

# DIETA Y EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO DEL ENCÉFALO EN MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS

Diana Marcela Ochoa-Sanz<sup>1</sup>, Danny Rojas<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Cali, Colombia.

## RESUMEN

La dieta es un factor ecológico que explica la diversidad del tamaño del encéfalo en vertebrados. Estudios en murciélagos filostómidos (la familia de mamíferos con mayor diversidad trófica) sugieren que el encéfalo de las especies frugívoras es comparativamente mayor que el de las especies de otros gremios tróficos. Sin embargo, estudios más recientes muestran que al menos el 73% de los filostómidos son omnívoros y presentan gran variación en la proporción y composición de los ítems vegetales y animales que consumen. Agrupar a las especies en gremios discretos y usar un único gremio para los distintos tipos de omnivoría puede no reflejar adecuadamente la complejidad trófica de los filostómidos. Por esta razón, la relación evolutiva entre la dieta y el tamaño del encéfalo en la mayor radiación de murciélagos neotropicales continúa siendo un misterio. En este estudio se evalúa esta relación evolutiva en 124 especies de filostómidos, utilizando tres aproximaciones a la dieta de las especies que consideran la posición trófica, los óptimos adaptativos de esta variable y distintos tipos de omnivoría. Además, se examina por primera vez la relación entre la dieta y el tamaño relativo de varias estructuras encefálicas. Las especies mayoritariamente y estrictamente herbívoras tienen encéfalos y estructuras encefálicas relacionadas con la memoria espacial y la olfacción proporcionalmente más grandes que las especies animalívoras. En estas últimas, algunas estructuras encefálicas responsables de procesar señales visuales y auditivas son proporcionalmente más grandes que en las primeras. La evolución de distintas estrategias de alimentación pudo impulsar cambios en las dimensiones de varias estructuras encefálicas. Aunque la dieta permite explicar la evolución del tamaño del encéfalo en los murciélagos filostómidos,

información detallada sobre la historia natural de las especies puede ayudar a dilucidar las dinámicas de diversificación de este clado.

**Palabras clave:** correlatos ecológicos, métodos comparativos filogenéticos, omnivoría, posición trófica, volumen del encéfalo.

## **ABSTRACT**

Diet is one of the ecological factors that explains the diversity of brain size in vertebrates. Studies in phyllostomid bats (the mammalian family with the greatest trophic diversity) suggest that frugivorous species have brains comparatively larger than species from other trophic guilds. However, recent studies show that at least 73% of phyllostomids are omnivorous and show great variation in the proportion and composition of the plant and animal items they consume. Grouping species into discrete guilds and using a single guild for different types of omnivory may not adequately reflect the trophic complexity of phyllostomids. Therefore, the evolutionary relationship between diet and brain size in the most extensive radiation of Neotropical bats remains a mystery. In this thesis we evaluate this evolutionary relationship for 124 species of phyllostomids, using three approaches to the species diet that consider trophic position, the adaptive optima of this variable, and different types of omnivory. Furthermore, we examine the relationship between diet and the relative size of various brain structures for the first time. Species that are mainly or strictly herbivorous have proportionally larger brains and brain structures that are involved in spatial memory and olfaction than animalivorous species. In these last species, some of the brain structures responsible for processing visual and auditory signals are proportionally larger than in the former. The evolution of different feeding strategies may have driven changes in the dimensions of several brain structures. Although diet can explain the evolution of brain size in phyllostomid bats, detailed information on the natural history of the species could help to elucidate the diversification dynamics of this clade.

**Keywords:** brain volumen, ecological correlates, omnivory, phylogenetic comparative methods, trophic position.

## INTRODUCCIÓN

Lo que come un animal se refleja en el tamaño de su encéfalo. La búsqueda y el uso de recursos, las interacciones con conespecíficos o con otras especies y los cambios de las condiciones del ambiente producen estímulos que los vertebrados procesan mediante distintas modalidades sensoriales y que, en muchos casos, implican también el almacenamiento de información (Leiser-Miller y Santana, 2020; Thiagavel *et al.*, 2020). Por esta razón, durante décadas se ha estudiado la relación entre el tamaño del encéfalo y numerosos factores sociales y ecológicos, con el fin de entender la evolución de una de las estructuras más complejas de los vertebrados.

Los factores que se relacionan con el tamaño del encéfalo se pueden agrupar bajo tres hipótesis: el cerebro social, los correlatos de la historia de vida y los correlatos ecológicos. La hipótesis del cerebro social propone que la sociabilidad es una de las presiones selectivas que explicaría la tendencia evolutiva al aumento del tamaño del encéfalo en mamíferos, ya que las interacciones sociales en grupos de distinto tamaño se relacionan con diferentes demandas cognitivas (Shultz y Dunbar, 2006, 2007; Dunbar y Shultz, 2007; Swanson *et al.*, 2012). Por ejemplo, las especies de primates que forman grupos sociales numerosos tienen encéfalos relativamente más grandes que las especies que viven solitarias o en parejas (Shultz y Dunbar, 2007; Navarrete *et al.*, 2016; Dunbar y Shultz, 2017). A diferencia de los primates, las especies de ungulados y carnívoros, y algunas especies de aves, que tienen vínculos de pareja estables, tienen encéfalos relativamente más grandes que las especies polígamas (Shultz y Dunbar, 2007; Shultz y Dunbar, 2010; West, 2014). Esta aparente contradicción sugiere un carácter idiosincrático para la hipótesis. Por su parte, la hipótesis de los correlatos de la historia de vida plantea que varios factores que se relacionan con el desarrollo, el cuidado parental y la longevidad se asocian positivamente con encéfalos relativamente mayores. En los mamíferos, las gestaciones de larga duración se asocian con encéfalos de mayor tamaño debido a los costos del desarrollo: los encéfalos más grandes tardan más en desarrollarse (Sacher y Staffeldt, 1974; Barton y Capellini, 2011). Mamíferos con lactancia prolongada también presentan encéfalos de gran tamaño, posiblemente porque la lactancia ofrece beneficios nutricionales que ayudan a compensar el costo metabólico del

tejido neuronal (Weisbecker y Goswami, 2010; Isler y Schaik, 2012). Y mamíferos más longevos tienen también encéfalos más grandes, posiblemente por la flexibilidad comportamental que les permite a estas especies responder a nuevas condiciones ambientales (Barrickman *et al.*, 2008; Minias y Podlaszczuk, 2017). Finalmente, la hipótesis de los correlatos ecológicos propone que los cambios ambientales, el comportamiento alimentario y la dieta implican mayor procesamiento de información (p. ej., memoria espacio-temporal, uso de diferentes modalidades sensoriales), lo que se refleja en el aumento del tamaño del encéfalo (Barton *et al.*, 1995; Sol *et al.*, 2010; Rojas *et al.*, 2013; Powell *et al.*, 2017). Entender la relación entre todos estos factores y la variación que se presenta en las dimensiones del encéfalo es fundamental para dilucidar cómo diversificó esta estructura y cómo evolucionaron las funciones cognitivas y las compensaciones energéticas en relación con la explotación del ambiente y las interacciones entre individuos y especies (Eisenberg y Wilson, 1978; Harvey *et al.*, 1980; Barton, 2006; Ratcliffe, 2009).

Los murciélagos (Mammalia: Chiroptera) se han utilizado como sistema modelo en estudios sobre la relación del tamaño del encéfalo y varios factores ecológicos, debido a que estos mamíferos se distribuyen en un amplio rango de ecosistemas y exhiben una elevada diversidad ecológica y comportamental (Dechmann y Safi, 2009). La dieta es uno de los factores que más se ha explorado en este grupo de mamíferos debido a la estrecha relación que presentan entre la diversificación del cráneo y la evolución de las especializaciones tróficas (Dumont *et al.*, 2012; Rossoni *et al.*, 2017; Shi *et al.*, 2021). A su vez, las especializaciones tróficas se relacionan con las modalidades sensoriales que están involucradas en la búsqueda del alimento (Barton, 2006; Leiser-Miller y Santana, 2020).

Los murciélagos de la familia Phyllostomidae, en particular, tienen la mayor diversidad trófica entre todos los linajes vivientes de mamíferos (Freeman, 2000). En apenas 30 millones de años los filostómidos diversificaron su nicho trófico en ítems tan variados como frutas, néctar, artrópodos, vertebrados de pequeño tamaño y sangre (Dumont *et al.*, 2012; Rojas *et al.*, 2018). Estas especializaciones se reflejan en la morfología del cráneo, hasta el punto de que la diversidad de fenotipos craneales de esta

familia es equivalente a la diversidad de fenotipos craneales que se puede observar a lo largo de la clase Mammalia (Camacho *et al.*, 2020).

El primer estudio que relacionó el tamaño del encéfalo (relativizando por la masa corporal) y la dieta en murciélagos mostró que el volumen del encéfalo de las especies frugívoras de las familias Pteropodidae y Phyllostomidae es relativamente mayor que el de las especies insectívoras de otras familias (Eisenberg y Wilson, 1978). Aunque este estudio se realizó con 225 especies de 14 familias, no tuvo en cuenta el efecto de la historia evolutiva de las especies en la relación entre la dieta y el encéfalo. Esto se debió a que los métodos que permiten evaluar la posible falta de independencia en un clado como resultado de la historia filogenética compartida comenzaron a desarrollarse siete años después de publicado este estudio pionero con murciélagos (Felsenstein, 1985).

Tres décadas después, un estudio centrado en 53 especies de la familia Phyllostomidae evaluó los cambios del tamaño del encéfalo entre gremios tróficos a partir de análisis comparativos filogenéticos basados en movimiento browniano (Ratcliffe, 2009). El estudio encontró que las especies frugívoras tienen un tamaño del encéfalo relativamente mayor que las especies animalívoras (Ratcliffe, 2009). Sin embargo, la investigación presentó dos limitaciones. Por un lado, varias de las especies que el autor asignó a gremios tróficos especializados consumen otros ítems que representan, al menos, el 5% de su dieta, y que permiten clasificar a estas especies como omnívoras (Rojas *et al.*, 2018) (omnivoría entendida en este estudio como el consumo de ítems herbívoros y animalívoros). Esto ocurrió con 53.8% de las especies clasificadas como depredadoras, 30.4% de las especies clasificadas como frugívoras y 40% de las especies clasificadas como nectarívoras. Por otro lado, algunas especies que el autor clasificó como omnívoras tienen dietas con diferente composición y abundancia de ítems vegetales y animales. Esta diversidad de dietas puede reflejar distintas estrategias de forrajeo (p. ej., ver revisión en Hemingway *et al.*, 2020). Por lo tanto, agrupar esta diversidad bajo una única categoría de omnivoría puede enmascarar las relaciones entre la dieta y el tamaño del encéfalo.

Más recientemente otro estudio examinó el papel de los gremios tróficos, pero también de la especialización trófica, en la evolución del tamaño del encéfalo en las familias hermanas Mormoopidae (8 especies) y

Phyllostomidae (53 especies) mediante análisis comparativos filogenéticos (Rojas *et al.*, 2013). A diferencia de los estudios anteriores, en este se tuvo en cuenta la señal filogenética para cuantificar en qué medida la historia evolutiva de las especies podría contribuir al patrón observado. Los autores encontraron que las especies frugívoras y omnívoras tienen encéfalos relativamente más grandes que las especies animalívoras, pero solo en especies de tamaño relativamente pequeño. Sin embargo, al igual que en el estudio que realizó Ratcliffe (2009), en esta investigación cada especie se asignó a un gremio trófico, y especies con distintos tipos de omnivoría se agruparon en el mismo gremio de omnívoros. Por ejemplo, aunque *Carollia perspicillata*, *Lonchorhina aurita* y *Anoura geoffroyi* se identificaron como omnívoras, *Carollia perspicillata* se alimenta principalmente de frutos, pero también consume néctar, polen y artrópodos (Winter y von Helversen, 2003; York y Billings, 2009), *Lonchorhina aurita* se alimenta principalmente de artrópodos, pero también consume pulpa de fruta (Rasweiler, 1975; Lassieur y Wilson, 1989; Freeman, 2000), y *Anoura geoffroyi* se alimenta de artrópodos y néctar en proporciones similares, pero también consume pulpa de fruta (Muchhala y Jarrín, 2002; Ortega y Alarcón, 2008; Ayala-Berdon *et al.*, 2018).

Ahora bien, estudios recientes de la ecología trófica de los filostómidos revelan que al menos el 73% de las especies de esta familia son omnívoras (ver revisión en Rojas *et al.*, 2018). Como se indicó anteriormente, asignar las especies con distintos tipos de omnivoría al mismo grupo funcional (Ratcliffe, 2009; Rojas *et al.*, 2013) pudiera conducir a resultados sesgados, ya que no se incorpora la complejidad de uso de distintas modalidades sensoriales ni la diversidad de adaptaciones cognitivas que debieron evolucionar en especies con dietas tan heterogéneas (Page y Bernal, 2019; Leiser-Miller *et al.*, 2020; Thiagavel *et al.*, 2020). Además, asignar las especies a grupos funcionales no logra reflejar el continuo de variación trófica que existe en muchos linajes de filostómidos. Por ejemplo, en la dieta de los filostómidos de las subfamilias Micronycterinae y Phyllostominae que son principalmente animalívoros (i. e., *Micronycteris microtis*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus*, *Chrotopterus auritus*, y *Vampyrum spectrum*), la importancia de los vertebrados respecto a los insectos y los frutos aumenta a medida que las especies de murciélagos aumentan de tamaño (Giannini y Kalko, 2005). De manera similar, las especies que tradicionalmente se

consideran especialistas en el consumo de néctar (subfamilias Glossophaginae y Lonchophyllinae) muestran distintos grados de consumo de frutos y, sobre todo, insectos (ver revisión en Muchhala y Tschapka, 2020). En el caso de las especies de filostómidos que consumen una alta proporción de frutos, aunque muchas evolucionaron preferencias por distintas especies de plantas (p. ej, especies de *Carollia* se alimentan de infrutescencias de arbustos de *Piper* del sotobosque y especies de *Artibeus* se alimentan de infrutescencias de *Ficus* y *Cecropia* del dosel), también se alimentan de néctar, bien ocasionalmente o bien con relativa frecuencia. Esto ocurre particularmente cuando florecen plantas que producen néctar en grandes cantidades (p. ej., *Ceiba pentandra* u *Ochroma pyramidale*) (Kays *et al.*, 2012) o en regiones con una marcada estacionalidad (Tschapka y Dressler, 2002; MacSwiney-G *et al.*, 2012). Aunque el uso de grupos funcionales ha arrojado luz sobre la relación entre la dieta y la evolución del encéfalo en murciélagos filostómidos, caracterizar la dieta como una variable continua y distinguir los distintos tipos de omnivoría podría ayudar a dilucidar la relación evolutiva entre estos dos factores. Dado que los estudios que se han realizado hasta el momento no han distinguido los tipos de omnivoría ni han considerado otras aproximaciones a la caracterización de la dieta de los filostómidos, la relación entre esta y el tamaño del encéfalo en un contexto macroevolutivo continúa siendo tan intrigante como lo era hace 40 años.

