



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DE LOS MURCIÉLAGOS
DEL GÉNERO *Micronycteris* Gray, 1982 (CHIROPTERA:
PHYLLOSTOMIDAE) EN COLOMBIA**

Darwin Manuel Morales-Martínez

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Area curricular de Biología, Instituto de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia

2017

**TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DE LOS MURCIÉLAGOS
DEL GÉNERO *Micronycteris* Gray, 1982 (CHIROPTERA:
PHYLLOSTOMIDAE) EN COLOMBIA**

Darwin Manuel Morales Martínez

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias-Biología

Director:

Doctor Hugo Fernando López Arévalo D.C.; M.Sc.

Codirector:

Mario Alfonso Vargas Ramírez PhD.

Grupos de Investigación:

Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

Grupo Biodiversidad y Conservación Genética

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Área curricular de Biología

Bogotá, Colombia

2017

A la gente que me acompaña en la vida

Agradecimientos

A los curadores de las colecciones visitadas: Hugo López-Arévalo (ICN), Claudia Medina (IAVH), Oscar Murillo (UV), Hernando Valencia y Pilar Rivas (MHNUC), Sergio Solari (CTUA), Fernando Sarmiento (MLS), Danny Zurc (CSJ) y Santiago Burneo y María Alejandra Camacho (QCAZ), por permitirme el acceso a las colecciones a su cargo y dar todas las facilidades para realizar la revisión de los especímenes.

A las personas que apoyaron mis estadías en las visitas a las colecciones mencionadas: Familias Rendón-Mera y Ramírez-Chaves en Popayán; Familia Ruiz-Martínez en Cali y Martínez-Pérez en Medellín.

Andrés F. Suarez-Castro, Diego R. Gutiérrez, Miguel E. Rodríguez-Posada, Catalina Cárdenas, Catherine Mora y Camilo Fernández Rodríguez aportaron tejidos que permitieron realizar los análisis moleculares.

A Miguel E. Rodríguez-Posada y Catalina Cárdenas González, por acompañarme durante todo el proceso del desarrollo de mi maestría y en especial por las continuas charlas que enriquecieron mi trabajo y mi desarrollo profesional.

A Mario Alfonso Vargas por la guiarme durante todo mi aprendizaje en las técnicas de laboratorio y todo el bagaje conceptual.

A Hugo Fernando López Arévalo por su apoyo incondicional durante mi pregrado y posgrado siendo un ejemplo directo como persona y profesional, acudiendo en los momentos oportunos para incentivar seguir en la producción académica.

Al Grupo en conservación y manejo de vida silvestre por gestionar los recursos recibidos durante el desarrollo de mi tesis, y en especial al profesor Pedro Sánchez-Palomino quién me ha apoyado durante el proceso de preparación, administración y culminación de las convocatorias.

A la división de investigación de la Sede Bogotá (DIB) que bajo la “Convocatoria Nacional de proyectos para el Fortalecimiento de la Investigación, la Creación y la Innovación de la Universidad Nacional de Colombia 2016-2018” financió el proyecto número 37600 el cual incluye parte del desarrollo de este proyecto.

Resumen

La aplicación de conceptos genético y filogenético de especie ha aumentado el número de especies reconocidas actualmente. Recientes estudios en la sistemática molecular del género *Micronycteris* reúnen once especies agrupadas en cuatro subgéneros *Leuconycteris*, *Micronycteris*, *Schizonycteris*, y *Xenonectes*, y evidencia de que especies como *Micronycteris minuta* y *Micronycteris megalotis* son polifiléticas con tres clados para cada una con distribuciones geográficas alopátricas. Colombia está en la zona de contacto entre los clados propuestos para *M. minuta* y *M. megalotis*, sin embargo, ningún espécimen del país había sido incluido en dichos análisis, esto junto a la escasa información morfológica de cada clado dificulta la identificación de los especímenes colombianos, así como hace incierta sus relaciones filogenéticas. En este trabajo se hizo una separación “a priori” de grupos morfológicos basados en caracteres y el tamaño de los individuos, posteriormente fueron corroborados a través de un análisis de sistemática molecular. Incluimos secuencias de un gen nuclear (Fbg 7) y un gen mitocondrial (Cyt B) de individuos de las cinco especies de *Micronycteris* reportadas para Colombia. Se realizaron análisis de máxima verosimilitud y Bayesianos para cada gen separado y un análisis pareado. Se evaluaron cuatro conceptos de especie para realizar una delimitación robusta de las especies. Con base a dichos análisis solo se soportan cinco de las once especies descritas para el género de las cuales cuatro están presentes en Colombia. Teorías como los refugios del Pleistoceno pueden explicar la amplia variación genética y morfológica encontrada, sin embargo, corroborar dichas premisas requieren de la aplicación de un número mayor de individuos con una mayor cobertura geográfica.

Palabras clave: sistemática, taxonomía, concepto de especie, DNA secuencias, Neotrópico

Abstract

The use of phylogenetic and genetic concepts of species was increase the number of actual recognized species. Recent studies in the molecular sistematic of genus *Micronycteris* included eleven species in four subgenus *Leuconycteris*, *Micronycteris*, *Schizonycteris*, and *Xenonecte* and show evidence that species like *Micronycteris minuta* and *Micronycteris megalotis* are polyphyletic with three clades and allopatric distributions. Colombia is on the contact zone between the proposed clades for *M. minuta* y *M. megalotis*, although any Colombian specimen are including in the analyses. Besides the scares morphological information for each clade difficult the identification of Colombian specimens, and makes uncertain its phylogenetic relationships. In this study a separation of “a priori” morphologic groups was made from morphologic characters and size of the individuals, later this groups were assessed through molecular analyses. Sequences of the five species of *Micronycteris* report from Colombia of a nuclear gen (Fbg-7) and a mitochondrial gen (Cyt B) were included. A Maximum likelihood and Bayesian analyses were made for each gen and a joined analysis. Four concepts were assessed for the species delimitation. Based in all analysis only five of the eleven species described in the genus, and four are present in Colombia. Theories like Pleistocene refuges could explain the wide genetic and morphologic variation, although the assessing of this hypothesis requires of a high number of specimens and a wide geographic coverture.

Key words: systematic, taxonomic, specie concept, DNA sequences, Neotropic

Contenido

	Pág.
1. Introducción	1
2. Artículo 1.....	3
3. Discusión final.....	139
4. Conclusiones.....	146
5. Bibliografía	147

1. Introducción

Se considera que la diversidad en cuanto a número de especies de mamíferos y sus relaciones filogenéticas son bien conocidas, sin embargo, se estima que entre de 200 y 300 especies son descritas cada década, particularmente en grupos de pequeños mamíferos como roedores y murciélagos y en zonas del neotrópico donde se estima que tres cuartos de las especies aún están por descubrir (Patterson 2000; Reeder et al. 2007). En la actualidad el creciente número de especies descritas es atribuido a expediciones a sitios poco explorados (Reeder et al. 2007) y la aplicación de conceptos de especies como el concepto genético o el concepto filogenético (Cracraft 1983; de Queiroz 1998; Reeder et al. 2007), estos últimos criticados fuertemente por ser una de las causas de la inflación en el número de especies en muchos casos injustificada ya que por sí solos no ofrecen suficiente evidencia para hacerlo (Zachos et al. 2012; Zachos y Lovari 2013; Zachos 2014).

Los murciélagos de la familia Phyllostomidae son uno de los grupos de mamíferos con un mayor incremento de especies descritas por la realización de análisis morfológicos detallados (ej. *Vampyrodes*, Velazco y Simmons 2011; *Platyrrhinus*, Velazco 2005; Velazco et al. 2010; Velazco y Lim 2014; *Vampyressa*, Tavares et al. 2014; *Lonchorhina*, Mantilla-Meluk y Montenegro 2016; *Sturnira* Molinari et al. 2017) y la inclusión de técnicas de sistemática molecular (ej. *Artibeus*, Larsen et al. 2007, 2010; *Micronycteris*, Porter et al. 2007, Larsen et al. 2011, Siles et al. 2013; *Sturnira*, Velazco y Patterson 2013; Molinari et al. 2017). Estas propuestas dan cuenta que la diversidad de especies en la familia sigue subestimada, y en géneros como *Micronycteris* la aplicación de criterios genéticos o filogenéticos de especies sin comparaciones morfológicas profundas infieren clados que posiblemente puedan corresponder a nuevas especies, pero no han sido apropiadamente descritos (Porter et al. 2007).

La primera revisión del género fue realizada por Andersen (1906) donde se incluyen cuatro especies (*Micronycteris megalotis*, *Micronycteris microtis*, *Micronycteris minuta* y *Micronycteris hirsuta*). Posteriormente Sanborn (1949) amplía la revisión realizada por Andersen en el cual incluye diez especies dentro de seis subgéneros: *Micronycteris* con tres especies (*M. (Micronycteris) megalotis*, *M. (Micronycteris) minuta* y *M. (Micronycteris) schmidtorum*); *Xenonectes* con una especie (*M. (Xenonectes) hirsuta*); *Lampronycteris* con una especie (*M. (Lampronycteris) platyceps*); *Neonycteris* con una especie (*M. (Neonycteris) pusilla*); *Trinicterys* con una especie (*M. (Trinicterys) nicefori*); y *Glyphonycteris* con tres especies (*M. (Glyphonycteris) behni*, *M. (Glyphonycteris) sylvestris* y *M. (Glyphonycteris) brachyotis*), agrupándolos por poseer premolares no reducidos, y argumentando que no existían diferencias lo suficientemente contrastantes como para agruparlos en géneros independientes. Posterior a ello no fue hasta el trabajo de Simmons (1996) donde se establece una hipótesis filogenética morfológica de la mayoría de las especies del género, (incluyendo los subgéneros propuestos por Sanborn [1949]) y se haya una correspondencia de dos grupos de especies, el primero compuesto por los subgéneros *Lampronycteris*, *Trinicterys*, *Neonycteris* y *Glyphonycteris*, y un segundo grupo compuesto por cinco especies del subgénero *Micronycteris* (*M. megalotis*, *M. microtis*, *M. hirsuta*, *M. schmidtorum*, *M. minuta* y *M. sanborni*; [incluyendo *Xenonectes* dentro de *Micronycteris*]).

La inclusión de nuevos caracteres morfológicos (Wetterer et al. 2000) y de análisis moleculares (Baker et al. 2003) corroboraron que los subgéneros *Glyphonycteris*, *Trinicterys*, *Lampronycteris* y *Neonycteris* incluidos por Sanborn (1949) y Simmons (1996) no conformaban un grupo monofilético con *Micronycteris*, aportando evidencia lo suficientemente contrastante para considerar estos subgéneros como géneros separados; entre ellos el género *Micronycteris sensu stricto* conformado por seis especies (*M. megalotis*, *M. microtis*, *M. hirsuta*, *M. schmidtorum*, *M. minuta* y *M. sanborni*).

Posterior a dichos análisis se han realizado descripciones de especies nuevas a partir de revisiones morfológicas para Guyana Francesa (*M. brosetti*, Simmons y Voss 1998) Perú (*M. matses*, Simmons et al. 2002) y Ecuador (*M. giovanniae*, Fonseca et al. 2007), y se han realizado estudios comparativos que determinan los límites morfológicos entre pares de especies morfológicamente similares (*M. homezi*/*M. Minuta*, Ochoa y Sánchez 2005; *M. sanborni*/*M. minuta*, Feijó et al. 2015; *M. megalotis*/*M. microtis*, Martins et al. 2014).

Porter et al. (2007) plantean una nueva hipótesis filogenética a través de datos moleculares de un fragmento de un gen nuclear (intron 7 de fibrinogen B beta polipeptido) y un gen mitocondrial (Citocromo B) incluyendo ocho especies dentro de cuatro subgéneros, dos de ellos nuevos: *Leuconycteris* (*M. broseti*), *Micronycteris* (*M. megalotis*, *M. microtis*, *M. matses* y *M. giovanniae*), *Schizonycteris* (*M. minuta* y *M. schmidtorum*), y *Xenonectes* (*M. hirsuta*), esta hipótesis ha sido corroborada por estudios posteriores que incluyen la descripción de dos especies bajo el concepto filogenético de especie: *M. buriri* dentro del subgénero *Micronycteris* (Larsen et al. 2011) y *M. yatesi* dentro del subgénero *Schizonycteris*; y la inclusión de *M. sanborni* dentro del subgénero *Schizonycteris* (Siles et al. 2013).

El género a la fecha tiene una distribución neotropical y presenta once especies reconocidas, cinco de amplia distribución: *Micronycteris hirsuta* (W. Peters, 1869); *Micronycteris megalotis* (Gray, 1842); *Micronycteris microtis* Miller, 1898; *Micronycteris minuta* (P. Gervais, 1856); y *Micronycteris schmidtorum* (Sanborn, 1935); dos especies de distribución principalmente amazónica: *Micronycteris broseti*; Simmons y Voss 1998 y *Micronycteris sanborni* Simmons, 1996; y cuatro especies de distribución restringida *Micronycteris buriri*, Larsen et al. 2011, a la isla de Trinidad; *Micronycteris giovanniae*, Fonseca et al. 2007, del occidente de Ecuador ; *Micronycteris matses*, Simmons, Voss, y Fleck, 2002, de la Amazonía ecuatoriana; y *Micronycteris yatesi*, Siles et al. 2013 para el oriente de Bolivia. Sin embargo, a pesar de que los análisis moleculares en los últimos diez años han aportado evidencia que respalda la descripción de las especies de distribución restringida (*M. yatesi*, *M. buriri*, *M. matses*, *M. giovanniae*, *M. broseti*) también muestran que la diversidad del género puede estar aún subestimada. Especies de amplia distribución como *M. megalotis* y *M. minuta* no son monofileticas y hay evidencia de la existencia de por lo menos tres clados distintos para cada una (Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013), los cuales hipotéticamente pueden presentar distribuciones alopátricas. Adicionalmente, especies como *M. microtis* y *M. schmidtorum* presentan inconsistencias en la ubicación filogenética, especialmente debido a que no se hace explícito la corroboración de identificaciones de especímenes voucher incluidos en dichos análisis, siendo las identificaciones de un mismo espécimen contradictorias y no concluyentes entre las filogenias propuestas (ver especímenes en Porter et al. 2007; Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013).

Para *M. minuta* las distribuciones geográficas de los clados indican: un clado para Guyana cuya distribución podría abarcar toda la región Guayanesa, un clado para el oriente de Ecuador que podría incluir la región amazónica y un clado para el occidente de Ecuador que podría representar una distribución sobre el Chocó biogeográfico (Fig. 1). Para *M. megalotis* se presenta: Un clado para Panamá y el norte de Venezuela que podría tener una distribución desde el norte de Venezuela por todo el enclave seco pericaribeño hasta Centro América, un clado para el occidente de Ecuador que podría distribuirse en la región del Chocó biogeográficos y un clado para Guyana que podría distribuirse en toda la región Guayanesa (Fig. 1).

En Colombia se han reportado cinco de las once especies de *Micronycteris*: *M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. microtis*, *M. minuta* y *M. schmidtorum* (Solari et al. 2013) todas estas presumiblemente de amplia distribución, sin embargo, se estima que otras especies potencialmente pueden estar en el país (*M. brosetti*, *M. matses*, Mantilla-Meluk 2009). Debido a su ubicación geográfica Colombia representa un punto central en el estudio de *Micronycteris*. Por un lado, puede tener representación de cada uno de los clados propuestos para *M. minuta* y *M. megalotis*, y además puede aportar evidencia para el reconocimiento y relaciones filogenéticas de especies incongruentes filogenéticamente como *M. microtis* y *M. schmidtorum*.

Geográficamente, Colombia presenta un complejo panorama debido a su ubicación y sus influencias biogeográficas. Particularmente para mamíferos de tierras bajas la cordillera de los Andes divide dos zonas biogeográficas la zona trans-Andina y la zona cis-Andina. Estas dos zonas presentan patrones en la diversificación de mamíferos incluyendo especies distintas para cada zona biogeográfica (ej. *Alouatta* y *Marmosa*, Cortés-Ortiz et al. 2003, Jansa y Voss 2009, Patterson et al. 2012) incluyendo murciélagos de varios géneros (ej. *Artibeus*, *Dermanura*, *Platyrrhinus*, *Sturnira*, Larsen et al. 2007; Hoffer et al. 2008; Velazco y Patterson 2008; Solari et al. 2009; Velazco y Patterson 2013), generalmente asociado a una fragmentación de sus áreas de distribución por el levantamiento de los Andes. Dicho patrón presumiblemente es el mismo patrón que podría estar ocurriendo en especies como *M. megalotis* y *M. minuta* generando los patrones de distribución inferidos a partir de evidencia molecular (Porter et al. 2007; Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013). En cuanto a la zona trans-Andina en Colombia, además de encontrarse regiones como el Chocó biogeográfico reconocido por diversidad y su endemismo en murciélagos (Mantilla-Meluk

y Jiménez-Ortega 2006) se encuentran valles interandinos sobre los ríos Patía, Cauca y Magdalena entre los tres ramales de la Cordillera de los Andes los cuales ecológicamente pueden ser secos (ej. El Valle del Patía, El Alto Magdalena, El Cañón de Chicamocha, El Valle del Dagua) o húmedos como el Magdalena Medio (Hernández-Camacho et al. 1992). Estos valles interandinos tienen consecuencias en la morfología de los murciélagos puesto que se ha encontrado que para algunas especies además de una variación morfológica en el tamaño de los individuos en relación trans-cis Andina, cada valle interandino puede variar independientemente como en el caso de los murciélagos del género *Phyllostomus* y *Glossophaga longirostris* (Webster 1993; Rodríguez-Posada y Sánchez-Palomino 2009). Finalmente, la zona cis andina, presenta tres regiones naturales con características fisionómicas distintas, hacia el norte se presentan extensas formaciones de sabanas inundables y de tierra firme y bosques de galería sobre el curso de los ríos, hacia el sur se hallan formaciones del escudo Guayanés que se extienden a modo de islas rocosas sobre la parte norte de la Amazonía y cuya importancia recae en sus endemismos tanto en mamíferos como en murciélagos (Lim y Tavares 2012); finalmente se encuentra hacia el sur de las formaciones Guyanesas extensiones de bosques Amazónicos con una alta diversidad de murciélagos (Voss y Emmons 1996).

Colombia a la fecha no cuenta con estudios que ilustren los límites morfológicos entre las especies del género siendo varias de ellas de difícil identificación con claves (ej. *M. microtis*/*M. megalotis*; *M. minuta*/*M. sanborni*; *M. brosetti*/*M. schmidtorum*). Además, sumado a que geográficamente Colombia está en el punto de contacto de los clados propuestos para *M. megalotis* y *M. minuta*, y en el centro de la distribución de especies como *M. hirsuta*, *M. schmidtorum* y *M. microtis* que pueden tener una diferenciación cis-trans Andina y a que actualmente no existen comparaciones ni a escala de clados ni a escala de especies, por lo tanto es necesario contar con una revisión taxonómica que determine la riqueza de las especies en Colombia y aclare sus relaciones filogenéticas dentro del género.

Esta tesis pretende contribuir al estudio de la taxonomía y sistemática del género *Micronycteris* y cuya finalidad es aportar herramientas que permitan a investigadores en el campo de la mastozoología llevar a cabo una correcta identificación de los individuos del género y aportar evidencia a la filogenia del género como base en futuros estudios de evolución, adaptación, biogeografía entre otros.

Por lo tanto, este trabajo aborda inicialmente una sección en la cual se pretende resolver el problema de ¿Cuántas especies de *Micronycteris* están presentes en Colombia? y ¿Cuáles son sus relaciones filogenéticas dentro del género? Se presenta un capítulo donde se determina la riqueza de especies del género *Micronycteris* en Colombia mediante la revisión morfológica de los especímenes de colecciones biológicas a partir de la inferencia de los límites morfológicos entre dichas especies y la variación intraespecífica de cada una. Se evalúan varios criterios de especie como punto de partida en la delimitación de linajes y finalmente a partir de la delimitación de especies se plantea una hipótesis filogenética de las especies del género.

A parte de la sección mencionada se presenta una discusión final en forma de reflexión final donde se plantea una hipótesis que puede sustentar las diferencias encontradas por nosotros con respecto a la diferenciación de especies y en particular su variación intraespecífica contraria a lo propuesto por a las hipótesis moleculares publicadas previamente en el género.

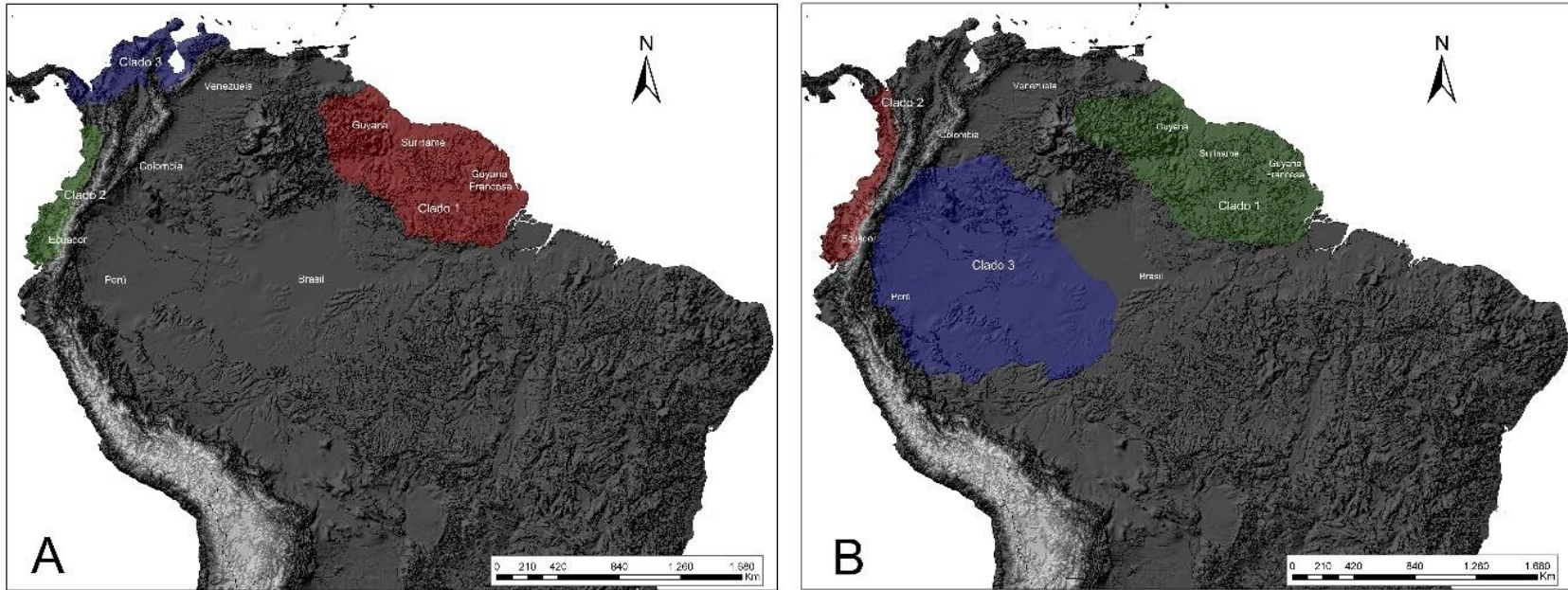


Figura 1. Hipótesis de las posibles distribuciones de los clados para: A. *Micronycteris megalotis* y B. *Micronycteris minuta*, inferidos a partir de los resultados de los análisis en sistemática molecular realizados por Porter et al. (2007), Larsen et al. (2011) y Siles et al. (2013).

2.Artículo 1

Delimitación de las especies del género *Micronycteris* Gray, 1982 (Chiroptera: Phyllostomidae) para Colombia: ¿Un caso de inflación taxonómica?

Delimitation of species of genus *Micronycteris* Gray, 1982 (Chiroptera: Phyllostomidae) for Colombia: a taxonomic inflation case?

Darwin M. Morales-Martínez

Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 45 # 26-85, Bogotá, Colombia.

dmmoralesm@unal.edu.co

Hugo F. López-Arévalo

Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 45 # 26-85, Bogotá, Colombia.

hflopeza@unal.edu.co

Mario A. Vargas-Ramírez

Grupo Biodiversidad y Conservación Genética, Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 45 # 26-85, Bogotá, Colombia. maavargasra@unal.edu.co

Resumen

En el género *Micronycteris* de la familia Phyllostomidae se ha estimado que más del 50% de la diversidad a escala de especie estaba subestimado por estudios morfológicos tradicionales donde se describieron un total de nueve especies. Estudios moleculares adicionaron *M. buriri* y *M. yatesi*, y se estimó que por lo menos otras siete especies no han sido descritas. Este aumento en el número de especies en el género está soportado por conceptos filogenéticos y/o genéticos que han sido criticados fuertemente porque no necesariamente representan la realidad del linaje de las especies y sobreestiman la diversidad. En Colombia se han reportado cinco especies y debido a su ubicación geográfica se estima que puede contener varias de las especies aún sin describir. Debido a que a la fecha no existen estudios morfológicos en el género que ayuden a la delimitación de especies del género en el país y los estudios moleculares publicados no incluyen ejemplares colombianos, se evaluó la diversidad de especies del género presentes en Colombia bajo evidencia morfológica y molecular del gen mitocondrial Citocromo B y el intrón 7 del gen nuclear Fibrinogen. Se revisaron 427 ejemplares de Colombia y Ecuador y se delimitaron morfológicamente bajo 22 grupos morfológicos/geográficos dentro de posibles grupos de especies tradicionalmente reconocidos. Agrupamos en *M. megalotis* diez grupos, *M. minuta* cinco grupos, *M. schmidtorum* tres grupos y *M. hirsuta* cuatro grupos. Se evaluaron estos grupos morfológicos bajo cuatro conceptos de especie, filogenético, genético, morfológico y evolutivo, con el fin de tener varias líneas de evidencia en la delimitación objetiva de cada especie. Se encontró que bajo el concepto filogenético se respaldan entre cinco y 22 especies dependiendo de la versión (diagnosticable o monofilia); bajo el concepto genético se respaldan entre cinco y 23 especies dependiendo del

porcentaje de variación media escogido; bajo el concepto morfológico se respaldan cinco especies, y finalmente el concepto evolutivo teniendo la concordancia de la evidencia solo respalda cinco especies: *M. megalotis*, *M. minuta*, *M. schmidtorum* y *M. hirsuta* y *M. brosetti*. Especies como *M. giovanniae* aunque morfológicamente característico, no son respaldados por la evidencia recolectada. Este escenario muestra que conceptos como la versión diagnosticable del concepto filogenético y el concepto genético de especie son subjetivos al punto de vista del investigador y por lo tanto pueden sobreestimar la diversidad. Las incongruencias entre la evidencia molecular (Citocromo B vs Fibrinogen intrón 7) y la morfología pueden deberse a las diferentes tasas de mutación de los dos genes, la morfología no varía a la misma tasa de los genes, o eventos genéticos como linaje incompleto de especie. Finalmente, a escala filogenética, las diferencias encontradas en el estudio con respecto a hipótesis anteriores son debidas a identificaciones erróneas y falta de rigurosidad en la identificación de los especímenes incluidos en análisis publicados previamente.

Abstract

The genus of the family Phyllostomidae *Micronycteris* is one genus where is estimated that 50% of its diversity is underestimated. Morphologically the traditional studies included 9 species in overall. Molecular studies described *M. buriri* and *M. yatesi*, and estimate that additional seven species are undescribed. This increase of species number in the genus is supported under phylogenetic and genetic species concepts criticized because do not show the species lineage and overestimate the diversity. In Colombia four species are reported

and due its geographical position may be present several of the species undescribed of the genus. At date no dot exists morphological revisions in the genus in the country and molecular studies do not include specimens from Colombia. Species diversity of *Micronycteris* in Colombia was assessed through morphological and molecular data from mitochondrial gen Cytochrome B, and nuclear intron 7 of fibrinogen. Colombian and Ecuadorian specimens were revised and morphological delimited in 22 morphological/geographical groups under hypothetic groups of species: *M. megalotis* (ten groups), *M. minuta* (five groups), *M. schmidtorum* (three groups) y *M. hirsuta* (four groups). Morphological groups were assessing under phylogenetical, genetical, morphological and evolutive species concepts. Between five and 22 species were accepted under phylogenetical species concept depending of the concept version. Between five and 23 species were accepted under genetical concept depending of the variation percent choose; Five species were accepted under morphological concept, and five species are species are accepted under total evidence in the evolutive concept: *megalotis*, *M. minuta*, *M. schmidtorum* y *M. hirsuta* y *M. brosetti*. Species as *M. giovanniae* besides its morphological differences is not considered in all the evidence. This scenari shows that species concepts as the diagnostical version of phylogenetic concept and genetical species concept are sensitive to investigator and could overestimate the diversity. The incongruences between molecular evidence (Cytochrome B vs Fibrinogen intron 7) and morphology could be caused by the different mutational rates of the genes, the morphology does not change at the same rate than the genes, or gentic events as incomplete lineage sorting. Finally, at phylogenetic scale, the differences between this studies and previous

hypothesis are due to misidentifications and the lack of strictness in the identifications of the specimens included in these analyses.

Palabras clave: sistemática, taxonomía, concepto de especie, DNA secuencias, Neotrópico

Key words: systematic, taxonomy, species concept, DNA sequences, Neotropic

INTRODUCCIÓN

En la última década la aplicación de conceptos diferentes al concepto biológico de especie junto a las nuevas técnicas empleadas para el estudio de la diversidad han ocasionado el descubrimiento y revalidación de casi un cuarto de las especies de mamíferos reconocidas actualmente (Patterson 2000). Esta nueva información taxonómica genera nuevas hipótesis que contribuyen a la reconstrucción del origen, diversidad y distribución de los mamíferos en el neotrópico (Patterson y Costa 2012). Sin embargo, la inflación taxonómica denominada como la rápida acumulación de nombres científicos a través de procesos distintos al descubrimiento de nuevos taxones, incluyendo separaciones o “splitting” de especies, elevación de taxones a un nivel superior (ej. subespecies a especies) o errores taxonómicos (Isaac et al. 2004), es una práctica criticada por sobreestimar la diversidad de especies, principalmente cuando se utiliza el concepto filogenético de especie sin ningún otro tipo de evidencia (Zachos y Lovari 2013).

En el neotrópico se encuentran cerca del 30% de las especies de mamíferos conocidas, uno de los grupos con mayor número de especies y más diversos ecológicamente son los murciélagos de la familia Phyllostomidae (Kalko 1998, Kunz y Fenton 2003). Esta familia ha tenido exhaustivos estudios filogenéticos que incluyen filogenias a escala de género (ej. *Artibeus*, Larsen et al. 2007, 2010; *Micronycteris*, Porter et al. 2007, Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013; *Sturnira*, Velazco y Patterson 2013; Molinari et al. 2017) las cuales evidencian que la diversidad de la familia está subestimada. Sin embargo, es un patrón que la mayoría de estos estudios moleculares no incluyan muestras de Colombia entre otros, debido al conflicto armado que impedía tener acceso a un vasto territorio del país y a que la pasada

legislación sobre acceso a recursos genéticos dificultaba realizar estudios incluyendo dichas muestras (Andrade-C 2011).

