

VARIACIÓN ECOGEOGRÁFICA DE LA FORMA Y TAMAÑO DEL CRÁNEO EN TRES ESPECIES DE MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN CUBA

Alejandro ARIOSA OLEA¹ y Carlos A. MANCINA^{2*}

1. Instituto de Neurología y Neurocirugía, calle 29 esq. D, Plaza de la Revolución, La Habana, Cuba.
2. Instituto de Ecología y Sistemática, carretera Varona 11835, Rpto. Parajón, Boyeros, 11900, La Habana, Cuba.

* Autor para correspondencia: mancina@ecologia.cu

RESUMEN: Se estudiaron los patrones de variación eco-geográfica en Cuba de tres especies de murciélagos insectívoros: *Molossus molossus* (familia Molossidae), *Eptesicus fuscus* (Vespertilionidae) y *Macrotus waterhousei* (Phyllostomidae). Se emplearon puntos anatómicos claves y puntos deslizantes para describir tres vistas del cráneo y la mandíbula en vista lateral. Se comparó el tamaño y la forma del cráneo entre sexos y entre regiones usando métodos de morfometría geométrica. Para cada localidad se obtuvieron variables ambientales y la posición geográfica. El dimorfismo sexual en forma, así como la variación regional y la asociación entre la variación morfológica con la posición geográfica y variables ambientales fueron analizados mediante técnicas de estadística multivariada. En las tres especies de murciélagos existe dimorfismo sexual en la forma, y los machos tienden a presentar cráneos y mandíbulas más robustas. Se encontró variación significativa en la forma del cráneo entre regiones, con una tendencia a una mayor diferenciación fenotípica en los individuos de la Isla de la Juventud. No obstante, con excepción de *M. waterhousei*, el tamaño del cráneo no estuvo asociado con la longitud geográfica y la similitud en la forma del cráneo no mostró relación con la distancia que separa a las poblaciones. Esto sugiere que la variación morfológica muestra poca relación con la posición geográfica. Sin embargo, los resultados de la regresión de mínimos cuadrados parciales mostraron que existe alta correlación entre las variables ambientales y la forma del cráneo. En todas las especies el vector ambiental describe un gradiente relacionado positivamente con la precipitación anual y negativamente con la temperatura media anual. Los resultados de este estudio sugieren que las condiciones ambientales podrían ser parcialmente responsables de la variación observada en la forma del cráneo en las tres especies de murciélagos.

PALABRAS CLAVE: Divergencia fenotípica, *Eptesicus fuscus*, gradientes ambientales, *Macrotus waterhousei*, *Molossus molossus*, morfometría geométrica.

ABSTRACT: ECOGEOGRAPHICAL VARIATION IN CRANIAL SHAPE AND SIZE OF THREE INSECTIVOROUS BATS IN CUBA. The patterns of ecogeographical variation in skull morphometry of three Cuban insectivorous bat species: *Molossus molossus* (family Molossidae), *Eptesicus fuscus* (Vespertilionidae) and *Macrotus waterhousei* (Phyllostomidae) were studied. Landmarks and semi-landmarks were used to describe three views of the skull and the mandible in lateral view. Skull size and shape were compared between sexes and among regions, using landmark-based geometric morphometric methods. Geographical position and environmental variables were obtained for each locality. Univariate and multivariate analyses of variance as well as correlations and partial least squares regressions were applied to test sexual dimorphism and regional variation and the relationship between geographic longitude and environmental variables on skull shape and size. Statistically significant sexual dimorphism in cranial shape was found in the three species, the males had more robust cranium. Morphological differences in skull shape and size were found among geographical regions in the three species, the individuals of Isla de la Juventud tend to be more phenotypically differentiated compared to main Cuban island. With the exception of *M. waterhousei*, the skull size is not related to longitude, and the similarity in shape is not correlated with minimal geographic distances between populations. These suggest that observed variation do not show association with to geographic position. However, the results of the partial least squares regressions showed that there is a high correlation between the skull shape and environmental variables. In the studied bats, the environmental vector described a gradient related positively with annual precipitation and negatively with annual mean temperature. The results suggest that environmental pressures could be at least partially responsible on cranial shape variation observed.

KEYWORDS: Environmental gradients, *Eptesicus fuscus*, geometric morphometric, phenotypic divergence, *Macrotus waterhousei*, *Molossus molossus*.

INTRODUCCIÓN

Conocer las causas y consecuencias de la divergencia fenotípica entre poblaciones naturales es un objetivo fundamental de la ecología evolutiva. Cuando las poblaciones ocupan diferentes ambientes, las presiones selectivas pueden provocar la diferenciación fenotípica de caracteres que le confieren a la especie valor adaptativo (Agrawal, 2001; Kawecki y Ebert, 2004). Por otra parte, la plasticidad fenotípica adaptativa, en respuesta a condiciones ambientales particulares, puede desplazar el fenotipo de la población hacia un óptimo local sin diferenciación genética (Price *et al.*, 2003). Entre las características del ambiente que pueden generar divergencia fenotípica se encuentran el clima, los competidores, los depredadores, la fragmentación de los hábitats, la antropización, etc. (Monteiro *et al.*, 2003; Yom-Tov y Geffen, 2006; Tomassini *et al.*, 2013; Benítez *et al.*, 2014; Ingley *et al.*, 2014).

La variación morfológica y su relación con el ambiente ha sido estudiada en especies de varios órdenes de mamíferos, como roedores (Wolf *et al.*, 2009; Fornel *et al.*, 2010; Yazdi *et al.*, 2014), primates (Cardini y Elton, 2009; Cáceres *et al.*, 2014), carnívoros (Martínez *et al.*, 2013; Asahara, 2014; Hernández-Romero *et al.*, 2018), entre otros. En especies de mamíferos de amplia distribución se ha determinado que existe una relación inversa entre la masa corporal y la temperatura ambiente. Esta relación conocida como “la regla de Bergmann” describe la tendencia entre el tamaño del cuerpo y la latitud geográfica (Blackburn *et al.*, 1999). A mayores latitudes el incremento del tamaño corporal constituye una ventaja adaptativa al reducir la relación entre la superficie y el volumen del cuerpo, aumentando la eficiencia en la retención del calor. Meiri y Dayan (2003) consideraron que esta es una generalización ecológica válida para los mamíferos.

Los murciélagos constituyen la quinta parte de todas las especies conocidas de mamíferos y su capacidad de volar les ha permitido alcanzar casi todas las regiones del planeta (Adams y Pedersen, 2013). En varias especies de murciélagos se han encontrado patrones de diferenciación morfológica a través de diferentes escalas geográficas y ambientes ecológicos (Burnett, 1983; Storz *et al.*, 2001; Jarrín-V y Menéndez-Guerrero, 2011; Marchán-Rivadeneira *et al.*, 2012; Barros *et al.*, 2014; Kelly *et al.*, 2018). Entre los factores ambientales a los que se le ha atribuido esta variación se encuentran los gradientes latitudinales y altitudinales, la productividad primaria de los hábitats, la competencia interespecífica, la temperatura, la precipitación y la estacionalidad de las lluvias.

El análisis de las formas a través de técnicas de morfometría geométrica ha sido un marco de trabajo revolucionario para el estudio de la variación y covariación de las formas de las estructuras biológicas (Adams *et al.*, 2013; Cardini y Loy, 2013). Estas técnicas permiten la cuantificación y visualización de la variación morfológica, así como explorar los patrones de variación entre diferentes ambientes o procesos ontogenéticos (Zelditch *et al.*, 2004; Cooke y Terhune, 2015). La variación morfológica de los murciélagos en Cuba fue analizada por Silva (1979), quien empleó un análisis univariado de dimensiones lineales de algunas variables del cuerpo y del cráneo. Este autor

encontró variaciones significativas en algunas especies, y en otras observó que la variación espacial se comportaba de manera errática y sin patrones definidos. Sin embargo, a diferencia del tamaño, que podría describir respuestas estacionales a las condiciones de los hábitats, la forma de las estructuras biológicas es más estable dentro de las poblaciones (Zelditch *et al.*, 2004). El empleo de la morfometría geométrica, unido a métodos de estadística multivariada y datos ambientales, podría permitir evaluar patrones de variación espacial menos sesgados y explorar posibles causas de variación morfológica en los murciélagos cubanos. El objetivo de este trabajo fue analizar la variación espacial de la forma y tamaño del cráneo en tres especies de murciélagos de hábitos insectívoros de amplia distribución en el archipiélago cubano.

MATERIALES Y MÉTODOS

ESPECIES DE ESTUDIO Y MATERIAL EXAMINADO

El estudio se basó en tres especies de murciélagos comunes y de amplia distribución en el archipiélago cubano: *Molossus molossus* (Pallas, 1766) (familia Molossidae), *Eptesicus fuscus* (Beauvois, 1796) (Vespertilionidae) y *Macrotus waterhousei* Gray, 1843 (Phyllostomidae). Aunque las tres son de hábitos insectívoros, muestran diferentes estrategias en cuanto al uso del refugio y conducta trófica. El murciélago casero, *M. molossus*, se alimenta fundamentalmente de insectos del orden Homoptera y tiende a forrajear en grupos en espacios abiertos (Silva, 1979; Chase *et al.*, 1991; Dechmann *et al.*, 2010); en Cuba se refugia principalmente en construcciones y en árboles huecos (Silva, 1979). El murciélago pardo, *E. fuscus*, se refugia en construcciones y cuevas, donde ocupa las partes más ventiladas y expuestas; es de hábitos crepusculares y se alimenta principalmente de coleópteros que captura al vuelo en espacios abiertos dentro de la vegetación (Silva, 1979; Kurta y Baker, 1990). Por otra parte, el murciélago orejudo, *M. waterhousei*, se refugia preferentemente en cuevas y detecta a sus presas perchando dentro de la vegetación, las que incluyen insectos (libélulas, polillas, escarabajos, etc.) de tamaño relativamente grande (Anderson, 1969; Silva, 1979; García y Mancina, 2011).

El estudio se basó en 440 cráneos y mandíbulas de las tres especies (Tabla 1), y la distribución de las localidades analizadas cubre gran parte del rango de distribución de éstas en el archipiélago cubano (Fig. 1). Todo el material analizado se encuentra depositado en la Colección de Mamíferos del Instituto de Ecología y Sistemática. La lista de los especímenes con su número de catálogo, sexo y localidad se muestran en el Anexo I.

Tabla 1. Cantidad de especímenes por sexo y número de localidades de las tres especies de murciélagos incluidas en el presente estudio.

Table 1. Specimens examined by sex and locality of the three bat species included in this study.

Especie	Localidades	Hembras	Machos	Total
<i>Molossus molossus</i>	15	83	89	172
<i>Eptesicus fuscus</i>	26	77	44	121
<i>Macrotus waterhousei</i>	20	66	81	147

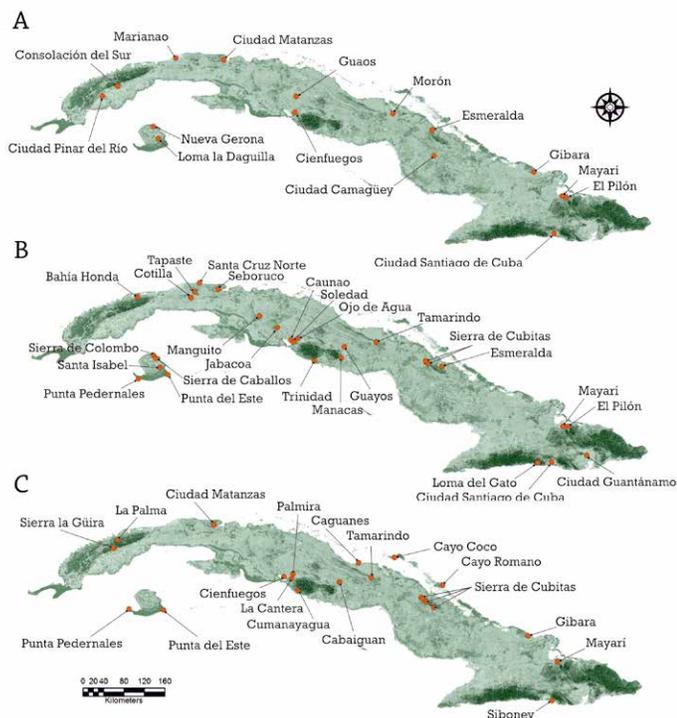


FIGURA 1. Distribución geográfica de las localidades incluidas en el estudio: A. *Molossus molossus*, B. *Eptesicus fuscus* y C. *Macrotus waterhousei*.