En este estudio se evalúa la relación evolutiva entre la dieta y el tamaño del encéfalo en la familia Phyllostomidae, la mayor radiación de murciélagos neotropicales, a partir de mediciones del volumen del encéfalo en 62% de las especies de la familia y a partir de tres aproximaciones a la dieta de las especies. A diferencia de estudios previos, la dieta de las especies se cuantificó como una variable continua (el índice de posición trófica) y mediante óptimos adaptativos estimados para esta variable. Además, se tuvo en cuenta distintos tipos de omnivoría. Se espera que estas tres aproximaciones ayuden a esclarecer la evolución del tamaño del encéfalo en relación con la evolución de los hábitos tróficos. Particularmente, se espera confirmar si la especialización en ítems vegetales fue un factor clave asociado a la diversificación del encéfalo durante la radiación de los filostómidos. Asimismo, se examina la contribución de varias estructuras encefálicas al volumen del encéfalo y se discute el posible efecto de la composición de la dieta a los patrones



detectados. Entender la relación entre la dieta, el tamaño del encéfalo y varias de las estructuras que forman parte de este órgano puede ayudar a dilucidar los cambios evolutivos y los factores ecológicos que moldearon estructuras como el encéfalo y el cráneo.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Volumen del encéfalo y masa corporal**

El volumen del encéfalo de 133 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae) se estimó mediante una modificación del método de Eisenberg y Wilson (1978). Se utilizaron individuos adultos depositados en cuatro colecciones de mamíferos de dos países: Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV), Colección de Mamíferos del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IavH-M) y Museo Javeriano de Historia Natural «Lorenzo Uribe Uribe, S.J.» (MPUJ), en Colombia, y Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNMA), en México. Se trabajó con los cráneos de al menos un macho y una hembra por especie, dependiendo de la disponibilidad de especímenes en las colecciones. Se midieron en total 298 especímenes. En cada cráneo se introdujeron balines de acero de 2 mm de diámetro a través del *foramen magnum* hasta llenar la caja craneana. Los valores de la masa del cráneo (en gramos), con y sin balines, se obtuvieron con una balanza digital (0.01 g de precisión). Para cada cráneo el procedimiento se repitió dos veces para el cráneo vacío y dos veces para el cráneo lleno. Se calculó el promedio de las repeticiones como valor final de cada variable. La masa de los balines se obtuvo como la diferencia entre los valores promedio de la masa del cráneo lleno y la masa del cráneo vacío. El volumen del encéfalo (en centímetros cúbicos) se estimó a partir de la división de la masa de los balines por la densidad de los balines (0.0041866 g/cm<sup>3</sup>), considerando que el encéfalo tiene una densidad cercana a la densidad del agua (Eisenberg y Wilson, 1978). En los análisis comparativos, el volumen del encéfalo y la masa corporal se transformaron por el logaritmo binario.

La masa corporal (en gramos) de cada especie se obtuvo a partir de los datos de la etiqueta de identificación de los especímenes. Cuando esto no fue posible, se consultó la literatura (Anexo 1). Los datos de volumen del encéfalo



se completaron con datos de Rojas *et al.* (2013) para seis especies que no estaban disponibles en las colecciones que se visitaron. En el conjunto final de datos están representadas las 11 subfamilias de filostómidos y 51 géneros (85% de los 60 géneros reportados para la familia), para un total de 139 especies que representan el 62% de las 224 especies vivientes (Anexo 1). Se siguió el criterio taxonómico de Simmons y Cirranello (2021).

### **Dimorfismo sexual**

Se utilizó una prueba *t* de Student de comparación de muestras independientes para evaluar el dimorfismo sexual en el volumen del encéfalo y en la masa corporal de 113 y 85 especies, respectivamente. Estas son las especies para las que se obtuvieron datos de las variables para ambos sexos. El supuesto de homogeneidad de varianzas se examinó mediante la prueba de Levene (volumen del encéfalo:  $F = 1.726 \cdot 10^{-5}$ ,  $P = 0.996$ ; masa corporal:  $F = 0.044$ ,  $P = 0.833$ ) en la biblioteca *lawstat* de R (Hui *et al.*, 2008). El supuesto de normalidad no se cumplió para el volumen del encéfalo ( $W = 0.98$ ,  $P = 0.018$ ) y se cumplió para la masa corporal ( $W = 0.98$ ,  $P = 0.079$ ). No se encontraron diferencias significativas entre sexos para ambas variables (volumen del encéfalo:  $t_{224} = 0.52$ ,  $P = 0.590$ ,  $d$  de Cohen = 0.07, 9999 permutaciones; masa corporal:  $t_{168} = 0.04$ ,  $P = 0.966$ ,  $d$  de Cohen = 0.01) (Anexo 2); por lo tanto, los valores de ambos sexos se promediaron por especie. La prueba *t* de Student con permutaciones (que se aplicó para el volumen del encéfalo) se realizó con la función *t.perm* (<http://adn.biol.umontreal.ca/~numericalecology/Rcode/>).

### **Exactitud del método de balines**

Se examinó la relación entre los valores de volumen del encéfalo que se obtuvieron con el método de balines y los valores de volumen del encéfalo que obtuvieron Baron *et al.* (1996) con un método de medición directa para 52 especies. Después de comprobar el supuesto de normalidad (método de balines:  $W = 0.96$ ,  $P = 0.163$ ; método de Baron *et al.* (1996):  $W = 0.96$ ,  $P = 0.126$ ) se aplicó una correlación de Pearson. Los valores del volumen del encéfalo que se obtuvieron con el método indirecto de balines se correlacionan de manera positiva y significativa con los valores del volumen del encéfalo publicados por

Baron *et al.* (1996):  $r = 0.98$ ,  $t_{50} = 32.944$ ,  $P < 0.001$  (Anexo 3). Por lo tanto, los valores de volumen del encéfalo que se obtuvieron con el método indirecto de balines son una buena aproximación a las dimensiones de esta estructura.

## **Filogenia molecular**

Para los análisis comparativos se utilizó la filogenia molecular de la superfamilia Noctilionoidea estimada por Rojas *et al.* (2016). Esta filogenia incluye 124 de las 139 especies de la familia Phyllostomidae para las cuales se tienen datos del volumen del encéfalo (Anexo 4). La filogenia se obtuvo mediante inferencia bayesiana a partir de 10 marcadores moleculares (7 nucleares y 3 mitocondriales) y los nodos se calibraron en el tiempo mediante 8 fósiles (Rojas *et al.*, 2016). Considerar la historia evolutiva de los filostómidos permite controlar la posible falta de independencia de los caracteres debido a la relación evolutiva entre las especies (Felsenstein, 1985).

La evaluación del ajuste de los modelos de agrupación de las especies y la comparación de los residuales filogenéticos de varias estructuras encefálicas (ver más abajo) se realizó con el árbol filogenético de máxima credibilidad de clado. El análisis del modelo de mejor ajuste (ver más abajo) se realizó con una muestra de 111 árboles elegidos al azar de la distribución posterior de la filogenia, con el fin de incorporar la incertidumbre filogenética en la estimación de los parámetros.

## **Caracterización de la dieta**

Como se indicó anteriormente, la dieta de las especies de filostómidos se caracterizó con tres aproximaciones: la posición trófica (que permite cuantificar la dieta como una variable continua), óptimos adaptativos de la posición trófica y gremios tróficos en los que se tuvo en cuenta distintos tipos de omnivoría.

La posición trófica se obtuvo para 213 de las 224 especies de filostómidos (Anexo 5). Esta variable se calculó a partir de la importancia relativa de seis ítems tróficos que describen la dieta de estas especies, modificada a partir de Rojas *et al.* (2018): artrópodos, sangre, vertebrados, hojas y piezas florales, néctar y polen, y frutos y semillas. La importancia relativa de cada ítem trófico

recibió un valor entre cero y seis como aproximación a la proporción del ítem en la dieta de las especies: 0 = 0% (la especie no consume el ítem), 1 = 1-5% (la especie consume el ítem de manera ocasional), 2 = 6-39% (el ítem es complementario en la dieta de la especie), 3 = 40-60% (la especie consume el ítem de manera recurrente), 4 = 61-94% (el ítem es mayoritario en la dieta de la especie), 5 = 95-99% (el ítem es predominante en la dieta de la especie), 6 = 100% (la dieta de la especie está formada exclusivamente por este ítem). Las especies que se alimentan exclusivamente de ítems herbívoros ocupan la posición trófica 1, las especies que se alimentan de artrópodos y sangre ocupan la posición 2 y las especies carnívoras ocupan la posición 3 (Rex *et al.*, 2010). Para calcular la posición trófica de las especies omnívoras se tomó el valor de la posición que ocuparía la especie según el ítem más abundante de su dieta, y a ese valor se le sumó (si coincidía con la posición 1), se le restó (si coincidía con la posición 3) o se le sumó y se le restó (si coincidía con la posición 2) el valor medio de la proporción que se corresponde con la importancia relativa de los ítems restantes. Por ejemplo, *Artibeus jamaicensis* tiene una dieta predominantemente herbívora (importancia relativa de frutos y semillas = 4, néctar y polen = 2 y hojas y piezas florales = 1) (Kunz y Diaz, 1995; Ortega y Castro-Arellano, 2001). Además, esta especie consume artrópodos de manera complementaria (importancia relativa = 2) (Herrera *et al.*, 2001). La especie se asigna inicialmente a la posición 1, pero al alimentarse de artrópodos se aleja de esta posición, es decir, adquiere un valor entre las posiciones 1 y 2: A la posición 1 se le suma el valor medio de la proporción del ítem artrópodos:  $0.5 \cdot (0.39 - 0.06) = 0.165$ . Como resultado, la posición trófica de *A. jamaicensis* es 1.165.

Los óptimos adaptativos de la posición trófica se estimaron con un modelo evolutivo Ornstein-Uhlenbeck (OU) y la filogenia de máxima credibilidad de clado en la biblioteca *l1ou* de R (Khabbazian *et al.*, 2016). Un óptimo adaptativo es un valor que representa el éxito adaptativo o eficacia biológica de las especies que evolucionan hacia el óptimo (Khabbazian *et al.*, 2016). La prueba OU modela la evolución de un paisaje adaptativo cambiante sobre los linajes y asume que las especies evolucionan de manera independiente hacia los óptimos (Khabbazian *et al.*, 2016). De esta forma, los óptimos adaptativos que se estiman para la posición trófica permiten agrupar a las especies a partir de las tendencias evolutivas de este carácter. Considerar óptimos adaptativos

para la dieta supone una agrupación menos artificial de las especies que, por ejemplo, la asignación a gremios tróficos, debido a que el modelo evolutivo identifica los grupos a medida que el carácter diversifica a lo largo de la filogenia (Khabbazian *et al.*, 2016).

El modelo OU permitió clasificar a las especies en siete grupos: seis óptimos adaptativos y un grupo asociado a la tasa evolutiva de fondo (Anexo 6). Los óptimos (identificados a continuación por números romanos) incluyen las siguientes especies: (i) *Vampyrum spectrum* y *Chrotopterus auritus*, (ii) las especies de los géneros *Phylloderma* y *Phyllostomus*, (iii) las especies de las subfamilias Lonchorhininae y Glyphonycterinae, (iv) *Anoura latidens*, (v) las especies de la subfamilia Glossophaginae, excepto *Anoura latidens* y (vi) las especies de las subfamilias Lonchophyllinae, Carolliinae, Rhinophyllinae y Stenodermatinae. El séptimo grupo incluye a las especies de las subfamilias Macrotinae, Micronycterinae, Desmodontinae y Phyllostominae (en esta última, con excepción de los géneros *Vampyrum*, *Chrotopterus*, *Phylloderma* y *Phyllostomus*). La tasa de evolución direccional ( $\alpha = 20.964$ ) es 62 veces mayor que la tasa evolutiva de fondo de cambios al azar ( $\sigma = 0.335$ ), lo que sugiere fuertes tendencias evolutivas de las especies hacia los óptimos adaptativos.

Finalmente, la importancia relativa de los ítems se utilizó para asignar las especies a cinco grupos funcionales o gremios tróficos. A diferencia de estudios previos, en esta asignación se tuvieron en cuenta distintos tipos de omnivoría (Anexo 5). Las especies que solo se alimentan de ítems herbívoros se clasificaron como herbívoras (H), mientras que las que solo se alimentan de ítems animalívoros se clasificaron como animalívoras (A). En las especies omnívoras, si la suma de los valores de los ítems asociados a la herbivoría era al menos 1.5 veces la suma de los valores de los ítems asociados a la animalivoría, las especies se clasificaron como omnívoras mayoritariamente herbívoras (OH). Asimismo, si la suma de los valores de los ítems asociados a la animalivoría era al menos 1.5 veces la suma de los valores de los ítems asociados a la herbivoría, las especies se clasificaron como omnívoras mayoritariamente animalívoras (OA). Por último, si la suma de los valores de los ítems asociados a la herbivoría no superaba en 1.5 veces la suma de los valores de los ítems asociados a la animalivoría o viceversa, las especies se clasificaron como omnívoras (O).

## **Relación entre el volumen del encéfalo y la posición trófica**

Se utilizó un modelo lineal generalizado filogenético bayesiano y la función *pglmm* de la biblioteca *phyr* de R (Li *et al.*, 2020) para examinar la relación entre el volumen del encéfalo y la posición trófica, controlando por la masa corporal de las especies. En este análisis se utilizó el árbol filogenético de máxima credibilidad de clado. Se evaluaron dos modelos: uno que considera la relación entre el volumen del encéfalo y la masa corporal (en lo adelante, modelo alométrico) y otro que considera esta relación e incluye la posición trófica. El ajuste de estos dos modelos se evaluó a partir del Factor de Bayes (Kass y Raftery, 1995).