Los murciélagos del género *Micronycteris* comprende un grupo de especies de insectívoros de pequeño tamaño de la familia Phyllostomidae actualmente representado por al menos once especies distribuidas desde México a Argentina incluyendo las islas del Caribe (Larsen et al 2011; Siles et al. 2013). El género ha tenido varias hipótesis filogenéticas: Simmons (1996) con base a caracteres morfológicos incluye cinco especies (*M. megalotis*, *M. microtis*, *M. hirsuta*, *M. schmidtorum*, *M. minuta* y *M. sanborni*). Posteriormente, filogenias con información molecular aumentaron sustancialmente la diversidad del género incluyendo entre nueve y once especies, a su vez se plantea que especies como *M. megalotis* y *M. minuta* son especies polifiléticas y se propone una división por clados (tres clados para las dos especies; Porter et al. 2007; Larsen et al 2011; Siles et al. 2014), los cuales pueden corresponder a especies no descritas según los conceptos de especie como el filogenético y el genético. Adicionalmente, especies como *M. microtis* y *M. schmidtorum* no son consistentes filogenéticamente siendo las hipótesis filogenéticas contradictorias (ver Porter et al. 2007; Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013) lo cual hace que su identidad taxonómica quede en duda.

Debido a su ubicación geográfica Colombia representa un punto clave en el estudio de *Micronycteris*. Cinco especies de *Micronycteris* son reportadas para Colombia *M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. microtis*, *M. minuta* y *M. schmidtorum* todas presumiblemente de amplia distribución en el país (Solari et al. 2013), sin embargo, se estima que potencialmente pueden estar presentes *M. brosetti* y *M. matses* (Mantilla-Meluk 2009). Colombia hipotéticamente

puede tener representación de cada uno de los clados propuestos para *M. minuta* y *M. megalotis* siendo un escenario propicio para realizar comparaciones morfológicas entre estos, y además puede aportar evidencia para el reconocimiento y relaciones filogenéticas de especies incongruentes filogenéticamente como *M. microtis* y *M. schmidtorum*.

Morfológicamente existen varias revisiones del género para la región neotropical y para países cercanos a Colombia donde se aclaran los límites morfológicos entre grupos de especies (*M. homezi*/*M. Minuta*, Ochoa y Sánchez 2005; *M. sanborni*/*M. minuta*, Feijó et al. 2015; *M. megalotis*/*M. microtis*, Martins et al. 2014), sin embargo, dichas revisiones incluyen pocos especímenes de Colombia por tanto se omite la variación encontrada en el país derivando en identificaciones erróneas comunes en colecciones y la incertidumbre de la distribución de las especies en el país. Adicionalmente, especies de amplia distribución como *M. hirsuta*, *M. microtis* y *M. schmidtorum* con presencia a lado y lado de los Andes pueden presentar una diversidad mayor, o una variación morfológica y morfométrica intraespecífica que hasta la fecha no ha sido revisada y cuya información es necesaria para determinar la variación real de las especies y así plantear los límites taxonómicos entre las mismas.

Por lo tanto, este trabajo pretende evaluar el número de especies en Colombia a través de evidencia morfológica y molecular y finalmente realizar una diagnosis de las especies, evaluando la variación morfológica y morfométrica de cada una como herramienta que permita la identificación de las poblaciones colombianas y que aporte al entendimiento de las relaciones filogenéticas planteadas a la fecha.

MATERIALES Y MÉTODOS

Como primera medida se realizó una recopilación de la información secundaria de las localidades tipo de todas las especies descritas de *Micronycteris* y los sinónimos de cada una para determinar los nombres disponibles a la fecha, y su ubicación (figura 1).

Análisis morfológicos

En total se incluyeron un total de 427 individuos incluidos, 24 individuos de *M. hirsuta*, 310 individuos de *M. megalotis* (incluido *M. microtis*), 56 individuos de *M. minuta*, 15 individuos de *M. schmidtorum* de Colombia y Ecuador y los ejemplares tipo de *M. matses*, y *M. giovanniae*, Se visitaron las siguientes colecciones:

ICN	Colección de mamíferos Alberto Cadena García del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
IAVH	Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Villa de Leiva.
UV	Universidad del Valle (UV), Calí.
MHNUC	Universidad del Cauca (MHNUC), Popayán;
CTUA	Colección teriológica Universidad de Antioquia, Medellín.
CSJ-M	Museo de los Hermanos de la Salle, Medellín
MLS	Museo de La Salle, Bogotá
QCAZ	Universidad Católica de Quito.

La lista de especímenes examinados puede encontrarse en el apéndice 1.

Inicialmente debido a la gran variación morfológica del género *Micronycteris*, se delimitaron grupos morfológicos “a priori” a partir de caracteres morfológicos, el tamaño craneal y de la ubicación geográfica de los especímenes (zonas cis y trans andina, enclaves secos, islas etc.) para ser testeados como especies válidas a través de la utilización de varias evidencias.

Para diagnosticar las especies y comparar morfológicamente los grupos (geográficos y/o morfológicos) dentro de cada una de ellas se tuvieron en cuenta 28 caracteres morfológicos y sus estados de carácter, utilizados en trabajos previos en *Micronycteris* (Sanborn 1949; Simmons 1996; Simmons y Voss 1998; Simmons et al. 2002; Fonseca et al. 2005; Martins et al. 2014; Feijó et al. 2015 y Siles et al. 2015):

Carácter 1. Coloración dorsal: Unicoloreado (0); o bicoloreado (1); o tricoloreado (2).

Carácter 2. Relación entre la coloración dorsal y ventral: pelaje ventral oscuro, café o marrón, nunca contrastante con el color del pelaje dorsal (0); o pelaje ventral claro, blanco o gris con un claro contraste con la coloración del pelaje dorsal (1).

Carácter 3. Longitud del pelo dorsal: pelaje dorsal corto con una longitud menor a 8 mm (0); o pelaje dorsal largo con una longitud mayor a 8mm (1).

Carácter 4. Longitud del pelo en la posición medial del borde anterior de la oreja: pelos cortos con una longitud menor a 4 mm (0); o pelos largos con una longitud mayor a 5 mm (1).

Carácter 5. Forma de la punta distal de la oreja: orejas con un borde superior redondo (0); u orejas con un borde superior en punta (1).

Carácter 6. Profundidad de los pliegues en el borde exterior de las orejas: pliegues profundos (0); o pliegues superficiales, casi imperceptibles que dan la apariencia de una oreja lisa (1).

Carácter 7. Presencia de una banda interauricular: banda interauricular ausente (0); o banda interauricular presente (1).

Carácter 8. Profundidad de la depresión medial de la banda interauricular: banda interauricular con una depresión superficial (0); o banda interauricular con una depresión profunda (1).

Carácter 9. Fórmula metacarpal (relación de los tamaños de los metacarpales de los dedos III, IV y V). Fórmula metacarpal $III < IV < V$ (0); o fórmula metacarpal $3 = 4 < 5$ (1); o fórmula metacarpal $4 < 5 < 3$ (2); o fórmula metacarpal $4 < 3 < 5$ (3).

Carácter 10. Relación del tamaño de las falanges de dígito III: segunda falange de mayor longitud que primera falange (0); o segunda falange subigual a la primera falange (1).

Carácter 11. Relación del tamaño de las falanges de dígito IV: segunda falange de mayor longitud que la primera falange (0); o segunda falange subigual a la primera falange (1); segunda falange de menor longitud que la primera falange (2).

Carácter 12. Relación del tamaño del pie con respecto al tamaño del calcar. pie de mayor tamaño que el calcar (0); o pie de menor tamaño que el calcar.

- Carácter 13. Abombamiento de la región anterior del rostro y la región orbital: rostro y región orbital no abombadas (0); rostro y región orbital con un abombamiento evidente (1)
- Carácter 14. Relación de la anchura mastoidea y la anchura cigomática: anchura mastoidea mayor que la anchura cigomática (0); o anchura mastoidea menor que la anchura cigomática (1).
- Carácter 15. Desarrollo de las crestas sagital y nugal: crestas sagital y nugal no desarrolladas o apenas visibles (0); o crestas sagital y nugal desarrolladas (1).
- Carácter 16. Forma de los huesos palatinos: huesos palatinos cortos y paralelos entre si (0); o huesos palatinos largos y convergentes entre si (1).
- Carácter 17. Ubicación del límite anterior de los huesos palatinos con respecto a los molares superiores: límite anterior de los huesos palatinos anterior a M2 (0); o límite anterior de los huesos palatinos ubicado entre M1 y M2 (1); o límite anterior de los huesos palatinos sobre el M2 (2).
- Carácter 18: Forma del límite posterior de los huesos palatinos: límite posterior de los huesos palatinos cerrados, en forma de U (0); o límite posterior de los huesos palatinos amplios, en forma de V (1).
- Carácter 19. Profundidad de las fosas basiesfenoideas: fosas basiesfenoideas superficiales (0); o fosas basiesfenoideas profundas (1).

Carácter 20. Longitud del septo medial de la fosa basiesfenoidea: Septo completo, atraviesa por completo la fosa basiesfenoidea (0); o septo incompleto, atraviesa cerca de la mitad de la fosa basiesfenoidea (1).

Carácter 21. Forma del canal aliesfenoide: borde anterior del canal aliesfenoide similar en tamaño y forma que el borde posterior (1); o borde anterior del canal aliesfenoide más estrecho que el borde posterior del canal.

Carácter 22. Lobulación de los incisivos internos superiores: sin lóbulos (0); o incisivos bilobulados (1); o incisivos trilobulados (2).

Carácter 23. Separación entre los incisivos externos superiores y los caninos superiores: incisivos externos superiores cercanos a los caninos superiores (0); o incisivos externos superiores alejados de los caninos produciendo una separación evidente entre ellos (1).

Carácter 24. Relación del tamaño del primer premolar superior (PM3) con respecto al segundo premolar superior (PM4): primer premolar superior (PM3) de menor tamaño que el segundo premolar superior (PM4) (0); o primer premolar superior (PM3) subigual al segundo premolar superior (PM4) (1).

Carácter 25. Forma del segundo premolar superior (PM4) y desarrollo de las cúspides linguales: premolar cóncavo con cúspides linguales pequeñas o ausentes (0); o premolar convexo, con cúspides linguales pequeñas o ausentes (1); o premolar convexo con cúspides linguales desarrolladas (2); o premolar cóncavo con cúspides linguales desarrolladas (3)

Carácter 26. Forma de los incisivos inferiores: incisivos inferiores braquiodontos (0); o incisivos inferiores hipsodontos (1).

Carácter 27. Lobulación de los incisivos inferiores: bilobulados (0); o trilobulados (1); o sin lóbulos (2).

Carácter 28. Relación del tamaño del segundo premolar inferior (pm 3) en relación con el tamaño del tamaño del primer premolar inferior (pm2) y el tercer premolar inferior (pm4). Segundo premolar inferior (pm 3) mucho más pequeño que el primer premolar inferior (pm2) y el tercer premolar inferior (pm4) (0); o segundo premolar inferior (pm 3) un poco más pequeño que el primer premolar inferior (pm2) y el tercer premolar inferior (pm4) (1); o segundo premolar inferior (pm 3) con tamaño similar al primer premolar inferior (pm2) y al tercer premolar inferior (pm4) (2).

Análisis Morfométricos

Con el fin de analizar la variación morfológica intra e interespecífica, asociada e independiente del tamaño, se tomó el peso y 15 medidas externas y 14 medidas craneales definidas en el apéndice 2.

Se determinó el dimorfismo sexual secundario y la variación geográfica a través de análisis estadísticos multivariados utilizando individuos adultos de acuerdo a Pacheco y Patterson (1992). Las medidas fueron realizadas con un calibrador electrónico digital de precisión 0.01 mm. Las dimensiones externas y craneanas fueron medidas en milímetros y la masa en gramos. Para analizar el dimorfismo sexual secundario se corroboraron los supuestos de normalidad con el test de Levene y el de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk. Para

las especies que no cumplieron los supuestos se utilizó una prueba no paramétrica de varianza multifactorial (PERMANOVA) y para las especies que cumplieron los supuestos se utilizó una prueba de análisis de varianza multifactorial (MANOVA).

Se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) basados en matrices de varianza-covarianza para evaluar la variación geográfica entre cada especie. Para eliminar el efecto de variación debido al tamaño se aplicó el método propuesto por Leonart et al. (2000), donde se llevaron todos los individuos a un tamaño promedio. Los análisis se llevaron a cabo con los programas PAST 3 (Hammer et al. 2001), el valor crítico de alfa que se tuvo en cuenta para los análisis fue de 0.05.

Análisis moleculares

Se realizaron extracciones de ADN a partir de tejidos de músculo e hígado de tejidos recolectados, y de muestras de plagiopatagio de especímenes de museo mediante el método estándar de fenol-cloroformo (Sambrook et al. 1989) y se analizaron secuencias de un gen mitocondrial (Citocromo B) y un gen nuclear Fibrinogen intron 7 (Fbg 7).

Citocromo B (Cyt B)

Se incluyeron entre 700 y 1100 pares de bases de un total de 32 secuencias de las 5 especies de *Micronycteris* reportadas para Colombia (*M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. microtis*; *M. minuta*, *M. schmidtorum*) La amplificación del gen se realizó utilizando los primers glo7L y glo6H (Hoffmann and Baker 2001). Se utilizaron las siguientes concentraciones y condiciones de reacción: volumen total 30 μ l, incluyendo concentración de 1X de Buffer, 1.5 mM de $MgCl_2$, 0,2 μ M de DNTPs, 0,5 μ M de cada primer, 0,025U de Tag Polimerasa, y 1,5

µl de DNA; se utilizó una desnaturalización inicial a 94°C durante 2min, seguido por 35 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 45s, alineamiento a 47°C durante 1 min, seguido por una extensión de 72°C por 1min y una extensión final de 72°C durante 10 min.

Fibrinogen intron 7 (Fbg 7)

Se incluyeron entre 500 y 700 pares de bases de un total de 17 secuencias de 5 especies de *Micronycteris* de Colombia (*M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. minuta*, *M. microtis* y *M. schmidtorum*). La amplificación del gen se realizó utilizando los primers BI7L-rod2, BI7U-2 y BI7L-rod3, BI7U-3 (Porter et al. 2007). Se realizaron dos rondas de amplificación: La primera se usaron los primers BI7L-rod2 y BI7U-2 con las siguientes concentraciones y condiciones de reacción: volumen total 30 µl, incluyendo concentración de 1X de Buffer, 1.5 mM de MgCl₂, 0,6 µM de DNTPs, 1,5 µM de cada primer, 0.9 µM de albúmina, 0,1 U de Tag Polimerasa, y 1,5 µl de DNA; se utilizó una desnaturalización inicial a 95°C durante 2min, seguido por 35 ciclos de desnaturalización a 95°C durante 30s, alineamiento a 51°C durante 1 min, seguido por una extensión a 72°C por 1min y una extensión final de 72°C durante 15 min. Luego se tomó 1.5 µl de producto de amplificación de la primera ronda y se corrió nuevamente una nueva amplificación con los primers BI7L-rod3 y BI7U-3. Se usaron los mismos volúmenes de los reactivos de la primera ronda. Para la segunda amplificación se utilizó una desnaturalización inicial a 95°C durante 2min, seguido por 30 ciclos de desnaturalización a 95°C durante 30s, alineamiento a 56°C durante 1 min, seguido por una extensión a 72°C por 1min y una extensión final a 72°C durante 15 min.

Se resolvieron las ambigüedades en las bases de una sola cadena escogiendo la señal más limpia o usando los códigos de la nomenclatura de la Unión internacional de bioquímica si las dos cadenas muestran ambigüedades.

Tanto para Cyt B como para Fbg 7 se complementaron los datos con secuencias depositadas en la base de datos del Gen-Bank provenientes de las publicaciones de Porter et al. (2007), Larsen et al. (2011) y Siles et al. (2014). En total se contaron con 108 secuencias de Cyt B todas las especies descritas de *Micronycteris* a la fecha y 66 secuencias de Fbg 7 donde se incluyeron la mayoría de las especies de *Micronycteris* con excepción de *M. buriri*; *M. sanborni* y *M. yatesi*.

Para todos los análisis se incluyeron las secuencias de los mismos genes de las especies *Desmodus rotundus*, *Trinycteris nicefori* y *Lampronnycteris brachyotis* como *outgroups*. Las localidades de las secuencias incluidas en el análisis son mostradas en la Figura 2, y los números de acceso de las secuencias son referenciadas en el apéndice 3.

Para todos los genes se alinearon todas las secuencias a través del algoritmo de Clustal W en el software BioEdit 7.2.6 (Hall 1999). Para cada gen se evaluó la partición más informativa. Se realizó un análisis de máxima verosimilitud en el programa RAxML 1.5 beta (Stamatakis 2014), con análisis de bootstrap como soporte estadístico mediante la opción “ML+thorough bootstrap” de 1000 iteraciones. Las distancias genéticas para el CytB se estimaron mediante el modelo Kimura-2 mediante el Software MEGA v.4.1 (Tamura et al., 2007). También se realizó un análisis de máxima verosimilitud y Bayesiano combinado de las secuencias de Cyt-B y Fbg 7.

Para evaluar la congruencia entre la separación de los linajes mitocondriales y nucleares rastreamos los linajes mitocondriales dentro de una red de haplotipos del gen nuclear, esperando que la concordancia entre los linajes de cada gen con un número significativo de cambios refleje evidencia que sustente procesos evolutivos independientes. Esta concordancia entre los dos genes es reconocida como un criterio importante en la delimitación de especies (Avice y Ball 1990). Para la reconstrucción de los haplotipos se utilizó el software PopART (Population Analysis with Reticulate Trees) y se estimaron a través del algoritmo de parsimonia TCS.

Delimitación de especies

Se utilizó el criterio evolutivo de especie que define a cada especie como “un linaje (una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones) que evoluciona independientemente de otros linajes y posee su propio rol y tendencia evolutiva” (Simpson 1961). Por lo cual nosotros reunimos varias líneas de evidencia que se deben cumplir para considerarse una especie: 1. Ser un grupo monofilético robusto con un patrón ancestro descendiente único. 2. Tener una filogenia recíproca entre las hipótesis filogenéticas de los genes incluidos. 3. Presentar porcentajes de divergencia genética con respecto a las demás especies del género por encima de la variación intraespecífica. 3. Poseer un set de caracteres morfológicos que permitan su diferenciación de otras entidades taxonómicas. 4. No presentar incongruencia entre cada una de las líneas de evidencia incorporadas.

RESULTADOS

Delimitación a priori de grupos morfológicos.

El análisis de componentes principales muestra la separación de por lo menos seis especies de *Micronycteris* comparados en este estudio (Fig. 3). Los primeros dos componentes explican el 96% de la variación, explicando el primer componente el 94% y el segundo componente el 2% (Fig. 3). Las variables que más explican la variación en el primer componente fueron la longitud mayor del cráneo (LMC) y la longitud cóndilo-incisivo (LCI), mientras que en el segundo fue el ancho mastoideo (AM; Tabla 1). Los análisis morfológicos omitiendo la influencia del tamaño no mostraron una discriminación de los grupos (Apéndice 3). Estos resultados indican la diferenciación de los principales grupos se encuentran en el tamaño y no en forma.

Basados en los resultados morfométricos del tamaño hechos previamente y la distribución geográfica se evaluó la existencia de especies crípticas dentro de cuatro grupos presentes en Colombia: *M. hirsuta*, *M. schmidtorum*, *M. megalotis/microtis*, y *M. minuta*.

Micronycteris hirsuta

Para *M. hirsuta* se evaluaron cuatro unidades geográficas, Valle del Cauca (H1), Caribe y Valle del Magdalena (H2), Chocó biogeográfico (H3) y Oriente de los Andes (H4). De estas, solamente el grupo de Chocó (H3) tiene diferencias en tamaño (figura 4), sin embargo, no presentan diferenciación en ninguno de los caracteres morfológicos evaluados (tabla 2).

Micronycteris megalotis (incluyendo *M. microtis*)

Morfológicamente *M. megalotis* y *M. microtis* son especies similares y difíciles de diferenciar debido a una amplia variación morfológica de los taxones y la superposición de

las medidas morfológicas y craneales. Varios individuos fueron clasificados ambiguamente como *M. megalotis* o *M. microtis* bajo los caracteres propuestos por Simmons y Voss (1998), Williams y Genoways (2008; considerando que la clave de identificación de estos autores contiene un error tipográfico en la dimensión del pelo de la oreja entre *megalotis* y *microtis*) a través de medidas craneales y la longitud del pelo en la parte medial de la oreja. No fue posible realizar una separación a priori de estas dos formas, por lo tanto, se evaluaron grupos sin tener en cuenta una distinción entre *M. megalotis* y *M. microtis* en Colombia.

Para el grupo *M. megalotis*/*M. microtis* se evaluaron diez grupos basados en el tamaño craneal y la ubicación geográfica, tres para el oriente de los Andes y siete para el occidente de los Andes.

Oriente de los Andes:

Grupo A (GA): Son los especímenes más grandes al oriente de los Andes (AB 33-38 mm; LMC 18.76-20.25 mm) con el borde posterior de los huesos palatinos en forma de V en el 96% de los especímenes.

Grupo B (GB): Especímenes pequeños (AB 31-36 mm; LMC 17.31-19.10 mm) con el borde posterior de los huesos palatinos en forma de U en el 73% de los especímenes.

Grupo C (GC): Corresponde a un solo individuo proveniente de la Serranía de Taraira en el departamento de Vaupés. Es morfológicamente el individuo más característico por su pequeño tamaño craneal (LMC 17.8 mm), un rostro más corto que cualquier otro

Micronycteris y una morfología característica en el límite posterior de los palatinos presentando una U muy corta, casi incipiente.

Occidente de los Andes:

Grupo D (GD): Son los especímenes de mayor tamaño al occidente de los Andes Grandes (AB 33-37 mm; LMC 18.0 -20.0 mm) ubicados sobre la parte baja del río Magdalena, el valle del río Cauca y el Caribe. Presentan el límite posterior de los huesos palatinos en forma de V en el 90 % de los especímenes.

Grupo E (GE): Especímenes de pequeño tamaño (AB 31-36 mm; LMC 17.0-18.5 mm), ubicados sobre la parte baja del río Magdalena, alcanzando la parte norte de la cordillera Central y el Caribe. Presentan el límite posterior de los huesos palatinos en forma de U en el 86 % de los especímenes.

Grupo F (GF): Especímenes provenientes de las zonas secas del alto río Magdalena, presentan antebrazos cortos (AB 31-35 mm) y cráneos de tamaño mediano (LMC 17.7-19 mm). Todos presentan el límite posterior de los huesos palatinos en forma de V.

Grupo G (GG): Especímenes provenientes del Chocó biogeográfico. son especímenes de mediano tamaño (AB 33-35 mm; LMC 17.5-19.6 mm). Presentan el límite posterior de los huesos palatinos en forma de U en el 75% de los especímenes.

Grupo H (GH): Este grupo está conformado por especímenes de antebrazos de tamaño mediano (AB 33- 34.5) y cráneos grandes (LMC 19.24-20.09) limitados al enclave seco del río Patía en los departamentos de Cauca y Nariño,) todos presentan el límite posterior de los huesos palatinos en forma de V.

Grupo I (GI): Grupo compuesto por especímenes de pequeño tamaño (AB 31-33mm; LMC 18.4-18.6 mm) limitados al costado noroccidental del Chocó biogeográfico de Ecuador (Esmeraldas). No se tuvo evidencia de la forma del límite posterior de los palatinos.

Grupo J (GJ). Grupo compuesto por especímenes de tamaño grande (AB 33-36mm; LMC 18.9-20.0 mm) ubicados en la zona sur del occidente de Ecuador. No se tuvo evidencia de la forma del límite posterior de los palatinos.

En general no se encontraron evidencias sustanciales en tamaño craneal dentro de todo el complejo *M. megalotis* al analizar todos los grupos (Fig. 5) con excepción del grupo C (Taraira). Sin embargo, en detalle comparando zonas geográficas en Colombia y Ecuador se encontraron diferencias en tamaño entre los grupos donde: 1) para el oriente de los Andes se ve una clara separación de los tres grupos estudiados siendo el grupo A de mayor tamaño que los grupos B y C, siendo este último diferente en tamaño de los otros dos grupos (figura 6a). 2) Hacia el occidente de los Andes, comparando solamente los valles de los ríos Cauca, Magdalena y el Caribe, se muestra una clina en tamaño entre los grupos comparados donde el grupo D es el de mayor tamaño comparado con los grupos E y F, sin embargo, el grupo F presenta tamaños similares al Grupo E aunque difieren por la forma del límite posterior de los huesos palatinos (figura 6b). 3) Finalmente, se observan diferencias en tamaño entre los cuatro grupos del Chocó biogeográfico de Colombia y Ecuador, donde los especímenes de los grupos I y H son los de mayor tamaño con respecto a los grupos G y J los cuales presentan menor tamaño (figura 6c).

Así mismo, no se encontraron diferencias a escala general de los caracteres evaluados ya que cada uno de los grupos posee una alta variabilidad en los estados de carácter para cada

caracter (Tabla 3). Sin embargo, si se presentaron algunas tendencias en diferenciación: la forma posterior de los huesos palatinos (Carácter 18; Tabla 4), y el tamaño del antebrazo y la tibia para los grupos A y B (Figura 7 A y B) siendo de mayor tamaño en el grupo A con respecto al grupo B; el tamaño del antebrazo para los grupos D, E y F (Figura 7 C) siendo este más grande en grupo D con respecto a los otros dos grupos; y el tamaño del antebrazo para el grupo J con respecto a los grupos G, H e I (Figura 7 D) siendo de menor tamaño que los otros tres grupos.

Micronycteris minuta

Se obtuvieron cinco grupos de *M. minuta* para Colombia y Ecuador correspondientes al Oriente de los Andes (M1), Chocó de Colombia (M2), Caribe (M3), Patía (M4) y Guayas Ecuador (M5). De estos, los grupos de Patía (M4) y Chocó (M2) colombiano son cranealmente más grandes a los otros tres grupos (Figura 8A). Además, el grupo de Guayas Ecuador (M5) parece ser cranealmente diferente con respecto a los demás grupos cuando se excluyen del análisis los individuos del grupo Patía (Figura 8B). Sin embargo no se presentó diferenciación en ninguno de los caracteres morfológicos evaluados (Tabla 6).

Micronycteris schmidtorum

Se obtuvieron tres grupos de *M. schmidtorum* para Colombia y Ecuador correspondientes al Caribe (S1), Oriente de los Andes de Colombia y Ecuador (S2), y Chocó ecuatoriano (S3). Se observa una pequeña diferenciación entre las poblaciones del Caribe con respecto a las otras dos poblaciones, en particular en el ancho del cráneo como lo refleja el componente número 2 (Figura 9), sin embargo, debido a la poca muestra en número de cráneos completos obtenida para el grupo puede que presente una variación más amplia. Además de

ello, externamente las poblaciones del Caribe presentaron siempre una coloración ventral blanquizca o beige, claramente contrastante con la coloración dorsal; las otras dos poblaciones presentaron una coloración grisácea opaca, que, aunque es contrastante con el dorso, este no es tan evidente como en las poblaciones del Caribe. Para el caso de *M. schmidtorum* no se presentaron diferencias en los caracteres evaluados (tabla 5).

Corroboración molecular de grupos morfológicos

Todos los análisis proveen fuerte soporte en cuatro clados: el clado 1 que reúne a (*M. sanborni*, *M. minuta* y *M. yatesi*; el clado 2 que reúne a *M. hirsuta*; El clado 3 que agrupa a *M. schmidtorum* y *M. brosetti* (con bajo soporte en Cyt-b analisis) y finalmente el clado 4 que reúne a *M. megalotis*, *M. microtis*, *M. matses*, *M. giovanniae*, *M. sp.* y *M. buriri* (figuras 10, 11 y 12). Los clados 2 y 4 concuerdan con los subgéneros *Xenonectes* y *Micronycteris* propuestos por Porter et al. (2007) mientras que los subgéneros *Leuconycteris* y *Schizonycteris* no son respaldados por nuestros resultados en especial por la ubicación de *M. schmidtorum* (figuras 10, 11 y 12).

No se recobró la misma topología en los clados 1, 2 y 4 comparando los resultados de Cyt B y Fbg 7 por separado (figuras 10 y 11), sin embargo, el análisis combinado de los dos genes recobra una topología similar al gen Cyt B (figura 12).

Los grupos morfológicos para las cuatro especies colombianas incluidos en los análisis representan grupos monofiléticos en los análisis de Cyt B y combinados (ver grupos en

figuras 10 y 12) con una fuerte tendencia geográfica. Sin embargo, no conforman grupos monofiléticos independientes en el gen Fbg 7.

Para el gen Cyt B en *M. minuta* dos grupos morfológicos fueron incluidos en los análisis, por un lado, el grupo M5 de Guayas Ecuador tiene un soporte alto, mientras que el M1 del Oriente de la cordillera de los Andes, conforma un grupo monofilético con especímenes de *M. minuta* de otros países al oriente de la cordillera de los Andes, aunque su soporte es menor. Estas distinciones no son encontradas en el análisis con el gen Fbg 7.

Varios de los especímenes de *M. minuta* fuera de Colombia son incluidos en hipótesis anteriores como *M. homezi*, la cuál fue revalidada previo a los estudios moleculares (TK86643; USNM582262; AY380754; DQ077441) y *M. schmidtorum* (TK82836; AMNH273172; DQ077405; DQ077440; Larsen et al. 2011; Siles et al 2013). Este último fue identificado inicialmente como *M. minuta* en Porter et al. (2007) y en la base de datos del Museo Americano de Historia Natural (AMNH). Por tanto, la inclusión de *M. schmidtorum* en este clado en trabajos previos (Porter et al. 2007; Larsen et al. 2011; Siles et al 2013) corresponde a malas identificaciones de especímenes de *M. minuta*.

Para *M. hirsuta* cuatro grupos fueron incluidos, el grupo H4 que corresponde al oriente de los Andes conforma un grupo monofilético con un soporte alto con un ejemplar del Oriente de Ecuador. El grupo H1 el cual está limitado al valle del río Cauca en Colombia, es basal a un grupo monofilético conformado por ejemplares del Occidente de los Andes de Ecuador, los valles del Magdalena y el Caribe en Colombia e individuos de Guyana y Trinidad. El grupo H2 correspondiente a los valles del Magdalena y el Caribe en Colombia presenta un grupo monofilético con un soporte alto. Finalmente, el grupo H3 del occidente de Ecuador

corresponde a un grupo monofilético con un soporte alto. Estas distinciones no son encontradas en el análisis con el gen Fbg 7.

Micronycteris schmidtorum fue incluido con tres secuencias de dos grupos morfológicos; el grupo S2 del oriente de la cordillera de los Andes con dos secuencias que se agrupan en un soporte alto, y el grupo S1 del Caribe de Colombia. Estas distinciones son respaldadas en el análisis con el gen Fbg 7

Finalmente, en el clado 4 se incluyeron siete de los diez grupos morfológicos evaluados, los cuales son respaldados por una monofilia en el gen Cyt B. Dos de los tres grupos morfológicos del oriente de los Andes fueron incluidos representando grupos monofiléticos distintos: El Grupo A conforma un grupo monofilético con individuos de la Orinoquía y la Amazonía de Venezuela con un soporte alto; mientras que el grupo B forma un grupo monofilético con ejemplares de Guyana Francesa y ejemplares de Perú y Brasil. Los grupos del occidente de los Andes también conforman grupos monofiléticos distintos: por un lado, el único ejemplar incluido del grupo D forma un grupo monofilético con un ejemplar de México y los ejemplares de los grupos I y J del Occidente de Ecuador; el grupo F representa un grupo restringido a la parte alta del río Magdalena en Colombia y forma un grupo monofilético con un alto soporte. Finalmente, el grupo morfológico E representa un grupo monofilético con un alto soporte cercano al grupo conformado por el grupo A. Estas distinciones no son encontradas en el análisis con el gen Fbg 7 en el cual solo se mantiene como grupo monofilético el grupo B del Oriente de los Andes.

