

Comparación de la morfología alar de *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) y *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae), representantes de dos diferentes patrones de vuelo

Comparison of the wing morphology of *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) and *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae) as representatives of two flight patterns

MAURICIO CANALS¹, JOSÉ IRIARTE-DÍAZ¹, RICARDO OLIVARES² & F. FERNANDO NOVOA¹

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile, e-mail: mcanals@abello.dic.uchile.cl

²Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad de Chile, Casilla 2, Correo 15, La Granja, Santiago, Chile

RESUMEN

La morfología alar de los quirópteros se encuentra relacionada por una parte con la biomecánica y energética del vuelo y por otra parte con aspectos ecológicos y conductuales (i.e., patrón de vuelo, conducta de forrajeo y selección de hábitat y de presas). En este trabajo se compara la morfometría alar de *Tadarida brasiliensis* (Molossidae) y *Myotis chiloensis* (Vespertilionidae), representantes de diferentes patrones de vuelo, buscando compromisos entre la morfometría alar y aspectos ecológicos y conductuales. Nuestros resultados muestran que *T. brasiliensis* es un murciélago más robusto, de mayor envergadura, pero con un área alar similar a la de *M. chiloensis*. Esta última especie tiene una menor variabilidad en su masa y área cortical del húmero, que probablemente se encuentre relacionada con restricciones mecánicas y energéticas impuestas por su diseño. Descontando el efecto de la masa se detectaron diferencias en el diámetro externo y diámetro medular del húmero con una similar área cortical. El húmero de *T. brasiliensis* es un hueso de similar longitud, más ancho y con un menor grosor cortical que el de *M. chiloensis*, lo que está relacionado con una mayor resistencia a las fuerzas de flexión y torsión. Las características alares son consistentes con los modos de vida de cada murciélago: vuelos lentos, cortos y maniobrables en zonas arbustivas de *M. chiloensis* y vuelo veloz y de grandes distancias en espacios abiertos de *T. brasiliensis*.

Palabras clave: *Tadarida brasiliensis*, *Myotis chiloensis*, morfología alar, vuelo, biomecánica.

ABSTRACT

Wing morphology is related by one hand to biomechanical properties and energetics of flying, and on the other hand to ecological and behavioral aspects of flying, such as flight pattern, foraging behavior, habitat selection and size of prey. In this work we compare the wing morphology of *Tadarida brasiliensis* (Molossidae) and *Myotis chiloensis* (Vespertilionidae), as representatives of two flight patterns, and looking for trade-offs between wing morphology, ecology and behavior. Our results showed that *T. brasiliensis* is larger and with higher wing span than *M. chiloensis*, although the wing area does not differ between these bats. The latter species showed a smaller variability in body mass and cortical area of humerus, probably related with mechanic and energetic constraints. Without size effect, there were differences in the external diameter and medullar diameter of humerus, but with a similar cortical area. The humerus of *T. brasiliensis* is a bone of similar length, wider and with smaller cortical thickness than in *M. chiloensis*, which is related to a higher resistance to bending and torsional forces. The wing shape found in each bat is in agree with the life mode: slow, short and manoeuvrable flight in wooded zones of *M. chiloensis* and fast and long distance flight in open areas of *T. brasiliensis*.

Key words: *Tadarida brasiliensis*, *Myotis chiloensis*, wing morphology, flight, biomechanics.

INTRODUCCIÓN

La morfometría alar de los animales voladores (tanto en aves como en murciélagos) es relevante por cuanto se encuentra relacionada por una parte con la biomecánica y energética del vuelo (Rayner

1982, De la Cueva et al. 1995, Norberg 1995, 1996) y por otra parte con aspectos ecológicos y conductuales como el patrón de vuelo, conducta de forrajeo y selección de hábitat (Findley et al. 1972, Kopka 1973, Lawlor 1973, Norberg 1981, Baagøe 1987, Norberg 1987, 1994, Norberg &

Rayner 1987, Spear & Ainley 1997, Warrick 1998, Webb et al. 1998, Hertel & Ballance 1999, Norberg et al. 2000), condicionando la potencia necesaria para el vuelo (Norberg 1996).

