

Tamaño relativo del cerebro en murciélagos cubanos

Carlos A. Mancina
Rafael Borroto-Páez
Lainet García-Rivera

Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA.
Departamento de Vertebrados.
Carretera de Varona km. 3¹/₂, Capdevila, Boyeros,
A.P. 8029 C.P. 10800, Ciudad de La Habana, Cuba.
zoologia.ies@ama.cu

Manuscrito recibido abril 2004

Resumen

Se estudia el tamaño relativo del cerebro en 22 especies de murciélagos cubanos, incluidos en seis familias: Phyllostomidae (siete), Mormoopidae (cuatro), Natalidae (una), Noctilionidae (cuatro), Vespertilionidae (cuatro) y Molossidae (cinco). Se incluyeron todos los géneros (19) presentes en el Archipiélago cubano con la excepción de *Anthrozous*. El exponente alométrico que describe la relación entre el volumen endocraneal y la masa corporal es considerablemente más alto que el hallado en estudios anteriores sobre el orden Chiroptera. Los filostómidos presentaron cerebros más grandes que otras especies de murciélagos insectívoros. Al examinar la relación del coeficiente de cefalización con diferentes estrategias en el uso del hábitat, se encontró la mayor relación cuando los murciélagos se agruparon de acuerdo al uso de los diferentes espacios alimentarios. El desarrollo endocraneal observado en la fauna de murciélagos de Cuba muestra la misma tendencia que en estudios previos: la utilización de hábitats y conductas más complejas determinan mayores volúmenes cerebrales.

Palabras clave: Cuba, murciélagos, tamaño relativo del cerebro, uso del hábitat.

Abstract. *Relative brain size in cuban bats*

The relative brain size is described for 22 Cuban bats, seven species from the Phyllostomidae, Mormoopidae (four species), Natalidae (one species), Vespertilionidae (four species), Noctilionidae (one species) and Molossidae (five species). This study included all genera (19) recorded in Cuba, with the exception of *Anthrozous*. The allometric exponent describing the functional trend between the endocranial volume (brain size) and body mass, is considerably highest than the exponent value found in previous studies in Chiroptera. The phyllostomids had significantly larger brains than insectivorous species. When examining the relationship of the encephalization quotients with different strategies in the use of the habitat, it was the highest when the bats were grouped according to their foraging strategies. The endocraneal development observed in the cuban bats shows the same tendency that in previous studies of the order Chiroptera: the use of complex foraging strategy is associated with increased relative brain size.

Key words: Bats, Cuba, habitat use, relative brain size.

Introducción

Investigaciones sobre el tamaño relativo del cerebro han demostrado la alta variación existente entre especies de mamíferos, y han tratado de relacionar estas diferencias con aspectos ecológicos, conductuales y filogenéticos. En los mamíferos el peso del cerebro y del cuerpo se encuentran alométricamente relacionados por la ecuación: peso del cerebro = k (peso del cuerpo) $^\alpha$, donde el exponente alométrico (α) ha sido estimado en 0.74 (Eisenberg, 1981; Pagel y Harvey, 1989). Existen linajes dentro de sus respectivos órdenes que presentan masas cerebrales que exceden el esperado para su peso corporal como son el hombre (Jerison, 1973), los murciélagos pteropódidos (Eisenberg y Wilson, 1978), los cetáceos de los géneros *Tursiops*, *Orcinus* y *Grampus* (Osborne y Sundsten, 1981), y los marsupiales didélfidos del género *Caluromys* (Eisenberg y Wilson, 1981). Sin embargo otros muestran una tendencia contraria, como por ejemplo los roedores caprómidos (Borroto, 2002).

Existen hipótesis que intentan explicar el mayor desarrollo cefálico de algunos grupos. La más común relaciona el desarrollo cefálico con la especialización ecológica y conductual, donde el incremento de la especialización de funciones debe provocar el incremento de la masa cerebral para el control de éstas (Stephan y Pirlot, 1970; Eisenberg y Wilson, 1978, 1981; Gittleman, 1986). Gould (1977) sugiere que el inusual agrandamiento del cerebro pudiera haberse originado a través del tiempo en una secuencia de desarrollo ancestral, resultando un descendiente pedomórfico que posee un cerebro relativamente grande característico del antepasado juvenil. Por otra parte, existen autores que señalan que el tamaño del cerebro se encuentra más relacionado con la tasa metabólica basal que con factores ecológicos (Hofman, 1983).

El tamaño relativo del cerebro dentro del orden Chiroptera ha sido tratado por varios autores (Mann, 1963; Findley, 1969; Stephan y Pirlot, 1970; Pirlot y Stephan, 1970; Eisenberg y Wilson, 1978; Baron y Jolicoeur, 1980; Bernard et al., 1988). Findley (1969) midió el volumen endocraneal de 278 especies de murciélagos y encontró que la talla del cerebro aumentaba más rápidamente con el tamaño del cuerpo que en insectívoros, algunos roedores, prosimios y monos, y consideró que este incremento pudiera estar relacionado con las demandas para un vuelo rápido.