No se encontró una concordancia entre los haplotipos del gen Cyt-B y el gen Fbg 7, considerando todos los haplotipos del gen Cyt-B como independientes. En total se

incluyeron un total de 24 linajes del gen mitocondrial dentro de los haplotipos del gen nuclear: 5 linajes para *M. minuta*, 5 linajes para *M. hirsuta*, 2 linajes para *M. schmidtorum*, 1 linaje para *M. brosetti* y 11 linajes para *M. megalotis* (figura 13). El análisis de haplotipos del gen nuclear arrojó un total de 18 haplotipos los cuales se agrupan en cinco grupos con varios pasos mutacionales entre ellos los cuales corresponden a *M. minuta*, *M. hirsuta*, *M. schmidtorum*, *M. brosetti* y *M. megalotis* y los cuales si tienen una concordancia con los cuatro clados con mayores soportes en el gen Cyt-B (Clados del 1 al 4 figura 10). Dentro de cada uno de estos grupos se encontró un anidamiento de los haplotipos con pocos pasos mutacionales entre ellos (figura 14).

Delimitación de especies

Bajo el criterio de especie utilizado (evolutivo) solamente se respaldan cinco especies bajo la evidencia total: *M. brosetti*, *M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. minuta* y *M. schmidtorum*. Bajo conceptos como el filogenético y el genético especies como: *M. sanborni*, *M. giovanniae*, *M. yatesi*, *M. matses* y *M. buriri* son válidas.

Concepto filogenético:

Versión diagnosticable: “A species is the smallest diagnosable cluster of individual organisms within which there is a parental pattern of ancestry and descent” (Cracraft 1983).

Según la versión diagnosticable del criterio filogenético de especie basados en el análisis de Cyt B y su respaldo por los análisis combinados con el gen Fbg 7, se pueden encontrar alrededor de 22 especies (incluyendo *M. sanborni*, *M. giovanniae*, *M. yatesi*, *M. matses* y *M. buriri*) si consideramos el grupo diagnosticable como los grupos monofiléticos con un

soporte mayor al 70% y una correspondencia geográfica (nodos 3, 4, 5, 7, 8, 13, 14, 23, 24, 25, 28, 29, 32, 33, 37, 38, 41, 45, 46, 48, 49, 50). Sin embargo, bajo este concepto pueden existir muchos más grupos (¿especies?) ya que la monofilia se da en muchos grupos en varios niveles de la filogenia (ej. individuos dentro de los nodos 9 y 10 dentro del nodo 8; nodos 15, 16, 17, 18 y 19 dentro del nodo 14, entre otros), siendo esta ambigüedad en el “punto de corte” una de las principales contradicciones a esta versión (Zachos y Lovari 2013).

Versión de monofilia: “... a geographical constrained group of individuals with some unique character, is the unit of evolutionary significance” (Rosen 1978: 176).

Esta versión implica la conformación de un grupo monofiletico geográficamente limitado que presente una autopomorfia que sustente dicho grupo. Según nuestra evidencia las únicas autapomorfias que podrían presentarse en el género serían los caracteres diagnósticos de cada de las especies de *Micronycteris sensu stricto* (*M. megalotis*, *M. schmidtorum*, *M. minuta*) más *M. hirsuta* incluidas en Sanborn (1949) y más *M. brosetti* descrito posteriormente (Simmons y Voss 1998).

Bajo otra perspectiva si consideramos las pequeñas diferencias en tamaño entre los grupos para especies como *M. minuta* y *M. hirsuta*, la coloración ventral y el tamaño en *M. schmidtorum* y las tendencias en la diferenciación en la forma posterior de los palatinos entre los grupos de *M. megalotis* como caracteres discretos, se podrían considerar cada grupo morfológico/geográfico como una especie diferente dando como resultado alrededor de 22 especies. Sin embargo, considerando los análisis a partir del Cyt B, estos caracteres fallarían con la prueba de homología secundaria al presentar una gran variación a lo largo

de la filogenia siendo no informativos. Por tanto, bajo esta versión de este concepto solo se respaldarían 5 especies (*M. brosetti*, *M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. minuta* y *M. schmidtorum*).

Concepto genético

“We define a genetic species as a group of genetically compatible interbreeding natural populations that is genetically isolated from other such groups” (Baker y Bradley 2006; P. 645).

Bajo el concepto de genético de especie en mamíferos se da una alta prioridad al aislamiento genético de las poblaciones, sin la necesidad de aislamiento reproductivo (alopatría), es decir que grupos geográficos que presenten una distribución simpátrica y sean genéticamente independientes (no monofileticos) son candidatos a representar especies a pesar de que morfológicamente no presenten diferencias contrastantes (Baker y Bradley 2006). Esto sustentaría la inclusión de especies como *M. sanborni*, *M. yatesi*, *M. giovanniae*, *M. matses* y grupos morfológicos encontrados por nosotros con simpatría como candidatos a especies (simpatría en los nodos 15 y 16 con respecto al nodo 18 y nodo 19, y el nodo 13 con respecto al nodo 17 en *M. hirsuta*; el nodo 35 con respecto a los nodos 32 y 45; el nodo 49 con respecto a los nodos 41 y 46 en *M. megalotis* entre otros), para un total de 23 especies.

Esto reforzaría la separación de especies bajo varios escenarios dependiendo del porcentaje de variación en el gen Cyt B, el cual, es uno de los genes más usados como punto de referencia en la toma de decisiones relacionadas con las distinciones a escala de especie,

especialmente por que muestra una alta congruencia con los límites de especies (Avisé y Walker 1999; Bradley y Baker 2001).

Considerando cada una de las especies descritas a la fecha y los grupos morfológicos encontrados por nosotros para cada especie evaluada, se soportarían alrededor de 23 especies con un porcentaje de variación interespecífica entre el 1.0% y el 17.3% (apéndice 4). Sin embargo, las distancias interespecíficas de especies hermanas se superponen ampliamente con los porcentajes de variación intraespecífica en el gen (figura 15), por tanto, no se puede diferenciar entre la variación interespecífica y la variación genética intrínseca a la misma.

Según Baker y Bradley (2006) una medida de variación para realizar una evaluación de la diversidad crítica de una especie particular bajo el gen Cyt B es alrededor de 5 %.

Tomando valores cercanos a esta cifra se estiman 15 especies de *Micronycteris* (*M. sanborni*, *M. yatesi*, nodos 5 y 6 en *M. minuta*, *M. giovanniae*, *M. sp.* de Honduras; los nodos 31 [incluyendo *M. matses*], 35, 41, 43 [incluyendo *M. buriri*] y 49 en *M. megalotis* y los nodos 13 y 14 en *M. hirsuta*, *M. brosetti* y *M. schmidtorum*; apéndice 6). Bajo esta perspectiva en *M. hirsuta* se tendrían dos clados simpátricos para el oriente de los Andes, mientras que para *M. megalotis* se tendrían tres clados simpátricos para el oriente de los Andes y dos clados simpátricos para el occidente de los Andes, todos sin ningún sustento morfológico.

Finalmente, los únicos dos clados de especies hermanas que tienen una diferenciación evidente y son respaldados en todos los análisis moleculares son *M. brosetti* y *M. schmidtorum*, los cuales poseen una variación intraespecífica del 11.41 %. Basados en este

porcentaje (cercano al 10 % de variación), solamente cinco especies se sustentan bajo el criterio genético (*M. brosetti*, *M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. minuta* y *M. schmidtorum*) los porcentajes de variación genética entre ellas son mayores al 10 %, mientras que su variación intraespecífica está muy por debajo de ese valor (0.1%-5.9%; tabla 7). Estos porcentajes no sobrepuestos entre la variación intraespecífica e interespecífica sustentan la inclusión de solo cinco especies.

Concepto morfológico

Según el concepto morfológico solo se respaldan cinco especies *M. brosetti*, *M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. minuta* y *M. schmidtorum*; y finalmente se presenta *M. giovanniae* como una especie candidata a especie válida. Varios caracteres son la base en la identificación de las especies del género *Micronycteris*.

Micronycteris minuta (incluyendo *M. sanborni* y *M. yatesi*) es reconocido por presentar una coloración ventral contrastante con el dorso (beige o blanco); orejas conectadas por una banda interauricular muy profunda; calcar más corto o similar que el pie; segunda falange del dígito IV sub-igual que la primera falange; ancho mastoideo mayor que el ancho cigomático; segundo premolar inferior (pm 3) mucho más pequeño que el primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

Micronycteris megalotis es reconocido por presentar una coloración ventral no contrastante con el dorso; orejas conectadas por una banda interauricular superficial con una muesca profunda en forma de v en la parte medial; calcar más largo que el pie, incluyendo las uñas; segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange; ancho mastoideo menor

que el ancho cigomático; segundo premolar inferior (pm 3) subigual que le primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

Micronycteris hirsuta presenta una coloración ventral grisácea (nunca blanca) ligeramente contrastante con el dorso; orejas conectadas por una banda interauricular superficial con una muesca muy profunda en la parte medial que da la apariencia que la banda es incompleta; calcar más largo que el pie, incluyendo las uñas; segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange; ancho mastoideo menor que el ancho cigomático; incisivos inferiores ipsodontos con la altura de las coronas aproximadamente tres veces su ancho; segundo premolar inferior (pm 3) ligeramente más pequeño que le primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

Micronycteris broseti es reconocido por presentar un tamaño pequeño (AB 31-34 mm) con una coloración ventral brillante contrastante con el dorso (blanco); orejas conectadas por una banda interauricular superficial; calcar más largo que el pie, incluyendo las uñas; segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange; ancho mastoideo menor que el ancho cigomático; segundo premolar inferior (pm 3) ligeramente más pequeño que le primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

Finalmente *M. scmidtorum* es reconocido por presentar un tamaño mediano (AB 33-36 mm) con una coloración ventral contrastante con el dorso con puntas siempre grises; orejas conectadas por una banda interauricular medianamente profunda; calcar más largo que el pie, incluyendo las uñas; segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange; ancho mastoideo menor que el ancho cigomático; segundo premolar inferior (pm 3)

liguemente más pequeño que el primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

Evidencia morfológica para especies descritas previamente:

Micronycteris buriri: el único carácter discreto utilizado en la descripción de *M. buriri*, es la presencia de incisivos hipsodontos como en *M. hirsuta* (Larsen et al. 2011), sin embargo, en las fotografías del ejemplar usado para ilustrar dicha característica en Larsen et al. (2011) es evidente que los incisivos inferiores no son hipsodontos (página 699, Larsen et al. 2011). Se encontró una variación amplia en el tamaño de las coronas en *M. megalotis* desde coronas cortas con el largo de la corona subigual al ancho de la corona, y coronas largas de casi el doble del ancho de la corona, sin embargo, ninguna refleja la condición extrema de hipsodoncia de *M. hirsuta* (figura 16), por lo tanto, dicho carácter puede ser una mala interpretación de uno de los estados de carácter evaluados (ver pág. 699, Larsen et al. 2011).

Micronycteris matses: Simmons (2002) describe *M. matses* basados en su mayor tamaño con respecto a *M. microtis* y *M. megalotis*, la proporción del color de las bandas dorsales de coloración, y la longitud del pelo en la parte medial de la oreja, sin embargo, dichos caracteres presentan una alta variación dentro de *M. megalotis* (ver estados de carácter en *M. megalotis*). Siendo el tamaño la única forma de diferenciar *M. matses* de *M. megalotis* y considerando que la especie fue descrita de ocho individuos de una misma localidad, el tamaño puede corresponder a una variación extrema dentro de la especie.

M. sanborni fue descrito por Simmons (1996) basada principalmente en (1) el color completamente blanco del vientre, (2) coloración dorsal bicoloreada con bandas basales

blancas cubriendo 2/3-4/5 de la longitud del pelo (3) la longitud del calcar similar al pie y (4) coronas de los incisivos superiores reducidas (5) P3 de menor tamaño que P4, produciendo una brecha entre los incisivos superiores y los caninos. Posteriormente, Feijó et al. (2015) revisaron todos los caracteres morfológicos propuestos por Simmons (1996) para reconocer a *M. minuta*, y encontraron que en la mayoría de ellos se presenta una variación importante que no permite la diferenciación de las dos formas, y presentan un set de caracteres que puede diferenciar las dos especies. Se encontró variación en las características externas propuestas en Feijó et al. (2015) para la diferenciación de las dos especies, particularmente en la coloración ventral y la proporción de la banda de coloración blanca en el pelaje dorsal (figura 17). Por tanto, se considera que *M. minuta* (incluido *M. sanborni*) es una especie morfológicamente variable y no hay evidencia que morfológicamente pueda separar estas dos especies basados en los caracteres propuestos.

Micronycteris yatesi es similar en morfología y morfometría a *M. minuta* y *M. sanborni*. Según Siles et al (2013) *M. yatesi* presenta el pelo ventral completamente blanco, y presenta una morfología particular de los huesos palatinos, donde son cortos y paralelos, y su sutura anterior está ubicada sobre M2 y M3, contrario a *M. minuta* y *M. sanborni* que presentan unos huesos palatinos filiformes, convergentes anteriormente y con su sutura anterior sobre M1 y M2. Además de la variación en la coloración ventral en *M. minuta* (figura 17), el carácter de los huesos palatinos propuesto por Siles et al (2013) varía según la edad de los individuos. Se encontró que en individuos jóvenes que no presentan una osificación completa de los huesos palatinos, estos se extienden hasta los límites entre M1 y M2 (incluso sobre la mitad de M2). A medida que se presenta una osificación de las suturas con el aumento de la edad, los extremos laterales de los palatinos se engruesan

haciendo que ellos tomen una posición convergente, así mismo la sutura maxilar-palatina se torna gruesa y cubre los límites anteriores de los palatinos progresivamente, extendiéndose debajo de M2. Por tanto, dicho carácter es quizá la expresión de una osificación extrema de la sutura maxilar-palatina.

Micronycteris giovanniae: es descrita de un solo espécimen (QCAZ 7200) que es morfológicamente más grande que el grupo *M. megalotis* en la mayoría de las dimensiones, con incisivos braquiodontos y fosas basiesfenoideas superficiales. El espécimen es morfológicamente distinto de los especímenes revisados para Colombia y podría corresponder a una especie diferente, sin embargo, no se encontraron caracteres discretos que sustenten la especie, por tanto, se evalúa esta como una especie potencialmente diferente.

Concepto evolutivo

“...a lineage (an ancestral-descendant sequence of populations) evolving separately from others with its own unitary evolutionary role and tendencies” (Simpson 1961, P. 153).

Este concepto engloba los conceptos secundarios como el concepto taxonómico, el genético y el filogenético en cualquiera de sus versiones. Bajo este panorama solo cinco especies de *Micronycteris* (*M. brosetti*, *M. hirsuta*, *M. megalotis*, *M. minuta* y *M. schmidtorum*) cumplen con las premisas enmarcadas en la metodología, por un lado, corresponden a grupos monofiléticos fuertemente soportados y con monofilia recíproca en los dos genes evaluados (figura 13), y sinapomorfias (morfológicas y moleculares) que agrupan sus clados internos (concepto filogenético de especie en sus dos versiones); presentan divergencias genéticas interespecíficas por encima del 10% y diferencias intraespecíficas

comparativamente menores (0.1 %-5.9%; concepto genético de especie); presentan caracteres morfológicos que los hacen diferenciables de otras especies dentro del género (concepto taxonómico); finalmente no presentan incongruencias entre ninguno de los conceptos evaluados siendo linajes de poblaciones (con diferencias morfológicas y genéticas) que están evolucionando independiente entre sí, concordando con el concepto evolutivo de especie.

Para *M. minuta* y *M. megalotis* no consideramos que la especie presente una diversidad críptica y no planteamos tres clados previamente propuestos por otros autores (Porter et al. 2007; Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013) ya que dichos clados no son recuperados en el análisis nuclear y no presentan caracteres morfológicos que permitan la diferenciación entre los mismos.

El recuento histórico taxonómico del género es recopilado en la tabla 12.

DISCUSIÓN

En mamíferos se estima que existen alrededor de 2000 de especies sin reconocer (Baker y Bradley 2006). Los avances en los métodos en biología molecular han incrementado la información genética disponible para muchos grupos de mamíferos, esto ha impulsado la aplicación de conceptos de especies diferentes a los conceptos biológico y tipológico de especie utilizados tradicionalmente en la taxonomía de mamíferos. Sustentados en esta premisa recientemente existe una tendencia al aumento del número de especies bajo conceptos eficientemente operativos en la delimitación de clases (“especies”) como los conceptos filogenético y genético de especie, reconocidos por su importancia en la detección de diversidad críptica. Sin embargo, bajo esta operatividad muchas veces se

sacrifica la capacidad de verificabilidad de las especies (que no son más que hipótesis) por el uso de datos superficiales, pequeños tamaños de muestra o simple subjetividad de algunos autores (Zachos y Lovari 2013).

El concepto filogenético en su versión diagnosticable es quizá uno de los conceptos más usados recientemente para soportar la separación de especies en mamíferos (ver Zachos et al. 2013 y Zachos 2014). Sin embargo, dicho concepto es subjetivo y carece de soporte conceptual, debido a que no hace explícito que son exactamente los clados más pequeños considerados para ser especies, esto hace que metodológicamente el investigador tenga la potestad de escoger qué clado considera como el menor (Zachos y Lovari 2013). Además, considerando que la diferenciación genética se da en todas las escalas naturales incluso a escala de individuos, familias, o poblaciones los cuales pueden ser diferentes y por lo tanto susceptibles a ser diagnosticables (Zachos y Lovari 2013).

Similarmente la versión de monofilia muchas veces es estimada basada en pocos genes, en general bajo el Citocromo B (Cyt B), y no se incluye otro tipo de información (morfológica, comportamental etc.), lo cual, hace que la evidencia en la delimitación de especies sea baja puesto que los árboles de genes no necesariamente corresponden a la historia del linaje (Zachos y Lovari 2013).

Con respecto al concepto genético ocurre algo similar a lo que ocurre con la versión diagnosticable, la variación, en este caso genética se da en todas las escalas de la vida (individuos, grupos familiares, especies), y no hay consenso en la magnitud de variación genética que es requerida para distinguir dos especies (Bradley y Baker 2001) Además, comparaciones genéticas sin una muestra geográfica amplia o tomando individuos de

grupos familiares puede sobreestimar las diferencias genéticas entre dos poblaciones (Bradley y Baker 2001), también rasgos de la historia natural como una estructura social rígida puede producir bajos valores de variación intraespecífica y altos valores de variación interpoblacional (Bradley y Baker 2001). Finalmente, la evidencia molecular puede estar influenciado por linaje incompleto y retención ancestral de polimorfismos los cuales pueden producir resultados que no necesariamente corresponden a la historia del linaje (Bradley y Baker 2001) especialmente cuando se trabaja un solo gen. Esto puede resultar en delimitaciones arbitrarias sujetas al ojo del investigador (Solari y Martínez-Arias 2014).

Todos estos cuestionamientos sobre dichos conceptos de especie pueden verse en evidencia en varias de las especies y la supuesta diversidad críptica dentro del género *Micronycteris* propuesto basados en evidencia molecular (Porter et al. 2007; Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013).

Larsen y colaboradores (2011) y Siles y colaboradores (2013) hacen énfasis en que la diversidad del género está subestimada debido a que especies como *M. minuta* y *M. megalotis* eran especies parafiléticas bajo evidencia de Cyt B, y por lo tanto sustentan la descripción de *M. buriri* y *M. yatesi*. Sin embargo, dichos estudios no cuentan con un muestreo geográfico completo, utilizan pocos marcadores genéticos y la determinación de especies se basa en divergencias genéticas no corroboradas apropiadamente con un muestreo morfológico apropiado puesto que se incluyen pocos individuos (en algunos casos uno solo, ver Larsen et al. 2011) para cada clado, sumado a que probablemente haya malas identificaciones en los individuos incluidos en los análisis moleculares realizados por ellos como el caso de *M. schmidtorum* señalado anteriormente donde la identificación de los individuos incluidos en los clados varía de hipótesis a hipótesis sin dar evidencia de las

razones para hacerlo y varios de estos individuos están identificados en las bases de datos como *M. minuta*.

Nuestros resultados no concuerdan con las hipótesis a escala de especies presentadas en otros trabajos: Con respecto a las hipótesis morfológicas de Simmons (1996) no recuperamos los dos grupos propuestos, especies de vientre oscuro (*M. hirsuta*, *M. matses*, *M. megalotis* y *M. microtis*) y especies de vientre claro (*M. homezi*, *M. minuta*, *M. sanborni*, y *M. schmidtorum*). Tampoco se respalda la consideración de cuatro subgéneros *Leuconycteris*, *Micronycteris*, *Schizonycteris*, y *Xenonectes* como se sugiere en Porter et al. (2007) debido a que con excepción de *Leuconycteris* todos los demás subgéneros tendrían una sola especie descartando la necesidad de una distinción por subgéneros.

La principal diferencia con la hipótesis de *Micronycteris* con evidencia molecular (Porter et al. 2007; Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013) se basa en la posición de *M. schmidtorum*, la cual se propone como especie hermana de uno de los clados de *M. minuta*, sin embargo, nosotros recuperamos dicha posición dentro como grupo hermano de *M. brosetti* especies previamente considerada como la única dentro del subgénero *Leuconycteris* (Porter et al. 2007; Siles et al. 2013). Estas especies son morfológicamente similares y comparten caracteres morfológicos como: (1) la longitud de la segunda falange del dígito IV es más corta que la primera falange, a diferencia de *M. minuta* que posee dichas falanges subiguales en tamaño, (2) la longitud del calcar que es mayor que el pie, siendo menor o igual en *M. minuta*, *M. sanborni* y *M. yatesi*, (3) el ancho de mastoideo es menor que el ancho cigomático a diferencia de *M. minuta*, *M. sanborni* y *M. yatesi* donde el ancho mastoideo es mayor en *M. minuta*, *M. sanborni* y *M. yatesi*, (4) los premolares inferiores p2 y p4 son subiguales mientras que el p3 es de menor tamaño, mientras en otras especies el

p3 es de igual tamaño (*M. microtis*, *M. megalotis*) o es reducido (*M. minuta*, *M. sanborni* y *M. yatesi*).

A pesar de que todas las especies presentan fuertes soportes en todos los análisis moleculares los nodos más basales que indican sus relaciones filogenéticas se presentan soportes bajos. A escala de especie nuestros resultados no respaldan la consideración de *M. minuta* como parafilética y no validamos ninguno de los clados propuestos en Porter et al. (2007), Larsen et al. (2011), y Siles et al. (2013), ni *M. sanborni* y *M. yatesi*. Nuestros resultados indican que *M. minuta* representa una sola entidad taxonómica la cual presenta una variación filogeográfica. Morfológicamente *M. minuta* es homogénea y presenta similar variación en los caracteres morfológicos evaluados en los individuos de los dos lados de la cordillera de Ecuador y los Llanos del Orinoco en Colombia por lo cual morfológicamente *M. minuta* también representa una sola unidad taxonómica.

Para *M. hirsuta*, se encontraron dos clados aparentemente distintos Ribas et al. (2013) describen tres cariotipos de *M. hirsuta* con $2n = 26, 28$ y 30 cromosomas de Centro y Sur América. Basados en la evidencia de arreglos a escala cariotípica consideran que *M. hirsuta* no representa una especie monotípica debido a que los dos grupos con cromosomas $2n=26$ Occidente de Ecuador, y Brasil debieron evolucionar independientemente donde la cordillera de los Andes pudo haber jugado un papel importante en el aislamiento de dichas poblaciones. A pesar de que dichos dos clados tienen una variación genética amplia (8.7%) morfológicamente no presentan una diferenciación, y el gen nuclear no respalda dichos grupos, por lo tanto, no consideramos que esta especie presente más de una especie. Quizás los cambios a escala del cariotipo y la presencia de dos clados puedan deberse a una

recolonización de la especie desde Centro América a Sur América posterior a su separación trans-cis andina.

Para *M. megalotis* se presumen que existen 5 clados (Larsen et al. 2011; Siles et al. 2013) que representan entidades diferentes para los autores bajo los conceptos genético y filogenético de especie. La diferenciación genética entre dichos clados abarca desde un 2% hasta un 5.6 %, lo que según Bradley y Baker (2001) estaría en el rango de “evaluación” para considerar especies distintas, aunque está dentro del rango de variación intraespecífica encontrada por los mismos autores (0.09% -8.70%) para murciélagos. Considerando que no existen diferencias morfológicas lo suficientemente contrastantes entre los clados y los porcentajes de variación interespecífica bajos con respecto a los porcentajes encontrados en nuestra hipótesis y que no hay una diferenciación explícita en los análisis del gen nuclear, consideramos a *M. megalotis* como una sola especie con una variación morfológica amplia.

Recientemente varios autores han descrito especies con porcentajes cercanos al 2% como especies válidas bajo evidencia robusta tanto morfológica como genética (varios sets de genes y evidencia morfológica; ver Velazco et al. 2010). Estos valores han sido tomados como punto de soporte para la separación de especies dentro de la misma familia sin poseer la misma evidencia morfológica y genética como el caso de *M. buriri*, con incluso con valores menores al 2% de diferenciación genética (Larsen et al. 2011). Según la descripción de *M. buriri* infieren que el tamaño craneal de los individuos evaluados es un carácter que permite la diferenciación de otras especies del género, sin embargo, las medidas se sobreponen con las medidas de *M. megalotis sensu lato* (ver diagnóstico de las especies abajo); adicionalmente considerando que los especímenes provienen de la isla de San Vicente, no se descarta la posibilidad que el efecto de las islas juegue un papel importante

al incrementar el tamaño de especies pequeñas (“island rule” *sensu* islas Van Valen, 1973). Esto pone en duda la validez de *M. buriri* como especie.

Para el caso de *M. matses*, los porcentajes de diferenciación con el grupo hermano son bajos (3.13%) en comparación por lo encontrado entre las especies de *Micronycteris* consideradas en este estudio (>10%). No contamos con ningún individuo del grupo hermano de *M. matses* para realizar comparaciones morfológicas, sin embargo, la descripción de *M. matses* (Simmons et al. 2002) indica que son individuos de mayor tamaño que otros individuos de *M. megalotis*, sin embargo, esta especie es sustentada bajo pocos especímenes de una sola localidad. Teniendo en cuenta la amplia variación morfológica entre los grupos morfológicos encontrados para Colombia, estos individuos pueden corresponder a una variedad geográfica dentro del género, y no necesariamente una especie válida.

Morfológicamente la descripción de *M. microtis* reseña una serie de caracteres que lo diferencian de *M. megalotis*, principalmente el tamaño de las orejas, coloración del pelaje, dentición, forma del cráneo y forma de la banda interauricular (Miller 1898). Posteriores revisiones morfológicas consideran que varios de los caracteres originales de *M. microtis* corresponden a caracteres debidos a preparación de los especímenes y/o una variación intraespecífica, y por lo tanto relegan *M. microtis* a subespecie de *M. megalotis* (Andersen 1906; Sanborn 1949). Brosset and Charles-Dominique (1990) y Simmons y Voss (1998) reseñan dos formas de *M. megalotis* para Guyana Francesa. En el primer caso se diferencian principalmente por el tamaño de las orejas, siendo mayor en *M. megalotis* y menor en *M. microtis*. En el segundo se diferencian por la longitud del pelo que según

Simmons y Voss (1998) es mayor en *M. megalotis* y menor en *M. microtis*. Por estas razones se consideró a *M. microtis* como especie válida. Con base a este argumento, Martins et al. (2014) realizan una comparación entre individuos que consideran como *M. megalotis* y *M. microtis* para Brasil dando como resultado que la longitud de las orejas y la longitud del pelo en las orejas separan las dos especies del mismo modo que las poblaciones de Guyana Francesa, aunque se presenta una superposición de las medidas de las orejas, dejando así el único carácter diagnosticable la longitud del pelo de la oreja. Especímenes identificados por Simmons (1996) como *M. megalotis* y *M. microtis* de Guyana Francesa con base a la longitud de las orejas son incluidos en los análisis moleculares dando como resultado los dos individuos dentro del mismo clado (Clado D, Porter et al. 2007; *M. megalotis* nodo 31, este trabajo). Siles et al. (2013) incluye también el epíteto de *M. microtis* sin otra razón aparente que la determinación inicial de la secuencia del espécimen ROM 111099 de Brasil (AY380755; nodo 35 este trabajo) y no presenta información relevante sobre una posible diferenciación. Por esto se descarta (1) que la longitud del pelo de las orejas sea consecuente con la determinación dos especies de *M. megalotis*, lo cual es evidenciado también en los análisis morfológicos donde la longitud del pelo puede variar dentro de individuos de la misma especie de la misma localidad (ver diagnóstico de las especies) y (2) que *M. microtis* sea una especie válida, puesto que no hay evidencia ni morfológica ni molecular que la sustente, siendo *M. megalotis* la única especie válida.

M. giovanniae es una especie descrita con base a un individuo que morfológicamente presenta un tamaño craneano mayor a cualquier otro individuo de *M. megalotis*; y análisis moleculares que muestran a este como un taxón aparte, aunque con soportes bajos en el

análisis de máxima verosimilitud, sin embargo, el análisis del gen nuclear lo muestra haciendo parte del grupo *megalotis*. La diferenciación molecular con respecto a las otras especies está alrededor del 7 %, mientras que la diferenciación intraespecífica de *M. megalotis* es cercana al 6%. Debido a que no hay concordancia entre la evidencia considerada por nosotros para denominar una especie, incluimos está dentro de *M. megalotis* como una especie que potencialmente podría ser diferente. La adición de nueva evidencia morfológica en el número de individuos y/o molecular en un mayor número de genes puede aclarar el estatus taxonómico de este individuo.

A pesar de que la información genética obtenida en este trabajo es aún escasa, otros estudios basados en caracteres moleculares y en haplotipos del gen COI de *M. megalotis* muestran que existen varios linajes en *M. megalotis*, sin embargo, no son respaldados por regiones más conservadas del intrón 7 del gen *Dby*, un gen de herencia paterna no recombinante ligado al cromosoma Y (Clare 2011). Estos datos son similares a los obtenidos en este trabajo donde el marcador mitocondrial muestra una diferenciación de varios clados en *M. megalotis sensu lato*, mientras que el marcador nuclear los agrupa como un grupo monofilético sin distinción.

Varias opciones pueden sustentar esta disyunción entre evidencia mitocondrial, nuclear y una posible evidencia morfológica. El primer caso sustentado en este documento advierte que los marcadores mitocondriales no representen un conjunto de taxa crípticos en el género sino variaciones genéticas de grupos geográficos, en cuyo caso la variación genética intraespecífica es media a grande con respecto a otros grupos de murciélagos neotropicales (2011; 0.09% -8.70% según Bradley y Baker 2001; media=5%, rango=0-6%; ver Clare 2011). como lo propone Clare (2011).