La morfología alar debería estar determinada por una combinación de factores tales como la selección de hábitat y la conducta de forrajeo. Como ejemplo, el vuelo activo es un modo de locomoción energéticamente costoso (Norberg 1994) por lo que se debería esperar una fuerte selección sobre determinadas morfologías alares, minimizando la energía necesaria para volar. Pero las presiones de selección de varias demandas a menudo se contraponen entre sí, necesiéndose de soluciones de compromiso. Forrajeadores en espacios abiertos pueden tener alas largas, mientras que murciélagos que forrajeen en vegetación densa demandan alas cortas. Los murciélagos insectívoros requieren un alto grado de maniobrabilidad, los nectarívoros necesitan un vuelo estacionario y los carnívoros y frugívoros necesitan poder transportar cargas. Así, cada una de estas conductas imponen distintos requerimientos sobre la mecánica y forma alar. Por ejemplo, murciélagos que habitan zonas de vegetación densa deberían tener un vuelo lento y maniobrable, que se consiguen con grandes áreas alares (Norberg 1987). Pero, si es importante mantener bajos costos de vuelo, las alas deben ser angostas y largas manteniendo la gran área alar (Rayner 1982). Sin embargo, una gran envergadura alar es incompatible con el vuelo entre la vegetación.

Existe escasa información de la morfología, biomecánica y biología en general de los quirópteros que habitan en Chile (Mann 1978, Bozinovic et al. 1985, Jaksic 1996, Muñoz & Yáñez 2000). En cuanto a sus aspectos morfométricos esta es parcial, con medidas gruesas y en general con ninguna o escasa información acerca de la variabilidad (Mann 1978).

Tadarida brasiliensis (Geoffroy 1824) es un microquiróptero neotropical de tamaño medio, aproximadamente entre 10 y 15 g (Nowak 1999) que se distribuye desde Norteamérica hasta Chile. Es un murciélago de vuelo rápido y alta carga alar (Hayward & Davis 1964, Svoboda & Choate 1987). A diferencia de *T. brasiliensis*, *Myotis chiloensis* (Waterhouse 1838) es un murciélago pequeño, endémico de Chile, aproximadamente de 9 cm y 6 g (Mann 1978, Gantz & Martínez 2000). Se encuentra en vegetación cercana a cursos de agua, en zonas áridas (*M. chiloensis atacamensis*) y semiáridas o en matorrales, sabanas y bosques húmedos preferentemente en zonas costeras del sur de Chile (*M. chiloensis chiloensis*). Tiene una carga alar más baja y vuelo lento, típico de los vespertilionidos (Norberg 1987).

El objetivo de este trabajo es estudiar la morfometría alar de estos quirópteros, representantes de diferentes patrones de vuelo, buscando compromisos entre la morfometría alar, aspectos ecológicos, conductuales y energéticos, basados en elementos de la teoría aerodinámica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron 27 individuos de *T. brasiliensis* y 49 de *M. chiloensis* donados por el Servicio Metropolitano de Salud del Medio Ambiente (SESMA), provenientes de capturas en la región metropolitana. Como características morfológicas "externas", se determinó la masa corporal (M_c ; $\pm 0,1$ g), largo total (L_T , distancia entre la punta de la nariz y el inicio de la cola), longitud de la cola (L_{COL}), longitud del cráneo (L_{CRA}), longitud del ala (L_{ALA} , distancia entre el hombro y la punta del ala), envergadura alar (B) y longitud del antebrazo (L_{ANT}). Todas las longitudes fueron obtenidas con un pie de metro ($\pm 0,1$ mm) del murciélago con alas completamente siguiendo una línea recta con el borde anterior de las alas (véase figura 1). Se tomaron radiografías de la extremidad superior con 34 kV, 100 mA, 0,04 s a 1 m (evitando magnificación) y como características morfológicas internas se midió la longitud (L_H), diámetro externo (D_H) y diámetro del canal medular del humero (d_H), estimando el área cortical (AC) como $AC = \pi (D_H^2 - d_H^2)/4$. El área patagial (A_{PAT}) se determinó trazando el contorno del patagio (con las alas completamente extendidas siguiendo una línea recta con el borde anterior de las alas) en papel estándar y luego recortando y pesando la silueta en una balanza analítica ($\pm 0,1$ mg). Se determinó el área relativa del propatagio ($Ppat$, membrana que va desde el hombro hasta la muñeca), plagio + dactilopatagio ($Dpat$, membrana que va entre los dígitos 2 y 5 y desde el dígito 5 y el cuerpo, respectivamente) y uropatagio ($Upat$, membrana dispuesta entre las extremidades inferiores).