Stephan y Pirlot (1970) compararon varias estructuras cerebrales en 18 especies de murciélagos de ocho familias y demostraron la correlación entre el tamaño del cerebro y los hábitos alimentarios; el grado de cefalización se mostró correlacionado con el desarrollo neocortical, el cual se encuentra a su vez relacionado con la especialización alimentaria. Posteriormente, Eisenberg y Wilson (1978), en un estudio sobre murciélagos, probaron que los murciélagos frugívoros de la familia Pteropodidae y Phyllostomidae presentaban volúmenes cerebrales más grandes, para una masa de cuerpo dada, que murciélagos insectívoros de las familias Mormoopidae, Emballonuridae, Vespertilionidae y Molossidae, y señalaron que la capacidad craneal relativa es un reflejo de las estrategias alimentarias. Recientemente, Hutcheon et al. (2002) encontraron relación, en 63 especies de murcié-

lagos, entre las estrategias de alimentación y la masa corporal, así como con el volumen de tres regiones cerebrales, y concluyeron que el cerebro en los murciélagos muestra una adaptación a la conducta para obtener los alimentos.

Los estudios sobre el tamaño relativo del cerebro en mamíferos han sido basados en el análisis de las tendencias dentro de la clase u órdenes, así como en especies fundamentalmente de distribución continental. Sin embargo existen pocos trabajos en especies insulares. En el presente trabajo analizamos el volumen endocraneal en 22 de las 27 especies de murciélagos presentes en Cuba y su relación con el uso del hábitat.

Materiales y métodos

Fueron estudiados un total de 156 cráneos de murciélagos de individuos adultos con datos somáticos (masa corporal, longitud del antebrazo y medidas alares), de ambos sexos (siempre que fue posible). La muestra abarcó 22 especies de murciélagos presentes en Cuba, incluidos en 19 géneros y seis familias (Tabla 1). Del total de géneros presentes en Cuba, sólo quedó excluido *Antrozous*, por no existir el material con la información necesaria. Todo el material pertenece a la Colección Mastozoológica del Instituto de Ecología y Sistemática.

Para la determinación del volumen endocraneal seguimos la metodología empleada por Eisenberg y Wilson (1978). Cada cráneo fue pesado en una balanza analítica (error = 0.01 g); posteriormente a cada uno se les introducían perdigones por el foramen magnum tratando que ocuparan completamente el interior del cráneo, y eran vueltos a pesar. El procedimiento fue repetido cuatro veces para cada cráneo y se obtuvo un promedio. El peso de los perdigones fue llevado a volumen (cm^3) por la ecuación $V = \text{Masa} \div K$; los perdigones utilizados en este trabajo presentaron una $K = 6.5$. Dado que el cerebro llena casi completamente la cavidad endocraneal y el peso específico del cerebro iguala el peso específico del agua, el volumen endocraneal en cm^3 podría aproximarse a la masa del cerebro en gramos (Eisenberg y Wilson, 1978).

Debido a la relación alométrica existente entre la masa cerebral y corporal, es necesario eliminar el efecto del tamaño del cuerpo antes de realizar comparaciones entre especies de diferentes masas corporales. Debido a lo anterior se calcularon los coeficientes de cefalización (EQ), para cada especie. El EQ es, según Jerison (1973), la proporción entre el tamaño del cerebro observado (V_o) y el esperado (V_e) para determinada masa corporal. El coeficiente de cefalización esperado fue calculado usando la masa promedio en la fórmula $V_e = 0.043 \text{ masa corporal}^{.802}$, derivada de la regresión de la talla del cerebro y la masa del cuerpo en 225 especies de murciélagos incluidas en 88 géneros y 14 familias (Eisenberg y Wilson, 1978).

Como en los mamíferos la pendiente de la regresión entre la masa del cerebro y el cuerpo se incrementa con el nivel taxonómico (Pagel y Harvey, 1989), se siguió la metodología de Clutton-Brock y Harvey (1980) y se emplearon dos medidas relativas del cerebro. (1) El tamaño relativo del cerebro (RBS) se calculó para cada familia independiente por la ecuación: $\text{RBS} = \text{Log}_{10} (\text{masa cere-})$

Tabla 1. Masa corporal, volumen endocraneal, tamaño relativo del cerebro (RBS), tamaño del cerebro comparado (CBS), coeficiente de ce-falización (EQ) y datos ecológicos en 22 especies de murciélagos cubanos. 1. Tipo de alimento preferencial: I = insectos, F = frutos, N = néctar, P = peces; 2. Tipo de refugio diurno preferencial: CC = cuevas de calor, C = cuevas, F = follaje, E = estructuras antrópicas, T = troncos huecos; 3. Tiempo de comienzo de la actividad nocturna: N = nocturna, V = vespertina, C = crepuscular; 4. Nivel de gregarismo, A = alto, M = medio, B = bajo, S = solitarios; 5. Abundancia en colecciones: M = muy común, C = común, E = escaso; 6. Conducta de obtención del alimento: CAA = consumidores aéreos en espacios abiertos, CEV = consumidores estacionarios en la vegetación, CAV = consumidores aéreos en la vegetación, CSA = consumidores en superficies acuáticas.