FIGURE 1. Geographic distribution of the localities included in this study. A. *Molossus molossus*, B. *Eptesicus fuscus* y C. *Macrotus waterhousei*.

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Digitalización de puntos morfológicos claves

Se tomaron fotografías de las vistas dorsal, ventral y lateral del cráneo y la mandíbula. Los cráneos fueron fijados con plastilina para facilitar que quedaran perpendicular al plano focal de la cámara. Las imágenes fueron tomadas con una cámara digital Nikon D100® con un lente macro de 200 mm. Ésta se fijó a un soporte para mantener una distancia focal (30 cm) constante en cada fotografía; no obstante, todas las fotografías incluyeron una escala de referencia. La digitalización y los análisis morfométricos se realizaron con los programas de la serie tps (Rohlf, 2015).

El programa tpsDig 2.12 (Rohlf, 2008) se utilizó para digitalizar los puntos anatómicos de referencia (PARs) sobre las tres vistas del cráneo y la mandíbula. Éstos fueron seleccionados para tratar de describir la mayor variación en la forma; la mayor parte de los puntos utilizados han sido probados por diferentes autores como buenos descriptores de la forma y talla del cráneo de murciélagos (Bornholdt *et al.*, 2008; Sztencel-Jablonka *et al.*, 2009; Jarrín-V. y Menéndez-Guerrero, 2011; Huang *et al.*, 2014). Debido a variaciones en la morfología del cráneo entre las especies de diferentes familias no se pudieron medir los PARs de forma homogénea en todas las especies. En el caso de la vista lateral y la mandíbula se utilizó la aplicación MakeFan6 (Sheets, 2003) para ayudar a digitalizar puntos equidistantes alineados a lo largo del borde inferior de la rama horizontal de la mandíbula y de la curvatura superior de la caja craneal; estos puntos fueron posteriormente tratados como puntos deslizantes (*semi-landmarks*).

Para describir las formas se digitalizaron 18 puntos anatómicos de referencia en la vista dorsal, 16 en la lateral, 20 en la ventral y 12 en la mandíbula (Fig. 2). Estos se describen como: VISTA DORSAL. 1. punto anterior de la premaxila, 2. punto posterior del foramen nasal, 3. vértice posterior del frontal, 4. punto posterior del cráneo sobre la cresta sagital, 5-6. punto en el margen lateral de la maxila posterior al canino, 7-8. punto en el vértice anterior de la cresta lacrimal, 9-10. punto anterior interno del arco cigomático, 11-12. punto sobre el frontal al nivel de la mayor constricción interorbital, 13-14. punto interno posterior del arco cigomático, 15-16. punto en la parte posterior del cráneo al nivel del proceso mastoideo, 17-18. punto en el margen posterior externo del cráneo al nivel de la cresta occipitotemporal. VISTA LATERAL. 1. punto anterior de la premaxila, 2. punto en la extremidad posterior de la fosa nasal, 3-8. puntos deslizantes que describen la curvatura del margen superior de la bóveda craneal, 9. punto posterior del cráneo (occipucio), 10. punta inferior del cóndilo occipital, 11. punto en el extremo inferior de la fosa articular, 12. punto en el extremo posterior del último molar, 13. punto al nivel de la maxila entre el primer y segundo premolar, 14. punto en el extremo anterior de la cresta lacrimal, 15. punto en el proceso anterior del arco cigomático, 16. punto posterior de la inserción del arco cigomático con el cráneo. VISTA VENTRAL. 1. punto anterior de la premaxila entre los incisivos, 2. punto posterior del palatino, 3. límite anterior del *foramen magnum*, 4. límite posterior del *foramen magnum*, 5-6. punto en el margen de la maxila posterior al canino, 7-8. punto anterior externo del arco cigomático, 9-10. punto en el palatino al nivel de la mayor constricción interorbital, 11-12. punto basal de la rama hamular del pterigoides, 13-14. punto de curvatura máxima en el margen anterior del proceso cigomático, 15-16. punto en el margen exterior del cráneo al nivel de la buba auditiva, 17-18. punta del proceso mastoideo, 19-20. límites laterales del *foramen magnum*. MANDÍBULA. 1. punto anterior de la mandíbula, 2. punto posterior al último molar, 3. punta del proceso coronoides, 4. punta del proceso condilar, 5. punto en el vértice interno de la curvatura sigmoidea, 6. punta del

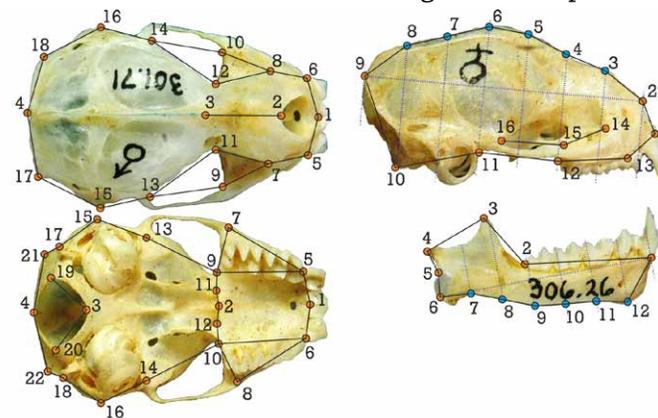


FIGURA 2. Puntos claves definidos para la vista lateral, dorsal y ventral del cráneo y lateral de la mandíbula; los puntos rojos representan puntos anatómicos de referencia (PARs) y los azules puntos deslizantes. Para la descripción de los puntos ver texto. FIGURE 2. Cranial landmarks (red points) and semi-landmarks (blue points) defined on the skull in the lateral, dorsal, and ventral views and mandible in lateral view. See text for description of landmarks.

proceso angular, 7-12. puntos deslizantes que describen la curvatura inferior de la rama horizontal.

Análisis de la forma

Mediante el programa tpsRelw 1.45 (Rohlf, 2007) se realizó un Análisis Generalizado de Procrustes a las diferentes vistas del cráneo. Este análisis permite separar los componentes relacionados con la talla y la forma de las estructuras (Zelditch *et al.*, 2004), y consiste en la superposición, rotación y escalamiento de todas las conformaciones a un tamaño único. Para esto se siguió el criterio de los mínimos cuadrados, o sea que el ajuste entre los puntos claves homólogos de cada uno de los individuos sea la suma mínima de las distancias al cuadrado entre cada punto clave (Bookstein, 1991; Zelditch *et al.*, 2004). En el programa tpsUtility (Rohlf, 2008) se crearon ficheros que indicaban los PARs que deberían ser tratados como puntos deslizantes durante el análisis Procrustes. Como una medida del tamaño se utilizó el tamaño del centroide, el cual se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de todo los PARs respecto al centroide de la estructura (Zelditch *et al.*, 2004).

Con el programa tpsRelw 1.45 (Rohlf, 2007) se obtuvieron las matrices de las variables de forma (matriz de carga), las cuales incluyen los componentes uniformes (cambios que afectan la forma de la estructura completa) y no uniforme (cambios más localizados). Estas matrices fueron analizadas mediante un análisis de componentes principales (análisis de deformación relativa o *relative warp analysis*) lo cual permite reducir el número de las variables originales y a la vez resumir las tendencias en la variación de la forma (Zelditch *et al.*, 2004). Debido al limitado tamaño de muestra se utilizaron como variables dependientes los primeros 10 componentes principales (RW o *relative warps*) de la matriz de forma, no obstante, en todos los casos RWs acumularon más del 85 % de la varianza en cada uno de los grupos.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Para evaluar el dimorfismo sexual en la forma se realizaron pruebas de Hotelling (T^2), y se utilizaron como variables dependientes las matrices de forma (matriz de carga) para cada una de las tres vistas del cráneo y la mandíbula. Se realizó un análisis discriminante y una prueba de verificación cruzada para determinar el porcentaje de clasificación correcta en la forma del cráneo entre sexos. Para graficar las variaciones en forma se realizó una regresión multivariada entre la variable canónica resultante del análisis discriminante y las variables de forma en el programa tpsRegr 1.34 (Rohlf, 2007). Se realizaron pruebas para probar la existencia de normalidad multivariada, implementada en el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001), y en todos los casos se obtuvieron valores de $p > 0,05$. La diferencia en la talla del cráneo fue evaluada mediante una prueba de t de Student con el logaritmo del tamaño del centroide como variable dependiente. Se cuantificó la alometría del tamaño del cráneo sobre la forma mediante una regresión multivariada usando el programa tpsRegr (Rohlf, 2007). La matriz de las variables de forma fue usada como variable dependiente y el logaritmo del tamaño del centroide como variable independiente.

Debido al dimorfismo sexual en la forma del cráneo encontrado en las tres especies, todos los análisis entre regiones se realizaron para cada sexo por separado. Por otra parte, dado que las diferentes vistas del cráneo mostraron resultados similares y para no mostrar resultados redundantes se seleccionó la vista ventral del cráneo para evaluar la variación en la forma y talla del cráneo. Esta vista describe apropiadamente la configuración general del cráneo y permite una visualización precisa de la variación entre la región rostral y el neurocráneo; además, presentó un porcentaje alto de discriminación correcta de la forma del cráneo entre sexos.

La variación regional en la forma del cráneo se evaluó mediante un análisis multivariante de la varianza (MANOVA). Para esto se combinaron individuos de localidades cercanas, teniendo en consideración la distancia geográfica y la geomorfología del archipiélago cubano (Fig. 3). En estos análisis se incluyeron solo las regiones que presentaban una muestra mayor de 12 individuos en alguno de los sexos. Para detectar diferencias significativas entre las regiones se realizaron comparaciones pareadas de Hotelling (T^2). Se empleó un análisis discriminante para visualizar gráficamente los resultados del MANOVA en las dos primeras variables canónicas. Para evaluar la variación en el tamaño del cráneo se realizaron análisis de varianzas (ANOVA) con el logaritmo del tamaño del centroide como variable dependiente. Cuando las diferencias fueron significativas ($\alpha < 0,05$) se empleó una prueba de comparación múltiple de Tukey para detectar diferencias significativas entre regiones.

Para el estudio de la relación de la forma con la distribución espacial y las condiciones ambientales locales, se calculó en el programa tpsSmall (Rohlf, 2003) la configuración consenso para cada especie y sexo por localidad; el fichero de las configuraciones consensos por localidades fue empleado para extraer la matriz de variables de forma. De esta forma se evita la pseudo-replicación y se reducen los sesgos producto de diferencias en el tamaño de muestra entre localidades (Cáceres *et al.*, 2014). Para explorar la relación entre la cercanía geográfica y la similitud en la forma del cráneo se utilizó una prueba de Mantel entre la matriz de distancia Procrustes y la de distancia geográfica (distancia mínima entre las localidades). La matriz de distancia Procrustes fue calculada con el programa tpsSmall (Rohlf, 2003) y la prueba de Mantel se realizó con

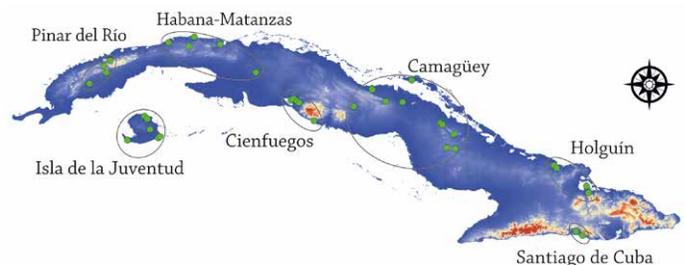


FIGURA 3. Agrupamiento (elipses) de las localidades utilizadas para los análisis de la variación espacial en la forma y tamaño del cráneo en las tres especies de murciélagos.

FIGURE 3. Clustering (ellipses) of the localities used for the regional analyses of the shape and size variation of the cranium of three bat species.