Se realizó estadística descriptiva de las variables medidas y se compararon los promedios y varianzas de ambas especies con pruebas t de Student y F respectivamente. Se realizaron además análisis de covarianza a las características alares: B , A_{PAT} , L_H , D_H , d_H , AC y L_{ANT} , considerando la masa como covariado para descartar su efecto. Con las variables morfológicas L_T , L_{COL} , L_{CRA} , B , L_{ANT} , A_{PAT} , L_H y D_H , se realizó un análisis de función discriminante entre ambas especies buscando el eje de diferenciación fenética desde la perspectiva de la morfología externa. Se excluyeron del análisis discriminante las áreas relati-

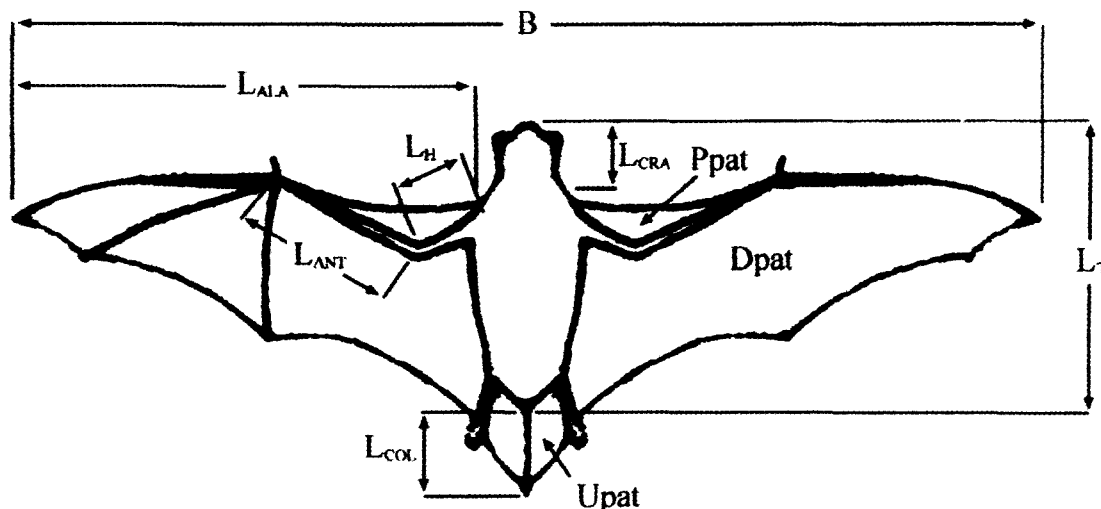


Fig. 1: Esquema indicando las variables medidas para los análisis morfométricos. En gris se muestra el área del pro-, plagio+dactilo- y uropatagio. Véase el texto para las abreviaciones de las variables.

Scheme showing the measures used for morphometrics analysis. It shows in grey the area of pre-, plagio+dactylo-, and uropatagium. See text for variable abbreviations.

vas de las distintas zonas del patagio, L_{ALA} , d_H y AC, para evitar ponderación y colinearidad en el análisis posterior. Para este último análisis, las longitudes y las áreas fueron reescaladas dividiendo por $M_c^{1/3}$ y $M_c^{2/3}$, respectivamente, para controlar por el tamaño corporal.