Los murciélagos del género *Micronycteris* son murciélagos insectívoros de follaje que habitan en muchos tipos de ecosistemas desde los 0 hasta más de los 3000 metros, utilizan varios tipos de refugios incluidos cuevas, huecos de árboles cercanos al suelo, alcantarillas entre otros, y forman pequeños grupos de menos de una docena de individuos, aunque generalmente dichos grupos consisten en una pareja de macho y hembra y su cría (Emmons 1997) los cuales presentan una alta fidelidad al refugio (Kalka y Kalko 2006; Albrecht et al. 2007). Presentan áreas de acción pequeñas (3.8 ha; Albrecht et al. 2007) comparados con otros murciélagos de la familia Phyllostomidae tanto insectívoros (*M. macrophyllum* 24 ha [7-151 ha], Meyer et al. 2005; *L. silvicolum* 11-31 ha, Kalko et al. 1999; *L. brachyotis* 22-27 ha, Weinbeer y Kalko 2004; *T. cirrhosus* 46 ha [8-100 ha], Kalko et al. 1999), como frugívoros (*C. perspicillata* 155 ha, Bernard y Fenton 2003; *S. liliium* 36-90.7 ha, Loayza y Loiselle 2008; *A. watsoni* 1.8-17.9 ha; Albrecht et al. 2007) o nectarívoros (*L. dekeiseri* 640 ha [230-1453 ha], Aguiar et al. 2014; *G. soricina* 660 ha [427-893 ha], Aguiar et al. 2014); son fuertemente sedentarios y debido a sus estrategia de forrajeo no utiliza frecuentemente áreas abiertas (Albrecht et al. 2007). Estas características biológicas de reducidos grupos sociales, su corta capacidad de dispersión, así como una estructura social rígida puede influir en los altos valores de variación genética interpoblacional (Bradley y Baker 2001) sobre todo en marcadores con una tasa alta de mutación como el Cyt B.

En una segunda opción los marcadores nucleares presentan tasas de divergencia muy bajas o no posean un muestreo taxonómico suficiente lo que causa que estos marcadores no den resolución a escala de especie (Clare 2011). Sin embargo, la evidencia por parte de Cyt B donde se encuentran una alta superposición de los valores de diferenciación genética intraespecífica e interespecífica entre los clados separados con alrededor de 2% de

diferencia y la falta de distinciones morfológicas entre estos no respaldan esta teoría al corroborar los mismos grupos que los marcadores nucleares.

Finalmente, este trabajo contempla la utilización de dos marcadores genéticos donde procesos como el linaje incompleto de especie pueden enmascarar la estimación de las filogenias en dado caso ser arboles de genes y no arboles filogenéticos (Maddison 1997). El linaje incompleto de especies es causado por la retención de polimorfismos ancestrales durante los eventos de especiación conduciendo a que los descendientes lleven diferentes alelos (Maddison 1997). Esto es quizá una de las causas más importantes que afectan la precisión de las hipótesis filogenéticas con caracteres moleculares (Stewart et al. 2014). La utilización de varios marcadores (nucleares y mitocondriales) pueden ayudar en resolver estos problemas, soportando una mejor hipótesis filogenética.

SISTEMÁTICA DE LAS ESPECIES EN COLOMBIA.

CLASE MAMMALIA

ORDEN CHIROPTERA

FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE GRAY, 1825

SUBFAMILIA MICRONYCTERINAE

Genero *Micronycteris* Gray, 1982

Micronycteris minuta (P. Gervais, 1856)

Schizostoma minutum P. Gervais, 1856a:50; localidad tipo “Capella-Nova,” Minas Gerais, Brasil.

Micronycteris hypoleuca J. A. Allen, 1900:90; localidad tipo “Bonda,” Magdalena, Colombia.

Micronycteris minuta: O. Thomas, 1901b:191; primer uso de la combinación actual de los epítetos.

Micronycteris sanborni N. Simmons, 1996:6; localidad tipo “Sitio Luanda, Itaitera, 4 km S of Crato” Ceara, Brasil.

Micronycteris yatesi Siles et al., 2013:885; localidad tipo “Zurima, 33 km northeast of Sucre” Chuquisaca, Bolivia.

MATERIAL TIPO: Espécimen desconocido proveniente de “Capella-Nova” Minas Gerais, Brasil.

DISTRIBUCIÓN: *M. minuta* se distribuye desde Honduras hasta Bolivia y en sur de Brasil, incluyendo la isla de Trinidad. En Colombia *M. hirsuta* está presente en todas las regiones biogeográficas de Colombia en una altitud entre los 0 y los 1200 m.

DIAGNOSIS: *M. minuta* es una especie pequeña dentro del género (AB 31.80-37.74 mm) que presenta contraste entre el pelaje dorsal y ventral, siendo el pelaje ventral de un color más claro que el pelaje dorsal (beige con pelos grises entremezclados o completamente blanco). *M. minuta* presenta una banda interauricular muy desarrollada formando una depresión profunda. La segunda falange del dígito IV es subigual que la primera falange del mismo dedo. El calcar es de menor o similar tamaño que el pie. Su cráneo es más

abombado respecto a las otras especies del género reportadas en Colombia; presenta el ancho mastoideo más grande que ancho cigomático; el segundo premolar inferior (pm3) es de mucho menor tamaño que el primer (pm2) y el tercer (pm4) premolar.

DESCRIPCIÓN: *M. minuta* es una especie mediana dentro del género (AB 31.8-37.74 mm). Tiene una coloración dorsal bicoloreada que varía de café negruzco a naranja donde no se nota el contraste biloreado del pelo (pelaje decolorado por posibles condiciones de refugio) con una longitud mayor a 3 mm (4.3-7.3 mm) con una banda basal blanca desde 1/4 hasta 3/4 de la longitud del pelo. El pelaje ventral presenta un color más claro que el pelaje dorsal (beige con pelos grises entremezclados o completamente blanco). *M. minuta* presenta una banda interauricular muy desarrollada formando una depresión profunda.

Orejas largas (17-21 mm), con pliegues profundamente marcados o no. Fórmula metacarpal $3 < 4 < 5$, Segunda falange del dígito III de mayor tamaño o similar a la primera falange. La segunda falange del dígito IV es sub-igual que la primera falange del mismo dedo. El calcar es de menor o similar tamaño que el pie.

Cranealmente, presenta la región supraorbital abombado con respecto a las otras especies del género reportadas en Colombia; presenta cresta sagital baja, muy poco desarrollada. Los huesos palatinos pueden ser paralelos o convergentes anteriormente. La sutura maxilo-palatina varía en la posición debido a la edad desde anterior al segundo molar superior M2 en individuos jóvenes; en individuos adultos la sutura se sitúa entre M1 y M2. Las fosas basiesfenoideas son profundas con un septo completo. El canal aliesfenoide presenta el borde anterior de menor tamaño que el borde posterior. Incisivos superiores bilobulados o sin lóbulos. Tamaño del primer premolar superior (Pm3) ligeramente menor que el segundo

premolar superior (Pm4). El segundo premolar inferior (pm3) es de mucho menor tamaño que el primer (pm2) y el tercer (pm4) premolar.

Comparaciones morfológicas: *M. minuta* se diferencia fácilmente de otras especies del género *Micronycteris* por una serie de caracteres. *M.* presenta contraste entre el pelaje dorsal y ventral, siendo el pelaje ventral de un color más claro que el pelaje dorsal a diferencia de *M. megalotis*. En *M. hirsuta*, a pesar de tener el pelaje ventral contrastante con el dorso, este nunca es blanco. *M. minuta* presenta una banda interauricular muy desarrollada formando una depresión profunda. Esta depresión es superficial en *M. megalotis*, *M. hirsuta* y *M. brosseti*, mientras que en *M. schmidtorum*, es medianamente profunda. La segunda falange del dígito IV es sub-igual que la primera falange del mismo dedo en *M. minuta*, mientras que en las demás especies del género esta es más corta. El calcar es de menor o similar tamaño que el pie, mientras que en las demás especies del género este es mayor que el pie. Cranealmente *M. minuta* presenta el ancho mastoideo más grande que ancho cigomático mientras que en las demás especies del género el ancho cigomático es de mayor tamaño que el ancho mastoideo. Finalmente, el segundo premolar inferior (pm3) es de mucho menor tamaño que el primer (pm2) y el tercer (pm4) premolar en *M. minuta*; en *M. schmidtorum*, *M. brosseti* y *M. hirsuta* el pm3 es ligeramente más pequeño que pm2 y pm4, mientras que en *M. megalotis*, los tres premolares tienen tamaños similares.

Variación morfológica y morfométrica: *M. minuta*, no presentó dimorfismo sexual secundario en el análisis multivariado (MANOVA, Lambda de Wilks=0.4725; p-valor 0.1886), sin embargo, presentó dimorfismo sexual en el ancho de la caja craneana (ANOVA, F=6.291; p-valor:0.017) siendo menor en las hembras y mayor en los machos.

Externamente, la coloración de los individuos varía de un naranja quemado (donde no se distinguen las bandas de coloración) debido a una decoloración del pelaje a un gris negruzco. Existen diferencias en el tamaño craneal en una población, siendo los individuos del valle seco del Patía y un individuo del norte del Chocó en Colombia de mayor tamaño que las demás poblaciones (tabla 8). Los rangos de las medidas de los especímenes analizados en Colombia y Ecuador son similares a los reportados por Simmons y Voss (1998) para la Guyana Francesa y por Simmons (2002) para varias localidades de centro y sur américa.

Comentarios: Se incluye en esta descripción a *M. sanborni* Simmons 1996, y *M. yatesi* Siles et al. (2013), ya que no se encontró evidencia molecular y morfológica que soporte estas especies. Otros sinónimos incluyen: *Micronycteris hypoleuca* de Magdalena Colombia el cual fue puesto en sinonimia por Andersen (1906). *M. homezi* es incluido en varias referencias (Simmons y Voss 1998; Porter et al. 2007; Williams y Genoways 2007), sin embargo Ochoa y Sanchez (2005) determina que no es un taxón válido debido a que el carácter más evidente (una superficie cutánea sobre la cabeza) solo se encontraba en machos donde se asociaba a una hipertrofia de la banda interauricular, se presentaba en otras especies dentro del género como *M. megalotis*, y cranealmente no existían características contrastantes entre *M. homezi* Y *M. minuta*.

Micronycteris hirsuta Peters, 1869.

Schizostoma hirsutum W. Peters, 1869:396; localidad tipo desconocida; subsecuentemente asignada como Pozo Azul, San José de Costa Rica. Por Goodwin (1946:302).

M[*Micronycteris*]. *hirsuta*: Miller, 1898:330; primer uso de la combinación actual de los epítetos

Xenoctenes hirsutus: Miller, 1907:125.

Micronycteris (Xenoctenes) hirsuta: Sanborn, 1949:223.

MATERIAL TIPO: Macho con número y localidad desconocida, depositado en el Museo Nacional de París, posteriormente Goodwin (1946:302) asignó la localidad tipo a Pozo Azul, San José, Costa Rica, debido a que a la fecha solo era conocido para el país.

DISTRIBUCIÓN: La especie se distribuye desde Nicaragua hasta el Bolivia y el Norte de Brasil; aparentemente existe una población aislada en el Sureste de Brasil. En Colombia *M. hirsuta* está presente en todas las regiones biogeográficas de Colombia en una altitud entre los 0 y los 1800 m.

DIAGNOSIS: *M. hirsuta* es la especie más grande dentro del género tanto externamente como cranealmente (Tabla 1). Presenta la banda interauricular moderadamente desarrollada a superficial. El calcar es de mayor tamaño que el pie. Su cráneo es robusto con crestas sagitales y lamboidales desarrolladas en individuos adultos y visibles en individuos juveniles, ancho mastoideo menor que ancho cigomático, incisivos inferiores hipsodontos, segundo premolar inferior (pm3) de menor tamaño que el primer (pm2) y el tercer (pm4) premolar.

DESCRIPCIÓN: *M. hirsuta* es una especie de murciélago de mediano tamaño (AB=41.7-47.0; GLS=23.0-25.0), tiene una coloración dorsal bicoloreada que varía de café negruzco a café-naranja generalmente mayor a 3 mm (3.0-7.8 mm) con una banda basal crema o blanca

contrastante o no. Ventralmente la coloración es escarchada con banda basal gris claro a café claro con puntas crema. La coloración ventral es visiblemente más clara con respecto a la coloración dorsal. Presenta un antebrazo peludo sobre toda su longitud. La banda interauricular es superficial. Orejas largas (20-30 mm) con pliegues de la superficie posterior de la oreja profundamente marcados. Fórmula metacarpal $3 < 4 < 5$. Las falanges del III dedo pueden ser similares en tamaño o la segunda falange de mayor tamaño que la primera. Segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange. El plagiopatagio está unido sobre el metatarso. El calcar es más largo que el pie. La cola es ocupa $1/3$ de la longitud del uropatagio.

Cranealmente, *M. hirsuta* presenta un cráneo robusto, con la caja craneal menos abultada con respecto al rostro. Presenta crestas sagitales y nucales más pronunciadas que en otras especies del género. Incisivos superiores amplios y separados en la base y conectados en la punta y con cíngulos casi inexistentes. Incisivos externos pequeños y apiñados entre los incisivos internos y los caninos. premolares y molares masivos con contacto entre sí. Incisivos inferiores ipsodontos; pm3 de menor tamaño que pm2 y pm4, pm2 más grande que pm4. Las medidas de los ejemplares se muestran en la tabla 9.

Comparaciones morfológicas: *M. hirsuta* se diferencia fácilmente de otras especies del género *Micronycteris* por sus caracteres contrastantes. En primer lugar, el tamaño de *M. hirsuta* es ampliamente mayor que en otras especies de *Micronycteris* tanto a nivel externo ($AB > 41\text{mm}$) como a nivel craneal ($GLS > 23\text{ mm}$). Además, ninguna otra especie dentro del género presenta los incisivos inferiores hipsodontos, característica única de *M. hirsuta*. Externamente la banda interauricular de *M. hirsuta* es medianamente profunda a diferencia de *M. megalotis* donde la banda es superficial y *M. minuta* que presenta una banda

profunda. El pelaje ventral presenta una coloración más clara que el dorso como en *M. minuta* y *M. schmidtorum*, a diferencia de *M. megalotis* donde no hay contraste evidente entre coloración dorso-ventral. Presenta la segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange contrario a *M. minuta* quien posee las dos falanges subiguales en tamaño. El calcar es de mayor tamaño que el pie como en *M. megalotis*, *M. brosetti* y *M. schmidtorum* a diferencia de *M. minuta* donde el calcar es de menor tamaño. El tamaño del segundo premolar inferior es menor al primer y tercer premolar como en *M. minuta* y *M. schmidtorum*, a diferencia de *M. megalotis* donde los tamaños de los tres premolares son similares.

Variación morfológica y morfométrica: *M. hirsuta* presenta dimorfismo sexual secundario externamente, donde los machos desarrollan una corona de pelos en la parte anterior de la banda interauricular; esta corona presenta una longitud considerablemente más larga que el pelaje dorsal (3-4 veces más), una contextura más gruesa, y una coloración más clara con una banda basal blanca en la mayor parte de la longitud y las puntas con color similar al dorso. Sin embargo, externamente (PERMANOVA, $F=0.8226$, $p\text{-valor}=0.413$) y cranealmente (MANOVA: $\text{Lambda Wilk}=0.2012$, $p\text{-valor}=0.2012$, $g1=12$ $g2=4$) no existen diferencias significativas en el tamaño entre machos y hembras.

Externamente especímenes del Chocó biogeográfico de Colombia y Ecuador tienen una coloración dorsal visiblemente más oscura siendo esta de color café-negrusco, mientras que los demás especímenes presentan coloración más clara que varía de café-naranja a café-claro incluso dentro de la misma localidad.

Existen diferencias morfométricas en el tamaño del cráneo, siendo las poblaciones del Chocó biogeográfico de mayor tamaño que las demás poblaciones en Colombia (Oriente de los Andes, Valle del Cauca y Caribe). Sin embargo, los rangos de las medidas de los especímenes analizados en Colombia y Ecuador son similares a los reportados por Simmons y Voss (1998) para la Guyana Francesa y por Simmons (2002) para varias localidades de centro y sur américa.

Comentarios:

Ribas et al. (2013) describen tres cariotipos de *M. hirsuta* con $2n = 26, 28$ y 30 cromosomas de Centro y Sur América. Basados en la evidencia de arreglos a escala cariotípica consideran que *M. hirsuta* no representa una especie monotípica, sustentado a su vez por los análisis de filogenia molecular en el género los cuales presentan dos grupos: Occidente de Ecuador y Panamá, y Trinidad y Tobago y Guyana Francesa (Siles 2013; Larsen 2011). El primer grupo con cariotipos $2n=26$ y el segundo grupo presumiblemente con cariotipos $2n=28$. Sin embargo, la divergencia intraespecífica a partir del gen *Cytb* es de 4.3%, divergencia mucho menor a la encontrada en otros clados considerados como especies hermanas (tabla 7), esto sumado a que no existen caracteres morfológicos discretos que diferencien los dos clados a parte de la coloración y el tamaño que pueden representar una variación geográfica más que una variación interespecífica, consideramos que los arreglos cromosomales pueden también corresponder a variación geográfica.

Micronycteris megalotis (Gray, 1842)

Phyllophora megalotis Gray, 1842:257; localidad tipo “Brazils”; restringido a Perequé Sao Paulo, Brasil por Cabrera (1958:60).

Phyllostoma elongata Gray, 1842:257; localidad tipo “Brazils” ocupado por *Phyllostoma elongatum* E.Geoffroy St.-Hilaire, 1810.

Phyllostoma elongatum: Gray, 1844:19; emendación de *Phyllostoma elongata* Gray; no *Phyllostoma elongatum* E. Geoffroy St.-Hilaire.

Mimon megalotis: Gray, 1847:14; combinación del nombre.

Phyllostoma scrobiculatum J. A. Wagner, 1855:627; reemplazo de nombre de *Phyllostoma elongatum* Gray ocupado por *Phyllostoma elongatum* E. Geoffroy St.-Hilaire.

M[icronycteris]. megalotis: Gray, 1866:113; primer uso del nombre actual.

S[chizostoma]. elongatum: Gray, 1866:115; combinación del nombre.

Schizostoma megalotis: W. Peters, 1867:674; combinación del nombre.

Vampyrus (Schizostoma) elongatus: Pelzeln, 1883:32; combinación del nombre

Phyllostoma Nattereri Pelzeln, 1883:32; nomen nudum, en sinonímia.

Micronycteris microtis Miller, 1898:328; localidad tipo “Greytown” San Juan del Norte, Nicaragua.

Macrotus pygmaeus Rehn, 1904:444; localidad típica “Izamal, Yucatán”, México

Micronycteris megalotis mexicana: Andersen, 1906:54; combinación del nombre

Micronycteris (Micronycteris) megalotis microtis: Sanborn, 1949:219; combinación del nombre.

M[icronycteris]. microtis microtis: Simmons, 1996:4; combinación del nombre

M[icronycteris]. microtis mexicana: Simmons, 1996:4; combinación del nombre

Micronycteris microti Simmons, Voss, y Peckham, 2000:31; nombramiento incorrecto de *M. microtis* Miller.

Micronycteris matses Simmons et al. 2002:5; localidad tipo “Nuevo San Juan”, Loreto, Perú.

Micronycteris giovanniae Fonseca et al. 2007:735; localidad tipo “San Lorenzo”, Esmeraldas, Ecuador.

Micronycteris buriri Larsen et al 2011:691; localidad tipo “St. Andrew Parish”, San Vicente, San Vicente y las Granadinas.

MATERIAL TIPO: Material desconocido con localidad tipo “Brasil”, subsecuentemente asignada Perequé, Sao Paulo, Brasil por Cabrera (1958:60).

DISTRIBUCIÓN: *M. megalotis* tiene una distribución amplia que abarca un área desde México hasta el Sur de Brasil y el Norte de Argentina y las islas de Trinidad, y San Vicente en el Caribe. En Colombia, *M. megalotis* se encuentra en todas las regiones naturales de Colombia desde los 0 hasta los 3200 metros.

DIAGNOSIS: *Micronycteris megalotis* es reconocido por presentar una coloración ventral no contrastante con el dorso; orejas conectadas por una banda interauricular superficial con

una pequeña muesca profunda en forma de v en la parte medial; calcar más largo que el pie incluyendo las uñas; segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange; ancho mastoideo menor que el ancho cigomático; segundo premolar inferior (pm 3) subigual que le primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

DESCRIPCIÓN: *M. megalotis* es una especie mediana dentro del género (AB 31.06-38.24 mm). Tiene una coloración dorsal bicoloreada que varía de gris-negro hasta café rojizo con pelaje largo (7.1-12.2 mm) con una banda basal blanca desde 1/4 hasta 3/4 de la longitud del pelo. Orejas conectadas por una banda interauricular superficial con una pequeña muesca profunda en forma de v en la parte medial. Orejas largas (17-22 mm), con pliegues profundamente marcados o no. Generalmente presenta una fórmula metacarpal $3 < 4 < 5$, aunque presenta variación pudiendo presentar fórmulas como $3 = 4 < 5$ y $4 < 3 < 5$. Las falanges del tercer dedo pueden ser similares en tamaño o la segunda falange de mayor tamaño que la primera. Segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange. El calcar es de mayor tamaño que el pie.

Cranealmente *M. megalotis* presenta una variación alta, puede presentar o no crestas sagitales y nucales pronunciadas. Incisivos superiores largos, convergentes bilobulados o lisos con cíngulos pronunciados o no. El ancho zigomático es mayor que el ancho mastoideo. Los huesos palatinos pueden ser convergentes o paralelos, y la sutura maxilo-palatina puede extenderse anterior a M2, entre M2 y M3 o posterior al límite entre M2 y M3. Las fosas basiesfenoideas pueden ser profundas o superficiales, aunque siempre con el septo medial completo (exceptuando en QCAZ 7200 de Ecuador). El canal aliesfenoide es redondeado con los extremos anterior y posterior del mismo tamaño. Los incisivos inferiores pueden ser bilobulados, trilobulados o sin lóbulos. El segundo premolar inferior

(pm 3) similar en tamaño que le primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

Comparaciones morfológicas: *M. megalotis*, es la única especie del género que posee una coloración ventral similar al dorso, no contrastante con él. La banda interauricular de *M. megalotis* es superficial a diferencia de *M. minuta* y *M. schmidtorum* donde la banda es profunda y medianamente profunda respectivamente. Presenta la segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange contrario a *M. minuta* quien posee las dos falanges subiguales en tamaño. El calcar es de mayor tamaño que el pie, a diferencia de *M. minuta*. Cranealmente presenta el ancho zigomático de mayor tamaño que el ancho mastoideo a diferencia de *M. minuta*. Además, presenta el segundo premolar inferior (pm 3) similar en tamaño que le primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4) a diferencia de *M. minuta*, *M. hirsuta*, *M. schmidtorum* y *M. broseeti* donde el tamaño del segundo premolar inferior es menor al primer y tercer premolar.

Variación morfológica y morfométrica: No se encontró dimorfismo sexual en cuatro grupos morfológicos con mayor número de individuos: Grupo A (PERMANOVA $F=0.1534$, p-valor: 0.9792), Grupo B (PERMANOVA $F=0.4409$, p-valor=0.767), Grupo D ($F=0.3932$, p-valor=0.8241), Grupo G (PERMANOVA $F=0.3754$; p-valor=0.82). A su vez no se encontró dimorfismo sexual cuando se comparan todas las poblaciones (PERMANOVA $F=1.393$, p-valor=0.216).

M. megalotis presenta una variación geográfica importante y varía con la región geográfica. En general dos especímenes difieren de los típicos *M. megalotis*, por un lado, una ejemplar del occidente de Ecuador (QCAZ 7200) descrito previamente como *M. giovanniae* es

comparativamente mucho más grande que los demás *M. megalotis* (ver Fonseca et al. 2007). A su vez un espécimen proveniente de la Serranía de Taraira, Vaupés, Colombia (ICN 17928), presenta el rostro mucho más corto que los típicos ejemplares de *M. megalotis*. Además de dichos dos individuos comparando zonas geográficas en Colombia y Ecuador se encontraron diferencias en tamaño entre grupos (ver la descripción de los grupos geográficos y su diferenciación en los resultados).

Oriente de los Andes: Dos grupos de *M. megalotis*, concurren en el Oriente de los Andes en Colombia diferenciándose principalmente en el tamaño del antebrazo, la tibia y el cráneo y en la forma del borde posterior de los huesos palatinos (con algunas excepciones), el grupo de mayor tamaño presenta huesos palatinos en forma de V y los especímenes de menor tamaño presentan huesos palatinos con forma de U.

Occidente de los Andes: Presenta una variación más amplia dependiendo del contexto geográfico, comparando solamente los valles de los ríos Cauca, Magdalena y el Caribe, se muestra una clina en tamaño entre los grupos comparados donde existe un grupo de mayor tamaño para el valle del Magdalena y el Caribe y dos grupos de menor tamaño para el Alto Río Magdalena, y los Valles de los ríos Magdalena y Cauca. Comparando el Chocó biogeográfico de Colombia y Ecuador, se presentan cuatro grupos dos de ellos de mayor tamaño, ubicados en el extremo sur del Chocó ecuatoriano, y el valle del río Patía, mientras que otros grupos ubicados sobre el Chocó colombiano y el norte del Chocó ecuatoriano de menor tamaño.

Comentarios: Dos grupos locales de individuos han sido descritos como *Micronycteris buriri* (Larsen et al. 2011) y *Micronycteris matses* (Simmons 2002) basados principalmente

en el tamaño. Estas diferencias pueden corresponder a diferencias locales del tamaño como se observa en la variación general de la especie. *Micronycteris buriri* (Larsen et al. 2011) también fue descrito según la presencia de incisivos hipsodontos como carácter diagnóstico de la especie lo cual corresponde a una mala interpretación de dicho estado de carácter.

Una de las especies tradicionalmente reconocidas como especie diferente de *M. megalotis*, es *M. microtis* bajo caracteres como la longitud de la oreja y la longitud del pelo en la parte medial de las orejas Simmons y Voss (1998). Sin embargo, identificaciones basadas en estos caracteres de individuos de una misma localidad e incluidas en los análisis moleculares dan como resultado los dos individuos dentro de un mismo clado (Clado D, Porter et al. 2007; *M. megalotis* nodo 31, este trabajo). Otros trabajos como Siles et al. (2013) no presentan evidencia para el reconocimiento de *M. microtis* aunque la especie es incluida y nombrada en un clado lejano (Sao Paulo-Brasil) de su localidad tipo (San Juan-Nicaragua).

Se encontró que especímenes del mismo grupo geográfico presentan una variación alta de estos caracteres, incluso dentro de la misma población. Seis especímenes colectados en San José del Guaviare, Guaviare, Colombia, pertenecientes al grupo morfológico B por ejemplo presentan longitudes de orejas que van desde los 20 mm hasta los 22 mm, y la longitud del pelo en la parte medial de la oreja varía desde los 2.6 mm hasta los 4.7 mm. Otros individuos pertenecientes al grupo morfológico F presen longitudes de oreja entre 21 mm y 22 mm y la longitud del pelo en la parte medial de la oreja varía entre 3.3 mm y 5.3 mm. Por tanto, se descarta que la longitud del pelo de las orejas sea consecuente con la determinación dos especies de *M. megalotis* debido a que especímenes de la misma

localidad correspondientes al mismo clado presentan una variación importante de los caracteres (tabla 10).

Micronycteris schmidtorum

Micronycteris schmidtorum Sanborn, 1935:81; localidad tipo “Bobos, Izabal, Guatemala”.

MATERIAL TIPO: Espécimen macho depositado en el Field Museum of Natural History (FMNH 41556) proveniente de Bobos, Izabal, Guatemala.

DISTRIBUCIÓN: Distribuido desde el sur de México a través de centro América hasta Guyana Francesa y Brasil. En Colombia es conocido de pocos ejemplares en la Orinoquía Colombia, el Caribe y el Valle del Magdalena. Es la especie de menor distribución altitudinal, llegando desde los 0m a los 300m.

DIAGNOSIS: *M. schmidtorum* presentar un tamaño mediano (AB 33-36 mm) con una coloración ventral contrastante con el dorso con puntas siempre grises; orejas conectadas por una banda interauricular medianamente profunda a superficial; calcar más largo que el pie, incluyendo las uñas; segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange; ancho mastoideo menor que el ancho cigomático; segundo premolar inferior (pm 3) ligeramente más pequeño que le primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

DESCRIPCIÓN: *M. schmidtorum* es una especie mediana dentro del género (AB 33-36 mm; tabla 11). Tiene una coloración dorsal bicoloreada café oscura con una longitud entre 7.1-12.2 mm. Presenta una coloración ventral contrastante con el dorso, la cual puede variar

de completamente blanca a gris opaca. Presenta una banda medianamente profunda. Orejas largas (17-22 mm), con pliegues profundamente marcados o no. Presenta una fórmula metacarpal variable siendo $3 < 4 < 5$ o $3 = 4 < 5$. Las falanges del tercer dedo pueden ser similares en tamaño o la segunda falange de menor tamaño que la primera. Segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange. El calcar es de mayor tamaño que el pie.

Cranealmente *M. schmidtorum* presenta una variación alta, presenta crestas sagitales y nucales pronunciadas. Incisivos superiores largos, convergentes bilobulados o lisos con cingulos pronunciados o no. El ancho zigomático es mayor que el ancho mastoideo. Los huesos palatinos pueden ser convergentes o paralelos, y la sutura maxilo-palatina puede extenderse anterior a M2, entre M2 y M3. Las fosas basiesfenoideas son superficiales siempre con el septo medial completo. El canal aliesfenoide es redondeado con los extremos anterior y posterior del mismo tamaño. Los incisivos superiores no presentan lobulos. Los incisivos inferiores pueden ser bilobulados o sin lóbulos. El segundo premolar inferior (pm 3) es ligeramente menor en tamaño que el primer premolar inferior (pm1) y el tercer premolar inferior (pm4).

Comparaciones morfológicas: *M. schmidtorum* se diferencia por poseer un pelaje ventral blanco o gris, contrastante con la coloración del pelaje dorsal a diferencia de *M. megalotis*. La banda interauricular de *M. schmidtorum* es moderadamente profunda a diferencia de *M. minuta* quien posee una banda muy profunda y de *M. megalotis* y *M. brosetti* donde la banda es superficial. Presenta la segunda falange del dígito IV más corta que la primera falange contrario a *M. minuta* quien posee las dos falanges subiguales en tamaño. El calcar es de mayor tamaño que el pie, a diferencia de *M. minuta*. Cranealmente presenta el ancho zigomático de mayor tamaño que el ancho mastoideo a diferencia de *M. minuta*. Los

incisivos inferiores son braquiodontos, a diferencia de *M. hirsuta*. Presenta el segundo premolar inferior (pm 3) ligeramente más pequeño que el primer premolar inferior (pm2) y el tercer premolar inferior (pm4) a diferencia de *M. minuta*, donde el pm3 es de mucho menor tamaño y de *M. megalotis* quien posee los tres premolares de tamaño similar. Con respecto a *M. brosseti* el tamaño craneal de este (LMC 16.60-17.63 mm) no se sobrepone con *M. schmidtorum* (LMC 18.00-21.21 mm).

