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, *9*(7), 671-675. https://doi.org/10.1038/nmeth.2089

Simmons, N. B., y Jones, M. F. (2024). Foraging in the fossil record: Diet and behavior of the earliest bats. En Russo, D., y Fenton, M. B. (Eds.). *A natural history of bat foraging: Evolution, physiology, ecology, behavior, and conservation.* (pp. 7-40). London: Academic Press, an imprint of Elsevier.

Stockwell, E. F. (2001). Morphology and flight manoeuvrability in New World leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, *254*(4), 505-514. https://doi.org/10.1017/S0952836901001005

Symonds, M. R. E., y Blomberg, S. P. (2014). A Primer on Phylogenetic Generalised Least Squares. En L. Z. Garamszegi (Ed.), *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology* (pp. 105-130). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-43550-2_5

Upham, N. S., Esselstyn, J. A., y Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLOS Biology*, *17*(12), e3000494. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494

Vandoros, J. D., y Dumont, E. R. (2004). Use of the wings in manipulative and suspensory behaviors during feeding by frugivorous bats. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, *301A*(4), 361-366. https://doi.org/10.1002/jez.a.20040

Varzinczak, L. H. (2020). Understanding the relationship between climatic niches and dispersal through the lens of bat wing morphology. *Journal of Zoology*, *312*(4), 239-247. https://doi.org/10.1111/jzo.12826

Wang, X., y Clarke, J. A. (2015). The evolution of avian wing shape and previously unrecognized trends in covert feathering. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1816), 20151935. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1935

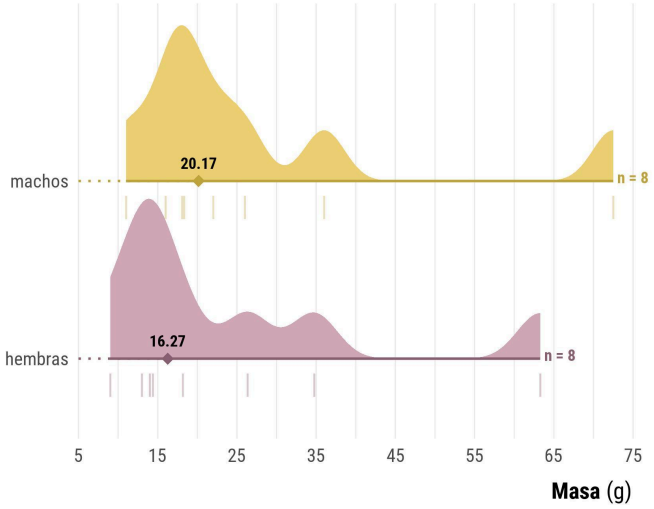
Zou, W., Liang, H., Wu, P., Luo, B., Zhou, D., Liu, W., Wu, J., Fang, L., Lei, Y., y Feng, J. (2022). Correlated evolution of wing morphology and echolocation calls in bats. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 1031548. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1031548

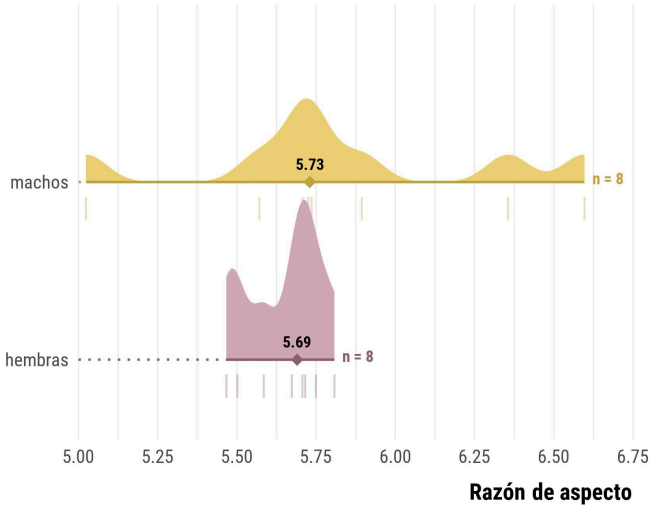
Anexo 1. Masa corporal, variables aerodinámicas y grupos funcionales de 49 especies de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae). La masa corporal está en gramos, la razón de aspecto es una medida adimensional y la carga alar está en newton por metro cuadrado (N/m^2). Los valores corresponden a la media aritmética obtenida para cada especie. La literatura se refiere a Norberg y Rayner (1987) y Zou et al. (2022). Gremios tróficos: A: animalívoros, F: frugívoros, H: herbívoros, N:, nectarívoros, OA: omnívoros-animalívoros, OF: omnívoros-frugívoros, OH: omnívoros-herbívoros, ON: omnívoros-nectarívoros.