RESULTADOS

En términos absolutos, las características morfológicas de ambos murciélagos son diferentes. *T. brasiliensis* es más pesado ($t_{74} = 19,5$, $P < 0,001$) y de mayor envergadura alar ($t_{64} = 13,8$, $P < 0,001$) pero sin embargo presenta un área patagial similar a *M. chiloensis* ($t_{69} = 0,61$, $P > 0,05$; Tabla 1). Llama la atención una menor variabilidad en la masa corporal ($F_{29,47} = 6,32$, $P < 0,001$), diámetro externo ($F_{18,40} = 2,20$, $P < 0,05$) y área cortical del húmero ($F_{18,40} = 3,80$, $P < 0,001$) en *M. chiloensis* con respecto a *T. brasiliensis*. Al analizar las variables alares sustrayendo en efecto de la masa (ANCOVA) se aprecia que *T. brasiliensis* tiene mayor envergadura alar ($F_{1,63} = 5,61$, $P < 0,001$), mayor longitud de antebrazo ($F_{1,73} = 15,97$, $P < 0,001$), mayor diámetro externo del húmero ($F_{1,58} = 11,33$, $P < 0,001$), mayor diámetro medular ($F_{1,57} = 14,31$, $P < 0,001$) y menor área patagial ($F_{1,68} = 22,03$, $P < 0,001$) que *M. chiloensis*, mientras que la longitud del húmero y el área cortical no difieren entre ambas especies. Esto hace que *M. chiloensis* tenga un húmero de igual longitud que *T. brasiliensis*, pero más angosto y con un mayor grosor cortical.

Al analizar la proporción relativa de las diferentes zonas del patagio encontramos que el área del propatagio es similar ($t_{69} = -1,6$, $P > 0,1$), la proporción del dactilo + plagiopatagio es un 4 % mayor en *T. brasiliensis* ($t_{69} = 2,0$, $P < 0,05$) y a la

TABLA 1

Características morfométricas de *Tadarida brasiliensis* y *Myotis chiloensis*. Los datos son presentados como media \pm 1 EE. Véase el texto para abreviaciones de las variables

Morphometrics characters of *Tadarida brasiliensis* and *Myotis chiloensis*. Values correspond to mean \pm 1 SE. See text for variable abbreviations

Variable	<i>Tadarida brasiliensis</i> (n = 27)	<i>Myotis chiloensis</i> (n = 49)
Masa (g)	11,95 \pm 1,65	6,75 \pm 0,66
L_T (cm)	6,04 \pm 0,28	4,77 \pm 0,32
L_{COL} (cm)	3,52 \pm 0,37	3,63 \pm 0,60
L_{CRA} (cm)	2,12 \pm 0,16	1,64 \pm 0,10
L_{ALA} (cm)	13,37 \pm 0,80	11,09 \pm 0,63
B (cm)	28,65 \pm 1,67	23,69 \pm 1,26
L_{ANT} (cm)	4,33 \pm 0,16	3,82 \pm 0,14
Ppat (%)	5,17 \pm 1,22	5,38 \pm 1,19
Dpat (%)	88,37 \pm 9,47	84,96 \pm 11,10
Upat (%)	6,47 \pm 2,13	9,66 \pm 1,93
A_{PAT} (cm ²)	83,45 \pm 9,60	81,91 \pm 10,10
L_H (cm)	2,23 \pm 0,09	2,11 \pm 0,10
D_H (mm)	1,23 \pm 0,14	0,95 \pm 0,09
d_H (mm)	0,67 \pm 0,09	0,48 \pm 0,08
AC (mm ²)	0,84 \pm 0,23	0,52 \pm 0,12

inversa, el área del uropatagio es un 45 % mayor en *M. chiloensis* ($t_{69} = 6,7$, $P < 0,001$).