Especies	N	Masa (g)	Volumen	EQ	RBS	CBS	Índice de	Carga	Índice	1	2	3	4	5	6
		± DE	endocraneal												
Phyllostomidae			+0.045												
<i>Phyllonycteris poeyi</i>	10	20.85 ± 2.25	0.50 ± 0.02	1.02 ± 0.08	-0.083	7.52 ± 0.20	13.69 ± 1.31	1.75 ± 0.26	N	CC	N	A	M	CEV	
<i>Erophylla sezekorni</i>	9	14.92 ± 1.17	0.45 ± 0.02	1.20 ± 0.08	-0.029	6.78 ± 0.19	9.89 ± 0.60	1.58 ± 0.12	N	CC	N	B	C	CEV	
<i>Brachyphylla nana</i>	10	33.58 ± 1.87	0.80 ± 0.05	1.11 ± 0.05	-0.020	6.95 ± 0.21	13.79 ± 0.90	1.59 ± 0.22	N	CC	N	A	C	CEV	
<i>Artibeus jamaicensis</i>	10	39.37 ± 2.81	0.87 ± 0.05	1.06 ± 0.09	-0.031	6.69 ± 0.24	15.34 ± 1.17	1.51 ± 0.19	F	C	C	M	M	CEV	
<i>Phyllops falcatus</i>	5	19.48 ± 1.81	0.56 ± 0.01	1.22 ± 0.07	-0.008	6.57 ± 0.15	10.88 ± 0.59	1.69 ± 0.21	F	F	N	S	E	CEV	
<i>Monophyllus redmani</i>	11	10.71 ± 0.70	0.34 ± 0.02	1.19 ± 0.07	-0.049	7.35 ± 0.31	9.63 ± 0.59	2.30 ± 0.35	N	CC	C	M	C	CEV	
<i>Macrotus waterhousei</i>	4	13.78 ± 0.41	0.43 ± 0.02	1.22 ± 0.04	-0.024	6.22 ± 0.08	6.91 ± 0.34	2.89 ± 1.01	I	C	N	M	M	CEV	
Mormoopidae			-0.118												
<i>Pteronotus parnelli</i>	11	10.21 ± 0.62	0.28 ± 0.02	1.03 ± 0.09	+0.041	6.71 ± 0.17	5.81 ± 0.27	1.60 ± 0.09	I	CC	C	M	C	CAV	
<i>Pteronotus quadridens</i>	8	5.36 ± 0.53	0.12 ± 0.01	0.70 ± 0.05	-0.143	7.52 ± 0.22	5.88 ± 0.47	1.54 ± 0.19	I	CC	V	A	M	CAV	
<i>Pteronotus macleayi</i>	10	5.07 ± 0.62	0.13 ± 0.01	0.85 ± 0.05	-0.059	7.56 ± 0.30	4.62 ± 0.48	1.69 ± 0.18	I	CC	C	A	C	CAV	
<i>Mormoops blainvillei</i>	10	7.60 ± 0.39	0.14 ± 0.01	0.65 ± 0.04	-0.168	6.58 ± 0.14	5.00 ± 0.32	1.01 ± 0.14	I	CC	N	M	C	CAV	

(continuación)

Especies	N	Masa (g) ± DE	Volumen endocraneal ± DE	EQ	RBS	CBS	Índice de aspecto	Carga alar (Nm ⁻²)	Índice punta	1	2	3	4	5	6
Noctilionidae															
<i>Noctilio leporinus</i>	4	61.24 ± 5.54	1.05 ± 0.02	0.91 ± 0.06		-	7.64 ± 0.17	12.66 ± 0.64	3.28 ± 0.48	P	T	C	B	E	CSA
Vespertilionidae															
					-0.251										
<i>Eptesicus fuscus</i>	7	13.30 ± 1.66	0.19 ± 0.01	0.56 ± 0.06		-0.082	6.86 ± 0.17	7.92 ± 0.99	1.15 ± 0.14	I	C	V	B	M	CAV
<i>Lasiurus borealis</i>	1	12.24	0.2	0.62		-0.039	7.58	7.43	1.04	I	F	N	S	E	CAA
<i>Lasiurus intermedius</i>	1	28.21	0.41	0.65		+0.058	7.19	10.76	1.08	I	F	?	S	E	CAA
<i>Nycticeius humeralis</i>	1	5.69	0.07	0.40		-0.299	7.12	7.52	1.23	I	E	?	?	E	CAA
Natalidae															
<i>Natalus micropus</i>	6	2.75 ± 0.13	0.09 ± 0.00	0.93 ± 0.03		-	5.92 ± 0.23	2.94 ± 0.12	2.20 ± 0.16	I	CC	V	B	E	CAV
Molossidae															
					-0.176										
<i>Molossus molossus</i>	10	11.10 ± 1.11	0.18 ± 0.01	0.60 ± 0.04		-0.112	9.20 ± 0.44	14.06 ± 1.99	0.90 ± 0.03	I	E	V	M	M	CAA
<i>Eumops glaucinus</i>	4	33.02 ± 2.64	0.51 ± 0.03	0.72 ± 0.03		+0.022	8.94 ± 0.16	15.13 ± 1.18	0.78 ± 0.03	I	E	C	B	E	CAA
<i>Tadarida brasiliensis</i>	10	8.21 ± 0.54	0.18 ± 0.00	0.77 ± 0.03		-0.014	9.38 ± 0.28	9.41 ± 0.46	1.30 ± 0.15	I	C	V	A	M	CAA
<i>Nyctinomops macrotis</i>	4	20.21 ± 1.67	0.35 ± 0.01	0.72 ± 0.05		+0.001	10.05 ± 0.20	12.68 ± 0.39	0.98 ± 0.05	I	C	?	B	E	CAA
<i>Mormopterus minutus</i>	10	5.16 ± 0.32	0.08 ± 0.00	0.5 ± 0.04		-0.227	8.21 ± 0.21	8.80 ± 0.56	1.36 ± 0.23	I	F	V	M	C	CAA