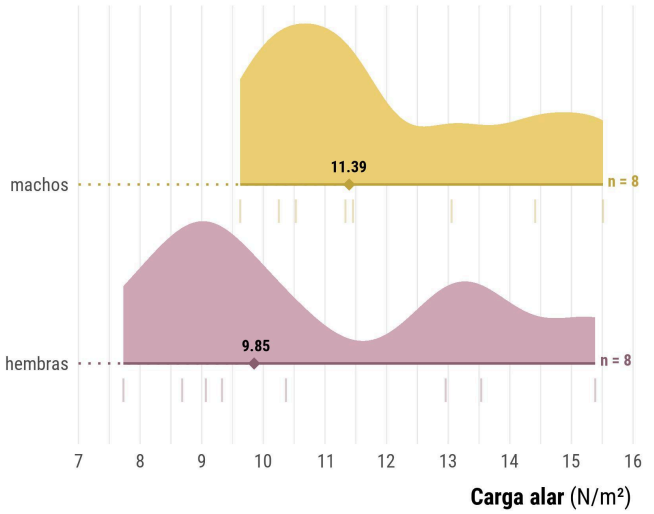
Especie	Masa	Razón de aspecto	Carga alar	Grupos (*n* = 5)	Grupos (*n* = 6)	Fuente
Anoura caudifer	11.50	6.28	9.54	OH	ON	Expediciones
Anoura geoffroyi	14.10	7.20	12.50	OH	ON	Literatura
Artibeus jamaicensis	47.00	6.40	16.60	OH	OF	Literatura
Artibeus lituratus	65.65	5.59	15.59	OH	OF	Expediciones
Brachyphylla cavernarum	46.20	6.40	13.60	OH	OF	Literatura
Carollia brevicauda	16.45	5.96	10.75	OH	OF	Expediciones
Carollia castanea	19.00	5.33	10.22	OH	OF	Expediciones
Carollia perspicillata	18.17	5.69	10.46	OH	OF	Expediciones
Chiroderma trinitatum	13.70	6.34	-	H	F	Literatura
Chiroderma villosum	22.90	6.40	14.00	OH	OF	Literatura
Choeroniscus godmani	9.13	5.92	8.15	H	N	Expediciones
Choeroniscus minor	8.80	6.20	10.40	OH	ON	Literatura
Chrotopterus auritus	80.90	5.50	14.90	OA	OA	Literatura
Dermanura glauca	15.00	5.72	9.41	H	F	Expediciones
Dermanura phaeotis	14.49	5.73	9.47	H	F	Expediciones
Desmodus rotundus	34.86	5.88	13.29	OA	OA	Expediciones