El análisis discriminante mostró una estricta separación fenética de ambas especies basada en el eje estandarizado a unidad de varianza, $FLD = 0,023 L_T - 0,393 L_{COL} + 0,673 L_{CRA} + 0,792 B - 0,032 L_{ANT} - 1,104 A_{PAT} - 1,003 L_H + 0,292 D_H$ (λ de Wilks = 0,079, $F_{8,40} = 57,94$, $P < 0,001$; Probabilidad de buena clasificación = 100 %). De éstas, las que más contribuyen en la diferenciación son el área patagial A_{PAT} ($F_{1,40} = 28,11$, $P < 0,001$), la longitud del húmero L_H ($F_{1,40} = 27,97$, $P < 0,001$) y la envergadura B ($F_{1,40} = 12,61$, $P < 0,001$).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran a dos murciélagos diferentes desde la perspectiva de su morfometría general y específicamente de su morfología alar. Las medidas generales coinciden con lo descrito por Mann (1978). *Tadarida brasiliensis* es un murciélago más robusto, de mayor envergadura, pero que sin embargo presenta un área alar similar que la de *M. chiloensis*. Esto coincide con la alta carga alar, una medida del área relativa del ala, observada en esta especie (J. Iriarte-Díaz et al. resultados no publicados). La carga alar es proporcional a la velocidad mínima requerida para elevarse (McGowan 1999), de manera que bajas velocidades de vuelo pueden ser obtenidas con bajas cargas alares. Así, *M. chiloensis* presentaría un vuelo lento y maniobrable, similar a otras especies del mismo género que presentan velocidades entre 3,5 y 5 m s⁻¹ (Patterson & Hardin 1969, Kennedy & Best 1972), lo que le permitiría moverse entre la densa vegetación. A bajas velocidades, el costo energético se debe principalmente a la potencia inercial (potencia necesaria para oscilar las alas) y a la potencia inducida (necesaria para generar elevación y avance, Norberg 1987). El índice de aspecto, que corresponde a la relación entre el largo de un ala y su ancho, es una medida de la forma relativa del ala. Este parámetro puede ser entendido como una medida de la eficiencia de vuelo, donde alas delgadas (alto índice de aspecto) implica un vuelo energéticamente económico y alas anchas (bajo índice de aspecto), un vuelo energéticamente costoso (Norberg 1987). Para minimizar la potencia inercial, el ala debe ser corta y ligera, y para minimizar la potencia inducida la masa corporal debe ser baja y las alas largas (Norberg 1994).

Myotis chiloensis presenta alas relativamente cortas y anchas con un índice de aspecto bajo (Iriarte-Díaz et al. resultados no publicados) y por lo tanto, un vuelo costoso. Además presenta

una baja variabilidad en su masa corporal, lo que podría ser explicado debido a restricciones mecánicas y energéticas impuestas por su diseño. A este respecto Bozinovic et al. (1985) encontró que *M. chiloensis* presenta un frágil balance energético, con alternancia entre largos períodos de sopor (21-22 h) con cortos períodos de eutermia (2-3 h) para poder mantener un balance positivo.

La razón entre la fuerza mínima necesaria para quebrar un hueso y la fuerza máxima ejercida sobre él durante una actividad vigorosa se denomina "factor de seguridad" (Alexander 1981). Entre los vertebrados terrestres, los murciélagos son el grupo que presenta los menores valores de factor de seguridad (Kirkpatrick 1994), que los restringe mecánicamente durante el vuelo activo. A medida que disminuye la velocidad de vuelo, la frecuencia de aleteo y por tanto las fuerzas impuestas sobre las alas aumenta llegando a un máximo durante el vuelo estacionario, alcanzando un factor de seguridad de 1,4 (Kirkpatrick 1994). Durante el vuelo activo, el centro de presión y donde la generación de elevación es mayor es en el ala proximal y como no está alineada con el esqueleto alar, las presiones ejercidas sobre las extremidades son principalmente torsionales (Swartz et al. 1992, Kirkpatrick 1994, Biewener & Dial 1995). La resistencia a flexión y torsiones de un hueso son proporcionales al segundo momento de área y segundo momento polar de área, respectivamente (Swartz 1997), lo cuales son maximizados para una determinada área cortical, maximizando el diámetro externo y medular del hueso, y minimizando el ancho de la corteza ósea (Swartz et al. 1992). En consecuencia, y debido a que la longitud humeral no varía entre estas especies, *M. chiloensis* presenta una menor resistencia que *T. brasiliensis* a las imposiciones mecánicas sobre el húmero. Esto se refleja en que *M. chiloensis* presenta un segundo momento de área, el cual es una medida de la resistencia a flexiones y torsiones, significativamente menor al esperado para un microquiróptero de su masa (Iriarte-Díaz et al. resultados no publicados). Correlacionado con esto, se ha descrito diferencias en el peso relativo de los músculos responsables de la bajada del ala ("downstroke"). Específicamente, el músculo *Pectoralis profundus* de *T. brasiliensis* respresenta un 6,7 % de la masa muscular versus un 4,0 % en *M. chiloensis* (Olivares et al. 2000)¹. Además este murciélago presenta una menor va-