Variación morfológica y morfométrica: No se encontró dimorfismo sexual secundario en la especie (PERMANOVA $F=0.7634$, $p\text{-valor}=0.4325$). Se observó una pequeña diferenciación entre las poblaciones del Caribe con respecto a las otras dos poblaciones, en relación con el ancho del cráneo. Externamente, las poblaciones del Caribe presentaron siempre una coloración ventral blancuzca o beige, claramente contrastante con la coloración dorsal; las otras dos poblaciones presentaron una coloración grisácea opaca, que, aunque es contrastante con el dorso, este no es tan evidente con en las poblaciones del Caribe.

Literatura Citada

Aguiar L. M. S., E. Bernard y R. B. Machado. 2014. Habitat use and movements of *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Neotropical savannah.

Albrecht L., C. F. J. Meyer, y E. V. Kalko. 2007. Differential mobility in two small phyllostomid bats, *Artibeus watsoni* and *Micronycteris microtis*, in a fragmented neotropical landscape. *Acta Theriologica* 52: 141-149.

Allen, H. 1900. List of bats collected by Mr. H. H. Smith in the Santa Marta region of Colombia, with descriptions of new species. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 13:87–94.

Andersen K. 1906. On the bats of the genera *Micronycteris* and *Glyphonycteris*. *Annals and Magazine of Natural History* 18:50–65.

Andrade-C., M.G. 2011. Estado del conocimiento de la biodiversidad en Colombia y sus amenazas. Consideraciones para fortalecer la interacción ciencia–política. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 35(137): 491–507.

Awise, J. C., y D. Walker. 1999. Species realities and numbers in sexual vertebrates: perspectives from an asexual transmitted genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:992–995.

Awise, J. C. y Ball, R. M. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. Pp. 45-67. En: Futuyma , D. & Antonovics , J. (Eds.). *Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, New York,

Baker R. J., y Bradley R. D., 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *J. Mammal.* 87: 643–662.

Bernard E. and Fenton M. B. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35: 262–277.

- Bradley, R. D., y R. J. Baker. 2001. A test of the Genetic Species Concept: cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy* 82:960–973.
- Brosset A. P., y P. Charles-Dominique. 1990. The bats from French Guiana: a taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia* 54:509–559.
- Cabrera, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Rev. Mus. Argentino Cien. Nat.* “Bernardino Rivadavia,” *Cien. Zool.* 4:xvi + iv + 308, 1957. [Fechado 1957; publicado 27 marzo 1958.]
- Clare E.L. 2011. Cryptic Species? Patterns of Maternal and Paternal Gene Flow in Eight Neotropical Bats. *PLoS ONE* 6:1-13.
- Cracraft J. 1983. Species concepts and speciation analysis. In: Johnston R.F. (Ed.). *Current Ornithology*. Vol. 1. Plenum Press, New York. 159–187.
- Emmons L. H. 1999. *Neotropical Rainforest Mammals, A field Guide*. The University of Chicago Press, Chicago. 307pp.
- Fonseca R. M., S. R. Hooper, C. A. Porter, C. A. Cline, D. A. Parish, F. G. Hoffmann, y R. J. Baker. 2007. Morphological and molecular variation within little Big-eared bats of the genus *Micronycteris* (Phyllostomidae: Micronycterinae) from San Lorenzo, Ecuador. Pp. 721-746 en Kelt, D. A., E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo, and J. L. Patton (eds.). *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Publications in Zoology 134:1-981.

Feijó A., P.A. Da Rocha, S.F. Ferrari. 2015. How do we Identify *Micronycteris* (*Schizonycteris*) *sanborni* Simmons 1996 (Chiroptera, Phyllostomidae) reliably and where we can find this species in Brazil? *Papéis Avulsos de Zoologia* 55:269-280.

Gervais, P. 1856a. Deuxième mémoire. Documents zoologiques pour servir a la monographie des chéiroptères Sud-Américains. En: Mammifères, ed. P. Gervais, 25–88. En: Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement français pendant les années 1843 a 1847, sous la direction du comte Francis de Castelnau, ed. F. de Castelnau. Paris: P. Bertrand, 1:1–116, 20 pls., 1855. [Received by Académie Française on 30 June 1856; see Sherborn and Woodward 1901.]

Gray, J. E. 1842. Descriptions of some new genera and fifty unrecorded species of Mammalia. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 1, 10:255–67.

Gray, J. E. 1844. Mammalia. In *The zoology of the voyage of H.M.S. Sulfur*, under the command of Captain Sir Edward Belcher, R.N., C.B., F.R.G.S., etc. during the years 1836–42, ed. R. B. Hinds, 7–36, pls. 1–18. London: Smith, Elder and Co., 1:1–50, pls. 1–34.

Gray, J. E. 1866. Revision of the genera of Phyllostomidae, or leaf-nosed bats. *Proc. Zool. Soc. London* 1866:111–18.

Gray, J. E. 1847b. List of the osteological specimens in the collection of the British Museum. London: British Museum (Natural History), xxvi + 147 pp.

Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/97/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41:95-98.

Hammer O., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4:1-9.

Hoffmann, F.G., y R.J. Baker. 2001. Systematics of bats of the genus *Glossophaga* (Chiroptera: Phyllostomidae) and phylogeography in *G. soricina* based on the cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy* 82:1092–1101.

Isaac N. J. B., J. Mallet y G. M. Mace. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19: 464-469.

Kalka M., y E. K. V. Kalko. 2006. Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22:1–10.

Kalko E. K. V. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101: 281-297

Kalko, E. K. V., D. Friemel, C. O. Handley, J. R., y H. U. Schnitzler. 1999. Roosting and foraging behavior of two neotropical gleaning bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica* 31:344–353.

Kunz T. H. y M. B. Fenton (eds.). 2003. *Bat Ecology*. The University of Chicago Press. Chicago. 779 pp.

Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T., Calcott, B. 2016. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*. DOI: [dx.doi.org/10.1093/molbev/msw260](https://doi.org/10.1093/molbev/msw260)

Larsen P. A., S. R. Hoffer, M. C. Bozeman, S. C. Pedersen, H. H. Genoways, C. J. Phillips, D. E. Pumo, y R. J. Baker. 2007. Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* complex base on cytochrome-b DNA sequences. *Journal of Mammalogy* 88:712-727.

Larsen P.A., M. R. Marchán-Rivadeneira, y R. J. Baker. 2010. Taxonomic status of Andersen´s fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis aequatoris*) and revised classification of *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Zootaxa* 2648:45-60.

Larsen P. A., L. Siles, S. C. Pedersen y G. G. Kwiecinski. 2011. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Saint Vincent, Lesser Antilles. *Mammalian Biology* 76: 687–700.

Lleonart J, J. Salat y G. J. Torres. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205:85-93.

Loayza A. P., y B. A. Loiselle. Preliminary Information on the Home Range and Movement Patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a Naturally Fragmented Landscape in Bolivia. 2008. *Biotropica* 40:630-635.

Maddison W. P. 1997. Gene trees in species trees. *Syst Biol*, 46:523 – 536.

Mantilla-Meluk H., A.M. Jiménez-Ortega y R.J. Baker. 2009. Phyllostomid bats of Colombia: Annotated Checklist, distribution and biogeography. *Special Publications of Museum of Texas Tech University* 56:1-37.

- Martins L., A. Milagres y V. Tavares. 2014. Distribution and taxonomy of the common big-eared bat *Micronycteris microtis* (Chiroptera: Phyllostomidae) in South America. *Mammalia* 79:439-447.
- Meyer C. F. J., M. Weinbeer, y E. K. V. Kalko. 2005. Home-range size and spacing patterns of *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae) foraging over water. *Journal of Mammalogy*, 86:587–598.
- Miller G. S., Jr. 1898. Descriptions of five new phyllostomine bats. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 50:326–337.
- Miller G. S., Jr. 1907. The families and genera of bats. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 57: xvii + 282 pp., 14 pls. [Published June 29, 1907.]
- Molinari J., X. E. Bustos, S. F. Burneo, M. A. CAMACHO, S. A. MORENO, y G. Fermína. 2017. New polytypic species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae), from the Andean and coastal mountain systems of Venezuela and Colombia. *Zootaxa* 4243:75-96.
- Ochoa J. G., y J. H. Sánchez. 2005. Taxonomic status of *Micronycteris homezi* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mammalia* 69:323-335.
- Pacheco V., y B. D. Patterson. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Mayor de San Marcos* 21: 57-81.
- Patterson B. D. 2000. Patterns and trends in the discovery of new neotropical mammals. *Diversity and Distributions* 6: 145-51.

- Patterson B. D. y L. P. Costa. 2012. Introduction to the history and geography of neotropical mammals. Pp: 1-5 En: B. D. Patterson y L. P. Costa (eds.) *Bones, Clones, and Biomes. The history and geography of recent neotropical Mammals.* The University of Chicago Presss. Chicago. 419 pp.
- Pelzeln, A. von. 1883. Brasilische Säugethiere. Resultate von Johann Natterer's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. *Verhandl. Kaiserl.-Königl. Zool.-bot. Gesellsch., Wien* 33(Suppl.):1–140.
- Peters, W. 1867a. Fernere Mittheilungen zur Kenntniss der Flederthiere, namentlich über Arten des Leidener und Britischen Museums. *Monatsber. König. Preuss. Akad. Wiss. Berlin* 1867:672–81.
- Peters, W. 1869. Bemerkungen über neue oder weniger bekannte Flederthiere, besonder des Pariser Museums. *Monatsber. König. Preuss. Akad. Wiss. Berlin* 1870:391–406.
- Porter C. A., S. R. Hooper, C. A. Cline, F. G. Hoffmann, y R. J. Baker. 2007. Molecular phylogenetics of the phyllostomid bat genus *Micronycteris* with descriptions of two new subgenera. *Journal of Mammalogy* 88:1205–1215.
- Rehn, J. A. G. 1904. A revision of the mammalian genus *Macrotus*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 56:427–46.
- Rodríguez-Posada M., y Sánchez-Palomino 2009. Taxonomía del género *Phyllostomus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Colombia. *Mastozoología Neotropical* 16:153-168.
- Ronquist F., y Huelsenbeck J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572–1574.

- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic zoology*, 27: 159-188.
- Ribas T. F.A., L. R. R Rodrigues, C. Y. Nagamachi, A. J. B Gomes, T. C. M Benathar, P. C. M O'Brien, F. Yang, M. A. Ferguson-Smith, y J. C. Pieczarka. 2013. Two new cytotypes reinforce that *Micronycteris hirsuta* Peters, 1869 does not represent a monotypic taxón. *BMC Genetics* 14:1-10.
- Sambrook, J., E. F. Fritsch, y T. Maniatis. 1989. *Molecular cloning: a laboratory manual*. 2nd ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.
- Sanborn C. C. 1935. New mammals from Guatemala and Honduras. *Field Mus. Nat. Hist., zool. ser.*, 20:81–85.
- Sanborn C. C. 1949. Bats of the genus *Micronycteris* and its Subgenera. *Fieldiana Zoology* 31:215-233.
- Siles L., D. M. Brooks, H. Aranibar, T. Tarifa, R. J. Vargas M., J. M. Rojas, y R. J. Baker. 2013. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Bolivia. *Journal of Mammalogy* 94: 881–896.
- Simmons. N.B. 1996. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Northeastern Brazil, with Comments on Phylogenetic Relationships. *American Museum Novitates* 3158:1-34.
- Simmons N. B. y R. S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana, a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1, Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237:1-219.

- Simmons N. B., R. S. Voss, y D. W. Fleck. 2002. A New Amazonian Species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) with Notes on the Roosting Behavior of Sympatric Congeners. *American Museum Novitates* 3358: 1-14.
- Simmons, N. B., R. S. Voss, y H. C. Peckham. 2000. The bat fauna of the Saül region, French Guiana. *Acta Chiropterol.* 2:23–36.
- Simpson, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- Solari S., Y. Muñoz-Saba J. V. Rodríguez-Mahecha T. R. Defler, H. E. Ramírez-Chaves y F. Trujillo. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20: 301–365.
- Solari S., y V. Martínez-Arias. 2014. Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera). *Therya* 5:167-196.
- Stamatakis A. 2011. "RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies". *Bioinformatics* 30 (9): 1312-1313.
- Stewart J. E., L. W. Timmer, C. B. Lawrence, B. M. Pryor y T. L. Peever. 2014. Discord between morphological and phylogenetic species boundaries: incomplete lineage sorting and recombination results in fuzzy species boundaries in an asexual fungal pathogen. *Stewart et al. BMC Evolutionary Biology* 2014, 14:2-14.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., Kumar, S., 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.* 24, 1596–1599.

- Thomas, O. 1901. A new free-tailed bat from the lower Amazons. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, 7:190–91.
- Van Valen, L. 1973. Pattern and the balance of nature. *Evolutionary Theory*, 1, 31–49.
- Velazco P. M., A. L. Gardner y B. D. Patterson. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159: 785-812.
- Velazco P. M. y B. D. Patterson. 2013. Diversification of the Yellow-shouldered bats, Genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), in the New World tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68: 683-698.
- Wagner, J. A. 1855. Die Säugthiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen von Dr. Johann Christian Daniel von Schreber. Supplementband. Fünfte Abtheilung: Die Affen, Zahnfücker, Beutelthiere, Hufthiere, Insektenfresser und Handflügler. Leipzig: T. O. Weigel, 5:xxvi + 810 pp., pls. 1–51. [See Poche 1912 and Sherborn 1891 for date of publication.]
- Weinbeer M., y E. K. V. Kalko. 2004. Morphological characteristics predict alternate foraging strategy and microhabitat selection in the orange-bellied bat, *Lamproncycteris brachyotis*. *Journal of Mammalogy*, 85:1116–1123.
- Williams S.L. y H.H. Genoways. 2007. Subfamily Phyllostominae Gray, 1825; pp. 255–300, in: A.L. Gardner (ed.). *Mammals of South America, Vol. 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. Chicago: University of Chicago Press.

Zachos F. E. y S. Lovari. 2013. Taxonomic inflation and the poverty of the Phylogenetic Species Concept – a reply to Gippoliti and Groves. *Hystrix, It. J. Mamm* 24: 142–144.

Zachos F. E., M. Apollonio, E. V. Bärmann, M. Festa-Bianchet, U. Göhlich, J. C. Habel, E. Haring, L. Kruckenhauser, S. Lovari, A. D. McDevitt, C. Pertoldi, G. E. Rössner, M. R. Sánchez-Villagra, M. Scandura, F. Suchentrunk. 2013. Species inflation and taxonomic artefacts—A critical comment on recent trends in mammalian classification. *Mammalian Biology* 78: 1–6.

Zachos F. 2014. Commentary on taxonomic inflation, species delimitation and classification in Ruminantia. *Zitteliana B* 32 213-216.

Tabla 1. Cargas de cada variable en los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) de las medidas sin transformar.

	PC 1	PC 2
LMC	0.53696	-0.26978
LCI	0.47469	-0.34094
AP	0.10646	-0.21351
ACC	0.1212	-0.14966
AM	0.19158	-0.47364
LMAX	0.24611	0.29335
LMM	0.088888	0.16126
LP	0.26097	0.38417
MM	0.14913	0.17694
CC	0.10318	-0.0028215
Lden	0.40441	0.28046
DAC	0.26568	0.37678
HDI	0.14149	0.084117

Tabla 2. Caracteres y estados de carácter evaluados para los cuatro grupos geográficos evaluados en *M. hirsuta*.

Caracteres	Valle del Cauca (H1)	Chocó (H2)	Caribe-Magdalena (H3)	Oriente de los Andes (H4)
1	1	1	1	1
2	1	1	1	1
3	1	1	1	1
4	1	0/1	1	0/1
5	0	0	0	0
6	0	0/1	1	0/1
7	1	1	1	1
8	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	1	0/1	0/1
11	2	2	2	2
12	1	1	1	1
13	0	0	0	0
14	1	1	1	1
15	1	1	1	0/1
16	0	0	0/1	0/1
17	1	1	0/1	0/1
18				
19	0	0/1	0	0/1
20	0	0	0	0
21	1	1	1	1
22	0	0	0	0/1
23	0	0	0	0
24	0	0	0/1	0/1
25	0	0	0	0
26	1	1	1	1
27	2	0/2	0/2	0
28	0	0/1	1	0/1

Tabla 4. Porcentajes en la variación de la forma del límite posterior de los huesos palatinos, siendo cerrada en forma de U, o abierta en forma de V (Carácter 18). *En el grupo C solo se tiene evidencia de un individuo.

Carácter 18	Oriente de los Andes			Valles Ríos Cauca, Magdalena y EL Caribe			Chocó biogeográfico	
	Grupo A	Grupo B	Grupo C*	Grupo D	Grupo E	Grupo F	Grupo G	Grupo H
U	4%	73%	100%	10%	86%	0%	75%	0%
V	96%	27%	0%	90%	14%	100%	25%	100%

Tabla 5. Caracteres y estados de carácter evaluados para los cinco grupos geográficos evaluados en *M. minuta*.

Caracteres	Oriente de los Andes (M1)	Chocó (M2)	Caribe (M3)	Patía (M4)	Guayas (M5)
1	1	1	1	1	1
2	1	1	1	1	1
3	0	0	0	0	0
4	0/1	0	0	0/1	0
5	0	0	0	0	0
6	0/1	1	0/1	1	1
7	1	1	1	1	¿
8	1	1	1	1	¿
9	0	0	0	0	¿
10	0/1	0	0	1	¿
11	1	1	1	1	¿
12	0	0	0	0	¿
13	1	1	1	1	1
14	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0
16	0	?	0/1	1	0
17	1	?	0/1	0	1
18					
19	1	?	1	1	1
20	0	?	0	0	0
21	0	?	0/1	0	0
22	0/1	0	0/1	0	0/1
23	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0

Tabla 6. Caracteres y estados de carácter evaluados para los tres grupos evaluados en *M.**schmidtorum*.

Caracteres	Caribe (S1)	Oriente de los Andes (S2)	Chocó ecuatoriano (S3)
1	1	1	1
2	1	1	1
3	0/1	0/1	1
4	0/1	0/1	0
5	0	0	0
6	1	1	1
7	1	1	1
8	0	0	0
9	0	0/1	1
10	0/1	0/1	1
11	2	2	2
12	1	1	1
13	0	0	0
14	1	1	1
15	1	1	1
16	0/1	0/1	0/1
17	1	0/1	0/1
18	1	1	1
19	0	0	0
20	0	0	0
21	0	0	0
22	0	0	0
23	0	0	0
24	0	0	0
25	0	0	0
26	0	0	0
27	0/2	0/2	0
28	0	0	0

Tabla 7. Media de las distancias genéticas medidas a través del parámetro Kimura-2 entre cinco especies de *Micronycteris* basados en el gen Citocromo B. Valores en negro indican la variación interespecífica. Valores en rojo indican la variación intraespecífica.

	<i>hirsuta</i>	<i>megalotis</i>	<i>minuta</i>	<i>brosseti</i>	<i>schmidtorum</i>
<i>hirsuta</i>	4.3				
<i>megalotis</i>	10.95	4.3			
<i>minuta</i>	14.97	13.67	5.9		
<i>brosseti</i>	12.74	10.01	13.38	0.1	
<i>schmidtorum</i>	13.05	11.01	15.32	11.41	1.9

Tabla 8. Medidas descriptivas de *M. minuta*; media (rango) número de muestra.

	Oriente de los Andes (M1)		Chocó (M2)		Caribe (M3)		Patía (M4)		Guayas (M5)	
	Hembras	Machos	Hembra	Macho	Hembra	Macho	Hembra	Machos	Hembra	Macho
LT	61.0 (57.0-67.0)6	56.0 (46.0-61.0)6	59	?	58.5 (56.0-61.0)2	57	63	?	?	?
LC	12.2 (9.0-14.0)6	11.4 (10.0-14.0)7	9	?	11.0 (10.0-12.0)2	7	11	?	?	?
LP	11.6 (11.0-13.0)5	10.4 (10.0-11.0)7	12	?	9.5 (8.0-11.0)2	9	?	?	?	?
LO	20.8 (19.0-22.0)6	18.3 (14.0-21.0)10	21	?	19.0 (18.0-20.0)2	13	19.5	?	?	?
LPPi	2.7 (1.7-3.8)11	2.8 (1.5-4.1)11	2.16	3.7	2.5 (2.0-3.5)4	1.4	4.3	?	2.8	3.13
LA	35.5 (33.9-38.1)13	35.8 (34.7-37.7)11	35.74	37.79	34.5 (31.5-37.1)5	34.6 (33.7-36.1)6	38.32	37.0 (36.0-37.1)2	34.86	35.03
LPD	5.5 (4.3-7.2)11	5.8 (4.2-7.4)9	?	?	5.1 (4.7-5.7)3	4	7.02	?	4.18	5.43
Lt	16.7 (15.3-24.4)11	15.7 (13.6-17.8)11	14.14	15.08	16.0 (15.8-16.2)3	16.3 (15.7-16.9)8	16.78	16.9 (16.9-16.9)2	15.14	15.46
LMD3	28.0 (25.3-31.0)11	29.1 (27.8-30.4)11	27.26	29.73	27.6 (26.2-29.4)4	27.4 (26.1-28.5)8	30.53	29.9 (29.9-30.1)2	27.77	27.06
LF1D3	12.2 (10.5-13.5)11	12.3 (11.8-13.2)11	11.74	12.76	11.7 (11.3-12.6)4	11.7 (11.0-12.0)8	12.38	12.3 (12.3-12.4)2	12.2	11.56
LF2D3	12.0 (10.6-13.2)11	12.5 (11.8-13.4)11	12.26	13.02	12.0 (11.5-12.9)4	12.0 (11.6-13.2)8	13.09	13.1 (13.1-13.2)2	12.29	11.24
LMD4	28.7 (25.7-31.0)11	29.8 (28.8-31.1)11	28.66	29.91	28.1 (26.5-29.5)4	28.3 (27.5-29.3)8	30.95	30.2 (30.2-30.4)2	29.39	27.94
LF1D4	9.2 (8.5-10.2)11	9.7 (9.1-10.7)11	8.72	9.65	9.1 (8.3-9.9)4	9.1 (8.7-9.7)8	8.59	9.7 (9.7-9.7)2	9.41	8.46
LMD5	29.8 (26.9-32.9)11	30.5 (28.4-31.4)11	29.65	30.89	29.6 (28.3-31.3)4	29.1 (27.5-30.1)7	32.89	31.6 (31.6-32.1)2	28.44	29.22
LF1D5	10.0 (9.4-11.0)11	10.6 (9.9-12.0)11	9.52	10.67	10.1 (9.6-11.0)4	10.0 (9.3-10.5)7	10.47	10.8 (10.8-10.8)2	10.52	9.38

LMC	19.0 (18.5-19.4)15	18.9 (18.4-19.3) 9	18.84	19.31	18.6 (18.4-18.9) 5	18.77	19.85	19.5 (19.5-19.7) 2	18.43	18.46
LCI	16.8 (16.2-17.2)15	16.7 (16.2-17.1) 8	16.58	17.21	16.4 (16.1-16.8) 4	16.69	17.69	17.0 (16.0-17.2) 2	16.38	16.19
AP	4.2 (4.0-4.4)15	4.2 (4.1-4.4) 10	4.19	4.42	4.2 (3.9-4.5) 5	4.13	4.32	3.7 (3.7-4.3) 2	4.28	4.42
AZ	8.7 (8.3-9.0)13	8.6 (8.3-8.8) 5	?	?	8.3 (8.0-8.6) 4	?	9.39	9.2 (9.2-9.2) 2	8.42	8.31
ACC	7.5 (7.2-7.8)15	7.6 (7.3-7.8) 9	7.31	7.64	7.5 (7.5-7.6) 5	7.35	7.75	7.7 (7.7-7.9) 2	7.47	7.52
AM	8.9 (8.6-9.2)15	8.8 (8.4-9.0) 9	8.66	8.89	8.5 (8.3-8.8) 4	8.78	9.14	9.0 (9.0-9.0) 2	8.74	8.87
LMAX	6.8 (6.4-7.1)15	6.8 (6.5-7.0) 10	6.6	7.03	6.7 (6.6-6.8) 5	6.69	7	6.8 (6.8-6.8) 2	6.54	6.43
LMM	3.6 (3.4-3.9)15	3.5 (3.4-3.7) 10	3.54	3.65	3.5 (3.4-3.6) 5	3.68	3.65	3.5 (3.5-3.6) 2	3.47	3.44
LP	8.0 (7.7-8.5)15	8.0 (7.5-8.6) 10	7.88	8.5	7.8 (7.6-8.0) 5	7.83	8.29	7.6 (7.6-7.9) 2	7.89	7.68
MM	5.8 (5.6-6.0)15	5.8 (5.5-6.0) 10	5.96	6.01	5.7 (5.4-5.9) 5	5.9	6.05	6.2 (6.2-6.3) 2	5.91	5.57
CC	3.2 (3.0-3.4)15	3.1 (3.0-3.3) 10	3.29	3.3	3.2 (3.1-3.3) 5	3.3	3.49	3.6 (3.6-3.7) 2	3.24	3.2
Lden	11.8 (11.5-12.1)14	11.7 (11.4-12.0) 10	11.4	12.29	11.6 (11.2-11.9) 5	11.59	12.64	12.2 (12.2-12.2) 2	11.5	11.57
DAC	7.2 (6.9-7.5)14	7.2 (6.9-7.5) 10	7.4	7.4	7.0 (6.9-7.2) 5	7.14	7.37	7.4 (7.4-7.5) 2	6.9	6.89
HDI	3.2 (3.1-3.4)14	3.2 (3.0-3.4) 10	3.02	3.36	3.1 (3.0-3.3) 5	3.1	3.75	3.6 (3.6-3.8) 2	3.25	3.23

Tabla 9. Medidas descriptivas de *M. hirsuta*; media (rango) número de muestra.

Sexo	Valle del Cauca (H1)		Chocó (H2)		Caribe-Magdalena (H3)		Oriente de los Andes (H4)	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
LT	?	60.5 (57.0-64.0) 2	78	72.5 (70.0-75.0) 2	79	48	68 (58.0-78.0) 2	57.4 (54.9-60.0) 2
LC	?	10.5 (10.0-11.0) 2	14	14.0 (13.0-15.0) 2	15	6	14.5 (14.0-15.0) 2	19.0 (18.0-20.0) 2
LP	?	12.0 (12.0-12.0) 2	11	14.5 (12.0-17.0) 2	14	11	13.5 (12.0-15.0) 2	12.0 (12.0-12.0) 2
LO	?	27.5 (22.0-33.0) 2	22	21.0 (20.0-22.0) 2	26	19	23.0 (21.0-25.0) 2	23.2 (22.4-24.0) 2
LPPi	?	5.7 (4.8-6.6) 2	4.1 (3.3-4.9) 3	3.5 (2.9-4.1) 3	4.62	3.9 (3.8-4.0) 2	5.52 (40.8-7.6) 3	4.6 (3.8-5.3) 3
LA	43.3	42.8 (41.7-43.8) 2	43.0 (41.9-44.5) 3	42.9 (41.9-43.9) 3	44.18	42.9 (40.7-45.2) 4	44.0 (41.9-47.0) 4	44.9 (43.6-46.2) 3
LPD	?	11.7 (11.0-12.4) 2	10.9 (9.2-12.5) 3	10.9 (10.3-11.8) 3	9.4	9.3 (9.2-9.5) 3	12.1 (11.7-12.4) 3	12.4 (12.0-12.6) 3
Lt	21.6	20.5 (20.1-20.9) 2	19.9 (18.4-21.0) 3	21.6 (19.2-23.2) 3	21.47	21.5 (20.8-22.9) 4	20.6 (19.4-21.5) 3	22.6 (21.5-23.6) 2
LMD3	37.7	35.9 (35.2-36.7) 2	37.0 (36.3-38.3) 3	36.0 (35.6-36.7) 3	37.58	36.4 (35.0-38.4) 4	37.5 (34.9-42.3) 3	38.5 (36.0-41.0) 3
LF1D3	18.2	16.2 (16.1-16.3) 2	17.5 (16.9-17.9) 3	16.7 (16.5-17.0) 3	17.64	16.8 (16.2-17.2) 4	18.3 (16.5-19.9) 3	17.4 (16.8-18.0) 3
LF2D3	17.7	16.6 (16.5-16.6) 2	17.5 (17.1-18.2) 3	17.3 (16.6-18.4) 3	16.75	17.8 (16.8-19.2) 4	18.11 (16.6-19.6) 3	18.0 (16.9-18.8) 3
LMD4	38.0	36.1 (36.0-36.3) 2	37.9 (37.4-38.3) 3	36.5 (35.2-37.6) 3	38.17	37.6 (35.6-39.1) 4	38.5 (36.3-41.3) 3	39.0 (36.5-40.9) 3
LF1D4	14.5	13.3 (13.1-13.5) 2	13.6 (13.4-13.9) 3	14.3 (13.5-15.3) 3	14.14	13.8 (13.1-14.4) 4	14.4 (13.0-16.2) 3	14.4 (13.4-15.0) 3
LMD5	39.0	37.6 (36.7-38.4) 2	39.3 (38.6-39.7) 3	38.7 (37.9-39.2) 3	40.25	39.0 (36.9-41.0) 4	39.9 (37.9-42.5) 3	40.6 (38.0-42.6) 3

LF1D5	14.5	13.8 (13.7-13.9) 2	14.1 (13.9-14.3) 3	14.4 (13.6-15.2) 3	14.74	14.0 (12.8-15.7) 4	14.6 (13.2-15.8) 3	14.6 (13.7-15.5) 3
LMC	24.0	23.7 (23.5-24.1) 3	24.8 (24.4-25.0) 3	24.6 (24.4-25.0) 3	23.67	23.3 (22.5-23.9) 4	23.7 (23.2-24.1) 4	23.7 (23.2-24.0) 3
LCI	21.2	21.0 (21.0-21.0) 2	21.6 (21.6-21.7) 3	21.4 (21.1-21.6) 3	20.72	20.7 (20.2-21.2) 4	21.0 (20.4-21.5) 4	20.9 (20.4-21.2) 3
AP	4.9	5.1 (5.0-5.4) 3	5.0 (4.9-5.1) 3	5.0 (4.9-5.1) 3	4.86	4.9 (4.8-5.1) 4	5.2 (5.1-5.5) 4	5.0 (4.8-5.1) 3
AZ	11.6	11.6 (11.4-11.8) 2	11.6 (11.5-11.7) 3	11.5 (11.4-11.6) 2	11.52	11.2 (10.7-11.6) 3	11.8 (11.6-12.0) 2	11.2 (11.1-11.2) 2
ACC	8.6	8.6 (8.6-8.7) 3	8.9 (8.6-9.0) 3	8.6 (8.5-8.8) 3	8.7	8.5 (8.2-8.7) 4	8.6 (8.5-9.0) 4	8.7 (8.38-8.9) 3
AM	10.5	10.5 (10.5-10.6) 2	10.7 (10.4-10.9) 3	10.2 (10.1-10.4) 2	10.37	10.1 (9.6-10.6) 4	10.3 (10.1-10.6) 4	10.5 (10.1-10.6) 3
LMAX	9.2	9.2 (9.0-9.3) 3	9.8 (9.8-9.8) 3	9.6 (9.5-9.7) 3	9.27	9.2 (8.9-9.4) 3	9.1 (8.8-9.2) 4	9.1 (8.9-9.2) 3
LMM	4.4	4.4 (4.3-4.5) 3	4.7 (4.7-4.8) 3	4.6 (4.5-4.7) 3	4.49	4.4 (4.4-4.5) 4	4.4 (4.3-4.5) 4	4.5 (4.3-4.6) 3
LP	10.5	10.7 (10.5-11.0) 3	10.7 (10.3-10.9) 3	11.2 (11.1-11.3) 3	10.43	10.7 (10.1-11.0) 4	10.5 (10.0-11.0) 4	10.8 (10.2-11.1) 3
MM	6.9	7.5 (7.4-7.6) 3	7.5 (7.3-7.6) 3	7.5 (7.3-7.7) 3	7.47	7.1 (6.8-7.4) 4	7.4 (7.3-7.6) 4	7.5 (7.3-7.9) 3
CC	4.1	4.1 (4.1-4.2) 3	4.3 (4.2-4.4) 3	4.3 (4.2-4.3) 3	4.08	4.0 (3.8-4.2) 3	4.2 (4.1-4.4) 4	4.2 (3.9-4.3) 3
Lden	16.1	15.7 (15.6-15.8) 3	16.5 (16.3-16.7) 3	16.2 (15.9-16.5) 3	15.84	15.4 (14.8-15.7) 3	15.7 (15.5-16.0) 4	15.7 (15.5-16.0) 3
DAC	9.9	9.9 (9.9-10.0) 3	10.4 (10.3-10.5) 3	10.3 (10.0-10.5) 3	10.08	9.8 (9.5-10.1) 3	9.7 (9.5-10.0) 4	9.8 (9.6-10.2) 3
HDI	4.9	4.7 (4.5-4.7) 3	4.9 (4.8-5.0) 3	4.8 (4.6-5.0) 3	4.73	4.6 (4.5-4.7) 4	4.8 (4.7-4.9) 4	4.7 (4.6-4.9) 3

Tabla 10. Medidas descriptivas de *megalotis*; media (rango) número de muestra.