bral promedio observado en la familia) – [intersección para el orden + pendiente para el orden $\times \text{Log}_{10}$ (masa corporal promedio observado en la familia)]. En este caso se utilizaron los parámetros obtenidos por Eisenberg y Wilson (1978) para la regresión del orden Chiroptera y empleada para el cálculo del coeficiente de cefalización. (2) El tamaño comparado del cerebro (CBS), que es la desviación media de determinada especie de la regresión de su propia familia. Se calcula por la ecuación: $\text{CBS} = \text{Log}_{10}$ (masa cerebral promedio observada de la especie) – [intersección para su familia + pendiente de la familia $\times \text{Log}_{10}$ (masa corporal observada de la especie)]. Para el cálculo del tamaño comparado del cerebro se utilizaron las siguientes ecuaciones de regresión: Mormoopidae, volumen del cerebro esperado (V_e) = $0.046\text{Masa}^{.737}$; Phyllostomidae, $V_e = 0.076\text{Masa}^{.683}$; Vespertilionidae, $V_e = 0.05\text{Masa}^{.589}$, y Molossidae, $V_e = 0.044\text{Masa}^{.686}$, todas tomadas de Eisenberg y Wilson (1978). No se calculó el CBS para *Natalus micropus* y *Noctilio leporinus* por no contar con las ecuaciones para sus respectivas familias.

Para conocer la relación entre la masa corporal y el volumen endocraneal se realizó una regresión entre el Log_{10} de ambas variables, donde la masa del cuerpo fue la variable independiente. La variación del coeficiente de cefalización (EQ) con relación a diferentes estrategias en el uso del hábitat fue probada estadísticamente mediante un Análisis de Varianza; de existir diferencias significativas se aplicó una prueba Tukey de comparación múltiple de medias. Las especies fueron categorizadas de acuerdo al tipo de alimento preferencial, tipo de refugio, periodo de actividad nocturna, nivel de gregarismo, abundancia relativa y la conducta para obtener el alimento. Para esto se siguieron los criterios de Silva Taboada (1979). Se calcularon los índices alares de Aspecto, Punta Alar y Carga Patagial, según Norberg y Rayner (1987). Estos índices reflejan diferentes formas alares, las que a su vez se ha demostrado que se encuentran relacionadas con adaptaciones a diferentes modos y velocidades de vuelo. Los índices alares fueron relacionados con el coeficiente de cefalización mediante una correlación lineal.

Resultados y discusión

El tamaño del cerebro (volumen endocraneal) y la masa del cuerpo en los murciélagos cubanos se encuentran relacionados por una línea de tendencia positiva ($r = 0.92$, $t = 10.98$, $p < 0.001$). El exponente alométrico calculado a partir de las 22 especies de murciélagos fue de $\alpha = 0.93$. Un total de 11 especies salieron significativamente de la línea de regresión. Cuatro especies de la familia Phyllostomidae cayeron por encima de la banda superior de confianza del 95%, lo que significa que presentan tamaños significativamente mayores para su masa corporal, que el resto de las especies cubanas analizadas. Todas las especies de la familia Vespertilionidae cayeron por debajo de la banda inferior de confianza (Fig. 1).

El exponente alométrico que describe la relación volumen endocraneal vs masa del cuerpo para las especies cubanas es superior al encontrado por Eisenberg y Wilson (1978) para la regresión de 225 especies ($\alpha = 0.80$) incluidas en 88 géneros. Las causas podrían estar relacionadas con el menor número de especies incluidas en este trabajo. Eisenberg y Wilson (1978) incluyeron una mayor

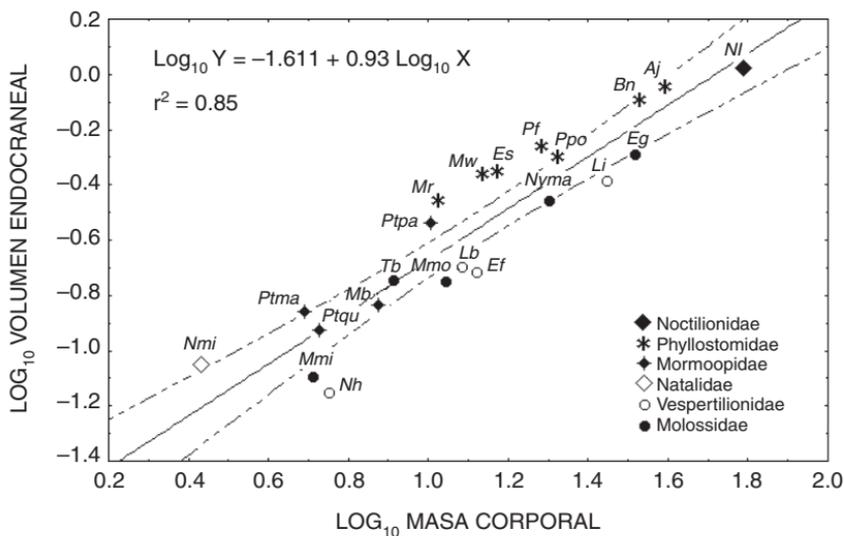


Figura 1. Relación entre la masa corporal y el volumen endocraneal en 22 especies de murciélagos cubanos. Las líneas punteadas representan los límites de confiabilidad de un 95%. Abreviaturas de las especies: Aj = *Artibeus jamaicensis*; Pf = *Phyllops falcatus*; Mr = *Monophyllus redmani*; Ppo = *Phyllonycteris poeyi*; Es = *Erophylla sezekorni*; Bn = *Brachyphylla nana*; Mw = *Macrotus waterhousei*; Ptpa = *Pteronotus quadridens*; Ptma = *Pteronotus macleayi*; Ptpa = *Pteronotus parnelli*; Mb = *Mormoops blainvillei*; Ef = *Eptesicus fuscus*; Nh = *Nycticeius humeralis*; Lb = *Lasiurus borealis*; Li = *Lasiurus intermedius*; Nmi = *Natalus micropus*; Ni = *Noctilio leporinus*; Tb = *Tadarida brasiliensis*; Mm = *Molossus molossus*; Eg = *Eumops glaucinus*; Nyma = *Nyctinomops macrotis*; Mmi = *Mormopterus minutus*.

variabilidad, incluyendo taxa de los dos subórdenes. Sin embargo el exponente encontrado para la relación en murciélagos cubanos se asemeja al hallado por Pagel y Harvey (1989) para 31 géneros del orden ($\alpha = 0.92$).