¹OLIVARES R, L VIDE LA & M CANALS (2000) Anatomía comparada de la musculatura del vuelo en murciélagos. XXI Congreso Chileno de Anatomía, Santiago, Chile.

riabilidad del diámetro y área cortical del húmero, lo que sugiere una restricción a su diseño.

Las proporciones de los segmentos patagiales difieren en ambas especies. *Tadarida brasiliensis* tiene una mayor proporción del dactilo + plagiopatagio y una mucha menor proporción del uropatagio, comparado con *M. chiloensis*. El gran uropatagio de esta última especie le permitiría rápidos cambios de dirección y el uso de esta membrana para capturar insectos en vuelo (Norberg 1994). Pero esta membrana incrementa la resistencia de la zona de la cola, aumentando el costo energético del vuelo (Norberg 1995).

Por otro lado, *T. brasiliensis*, con mayores carga alar y razón de aspecto (alas largas y angostas) tendría un vuelo económico y rápido. En otras latitudes a esta especie se le han registrado velocidades medias desde $6,0 \text{ m s}^{-1}$ (Hayward & Davies 1964) a $11,3 \text{ m s}^{-1}$ (Svodova & Choate 1987) lo que la sitúa como uno de los quirópteros más veloces (Norberg 1987). Su morfología y velocidad de vuelo le imponen una menor maniobrabilidad por lo que esta especie especialmente adaptada a vuelos largos en espacios abiertos o en altura.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Miriam Favi quien suministró el material con que se realizó este trabajo. Trabajo financiado por Proyecto FONDECYT 1000673 a M.C.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER RMCN (1981) Factors of safety in the structure of animals. *Scientific Program* 67: 109-130.
- BAAGØE HJ (1987) The Scandinavian bat fauna: adaptive wing morphology and free flight in the field. En: Fenton MB, P Racey & JMV Rayner (eds) *Recent advances in the study of bats*: 57-75. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- BIEWENER AA & K DIAL (1995) In vivo strain in the humerus of pigeons (*Columba livia*) during flight. *Journal of Morphology* 225: 61-75.
- BOZINOVIC F, LC CONTRERAS, M ROSENMAN & JC TORRES-MURA (1985) Bioenergética de *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 39-45.
- DE LA CUEVA H, MB FENTON, MBC HICKEY & RW BLAKE (1995) Energetic consequences of flight speeds of foraging red and hoary bats (*Lasiurus borealis* and *Lasiurus cinereus*; Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Experimental Biology* 198: 2245-2251.
- FINDLEY JS, EH STUDIER & DE WILSON (1972) Morphologic properties of bat wings. *Journal of Mammalogy* 53: 429-444.
- GANTZ A & DR MARTÍNEZ (2000) Orden Chiroptera. En: Muñoz A & J Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*: 53-65. Cea Ediciones, Valdivia, Chile.
- HAYWARD B & R DAVIS (1964) Flight speeds in western bats. *Journal of Mammalogy* 45: 236-242.
- HERTEL F & LT BALLANCE (1999) Wing ecomorphology of seabirds from Johnston atoll. *Condor* 101: 549-556.
- JAKSIC F (1996) *Ecología de los vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 266 pp.
- KENNEDY ML & TL BEST (1972) Flight speed of the grey bat *Myotis grisescens*. *American Midland Naturalist* 14: 23-49.
- KIRKPATRICK SJ (1994) Scale effects on the stresses and safety factors in the wing bones of birds and bats. *Journal of Experimental Biology* 190: 195-215.
- KOPKA T (1973) Beziehungen zwischen Flügelfläche und Körpergröße bei Chiropteren. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 185: 235-284.
- LAWLOR TE (1973) Aerodynamic characteristics of some neotropical bats. *Journal of Mammalogy* 35: 103-104.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana Zoología (Chile)* 40: 40-105.
- MCGOWAN C (1999) *A practical guide to vertebrate mechanics*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra. xiii+301 pp.
- MUÑOZ A & J YÁÑEZ (eds) (2000) *Mamíferos de Chile*. CEA ediciones, Valdivia, Chile. 464 pp.
- NORBERG RÅ (1981) Optimal flight speeds in birds when feeding young. *Journal of Animal Ecology* 50: 473-477.
- NORBERG UM (1987) Wing form and flight mode in bats. En: Fenton MB, P Racey & JMV Rayner (eds) *Recent advances in the study of bats*: 43-57. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- NORBERG UM (1994) Wing design, flight performance, and habitat use in bats. En: Wainwright PC & SM Reilly (eds) *Ecological morphology: integrative organismal biology*: 205-239. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- NORBERG UM (1995) How long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology* 9: 48-54.
- NORBERG UM (1996) Energetics of flight. En: Carey C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*: 199-249. Chapman & Hall, New York, New York.
- NORBERG UM, APBROOKE & WJ TREWHELLA (2000) Soaring and non-soaring bats of the family Pteropodidae (flying foxes, *Pteropus* spp.): wing morphology and flight performance. *Journal of Experimental Biology* 203: 651-664.
- NORBERG UM & JMV 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* 316: 335-427.
- NOWAK RM (1999) *Walker's mammals of the world*. Sixth edition. The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. li+1936 pp.