	Oriente de los Andes				
	Grupo A		Grupo B		Grupo C
	Hembra	Macho	Hembra	Macho	Hembra
LT	61.8 (53.0-71.0) 5	60.1 (47.0-71.0) 12	60.8 (46.0-78.0) 9	59.4 (52.0-78.0) 23	57
LC	13.8 (12.0-16.0) 4	13.4 (9.0-17.0) 12	12.8 (11.0-14.0) 8	11.8 (8.0-15.0) 24	12
LP	8.8 (7.0-10.0) 5	10.2 (9.0-11.0) 10	9.9 (8.0-12.0) 8	8.9 (7.0-12.0) 23	8
LO	22.0 (20.0-24.0) 5	20.2 (16.0-27.0) 13	18.8 (10.0-22.0) 8	19.0 (10.0-22.0) 24	22
Peso	8.0 (8.0-8.0) 1	?	5.5 (5.1-6.0) 4	5.9 (4.5-9.0) 10	
LPPi	3.9 (2.9-4.5) 6	4.5 (2.7-7.3) 15	4.5 (2.5-8.0) 10	3.9 (2.1-8.8) 26	7.35
LA	35.7 (34.1-37.2) 8	35.2 (33.3-38.2) 15	33.7 (31.0-36.1) 10	33.2 (31.5-34.8) 31	34.77
LPD	7.7 (6.6-8.8) 6	8.0 (5.7-10.9) 14	9.0 (7.7-12.2) 8	8.3 (6.6-10.6) 24	8.45
Lt	17.3 (16.5-18.2) 8	16.0 (9.3-18.6) 15	15.1 (13.3-17.1) 8	15.0 (13.7-16.3) 30	15.2
LMD3	30.7 (29.4-32.2) 8	30.3 (28.3-33.5) 15	30.2 (27.8-31.6) 8	29.1 (27.5-30.3) 30	30.68
LF1D3	14.4 (13.1-15.3) 8	14.3 (13.1-14.9) 15	16.4 (13.3-31.1) 8	13.7 (12.2-14.6) 30	13.77
LF2D3	14.8 (14.0-15.5) 8	14.6 (12.7-15.4) 15	14.2 (13.1-15.1) 8	13.9 (12.1-15.3) 30	14.17
LMD4	30.9 (29.6-32.2) 8	30.8 (28.7-33.7) 15	30.3 (27.7-31.5) 8	29.5 (27.9-31.1) 30	30.35
LF1D4	11.7 (10.8-12.5) 8	11.3 (10.0-12.2) 15	11.3 (10.3-12.0) 8	10.7 (9.9-11.5) 30	10.74
LMD5	32.2 (30.7-33.7) 8	31.9 (29.6-34.6) 15	31.5 (29.3-32.9) 8	30.0 (20.6-31.7) 30	31.47
LF1D5	11.7 (11.2-12.2) 8	11.5 (10.8-12.4) 15	11.3 (9.8-12.5) 8	10.9 (10.0-11.9) 30	11.46
LMC	19.4 (18.8-19.7) 8	19.4 (18.8-20.3) 17	18.6 (18.2-19.0) 10	18.4 (17.3-19.2) 26	17.8
LCI	17.1 (16.8-17.5) 8	17.1 (16.4-18.1) 16	16.3 (15.8-17.0) 9	16.1 (15.3-16.9) 25	15.48
AP	4.1 (3.9-4.3) 8	4.0 (3.6-4.4) 17	4.0 (3.6-4.5) 10	4.0 (3.6-4.3) 28	3.97
AZ	9.2 (8.9-9.5) 7	9.2 (8.6-9.7) 14	8.9 (8.7-9.5) 7	8.8 (8.0-9.3) 22	8.74
ACC	7.6 (7.4-7.8) 8	7.6 (7.4-7.9) 17	7.4 (7.0-7.7) 11	7.4 (7.0-8.2) 26	7.93
AM	8.7 (8.5-9.1) 8	8.7 (8.3-9.3) 16	8.3 (8.0-8.8) 11	8.3 (7.8-8.7) 25	8.26
LMAX	7.4 (7.2-7.6) 8	7.4 (6.7-7.8) 17	6.9 (6.7-7.1) 10	6.8 (6.2-7.3) 29	6.63
LMM	4.0 (3.9-4.0) 8	3.9 (3.6-4.2) 17	3.6 (3.4-3.8) 10	3.6 (3.4-3.9) 29	3.47

LP	8.5 (8.0-8.9) 8	8.5 (7.7-9.0) 17	8.2 (7.9-8.5) 10	8.0 (7.2-8.5) 26	7.58
MM	6.4 (6.1-6.6) 8	6.3 (6.1-6.6) 17	5.9 (5.5-6.2) 10	6.0 (5.5-6.3) 28	5.72
CC	3.5 (3.3-3.6) 8	3.4 (3.1-3.6) 17	3.1 (2.9-3.3) 11	3.1 (2.9-3.4) 28	3.08
Lden	12.6 (12.2-13.0) 8	12.5 (11.8-13.2) 17	12.0 (11.4-12.6) 10	11.8 (11.1-12.4) 29	11.42
DAC	7.9 (7.6-8.2) 8	7.8 (7.0-8.2) 17	7.4 (7.0-7.7) 11	7.3 (6.4-7.8) 30	7.53
HDI	3.4 (3.2-3.6) 8	3.4 (3.1-3.8) 17	3.3 (3.1-3.6) 10	3.3 (3.0-3.6) 27	3.1

Tabla 10. Continuación.

Occidente de los Andes								
	Grupo D		Grupo E		Grupo F		Grupo G	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
LT	60.6 (50.0-67.0) 8	54.0 (40.0-68.0) 18	59.2 (53.0-66.0) 6	57.9 (49.0-69.0) 15	58.0 (52-62.0) 3	60.0 (55.0-63.0) 3	56.7 (46.0-63.0) 6	57.7 (40.0-73.0) 22
LC	11.5 (8.0-15.0) 8	11.8 (7.0-18.0) 18	13.4 (10.6-15.0) 7	13.2 (49.0-19.0) 15	14.3 (13.0-17.0) 3	13.3 (12.0-15.0) 3	12.2 (7.0-16.0) 6	11.4 (7.0-18.0) 20
LP	10.3 (9.0-12.0) 7	9.6 (7.0-12.0) 15	9.0 (8.0-10.1) 5	8.5 (49.0-10.0) 10	9.3 (9.0-10.0) 3	8.3 (8.0-9.0) 3	9.0 (8.0-10.0) 6	8.8 (6.0-11.0) 18
LO	20.7 (19.0-24.0) 9	19.3 (12.0-22.0) 16	20.2 (18.0-23.0) 7	20.5 (49.6-23.0) 17	20.7 (19.0-23.0) 3	20.7 (20.0-22.0) 3	19.3 (16.0-21.0) 6	18.4 (13.0-21.0) 21
LPPi	4.2 (2.5-5.3) 10	4.2 (2.8-5.6) 18	3.1 (2.5-4.0) 10	3.0 (49.6-4.5) 17	3.9 (3.3-4.5) 5	5.0 (4.0-6.3) 4	3.8 (2.4-5.5) 7	3.8 (2.6-5.1) 22
LA	34.5 (32.7-37.3) 16	33.9 (31.3-36.1) 24	33.5 (31.5-36.6) 14	33.7 (49.4-36.0) 25	33.7 (32.8-35.7) 6	33.2 (31.4-34.5) 4	34.3 (33.0-35.4) 9	33.6 (31.2-35.5) 24
LPD	7.9 (6.3-9.7) 10	8.3 (5.9-10.1) 17	7.4 (6.0-8.8) 10	7.6 (49.5-9.9) 17	8.3 (7.3-9.7) 5	7.7 (7.0-9.2) 4	8.2 (5.3-9.9) 7	9.2 (6.9-16.0) 20
Lt	15.3 (13.7-17.5) 14	15.2 (13.5-17.0) 23	15.2 (14.0-16.0) 13	15.5 (49.5-18.7) 23	15.0 (14.6-15.7) 6	14.4 (13.8-15.1) 4	15.6 (13.7-17.0) 9	15.5 (13.4-19.1) 24
LMD3	30.3 (28.0-31.9) 11	30.0 (27.2-32.8) 20	28.6 (26.8-30.7) 14	28.5 (49.7-30.1) 19	28.6 (27.2-29.8) 6	28.4 (27.4-29.0) 4	29.8 (28.3-31.2) 9	29.6 (27.8-31.7) 25
LF1D3	14.4 (12.5-15.6) 11	14.6 (12.3-18.9) 20	13.5 (12.7-14.3) 14	13.2 (49.4-14.4) 18	14.1 (13.7-14.6) 6	13.8 (12.9-14.4) 4	14.0 (13.6-14.6) 9	13.7 (11.5-15.5) 25
LF2D3	14.5 (13.8-15.8) 11	14.3 (13.1-15.3) 20	13.6 (12.8-15.1) 14	13.9 (49.4-15.2) 18	14.1 (13.7-14.9) 6	13.9 (13.8-14.2) 4	14.5 (12.6-15.2) 9	14.2 (12.9-15.2) 25
LMD4	30.5 (27.7-32.6) 11	30.0 (27.5-32.3) 20	28.8 (26.7-30.9) 14	28.9 (49.0-30.7) 18	29.1 (28.1-30.1) 6	29.2 (28.3-30.0) 4	30.1 (29.2-31.3) 9	29.8 (28.4-31.6) 25
LF1D4	11.3 (10.6-12.4) 11	11.3 (10.5-12.4) 20	10.8 (9.9-13.0) 13	10.8 (49.8-11.9) 18	11.3 (10.5-11.8) 6	11.0 (10.3-11.4) 4	10.9 (10.3-11.9) 9	10.7 (10.0-11.3) 25
LMD5	31.5 (29.8-33.6) 11	30.8 (26.7-33.0) 20	29.9 (28.0-32.5) 14	30.2 (49.4-32.8) 19	30.4 (29.3-31.7) 6	30.0 (29.0-31.3) 4	31.2 (30.0-33.2) 9	30.6 (29.1-32.8) 25

LF1D5	11.4 (10.6-12.5) 11	11.4 (10.4-12.4) 20	10.7 (9.5-11.8) 14	10.9 (49.0-11.9) 19	11.3 (11.0-11.9) 6	11.1 (10.6-11.4) 4	11.0 (10.5-11.8) 9	11.0 (10.1-11.7) 25
LMC	19.2 (18.7-19.8) 10	19.1 (17.5-19.9) 18	18.2 (17.3-18.7) 13	18.5 (49.9-19.0) 21	18.5 (17.9-18.8) 10	18.3 (17.7-19.1) 4	19.0 (18.7-19.4) 8	18.8 (17.5-19.6) 22
LCI	16.9 (16.5-17.4) 9	16.8 (15.2-17.5) 17	16.0 (15.1-16.7) 12	16.3 (49.4-16.9) 19	16.2 (15.6-16.5) 6	16.0 (15.7-16.4) 4	16.7 (16.5-17.2) 8	16.5 (15.1-17.2) 21
AP	4.1 (4.0-4.3) 9	4.1 (3.8-4.2) 18	3.9 (3.5-4.1) 14	3.9 (49.7-4.3) 23	3.9 (3.8-4.0) 10	3.8 (3.6-4.0) 4	4.1 (4.1-4.2) 8	4.0 (3.4-4.2) 23
AZ	9.0 (8.6-9.4) 8	8.9 (8.4-9.1) 12	8.4 (7.9-9.0) 9	8.8 (49.0-9.3) 17	8.7 (8.5-8.9) 9	8.6 (8.3-9.1) 4	8.9 (8.8-9.0) 7	8.8 (8.5-9.0) 17
ACC	7.6 (7.3-7.9) 8	7.6 (7.4-7.9) 17	7.2 (6.9-7.5) 13	7.4 (49.2-8.0) 20	7.4 (7.0-7.8) 10	7.3 (7.1-7.6) 4	7.5 (7.3-7.7) 8	7.5 (7.2-7.9) 23
AM	8.5 (7.9-8.9) 8	8.4 (8.1-8.8) 16	8.0 (7.3-8.4) 12	8.4 (49.9-8.8) 21	8.2 (8.0-8.4) 10	8.1 (7.8-8.5) 4	8.3 (8.2-8.6) 7	8.4 (8.0-8.8) 22
LMAX	7.1 (6.3-7.5) 10	7.2 (6.3-7.5) 19	6.9 (6.3-7.3) 14	7.1 (49.6-8.0) 22	6.8 (6.6-7.0) 10	6.8 (6.7-7.0) 4	7.1 (6.8-7.4) 9	7.1 (6.7-7.3) 23
LMM	3.8 (3.6-4.0) 9	3.8 (3.3-4.0) 19	3.6 (3.4-3.9) 14	3.7 (49.1-3.9) 22	3.6 (3.4-3.8) 10	3.6 (3.6-3.7) 4	3.7 (3.6-3.9) 9	3.7 (3.5-3.9) 23
LP	8.5 (8.2-9.2) 9	8.5 (8.1-8.9) 17	8.1 (7.5-8.5) 14	8.2 (49.7-8.8) 22	8.1 (7.9-8.4) 9	8.1 (7.9-8.4) 4	8.4 (8.2-8.7) 8	8.4 (8.0-8.9) 22
MM	6.1 (5.9-6.4) 9	6.1 (5.6-6.4) 17	5.8 (5.4-6.3) 14	6.1 (49.5-7.0) 23	6.0 (5.8-6.2) 10	5.9 (5.7-6.1) 4	6.0 (5.8-6.3) 9	6.0 (5.7-6.4) 23
CC	3.3 (3.1-3.4) 9	3.2 (3.0-3.5) 18	3.1 (2.9-3.4) 14	3.2 (49.9-3.4) 22	3.1 (2.9-3.3) 10	3.2 (3.1-3.2) 4	3.3 (3.1-3.4) 8	3.2 (3.0-3.3) 21
Lden	12.3 (11.8-12.6) 8	12.4 (11.1-12.8) 17	11.7 (11.0-12.5) 14	12.0 (49.4-12.5) 22	11.9 (11.5-12.0) 9	11.6 (11.3-11.8) 4	12.2 (11.7-12.9) 8	12.2 (11.7-12.7) 23
DAC	7.7 (7.5-8.1) 8	7.7 (7.5-8.2) 16	7.3 (6.8-7.7) 14	7.5 (49.8-7.8) 22	7.3 (7.0-7.8) 10	7.3 (7.1-7.4) 4	7.5 (7.3-7.7) 7	7.6 (7.3-8.0) 22
HDI	3.5 (3.3-3.7) 8	3.5 (3.0-3.7) 17	3.3 (3.0-3.6) 14	3.3 (49.0-3.6) 21	3.4 (3.2-3.4) 9	3.3 (3.3-3.3) 4	3.5 (3.3-3.6) 7	3.4 (3.2-3.6) 23

Tabla 10. Continuación.

Occidente de los Andes				
	Grupo H	Grupo I		Grupo J
LT	Machos	Hembras	Machos	Hembra
LC	60.0 (59.0-61.0) 3	?	63.0 (63.0-63.0) 2	?
LP	12.0 (10.0-14.0) 3	?	18.5 (18.0-19.0) 2	?
LO	0.0 (0.0-0.0) 0	?	8.5 (8.0-9.0) 2	?
LPPi	19.0 (18.0-20.0) 3	?	19.5 (19.0-20.0) 2	?
LA	4.3 (4.2-4.4) 3	4.5 (4.0-5.0) 6	4.9 (4.3-5.4) 4	?
LPD	34.2 (33.7-34.5) 3	34.6 (34.0-35.2) 6	34.1 (34.0-34.3) 4	33.17
Lt	8.4 (7.9-9.0) 3	8.0 (6.3-9.2) 6	9.7 (8.3-10.7) 4	9.19
LMD3	15.2 (14.7-15.8) 3	15.5 (14.7-17.0) 5	14.8 (14.3-15.4) 3	15.86
LF1D3	30.3 (29.4-31.5) 3	30.4 (29.4-31.2) 6	29.1 (28.5-29.6) 4	28.94
LF2D3	14.2 (13.7-14.5) 3	14.0 (13.3-14.5) 6	13.9 (13.5-14.3) 4	13.21
LMD4	14.9 (14.7-15.2) 3	14.5 (14.0-14.9) 6	14.0 (13.6-14.4) 4	14.19
LF1D4	29.7 (29.1-30.1) 3	30.7 (30.1-31.4) 6	29.4 (28.8-29.8) 4	29.77
LMD5	11.1 (10.3-11.5) 3	11.0 (10.6-11.6) 6	10.8 (10.6-11.1) 4	10.65
LF1D5	30.9 (29.8-31.6) 3	31.7 (30.6-32.6) 6	30.0 (29.3-30.7) 4	30.32

LMC	11.3 (10.8-11.6) 3	11.1 (10.5-11.9) 6	10.9 (10.7-11.0) 4	10.88
LCI	19.4 (19.2-19.6) 4	19.5 (19.0-20.0) 6	19.2 (19.1-19.3) 3	18.65
AP	16.9 (16.3-17.2) 4	17.3 (16.8-17.7) 6	16.8 (16.6-17.0) 3	16.31
AZ	4.1 (4.0-4.2) 4	4.2 (4.1-4.3) 6	4.1 (4.0-4.2) 3	4.1
ACC	9.3 (9.3-9.4) 4	9.4 (9.2-9.6) 5	8.8 (8.8-8.9) 2	8.57
AM	7.9 (7.6-8.0) 4	7.6 (7.4-7.8) 6	7.5 (7.4-7.6) 3	7.32
LMAX	8.7 (8.6-8.8) 4	8.9 (8.6-9.1) 6	8.4 (8.3-8.6) 3	8.13
LMM	7.3 (7.2-7.5) 4	7.5 (7.2-7.6) 6	7.4 (7.3-7.4) 3	6.99
LP	3.9 (3.8-4.2) 4	3.9 (3.7-4.0) 6	3.9 (3.8-4.0) 3	3.6
MM	8.5 (8.1-8.9) 4	8.8 (8.5-9.0) 6	8.4 (8.2-8.5) 3	8.16
CC	6.4 (6.3-6.5) 4	6.4 (6.2-6.6) 6	6.2 (6.0-6.4) 3	6.06
Lden	3.3 (3.2-3.5) 4	3.3 (3.2-3.5) 6	3.3 (3.3-3.4) 3	3.18
DAC	12.6 (12.4-12.9) 4	12.8 (12.6-13.2) 6	12.6 (12.4-12.7) 3	11.97
HDI	7.8 (7.7-7.9) 4	8.0 (7.6-8.3) 6	7.9 (7.8-8.0) 3	7.52
	3.6 (3.5-3.7) 4	3.6 (3.5-3.6) 6	3.4 (3.3-3.5) 3	3.39

Tabla 11. Medidas *M. scmidtorum*; media (rango) número de muestra.

	Caribe (S1)		Oriente de los Andes (S2)		Chocó ecuatoriano (S3)
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LT	60	?	61.3 (55.0-66.0) 4	61.5 (55.0-68.0) 2	?
LC	11	?	14.0 (12.0-18.0) 4	11.5 (11.0-12.0) 2	?
LP	11	?	9.7 (9.0-11.0) 4	8.5 (7.0-10.0) 2	?
LO	18	?	23.1 (19.0-31.0) 4	20.0 (20.0-20.0) 2	?
LPPi	3.31	?	3.8 (2.9-5.5) 5	4.5 (4.0-5.0) 2	3.7 (3.7-3.7) 2
LA	38	36.8 (35.4-37.5) 3	36.6 (35.1-38.6) 5	34.6 (33.4-36.6) 3	33.9 (32.9-34.9) 2
LPD	8.2	0.0 (0.0-0.0) 0	8.0 (7.0-9.7) 5	7.9 (7.6-8.1) 2	8.3 (8.3-8.3) 1
Lt	19.12	19.8 (19.5-20.1) 2	19.4 (18.2-20.4) 5	17.8 (16.5-19.2) 2	16.5 (15.2-17.8) 2
LMD3	29.93	30.6 (29.6-31.4) 3	30.2 (29.2-31.5) 5	29.9 (29.7-30.1) 2	28.5 (27.9-29.1) 2
LF1D3	13.62	14.0 (13.8-14.3) 3	14.3 (13.4-15.4) 5	13.1 (12.6-13.5) 2	13.4 (12.9-13.9) 2
LF2D3	13.61	13.3 (12.8-13.6) 3	13.4 (12.6-13.9) 5	12.8 (12.6-13.1) 2	12.7 (12.0-13.4) 2
LMD4	31.78	31.2 (29.9-31.9) 3	31.2 (29.8-33.5) 5	30.4 (30.3-30.5) 2	29.2 (28.6-29.7) 2
LF1D4	11.41	11.1 (10.2-11.9) 3	11.4 (10.2-12.8) 5	10.5 (9.9-11.1) 2	10.5 (10.3-10.7) 2
LMD5	33.08	31.8 (30.6-32.6) 3	31.8 (30.7-33.4) 5	31.1 (30.7-31.4) 2	29.4 (29.2-29.6) 2
LF1D5	11.55	11.4 (10.7-12.0) 3	11.5 (10.5-12.3) 5	10.5 (10.1-10.9) 2	10.4 (10.1-10.6) 2
LMC	20.33	19.7 (19.7-19.8) 2	20.6 (19.8-21.2) 4	20.3 (20.1-20.5) 3	19.9 (19.5-20.4) 2
LCI	18.17	17.5 (17.5-17.6) 2	18.2 (17.6-18.8) 4	17.9 (17.6-18.2) 3	17.6 (17.3-17.9) 2
AP	4.44	4.3 (4.3-4.4) 3	4.4 (4.2-4.5) 4	4.4 (4.3-4.4) 3	4.3 (4.3-4.4) 2
AZ	10.08	9.7 (9.7-9.7) 1	9.8 (9.5-10.4) 4	9.4 (9.2-9.9) 3	9.2 (9.1-9.3) 2
ACC	7.61	7.7 (7.7-7.7) 1	7.9 (7.7-8.1) 4	8.1 (8.1-8.1) 3	7.9 (7.8-8.0) 2
AM	9.14	9.0 (9.0-9.0) 1	9.2 (9.0-9.5) 4	9.0 (8.9-9.0) 3	8.8 (8.8-8.8) 2
LMAX	7.98	7.8 (7.6-8.1) 3	8.0 (7.7-8.3) 4	7.8 (7.7-7.9) 3	7.8 (7.7-7.9) 2
LMM	4.06	3.9 (3.8-4.1) 3	4.0 (3.8-4.2) 4	3.9 (3.8-4.0) 3	3.8 (3.8-3.9) 2
LP	8.78	8.7 (8.5-8.9) 3	9.0 (8.6-9.5) 4	8.9 (8.6-9.4) 3	8.7 (8.4-9.1) 2
MM	6.64	6.4 (6.3-6.6) 3	6.6 (6.4-6.9) 4	6.3 (6.3-6.4) 3	6.2 (6.2-6.2) 2

CC	3.48	3.5 (3.4-3.5) 3	3.6 (3.5-3.8) 4	3.4 (3.3-3.6) 3	3.3 (3.2-3.3) 2
Lden	13.67	13.1 (13.1-13.2) 2	13.5 (12.9-14.1) 4	13.5 (12.9-14.1) 4	13.0 (12.7-13.3) 2
DAC	8.37	8.3 (8.2-8.4) 2	8.4 (8.1-8.7) 4	8.4 (8.1-8.7) 4	8.2 (8.1-8.3) 2
HDI	4.1	3.7 (3.6-3.7) 2	3.8 (3.4-4.0) 4	3.8 (3.4-4.0) 4	3.6 (3.4-3.7) 2

Figura 1. Localidades tipo de los 15 nombres de especies aplicados a *Micronycteris*. Signo de interrogación denota incertidumbre de la localidad de la cual fue descrita.

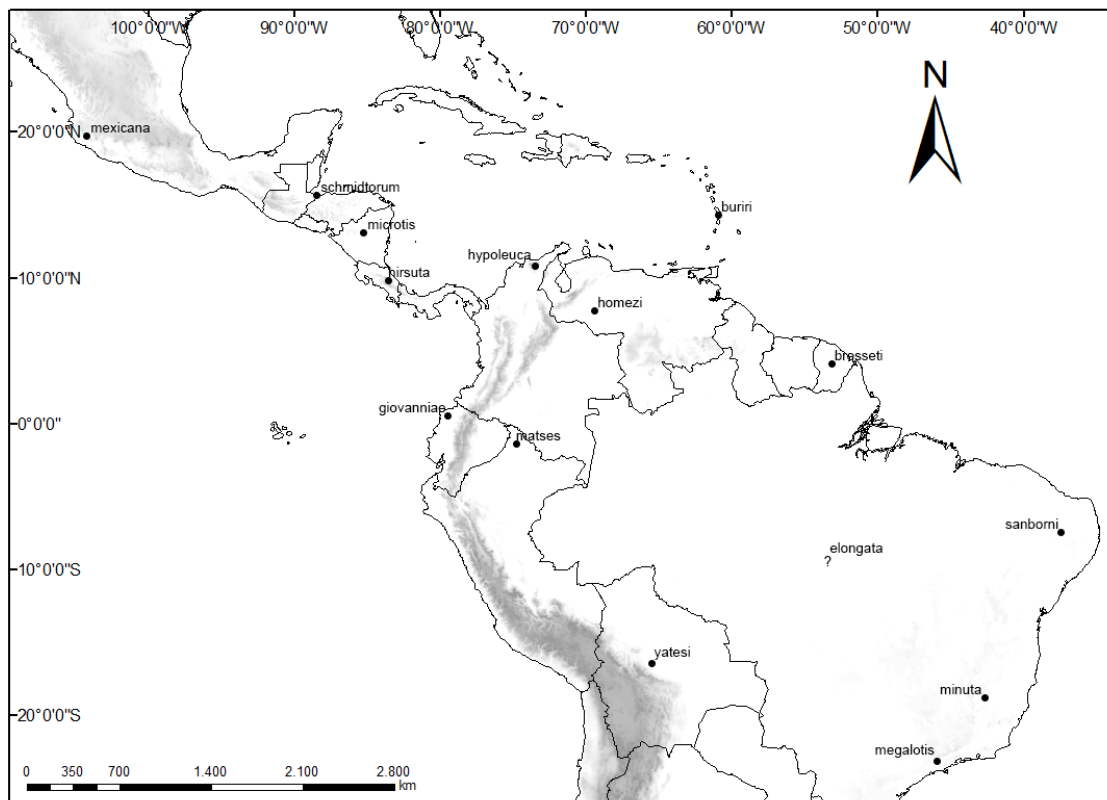


Figura 2. Mapa de localidades de los especímenes incluidos en el análisis. El gacetero de localidades y los números de acceso de dichas secuencias son referenciados en el apéndice 3. La distribución de los taxones en el mapa es: 1-19 Grupo *Micronycteris hirsuta*; 20-63 Grupo *Micronycteris megalotis/Micronycteris microtis*; 64-77 *Micronycteris buriri*; 78-80 *Micronycteris schmidtorum*; 81-96 *Micronycteris minuta*; 98-99 *Micronycteris brosetti*; 100 *Micronycteris giovanniae*; 101-103 *Micronycteris matses*; 105-107 *Micronycteris yatesi*; 108-110 *Micronycteris sanborni*.

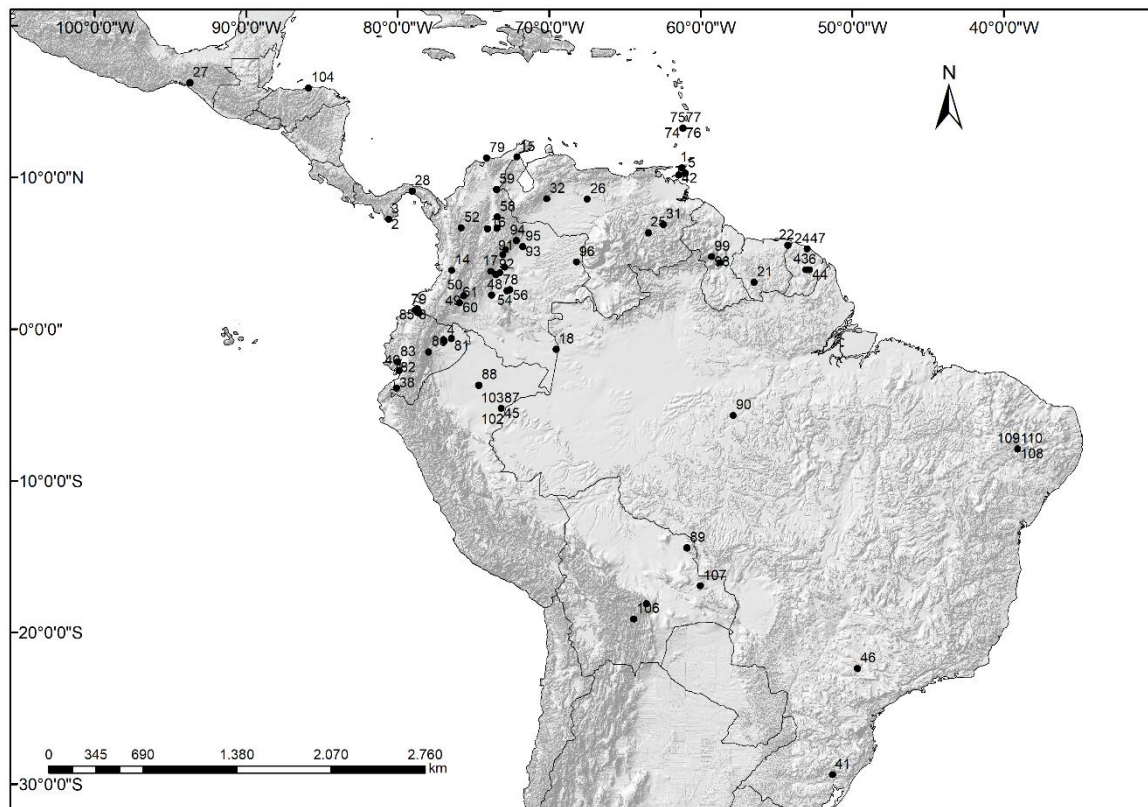


Figura 3. Análisis de componentes principales del género *Micronycteris* incluidas: *M. hirsuta*: círculos rojos rellenos. *M. giovanniae*: equis. *M. matses*, Círculo vacío rojo. *M. schmidtorum*: cuadrados vacíos azules. *M. megalotis* (incluido *M. microtis*): cuadrados rellenos verdes. *M. minuta*: cruces negras. Las cargas de las variables de los dos primeros componentes se muestran en la tabla 1.