Otra causa pudiera ser el efecto del tamaño. Un número proporcionalmente alto (comparado con trabajos anteriores) de las especies de murciélagos cubanos no superan los seis gramos de masa corporal, incluido *Natalus micropus* con 2.75 g, lo que las ubica entre las más pequeñas del orden. Cuando estas cinco especies se excluyen del análisis, el valor de la intersección aumenta ($k = -1.55$) y el exponente disminuye ($\alpha = 0.89$). También la inclusión de ambos sexos en el análisis eleva el valor del exponente. La regresión entre el volumen cerebral y la masa del cuerpo para los machos de 18 especies de murciélagos presentó una asociación significativa ($r = 0.93$, $t = 10.22$, $p < 0.001$). El exponente alométrico resultó menor ($\alpha = 0.88$) y el coeficiente alométrico mayor ($k = -1.54$) que la ecuación para las 22 especies, incluyendo ambos sexos. Sin embargo, no existen diferencias significativas entre el exponente ($t = -0.69$, n.s) y el coeficiente ($t = 0.051$, n.s) entre ambas ecuaciones de regresión.

Asumiendo que el volumen endocraneal y la masa del cuerpo de las especies de murciélagos se mantienen constantes entre las islas de las Antillas Mayores, agrupamos los datos de las especies cubanas que están presentes en La Hispaniola (17 especies) y en Puerto Rico (12 especies), y se recalcularon las ecuaciones de regresión para ambas islas, obteniéndose valores de pendiente semejantes al encontrado para la regresión del orden en Cuba. La Hispaniola presentó un exponente de $\alpha = 0.91$ y un coeficiente $k = -1.54$ ($r = 0.93$, $t = 9.97$, $p < 0.001$) y en el caso de Puerto Rico $\alpha = 0.97$ y $k = -1.64$ ($r = 0.93$, $t = 8.65$, $p < 0.001$). Estos resultados sugieren que pudiera existir algún patrón de estructuración morfológica para el volumen endocraneal en comunidades de murciélagos como lo encontrado por otros autores para otras variables corporales (e.g. McNab, 1971).

Cuando se utilizó la longitud del antebrazo como criterio del tamaño del cuerpo, se obtuvo una asociación positiva significativa con respecto al volumen craneal ($r = 0.83$, $t = 6.79$, $p < 0.001$). El exponente fue muy superior ($\alpha = 2.66$) y el coeficiente alométrico inferior ($k = -5.01$) al obtenido para la regresión de la masa corporal con el volumen endocraneal. La longitud del antebrazo presenta una asociación semejante al de la masa corporal, con el volumen endocraneal, lo que era de esperar dado la elevada correlación que existe entre ambas variables ($r = 0.90$, $t = 9.53$, $p < 0.0001$, para los especímenes empleados en este estudio). Sin embargo, el coeficiente de determinación de la recta que describe la relación volumen endocraneal vs masa corporal ($r^2 = 0.85$) fue muy superior a la obtenida para la regresión del volumen cerebral con la longitud del antebrazo ($r^2 = 0.69$), por lo que la asociación de la masa del cuerpo con el volumen cerebral es mayor que este con la longitud del antebrazo. En cuanto al alto valor del exponente de la recta que describe la relación volumen endocraneal vs longitud del antebrazo, es similar a lo encontrado en otros estudios para variables de longitud del cuerpo en otros órdenes de mamíferos, por ejemplo en Carnívora (Gittleman, 1986) y en Rodentia (Mace y Eisenberg, 1982; Meier, 1983; Borroto, 2002).

Al relacionar los valores de volumen endocraneal y masa para cada especie por familia se obtuvieron las siguientes ecuaciones: Phyllostomidae, $V_e = 0.066Masa^{.70}$ ($r^2 = 0.94$, $p < 0.001$); Mormoopidae, $V_e = 0.019Masa^{1.09}$ ($r^2 = 0.78$, $p = 0.11$); Molossidae, $V_e = 0.019Masa^{.94}$ ($r^2 = 0.96$, $p = 0.003$); y Vespertilionidae, $V_e = 0.011Masa^{1.1}$ ($r^2 = 0.98$, $p = 0.008$). Con excepción de la ecuación para la familia Mormoopidae, todas dieron significativa. No se obtuvo el valor de la ecuación de la recta para Natalidae por contar con datos de sólo una especie.

Las ecuaciones para cada familia presentan la misma tendencia que la obtenida para la regresión del orden. Todas presentaron altos valores del exponente, con la excepción de la familia Phyllostomidae, que se acercó al valor de $\alpha = 0.68$ hallado por Eisenberg y Wilson (1978) para dicha familia. Se conoce que el valor del exponente aumenta con el nivel taxonómico. Este fenómeno se ha llamado "efecto del nivel taxonómico" (Pagel y Harvey, 1989). Este patrón no se observa en los resultados de este estudio, donde la regresión de dos familias supera ampliamente el valor de la pendiente del orden. El único valor que concuerda con los valores obtenidos al nivel de familia para los quirópteros calculados por Pagel y Harvey (1989) es el de la familia Phyllostomidae. En las familias Mormo-

opidae y Vespertilionidae el exponente es mayor que uno, lo que significa que existe la tendencia de las especies de mayor masa corporal a presentar mayores volúmenes cerebrales, algo sin precedente dentro del orden. Lo anterior podría estar relacionado con el escaso número de especies analizadas y la posible influencia que ejercen murciélagos de altos valores de masa corporal y un alto desarrollo encefálico como *Pteronotus parnelli* (Mormoopidae) y *Lasiurus intermedius* (Vespertilionidae).