50 000 permutaciones mediante el programa MANTEL para Windows 1.19 (Cavalcanti, 2008). Para explorar el efecto de la posición geográfica sobre el cráneo se realizó una correlación de Spearman entre la longitud geográfica y el logaritmo del tamaño del centroide, y una regresión multivariada entre las variables de forma y la longitud geográfica usando el programa tpsRegr (Rohlf, 2007).

Además del efecto de la localización geográfica, se evaluaron condiciones ambientales que pudieran estar relacionadas con la forma del cráneo en las tres especies de murciélagos. Para esto se utilizaron mapas rasters, a una resolución espacial de 5 km, que describen seis variables climáticas y dos geográficas; se seleccionaron variables que *a priori* pudieran influir sobre las condiciones climáticas de las localidades y los hábitats presentes. Las variables climáticas utilizadas fueron: temperatura media anual (Bio 1), temperatura media del trimestre más húmedo (Bio 8), temperatura media del trimestre más seco (Bio 9), precipitación media anual (Bio 12), precipitación del trimestre más cálido (Bio 18) y la precipitación del trimestre más frío (Bio 19), todas obtenidas de la base *WorldClim* (Hijmans *et al.*, 2005); además, se usó un mapa de distancia a la costa y de altitud. Los valores de estas variables fueron extraídos para cada localidad utilizando la herramienta “multivalores a punto” del programa ArcGIS 10.2 (ESRI, Redlands, CA) (Anexo 2). Mediante el programa tpsPLS (Rohlf, 2006) se aplicó un análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS, *Partial Least Squares*) para explorar la presencia de covariación entre la matriz de forma y la matriz de datos ambientales, además de identificar aquellas variables que más influyen sobre la varianza de la forma del cráneo. Esta técnica reduce la dimensionalidad de los datos originales y genera parejas de vectores que representan combinaciones lineales que maximizan la covariación entre los dos sets de datos (Rohlf y Corti, 2000). Para evaluar la asociación entre la forma del cráneo y el ambiente usamos el coeficiente de correlación de Spearman y el porcentaje de la covarianza explicada por el primer par de vectores.

RESULTADOS

DIMORFISMO SEXUAL EN LA FORMA Y LA TALLA DEL CRÁNEO

Molossus molossus. Presenta dimorfismo sexual en la forma y el tamaño del cráneo. Las cuatro vistas del cráneo separan significativamente los individuos de ambos sexos, aunque las vistas ventral y lateral permiten mayores porcentajes de clasificación correcta (Fig. 4a). Los machos presentan la región del rostro más ancha y corta; la vista ventral sugiere que los machos presentan mayor amplitud en el área ventral de la fila de dientes maxilares. La rama horizontal de la mandíbula de las hembras es más estrecha. Las diferencias en el tamaño del cráneo, inferido por el logaritmo del tamaño del centroide del cráneo en vista ventral, indican que los machos presentan el cráneo significativamente más grande que las hembras ($t = -12,08$, g.l. = 195, $p < 0,001$). La relación alométrica entre el \log_{10} del tamaño del centroide y la forma del cráneo en vista ventral fue significativa (Wilk's $\lambda = 0,467$, $F = 4,45$, g.l. = 40, 156, $p < 0,0001$), no obstante, la variación en la talla del cráneo sólo explicó 2,45% de la variación en la forma.

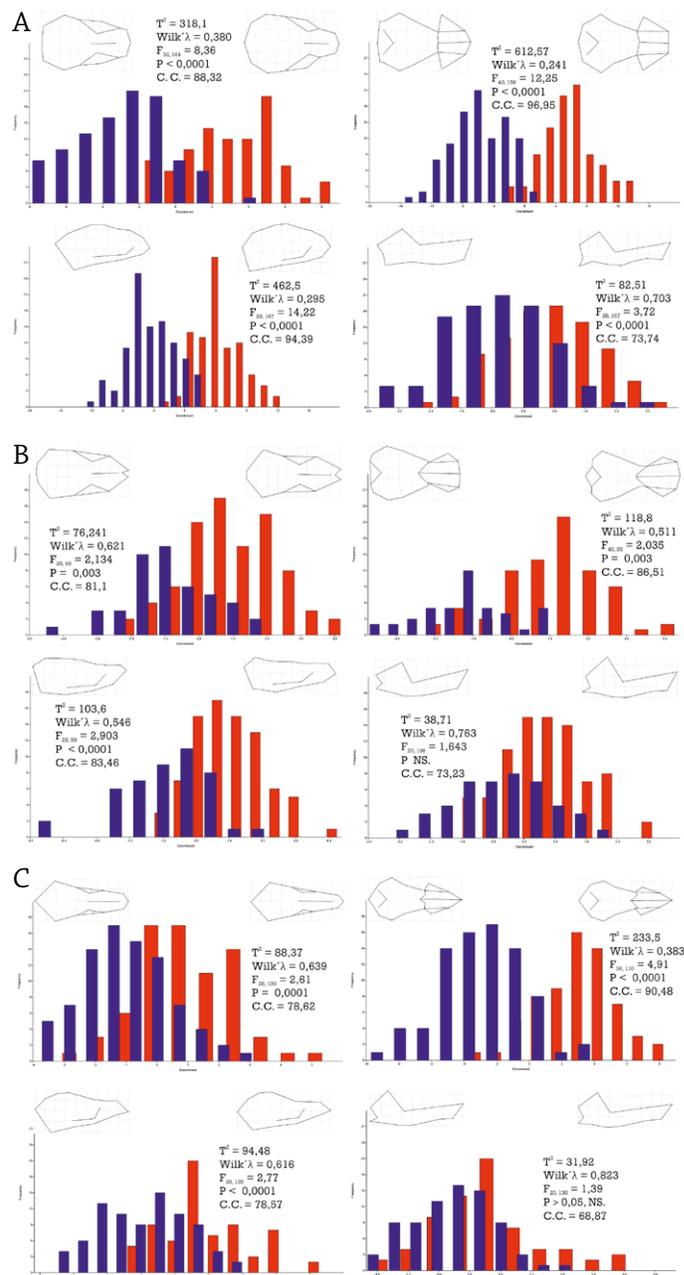


FIGURA 4. Histograma de frecuencia de los valores de la función discriminante sobre la matriz de las variables de forma entre hembras (barras rojas) y machos (azules) para: A. *Molossus molossus*, B. *Eptesicus fuscus*, C. *Macrotus waterhousei*. La deformación en las rejillas está aumentada por un factor de tres para facilitar la visualización de los cambios de forma. C.C.: % de clasificación correcta

FIGURE 4. Histogram of scores generated by the Linear Discriminant Analysis using cranium shape variables between females (red bars) and males (blue) for: A. *Molossus molossus*, B. *Eptesicus fuscus*, C. *Macrotus waterhousei*. The deformation grids show the shape changes at the extremes of both axes; the effects on the grids were amplified by a factor of three to help visualize the shape changes. C.C.: % of correct classifications.

Eptesicus fuscus. Presenta dimorfismo sexual en la forma del cráneo. Las mayores diferencias entre los sexos estuvieron en el cráneo, pues la mandíbula no mostró diferencias significativas ($T^2 = 38,71$, $p > 0,05$; Fig. 4b). La vista ventral y lateral permitieron los mayores porcentajes de clasificación correcta. Los machos de *E. fuscus* presentan cráneos

más elevados en vista lateral y un rostro relativamente más corto y ancho que las hembras. Las hembras tienden a presentar un paladar más alargado y el área dorsal de los dientes del maxilar más reducida. A pesar que las hembras tendieron en promedio a presentar mayores valores del tamaño del centroide, las diferencias no son significativas ($t = 1,74$, g.l. = 124, $p > 0,05$). La relación entre el Log_{10} del tamaño del centroide y la forma del cráneo en *E. fuscus* es significativa (Wilk' $\lambda = 0,356$, $F = 3,84$, g.l. = 40, 85, $p < 0,0001$), la variación de la talla del cráneo explica 4,64% de la variación en la forma.

Macrotus waterhousei. Presenta dimorfismo sexual en la forma del cráneo, aunque la forma de la mandíbula no difiere entre los sexos ($T^2 = 38,71$, $p > 0,05$; Fig. 4c). La vista ventral del cráneo permitió el mayor porcentaje de clasificación correcta. Similar a las especies insectívoras anteriores, los machos de *M. waterhousei* presentan cráneos más robustos que las hembras. Esta especie no presenta dimorfismo sexual en la talla del cráneo ($t = -0,01$, g.l. = 145, $p > 0,05$). La relación entre el Log_{10} del tamaño del centroide y la forma del cráneo en *M. waterhousei* es significativa (Wilk' $\lambda = 0,410$, $F = 4,39$, g.l. = 36, 110, $p < 0,001$) y la variación de la talla del cráneo explica 3,81% de la variación en la forma.

VARIACIÓN ESPACIAL EN EL TAMAÑO Y LA FORMA DEL CRÁNEO

Molossus molossus. Se observaron diferencias significativas regionales en la forma del cráneo en vista ventral en ambos sexos (hembras: Wilks' Lambda = 0,413, $F = 1,72$, g.l. = 40, 263, $p = 0,006$; machos: Wilks' Lambda = 0,381, $F = 2,07$, g.l. = 40, 268, $p < 0,001$). En las hembras se encontraron diferencias significativas entre los individuos de Isla de la Juventud y Camagüey ($p = 0,01$), de manera similar los machos de Isla de la Juventud fueron los más diferenciados y difirieron significativamente de los de Santiago de Cuba ($p = 0,01$) y Pinar del Río ($p = 0,01$) (Fig. 5a). Además de la forma, el tamaño del cráneo muestra diferencias significativas entre regiones en hembras ($F = 16,0$; g.l. = 4,74; $p < 0,0001$) y en machos ($F = 14,0$, g.l. = 4,84, $p < 0,001$) (Fig. 5a), los individuos de Isla de la Juventud fueron los más pequeños de la muestra, aunque las dos poblaciones más occidentales no mostraron diferencias significativas.

Eptesicus fuscus. Debido al insuficiente tamaño de muestra solo fue posible analizar la variación regional en las hembras. Se encontraron diferencias significativas regionales (Wilks' Lambda = 0,359, $F = 2,62$, g.l. = 30, 188, $p < 0,001$); no obstante, solo entre los individuos de Isla de la Juventud y Habana-Matanzas se detectaron diferencias significativas ($p = 0,01$; Fig. 5b). La talla del cráneo también difiere entre regiones ($F = 33,0$; g.l. = 3,73; $p < 0,0001$); los de la isla de la Juventud son significativamente menores que el resto (Fig. 5b).