## **Modelos de agrupación de las especies**

Se utilizó un método filogenético basado en cuadrados mínimos para evaluar el ajuste de los modelos de agrupación de especies. El método calcula el cambio en la varianza residual que se asocia con los grupos de interés, simultáneamente con las estimaciones de los parámetros de una regresión filogenética (Smaers y Rohlf, 2016). Este procedimiento permite evaluar si un modelo con un número dado de grados (grupos que se diferencian significativamente entre sí en el valor promedio de las variables) proporciona un ajuste significativamente mejor que un modelo con menor cantidad de grados o que un modelo que asume que ningún grupo en particular tiene valores promedio de los caracteres que sean significativamente diferentes de los otros grupos.

Se evaluaron los siguientes modelos con la biblioteca *evomap* de R (Smaers y Mongle, 2018): (i) un modelo de siete grados a partir de los óptimos adaptativos de la posición trófica; (ii) un modelo de cuatro grados en el que las especies se clasifican en herbívoras (H), omnívoras-herbívoras (OH), omnívoras (O) y omnívoras-animalívoras (OA); (iii) un modelo de dos grados que agrupa a las especies en herbívoras (H) y en un grupo que incluye a las demás (OH + O + OA); (iv) otro modelo de dos grados que agrupa a las especies herbívoras y omnívoras-herbívoras por un lado (H + OH), y a las especies omnívoras y omnívoras-animalívoras por otro (O + OA); (v) un tercer modelo de dos grados que agrupa a las especies en omnívoras-animalívoras (OA) y en

un grupo que incluye a las demás (H + OH + O); y (vi) un modelo que no asume diferencias entre grupos (en lo adelante, modelo alométrico). Se consideraron, además, diferencias en los interceptos y las pendientes entre grupos. En el caso de las comparaciones del modelo de siete grados con los de menor grado se consideraron solo las diferencias en interceptos, debido a que algunos grupos del modelo de siete grados tienen menos de seis especies. Por otro lado, como los datos de volumen del encéfalo y la filogenia incluyen solo cinco especies animalívoras estrictas, en los modelos ii, iii, iv y v estas especies se agruparon con las omnívoras-animalívoras en la categoría OA, a fin de poder evaluar el efecto de los grupos en las pendientes de las funciones lineales. Finalmente, cuando dos modelos de igual grado se ajustaron significativamente mejor a los datos que el modelo alométrico, el ajuste de estos modelos de igual grado se comparó por medio de la ponderación del Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (Akaike, 1974) después de aplicar la función *pgls* de la biblioteca *caper* de R (Orme *et al.*, 2018). Una vez se obtuvo el modelo de mejor ajuste entre todos los modelos candidatos, dicho modelo se evaluó en un marco bayesiano con la función *pglm* de la biblioteca *phyr* de R y la muestra de los 111 árboles filogenéticos que se eligieron al azar de la distribución posterior de la filogenia de noctilionoideos (Rojas *et al.*, 2016).

### **Relación entre estructuras del encéfalo, masa corporal y dieta**

Una vez se identificó el modelo de mejor ajuste entre los modelos de agrupación de especies, se compararon los residuales filogenéticos de varias estructuras del encéfalo respecto a la masa corporal entre los grupos funcionales del modelo. Los volúmenes de los bulbos olfativos principales, el paleocórtex, el hipocampo, el neocórtex y el mesencéfalo se tomaron de Baron *et al.* (1996) para 53 especies. La masa corporal de estas especies se extrajo de Giannini *et al.* (2020). Estas estructuras encefálicas participan en el procesamiento de estímulos sensoriales vinculados a la búsqueda de alimento, en la consolidación de la memoria y en el aprendizaje, por mencionar algunas funciones. La relación de estas cinco estructuras del encéfalo con la masa corporal (todas las variables transformadas por el logaritmo binario) se examinó con modelos de cuadrados mínimos generalizados filogenéticos (Grafen, 1989; Rohlf, 2001). Antes de calcular los residuales filogenéticos se

evaluó, mediante las ponderaciones del Criterio de Información de Akaike (Akaike, 1974), si el valor de la señal filogenética de los residuales ( $\lambda$ ) era significativamente distinto de 0, de 1 o de ambos valores límites (Anexo 7). Finalmente, los residuales filogenéticos se compararon entre grupos funcionales mediante análisis de varianza de cuadrados mínimos generalizados filogenéticos, con la función *gls* de la librería *nlme* de R (Pinheiro *et al.*, 2021).

### **Software, significación y decimales**

Los análisis estadísticos se realizaron con el *software* R (versión 3.6.3). Se asumió un nivel de significación de 0.05, a excepción de los análisis bayesianos, en los que se utilizó el intervalo de credibilidad.

En este estudio se usa el punto en lugar de la coma para indicar las posiciones decimales. El objetivo de este cambio es mantener un formato uniforme entre los valores que se reportan en el texto y en las tablas con respecto a los valores que aparecen en las figuras.

## **RESULTADOS**

### **Caracterización de la dieta**

El 73% de las 213 especies de filostómidos cuya dieta se caracterizó son omnívoros, el 23% son herbívoros estrictos y el 4% son animalívoros estrictos. Entre las especies omnívoras, el 49% son mayoritariamente herbívoras y el 16% son mayoritariamente animalívoras (Anexo 8).

### **Relación entre el volumen del encéfalo y la posición trófica**

No existe una relación significativa entre el volumen del encéfalo ( $y$ ) y la posición trófica ( $x_2$ ) en murciélagos filostómidos cuando se controla por la masa corporal ( $x_1$ ) (el intervalo de credibilidad se indica dentro de los corchetes):  $y = -3.71[-3.95, -3.45] + 0.68[0.63, 0.72]x_1 - 0.03[-0.17, 0.11]x_2$ . El modelo alométrico muestra una relación significativa entre el volumen del encéfalo ( $y$ ) y la masa corporal ( $x$ ):  $y = -3.75[-3.94, -3.55] + 0.67[0.63, 0.72]x$  (Fig. 1). Entre estos dos modelos, el alométrico se ajusta mejor a los datos (log



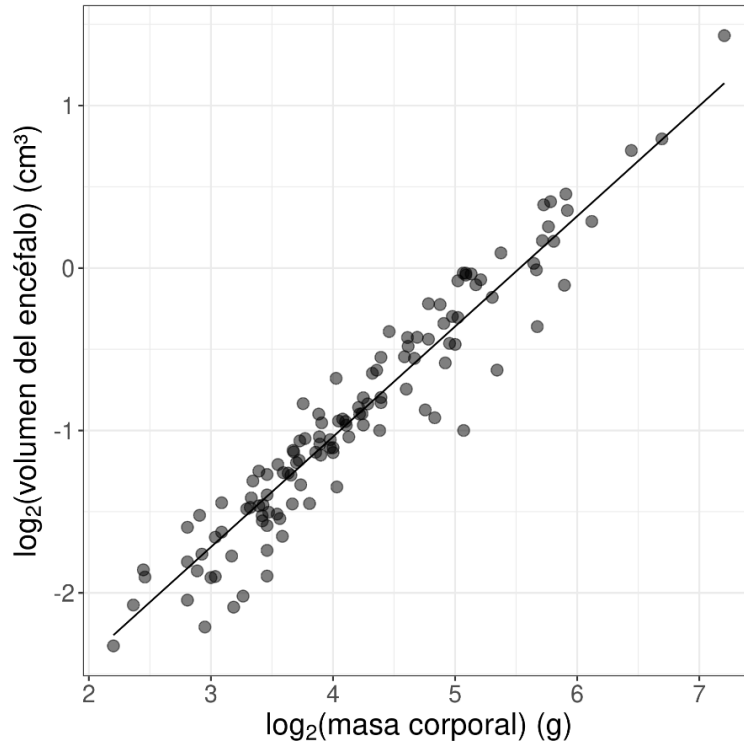
verosimilitud marginal del modelo alométrico = 8.523, log verosimilitud marginal del modelo que incluye la posición trófica = 2.546, factor de Bayes < 0).

### **Modelos de agrupación de las especies**

Cuando se asumen interceptos diferentes y pendientes constantes, los modelos de menor grado (incluyendo el modelo alométrico) se ajustan significativamente mejor a los datos que los modelos de mayor grado. El mismo patrón se observa cuando se asumen interceptos constantes y pendientes diferentes (Tabla 1).

Al asumir interceptos diferentes y pendientes diferentes, el modelo de cuatro grados (especies agrupadas en H, OH, O y OA) se ajusta a los datos significativamente mejor que el modelo de dos grados que agrupa a las especies en herbívoros estrictos (H) por un lado y a las demás especies de filostómidos por otro (OH + O + OA) ( $F = 3.12, P = 0.017$ ), y que el modelo alométrico ( $F = 2.46, P = 0.027$ ). Sin embargo, los otros dos modelos de dos grados se ajustan significativamente mejor que el modelo de cuatro grados (Tabla 1). A partir de este último resultado, y bajo el principio de parsimonia, se descartó el modelo de cuatro grados y se continuó trabajando con los modelos de dos grados.

El modelo alométrico se ajustó significativamente mejor que el modelo de dos grados que agrupa a las especies en herbívoros estrictos y demás especies de filostómidos ( $F = 1.08, P = 0.341$ ). Sin embargo, los otros dos modelos de dos grados se ajustaron significativamente mejor que el modelo alométrico ( $F_{(H + OH \text{ y } O + OA)} = 5.00, P_{(H + OH \text{ y } O + OA)} = 0.008; F_{(H + OH + O \text{ y } OA)} = 3.19, P_{(H + OH + O \text{ y } OA)} = 0.044$ ). Al comparar estos dos últimos modelos entre sí, el modelo que agrupa a herbívoros, omnívoros-herbívoros y omnívoros por un lado, y a omnívoros-animalívoros por el otro, es el que mejor se ajusta a los datos ( $w_{(H + OH + O \text{ y } OA)} = 0.76, w_{(H + OH \text{ y } O + OA)} = 0.24$ ).



**Figura 1.** Relación entre el volumen del encéfalo y la masa corporal (modelo alométrico) en 124 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). Ecuación del modelo (los valores dentro de los corchetes indican el intervalo de credibilidad):  $y = -3.75 [-3.94, -3.55] + 0.67 [0.63, 0.72]x$ .

**Tabla 1.** Evaluación de modelos que relacionan el volumen del encéfalo y la masa corporal en 124 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). Se comparan modelos de mayor grado (modelo expandido) con modelos de menor grado (modelo reducido). H: herbívoros, O: omnívoros, OA: omnívoros-animalívoros, OH: omnívoros-herbívoros, *df*: grados de libertad.

Modelo expandido	Modelo reducido	F	df	P
<b>Interceptos diferentes y pendientes constantes</b>				
7 grupos (posición trófica)	4 grupos (H, OH, O y OA)	1.01	8, 5	0.392
7 grupos (posición trófica)	2 grupos (H y OH + O + OA)	1.14	8, 3	0.342
7 grupos (posición trófica)	2 grupos (H + OH y O + OA)	1.5	8, 3	0.194
7 grupos (posición trófica)	2 grupos (H + OH + O y OA)	1.08	8, 3	0.37
7 grupos (posición trófica)	modelo alométrico	1.26	8, 2	0.277

<b>Modelo expandido</b>	<b>Modelo reducido</b>	<b>F</b>	<b>df</b>	<b>P</b>
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H y OH + O + OA)	1.34	5, 3	0.265
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H + OH y O + OA)	2.24	5, 3	0.11
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H + OH + O y OA)	1.2	5, 3	0.302
4 grupos (H, OH, O y A)	modelo alométrico	1.52	5, 2	0.21
2 grupos (H y OH + O + OA)	modelo alométrico	1.89	3, 2	0.171
2 grupos (H + OH y O + OA)	modelo alométrico	0.09	3, 2	0.763
2 grupos (H + OH + O y OA)	modelo alométrico	2.16	3, 2	0.144
<b>Interceptos constantes y pendientes diferentes</b>				
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H y OH + O + OA)	1.41	5, 3	0.247
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H + OH y O + OA)	1.31	5, 3	0.272
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H + OH + O y OA)	2.08	5, 3	0.129
4 grupos (H, OH, O y A)	modelo alométrico	1.47	5, 2	0.225
2 grupos (H y OH + O + OA)	modelo alométrico	1.57	3, 2	0.211
2 grupos (H + OH y O + OA)	modelo alométrico	1.77	3, 2	0.185
2 grupos (H + OH + O y OA)	modelo alométrico	0.24	3, 2	0.621
<b>Interceptos diferentes y pendientes diferentes</b>				
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H y OH + O + OA)	3.12	8, 4	0.017
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H + OH y O + OA)	1.18	8, 4	0.321
4 grupos (H, OH, O y A)	2 grupos (H + OH + O y OA)	2.05	8, 4	0.091
4 grupos (H, OH, O y A)	modelo alométrico	2.46	8, 2	0.027
2 grupos (H y OH + O + OA)	modelo alométrico	1.08	4, 2	0.341
2 grupos (H + OH y O + OA)	modelo alométrico	5.0	4, 2	0.008
2 grupos (H + OH + O y OA)	modelo alométrico	3.19	4, 2	0.044

## **Volumen del encéfalo, dieta y masa corporal**

El volumen del encéfalo aumenta a medida que aumenta la masa corporal en las especies de filostómidos, independientemente del tipo de dieta. Esta relación varía significativamente entre el grupo formado por las especies herbívoras, omnívoras-herbívoras y omnívoras y el grupo formado por las especies omnívoras-animalívoras (Tabla 2, Fig. 2).