- PATTERSON A & JHARDIN (1969) Flight speeds of five species of vespertilionid bats. *Journal of Mammalogy* 50: 152-153.
- PEARSON OP (1948) Metabolism of small mammals, with remarks on the lower limit of mammalian size. *Science* 108: 44-44.
- RAYNER JMV (1979) A new approach to animal flight mechanics. *Journal of Experimental Biology* 80: 17-54.
- RAYNER JMV (1982) Avian flight energetics. *Annual Review of Physiology* 44: 109-119.
- SPEAR LB & DG AINLEY (1997) Flight behaviour of sea birds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis* 139: 221-233.
- SVOBODA PL & JR CHOATE (1987) Natural history of the Brazilian free-tailed bat in the San Luis Valley of Colorado. *Journal of Mammalogy* 68: 224-234.
- SWARTZ SM (1997) Allometric patterning in the limb skeleton of bats: implications for the mechanics and energetics of powered flight. *Journal of Morphology* 234: 277-294.
- SWARTZ SM, MB BENNETT & DR CARRIER (1992) Wing bone stresses in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight. *Nature* 359: 726-729.
- TUCKER VA (1973) Aerial and terrestrial locomotion: a comparison of energetics. En: Boho L, K Schmidt-Nielsen & SHP Maddrell (eds) *Comparative physiology*: 63-76. North Holland Publishing Company, Amsterdam, Holanda.
- VAUGHANTA (1978) *Mammalogy*. WB Saunders College Publishing, Philadelphia, Pennsylvania. 348 pp.
- WARRICK DR (1998) The turning- and linear-manuevering performance of birds: the cost of efficiency for coarsing insectivores. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1063-1079.
- WEBB PI, JA SEDGELEY & CFJ O'DONNELL (1998) Wing shape in New Zealand lesser short-tailed bats (*Mystacina tuberculata*). *Journal of Zoology (London)* 246: 462-465.

Editor Asociado: F. Bozinovic

Recibido el 26 de enero de 2001; aceptado el 16 de mayo de 2001