Macrotus waterhousei. Ambos sexos muestran variación significativa entre regiones en la forma ventral del cráneo (hembras: Wilks' Lambda = 0,237, $F = 6,02$, g.l. = 14, 80, $p < 0,0001$; machos: Wilks' Lambda = 0,298, $F = 3,35$, g.l. = 28, 235, $p < 0,0001$; Fig. 5c). Las hembras de Pinar del Río difieren de las de Camagüey ($p < 0,0001$) y de las de

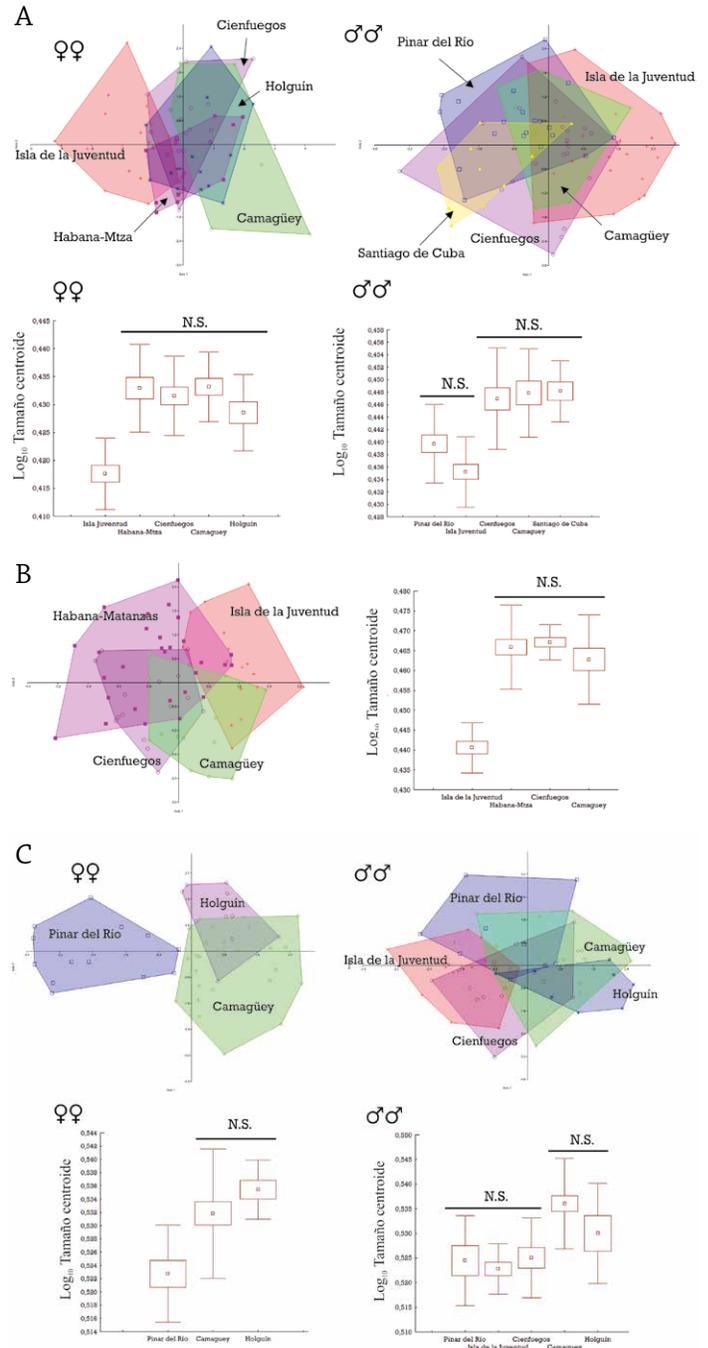


FIGURA 5. Variación entre regiones del archipiélago cubano en la forma y el tamaño del cráneo (vista ventral) para ambos sexos para: A. *Molossus molossus*. B. *Eptesicus fuscus* (solo las hembras), C. *Macrotus waterhousei*. Arriba: ordenación de la variación regional en la forma del cráneo en el espacio de los dos primeros ejes canónicos, cada región se visualiza con polígonos de diferentes colores. Abajo: Variación del Log_{10} del tamaño del centroide entre regiones. La caja representa el error estándar de la media y las líneas verticales la desviación estándar. NS: regiones entre las que el tamaño del centroide no difiere significativamente.

FIGURE 5. Variation among regions of Cuba of shape and size of skull (in ventral view) of both sexes for: A. *Molossus molossus*, B. *Eptesicus fuscus* (only females) and C. *Macrotus waterhousei*. Above: Ordination of regional variation in the morphospace of the first two canonical axes, every region is labelled and represented with polygons to different colours. Down: Variation of the log-transformed centroid size among regions; box margins are the standard error and vertical bar represent the standard deviation. NS: Regions where centroid size did not differ significantly.

Holguín ($p = 0,004$). En el caso de los machos solo se observaron diferencias significativas entre los individuos de la Isla de la Juventud y Camagüey ($p < 0,0001$). La talla del cráneo de las hembras ($F = 9,11$; g.l. = 2,46; $p < 0,001$) y los machos ($F = 15$; g.l. = 4,71; $p < 0,001$) difiere entre las regiones, los individuos más orientales son mayores en ambos sexos (Fig. 5c).

EFFECTO DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA SOBRE EL TAMAÑO Y LA FORMA DEL CRÁNEO

Entre las tres especies, sólo en *Macrotus waterhousei* existió relación significativa entre el logaritmo del tamaño del centroide y la longitud geográfica (aunque en las hembras la significación fue $p = 0,07$), existiendo la tendencia a un aumento de tamaño de occidente a oriente (Fig. 6). En las hembras de *E. fuscus* el valor de la correlación no fue significativa ($r = 0,6$, $p > 0,05$). En las tres especies existió relación significativa entre la longitud geográfica y la forma del cráneo; no obstante, esta variable explica en todos los casos menos del 5% de la variación en la forma del cráneo (Tabla 2). Los resultados de las pruebas de Mantel sugieren que en todas las especies la forma del cráneo entre localidades es independiente de la distancia geográfica que las separa (*M. molossus*, hembras: $r = -0,11$, $p = 0,78$; machos: $r = -0,46$, $p = 0,99$; *E. fuscus*, hembras: $r = 0,04$, $p = 0,407$; *M. waterhousei*: hembras: $r = -0,03$, $p = 0,5$, machos: $r = 0,07$, $p = 0,24$).

RELACIÓN DEL AMBIENTE CON EL TAMAÑO Y LA FORMA DEL CRÁNEO

En las tres especies no se observó variación significativa entre el tamaño del cráneo y las variables ambientales (Tabla 3). Por otra parte, las variables ambientales y la matriz de las variables de forma de los consensos por localidad de cada especie/sexo produjeron ocho pares de vectores, los dos primeros pares de vectores explicaron más del 80% de la covariación entre los dos grupos de variables (forma vs ambiente). La correlación entre el primer vector

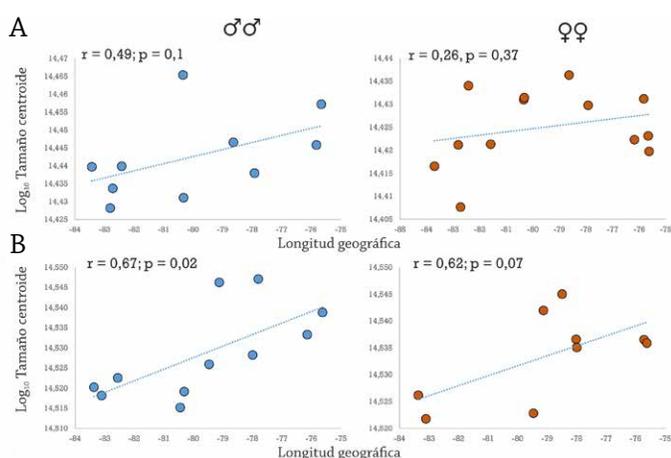


FIGURA 6. Correlación entre el tamaño del cráneo (vista ventral), inferida por el logaritmo del tamaño del centroide, y la longitud geográfica. Los puntos representan el valor promedio de los individuos de cada localidad; A. *Molossus molossus*, y B. *Macrotus waterhousei*.
FIGURE 6. Correlation between log-transformed centroid size of the skull (ventral view) and the geographical longitude. The points represent the mean values of individuals by locality. A. *Molossus molossus*, y B. *Macrotus waterhousei*.

climático y la longitud geográfica fue significativa para las hembras de *Molossus molossus* ($r_{\text{Spearman}} = -0,85$, $p < 0,01$) y hembras de *Eptesicus fuscus* ($r_{\text{Spearman}} = 0,73$, $p = 0,04$), para el resto de las especies la relación no fue significativa.

TABLE 2. Results of the multivariate regression between geographical longitude and the shape matrix of skull (in ventral view) of three bat species (both sexes combined)

Especie	Wilk'λ	p	% variación
<i>Molossus molossus</i>	0,621	< 0,0001	2,25
<i>Eptesicus fuscus</i>	0,479	< 0,0001	2,41
<i>Macrotus waterhousei</i>	0,305	< 0,0001	4,58

climático y la longitud geográfica fue significativa para las hembras de *Molossus molossus* ($r_{\text{Spearman}} = -0,85$, $p < 0,01$) y hembras de *Eptesicus fuscus* ($r_{\text{Spearman}} = 0,73$, $p = 0,04$), para el resto de las especies la relación no fue significativa.

Molossus molossus. En los machos los dos primeros PLS describen 83,3% de la covariación (PLS1 = 60,6% y PLS2 = 22,7%). La correlación entre el primer vector de forma y el primer vector de las variables ambientales fue significativa (Fig. 7). El vector climático está asociado positivamente con la cantidad de precipitación durante el trimestre más cálido (Bio 18) y negativamente con la temperatura promedio durante el trimestre más seco (Bio 9), por lo que describe un gradiente de mayor humedad a hábitats más secos y de mayor temperatura media anual. En las hembras los dos primeros PLS describen 83,3% de la covariación (PLS1 = 57,6% y PLS2 = 25,7%), los dos primeros vectores están altamente correlacionados (Fig. 7). El vector climático está asociado positivamente con la precipitación media anual (Bio 12) y negativamente con la altura sobre el nivel del mar.

En *Eptesicus fuscus* sólo se pudo evaluar las hembras porque no se contaron con suficientes individuos por localidad en los machos. Los dos primeros PLS describen 88,0% de la covariación (PLS1 = 76,0% y PLS2 = 12,0%) y la correlación entre el primer vector de forma y el primer vector de las variables ambientales fue significativa (Fig. 8). El vector climático está asociado positivamente relacionado con la distancia a la costa y la media de precipitación durante el trimestre más húmedo (Bio 18) y negativamente con la precipitación y temperatura durante el trimestre más seco y frío (Bio 9 y Bio 19).

Macrotus waterhousei. En los machos los dos primeros PLS

TABLE 3. Resultados de la regresión multivariada entre el logaritmo del tamaño del centroide y las variables ambientales para tres especies de murciélagos insectívoros en Cuba.

TABLE 3. Results of the multivariate regression between log-transformed centroid size and the environmental variables for three insectivorous bats in Cuba.

Especie	Wilk'λ	F	g.l.	p
<i>Molossus molossus</i> (machos)	0,48	1,32	4,5	0,37
<i>Molossus molossus</i> (hembras)	0,92	0,17	4,8	0,95
<i>Eptesicus fuscus</i> (hembras)	0,18	3,25	4,3	0,18
<i>Macrotus waterhousei</i> (machos)	0,52	1,37	4,6	0,34
<i>Macrotus waterhousei</i> (hembras)	0,51	1,19	4,5	0,41

describen 80,9% de la covariación (PLS1 = 61,3% y PLS2 = 19,6%). La correlación entre el primer vector de forma y el primer vector de las variables ambientales fue altamente significativa (Fig. 9). El vector climático está asociado positivamente con la cantidad de precipitación durante el trimestre más cálido (Bio 18) y negativamente con la temperatura promedio durante el trimestre más seco (Bio 9).

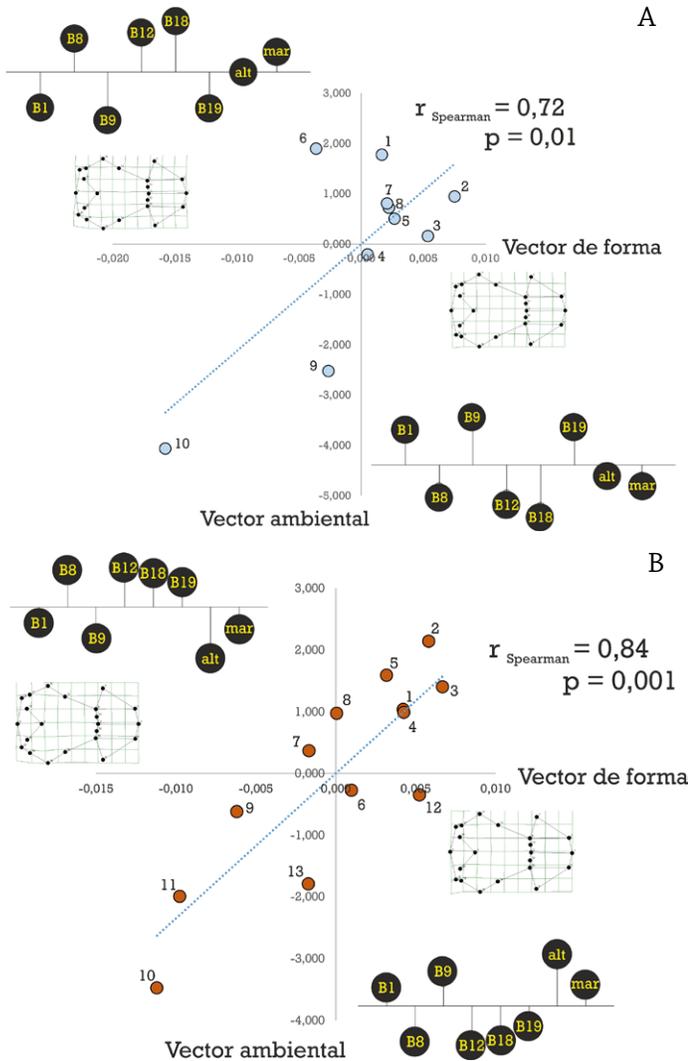


FIGURA 7. Correlación entre las variables de forma (eje x) y las ambientales (eje y) en *Molossus molossus* estimada por el primer par de vectores del análisis de mínimos cuadrados parciales. Los puntos representan el valor promedio de los individuos de cada localidad. A. machos: 1. Corralito, 2. Nueva Gerona, 3. Daguilla, 4. Marianao, 5. Central Pepito Tey, 6. Guaos, 7. Morón, 8. Camagüey, 9. Santiago de Cuba, 10. Central Guatemala. B. Hembras: 1. Pinar del Río, 2. Nueva Gerona, 3. Daguilla, 4. Marianao, 5. Matanzas, 6. Central Pepito Tey, 7. Guaos, 8. Morón, 9. Camagüey, 10. Cupeicillo, 11. Santiago de Cuba, 12. Central Guatemala, 13. Cantera de Pilón. Los círculos negros representan la contribución relativa de cada una de las variables ambientales; aquellos que están para arriba representan variables con valores de correlación positiva.