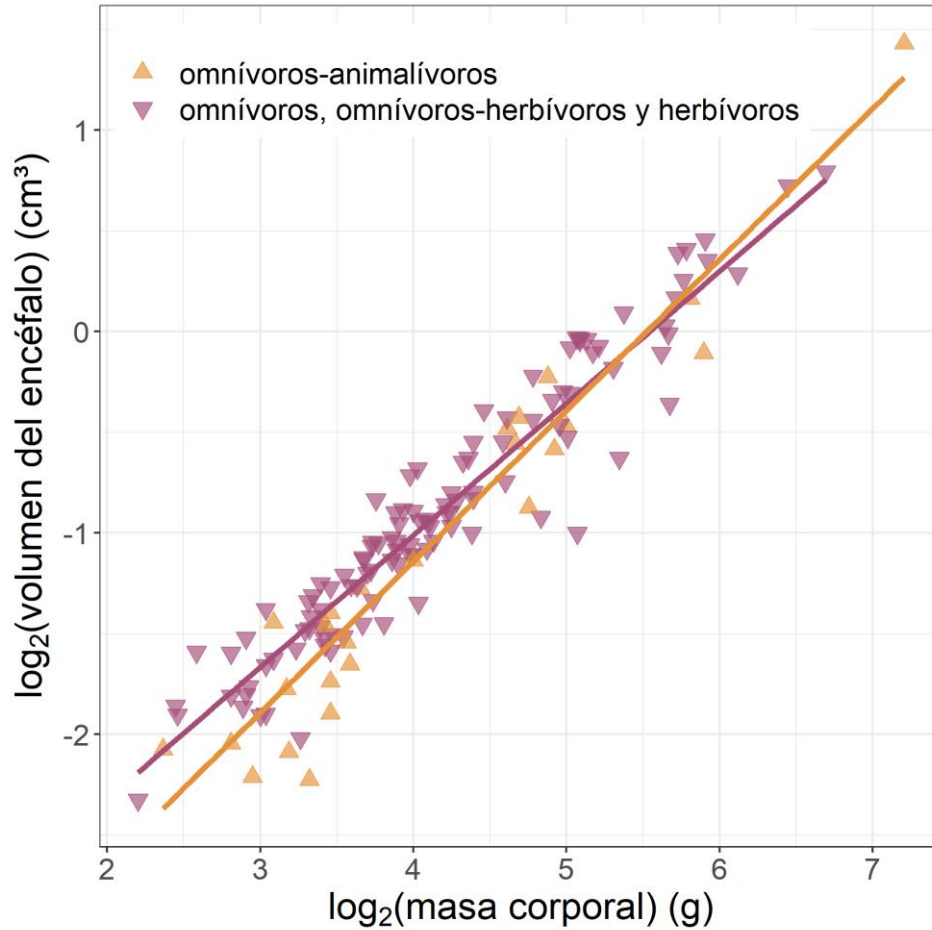
## **Relación entre estructuras del encéfalo, masa corporal y dieta**

Los residuales filogenéticos de la relación entre el volumen de varias estructuras del encéfalo y la masa corporal varían significativamente entre el grupo de especies omnívoras, omnívoras-herbívoras y herbívoras y el grupo de especies omnívoras-animalívoras (Fig. 3). Los bulbos olfativos principales, el paleocórtex y el hipocampo son como promedio proporcionalmente

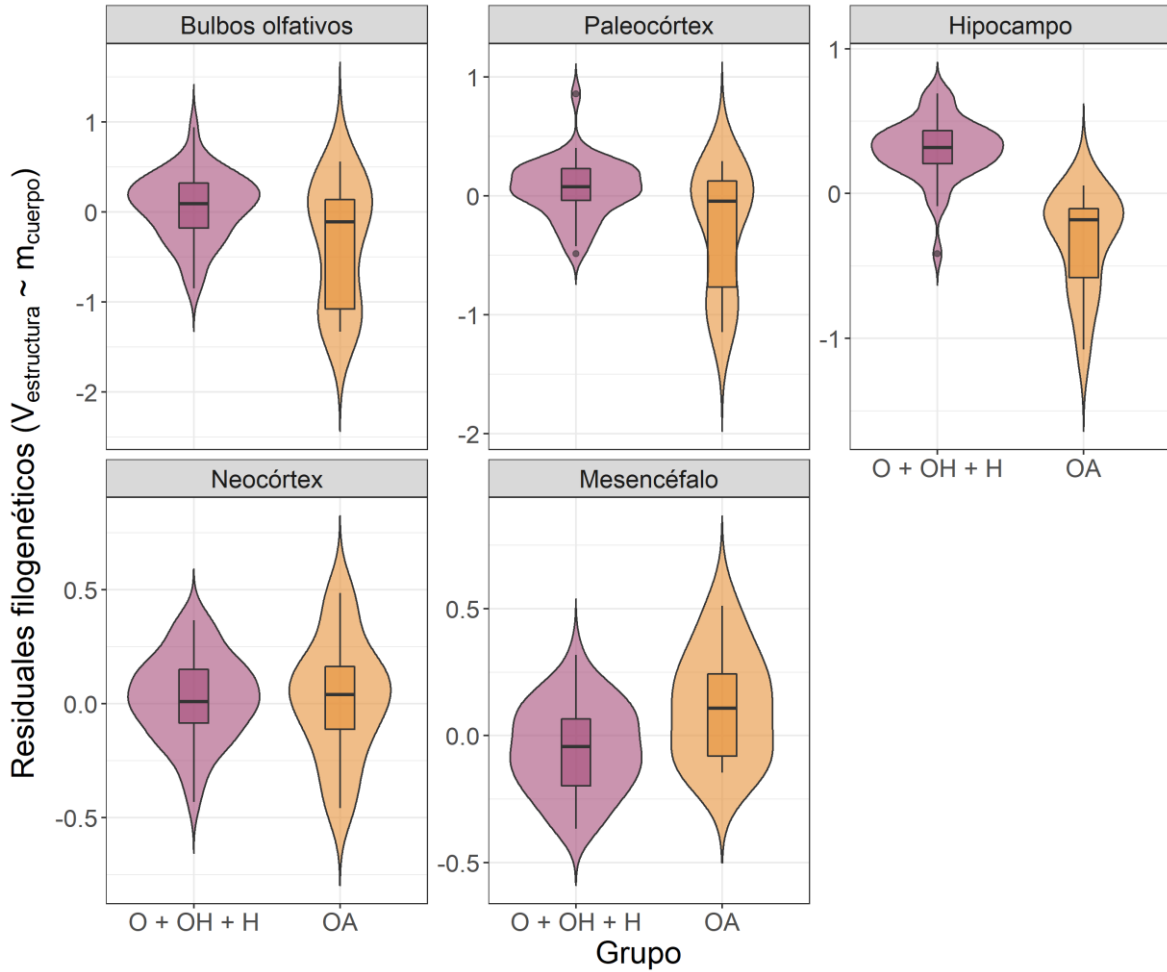
mayores en las especies de filostómidos donde las plantas constituyen un componente importante o la totalidad de su dieta, que en las especies omnívoras-animalívoras. En estas últimas, por el contrario, el mesencéfalo como promedio es proporcionalmente mayor que en los demás filostómidos. Por su parte, los residuales alométricos del neocórtex no varían significativamente entre grupos (Fig. 3).

**Tabla 2.** Relación entre el volumen del encéfalo y la masa corporal según el mejor modelo de agrupación de 124 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae) a partir de su dieta. El modelo muestra la interacción entre la masa corporal ( $x$ ) y los grupos ( $g$ ): omnívoros-animalívoros (grupo A) y omnívoros, omnívoros-herbívoros y herbívoros (grupo B). Se indican los límites inferior y superior de los intervalos de credibilidad (IC). Los valores representan las medianas de los 111 estimadores de los parámetros del modelo.

	<b>Valor</b>	<b>IC inferior</b>	<b>IC superior</b>
Intercepto	-4.143	-4.492	-3.79
$x$	0.75	0.666	0.834
$g[B]$	0.511	0.122	0.903
$x:g[B]$	-0.095	-0.187	-0.003



**Figura 2.** Relación entre el volumen del encéfalo y la masa corporal en dos grupos de especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). El color anaranjado representa las especies omnívoras-animalívoras y el color violeta representa las especies omnívoras, omnívoras-herbívoras y herbívoras. El intercepto y las pendientes de las líneas de tendencia se obtuvieron a partir de las medianas de los 111 estimadores de los parámetros del modelo.



**Figura 3.** Variación de los residuales filogenéticos de 5 estructuras encefálicas entre grupos funcionales en 53 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). El color violeta representa a las especies omnívoras, omnívoras-herbívoras y herbívoras (O + OH + H) y el color anaranjado representa a las especies omnívoras-animalívoras (OA).

## DISCUSIÓN

Los estudios sobre la relación entre la dieta y el volumen del encéfalo en murciélagos filostómidos indican que el encéfalo de las especies con una dieta mayoritariamente herbívora es relativamente mayor que el encéfalo de las especies animalívoras (Eisenberg y Wilson 1978; Ratcliffe, 2009; Rojas *et al.*, 2013). Los resultados de esta investigación apoyan y complementan ese patrón. Utilizando una riqueza de especies sin precedentes, teniendo en cuenta la alta proporción de especies omnívoras y los distintos tipos de omnivoría e incorporando la incertidumbre filogenética en la evaluación de varios modelos, en este trabajo se demuestra que las especies de filostómidos en las que las plantas representan al menos el 50% de su dieta tienen encéfalos comparativamente más grandes que las especies con una dieta mayoritaria o estrictamente animalívora.

Al incorporar distintos tipos de omnivoría en los análisis que se realizaron en este estudio, la relación entre la dieta y el tamaño del encéfalo fue similar a la encontrada en estudios previos en los que se asignaron todos los omnívoros al mismo grupo funcional: el consumo de ítems vegetales se relaciona evolutivamente con la diversificación del encéfalo hacia tamaños proporcionalmente grandes en la familia Phyllostomidae (ver Figura 2). Las implicaciones cognitivas que derivan de la previsibilidad espacio-temporal de los recursos vegetales en los ecosistemas terrestres neotropicales (Fleming y Muchhala, 2008) están entre los factores que permiten explicar este patrón. Por ejemplo, se ha demostrado experimentalmente que algunas especies de glosófagos y carólinos tienen una memoria espacial muy desarrollada que les permite localizar flores y frutos (Thiele y Winter, 2005; Stich y Winter, 2006; Carter *et al.*, 2010). Recordar los tiempos y lugares en los que las plantas se convierten en una fuente óptima de alimento, teniendo en cuenta la calidad y cantidad de los recursos tróficos disponibles (p. ej., tasa de producción de néctar o grado de maduración del fruto) implica la consolidación de memoria a largo plazo. Esto explicaría el tamaño proporcionalmente mayor del hipocampo en las especies mayoritariamente o estrictamente herbívoras (ver Figura 3). Por otro lado, aunque todos los filostómidos ecolocalizan y pueden detectar el alimento por medio de ese sistema activo de orientación, las especies herbívoras utilizan la olfacción para ubicar flores y frutos,



particularmente cuando las plantas se encuentran en un hábitat estructuralmente complejo (Muchhala y Serrano, 2015; Muchhala y Tschapka, 2020). Por ejemplo, *Carollia castanea* prioriza la información olfativa sobre otros aportes sensoriales mientras busca infrutescencias de *Piper* (Leiser-Miller *et al.*, 2020). En otras especies de filostómidos se conoce que los compuestos volátiles de las flores que visitan actúan como atrayentes (González-Terrazas *et al.*, 2016). Estos resultados explicarían el tamaño proporcionalmente mayor de los bulbos olfativos y del paleocórtex en las especies mayoritariamente o estrictamente herbívoras (ver Figura 3). Comparativamente, las especies animalívoras utilizan menos canales sensoriales y posiblemente dependen menos de la memoria espacial para obtener alimento. Por lo tanto, la importancia de la olfacción y de la memoria espacial en filostómidos mayoritariamente y estrictamente herbívoros, reflejada en el tamaño proporcional de las estructuras del encéfalo que son responsables de estas funciones, puede explicar el aumento en el tamaño del encéfalo de estas especies.

El tamaño relativo del neocórtex no varía significativamente entre las especies de filostómidos con una dieta donde las plantas son un componente importante (o el único componente) y las especies de filostómidos mayoritariamente o estrictamente animalívoras. Esto sugiere capacidades cognitivas, somatosensoriales y motoras similares en las especies analizadas, independientemente del tipo de dieta. Por el contrario, el tamaño relativo promedio del mesencéfalo es significativamente mayor en las especies mayoritariamente o estrictamente animalívoras. El costo energético del tejido nervioso, las limitaciones espaciales que impone la caja craneana y las limitaciones de tamaño que impone el vuelo a los vertebrados son tres factores que sugieren que el aumento de tamaño de algunas estructuras del encéfalo en murciélagos debe ir acompañado de la disminución de tamaño de otras estructuras (Jolicoeur y Baron, 1980). Sin embargo, no se puede afirmar que durante la diversificación de los linajes herbívoros, el aumento de los bulbos olfativos, el paleocórtex y el hipocampo estuviese aparejado con la disminución de otras estructuras como el mesencéfalo. El mesencéfalo proporcionalmente grande de las especies mayoritariamente animalívoras pudiera corresponderse con el aumento de los colículos superiores e inferiores. Estos colículos son centros de integración de señales visuales y auditivas,

respectivamente. Los murciélagos cazadores utilizan la visión como un canal sensorial complementario cuando el enmascaramiento acústico del medio limita la detección de presas por ecolocalización (Eklöf y Jones, 2003). Por ejemplo, *Macrotus californicus* depende principalmente de la visión para capturar presas cuando los niveles de luz lo permiten (Bell, 1985). Se debe examinar si la importancia de la visión en la localización de las presas efectivamente se refleja en el tamaño relativo de los colículos superiores. Además, las especies de murciélagos cazadores utilizan la ecolocalización o una combinación de ecolocalización y escucha pasiva como la modalidad sensorial principal para la captura de presas (Page y Bernal, 2019; Thiagavel *et al.*, 2020). Por ejemplo, *Trachops cirrhosus* utiliza la escucha pasiva y activa, y complementa con la olfacción para evaluar la toxicidad de sus presas (Jones *et al.*, 2020). Posiblemente las demandas auditivas de estas estrategias de forrajeo favorecieron regiones mesencefálicas auditivas proporcionalmente grandes (Baron *et al.* 1996; Thiagavel *et al.*, 2020).