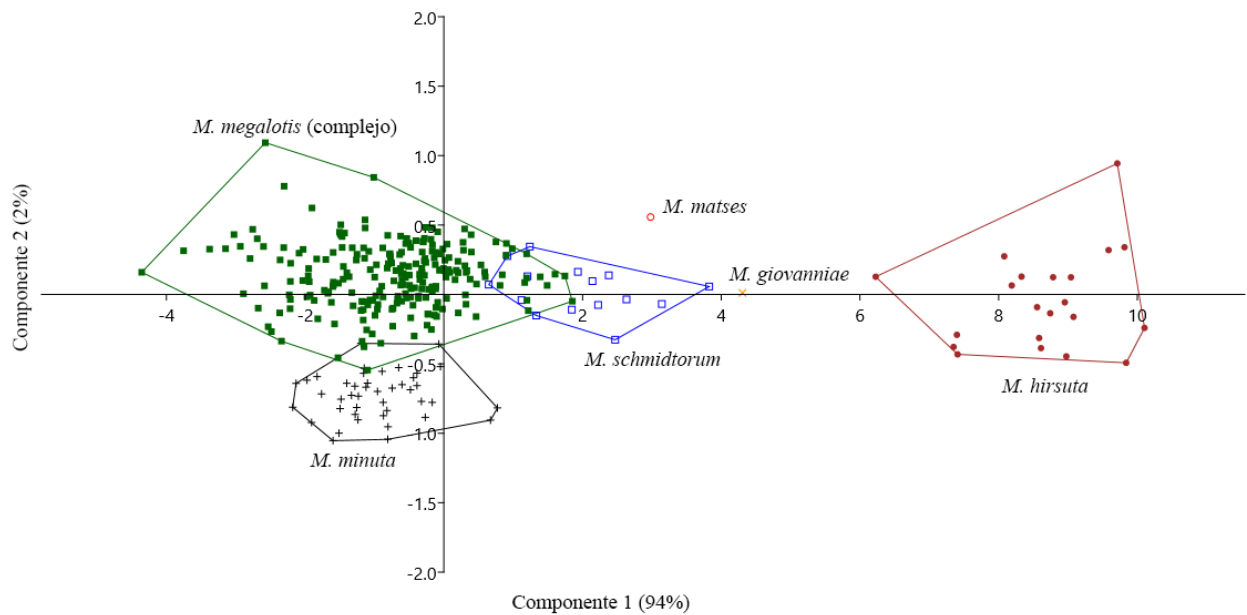


Figura 4. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. hirsuta*: Valle del Cauca (H1): cuadrados vacíos verdes. Caribe y Valle del Magdalena (H2): círculos negros. Chocó biogeográfico (H3): cuadrados rojos. Oriente de los Andes(H4): cruces azules.

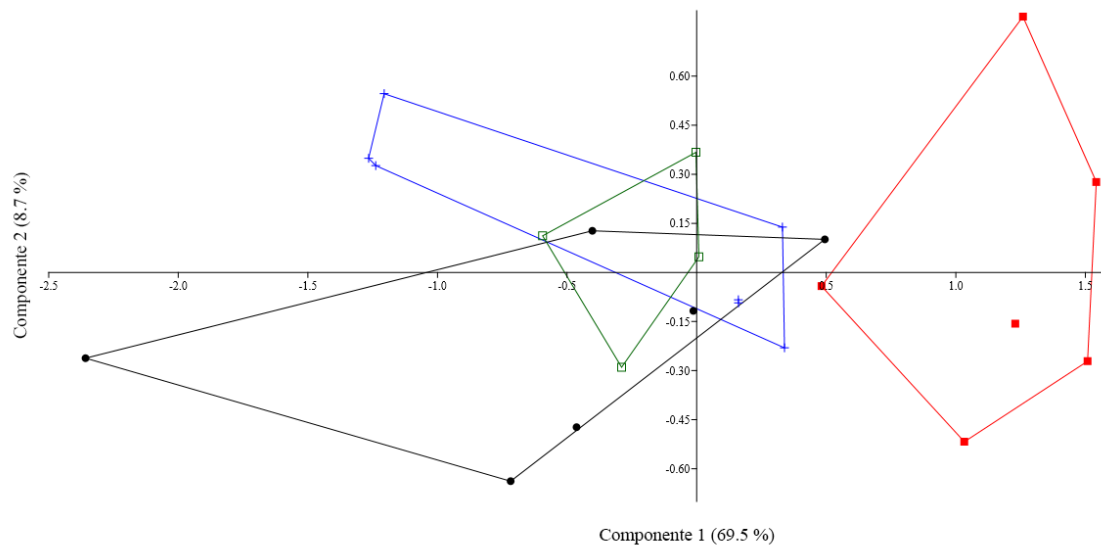


Figura 5. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. megalotis*/ *M. microtis*: Grupo A: puntos rellenos negros. Grupo B: cruces azules claras. Grupo C: cuadrado naranja. Grupo D: rombos verdes claros. Grupo E: asteriscos dorados oscuros. Grupo F: cuadrados rellenos verdes oscuros. Grupo G: equis fucsias. Grupo H: círculos vacíos rojos. Grupo I: triángulos vacíos azules oscuros. Grupo J: guiones marrones.

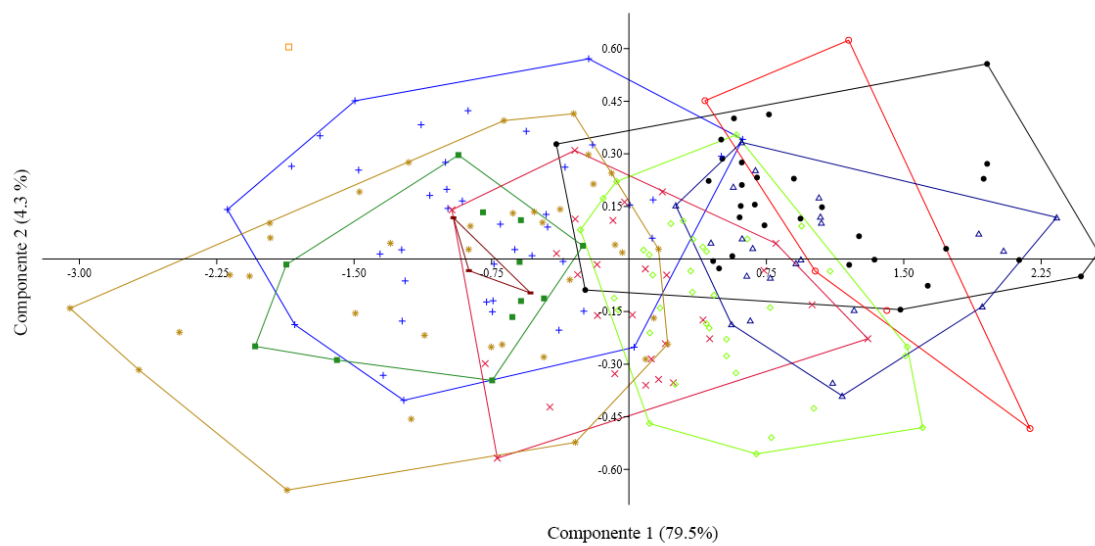


Figura 6. Análisis de componentes principales separado por geografía de todos los grupos de *M. megalotis*/ *M. microtis*. A. Oriente de los Andes: Grupo A (puntos rellenos negros), Grupo B (cruces azules claras) y Grupo C (cuadrado naranja). B. Valles de los Ríos Cauca y Magdalena y el Caribe: Grupo D (rombos verdes claros), Grupo E (asteriscos dorados oscuros) y Grupo F (cuadrados rellenos verdes oscuros). C. Chocó biogeográfico: Grupo G (equis fucsias), Grupo H: (círculos vacíos rojos), Grupo I (triángulos vacíos azules oscuros) y Grupo J (guiones marrones).

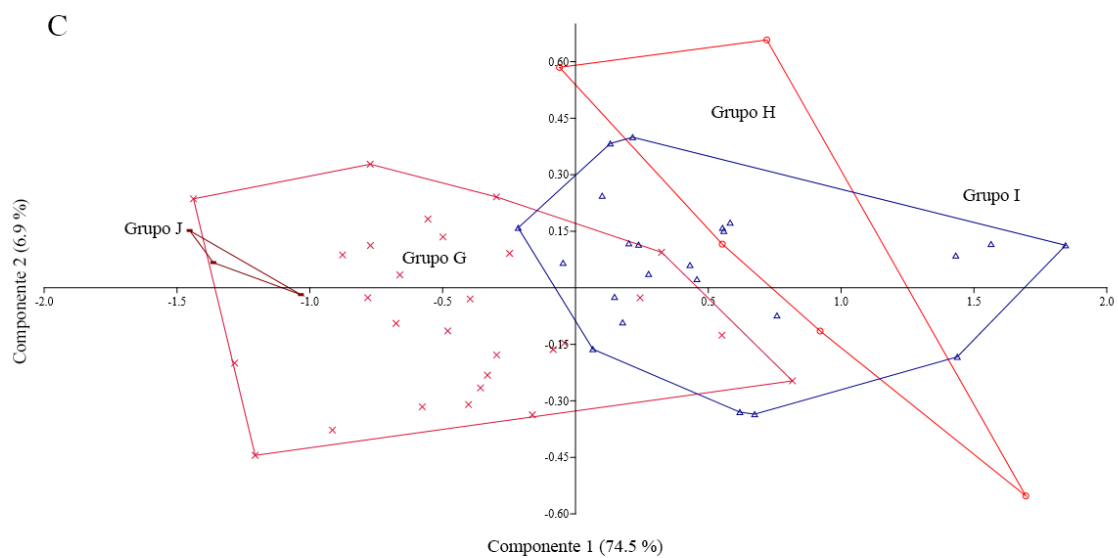
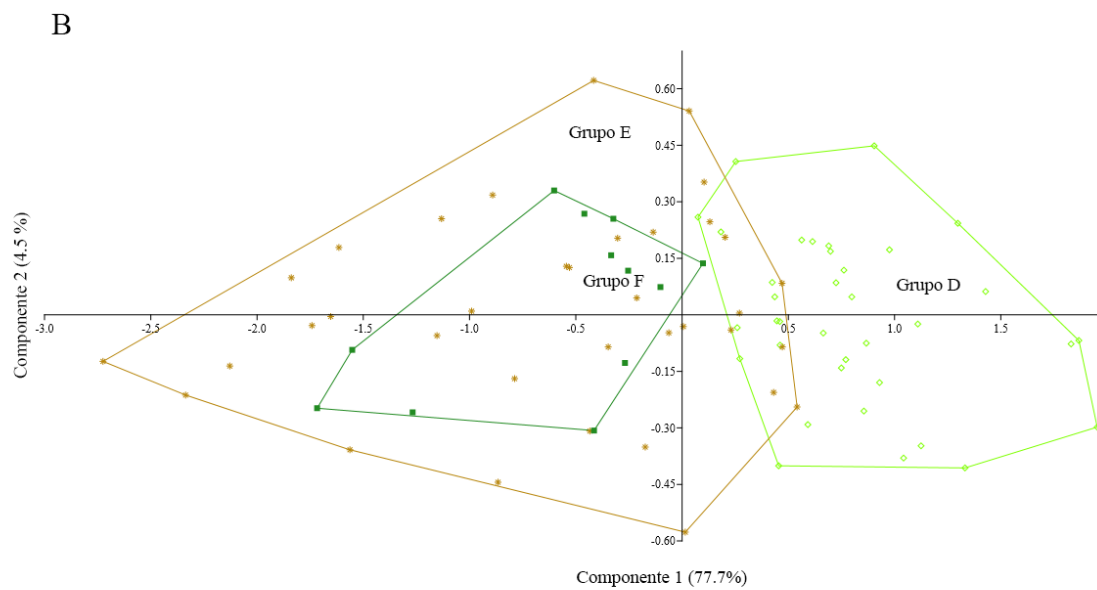
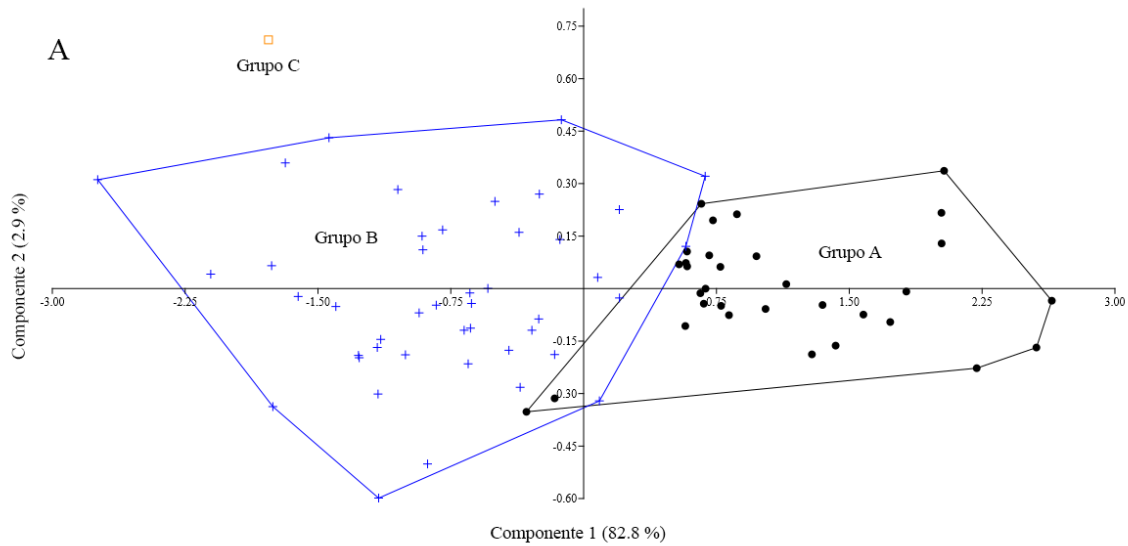


Figura 7. Diferencias en el tamaño del antebrazo o la tibia para los diferentes grupos según ubicación geográfica. A. Tamaño del antebrazo al oriente de los Andes. B. Tamaño de la tibia al oriente de los Andes. C. Tamaño del Antebrazo en los Valles de los Ríos Cauca y Magdalena y el Caribe; D. Tamaño del antebrazo en el Chocó biogeográfico.

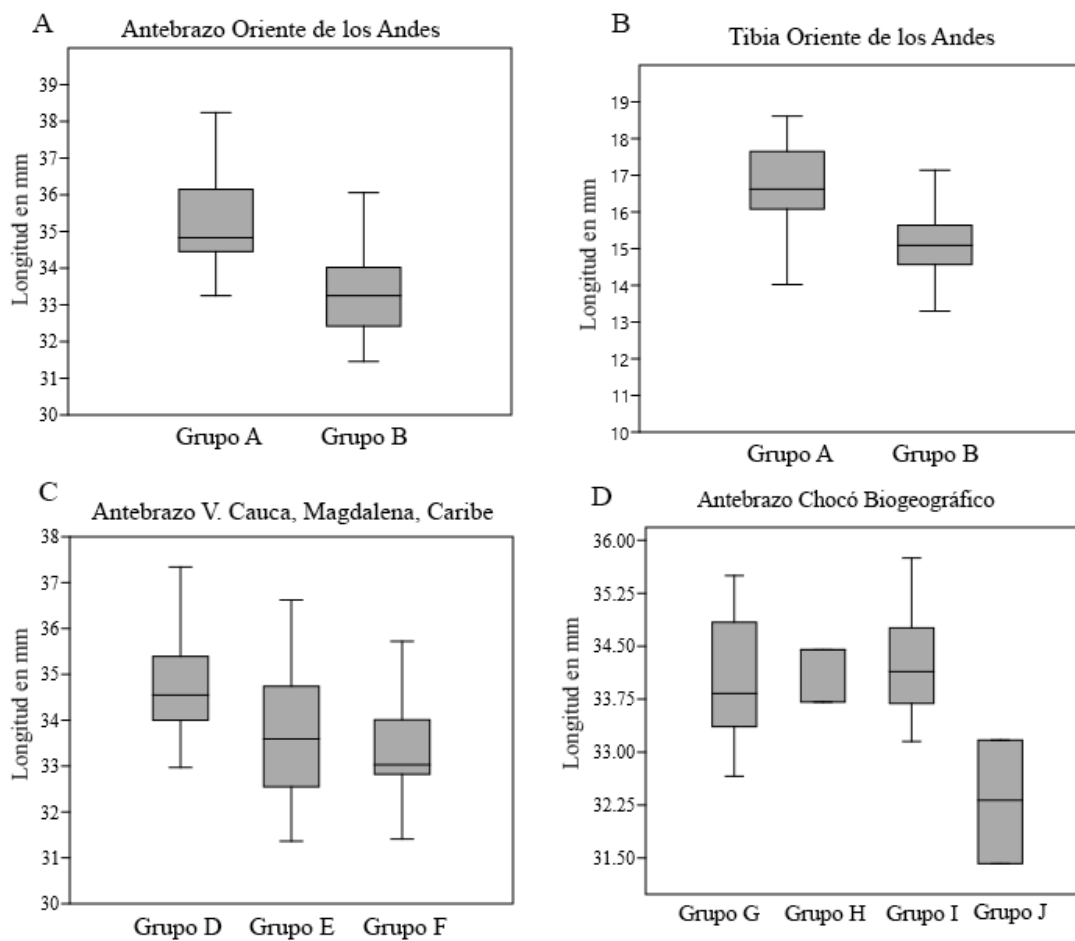


Figura 8. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. minuta*. A. Todos los grupos: Grupo Oriente de los Andes (M1): cuadrados verdes. Grupo chocó colombiano (M2): Cruz azul. Grupo Caribe (M3): círculos vacíos marrones. Patía (M4): equis rojas. Guayas Ecuador (M5): Puntos negros. B. Análisis excluyendo el grupo de Patía.

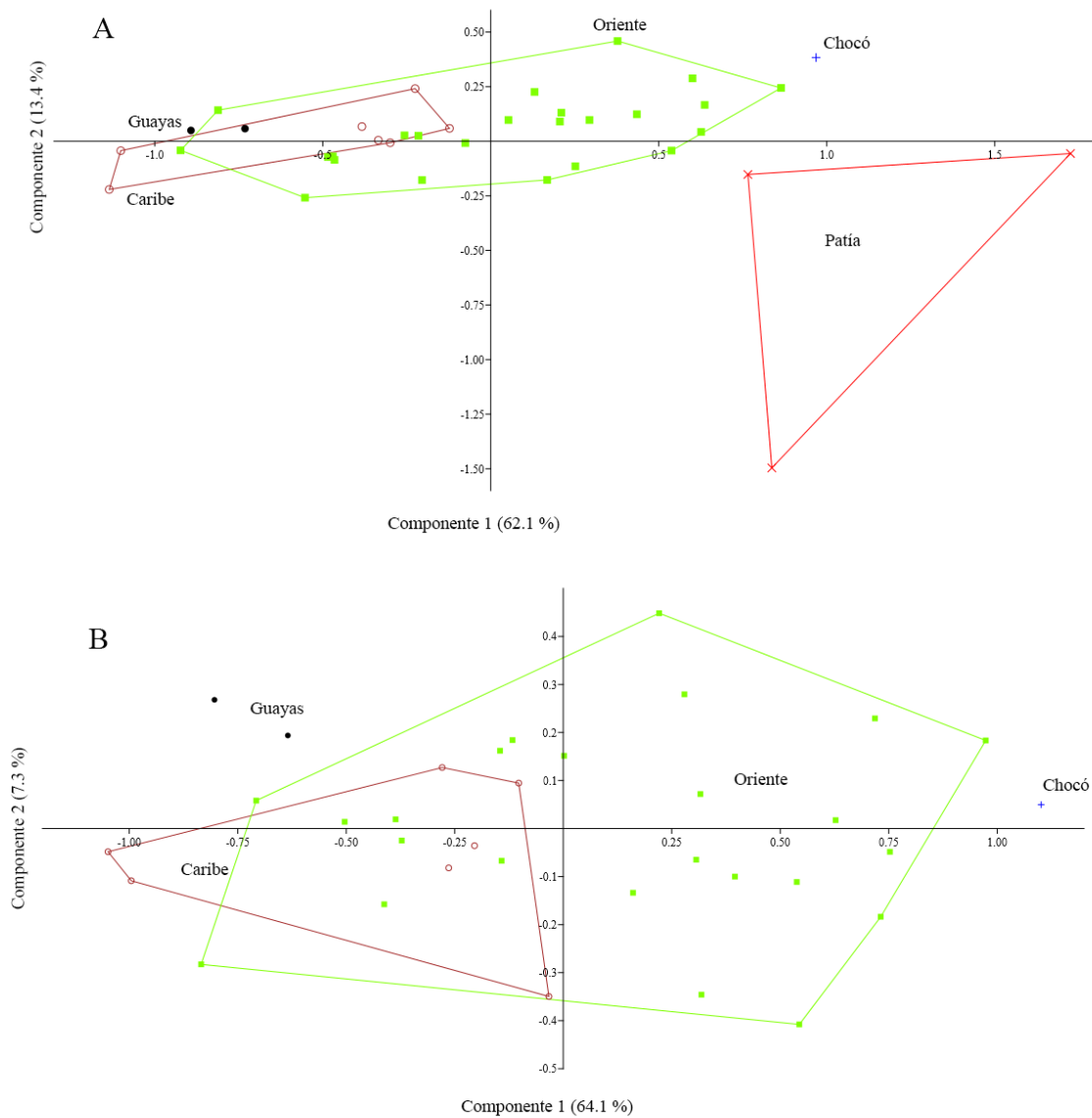


Figura 9. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. schmidtorum*.

Grupo Caribe (S1): círculos azules. Grupo Oriente de los Andes (S2): cuadrados rojos.

Grupo Chocó ecuatoriano (S3): rombos negros.

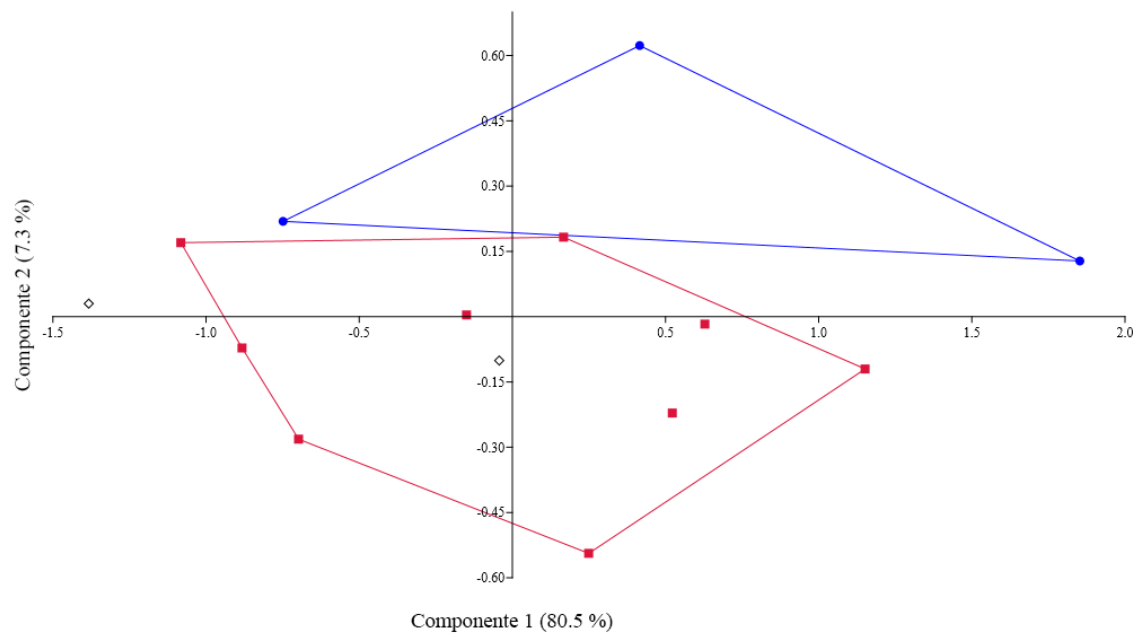


Figura 10. Árbol derivado de los análisis de las secuencias de Citocromo-*b*, (~1000 pb). Anotaciones entre paréntesis equivalen al clado morfológico. Las especies *Desmodus rotundus*, *Trinycteris nicefori* y *Lamproncycteris brachyotis* fueron utilizadas como outgroups y no se muestran en la gráfica. Los soportes de los nodos se dan en porcentaje a través de bootstrap en el análisis de máxima verosimilitud. Los números azules representan los nodos que son discutidos en el texto. Los números en superíndices en rojo representan las especies no consideradas en este trabajo: 1. *M. sanborni*, 2. *M. yatesi*, 3. *M. giovanniae*, 4. *M. sp.*, 5. *M. matses*, 6. *M. buriri*.

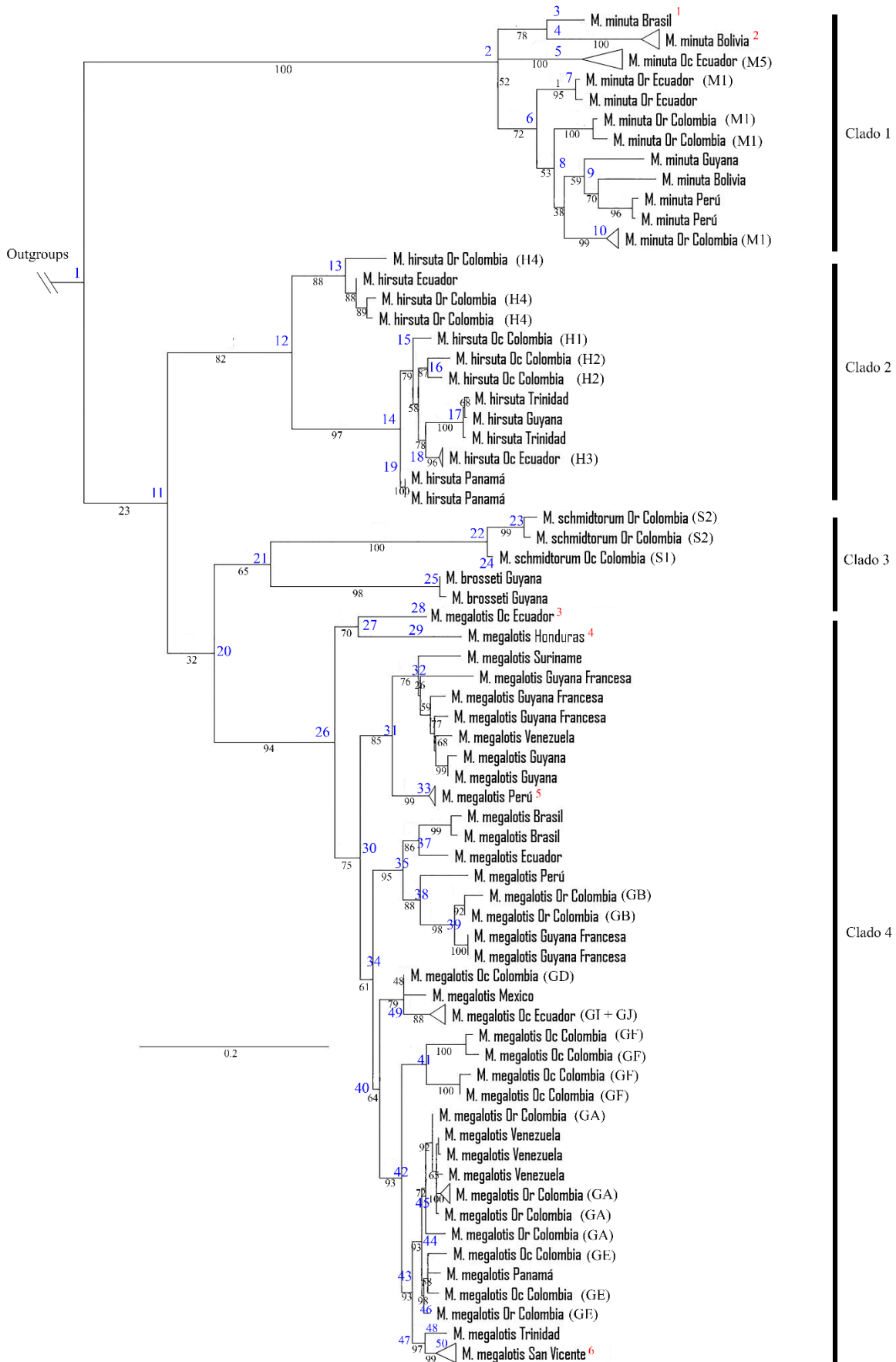


Figura 11. Árbol derivado de los análisis de las secuencias del Fibrinogen intron 7 (Fbg 7) (~700 pb). Anotaciones entre paréntesis equivalen al clado morfológico. Las especies *Desmodus rotundus*, *Trinycteris nicefori* y *Lampronnycteris brachyotis* fueron utilizadas como outgroups y no se muestran en la gráfica. Los soportes de los nodos se dan en porcentaje a través de bootstrap en el análisis de máxima verosimilitud. Los números en superíndices en rojo representan las especies no consideradas en este trabajo: 3. *M. giovanniae*, 4. *M. sp.*, 5. *M. matses*.