Especie	Masa	Razón de aspecto	Carga alar	Grupos (*n* = 5)	Grupos (*n* = 6)	Fuente
Diaemus youngii	36.10	8.50	17.20	OA	OA	Literatura
Diphylla ecaudata	32.90	6.70	16.50	OA	OA	Literatura
Enchisthenes hartii	26.25	5.38	13.75	H	F	Expediciones
Erophylla bombifrons	16.30	6.23	9.57	O	O	Literatura
Erophylla sezekorni	16.30	6.10	13.10	O	O	Literatura
Gardnerycteris crenulata	14.80	8.30	8.10	OA	OA	Literatura
Glossophaga longirostris	11.90	6.44	9.34	OH	ON	Literatura
Glossophaga soricina	10.20	6.23	9.49	OH	ON	Expediciones
Lichonycteris obscura	6.50	6.60	8.40	H	N	Literatura
Macrophyllum macrophyllum	8.90	5.50	9.10	OA	OA	Literatura
Macrotus waterhousii	9.50	9.00	7.30	OA	OA	Literatura
Mesophylla macconnelli	8.50	5.14	8.35	OH	OF	Expediciones
Micronycteris hirsuta	12.40	5.39	-	OA	OA	Literatura
Micronycteris megalotis	7.05	5.46	6.54	O	O	Expediciones
Micronycteris minuta	6.50	5.81	-	OA	OA	Literatura
Monophyllus plethodon	14.80	6.50	11.50	OH	ON	Literatura
Phyllops falcatus	20.90	6.57	10.88	OH	OF	Literatura
Phyllostomus discolor	42.20	6.60	15.80	OH	OF	Literatura
Phyllostomus hastatus	107.00	7.60	25.20	OH	OF	Literatura
Platyrrhinus helleri	13.50	6.47	11.40	OH	OF	Literatura
Stenoderma rufum	22.30	5.90	18.20	H	F	Literatura
Sturnira bidens	23.50	6.54	11.73	H	F	Expediciones
Sturnira bogotensis	19.00	5.85	10.53	OH	OF	Expediciones
Sturnira erythromos	27.75	5.09	13.08	H	F	Expediciones
Sturnira koopmanhilli	20.00	6.06	13.80	H	F	Expediciones
Sturnira lilium	15.00	6.50	12.20	OH	OF	Literatura
Sturnira ludovici	22.47	5.97	11.75	H	F	Expediciones
Sturnira luisi	20.00	5.28	11.93	H	F	Expediciones
Tonatia bakeri	22.00	5.91	-	OA	OA	Literatura
Trachops cirrhosus	43.80	6.30	15.30	OA	OA	Literatura
Uroderma bilobatum	15.40	6.30	10.10	OH	OF	Literatura
Vampyrodes caraccioli	38.30	6.50	14.50	H	F	Literatura
Vampyrum spectrum	158.00	5.40	18.40	OA	OA	Literatura

Anexo 2. Variación en la masa corporal, la razón de aspecto y la carga alar en ocho especies de murciélagos filostómidos. Las especies representan 4 de las 11 subfamilias. La ausencia de dimorfismo sexual en estas variables se corresponde con análisis publicados en la literatura que han usado conjuntos diferentes de especies.


machos
20.17
n = 8
hembras
16.27
n = 8
5
15
25
35
45
55
65
75
Masa (g)


machos
5.73
n = 8
hembras
5.69
n = 8
5.00
5.25
5.50
5.75
6.00
6.25
6.50
6.75
Razón de aspecto


machos
11.39
n = 8
hembras
9.85
n = 8
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
Carga alar (N/m²)

Anexo 3. Filogenia en formato NEWICK de 49 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae que se utilizó en los análisis comparativos con la razón de aspecto.

((((((((((Artibeus_jamaicensis:3.819041404,Artibeus_lituratus:3.819041404):4.702923816,(Dermanura_phaeotis:6.48688476,Dermanura_glauca:6.48688476):2.03508046):2.383229494,(Phyllops_falcatus:1.6930205,Stenoderma_rufum:1.6930205):9.212174215):2.124500181,Enchisthenes_hartii:13.02969489):1.87722735,((((Platyrrhinus_helleri:8.005810948,Vampyrodes_caraccioli:8.005810949):2.752393368,Mesophylla_macconnelli:10.75820432):0.7252332218,(Chiroderma_villosum:3.386298719,Chiroderma_trinitatum:3.386298719):8.097138819):0.80083029,Uroderma_bilobatum:12.28426783):2.622654417):3.017559284,(((((Sturnira_ludovici:3.100767893,Sturnira_koopmanhilli:3.100767892):0.7086854929,Sturnira_bogotensis:3.809453385):1.222455796,Sturnira_erythromos:5.031909181):0.4819650539,(Sturnira_luisi:2.79494232,Sturnira_lilium:2.794942321):2.718931915):6.139157451,Sturnira_bidens:11.65303169):6.271449843):3.47378916,((Carollia_perspicillata:2.180603268,Carollia_brevicauda:2.180603268):6.13838741,Carollia_castanea:8.318990678):13.07928001):2.662772815,((((Glossophaga_longirostris:7.181322224,Glossophaga_soricina:7.181322224):6.703184103,Monophyllus_plethodon:13.88450633):4.057591289,((Erophylla_bombifrons:0.7880197287,Erophylla_sezekorni:0.7880197287):13.77888187,Brachyphylla_cavernarum:14.5669016):3.375196012):1.538506848,(((Choeroniscus_godmani:3.016755281,Choeroniscus_minor:3.016755281):5.164103836,Lichonycteris_obscura:8.180859117):8.799139268,(Anoura_geoffroyi:6.56665153,Anoura_caudifer:6.56665153):10.41334686):2.500606078):4.580439041):0.9589016443,(((((Phyllostomus_hastatus:8.123267294,Phyllostomus_discolor:8.123267293):5.872395699,Gardnerycteris_crenulata:13.99566299):5.09079947,Tonatia_bakeri:19.08646246):2.273520441,(Trachops_cirrhosus:19.14435326,Macrophyllum_macrophyllum:19.14435326):2.215629642):1.442107518,(Chrotopterus_auritus:14.86781526,Vampyrum_spectrum:14.86781526):7.934275158):2.217854727):2.415609666,((Diaemus_youngii:12.44962381,Desmodus_rotundus:12.44962381):7.738852005,Diphylla_ecaudata:20.18847582):7.247078995):0.8777583451,((Micronycteris_megalotis:8.924113484,Micronycteris_hirsuta:8.924113484):5.275984769,Micronycteris_minuta:14.20009825):14.11321491):1.974713162,Macrotus_waterhousii:30.28802632);