El índice de posición trófica se utilizó para caracterizar la dieta de los filostómidos como una variable continua. Pero no se encontró una relación evolutiva entre este índice y el volumen del encéfalo. El índice no refleja toda la complejidad trófica de los filostómidos. Por ejemplo, los frugívoros estrictos y los nectarívoros estrictos quedaron agrupados en la posición trófica 1, a pesar de que pueden utilizar estrategias tróficas diferentes: un frugívoro estricto pudiera depender de la olfacción para localizar frutos maduros, mientras que un nectarívoro estricto pudiera utilizar una combinación de la olfacción y la ecolocalización para localizar las flores. El índice tampoco refleja elementos que permitirían caracterizar de manera detallada la dieta; por ejemplo, la dureza del alimento, la variación espacio-temporal en la disponibilidad de los recursos tróficos y la composición nutricional de los ítems tróficos. No obstante, la caracterización de la dieta de la mayoría de las especies de filostómidos aún no está disponible con este nivel de detalle. Estas limitaciones del índice pudieran explicar también por qué se rechazó el modelo de siete grados que consideró los óptimos adaptativos de la posición trófica a favor de modelos con menos grados (ver Tabla 1). En este sentido, se debe reconocer que, a pesar de las limitaciones arriba indicadas, el índice de posición trófica fue útil para asignar las especies a los grupos funcionales que permitieron considerar distintos tipos de omnivoría (Anexo 5).

Aunque en este estudio se incluyeron las 11 subfamilias y el 85% de los géneros de la familia Phyllostomidae, 42% de las especies quedaron excluidas de los análisis debido a la falta de datos (Anexos 1 y 4). La exclusión de esas especies no debería sesgar los resultados de este estudio. Las proporciones de especies que se asignaron a cada gremio trófico en las 124 especies analizadas son similares a las proporciones que se observan en las 213 especies a las que se les pudo caracterizar la dieta (Anexo 8).

La relación evolutiva entre la dieta y el tamaño del encéfalo se podría explorar en otros grupos de mamíferos. Un estudio reciente encontró que la dieta explica significativamente más variación en el tamaño del encéfalo de los primates que el tamaño del grupo, el sistema social y el sistema de apareamiento. El estudio también encontró que los primates frugívoros tienen encéfalos comparativamente más grandes que los primates folívoros (DeCasien *et al.*, 2017). Aunque los autores sólo consideraron dietas frugívoras, folívoras y omnívoras, los primates también tienen dietas omnívoras-animalívoras: hay estrepisirrinos omnívoros que se alimentan principalmente de insectos y hay otras especies de primates omnívoros que se alimentan de vertebrados (p. ej., *Cebus capucinus*) (Fedigan, 1990; Scott, 2012). Por lo tanto, los primates pueden servir también de sistema modelo para explorar si las demandas cognitivas que imponen el tipo de dieta y la búsqueda de alimento se relacionan con la evolución del encéfalo y de estructuras encefálicas específicas.

Este es el primer estudio de la relación evolutiva entre la dieta y el tamaño del encéfalo que incluye la mayor riqueza de especies de filostómidos, reconoce distintos tipos de omnivoría e incorpora la incertidumbre filogenética en la estimación de los parámetros. Además, por primera vez se compara el tamaño relativo de estructuras encefálicas con respecto a los hábitos tróficos para entender la variación del tamaño del encéfalo en la mayor radiación de murciélagos neotropicales. Los resultados de esta investigación sugieren que las demandas cognitivas que se relacionan con la búsqueda del alimento posiblemente impulsaron el aumento de estructuras encefálicas específicas y del tamaño total del encéfalo. La investigación también destaca la importancia de conocer la historia natural de las especies para evaluar correlatos ecológicos asociados a la evolución del tamaño del encéfalo en los mamíferos.

## CONCLUSIONES

La composición de la dieta es uno de los factores que explica los cambios evolutivos en el tamaño del encéfalo en clados con elevada diversidad ecológica.

La variación en las estrategias de alimentación se refleja en el tamaño relativo de distintas estructuras del encéfalo en especies que utilizan la integración de distintos aportes sensoriales durante el forrajeo.

El análisis de los correlatos ecológicos que se asocian a la evolución del tamaño del encéfalo en un marco macroevolutivo puede beneficiarse al incorporar información detallada de la historia natural de las especies.

## BIBLIOGRAFÍA

- Akaike, H. (1974). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En B. N. Petrov and F. Csaki (Eds.), *Second international symposium on information theory* (pp. 267-281). Budapest: Academiai Kiado.
- Ayala-Berdon, J., García Corona, C., y Martínez-Gómez, M. (2018). Seasonal intake responses could reflect digestive plasticity in the nectar-feeding bat *Anoura geoffroyi*. *Mammalian Biology*, 93, 118–123. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.10.001>
- Baron, G., Stephan, H., y Frahm, H.D., (1996). *Comparative Neurobiology in Chiroptera*. Birkhäuser, Basel, CH. 1632 p.
- Barrickman, N. L., Bastian, M. L., Isler, K., y van Schaik, C. P. (2008). Life history costs and benefits of encephalization: a comparative test using data from long-term studies of primates in the wild. *Journal of Human Evolution*, 54(5), 568–590. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.08.012>
- Barton, R. A. (2006). Primate brain evolution: Integrating comparative, neurophysiological, and ethological data. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 15(6), 224–236. doi:10.1002/evan.20105
- Barton, R. A., Purvis, A., y Harvey, P. H. (1995). Evolutionary radiation of visual and olfactory brain system in primates, bats and insectivores. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 348(1326), 381–392. <https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0076>

- Barton, R. A., y Capellini, I. (2011). Maternal investment, life histories, and the costs of brain growth in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(15), 6169–6174. <https://doi.org/10.1073/pnas.1019140108>
- Bell, G. P., (1985). The sensory basis of prey location by the Californian leaf-nosed bat *Macrotus californicus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, 343–347. <https://doi.org/10.1007/bf00295547>
- Camacho, J., Moon, R., Smith, S. K., Lin, J. D., Randolph, C., Rasweiler, J. J., Behringer, R. R., y Abzhanov, A. (2020). Differential cellular proliferation underlies heterochronic generation of cranial diversity in phyllostomid bats. *EvoDevo*, 11(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/s13227-020-00156-9>
- Carter, G. G., Ratcliffe, J. M., y Galef, B. G. (2010). Flower bats (*Glossophaga soricina*) and fruit bats (*Carollia perspicillata*) rely on spatial cues over shapes and scents when relocating food. *PLoS ONE*, 5(5), 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010808>
- DeCasien, A. R., Williams, S. A., y Higham, J. P. (2017). Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature Ecology and Evolution*, 1(5), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0112>
- Dechmann, D. K. N., y Safi, K. (2009). Comparative studies of brain evolution: A critical insight from the Chiroptera. *Biological Reviews*, 84(1), 161–172. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00067.x>
- Dumont, E. R., Dávalos, L. M., Goldberg, A., Santana, S. E., Rex, K., y Voigt, C. C. (2012). Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1797–1805. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2005>
- Dunbar, R. I. M., y Shultz, S. (2007). Understanding primate brain evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 649–658. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.2001>
- Dunbar, R. I. M., y Shultz, S. (2017). Why are there so many explanations for primate brain evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1727). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0244>
- Eisenberg, J. F., y Wilson, D. E. (1978). Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution*, 32(3), 740–751. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb04627.x>

- Eklöf, J., y Jones, G. (2003). Use of vision in prey detection by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Animal Behaviour*, 66(5), 949–953. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2272>
- Fedigan, L. M. (1990). Vertebrate Predation in *Cebus capucinus*: Meat Eating in a Neotropical Monkey. *Folia Primatologica*, 54(3), 196–205. doi:10.1159/000156444
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125, 1–15.
- 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(3), 317–335.
- Giannini, N. P., y Kalko, E. K. V. (2005). The guild structure of animalivorous leaf-nosed bats of Barro Colorado Island, Panama, revisited. *Acta Chiropterologica*, 7(1), 131–146. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2005\)7\[131:TGSOAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2005)7[131:TGSOAL]2.0.CO;2)
- Giannini, N., Amador, L. y Arévalo, R. (2020). The Evolution of Body Size in Noctilionoid Bats. En T. Fleming, L. Dávalos y M. A. R. Mello (Eds.), *Phyllostomid Bats. A Unique Mammalian Radiation* (pp. 123-148). Chicago: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226696263-008>
- Gonzalez-Terrazas, T. P., Koblitz, J. C., Fleming, T. H., Medellín, R. A., Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U., y Tschapka, M. (2016). How nectar-feeding bats localize their food: Echolocation behavior of *Leptonycteris yerbabuenae* approaching cactus flowers. *PLoS ONE*, 11(9), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163492>
- Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 326(1233), 119–157. <https://doi.org/10.2307/3544125>
- Harvey, P. H., Clutton-Brock, T. H., y Macet, G. M. (1980). Population Biology Brain size and ecology in small mammals and primates (behavioral ecology). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*



- States of America*, 77(7), 4387–4389.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.77.7.4387>
- Hemingway, C., Dixon, M. y Page, R. (2020). The Omnivore's Dilemma: The Paradox of the Generalist Predators. En T. Fleming, L. Dávalos y M. A. R. Mello (Eds.), *Phyllostomid Bats. A Unique Mammalian Radiation* (pp. 239–256). Chicago: University of Chicago Press.  
<https://doi.org/10.7208/9780226696263-014>
- Herrera, M, L. G., Hobson, K. A., Manzo, A, A., Estrada B, D., Sánchez-Cordero, V., y Méndez C, G. (2001). The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: Evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica*, 33(3), 520–528. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00206.x>
- Hui, W., Gel, Y. R., y Gastwirth, J. L. (2008). *Lawstat*: An R package for law, public policy and biostatistics. *Journal of Statistical Software*, 28(3), 1–26.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v028.i03>
- Isler, K., y van Schaik, C. P. (2012). Allomaternal care, life history and brain size evolution in mammals. *Journal of Human Evolution*, 63(1), 52–63.  
<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.03.009>
- Jolicoeur, P., y Baron, G. (1980). Brain center correlations among Chiroptera. *Brain, Behavior and Evolution*, 17(6), 419–431.  
<https://doi.org/10.1159/000121812>
- Jones, K. E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S. A., O'Dell, J., Orme, C. D. L., Safi, K., Sechrest, W., Boakes, E. H., Carbone, C., Connolly, C., Cutts, M. J., Foster, J. K., Grenyer, R., Habib, M., Plaster, C. A., Price, S. A., Rigby, E. A., Rist, J., ... Purvis, A. (2009). PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology*, 90(9), 2648. <https://doi.org/10.1890/08-1494.1>
- Jones, P. L., Divoll, T. J., Dixon, M. M., Aparicio, D., Cohen, G., Mueller, U. G., ... Page, R. A. (2020). Sensory ecology of the frog-eating bat, *Trachops cirrhosus*, from DNA metabarcoding and behavior. *Behavioral Ecology*, 31(6), 1420–1428. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa100>
- Kass, R. E., y Raftery, A. E. (1995). Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90(430), 773–795.  
<https://doi.org/10.1080/01621459.1995.10476572>



- Kays, R., Rodríguez, M. E., Valencia, L. M., Horan, R., Adam, R., y Ziegler, C. (2012). Animal Visitation and Pollination of Flowering Balsa Trees (*Ochroma pyramidale*) in Panama. *Mesoamericana*, 16(3), 56–70.
- Khabbazian, M., Kriebel, R., Rohe, K., y Ané, C. (2016). Fast and accurate detection of evolutionary shifts in Ornstein–Uhlenbeck models. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(7), 811–824. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12534>
- Kunz, T. H., y Diaz, C. A. (1995). Folivory in Fruit-Eating Bats, with New Evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, 27(1), 106. <https://doi.org/10.2307/2388908>
- Lassieur, S., y Wilson, D. E. (1989). *Lonchorhina aurita*. *Mammalian Species*, 347, 1–4. <https://doi.org/10.2307/3504274>
- Legendre, P. (2020). *t.perm* function. Recovered from: <http://adn.biol.umontreal.ca/~numerica/ecology/Rcode/>
- Leiser-Miller, L. B., y Santana, S. E. (2020). Morphological diversity in the sensory system of phyllostomid bats: Implications for acoustic and dietary ecology. *Functional Ecology*, 34(7), 1416–1427. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13561>
- Li, D., Dinnage, R., Nell, L., Helmus, M. R., y Ives, A. (2020). *phyr*: An R package for phylogenetic species-distribution modelling in ecological communities. *BioRxiv*, 1–16. <https://doi.org/10.1101/2020.02.17.952317>
- Macswiney G., M. C., Bolívar-Cimé, B., Clarke, F. M., y Racey, P. A. (2012). Transient yellow colouration of the bat *Artibeus jamaicensis* coincides with pollen consumption. *Mammalian Biology*, 77(3), 221–223. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.08.001>
- Minias, P., y Podlaskczuk, P. (2017). Longevity is associated with relative brain size in birds. *Ecology and Evolution*, 7(10), 3558–3566. <https://doi.org/10.1002/ece3.2961>
- Muchhala, N. y Tschapka, M. (2020). The Ecology and Evolution of Nectar Feeders. En T. Fleming, L. Dávalos y M. A. R. Mello (Eds.), *Phyllostomid Bats. A Unique Mammalian Radiation* (pp. 273–294). Chicago: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226696263-016>

- Muchhala, N., y Jarrín-V, P. (2002). Flower visitation by bats in cloud forests of Western Ecuador. *Biotropica*, 34(3), 387–395. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00552.x>
- Muchhala, N., y Serrano, D. (2015). The complexity of background clutter affects nectar bat use of flower odor and shape cues. *PLoS ONE*, 10(10), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136657>
- Navarrete, A. F., Reader, S. M., Street, S. E., Whalen, A., y Laland, K. N. (2016). The coevolution of innovation and technical intelligence in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1690). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0186>
- Orme, R. F. (2018). *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 1.0.1.* <https://cran.r-project.org/web/packages/caper/index.html>
- Ortega, B. J., y Castro-Arellano, I. (2001). *Artibeus jamaicensis*. *American Society of Mammalogists*, 662, 1–9.
- Ortega, J., y Alarcón-D, I. (2008). *Anoura Geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species*, 818(818), 1–7. <https://doi.org/10.1644/818.1>
- Page, R. A., y Bernal, X. E. (2019). The challenge of detecting prey: Private and social information use in predatory bats. *Functional Ecology*, 34(2), 1–20. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13439>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., y R Core Team. (2021). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-152, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Powell, L. E., Isler, K., y Barton, R. A. (2017). Re-evaluating the link between brain size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1865), 1–8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1765>
- Rasweiler, J. J. (1975). Maintaining and breeding neotropical frugivorous, nectarivorous and pollenivorous bats. *International Zoo Yearbook*, 15(1), 18–30. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.1975.tb01347.x>
- Ratcliffe, J. M. (2009). Neuroecology and diet selection in phyllostomid bats. *Behavioural Processes*, 80(3), 247–251. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.12.010>