FIGURE 7. Correlation between the shape (axis x) and environment (axis y) variables in *Molossus molossus* estimated by the first pair of vector from partial least squares analysis; this analysis was run on population-averaged data. A. males and B. females. The black circles with environmental variables represent the relative contribution to the shape variation; circles upward represent variables with positive values of correlation.

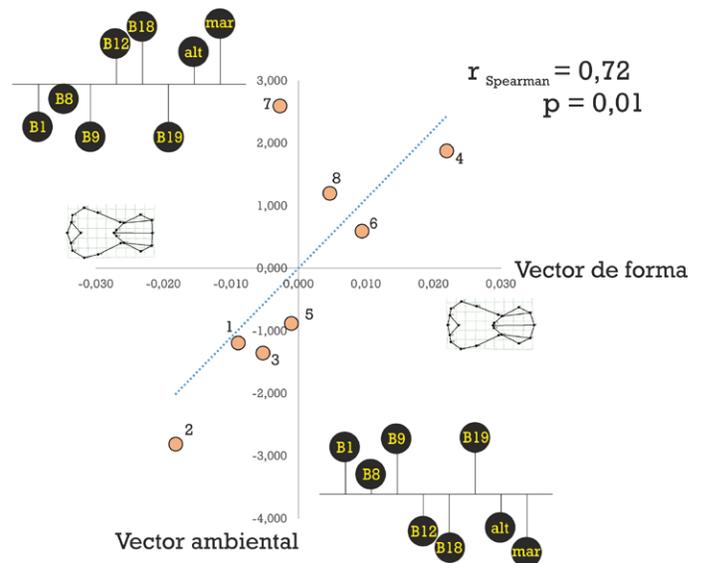


FIGURA 8. Correlación entre las variables de forma (eje x) y las ambientales (eje y) en *Eptesicus fuscus* (solo las hembras) estimada por el primer par de vectores del análisis de mínimos cuadrados parciales. Los puntos representan el valor promedio de los individuos de cada localidad. Localidades. 1. Cueva de los Lagos, Isla de la Juventud, 2. Cueva de Isla, Isla de la Juventud, 3. Cueva de las Muelas, 4. Cueva del Hoyo del Cernícalo, 5. Caonao, 6. Central Pepito Tey, 7. Cueva de los Murciélagos, 8. Grutas de la Loma de Tamarindo. Los círculos negros representan la contribución relativa de cada una de las variables ambientales; aquellos que están para arriba representan variables con valores de correlación positiva.

FIGURE 8. Correlation between the shape (axis x) and environment (axis y) variables in *Eptesicus fuscus* (only females) estimated by the first pair of vector from partial least squares analysis; this analysis was run on population-averaged data. The black circles with environmental variables represent the relative contribution to the shape variation; circles upward represent variables with positive values of correlation.

En hembras los dos primeros PLS describen 76,5% de la covariación (PLS1 = 48,4% y PLS2 = 28,1%) y los dos primeros vectores estuvieron altamente correlacionados (Fig. 9). El vector climático describe un gradiente de precipitación, está asociado positivamente la precipitación media anual (Bio 12) y negativamente asociado con la temperatura del trimestre más seco (Bio 9).

DISCUSIÓN

DIMORFISMO SEXUAL

El dimorfismo sexual en tamaño observado corrobora los estimados realizado por Silva (1979) basados en la longitud occipito-premaxilar del cráneo. Entre las tres especies se observan diferentes tendencias en el dimorfismo sexual en tamaño. En *Molossus molossus* los machos fueron significativamente más grandes que las hembras, en *Macrotus waterhousei* no se observaron diferencias y en *Eptesicus fuscus*, aunque no significativas, las hembras tendieron a ser mayor que los machos. Estas variaciones en el dimorfismo deben estar relacionadas con diferentes estrategias asociadas a la partición de recursos entre sexos y/o la competición entre machos por pareja (selección sexual) (Ralls, 1976). El dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia los machos es la estrategia más frecuente en los mamíferos, y se sugiere que los machos más grandes parecen ganar beneficios reproductivos con su talla (Issac, 2005).

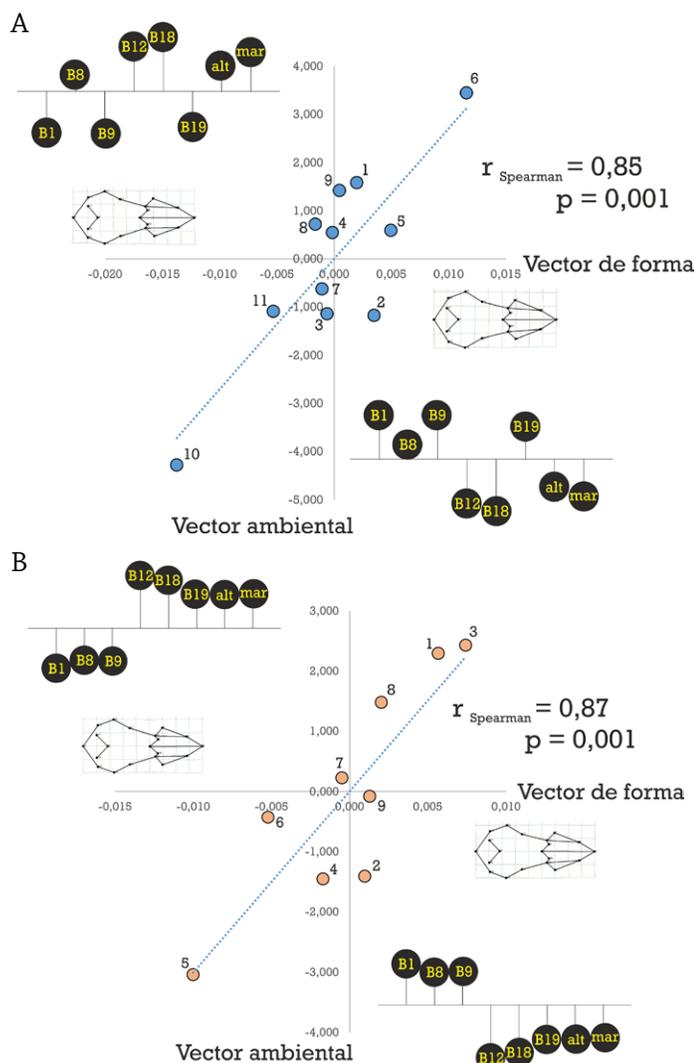


FIGURA 9. Correlación entre las variables de forma (eje x) y las AMBIENTALES (eje y) en *Macrotus waterhousei* estimada por el primer par de vectores del análisis de mínimos cuadrados parciales. Los puntos representan el valor promedio de los individuos de cada localidad. A. machos: 1. Cueva del Abono, 2. Cueva de Punta Pedernales, Isla de la Juventud, 3. Cueva de Isla, Isla de la Juventud, 4. Cienfuegos (ciudad), 5. Cueva de la Cantera, 6. Cueva de los Murciélagos, 7. Cueva de los Chivos, 8. Cueva de los López, 9. Cueva del Jagüey, 10. Cueva de los Panaderos, Gibara, 11. Cueva del Viento; B, hembras: 1. Cueva del Abono, 2. Cueva de Punta Pedernales, Isla de la Juventud, 3. Cueva de los Murciélagos, 4. Cueva de los Chivos, 5. Cayos Sabana-Camagüey, 6. Cueva de Cedro Gordo, 7. Cueva de los López, 8. Cueva de la Cisterna, 9. Cueva Ivo Sanamé. Los círculos negros representan la contribución relativa de cada una de las variables ambientales; aquellos que están para arriba representan variables con valores de correlación positiva.

FIGURE 9. Correlation between the shape (axis x) and environment (axis y) variables in *Macrotus waterhousei* estimated by the first pair of vector from partial least squares analysis; this analysis was run on population-averaged data. A. Males and B. Females. The black circles with environmental variables represent the relative contribution to the shape variation; circles upward represent variables with positive values of correlation.

La mayoría de los mamíferos presentan sistemas reproductivos predominantemente poliginos, con machos que compiten por acceder a una mayor cantidad de hembras reproductivas

(Clutton-Brock, 1989; Issac, 2005). Esto podría favorecer adaptaciones fenotípicas que mejoren la habilidad de los machos para prevalecer en el contexto macho-macho, como es el aumento de tamaño (Schulte-Hostedde *et al.*, 2001). Aunque en Cuba no se han realizado estudios relacionados con la conducta sexual de la mayoría de las especies de murciélagos, Silva (1979) encontró en muestras aleatorias de *M. molossus* una razón sexual (% de hembras) sesgada hacia las hembras, lo que podría sugerir un sistema poligino en esta especie.

Por otra parte, las hembras suelen ser menos dependientes del incremento en el tamaño del cuerpo, por lo cual se espera que las hembras adopten estrategias de crecimiento más conservativas que los machos que le permitan invertir recursos en la reproducción (Issac, 2005). No obstante, similar a otros miembros de la familia Vespertilionidae, las hembras de *E. fuscus* tendieron a ser mayores que los machos. Esto se ha relacionado con diferentes requerimientos metabólicos entre sexos, sobre todo en especies que hibernan como son los vespertilionidos. Probablemente, el aumento en talla de las hembras es una respuesta adaptativa a las demandas metabólicas que buscan mantener la homeostasis térmica durante la gestación, dado que la hipotermia puede conllevar a la interrupción del desarrollo del embrión (Ralls, 1976; Sztencel-Jablonka *et al.*, 2009).

Comparado al efecto del tamaño, el dimorfismo sexual en cuanto a la forma ha sido escasamente explorado en murciélagos. Algunos autores han encontrado en especies de la familia Vespertilionidae que el dimorfismo sexual está relacionado con el tamaño y no con la forma del cráneo (Bogdanowicz y Owen, 1996; Bornholdt *et al.*, 2008). Sin embargo, el presente estudio detectó un notable dimorfismo sexual en la forma del cráneo en las tres especies analizadas. Variaciones en la forma del cráneo fueron observadas por Hood (2000) para tres especies de zorros voladores (megaquirópteros), aunque las diferencias intersexuales no fueron tan evidentes como las obtenidas en las especies cubanas (microquirópteros).

En las tres especies se observan tendencias similares en cuanto a la forma del cráneo. Los machos tienden a tener cráneos y mandíbulas más robustas que las hembras. En los murciélagos poco se conoce acerca de las implicaciones en la variación en forma del cráneo entre sexos. Sin embargo, el dimorfismo sexual en la forma del cráneo y la mandíbula pudiera representar una vía para reducir la competencia intersexual, debido a que permitiría a hembras y machos explotar diferentes recursos tróficos (Shine, 1989; Mata *et al.*, 2016). En los murciélagos de Cuba poco se conoce acerca de la segregación trófica entre sexos. No obstante, el consumo diferencial de órdenes de insectos que difieren en dureza podría reflejar la variación en la forma del cráneo en especies insectívoras (Freeman, 1979; Jacobs, 1996; Barlow *et al.*, 1997).

