

Perspectivas sobre el origen y la filogenia de los murciélagos

José Williams Torres Flores y Luis Manuel Guevara Chumacero.
Depto. de Biología, División de CBS. UAM-I.
E-mail: bravadotf@yahoo.com.mx, lmgc1@yahoo.com.

Recibido: 03 de mayo de 2010.
Aceptado: 30 de junio de 2010.

Abstract

The origin and phylogenetic relationships of bats have been much discussed by researchers over recent decades, disputes have generated interesting hypotheses. We analyze and discuss some of these approach.

Key words: bats, phylogenetic relationships.

Resumen

El origen y las relaciones filogenéticas de los murciélagos han sido muy discutidas por los investigadores a lo largo de las últimas décadas, y las controversias han generado interesantes hipótesis. En este trabajo analizamos y discutimos algunas de estas propuestas.

Palabras clave: murciélagos, filogenia.

Los murciélagos (Orden Chiroptera, del griego *kyros*=mano y *ptera*=ala) constituyen el segundo orden de mamíferos en cuanto a número de especies se refiere, sólo superados por los roedores. Ellos constituyen uno de los grupos más peculiares e interesantes, debido a que son los únicos mamíferos capaces de volar, concentrando sus actividades en la noche o en las horas crepusculares. Esto último ha sido posible gracias al desarrollo de un sistema de ecolocalización que les permite orientarse incluso en la más completa oscuridad.

La taxonomía actual no solo busca clasificar a los organismos con base en sus características morfológicas, ecológicas, moleculares, entre otras, sino también busca que esta ordenación refleje la filogenia de las especies y así determinar su historia evolutiva. La evolución y clasificación de los quirópteros ha sido un tema de gran interés debido a que este grupo posee una enorme riqueza de especies, una

gran diversidad ecológica y una distribución cosmopolita. Inicialmente los murciélagos fueron clasificados taxonómicamente con base en sus características morfológicas más evidentes. No obstante el desarrollo de diversos métodos en las últimas décadas, tales como los análisis de diferencias en su constitución proteica, métodos inmunológicos, análisis de diferencias cromosómicas, secuenciación del ADN para algunos marcadores moleculares, datos de hibridación del ADN y microsatélites, han permitido complementar y cotejar diferentes conjuntos de datos moleculares con los morfológicos.

Esto ha resultado en la obtención de un gran número de propuestas filogenéticas (en algunos casos muy disímiles) a diferentes niveles taxonómicos, lo cual ha originado la formulación de diversas hipótesis para explicarlas. A pesar de ello, estos métodos han permitido un enorme avance para desentrañar el origen y posterior evolución de los quirópteros, aunque aún existen diversas incógnitas en varios grupos.

¿Origen monofilético o difilético?

El orden Chiroptera está conformado por dos subórdenes de murciélagos: Microchiroptera y Megachiroptera. El primero está constituido principalmente por especies insectívoras, aunque otras se han adaptado a otras dietas (por ejemplo, el murciélago vampiro —*Desmodus rotundus*— que se alimenta de sangre), siendo la mayoría de tamaño pequeño y con un sistema de ecolocalización basado en sonidos producidos en la laringe. El segundo grupo, está constituido por los llamados “zorros voladores” cuyas especies son de mucho mayor tamaño, siendo exclusivamente frugívoros y nectarívoros-polinívoros. A diferencia de los microquirópteros estos carecen de un sistema de ecolocalización, con excepción del murciélago de la fruta *Rousettus aegyptiacus* cuyo sistema se basa en sonidos producidos por la lengua, aunque no es tan avanzado y complejo.

Tradicionalmente se ha considerado a los quirópteros como un grupo monofilético, esto es, que proviene de un ancestro común, probablemente de un mamífero insectívoro arborícola de hábitos nocturnos caracterizados por producir ultrasonidos como mecanismo de comunicación. Las primeras comparaciones morfológicas entre las especies de murciélagos revelaban un aparentemente claro y evidente origen monofilético. Sin embargo, varios autores como Jones y Genoways (1970) cuestionaron dicho origen a partir de estudios morfológicos que evidenciaban una relación más estrecha de los megaquirópteros con los primates y dermópteros (ejemplo, colugos) que con los microquirópteros. Esto implicaría un caso notable de paralelismo entre los mega y microquirópteros, por lo menos en cuanto a la capacidad de vuelo se refiere; lo cual no sería algo único ya que entre los mamíferos se han presentado otros casos como entre los pinnípedos (e.g. focas) y cetáceos (e.g. delfines) cuyas extremidades se modificaron para la natación. Esta nueva hipótesis estimuló el desarrollo de nuevas investigaciones sobre el tema.