- Rex, K., Czaczkas, B. I., Michener, R., Kunz, T. H., y Voigt, C. C. (2010). Specialization and omnivory in diverse mammalian assemblages. *Écoscience*, 17(1), 37–46. <https://doi.org/10.2980/17-1-3294>
- Rohlf, F. J. (2001). Comparative methods for the analysis of continuous variables: Geometric interpretations. *Evolution*, 55(11), 2143–2160. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00731.x>
- Rojas, D., Mancina, C. A., Flores-Martínez, J. J., y Navarro, L. (2013). Phylogenetic signal, feeding behaviour and brain volume in Neotropical bats. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9), 1925–1933. <https://doi.org/10.1111/jeb.12190>
- Rojas, D., Ramos Pereira, M. J., Fonseca, C., y Dávalos, L. M. (2018). 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., 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>
- Rossoni, D. M., Assis, A. P. A., Giannini, N. P., y Marroig, G. (2017). Intense natural selection preceded the invasion of new adaptive zones during the radiation of New World leaf-nosed bats. *Scientific Reports*, 7(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08989-6>
- Sacher, G. A., y Staffeldt, E. F. (1974). Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: implications for the theory of vertebrate growth. *The American Naturalist*, 108(963), 593–615. <https://doi.org/https://doi.org/10.1086/282938>
- Scott, J. E. (2012). Molar size and diet in the Strepsirrhini: Implications for size-adjustment in studies of primate dental adaptation. *Journal of Human Evolution*, 63(6), 796–804. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.09.001>
- Shi, J. J., Westeen, E. P., y Rabosky, D. L. (2021). A test for rate-coupling of trophic and cranial evolutionary dynamics in new world bats. *Evolution*. <https://doi.org/10.1111/evo.14188>
- Shultz, S., y Dunbar, R. I. M. (2006). Both social and ecological factors predict ungulate brain size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1583), 207–215. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3283>

- Shultz, S., y Dunbar, R. I. M. (2007). The evolution of the social brain: Anthropoid primates contrast with other vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1624), 2429–2436. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0693>
- Shultz, S., y Dunbar, R. I. M. (2010). Social bonds in birds are associated with brain size and contingent on the correlated evolution of life-history and increased parental investment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(1), 111–123. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01427.x>
- Simmons, N.B., y Cirranello, A. L. (2021). Bat species of the world: A taxonomic and geographic database. [batnames.org](http://batnames.org)
- Smaers, J. B., y Mongle, C. S. (2018). *evomap*: R package for the evolutionary mapping of continuous traits. *GitHub* (<https://github.com/JeroenSmaers/evomap>).
- Smaers, J. B., y Rohlf, F. J. (2016). Testing species' deviation from allometric predictions using the phylogenetic regression. *Evolution*, 70(5), 1145–1149. <https://doi.org/10.1111/evo.12910>
- Sol, D., Garcia, N., Iwaniuk, A., Davis, K., Meade, A., Boyle, W. A., y Székely, T. (2010). Evolutionary divergence in brain size between migratory and resident birds. *PLoS ONE*, 5(3), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009617>
- Stich, K. P., y Winter, Y. (2006). Lack of generalization of object discrimination between spatial contexts by a bat. *Journal of Experimental Biology*, 209(23), 4802–4808. <https://doi.org/10.1242/jeb.02574>
- Swanson, E. M., Holekamp, K. E., Lundrigan, B. L., Arsznov, B. M., y Sakai, S. T. (2012). Multiple determinants of whole and regional brain volume among terrestrial carnivorans. *PLoS ONE*, 7(6), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038447>
- Thiagavel, J., Brinklöv, S., Geipel, I., y Ratcliffe, J. M. (2020). Sensory and Cognitive Ecology. En T. Fleming, L. Dávalos y M. A. R. Mello (Eds.), *Phyllostomid Bats. A Unique Mammalian Radiation* (pp.187-204). Chicago: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226696263-011>
- Thiele, J., y Winter, Y. (2005). Hierarchical strategy for relocating food targets in flower bats: Spatial memory versus cue-directed search. *Animal*

- Behaviour*, 69(2), 315–327.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.012>
- Tschapka, M., y Dressler, S. (2002). Chiropterophily: On bat-flowers and flower-bats. *Curtis's Botanical Magazine*, 19(2), 114–125.  
<https://doi.org/10.1111/1467-8748.00340>
- Verde Arregoitia, L. D., Hernández-Canchola, G., Santini, L., Schweizer, M., Cabrera-Garrido, M. Y., y León-Paniagua, L. S. (2018). Co-occurrence and character convergence in two Neotropical bats. *Journal of Mammalogy*, 99(5), 1055–1064. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy112>
- Weisbecker, V., y Goswami, A. (2010). Brain size, life history, and metabolism at the marsupial/placental dichotomy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(37), 16216–16221. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906486107>
- West, R. J. D. (2014). The evolution of large brain size in birds is related to social, not genetic, monogamy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(3), 668–678. <https://doi.org/10.1111/bij.12193>
- Winter, Y., y Von Helversen, O. (2003). Operational tongue length in phyllostomid nectar-feeding bats. *Journal of Mammalogy*, 84(3), 886–896.  
<https://doi.org/10.1644/BWG-032>
- York, H. A., y Billings, S. A. (2009). Stable-isotope analysis of diets of short-tailed fruit bats (Chiroptera: Phyllostomidae: *Carollia*). *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1469–1477. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-382R.1>

## ANEXOS

**Anexo 1.** Masa corporal (en gramos) y volumen del encéfalo (en centímetros cúbicos) de 139 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). Los valores son medias aritméticas por especie.

Espece	Masa corporal	Volumen del encéfalo
<i>Anoura cadenai</i>	10.5	0.385
<i>Anoura caudifer</i>	9.8	0.358
<i>Anoura cultrata</i>	13.5	0.561
<i>Anoura geoffroyi</i>	14.8	0.487

<b>Especie</b>	<b>Masa corporal</b>	<b>Volumen del encéfalo</b>
<i>Anoura latidens</i>	14.5	0.456
<i>Anoura luismanueli</i>	9.4	0.336
<i>Artibeus amplus</i>	69.5	1.22
<i>Artibeus anderseni</i>	10.15	0.403
<i>Artibeus aztecus</i>	24.25	0.597
<i>Artibeus bogotensis</i>	12.07	0.418
<i>Artibeus cinereus</i> <sup>b</sup>	12.7	0.365
<i>Artibeus concolor</i>	21.0	0.563
<i>Artibeus fraterculus</i>	39.5	0.883
<i>Artibeus glaucus</i>	16.0	0.465
<i>Artibeus gnomus</i> <sup>b</sup>	10.06	0.375
<i>Artibeus hirsutus</i>	37.0	0.951
<i>Artibeus jamaicensis</i>	52.5	1.124
<i>Artibeus lituratus</i>	60.5	1.278
<i>Artibeus obscurus</i>	33.5	0.979
<i>Artibeus phaeotis</i>	13.25	0.478
<i>Artibeus planirostris</i>	54.33	1.193
<i>Artibeus ravsus</i>	13.3	0.485
<i>Artibeus rosenbergi</i>	9.95	0.395
<i>Artibeus toltecus</i>	15.75	0.481
<i>Artibeus watsoni</i>	10.5	0.42
<i>Brachyphylla nana</i> <sup>c</sup>	33.58	0.5
<i>Carollia brevicauda</i> <sup>b</sup>	14.85	0.472
<i>Carollia castanea</i>	11.1	0.353
<i>Carollia perspicillata</i>	16.9	0.525
<i>Carollia sowelli</i>	15.75	0.465
<i>Carollia subrufa</i>	12.8	0.456
<i>Centurio senex</i>	17.25	0.511
<i>Chiroderma salvini</i>	31.5	0.813
<i>Chiroderma trinitatum</i>	13.2	0.44
<i>Chiroderma villosum</i>	22.0	0.763
<i>Choeroniscus godmani</i>	7.0	0.285
<i>Choeroniscus minor</i>	7.6	0.295
<i>Choeroniscus periosus</i>	14.5	0.493
<i>Choeronycteris mexicana</i>	15.0	0.517
<i>Chrotopterus auritus</i>	87.0	1.651

<b>Especie</b>	<b>Masa corporal</b>	<b>Volumen del encéfalo</b>
<i>Desmodus rotundus</i>	59.5	0.929
<i>Diaemus youngi</i>	56.0	1.121
<i>Diphylla ecaudata</i>	32.0	0.722
<i>Ectophylla alba</i>	4.6	0.199
<i>Enchisthenes hartii</i>	17.5	0.486
<i>Erophylla sezekorni<sup>c</sup></i>	14.92	0.45
<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	12.0	0.318
<i>Glossophaga commissarisi</i>	10.5	0.362
<i>Glossophaga leachii</i>	10.7	0.348
<i>Glossophaga longirostris<sup>b</sup></i>	13.32	0.397
<i>Glossophaga morenoi</i>	11.65	0.35
<i>Glossophaga soricina</i>	8.5	0.324
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	8.5	0.367
<i>Hsunnycteris cadenai</i>	7.5	0.287
<i>Hsunnycteris pattoni</i>	6.0	0.332
<i>Hsunnycteris thomasi</i>	10.0	0.36
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	7.5	0.348
<i>Lampronnycteris brachyotis</i>	10.75	0.364
<i>Leptonycteris curasoae</i>	28.5	0.528
<i>Leptonycteris nivalis</i>	32.15	0.695
<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	21.0	0.576
<i>Lichonycteris obscura</i>	5.45	0.276
<i>Lionycteris spurrelli</i>	8.2	0.268
<i>Lonchophylla chocoana</i>	19.0	0.575
<i>Lonchophylla concava</i>	8.2	0.385
<i>Lonchophylla mordax</i>	7.4	0.275
<i>Lonchophylla robusta</i>	18.5	0.552
<i>Lonchorhina aurita</i>	11.0	0.38
<i>Lonchorhina fernandezi</i>	10.0	0.214
<i>Lonchorhina orinocensis</i>	11.0	0.269
<i>Lophostoma brasiliense</i>	11.0	0.3
<i>Lophostoma evotis</i>	27.0	0.546
<i>Lophostoma silvicolum</i>	30.25	0.667
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	9.1	0.235
<i>Macrotus californicus<sup>b</sup></i>	11.83	0.343
<i>Macrotus waterhousii</i>	12.6	0.413



<b>Especie</b>	<b>Masa corporal</b>	<b>Volumen del encéfalo</b>
<i>Mesophylla macconnelli</i>	8.2	0.317
<i>Micronycteris hirsuta</i>	16.0	0.455
<i>Micronycteris megalotis</i>	5.5	0.268
<i>Micronycteris microtis</i>	5.15	0.237
<i>Micronycteris minuta</i>	7.0	0.242
<i>Micronycteris schmidtorum</i> <sup>b</sup>	7.73	0.216
<i>Mimon bennettii</i> <sup>c</sup>	25.4	0.68
<i>Mimon cozumelae</i>	24.5	0.716
<i>Monophyllus redmani</i> <sup>c</sup>	10.71	0.34
<i>Musonycteris harrisoni</i>	11.7	0.432
<i>Phylloderma stenops</i>	55.0	1.327
<i>Phyllonycteris poeyi</i> <sup>c</sup>	20.85	0.5
<i>Phyllops falcatus</i> <sup>c</sup>	19.48	0.56
<i>Phyllostomus discolor</i>	35.05	0.975
<i>Phyllostomus elongatus</i>	32.5	0.81
<i>Phyllostomus hastatus</i>	103.5	1.735
<i>Phyllostomus latifolius</i>	31.0	0.725
<i>Platyrrhinus albericoi</i>	52.9	1.31
<i>Platyrrhinus angustirostris</i>	17.0	0.474
<i>Platyrrhinus aurarius</i>	34.0	0.97
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	13.0	0.436
<i>Platyrrhinus chocoensis</i>	49.15	0.929
<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	27.5	0.859
<i>Platyrrhinus helleri</i>	13.65	0.483
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	41.5	1.066
<i>Platyrrhinus ismaeli</i>	32.5	0.947
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	24.0	0.685
<i>Platyrrhinus umbratus</i>	24.42	0.743
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	60.0	1.371
<i>Rhinophylla alethina</i>	14.0	0.366
<i>Rhinophylla fischeriae</i> <sup>b</sup>	9.6	0.247
<i>Rhinophylla pumilio</i>	11.0	0.333
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	16.35	0.393
<i>Sturnira aratathomasi</i>	50.75	0.992
<i>Sturnira bakeri</i>	20.0	0.638

<b>Especie</b>	<b>Masa corporal</b>	<b>Volumen del encéfalo</b>
<i>Sturnira bidens</i>	18.87	0.537
<i>Sturnira bogotensis</i>	18.6	0.536
<i>Sturnira erythromos</i>	16.5	0.521
<i>Sturnira koopmanhilli</i>	30.0	0.789
<i>Sturnira liliium</i>	19.0	0.512
<i>Sturnira ludovici</i>	21.0	0.683
<i>Sturnira luisi</i>	20.5	0.647
<i>Sturnira magna</i>	50.0	1.02
<i>Sturnira mordax</i>	51.0	0.779
<i>Sturnira oporaphilum</i>	40.6	0.647
<i>Sturnira parvidens</i> <sup>a</sup>	17.18	0.52
<i>Sturnira tildae</i>	27.5	0.738
<i>Tonatia saurophila</i>	25.8	0.744
<i>Trachops cirrhosus</i>	29.38	0.856
<i>Trinycteris nicefori</i>	9.0	0.293
<i>Uroderma bakeri</i>	16.0	0.539
<i>Uroderma bilobatum</i> <sup>b</sup>	16.28	0.625
<i>Uroderma convexum</i>	15.25	0.542
<i>Uroderma davisii</i>	15.75	0.61
<i>Uroderma magnirostrum</i>	14.75	0.536
<i>Vampyressa melissa</i>	11.0	0.414
<i>Vampyressa pusilla</i>	7.0	0.331
<i>Vampyressa thyone</i>	8.0	0.267
<i>Vampyriscus bidens</i>	12.4	0.417
<i>Vampyriscus nymphaea</i>	12.75	0.459
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	36.0	0.931
<i>Vampyrodes major</i>	34.0	0.978
<i>Vampyrum spectrum</i>	147.5	2.696

<sup>a</sup> Valores de masa corporal extraídos de Verde Arregoitia *et al.* (2018).