VARIACIÓN ECOGEOGRÁFICA

En la mayoría de las especies se encontró variación significativa en la forma y el tamaño del cráneo en ambos sexos, no obstante, los patrones de variación regional no fueron uniformes. Las hembras de *M. molossus* y *M. waterhousei* muestran una tendencia al incremento en talla en los individuos de las regiones más orientales; sin embargo, cuando se correlacionó la media del tamaño del centroide por localidades con la

longitud geográfica, solo se observó relación significativa, y por lo tanto una variación clinal oeste-este, en *M. waterhousei*. Esta variación geográfica en talla en *M. waterhousei* ha sido descrita por otros autores (Anderson y Nelson, 1965; Silva, 1979). Gundlach (1872) notó que los individuos del oeste eran más pequeños y sugirió que podrían representar una variedad o especie diferente de *waterhousei*; por su parte Anderson y Nelson (1965) sugirieron que la mayor talla de los especímenes orientales podrían ser producto de la inter-gradación con subespecies de mayor talla de otras islas del Caribe.

Molossus molossus presentó una variación en tamaño similar a la observada por Silva (1979), quien destacó la mayor similitud entre los individuos de Isla de la Juventud y Pinar del Río que las de éstos con el resto de individuos de otras regiones de la isla. El análisis de la forma del cráneo identifica la notable diferenciación de la población de la isla respecto al de algunas de las regiones de la isla principal; no obstante, al menos en los machos la forma del cráneo de los individuos de Pinar del Río no difirió de los del resto de las regiones de Cuba.

En las tres especies de murciélagos insectívoros cubanos existió la tendencia (en algunos casos significativa) a la mayor diferenciación en las poblaciones de Isla de la Juventud. En algunas de estas especies este patrón de variación podría estar determinado por la rápida evolución morfológica en pequeñas islas, relacionado con el aislamiento geográfico y un posible efecto de cuello de botella (Millien, 2006). A pesar de que la distancia geográfica que separa a las poblaciones de Isla de la Juventud con la isla principal de Cuba es en algunos casos menor que la distancia dentro de Cuba, los 50 km de mar que separan ambas islas podrían ser una barrera geográfica que limite el flujo genético. Aunque los murciélagos son vertebrados voladores de una capacidad de dispersión relativamente alta, no existen evidencia de movimientos de individuos entre ambas islas (Silva, 1979). Como evidencia del posible aislamiento de los murciélagos de la Isla de la Juventud, la población de *E. fuscus* fue elevada a la categoría de subespecie, *E. f. petersoni*; según Silva (1974) esta subespecie es una de las de menor talla de *E. fuscus* de las Antillas.

Además de la dieta, otros factores ecológicos, como las estrategias de forrajeo y los hábitos de refugio, podrían estar relacionados con las diferencias observadas en los patrones interespecíficos de variación entre regiones. Posiblemente especies de ámbitos hogareño más reducidos podrían estar más afectados por las diferencias regionales en la calidad del hábitat o en la disponibilidad de alimentos. Adicionalmente, aquellas que utilizan los árboles y/o construcciones podrían ser más afectados por el clima que aquellas poblaciones que utilizan las cuevas (Silva, 1979).

Aunque no hay datos sobre el ámbito hogareño de *M. molossus* en Cuba, este debe utilizar áreas de forrajeo reducidas ya que el tiempo de duración entre la salida y entrada de los refugios es muy corto (Silva, 1979). Por otra parte, entre las especies insectívoras estudiadas, *M. molossus* presenta los mayores valores de los índices de aspecto y carga alar (Mancina *et al.*, 2004), que están relacionado con la velocidad de vuelo y la capacidad de dispersión de los murciélagos (Norberg y Rayner, 1987). Taylor *et al.* (2012) encontraron, en ocho especies de la familia Molossidae, correlación negativa entre la carga patagial y la estructura genética, sugiriendo la menor

capacidad de dispersión en especies con elevada carga alar.

De manera general se aprecia poca estructuración geográfica en la forma y el tamaño del cráneo en las tres especies de murciélagos. Al parecer el patrón de variación observado está más relacionado con un gradiente ambiental, el cual fue independiente de la posición geográfica. A pesar que el tamaño tiene una elevada respuesta adaptativa (Cardini *et al.* 2007), en las especies de murciélagos estudiadas los cambios en la forma del cráneo estuvieron más acentuados por factores ambientales que el tamaño. De forma similar, Monteiro *et al.* (2003), encontraron en un roedor suramericano (*Thrichomys apereoides*) que los mayores cambios en la forma en la mandíbula estuvieron asociados con el uso de un gradiente desde ambientes xéricos hasta hábitats más húmedos. La influencia de las condiciones ambientales sobre la forma del cráneo ha sido observada en varias especies de mamíferos (Piras *et al.*, 2012; Alvarado-Serrano *et al.*, 2013; Asahara, 2014; Cáceres *et al.*, 2014).

En las tres especies de murciélagos cubanos se aprecia una relación similar entre las variables ambientales y la forma del cráneo. El vector ambiental en todos los casos tuvo relación positiva con la precipitación media anual y negativa con la temperatura media anual. Lo que sugiere que la variación morfológica podría estar relacionada con un gradiente desde hábitats de mayor precipitación a hábitats más secos y de mayor temperatura. A pesar que el presente estudio se enmarca en un contexto geográfico insular y una extensión geográfica relativamente reducida, los resultados son consistentes con los obtenidos para especies de murciélagos continentales o de mayor rango geográfico (Burnett, 1983; Storz *et al.*, 2001; Marchan-Rivadeneira *et al.*, 2012). Estos estudios han encontrado que la precipitación es una de las variables más importante en describir los patrones de variación en la morfología craneal, relacionándolo con cambios en los valores de productividad primaria asociados a la precipitación. Los cambios espaciales en la morfología del cráneo podrían estar reflejando adaptaciones locales a dietas de diferente composición; estos cambios en la forma y tamaño del cráneo podrían estar directamente asociados a la dureza de los alimentos y aspectos relacionados con la biomecánica de la masticación (Santana *et al.*, 2010). Similar a lo encontrado en otras especies de mamíferos (Milne y O'Higgins, 2002; Taylor, 2006) las variaciones morfológicas en la forma del cráneo observadas en estas especies de murciélagos podrían estar vinculadas con diferencias locales hacia determinado tipo de recurso trófico; sin embargo, hasta la fecha no existe información sobre la variabilidad espacial en la dieta de los murciélagos en Cuba que permita explicar las variaciones observadas.

AGRADECIMIENTOS. A Héctor M. Díaz y Lisbeth Barbán por el apoyo brindado durante el trabajo en la colección de mamíferos del IES y en la toma de las fotografías. A Manuel Iturriaga y dos revisores anónimos cuyos comentarios y sugerencias permitieron mejorar la versión inicial del manuscrito.

REFERENCIAS

- Adams, R. A., y P. S. C. Pedersen (eds.). 2013. *Bat Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer Science+Business Media, New York, 547 pp.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf y D. E. Slice. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24: 1-8.
- Agrawal, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294:321-326.
- Alvarado-Serrano, D. F., L. Luna y L. L. Knowles. 2013. Localized versus generalist phenotypes in a broadly distributed tropical mammal: how is intraspecific variation distributed across disparate environments? *BMC Evolutionary Biology* 13: 160. doi:10.1186/1471-2148-13-160.
- Anderson, S. 1969. *Macrotus waterhousii*. *Mammalian Species* 1: 1-4.
- Anderson, S., y C. E. Nelson. 1965. A systematic revision of *Macrotus* (Chiroptera). *American Museum Novitates* 2212: 1-40.
- Asahara, M. 2014. Shape variation in the skull within and between wild populations of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Japan. *Mammal Study* 39: 105-113.
- Barlow, K. E., G. Jones y E. M. Barratt. 1997. Can skull morphology be used to predict ecological relationships between bat species? A test using two cryptic species of *Pipistrelle*. *Proceedings Biological Sciences* 264: 1695-1700.
- Barros, L. A., R. Fortes y M. L. Lorini. 2014. The Application of Bergmann's Rule to *Carollia perspicillata* Linnaeus 1758 (Mammalia, Chiroptera) *Chiroptera Neotropical* 20:1243-1251.
- Benítez, H. A., T. Puschel, D. Lemic, M. Cacija, A. Kozina y R. Bazok. 2014. Ecomorphological Variation of the Wireworm Cephalic Capsule: Studying the Interaction of Environment and Geometric Shape. *Plos One* 9:e102059.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston y N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-174.
- Bogdanowicz, W., y R. D. Owen. 1996. Landmark-based size and shape analysis in systematics of the plecotine bats. Pp. 489-501 en: *Advances in Morphometrics* (Ed. L. F. Marcus). Plenum Press, New York.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge University Press.
- Bornholdt, R., L. R. Oliveira y M. E. Fabian. 2008. Size and shape variability in the skull of *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Chiroptera: Vespertilionidae) from two geographic areas in Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 68:623-631.
- Burnett, C. D. 1983. Geographic and climatic correlates of morphological variation in *Eptesicus fuscus*. *Journal of Mammalogy* 64:437-444.
- Cáceres, N., C. Meloro, F. Carotenuto, F. Passaro, J. Sponchiado, G. L. Melo y P. Raia. 2014. Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 41: 501-512.
- Cardini, A., A.-U. Jansson y S. Elton. 2007. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography* doi:10.1111/j.1365-2699.2007.01731.x.
- Cardini, A., y A. Loy. 2013. On growth and form in the "computer era": from geometric to biological morphometrics. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. doi:10.4404/hystrix-24.1-8749.
- Cardini, A., y S. Elton. 2009. Geographical and taxonomic influences on cranial variation in red colobus monkeys (Primates, Colobinae): introducing a new approach to 'morph' monkeys. *Global Ecology and Biogeography* 18: 248-263.
- Cavalcanti, M. J. 2008. Test for association between two symmetric distance matrices with permutation iterations. Ver.1.19. Dept. de Zoologia. Univ. do Estado do Rio de Janeiro, Brasil.
- Chase, J., M. Y. Small, E. A. Weiss, D. Sharma y S. Sharma. 1991. Crepuscular Activity of *Molossus molossus*. *Journal of Mammalogy* 72: 414-418.
- Clutton-Brock, T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceeding of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 236, 339-372.
- Cooke, S. B., y C. E. Terhune. 2015. Form, Function, and Geometric Morphometrics. *The Anatomical Record* 298: 5-28.
- Dechmann, D. K. N., B. Kranstauber, D. Gibbs y M. Wikelski. 2010. Group Hunting - A Reason for Sociality in Molossid Bats? *Plos One* e9012.
- Fornel, R., P. Cordeiro-Estrela y T. R. O. De Freitas. 2010. Skull shape and size variation in *Ctenomys minutus* (Rodentia: Ctenomyidae) in geographical, chromosomal polymorphism, and environmental contexts. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 705-720.
- Freeman P. W. 1979. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *Journal of Mammalogy* 60:467-479.
- García, L., y C. A. Mancina. 2011. Murciélagos insectívoros. Pp 149-165 en *Mamíferos en Cuba* (Eds. R. Borroto y C. A. Mancina). UPC Print, Vasa, Finlandia.
- Gundlach, J. 1872. Catálogo de los mamíferos cubanos. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* 1: 231-258.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Versión 2.17. *Palaeontologia Electrónica* 4: 1-9.
- Hernández-Romero, P. C., C. Gutiérrez-Rodríguez, C. Valdespino y D. A. Prieto-Torres. 2018. The Role of Geographical and Ecological Factors on Population Divergence of the Neotropical otter *Lontra longicaudis* (Carnivora, Mustelidae). *Evolutionary Biology* 45:37-55.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hood, C. S. 2000. Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals. *Hystrix*, (n.s.) 11: 77-90.
- Huang, C., W. Yu, Z. Xu, Y. Qiu, M. Chen, B. Qiu, M. Motokawa, M. Harada, Y. Li y Y. Wu. 2014. A Cryptic Species of the *Tylonycteris pachypus* Complex (Chiroptera: Vespertilionidae) and Its Population Genetic Structure in Southern China and nearby