En la Tabla 1 aparecen los valores del tamaño comparado del cerebro (CBS) para 20 especies de murciélagos cubanos. Como este valor es calculado a partir de la regresión de cada familia independiente, los valores obtenidos sólo pueden comparar miembros de la misma familia. Del total de especies analizadas, 16 presentaron valores negativos, lo que significa que presentan valores inferiores a los esperados para las ecuaciones de regresión de sus respectivas familias. Todos los filostómidos presentaron valores inferiores a lo esperado para la familia. Esta familia está representada en Cuba por cinco géneros endémicos antillanos, lo que es indicativo de un largo tiempo evolutivo en condiciones de aislamiento. Se ha encontrado en especies de mamíferos insulares, comparado con análogas de distribución continental, un menor tamaño del cerebro, lo que se ha tratado de explicar a través de las menores presiones selectivas (menor diversidad de especies y por lo tanto menor competencia por el alimento, ausencia de depredadores, etc.) que existen en las islas (Jerison, 1973; Mace y Eisenberg, 1982; Borroto, 2002). Los altos valores encontrados en algunas especies de las familias Vespertilionidae y Molossidae pudieran estar relacionados con una colonización más reciente (Baker y Genoways, 1978; Silva Taboada, 1979; Koopman, 1989).

La Figura 2 muestra los valores relativos de la talla del cerebro (RBS) dentro de las cuatro familias de mayor diversidad de murciélagos cubanos. Se observa un mayor desarrollo cerebral en los miembros de la familia Phyllostomidae con respecto al resto de las familias analizadas, siendo la única que presentó valores superiores a lo esperado para la regresión del orden. El resto de las familias, las que incluyen murciélagos exclusivamente insectívoros, presentaron valores negativos.

El mayor desarrollo relativo encefálico (RBS) observado en los filostómidos, comparado con miembros de otras familias integradas por murciélagos exclusivamente insectívoros, ya había sido señalado por Eisenberg y Wilson (1978). Estos autores relacionaron los altos valores de desarrollo encefálico en megaquirópteros y en filostómidos con las conductas alimentarias, y propusieron que la localización de fuentes de alimentos ricos en energía, que se encuentran aisladas en pequeños espacios y que son imprevisibles en su distribución temporo-espacial, necesitan el uso de un complicado almacenaje de información y la recuperación de la información de varios órganos sensoriales. Otros estudios han mostrado la relación existente entre el desarrollo cefálico y la conducta de obtención de los alimentos en otros mamíferos (Clutton-Brock y Harvey, 1980; Mace et al., 1981; Hutcheon et al., 2002).

Dentro de las familias compuestas por especies exclusivamente insectívoras, Mormoopidae fue la que presentó el mayor valor del tamaño relativo del cerebro

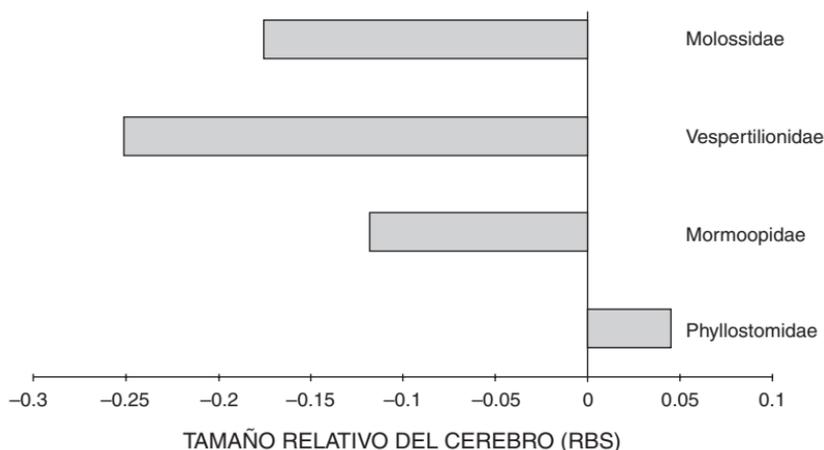


Figura 2. Tamaño relativo del cerebro (RBS) para cuatro familias de murciélagos presentes en Cuba, calculada a partir de la ecuación de regresión para el orden Chiroptera (Eisenberg y Wilson, 1978).

(RBS), lo que pudiera estar relacionado con el uso de espacios más complejos desde el punto de vista espacial entre los murciélagos insectívoros que habitan en Cuba (Silva Taboada, 1979; Kalko, 1997). La familia que exhibió el menor valor fue Vespertilionidae con -0.26 , el cual es menor al encontrado por Bernard et al. (1988) para esta familia (-0.103) en Sudáfrica.

Los coeficientes de cefalización (EQ) de 22 especies de murciélagos cubanos se presentan en la Tabla 1. Los filostómidos presentaron los mayores valores de EQ y dentro de estos, *Macrotus waterhousei*, *Phyllops falcatus* y *Erophylla sezekorni*, presentaron los más altos. Todos los valores obtenidos para especies cubanas caen dentro del rango dado por Eisenberg y Wilson (1978) para las diferentes familias del orden; sólo *Pteronotus parnelli* (EQ = 1.03) supera el rango de la familia Mormoopidae (0.75-0.87).