A pesar de que la mayoría de los análisis han apoyado un origen monofilético, estos han enfrentado varias críticas. En una revisión retrospectiva, Jones *et al.* (2002) mencionan que la mayoría de los estudios cladísticos que han apoyado la monofilia han usado caracteres morfológicos que pueden ser “engañosos” para resolver las relaciones, puesto que muchos de ellos están altamente correlacionados con el vuelo. Por esta razón, Pettigrew *et al.* (1989) propusieron el uso de otros caracteres, sobre todo aquellos que relacionan a los megaquirópteros con los primates, principalmente de la estructura cerebral y el sistema ocular, los cuales se ha visto que son muy similares entre estos dos grupos que, en apariencia, son muy diferentes morfológicamente.

Una segunda crítica ha sido que, de acuerdo a Hutcheon *et al.* (1998), la mayoría de los estudios filogenéticos a nivel molecular aunque han apoyado la monofilia, tienen un poder muy bajo para resolver estos aspectos, ya que comparados con otros mamíferos los megaquirópteros y microquirópteros poseen una mayor proporción de adenina y timina en su ADN con lo cual se sesgan los resultados, subestimando las diferencias entre subórdenes y dando así un apoyo artificial a la monofilia. No obstante, otros estudios como el de Porter *et al.* (1996), han mostrado que esta tendencia no afecta significativamente las hipótesis de la monofilia. Con el fin de compensar esta tendencia, se han realizado es-

tudios de hibridización de ADN (Kirsch, 1996) que también apoyan el origen monofilético.

Sin embargo, hacia los últimos años, otros trabajos han demostrado que el origen monofilético ha resultado significativamente más bajo que el difilético (descendiente de dos líneas ancestrales). En este sentido, Teeling *et al.* (2005), sustentaron que la rama representativa del suborden Megachiroptera divergió posteriormente a la formación del linaje de *Icaronycteris index*, el murciélago más antiguo conocido que proliferó durante el periodo Eoceno (hace entre 50 y 53 m.a.), proponiendo que los megaquirópteros y microquirópteros evolucionaron a partir de dos diferentes grupos ancestrales de mamíferos no voladores (origen difilético). Aunado a esto, Pettigrew *et al.* (1986) señalaron que un grupo de murciélagos microquirópteros, los rinolofosideos o murciélagos de nariz foliada de Europa (Familias Rhinolophidae e Hipposideridae) están más directamente emparentados con los macroquirópteros. Esta relación ha sido una sorpresa y no está todavía plenamente aceptada por la comunidad científica, ya que implica que la ecolocación y no la capacidad de volar es la que ha surgido al menos en dos ocasiones durante la evolución de los murciélagos.

Relaciones filogenéticas: estudios macro y microevolutivos

Dilucidar las relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos de murciélagos e incluso entre especies no ha sido tarea fácil, mas aún si tomamos en cuenta que la mayoría de los estudios se han enfocado en las relaciones interespecíficas en la familia Phyllostomidae, (murciélagos con hoja nasal restringidos al continente americano) la más diversa en la región neotropical, relegando a segundo término a las restantes familias (Jones *et al.*, 2002). Esto se ha debido principalmente a que los filostómidos han llamado la atención de una gran cantidad de investigadores por la gran diversidad morfológica, alimentaria, conductual y reproductiva que exhiben, así como por la ocupación de diferentes nichos, representando un grupo ideal para análisis filogenéticos y descubrimiento de patrones evolutivos. De hecho, en esta familia se han realizado hipótesis filogenéticas basadas la relación entre la morfología y la dieta asumiendo, con cierta evidencia, que las diferencias morfológicas a nivel de la estructura craneal y dentaria están íntimamente ligadas a la repartición de los recursos.