- Regions. *International Journal of Biological Sciences* 10:200-211.
- Ingley, S. J., E. J. Billman, M. C. Belk y J. B. Johnson. 2014. Morphological Divergence Driven by Predation Environment within and between Species of Brachyrhaphis Fishes. *Plos One* 9(2): e90274.
- Isaac, J. L. 2005. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review* 35:101-115.
- Jacobs, D. S. 1996. Morphological divergence in an insular bat, *Lasiurus cinereus semotus*. *Functional Ecology* 10:622-630.
- Jarrín-V, P., y P. A. Menendez-Guerrero. 2011. Environmental components and boundaries of morphological variation in the Short-Tailed Fruit Bat (*Carollia* spp.) in Ecuador. *Acta Chiropterologica* 13:319-340.
- Kawecki, T. J., y D. Ebert. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecological Letters* 7:1225-1241.
- Kelly, R. M., R. Friedman y S. E. Santana. 2018. Primary productivity explains size variation across the Pallid bat's western geographic range. *Functional Ecology*, doi: 10.1111/1365-2435.13092.
- Kurta, A., y R. H. Baker. 1990. *Eptesicus fuscus*. *Mammalian Species* 356: 1-10.
- Mancina, C. A., R. Borroto y L. García. 2004. Tamaño relativo del cerebro en murciélagos cubanos. *Orsis* 19: 7-19.
- Marchán-Rivadeneira, M. R., P. A. Larsen, C. J. Phillips, R. E. Strauss y R. J. Baker. 2012. On the association between environmental gradients and skull size variation in the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 105:105: 623-634.
- Martínez, P. A., D. A. Marti, W. F. Molina y C. J. Bidau. 2013. Bergmann's rule across the equator: a case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). *Journal of Animal Ecology* doi: 10.1111/1365-2656.12076.
- Mata, V. A., F. Amorim, M. F. V. Corley, G. F. McCracken, H. Rebelo y P. Beja. 2016. Female dietary bias towards large migratory moths in the European free-tailed bat (*Tadarida teniotis*). *Biology Letters* 12: 20150988.
- Meiri, S., y T. Dayan. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30:331-351.
- Millien V. 2006. Morphological evolution is accelerated among island mammals. *PLoS Biology* 4: 1863-1868.
- Milne, N. y P. O'Higgins. 2002. Inter-specific variation in *Macropus* crania: form, function and phylogeny. *Journal of Zoology* 256: 523-535.
- Monteiro, L. R., L. C. Duarte y S. F. d. Reis. 2003. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Trichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology* 261: 47-57.
- Norberg, U. M., y J. M. V. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 316:335-427.
- Piras, P., F. Marcolinia, J. Claude, J. Ventura, T. Kotsakis y J. Cubo. 2012. Ecological and functional correlates of molar shape variation in European populations of *Arvicola* (Arvicolinae, Rodentia). *Zoologischer Anzeiger* 251:335-343.
- Price, T. D., A. Qvarnstrom, y D. E. Irwin. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:1433-1440.
- Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology* 51:245-276.
- Rohlf, F. J. 2003. TpsSmall, ver. 1.20. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2006. TpsPLS, digitize landmarks and outlines, ver. 1.18. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2007. TpsRegr, shape regression, ver. 1.34. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2007. TpsRelw, relative warps, ver. 1.45. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2008. TpsDig, digitize landmarks and outlines, ver. 2.12. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2008. TpsUtility, ver. 1.40. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2015. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 26: 9-12.
- Rohlf, F. J., y M. Corti. 2000. Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Systematic Biology* 49:740-753.
- Santana, S. E., E. R. Dumont y J. L. Davis. 2010. Mechanics of bite force production and its relationship to diet in bats. *Functional Ecology* 24: 776-784.
- Schulte-Hostedde, A. E., J. S. Millar y G. J. Hickling. 2001. Sexual dimorphism in body composition of small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1016-1020.
- Sheets, H.D. 2003. IMP-Integrated Morphometrics Package. Dept. of Physics, Canisius College, New York <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- Shine, R. 1989. Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.
- Silva Taboada, G. 1974. Nueva subespecie de *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae) para Isla de Pinos. *Poeyana* 128: 1-5.
- Silva Taboada, G. 1979. *Los murciélagos de Cuba*. Editorial Academia, La Habana. 423 pp.
- Storz, J. F., J. Balasingh, H. R. Bhat, P. T. Nathan, D. P. S. Doss, A. A. Prakash y T. H. Kunz. 2001. Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 17-31.
- Sztencel-Jablonka, A., G. Jones y W. Bogdanowicz. 2009. Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* - A 3D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction. *Acta Chiropterologica* 11: 113-126.
- Taylor, A. B. 2006. Feeding behavior, diet, and the functional consequences of jaw form in orangutans, with implications for the evolution of *Pongo*. *Journal of Human Evolution* 50: 377-393.
- Taylor, P. J., S. M. Goodman, M. C. Schoeman, F. H. Rattrimomanarivo y J. M. Lamb. 2012. Wing loading

- correlates negatively with genetic structuring of eight Afro-Malagasy bat species (Molossidae). *Acta Chiropterologica* 14: 53-62.
- Tomassini, A., P. Colangelo, P. Agnelli, G. Jones y D. Russo. 2013. Cranial size has increased over 133 years in a common bat, *Pipistrellus kuhlii*: a response to changing climate or urbanization? *Journal of Biogeography* doi:10.1111/jbi.12248.
- Wolf, M., M. Friggens y J. Salazar-Bravo. 2009. Does weather shape rodents? Climate related changes in morphology of two heteromyid species. *Naturwissenschaften* 96: 93-101.
- Yazdi, F. T., D. Adriaens y J. Darvish. 2014. Cranial phenotypic variation in *Meriones crassus* and *M. libycus* (Rodentia, Gerbillinae), and a morphological divergence in *M. crassus* from the Iranian Plateau and Mesopotamia (Western Zagros Mountains). *European Journal of Taxonomy* 88: 1-28.
- Yom-Tov, Y., y E. Geffen. 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia* 148:213-218.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets y W. L. Fink. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, San Diego, California.

ANEXO 1. Lista de especímenes utilizados; para cada especie se muestra la localidad, seguido del número de catálogo de la Colección de Mamíferos del IES y el sexo (M: macho, H: hembra).
 APPENDIX 1. List of specimens analyzed, including locality, sex (M: male, H: female) and catalog number of the Mammalian Collection from Instituto de Ecología y Sistemática.

Macrotus waterhousei: Cueva de la Cantera: 1,1682,M; 1,1683,M; 1,1684,M; 1,1685,M; 1,1686,M; 1,1687,H; 1,1688,H; 1,1689,H; 1,1690,M; Cueva del Viento: 1,1691,M; 1,1693,M; 1,1694,M; Cueva de Ivo Sanamé: 1,1695,M; 1,1697,M; 1,1699,H; 1,1700,H; 1,1701,H; 1,1702,H; 1,1703,H; 1,1704,H; 1,1705,H; 1,1706,H; Grutas de la Loma de Tamarindo: 1,1707,M; Gran Caverna: 1,1708,M; 1,1709,H; 1,1710,H; 1,1711,H; Cueva de los López: 1,1712,M; 1,1713,M; 1,1714,M; 1,1715,M; 1,1716,M; 1,1717,H; 1,1718,H; 1,1719,H; 1,1720,H; 1,1721,H; Cueva de Cedro Gordo: 1,1722,M; 1,1723,H; 1,1724,H; 1,1725,H; 1,1726,H; Cueva del Abono: 1,1727,M; 1,1728,H; 1,1772,M; 1,1773,M; 1,1774,M; 1,1775,M; 1,1776,M; 1,1777,M; 1,1778,M; 1,1779,M; 1,1780,H; 1,1781,H; 1,1782,H; 1,1783,H; 1,1784,H; 1,1785,H; 1,1786,H; 1,1787,H; 1,1788,H; 1,1789,H; 1,1790,H; 1,1791,H; 1,1792,H; Cueva de los Chivos: 1,1729,M; 1,1730,M; 1,1731,M; 1,1732,M; 1,1733,M; 1,1734,H; 1,1735,H; 1,1736,H; 1,1737,H; 1,1738,H; Cueva de Yaguanabo: 1,1739,M; Cienfuegos (ciudad): 1,1740,M; 1,1746,M; 1,1748,H; 1,1749,H; Cienfuegos (cementerio): 1,1741,M; 1,1742,M; 1,1743,M; 1,1744,M; 1,1745,M; 1,1747,M; Cueva de Isla: 1,1750,M; 1,1751,M; 1,1752,M; 1,1753,M; Cueva de Punta Pedernales, Isla de la Juventud: 1,1754,M; 1,1755,M; 1,1756,M; 1,1757,M; 1,1759,M; 1,1760,M; 1,1761,M; 1,1762,M; 1,1763,M; 1,1764,M; 1,1765,M; 1,1766,H; 1,1767,H; 1,1768,H; 1,1769,H; 1,1770,H; 1,1771,H; Cueva del Jagüey: 1,1793,M; 1,1794,M; 1,1795,M; 1,1796,M; 1,1797,M; 1,1798,M; 1,1799,M; 1,1800,M; 1,1801,M; 1,1802,M; Cueva de la Cisterna: 1,1803,M; 1,1804,M; 1,1805,H; 1,1806,H; 1,1807,H; 1,1808,H; La Güira: 1,1809,M; Cueva de los Murciélagos: 1,1810,H; 1,1811,H; 1,1812,H; 1,1813,H; 1,1814,H; 1,1815,H; 1,1816,H; 1,1817,H; 1,1818,H; 1,1820,M; 1,1821,M; 1,1822,M; 1,1825,M; 1,1826,M; 1,1827,M; 1,1828,M; 1,1829,H; 1,1830,H; 1,1831,H; 1,1832,H; Cueva de la Cantabria: 1,1819,H; Cueva del Agua: 1,1833,M; Cueva de la Ruina-Cayo Romano, Camagüey: 1,666,M; 1,667,M; Cueva de los Hoyancos-Cayo Coco, Ciego de Ávila: 1,668,H; 1,669,H; 1,670,H; 1,671,H; Cueva de los Panaderos, Gibara: 1,5572,M; 1,5573,M; 1,5574,M.