Al analizar la relación existente entre el coeficiente de cefalización y diferentes estrategias en el uso del hábitat, no fueron detectadas diferencias en los valores del EQ entre especies con diferentes tipos de refugios ($F_{4,17} = 1.74$, $p = 0.186$), nivel de gregarismo ($F_{3,18} = 0.39$, $p = 0.75$) y abundancia ($F_{2,19} = 0.72$, $p = 0.72$).

Se encontraron diferencias significativas entre especies con diferentes periodos de actividad nocturna ($F_{2,16} = 4.60$, $p = 0.02$), donde las que inician su actividad entrada la noche presentaron valores significativamente superiores (EQ^{medio} = 1.01) que aquellas de actividad vespertina (EQ^{medio} = 0.68). También existieron diferencias cuando se analizó el tipo de alimento preferencial ($F_{3,18} = 6.47$, $p = 0.003$), donde los murciélagos insectívoros presentan valores significativamente inferiores (EQ^{medio} = 0.73) que aquellas que se alimentan preferentemente de frutos (EQ^{medio} = 1.14) o néctar (EQ^{medio} = 1.13).

Sin embargo las mayores diferencias se hallaron cuando las especies fueron agrupadas de acuerdo a su conducta para obtener el alimento ($F_{3,18} = 20.43$, $p < 0.0001$). Las especies que capturan insectos en espacios abiertos (ej. sobre el dosel) fueron las que presentaron menores valores ($EQ^{\text{medio}} = 0.62$) aunque no difirieron de aquellos que se alimentan de insectos en zonas más complejas espacialmente ($EQ^{\text{medio}} = 0.79$), y ambos grupos de especies difirieron significativamente de aquellas que recogen su alimento (insectos, frutos, pólen y néctar) sobre la vegetación ($EQ^{\text{medio}} = 1.15$). Al igual que el RBS, los mayores valores del coeficiente de cefalización, al parecer, están más relacionados con la búsqueda de soluciones sensoriales y motoras para efectuar periodos de búsqueda de alimentos más eficientes en hábitats estructuralmente más complejos, que con otras estrategias en el uso del hábitat.

La morfología alar, mecánicamente, limita el hábitat donde los murciélagos pueden alimentarse y por lo tanto es de gran valor para hacer predicciones sobre el uso del hábitat en murciélagos (Norberg y Rayner, 1987). El coeficiente de cefalización presentó relación significativa con los índices de Aspecto ($r = -0.43$, $t = -2.13$, $p = 0.04$) y Punta Alar ($r = 0.59$, $t = 3.34$, $p = 0.003$) y no tuvo relación con la Carga Patagial ($r = 0.13$, $t = 0.63$, $p = 0.53$). La mayor relación se presentó con el índice de Punta Alar (Fig. 3). Los altos valores de este índice indican puntas de alas redondeadas o aproximadamente cuadradas, adecuadas para un vuelo relativamente lento. Los mayores valores de este índice se encontraron en especies de una alta complejidad conductual y sensorial, como es la captura de insectos sobre la vegetación (*Macrotus waterhousei*) y sobre cuerpos de agua (*Noctilio leporinus*). Por el contrario valores pequeños indican alas con puntas estrechas, apropiadas para un vuelo rápido en espacios abiertos como es en el caso de molósidos y vespertiliónidos.

El desarrollo endocraneal observado en la fauna de murciélagos de Cuba muestra la misma tendencia que en estudios previos del orden Chiroptera: la utilización de hábitats y conductas más complejas para la obtención del alimento determinan mayores volúmenes cerebrales. Los altos valores del coeficiente de cefalización observado en filostómidos y mormópidos pudieran haber jugado un papel importante en la colonización y establecimiento en el Archipiélago cubano y otras islas de las Antillas, donde ambas familias han tenido una elevada diversificación comparadas con otras familias como vespertiliónidos y molósidos.

Agradecimientos

Nosotros agradecemos a los colegas del Departamento de Ecología Funcional por permitirnos el acceso a su laboratorio. Al Dr. Luis F. de Armas, Dra. Daisy Rodríguez, y Dra. Lourdes Rodríguez por sus comentarios al manuscrito original. Este trabajo está dedicado a la memoria de Stephen Jay Gould.