La necesidad de analizar conjuntamente tanto la in-

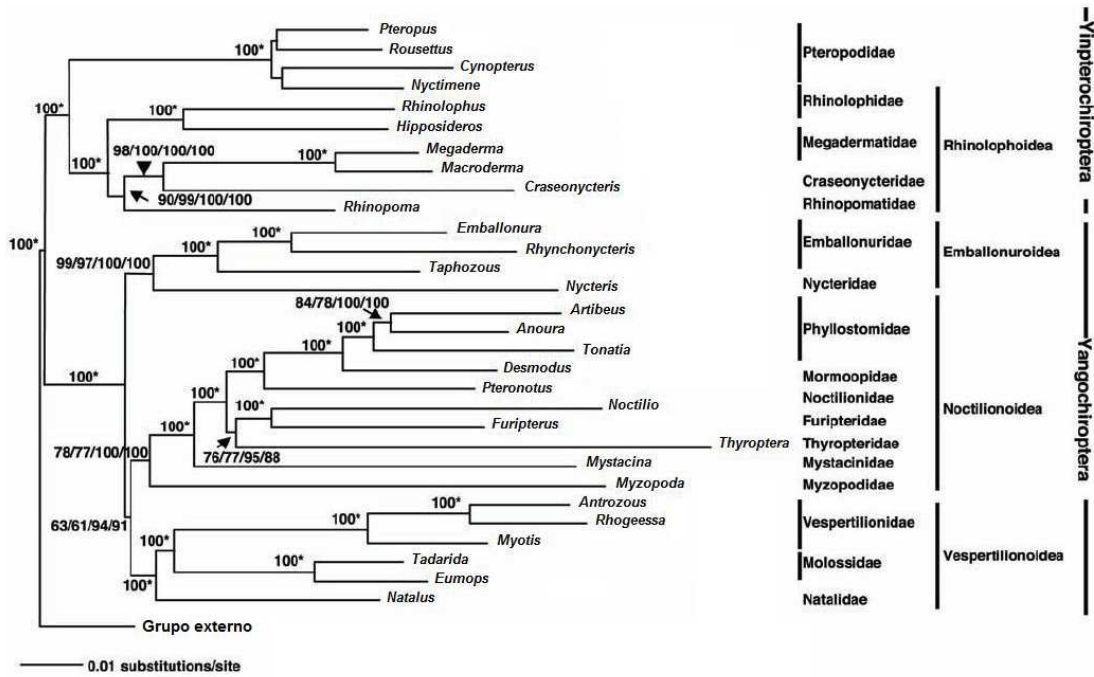


Figura 1. Cladograma de diferentes géneros de murciélagos. A la derecha se indican las familias, superfamilias y subórdenes. Los números ubicados arriba de las ramas corresponden a los valores de soporte de Bootstrap.

formación que surge de la genética como de la morfología, ha dado interesantes resultados, y con base en esto se ha propuesto el siguiente panorama: la división en dos Subórdenes, que en vez de denominarse Mega y Microchiroptera, se conocen como Yinpterochiroptera y Yangochiroptera, los cuales se distinguen morfológicamente con base en diferencias en los maxilares. En este caso, el nuevo suborden Yinpterochiroptera incluye a la familia Pteropodidae (zorros voladores) y algunas familias de Microchiroptera: Rhinolophidae (murciélagos de herradura), Megadermatidae (falsos vampiros), Rhinopomatidae (murciélagos cola de ratón) y Craseonycteridae (murciélagos hocico de cerdo). El otro suborden (Yangochiroptera) incluye al grueso de los microquirópteros. A nivel molecular, Teeling *et al.* (2005) encontraron altos valores de soporte de las ramas (*bootstrap*) empleando análisis filogenéticos de Máxima Verosimilitud (probabilidad de los datos dado un modelo evolutivo) para apoyar la separación de estos dos subórdenes (Fig. 1). Sin embargo, esta parafilia (grupo que incluye a la especie ancestral y sólo a algunos de sus descendientes) de los microquirópteros es controvertida debido a que si se acepta esta nueva clasificación implicaría cambios en las hipótesis sobre el origen del sistema de ecolocaliza-

ción de los murciélagos. No se apoyaría un simple origen de la ecolocalización laríngeal, sino que se propondrían dos explicaciones alternativas: 1) que éste habría evolucionado dos veces en el orden Chiroptera, una vez en el suborden Yangochiroptera y otra en los microquirópteros ubicados en el suborden Yinpterochiroptera; 2) que la ecolocalización laríngeal tuvo un origen único en el orden Chiroptera y se perdió posteriormente en la familia Pteropodidae, quienes no lo presentan.

Por otra parte, una buena herramienta para resumir y establecer si hay concordancia entre los diferentes estudios comparativos y en el establecimiento de relaciones evolutivas a nivel macroevolutivo, ha sido el uso de agrupaciones filogenéticas obtenidos a partir de un conjunto diverso de caracteres (“superárboles”, Jones *et al.*, 2002). La formación de “superárboles” puede permitir la identificación de congruencias taxonómicas y los grupos que ocasionan conflictos para llegar a un consenso evolutivo acerca de los diferentes taxa. No obstante, la información que pueden proporcionar es limitada y conservadora, ya que presenta el problema de sesgo (grupos taxonómicos más estudiados que otros) y congruencia (diferentes criterios en la elección de los caracte-

teres utilizados para la formación de filogenias) entre los conjuntos de datos bajo análisis.