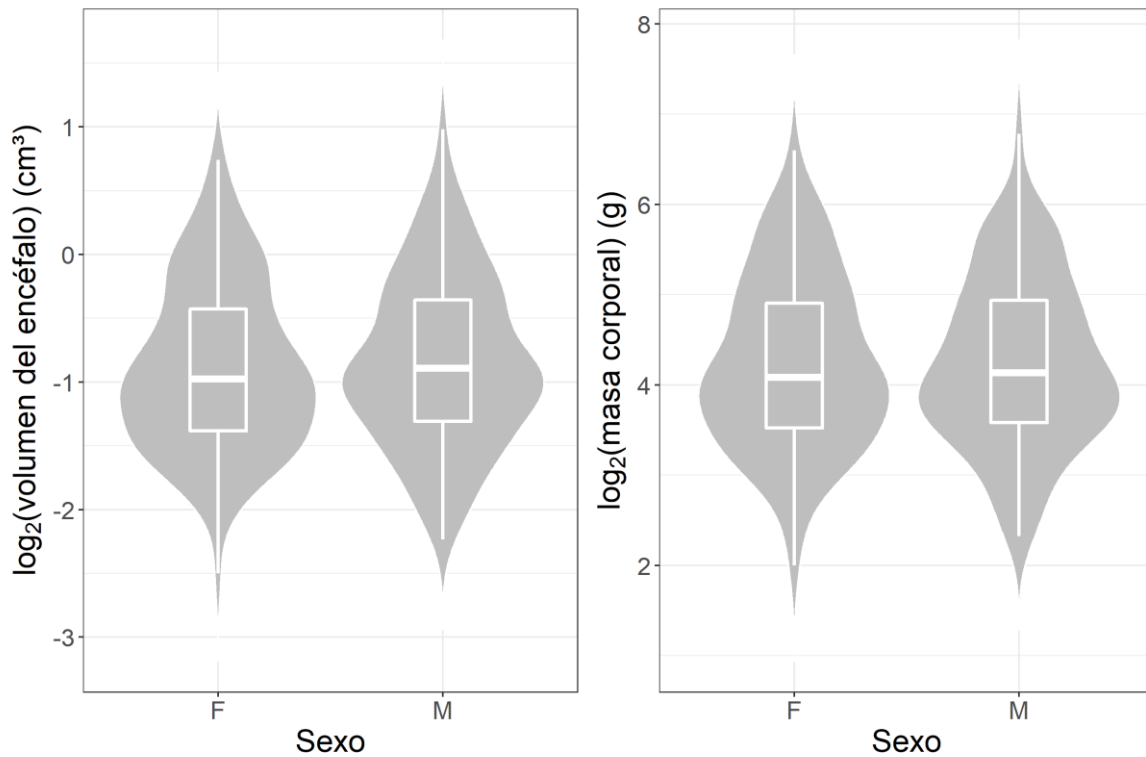
<sup>b</sup> Valores de masa corporal extraídos de Jones *et al.* (2009).

<sup>c</sup> Valores de masa corporal y de volumen del encéfalo extraídos de Rojas *et al.* (2013).

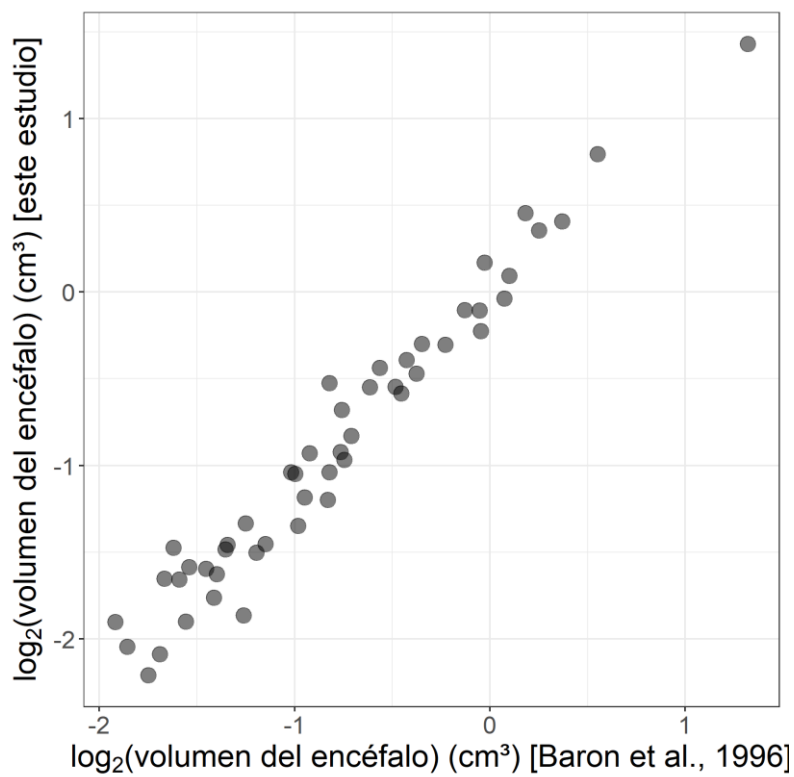
Verde Arregoitia, L. D., Hernández-Canchola, G., Santini, L., Schweizer, M., Cabrera-Garrido, M. Y., y León-Paniagua, L. S. (2018). Co-occurrence and

- character convergence in two Neotropical bats. *Journal of Mammalogy*, 99(5), 1055–1064. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy112>
- Jones, K. E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S. A., O'Dell, J., Orme, C. D. L., Safi, K., Sechrest, W., Boakes, E. H., Carbone, C., Connolly, C., Cutts, M. J., Foster, J. K., Grenyer, R., Habib, M., Plaster, C. A., Price, S. A., Rigby, E. A., Rist, J., ... Purvis, A. (2009). PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology*, 90(9), 2648. <https://doi.org/10.1890/08-1494.1>
- Rojas, D., Mancina, C. A., Flores-Martínez, J. J., y Navarro, L. (2013). Phylogenetic signal, feeding behaviour and brain volume in Neotropical bats. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9), 1925–1933. <https://doi.org/10.1111/jeb.12190>

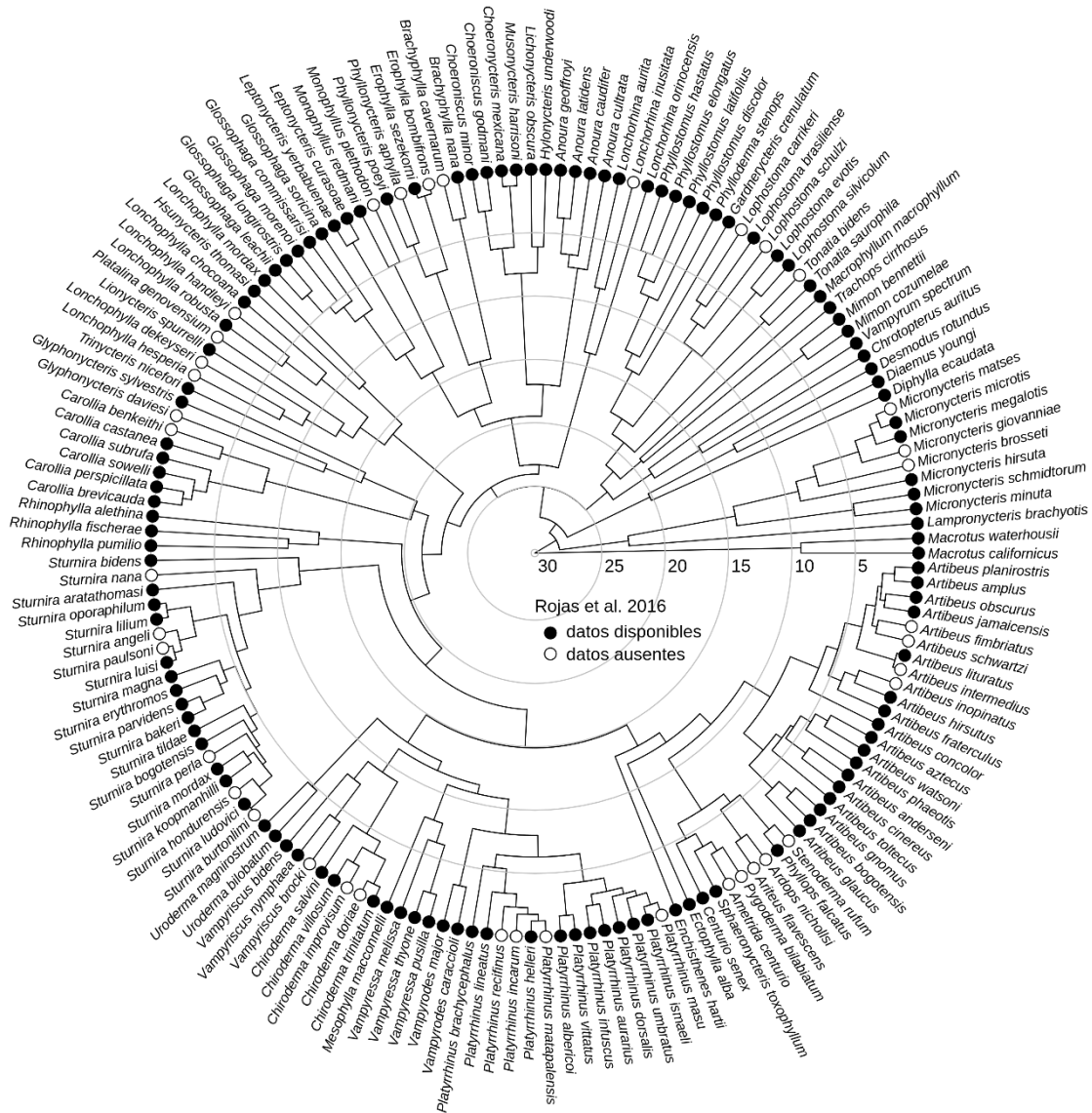
**Anexo 2.** Dimorfismo sexual en el volumen del encéfalo y la masa corporal en 113 y 85 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae), respectivamente. Para estas especies se obtuvieron datos de las variables para ambos sexos. Volumen del encéfalo:  $t_{224} = 0.52$ ,  $P = 0.590$ ,  $d$  de Cohen = 0.07; masa corporal:  $t_{168} = 0.04$ ,  $P = 0.966$ ,  $d$  de Cohen = 0.01. F: hembras, M: machos.



**Anexo 3.** Relación entre el volumen del encéfalo que se obtuvo por el método de balines y el volumen del encéfalo que se obtuvo por medición directa según Baron *et al.* (1996) en 52 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). La relación se determinó mediante una correlación de Pearson:  $r = 0.98$ ,  $P < 0.001$ .



**Anexo 4.** Filogenia molecular calibrada en el tiempo de 163 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). Esta filogenia se extrajo de la filogenia de máxima credibilidad de clado de noctilionoideos inferida por Rojas *et al.* (2016). Los círculos negros en las ramas terminales indican las especies para las que se obtuvieron datos del tamaño del encéfalo. Los círculos blancos indican las especies para las que no se tienen datos.



**Anexo 5.** Categorización trófica de 213 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). La importancia relativa de seis ítems tróficos permitió obtener la posición trófica y los gremios tróficos (ver Métodos). Las especies se agruparon mediante cinco criterios: (i) posición trófica; (ii) herbívoros (H), omnívoros-herbívoros (OH), omnívoros (O) y omnívoros-animalívoros (OA); (iii) herbívoros estrictos (H) y demás especies de filostómidos (OH + O + OA); (iv) herbívoros y omnívoros-herbívoros por un lado (H + OH) y omnívoros y omnívoros-animalívoros por otro lado (O + OA); (v) omnívoros-animalívoros (OA) y demás especies (H + OH + O). A: artrópodos, S: sangre, V: vertebrados, HF: hojas y piezas florales, NP: néctar y polen, FS: frutos y semillas. Las especies *Anoura javieri*, *Artibeus aequatorialis*, *Chiroderma gorgasi*, *Gardnerycteris keenani*, *Hsunycteris dashe*, *Lichonycteris degener*, *Micronycteris simmonsae*, *Micronycteris tresamici*, *Sturnira giannae*, *Tonatia maresi* y *Vampyressa voragine* no se caracterizaron debido a la falta de información sobre su dieta.