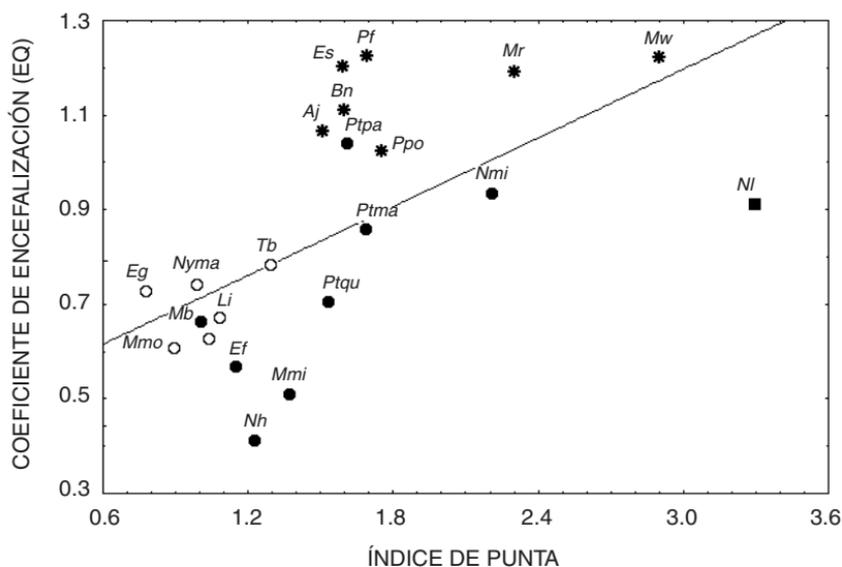


Figura 3. Relación entre el coeficiente de cefalización (Eisenberg y Wilson, 1978) y el índice de Punta Alar (Norberg y Rayner, 1987) en 22 especies de murciélagos presentes en Cuba. Los símbolos representan los hábitos de forrajeo (según Silva Taboada, 1979), ■: consumidores acuáticos, ○: consumidores aéreos en espacios abiertos; ●: consumidores aéreos en la vegetación, y *: consumidores estacionarios en la vegetación. Abreviaturas de las especies: Aj = *Artibeus jamaicensis*; Pf = *Phyllops falcatus*; Mr = *Monophyllus redmani*; Ppo = *Phyllonycteris poeyi*; Es = *Erophylla sezekorni*; Bn = *Brachyphylla nana*; Mw = *Macrotus waterhousei*; Ptqu = *Pteronotus quadridens*; Ptma = *Pteronotus macleayi*; Ptpa = *Pteronotus parnelli*; Mb = *Mormoops blainvillei*; Ef = *Eptesicus fuscus*; Nh = *Nycticeius humeralis*; Lb = *Lasiurus borealis*; Li = *Lasiurus intermedius*; Nmi = *Natalus micropus*; NI = *Noctilio leporinus*; Tb = *Tadarida brasiliensis*; Mm = *Molossus molossus*; Eg = *Eumops glaucinus*; Nyma = *Nyctinomops macrotis*; Mmi = *Mormopterus minutus*.

Referencias

- Baker, R. J., Genoway, H. H. 1978. Zoogeography of Antillean bats. In: Zoogeography in the Caribbean. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication., Philadelphia, 53-97.
- Baron, G., Julicoeur, P. 1980. Brain structure in Chiroptera: some multivariate trends. *Evolution* 34: 386-393.
- Bernard, R. T., Paton, J., Sheppey, K. 1988. Relative brain size and morphology of some South African bats. *S. Afr. J. Zool.* 23(1): 52-58.
- Borroto, R. 2002. Sistemática de las jufías vivientes de las Antillas (Rodentia: Capromyidae). Tesis para el Grado de Doctor en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA.
- Clutton-Brock, T. H., Harvey, P. H. 1980. Primate, brain and ecology. *J. Zool., Lond.* 190: 309-324.

- Eisenberg, J. F. 1981. The relative size of the mammalian brain. In: *The Mammalian radiations an analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Eisenberg, J. F., Wilson, D. E. 1978. Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution*, 32: 740-751.
- Eisenberg, J. F., Wilson, D. E. 1981. Relative brain size and demographic strategies in marsupials. *Amer. Nat.* 118: 1-15.
- Findley, J. S. 1969. Brain size in Chiroptera. *J. Mammal.* 50 (2): 340-344.
- Gittleman, J. L. 1986. Carnivore brain size, behavioural ecology and phylogeny. *J. Mammal.* 67 (1): 23-36.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Hofman, M. A. 1983. Energy metabolism, brain size and longevity in mammals. *Quart. Rev. Biol.* 58: 495-512.
- Hutcheon, J. M., Kirsch, J. A. W., Garland, T. 2002. A comparative analysis of brain size in relation to foraging ecology and phylogeny in the Chiroptera. *Brain Behav. Evol.* 60: 165-180.
- Jerison, H. J. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, London.
- Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. In Ulrich H. (ed.), *Tropical Biodiversity and Systematics*. Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany, p. 13-43.
- Koopman, K. F. 1989. A review and analysis of the bats of the West Indies. 635-644. In: C. A. Woods (ed.). *Biogeography of the West Indies*. Sandhill Crane Press. Gainesville, Fl.
- Mace, G. M., Eisenberg, J. F. 1982. Competition, niche specialization and the evolution of brain size in the genus *Peromyscus*. *Biol. J. Linnean Soc.* 17 (3): 243-257.
- Mace, G. M., P. H. Harvey, Clutton-Brock, T. H. 1981. Brain size and ecology in small mammals. *J. Zool., Lond.* 193: 33-354.
- Mann, G. 1963. Phylogeny and cortical evolution in the Chiroptera. *Evolution*, 17:589-591.
- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52(2): 352-358.
- Meier, P. T. 1983. Relative brain size within the North American sciuridae. *J. Mammal.* 64 (4): 642-647.
- Norberg, U. M., Rayner, J. M. V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 316: 335-427.
- Osborne, R. W., Sundsten, J. W. 1981. Preliminary observations on 13 killer whale cranial volumen. *Cetus* 3: 12-13.
- Pagel, M. D., Harvey, P. H. 1989. Taxonomic differences in the scaling of brain on body weight among mammals. *Science* 244: 1589-1593.
- Pirlot, P. y Stephan, H. 1970. Encephalization in Chiroptera. *Can. J. Zool.*, 48: 433-442.
- Silva Taboada, G. 1979. *Los murciélagos de Cuba*. Editorial Academia. La Habana, Cuba.
- Stephan, H., Pirlot, P. 1970. Volumetric comparisons of brain structures in bats. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch* 8: 200-236.