Anexo 4. Filogenia en formato NEWICK de 45 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae que se utilizó en los análisis comparativos con la carga alar. Respecto al árbol filogenético del Anexo 3, este no contiene a *Chiroderma trinitatum*, *Micronycteris hirsuta*, *Micronycteris minuta* y *Tonatia bakeri*, ya que no se pudieron obtener datos de la carga alar para estas especies.

((((((((((Artibeus_jamaicensis:3.819041404,Artibeus_lituratus:3.819041404):4.702923816,(Dermanura_phaeotis:6.48688476,Dermanura_glauca:6.48688476):2.03508046)56:2.383229494,(Phyllops_falcatus:1.6930205,Stenoderma_rufum:1.6930205):9.212174215):2.124500181,Enchisthenes_hartii:13.02969489):1.87722735,((((Platyrrhinus_helleri:8.005810948,Vampyrodes_caraccioli:8.005810949):2.752393368,Mesophylla_macconnelli:10.75820432):0.7252332218,Chiroderma_villosum:11.48343754):0.80083029,Uroderma_bilobatum:12.28426783):2.622654417):3.017559284,(((((Sturnira_ludo

vici:3.100767893,Sturnira_koopmanhilli:3.100767892):0.7086854929,Sturnira_bogotensis:3.809453385):1.222455796,Sturnira_erythromos:5.031909181):0.4819650539,(Sturnira_luisi:2.79494232,Sturnira_lilium:2.794942321):2.718931915):6.139157451,Sturnira_bidens:11.65303169):6.271449843)52:3.47378916,((Carollia_perspicillata:2.180603268,Carollia_brevicauda:2.180603268):6.13838741,Carollia_castanea:8.318990678):13.07928001):2.662772815,((((Glossophaga_longirostris:7.181322224,Glossophaga_soricina:7.181322224):6.703184103,Monophyllus_plethodon:13.88450633):4.057591289,((Erophylla_bombifrons:0.7880197287,Erophylla_sezekorni:0.7880197287):13.77888187,Brachyphylla_cavernarum:14.5669016):3.375196012):1.538506848,(((Choeroniscus_godmani:3.016755281,Choeroniscus_minor:3.016755281):5.164103836,Lichonycteris_obscura:8.180859117):8.799139268,(Anoura_geoffroyi:6.56665153,Anoura_caudifer:6.56665153):10.41334686):2.500606078):4.580439041):0.9589016443,((((Phyllostomus_hastatus:8.123267294,Phyllostomus_discolor:8.123267293):5.872395699,Gardnerycteris_crenulata:13.99566299):7.364319911,(Trachops_cirrhosus:19.14435326,Macrophyllum_macrophyllum:19.14435326):2.215629642):1.442107518,(Chrotopterus_auritus:14.86781526,Vampyrum_spectrum:14.86781526):7.934275158)82:2.217854727):2.415609666,((Diaemus_youngii:12.44962381,Desmodus_rotundus:12.44962381):7.738852005,Diphylla_ecaudata:20.18847582):7.247078995):0.8777583451,Micronycteris_megalotis:28.31331316):1.974713162,Macrotus_waterhousii:30.28802632);

Anexo 5. Variación de la carga alar entre dos grupos funcionales de murciélagos filostómidos: herbívoros y omnívoros mayormente herbívoros (H-OH) y omnívoros y omnívoros mayormente animalívoros (O-OA).