Especie	A	S	V	HF	NP	FS	i	ii	iii	iv	v
<i>Ametrida centurio</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Anoura aequatoris</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Anoura cadenai</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Anoura carishina</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Anoura caudifer</i>	4	0	0	0	4	2	1.335	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Anoura cultrata</i>	4	0	0	1	4	2	1.335	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Anoura fistulata</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Anoura geoffroyi</i>	4	0	0	0	4	2	1.335	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Anoura latidens</i>	4	0	0	0	4	2	1.835	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Anoura luismanueli</i>	4	0	0	0	4	2	1.335	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Anoura peruana</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Ardops nichollsi</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Ariteus flavescens</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus amplus</i>	0	0	0	1	0	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus anderseni</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus aztecus</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus bogotensis</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus cinereus</i>	1	0	0	1	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus concolor</i>	0	0	0	1	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus fimbriatus</i>	2	0	0	1	0	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus fraterculus</i>	1	0	0	1	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus glaucus</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O



<b>Especie</b>	<b>A</b>	<b>S</b>	<b>V</b>	<b>HF</b>	<b>NP</b>	<b>FS</b>	<b>i</b>	<b>ii</b>	<b>iii</b>	<b>iv</b>	<b>v</b>
<i>Artibeus gnomus</i>	2	0	0	0	0	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus hirsutus</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus inopinatus</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus intermedius</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus jamaicensis</i>	2	0	0	1	2	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus lituratus</i>	2	0	0	1	2	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus obscurus</i>	1	0	0	1	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus phaeotis</i>	2	0	0	1	2	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus planirostris</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus ravenus</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus rosenbergi</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus schwartzi</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus toltecus</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Artibeus watsoni</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Brachyphylla cavernarum</i>	2	0	0	0	4	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Brachyphylla nana</i>	2	0	0	0	4	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia benkeithi</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia brevicauda</i>	2	0	0	0	3	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia castanea</i>	1	0	0	1	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia manu</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia monohernandezi</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia perspicillata</i>	2	0	0	1	3	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia sowelli</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Carollia subrufa</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Centurio senex</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Chiroderma doriae</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Chiroderma improvisum</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Chiroderma salvini</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Chiroderma trinitatum</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Chiroderma villosum</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Chiroderma vizottoi</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Choeroniscus godmani</i>	1	0	0	1	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Choeroniscus minor</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Choeroniscus periosus</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Choeronycteris mexicana</i>	1	0	0	1	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Chrotopterus auritus</i>	2	0	4	0	0	3	2.735	O	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Desmodus rotundus</i>	1	5	0	0	0	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Diaemus youngi</i>	1	5	0	0	0	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Diphylla ecaudata</i>	1	5	0	0	0	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Dryadonycteris capixaba</i>	0	0	0	0	6	0	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Ectophylla alba</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Enchisthenes hartii</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O

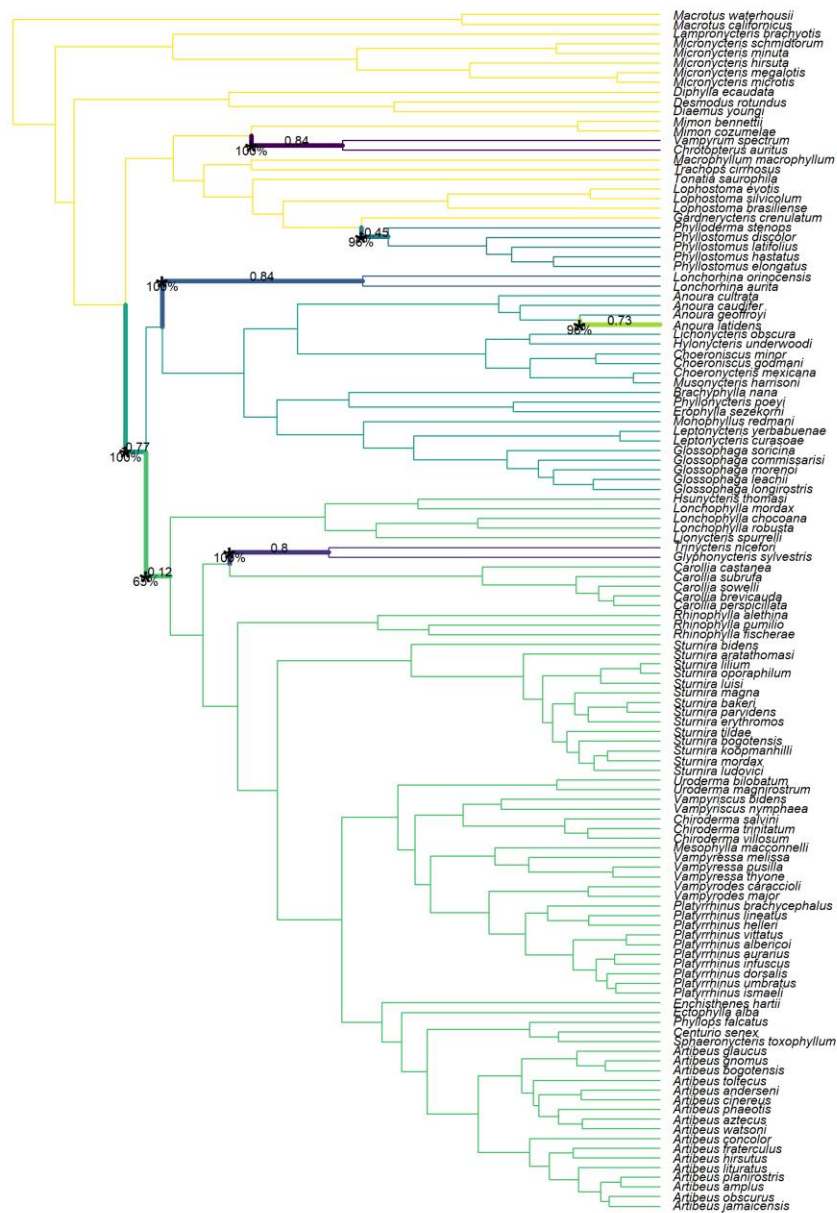
<b>Especie</b>	<b>A</b>	<b>S</b>	<b>V</b>	<b>HF</b>	<b>NP</b>	<b>FS</b>	<b>i</b>	<b>ii</b>	<b>iii</b>	<b>iv</b>	<b>v</b>
<i>Erophylla bombifrons</i>	2	0	0	0	4	3	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Erophylla sezekorni</i>	2	0	0	0	4	3	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	4	0	2	1	2	2	1.855	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Gardnerycteris koepckeae</i>	4	0	2	0	0	2	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Glossophaga commissarisi</i>	4	0	1	1	4	2	1.355	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Glossophaga leachii</i>	1	0	0	1	4	2	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Glossophaga longirostris</i>	1	0	0	0	4	2	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Glossophaga morenoi</i>	1	0	0	0	4	2	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Glossophaga soricina</i>	2	0	0	1	4	2	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Glyphonycteris behnii</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Glyphonycteris daviesi</i>	5	0	1	0	0	0	2.02	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	4	0	1	0	1	2	1.855	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Hsunycteris cadenai</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Hsunycteris pattoni</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Hsunycteris thomasi</i>	2	0	0	0	4	2	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	2	0	0	0	4	1	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lampronnycteris brachyotis</i>	4	0	0	0	2	2	1.835	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Leptonnycteris curasoae</i>	1	0	0	0	4	2	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Leptonnycteris nivalis</i>	2	0	0	0	4	2	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Leptonnycteris yerbabuenae</i>	2	0	0	0	4	2	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lichonycteris obscura</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lionycteris spurrelli</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla bokermanni</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla chocoana</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla concava</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla fornicata</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla handleyi</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla hesperia</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla inexpectata</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla mordax</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla orcesi</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla orienticollina</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla peracchii</i>	1	0	0	0	5	0	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchophylla robusta</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Lonchorhina aurita</i>	4	0	1	1	1	1	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lonchorhina fernandezi</i>	6	0	0	0	0	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lonchorhina inusitata</i>	5	0	0	1	1	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lonchorhina mankomara</i>	5	0	0	0	1	0	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lonchorhina marinkellei</i>	5	0	0	1	1	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lonchorhina orinocensis</i>	5	0	0	1	1	1	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lophostoma brasiliense</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA

<b>Especie</b>	<b>A</b>	<b>S</b>	<b>V</b>	<b>HF</b>	<b>NP</b>	<b>FS</b>	<b>i</b>	<b>ii</b>	<b>iii</b>	<b>iv</b>	<b>v</b>
<i>Lophostoma carrikeri</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lophostoma evotis</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lophostoma kalkoae</i>	6	0	0	0	0	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lophostoma occidentalis</i>	5	0	0	0	1	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lophostoma schulzi</i>	6	0	0	0	0	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Lophostoma silvicolum</i>	4	0	1	0	1	2	1.855	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	5	0	1	0	0	0	2.02	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Macrotus californicus</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Macrotus waterhousii</i>	4	0	0	0	2	0	1.835	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Mesophylla macconnelli</i>	1	0	0	1	2	4	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Micronycteris brosseti</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris buriri</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris giovanniae</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris hirsuta</i>	4	0	2	1	0	2	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris matses</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris megalotis</i>	3	0	2	1	0	3	1.645	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Micronycteris microtis</i>	4	0	2	0	0	2	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris minuta</i>	4	0	0	1	0	2	1.835	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris sanborni</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	4	0	2	0	0	1	2.145	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Micronycteris yatesi</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Mimon bennettii</i>	4	0	1	0	1	2	1.855	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Mimon cozumelae</i>	5	0	1	0	0	1	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Monophyllus plethodon</i>	3	0	0	0	3	1	1.48	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Monophyllus redmani</i>	3	0	0	0	3	1	1.48	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Musonycteris harrisoni</i>	1	0	0	0	5	1	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Neonycteris pusilla</i>	6	0	0	0	0	0	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Phylloderma stenops</i>	4	0	1	0	1	3	1.42	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Phyllonycteris aphylla</i>	5	0	0	0	0	1	1.98	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Phyllonycteris poeyi</i>	2	0	0	0	3	3	1.335	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Phyllops falcatus</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Phyllostomus discolor</i>	3	0	2	1	2	3	1.5	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Phyllostomus elongatus</i>	3	0	2	1	2	2	1.5	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Phyllostomus hastatus</i>	3	0	2	0	2	2	1.5	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Phyllostomus latifolius</i>	3	0	2	1	2	2	1.5	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Platalina genovensium</i>	0	0	0	0	6	0	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus albericoi</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus angustirostris</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus aquilus</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus aurarius</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus chocoensis</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O

<b>Especie</b>	<b>A</b>	<b>S</b>	<b>V</b>	<b>HF</b>	<b>NP</b>	<b>FS</b>	<b>i</b>	<b>ii</b>	<b>iii</b>	<b>iv</b>	<b>v</b>
<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus fusciventris</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus guianensis</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus helleri</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus incarum</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus ismaeli</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	2	0	0	0	2	3	1.335	O	OH + O + OA	O + OA	H + OH + O
<i>Platyrrhinus masu</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus matapalensis</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus nitelinea</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	2	0	0	0	1	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus umbratus</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Rhinophylla alethina</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Rhinophylla pumilio</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Scleronycteris ega</i>	0	0	0	0	6	0	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Stenoderma rufum</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira adrianae</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira angeli</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira aratathomasi</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira bakeri</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira bidens</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira bogotensis</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira burtonlimi</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira erythromos</i>	1	0	0	0	2	4	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira hondurensis</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira koopmanhilli</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira lilium</i>	2	0	0	0	2	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira ludovici</i>	2	0	0	0	1	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira luisi</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira magna</i>	0	0	0	0	1	5	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira mistratensis</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira mordax</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira nana</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira oporaphilum</i>	1	0	0	0	2	4	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira parvidens</i>	2	0	0	0	0	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira paulsoni</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira perla</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O

<b>Especie</b>	<b>A</b>	<b>S</b>	<b>V</b>	<b>HF</b>	<b>NP</b>	<b>FS</b>	<b>i</b>	<b>ii</b>	<b>iii</b>	<b>iv</b>	<b>v</b>
<i>Sturnira sorianoi</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Sturnira tildae</i>	2	0	0	0	2	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Tonatia bidens</i>	4	0	1	1	0	2	1.855	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Tonatia saurophila</i>	4	0	1	0	0	2	1.855	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Trachops cirrhosus</i>	4	0	2	0	0	2	2	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Trinycteris nicefori</i>	4	0	0	0	0	2	1.835	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Uroderma bakeri</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Uroderma bilobatum</i>	2	0	0	0	1	4	1.165	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Uroderma convexum</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Uroderma davisii</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Uroderma magnirostrum</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyressa elisabethae</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyressa melissa</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyressa pusilla</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyressa sinchi</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyressa thylene</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyriscus bidens</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyriscus brocki</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyriscus nymphaea</i>	1	0	0	0	0	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	1	0	0	0	1	5	1.02	OH	OH + O + OA	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyrodes major</i>	0	0	0	0	0	6	1	H	H	H + OH	H + OH + O
<i>Vampyrum spectrum</i>	2	0	4	0	0	1	2.815	OA	OH + O + OA	O + OA	OA
<i>Xeronycteris vieirai</i>	0	0	0	3	0	4	1	H	H	H + OH	H + OH + O

**Anexo 6.** Óptimos adaptativos para la posición trófica de 124 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). El color amarillo representa la tasa evolutiva de fondo. Los demás colores representan los óptimos adaptativos. La prueba Ornstein-Uhlenbeck (OU) agrupó a las especies en seis óptimos evolutivos. Los asteriscos en los nodos indican posiciones de cambio y los porcentajes indican el soporte de *bootstrap* de cada óptimo adaptativo. Tasa de evolución direccional ( $\alpha$ ) = 20.964, tasa evolutiva de fondo ( $\sigma$ ) = 0.335.



**Anexo 7.** Ajuste de modelos de cuadrados mínimos filogenéticos generalizados que evalúan la relación entre el volumen de varias estructuras del encéfalo y la masa corporal en 53 especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae). Para cada estructura encefálica se comparan tres modelos: un modelo que estima la señal filogenética ( $\lambda_{ML}$ ), otro modelo que asume el valor máximo de la señal filogenética ( $\lambda = 1$ ) y un tercer modelo que asume la ausencia de señal filogenética ( $\lambda = 0$ ). Los modelos se compararon entre sí por medio de la ponderación del Criterio de Información de Akaike. En negrita se indica el modelo de mayor apoyo para cada estructura del encéfalo.

	$\lambda_{ML}$	$\lambda = 1$	$\lambda = 0$
Bulbo olfativo principal	0.413	<b>0.585</b>	<0.001
Paleocórtex	<b>0.729</b>	0.27	<0.001
Hipocampo	<b>0.806</b>	0.193	<0.001
Neocórtex	0.293	<b>0.698</b>	0.008
Mesencéfalo	<b>0.548</b>	0.444	0.006



**Anexo 8.** Proporción de especies de murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Chiroptera: Phyllostomidae) por gremio trófico. Las proporciones son similares entre el total de especies a las que se les caracterizó la dieta (213 especies) y la muestra que se utilizó en este estudio (124 especies). A: animalívoros, OA: omnívoros-animalívoros, O: omnívoros, OH: omnívoros-herbívoros, H: herbívoros. En el interior de las barras se indica el número de especies por gremio.