A nivel microevolutivo se han desarrollado estudios muy valiosos. El uso de microsatélites “secuencias de ADN en las que un fragmento —cuyo tamaño va desde uno hasta seis nucleótidos— se repite de manera consecutiva” han servido para contestar preguntas relacionadas con parentesco y paternidad, estructura social y genética poblacional. Recientemente Ortega y Maldonado (2007), analizaron los datos de 113 microsatélites publicados para 12 especies de murciélagos que presentaron un intervalo de 5 a 14 microsatélites por especie (Fig. 2) y los usaron para caracterizar la estructura microsatelital con base en su tamaño (número de bases), diversidad de alelos (una de las formas alternativas que puede tener un gen), entre otros. Los resultados indicaron que el tamaño del microsatélite es un factor importante en la tasa de mutación, apoyando la idea de que entre más grande sea el microsatélite mayores serán las diferencias en el número de alelos, lo que trae como consecuencia un alto polimorfismo. Además, la dispersión de los alelos se mostró particularmente alta en la única especie de megaquiróptero estudiada (*C. sphinx*), mientras que para algunas especies de microquirópteros como *Myotis myotis* no se encontraron valores tan altos, por lo que es posible que estas características particulares permitan diferenciar ambos grupos.

A este mismo nivel, es decir, dentro del propio nivel de especie, la estimación de patrones genéticos intra-específicos y la distribución geográfica de dichos patrones han dado origen a la filogeografía. Esta rama de la ciencia se basa en la interacción de la estructura genética de las poblaciones (procesos demográficos); las relaciones genealógicas y la dinámica de los procesos de la tierra (geológicos y climáticos). Recientemente, se han elaborado diferentes estudios que explican los factores históricos que han propiciado la distribución geográfica de las especies de murciélagos. Por ejemplo, Guevara-Chumacero *et al.* (2010), con base en la región control del ADN mitocondrial, estudiaron la filogeografía del murciélago de espalda desnuda, *Pteronotus davyi*, quien en México presenta un área de distribución que abarca las vertientes del Pacífico y del Golfo de México con unión en el Istmo de Tehuantepec, hasta la Península de Yucatán. Los autores identificaron un amplio efecto de los distintos pulsos climáticos del Pleistoceno en la historia filogeográfica de la especie, comprobando la presencia de refugios pleistocénicos y pos-

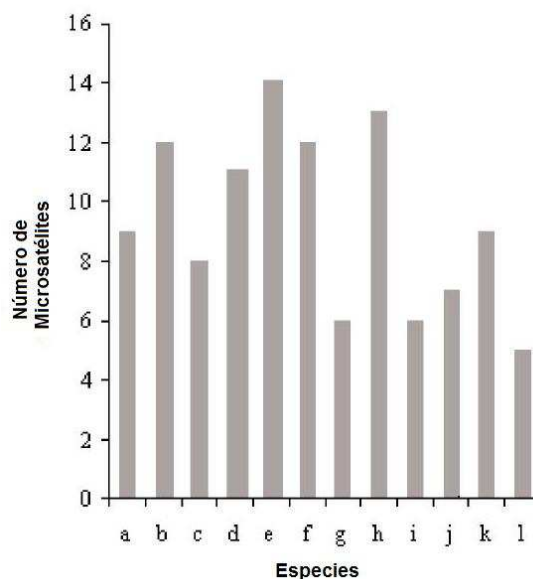


Figura 2. Rango del número de microsatélites desarrollados para doce especies de murciélagos: *Cynopterus sphinx* (a), *Saccopteryx bilineata* (b), *Rhinolopus ferrumequinum* (c), *Thyroptera tricolor* (d), *Artibeus jamaicensis* (e), *Nyctalus noctula* (f), *Plecotus auritus* (g), *Myotis myotis* (h), *Hipossideros turpis* (i), *Tonatia silvicola* (j), *Eptesicus fuscus* (k), *Miniopterus schreibersii* (l).

teriores procesos de expansión (Fig. 3), aislamiento y/o fragmentación que propiciaron una estructuración genética entre regiones geográficas del Pacífico/Golfo y Sureste, teniendo al Istmo de Tehuantepec como barrera geográfica entre ellas.