Molossus molossus: Guaos: 1,4430,M; 1,4431,M; 1,4432,M; 1,4433,M; 1,4434,M; 1,4435,M; 1,4436,M; 1,4437,H; 1,4438,H; 1,4439,H; 1,4440,H; 1,4441,H; 1,4442,H; 1,4443,H; 1,4444,H; 1,4445,H; 1,4446,H; 1,4447,H; Cantera de Pilón: 1,4448,M; 1,4449,H; 1,4450,H; 1,4451,H; 1,4452,H; 1,4453,H; Central Guatemala: 1,4454,M; 1,4455,M; 1,4457,M; 1,4458,M; 1,4459,H; 1,4460,H; 1,4461,H; 1,4462,H; 1,4463,H; 1,4464,H; Cupeicillo: 1,4465,M; 1,4467,H; 1,4468,H; 1,4469,H; Morón: 1,4470,M; 1,4471,M; 1,4472,M; 1,4473,M; 1,4474,H; 1,4475,H; 1,4476,H; Central Brasil: 1,4477,M; 1,4478,H; Mariana: 1,4479,M; 1,4480,M; 1,4481,M; 1,4482,M; 1,4483,M; 1,4484,H; 1,4485,H; 1,4486,H; 1,4487,H; 1,4488,H; Central Pepito Tey: 1,4489,M; 1,4557,M; 1,4558,M; 1,4559,M; 1,4560,M; 1,4561,M; 1,4562,M; 1,4563,M; 1,4564,M; 1,4565,M; 1,4566,M; 1,4567,M; 1,4568,M; 1,4569,M; 1,4570,H; 1,4571,H; 1,4572,H; 1,4573,H; 1,4574,H;

1,4575,H; 1,4576,H; 1,4577,H; 1,4578,H; Corralito: 1,4490,M; 1,4491,M; 1,4492,M; 1,4493,M; 1,4494,M; 1,4495,M; 1,4496,M; 1,4497,M; 1,4498,M; 1,4499,M; 1,4500,M; 1,4501,M; 1,4502,M; 1,4503,M; 1,4504,M; 1,4505,M; 1,4506,M; 1,4507,M; 1,4508,M; 1,4509,M; Pinar del Río: 1,4510,H; 1,4511,H; 1,4512,H; 1,4513,H; 1,4514,H; 1,4515,H; 1,4516,H; Camagüey: 1,4518,M; 1,4519,M; 1,4520,M; 1,4521,M; 1,4522,H; 1,4523,M; 1,4524,M; 1,4525,M; 1,4526,M; 1,4527,M; 1,4528,H; 1,4529,H; 1,4530,H; 1,4531,H; 1,4532,H; 1,4533,H; 1,4534,H; 1,4535,H; 1,4536,H; 1,4537,H; 1,4538,H; 1,4539,H; Santiago de Cuba: 1,4540,M; 1,4541,M; 1,4542,M; 1,4543,M; 1,4544,M; 1,4545,M; 1,4546,M; 1,4547,M; 1,4548,M; 1,4549,M; 1,4550,M; 1,4551,H; 1,4552,H; 1,4553,H; 1,4554,H; 1,4555,H; 1,4556,H; Matanzas: 1,4579,M; 1,4580,M; 1,4581,H; 1,4582,H; 1,4583,H; 1,4584,H; 1,4585,H; 1,4586,H; 1,4587,H; 1,4588,H; 1,4589,H; 1,4590,H; 1,4591,H; 1,4592,H; Nueva Gerona: 1,4737,M; 1,4738,M; 1,4739,M; 1,4740,M; 1,4741,M; 1,4742,M; 1,4743,M; 1,4744,M; 1,4745,M; 1,4746,M; 1,4747,H; 1,4748,H; 1,4749,H; 1,4750,H; 1,4751,H; 1,4752,H; 1,4753,H; 1,4754,H; 1,4755,H; 1,4756,H; 1,4757,M; 1,4758,H; 1,4759,H; 1,4760,H; 1,4761,H; 1,4762,M; 1,4763,M; 1,4764,M; 1,4765,M; 1,4766,M; 1,4767,M; 1,4768,M; 1,4769,M; 1,4770,H; Daguilla: 1,4771,M; 1,4772,M; 1,4773,M; 1,4774,M; 1,4775,H; 1,4776,H; 1,4777,H; 1,4778,H.

Eptesicus fuscus: Central Pepito Tey: 1,3488,M; 1,3489,H; 1,3490,H; 1,3491,H; 1,3492,H; 1,3493,H; 1,3494,H; 1,3495,H; 1,3497,H; Cueva de Bariay: 1,3498,M; Cueva de las Cucarachas de Levisa-Mayarí: 1,3500,H; Grutas de la Loma de Tamarindo: 1,3501,M; 1,3502,M; 1,3503,M; 1,3504,H; 1,3505,H; 1,3506,H; 1,3507,H; 1,3508,H; Cueva de los López: 1,3509,M; 1,3510,M; 1,3511,H; Cueva de Níco López: 1,3512,M; 1,3513,M; Cueva de Cedro Gordo: 1,3514,H; Grutas de Saimi: 1,3515,M; Cueva de los Murciélagos: 1,3516,M; 1,3517,M; 1,3518,M; 1,3519,H; 1,3520,H; 1,3577,M; 1,3578,M; 1,3579,M; 1,3580,M; 1,3585,M; 1,3586,M; 1,3587,H; 1,3588,H; 1,3589,H; 1,3590,H; 1,3591,H; 1,3592,H; Trinidad (ciudad): 1,3521,M; 1,3522,H; Finca Manacas: 1,3523,M; Cueva de Jabacoa: 1,3524,M; Caonao (ciudad): 1,3525,H; 1,3526,H; 1,3527,H; 1,3528,H; 1,3529,H; 1,3530,H; 1,3531,H; Cueva del Hoyo del Cernicalo: 1,3532,M; 1,3533,H; 1,3534,H; 1,3535,H; 1,3536,H; 1,3537,H; 1,3538,H; 1,3539,H; 1,3540,H; 1,3541,H; Bahía Ortigosa: 1,3542,H; 1,3543,M; 1,3544,H; Santiago de Cuba (ciudad): 1,3545,M; 1,3546,M; 1,3547,H; Guantánamo (ciudad): 1,3548,M; 1,3549,H; Cueva de Cotilla: 1,3550,M; Cueva del Indio: 1,3551,H; 1,3554,M; Loma de Gato: 1,3552,M; 1,3553,M; Cueva de las Muelas: 1,3555,H; 1,3556,H; 1,3557,H; 1,3558,H; 1,3559,H; 1,3560,H; 1,3561,H; 1,3562,H; 1,3563,H; 1,3564,H; 1,3565,H; 1,3566,H; 1,3567,H; 1,3568,H; 1,3569,H; 1,3570,H; 1,3571,H; 1,3572,H; 1,3573,H; Cueva de la Cantera: 1,3574,M; 1,3673,M; 1,3674,M; 1,3675,M; 1,3677,H; 1,3679,H; 1,3683,M; 1,3684,H; Cueva de Cantabria: 1,3575,M; 1,3576,M; Cueva de Pluma: 1,3593,M; 1,3594,H; Cueva de los Lagos: 1,3669,M; 1,3670,M; 1,3685,M; 1,3686,H; 1,3687,H; 1,3688,H; 1,3689,H; 1,3690,H; 1,3691,H; 1,3692,H; 1,3693,H; 1,3694,H; 1,3695,H; 1,3696,H; Cueva de Isla: 1,3671,M; 1,3672,H; 1,3680,H; 1,3681,H; Cueva de Punta Pedernales: 1,3682,M; Gruta Grande de Santa Isabel: 1,3697,M.

ANEXO 2. Valores de las variables ambientales y geográfica de las localidades utilizadas en el análisis de mínimos cuadrados parciales; el mapa muestra la distribución de las localidades.

APPENDIX 2. Values of climatic and geographic variables for the localities used in the two-block partial least squares analysis; the map shows the distribution of the localities.

ID	Localidad	Long	Lat	Bio1 (°C)	Bio8 (°C)	Bio9 (°C)	Bio12 (mm)	Bio18 (mm)	Bio19	Altitud (m)	Costa (km)
1	Ciudad de Pinar del Río	-83,700	22,417	25,0	27,2	22,0	1331	507	125	38,0	22,2
2	Cueva Majaes, Pinar del Río	-83,470	22,701	23,9	26,3	20,9	1599	636	186	188,0	18,0
3	Corralito, Pinar del Río	-83,427	22,596	24,6	26,9	21,6	1455	550	149	77,0	31,4
4	Cueva del Abono, Pinar del Río	-83,365	22,791	24,4	26,8	21,9	1500	570	194	75,0	9,1
5	Cueva de Punta Pedernales, Isla de la Juventud	-83,087	21,503	25,4	27,1	24,1	1205	484	125	17,0	2,2
6	Nueva Gerona, Isla de la Juventud	-82,806	21,889	25,4	27,5	22,4	1448	543	140	17,0	3,2
7	Cueva de los Lagos, Isla de la Juventud	-82,764	21,845	25,4	27,2	22,4	1413	533	150	18,0	6,7
8	Daguilla, Isla de la Juventud	-82,718	21,675	25,4	27,1	22,5	1409	531	161	25,0	14,3
9	Cueva de Cayamas, Isla de la Juventud	-82,587	21,541	25,5	27,2	23,0	1178	444	131	15,0	1,0
10	Cueva de Isla, Isla de la Juventud	-82,558	21,561	25,5	27,2	23,0	1178	444	131	15,0	1,0
11	Marianao, La Habana	-82,420	23,081	24,8	26,7	22,3	1335	498	160	27,0	2,8
12	Cueva del Indio, Mayabeque	-82,089	23,018	23,9	26,3	21,0	1529	650	133	149,0	22,1
13	Cueva de las Muelas, Mayabeque	-82,002	23,170	24,5	26,3	23,0	1331	457	169	89,0	3,0
14	Ciudad de Matanzas	-81,583	23,050	25,4	27,2	23,0	1416	510	144	4,0	1,0
15	Cueva Hoyo del Cernicalo, Matanzas	-80,947	22,587	25,0	27,2	22,3	1467	621	89	44,0	49,0
16	Cueva Castellanos, Cienfuegos	-80,557	22,307	25,0	27,0	22,4	1476	624	99	38,0	14,9
17	Ciudad de Cienfuegos	-80,440	22,144	25,1	26,9	22,5	1263	536	78	29,0	3,0
18	Pueblo de Caonao	-80,396	22,171	25,2	27,0	22,6	1197	502	76	6,0	6,4
19	Central Pepito Tey, Cienfuegos	-80,341	22,134	24,8	26,6	22,1	1292	517	91	79,0	10,6
20	Guaos, Cienfuegos	-80,322	22,415	24,7	26,5	22,0	1479	604	96	83,0	32,6
21	Cueva de la Cantera, Cienfuegos	-80,306	22,108	25,0	26,6	22,4	1245	480	93	55,0	13,6
22	Cueva de Guanayara, Trinidad	-80,066	21,817	24,7	26,7	22,1	1366	556	89	187,0	4,1
23	Cueva de los Murciélagos, Sancti Spiritus	-79,462	22,050	25,1	27,0	22,0	1602	628	91	105,0	47,4
24	Cueva de Colón, Caguanes, Sancti Spiritus	-79,126	22,333	25,8	27,7	23,2	1276	473	101	3,0	5,0
25	Cueva de los Chivos, Sancti Spiritus	-79,121	22,322	25,8	27,7	23,2	1307	445	99	13,0	10,4
26	Grutas Loma de Tamarindo, Ciego de Ávila	-78,901	22,131	25,0	26,8	21,9	1387	496	92	143,0	25,0
27	Morón, Ciego de Ávila	-78,633	22,117	25,3	27,1	22,4	1361	512	92	13,0	24,4
28	Cueva de los Hoyanco, Cayo Coco, Ciego de Ávila	-78,490	22,484	25,6	27,4	22,9	949	298	83	10,0	4,0
29	Cueva de Cedro Gordo, Camagüey	-78,017	21,780	25,4	27,2	22,9	1353	457	108	29,0	17,9
30	Cueva de los López, Camagüey	-77,988	21,754	25,3	27,0	22,4	1395	470	112	68,0	17,2
31	Ciudad de Camagüey	-77,917	21,381	25,2	26,8	22,4	1407	493	101	94,0	53,7
32	Cueva del Jagüey, Camagüey	-77,798	21,599	24,9	26,6	22,2	1369	457	109	128,0	24,4
33	Cueva de Maraguán, Camagüey	-77,778	21,363	25,1	26,7	22,4	1353	479	90	96,0	53,6
34	Cupeicillo, Holguín	-76,175	21,096	25,8	26,4	24,3	1022	252	155	101,0	6,0
35	Cueva Panaderos, Holguín	-76,132	21,052	26,4	27,1	25,0	1003	233	164	18,0	6,0
36	Ciudad de Santiago de Cuba	-75,822	20,025	25,5	26,8	23,5	1208	335	132	114,0	2,8
37	Siboney, Santiago de Cuba	-75,716	19,961	24,2	25,5	22,2	1309	401	110	287,0	5,8
38	Central Guatemala, Mayarí, Holguín	-75,654	20,761	26,1	26,9	23,9	1252	283	210	9,0	1,4
39	Cantera de Pilón, Mayarí, Holguín	-75,619	20,653	25,4	26,0	23,0	1324	340	182	106,0	7,8
40	Cueva del Viento, Mayarí, Holguín	-75,619	20,653	25,4	26,0	23,0	1324	340	182	106,0	7,8

ANEXO 2 (cont.). Valores de las variables ambientales y geográficas de las localidades utilizadas en el análisis de mínimos cuadrados parciales; el mapa muestra la distribución de las localidades.

APPENDIX 2 (cont.). Values of climatic and geographic variables for the localities used in the two-block partial least squares analysis; the map shows the distribution of the localities.