Como hemos observado a lo largo de este escrito, existe un buen número de incógnitas y controversias acerca del origen y la filogenia de los murciélagos. Para su resolución es necesario establecer qué caracteres pueden tener mayor peso o determinar cuáles son los más adecuados para la realización de las comparaciones. Desafortunadamente en la sistemática de los quirópteros existen todavía muchos huecos, ya que las relaciones evolutivas de muchas especies no han sido formalmente investigadas. Ante esta situación, resulta necesaria la utilización de otro tipo de datos complementarios a los que tradicionalmente se han manejado que puedan apoyar más las hipótesis planteadas. Datos ecológicos (hábitos alimentarios, patrones de ecología, entre otros), etológicos (conducta de apareamiento y social, territorialidad) y fisiológicos (tolerancias ambientales, mecanismos neuro-hormonales,

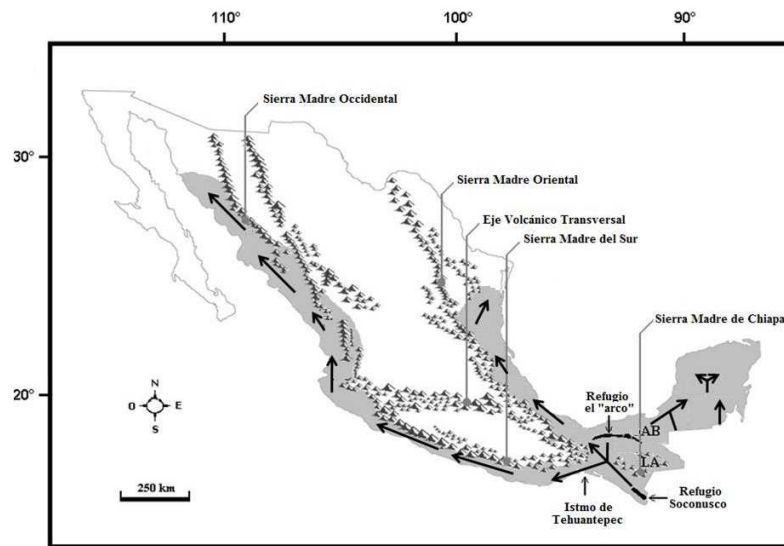


Figura 3. Posibles refugios pleistocénicos utilizados por *P. davyi*. Con flechas se indican las posibles rutas de expansión y diversificación que siguió la especie, posterior a las glaciaciones del Pleistoceno. En gris se indica su distribución geográfica.

tasas metabólicas, por mencionar algunos) son necesarios. Está claro que en el futuro las líneas de investigación estarán enfocadas a una comparación de diferentes conjuntos de caracteres que permitan comprender mejor las relaciones filogenéticas y los patrones de cambio en este diverso e interesante orden de mamíferos.

Bibliografía

1. Guevara-Chumacero, L. M., López-Wilchis, R., Flores Pedroche, F., Juste Ballesta, J., Ibáñez Ulargui, C. y Barriga-Sosa, I. D. L. A. 2010. Phylogeographic patterns of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) in Mexico, based on the mitochondrial DNA Control Region. *J. Mamm.*, 91:220-232.
2. Hutcheon, J. M., Kirsh, J. A. W. y Pettigrew, J. D. 1998. Base-compositional biases and the bat problem. III. The question of microchiropteran monophyly. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B.* 353: 607-617.
3. Jones, J. K. y Genoways, H. H. 1970. Chiroptera systematics. About bats: a chiropteran symposium. Southern Methodist Univ. Press., Dallas, Texas, Pp. 3-21.
4. Jones, K. E., A. Purvis, A. MacLarnon, O. R. P. Binida-Emmons y N. B. Simmons. 2002. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biol. Rev.*, 77:223-259.
5. Kirsch, J. A. W. 1996. Bats are monophyletic; megabats are monophyletic; but are microbats also? *Bat Res. News*, 36:78.
6. Ortega, J. y Maldonado, J. E. 2007. Caracterización y evolución de microsátelites en murciélagos (Orden Chiroptera). Tópicos en Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de Mamíferos. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pp. 71-79.
7. Pettigrew, J. D. 1986. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science*, 231:1304-1306.
8. Pettigrew, J. D., Jamieson, B. G. M., Robson, S. K., Hall, L. S., McAnally, K. I. y Cooper, H. M. 1989. Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates (Mammalia: Chiroptera and Primates). *Phil. Trans. Roy. Soc. London B.*, 325:489-559.
9. Porter, C. A., Goodman, M. y Stanhope, M. J. 1996. Evidence on mammalian phylogeny from sequences of exon 28 of the von Willebrand Factor gene. *Mol. Phy. Evo.*, 5:89-101.
10. Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S. J. y Murphy, W. J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307:580-584.