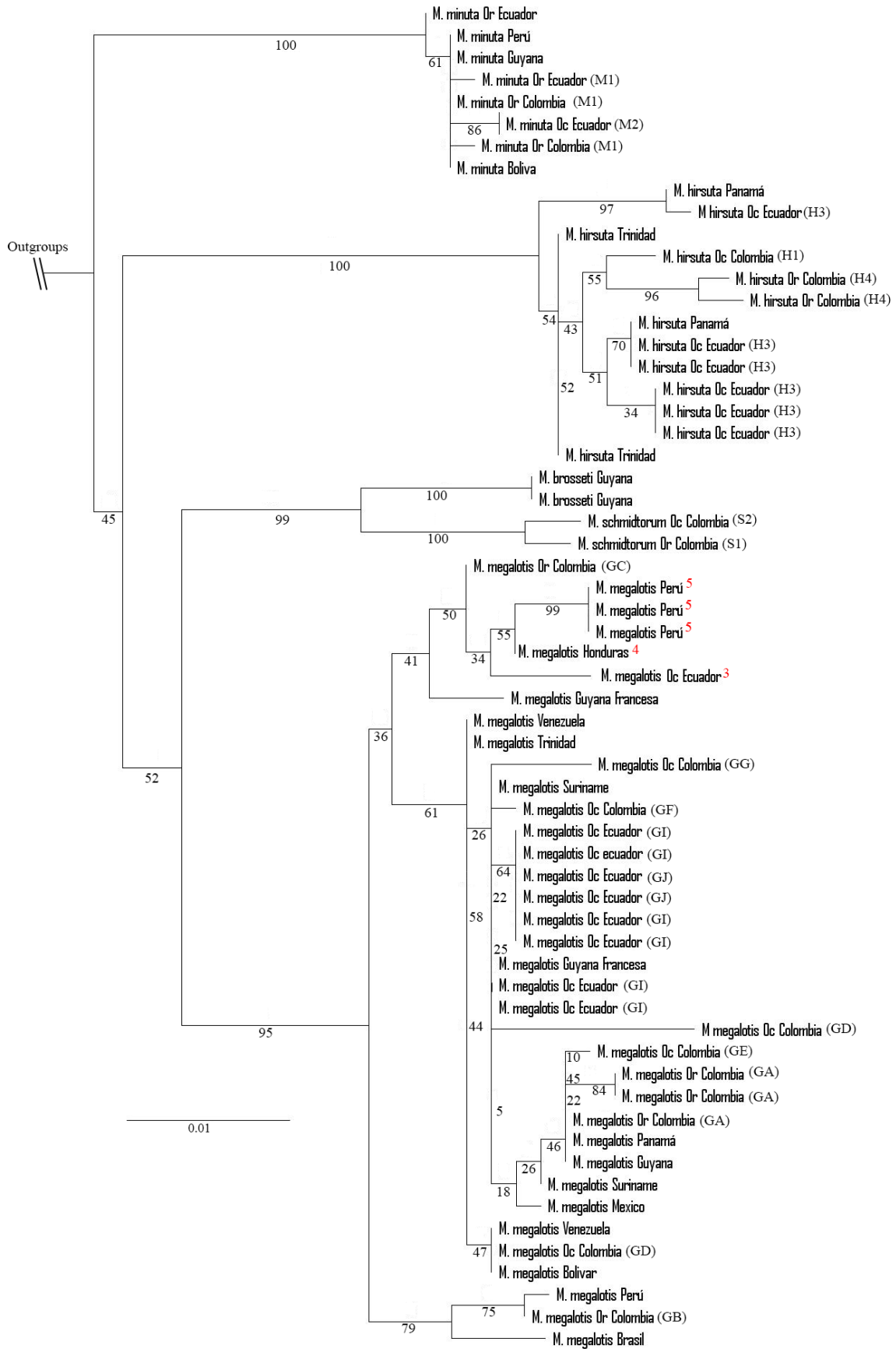


Figura 12. Árbol derivado de los análisis combinados de las secuencias del Fibrinogen intron 7 (Fbg 7) (~700 pb) y el gen Citocromo-*b*, (~1000 pb). Anotaciones entre paréntesis equivalen al clado morfológico. Las especies *Desmodus rotundus*, *Trinycteris nicefori* y *Lamproncyteris brachyotis* fueron utilizadas como outgroups y no se muestran en la gráfica. Los soportes de los nodos se dan en porcentaje a través de bootstrap en el análisis de máxima verosimilitud. Los números en superíndices en rojo representan las especies no consideradas en este trabajo: 3. *M. giovanniae*, 4. *M. sp.*, 5. *M. matses*.

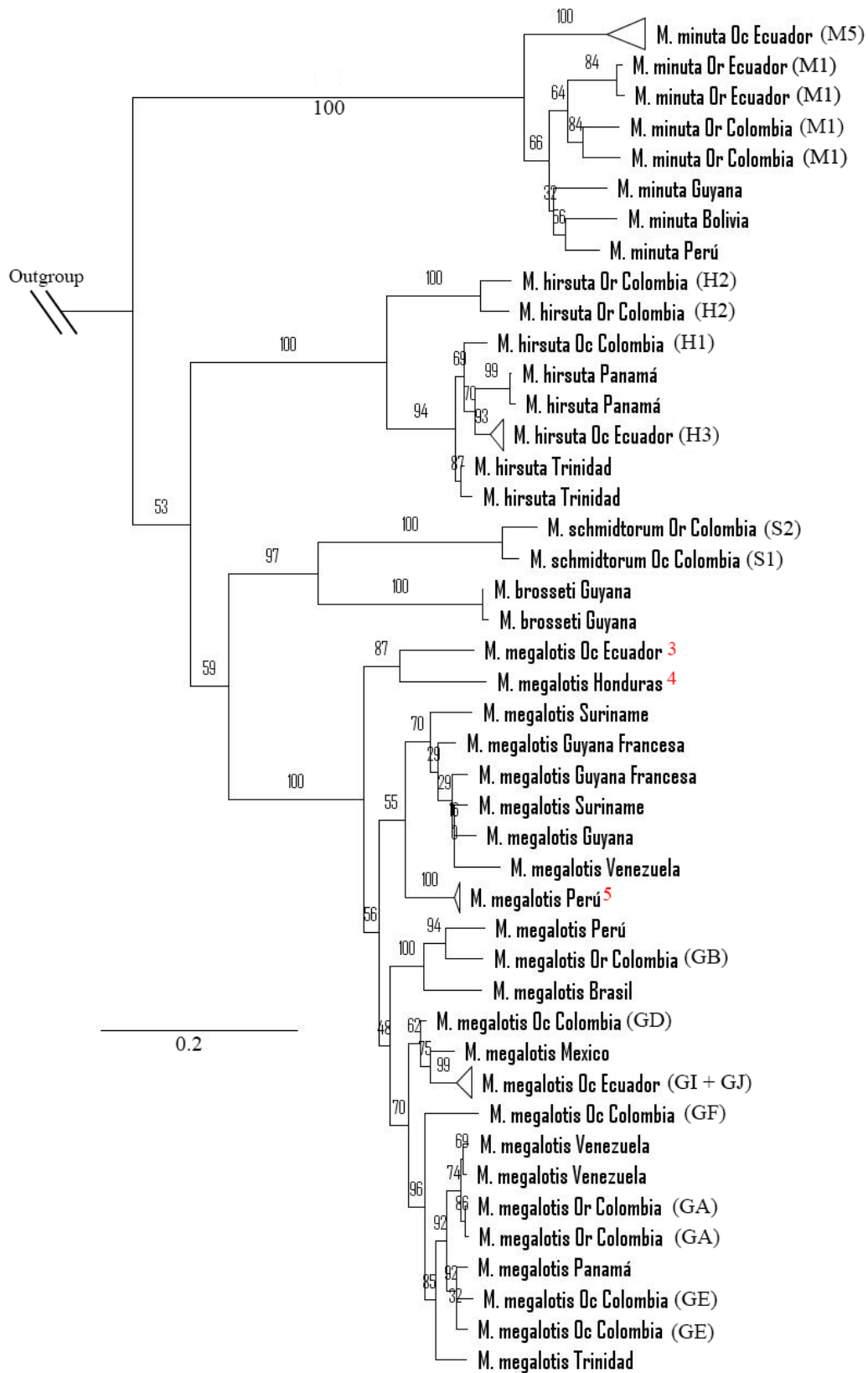


Figura 13. Árbol de los linajes derivados de los análisis de las secuencias de Citocromo-*b*, (1000 pb). El número superior indica el soporte en porcentaje a través de bootstrap en el análisis de máxima verosimilitud. Los números en superíndices en rojo representan las especies no consideradas en este trabajo: 1. *M. sanborni*, 2. *M. yatesi*, 3. *M. giovanniae*, 4. *M. sp.*, 5. *M. matses*, 6. *M. buriri*. Anotaciones al frente de cada clado corresponden al nombre del linaje a evaluar.

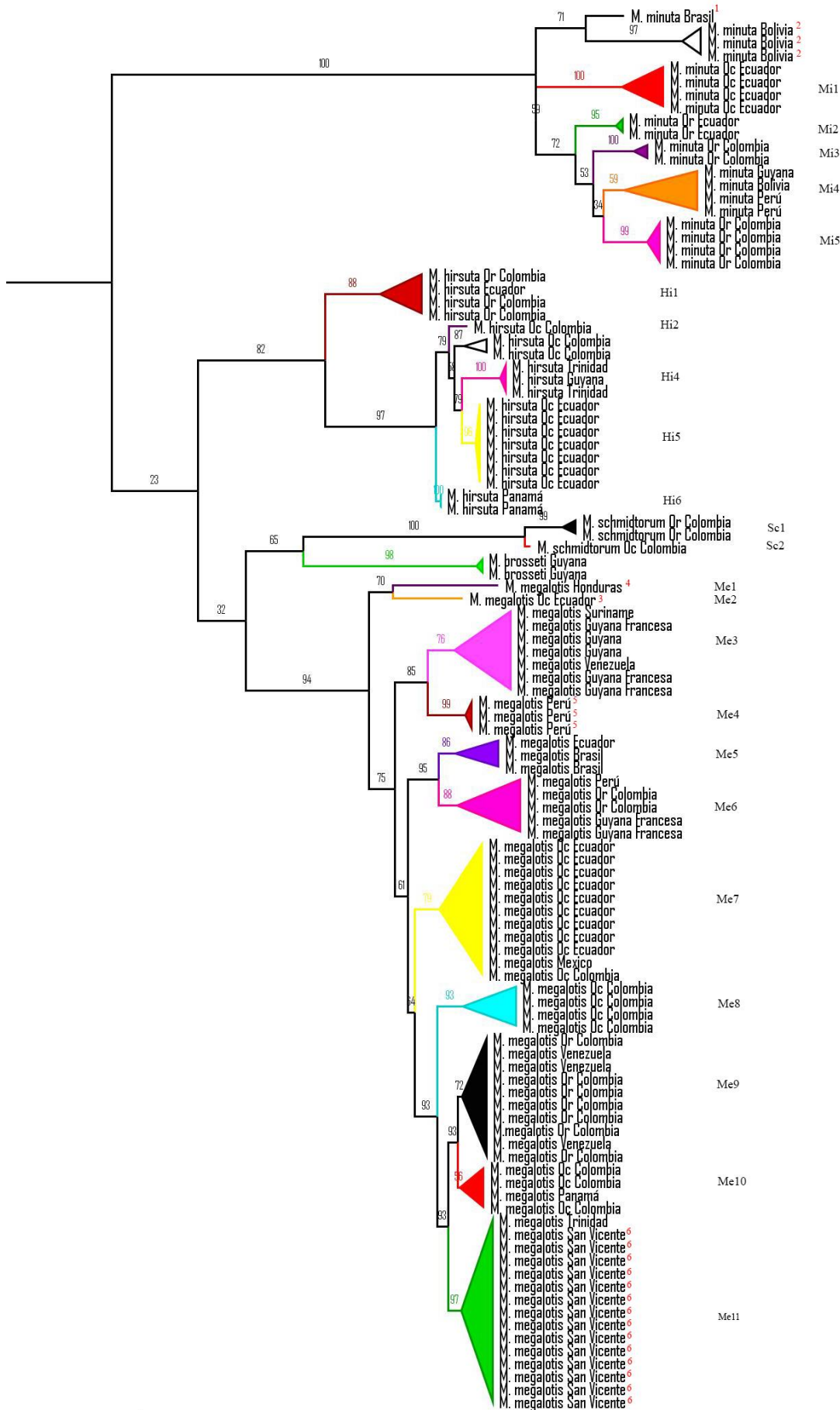


Figura 14. Red de haplotipos del gen Fibrinogen intrón 7 (Fbg 7), los círculos punteados corresponden a los grupos de los haplotipos. Leyenda indica cada uno de los linajes mitocondriales para cada especie incluidos e los análisis.

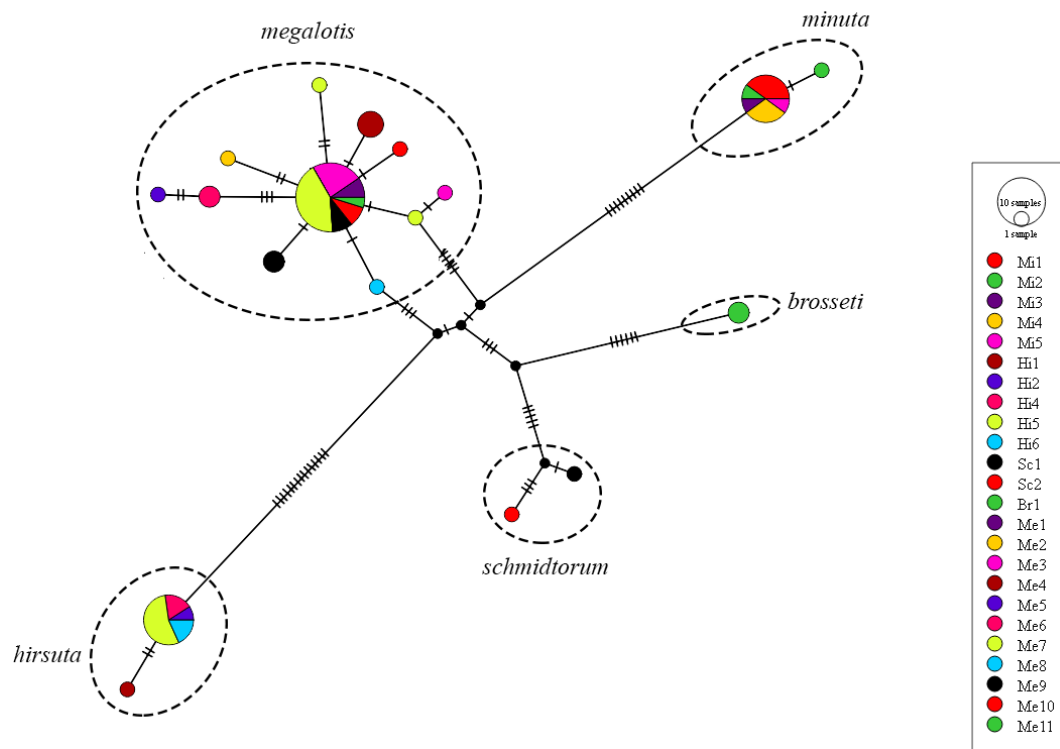


Figura 15. Histograma que compara las frecuencias de las medias de las distancias genéticas medidas a través del parámetro Kimura-2 en el gen Citocromo B entre la variación intraespecífica (azul) y la variación intraespecífica (rojo) cuando se toma en cuenta el criterio filogenético de especie en su versión diagnosticable.

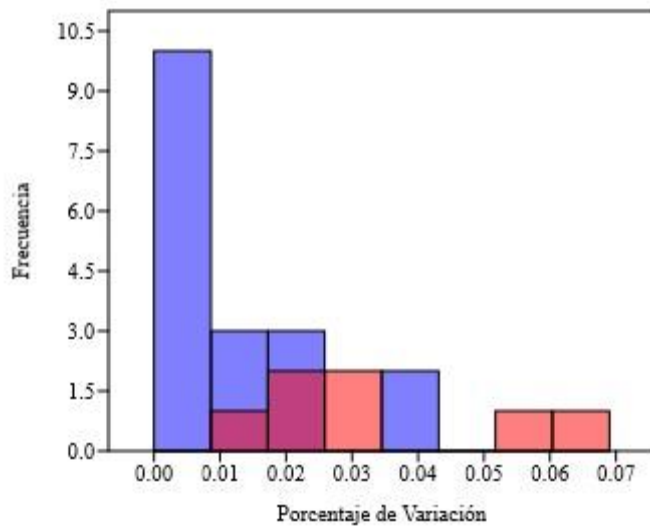


Figura 16. Relación de la altura de las coronas con respecto al ancho de las coronas en los incisivos inferiores de *M. hirsuta* (ipsodoncia real) y *M. megalotis* en distintos estados del carácter. Ver que en *M. hirsuta* las alturas de las coronas representan tres o más veces la anchura de la corona. A-D. *M. megalotis* (A. ICN 14395; B. ICN temporal D3M 581; C. ICN 951; D. (ICN temporal Patía 035). E. *M. hirsuta* (ICN temporal CMB 016). Barra de escala=3mm.

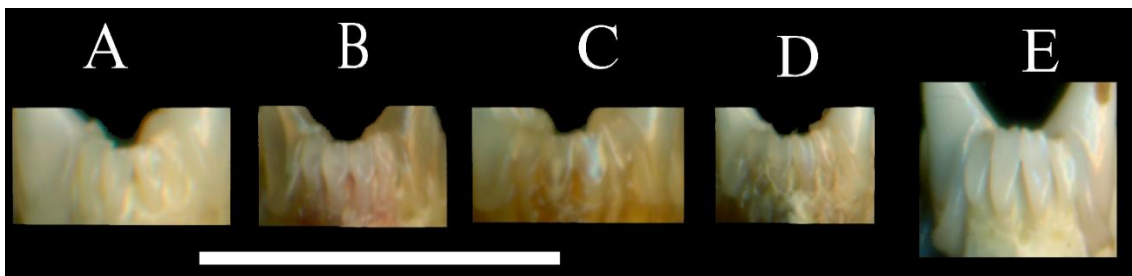


Figura 17. Variación de la coloración ventral en *M. minuta*, note que en algunos especímenes la coloración es unicolor y totalmente blanca, mientras que en otros la coloración ventral es bicolor con pelos grises o marrones entremezclados. A. Individuos en vivo (Izquierda, individuo de Florencia-Caquetá [Oriente de los Andes]; derecha, Individuo proveniente de Cumaribo-Vichada [Oriente de los Andes]). B. Especímenes del departamento del Casanare (Oriente de los Andes; Izquierda ICN temporal RCFR 444; Centro ICN temporal FSC 169; derecha ICN temporal GEP 831).



Apéndice 1. Lista de especímenes examinados

Micronycteris hirsuta

Micronycteris hirsuta H1

COLOMBIA. Valle del Cauca: Yotoco (ICN temporal CMB 028, EMM 324, RCFR 051, FG 001).

Micronycteris hirsuta H2

COLOMBIA. Antioquia: Remedios (CTUA 2405); **Atlántico:** Santa Catalina (CTUA 750); **Cesar:** Ayacucho (RCFR 075); **Córdoba:** Pueblo Nuevo (ICN 17236); **La Guajira:** (ICN 19413); **Santander:** Puerto Parra (ICN temporal D3M 541).

Micronycteris hirsuta H3

COLOMBIA. Cauca: El Tambo (MHNUC 814); **Chocó:** Quibdó (CTUA 734); **Valle del Cauca:** Buenaventura (UV 11497); **ECUADOR. Esmeraldas:** San Lorenzo (9123-25).

Micronycteris hirsuta H4

COLOMBIA. Arauca: Tame (IAvH 9312); **Caquetá:** Río Mesay (IAvH 7156); **Meta:** Cubarral (ICN 14393), Mapiripán (ICN temporal MRP 610); **ECUADOR. Napo:** Jatun Sacha (QCAZ 210); **Pastaza:** Arajuno (QCAZ 15478), Villano B (QCAZ 10207); **Sucumbíos:** Hostería Montetur (QCAZ 6943).

Micronycteris matses

PERÚ. Loreto: Río Galvez, Nuevo San Juan (MUSM 15231).

Micronycteris megalotis

Micronycteris megalotis Grupo A

COLOMBIA. Boyacá: San Luis de Gaceno (MLS: 2532, 2534, 2533); **Casanare:** Aguazul (ICN: 13678, temporal D3M 267); Paz de Ariporo (ICN: temporal RCFR 494), Pore (ICN: temporal RCFR 328), San Luiz de Palenque (ICN: temporales MRP 879, D3M 087, D3M 094, FSC 115), Támara (IAvH: temporales DRG 076, GEP 788), Trinidad (GEPB 17, RCFR 224, FCS 194, RCFR 205), Yopal (ICN: 21212); **Guaviare:** San José del Guaviare (ICN: temporales HLA 953, HLA 1107); **Huila:** Cueva de los Guacharos (IAvH 2219); **Meta:** La Macarena (ICN: temporales D3M 195, D3M 197, D3M 204, D3M 142), Puerto Gaitán (ICN 18388), Puerto López (ICN 21526), Remolino (ICN 4457), San Juan de Arama (ICN: 10226, 10224, 10227), San Martín (ICN: temporal FSC 436); **Vichada:** Las Gaviotas (ICN 9634), PNN El Tuparro (ICN 13945). **ECUADOR. Pastaza:** Mera, PN

Llaguanantes (QCAZ 15311); Tungurahua: Machay (QCAZ: 3705, 3704, 3703), Paicon del Diablo (QCAZ: 4639, 4808).

Micronycteris megalotis Grupo B

COLOMBIA. Amazonas: La pedrera (ICN 21162), Leticia (ICN 17861); **Arauca:** Tame (ICN: temporales RCFR 428, RCFR 628, RCFR 622, RCFR 415); **Boyacá:** Pajarito (ICN 1702); **Caquetá:** Belén de los Andaquíes (ICN: 21941, MHNUC 2008), Florencia (UV 7565), Río Mesay (ICN 14590, IAvH 7206); **Casanare:** Aguazul (ICN 8317), Chámeza (ICN: temporal DRG 010), Paz de Ariporo (ICN: temporales RCFR 472, RCFR 502), Sabanalarga (ICN 21001, 21000), Támara (ICN: temporal GEP 959), Trinidad (IAvH: temporal RCFR 308); **Cauca:** Santa Rosa (MHNUC 1511, 1548, 1466, 1512); **Cundinamarca:** Ubalá (ICN 15098); **Guainía:** Puerto Inírida (ICN 14986, 14987); **Guaviare:** San José del Guaviare (ICN: Temporales HLA 901, D3M 547, D3M 548, D3M 580, D3M 581, D3M 583, D3M 584); **Meta:** Acacias (ICN 21568), Cubarral (ICN 14394), La Macarena (ICN: 642, 1854, temporal D3M 256, IavH: 2000, 2009, 2008), Mapiripán (ICN: temporales MRP 616, CMF 189, CMF 191), Cubarral (ICN 14395), Restrepo (ICN 8055), San Juan de Arama (ICN 10225), Villavicencio (ICN: temporal EMG 094), San Martín (ICN: temporal FSC 441); **Norte de Santander:** Toledo (IAvH 6780); **Vaupés:** Rio Guaviare (ICN 3431), ¿Caquetá? (ICN 3985). **ECUADOR. Morona-Santiago:** Sangay (QCAZ 12030); **Orellana:** Yasuní (QCAZ 3503), Aguarico (QCAZ 8155); **Pastaza:** Cuevas de Tierra (QCAZ 5081); **Sucumbíos:** Sábalo (QCAZ 7007); Arajuno (QCAZ 15692); **Zamora:** Chinchipe (QCAZ 15399).

Micronycteris megalotis Grupo C

COLOMBIA. Vaupés: Taraira (ICN 17928).

Micronycteris megalotis Grupo D

COLOMBIA. Antioquia: Amalfi (CSJ-M 644, CTUA 1972), Belmira (CTUA 10542, 990), El Bagre (CTUA 3362); Gómez Plata (CTUA 3236); Jardín (ICN 16471, CTUA 1073), Puerto Triunfo CTUA 735, 736); San Carlos (CTUA1973), San Jerónimo (ICN 2778, 2779, 2780), San Luis (CTU TVC 028, CTUA DNB 95), Valparaíso (CTUA 737, 742, 743, 744), Venecia (CTUA 745, 738), Yarumal (CTUA 740, 739), Zaragoza (IAvH 1393, 923); **Bolívar:** San Juan Nepomuceno (IAvH HMM 413); **Boyacá:** Puerto. Boyacá (ICN 15850), Soatá (ICN 924), Togui (ICN 5307); **Caldas:** La Dorada (MUJ 735), Samaná (ICN 10804); **Cundinamarca:** Sasaima (MLS770, 771, 772, 774, 1011, 1012), Tena (ICN CCG 001); **La Guajira:** Hato Nuevo (IAvH HMM 569, 596), Uribia (CTUA 1252); **Nariño:** Barbacoas (ICN: 21500, 21499); **Quindío:** Finlandia (ICN 12486, 12485, IAvH HMM 125-73); **Risaralda:** La Florida (UV 12676, 12677), Pereira (ICN 18470); **San Andrés y Providencia:** Providencia (ICN 1237, 1239, IAvH 3163,3164); **Santander:** El

Carmen de Chucurí (ICN 21607), Encino (ICN 19965, 19964, 19963, 17511), Los Santos (ICN 16648), Piedecuesta (ICN 13699, 14025, 13700), San Gil (ICN 194999), Tierra Buena (ICN 2227), Vélez (ICN 3827), Vía a Virolín (MLS 2502, 2503); **Valle del Cauca**: Cali (ICN 5899, 5901, 5902, 5900).

Micronycteris megalotis Grupo E

COLOMBIA. Antioquia: Ituango (ICN temporal GAP 002, LFL 020, LFL 026); **Atlántico**: Hibacharo (IAvH temporal HMM 400, 440, 444, 451 457), Puerto Colombia (2089-91), Usiacari (CTUA 748); **Bolívar**: ICN temporal Procat 041, 058); **Caldas**: Guarinocito (UV14884); **Cesar**: Sin Municipio (CTUA 1250-51), Chiminchagua (ICN 19032), Valledupar (ICN 15977; 19402; MUJ 1665); **Córdoba**: Buenavista (MUJ 1991, 2004), Pueblo Nuevo (ICN 17237), Tierralta (MUJ 1499); **Cundinamarca**: Utica (471-474); **La Guajira**: Distracción (ICN temporal OMD 1131) Barrancas (ICN 14751), Maicao (ICN 14951), Uribia (ICN 5805-06); **Magdalena**: PNN Tayrona (ICN temporal GO 195), Santa Marta (ICN 7833-35; IAvH 9504); **Norte de Santander**: Cúcuta (ICN temporal MHUP 08, 165), Gramalote (MLS 1006), Hato Viejo (ICN temporal RCFR 086), Pamplonita (IAvH MFP 052, 125, MLS 1008-09), Salazar (CSJ-M 725); **Santander**: Barrancabermeja (ICN 608), Sabana de Torres (ICN 21125-25); **Sucre**: San Onofre (1689-90).

Micronycteris megalotis Grupo F

COLOMBIA. Huila: Acevedo (ICN: temporales D3M 436, D3M 433), Baraya (ICN: 16611, 13570, 13571, 16610), Garzón (ICN: temporales DCP 521, DCP 400, VPP 023, D3M 365, D3M 395), Neiva (MUJ 910), Timaná (ICN 17732).

Micronycteris megalotis Grupo G

COLOMBIA. Antioquia: Turbo (IAvH 4909); **Cauca**: Argelia (MHNUC: 1553, 1663), El Tambo (MHNUC 815), Guapi (ICN 10173, UV: 13743, 7566, 13647, 13646, 13852, 13837, 13838, 13744, 13648, 13745); **Chocó**: Carmen de Atrato (ICN: temporal DAS 09), Riosucio (CTUA: 746, 747); Nariño: Barbacoas (ICN: 21500, 21499); **Risaralda**: Mistrató (ICN 12294); **Valle del Cauca**: Buenaventura (UV 14382, 13868, 13868, 13869, 13868, 10527, 10528), Calima (ICN 9137, 9134, 9138, 9133, 9135, 9139, 9136), Dagua (ICN 13082), Darién (UV 11235, 11197).

Micronycteris megalotis Grupo H

COLOMBIA. Cauca: Patía (MHNUC 763, 753, 764, 1238); **Nariño**: Policarpa (ICN Patía 121).

Micronycteris megalotis Grupo I

ECUADOR: Cotopaxi: Reserva Integral Otonga (QCAZ 3462-346) Santa Rosa (QCAZ 5609); **El Oro:** Piñas (QCAZ 9129, 9132); **Guayas:** Guayaquil (QCAZ 9126-33); **Imbabura:** Santa Rosa (QCAZ 10533); **Pichincha:** Rio Tandayapa (QCAZ 6426), Unión Toachi (QCAZ 4285, 4730, 5408).

Micronycteris megalotis Grupo J

ECUADOR: Esmeraldas: Muisne (QCAZ 6098), San Lorenzo (QCAZ 9134-35); **Pichincha:** La perla (QCAZ 042).

*Micronycteris minuta**Micronycteris minuta* M1

COLOMBIA. Arauca: Cravo Norte (ICN temporal CP 022); **Caquetá:** Florencia (ICN 16898-90); **Casanare:** Aguazul (8318); Hato Corozal (ICN temporal RCFR 388); Sabanalarga (ICN 21002); San Luis de Palenque (ICN temporal FSC 150, 169); Trinidad (ICN temporal FSC 171); Paz de Ariporo (ICN temporal RCFR 444, 477, 645; IAvH 7856-57); **Cundinamarca:** Medina (ICN 9522); **Meta:** Fuente de Oro (ICN 9419), Restrepo (ICN 14377), San Juan de Arama (ICN 12044); San Martín (ICN temporal KAA 001), Villavicencio (ICN 8743); Vista Hermosa (ICN temporal FSC 303); **Putumayo:** Villa Garzón (UV 14265); **Vichada:** PNN EL Tuparro (IAvH 446). **ECUADOR. Pastaza:** Finca Pigual (QCAZ 6299).

Micronycteris minuta M2

COLOMBIA. Antioquia: Zaragoza (IAvH 986); **Chocó:** Riosucio (CTUA 749).

Micronycteris minuta M3

COLOMBIA. La Guajira: Albania (ICN 18627-29), Maicao (ICN 19381); **Magdalena:** San Sebastián (CTUA 3237); **Norte de Santander:** Cúcuta (ICN temporal MHUP 169; MLS 1013-19).

Micronycteris minuta M4

COLOMBIA. Cauca: Patía (ICN temporal Patía 014, 031, 037).

Micronycteris minuta M5

ECUADOR: Guayas: Guayaquil (QCAZ 9136-37).

*Micronycteris schmidtorum**Micronycteris schmidtorum* S1

COLOMBIA. Cesar: González (ICN 21318); **La Guajira:** Barrancas (ICN 1255, 14750, 14752); **Magdalena** PNN Isla Salamanca (ICN 5595-97), PNN Parque Tayrona (ICN temporal CCG 010).

Micronycteris schmidtorum S2

COLOMBIA. Arauca: Tame (ICN temporal RCFR 427); Casanare: San Luis de Palenque (ICN temporal MRP 889); Támara (ICN temporal GEP 815); Trinidad (ICN temporal D3M 290, RCFR 253); Meta: San Carlos de Guaroa (ICN 21576), San Martín (ICN temporal FSC 451), Villavicencio (ICN temporal EMG 095). **ECUADOR. Orellana:** Parque Yasuní (QCAZ 4556); **Pastaza:** Tarangaro (QCAZ 14801).

Micronycteris schmidtorum S3

ECUADOR. Esmeraldas: Muisne (QCAZ 6096); **Pichincha:** Santo Domingo (QCAZ 6057).

Micronycteris giovanniae

ECUADOR. Esmeraldas: Este de San Lorenzo (QCAZ 7200)

Apéndice 2.

Longitud Total (LT): Distancia desde la punta del hocico hasta la punta de la última vertebra caudal.

Longitud de la cola (LC): Distancia desde la base de la cola hasta la última vertebra caudal

Longitud del pie (LP): Distancia desde la base del calcar hasta la punta de la uña del dedo más largo del pie.

Longitud de la Oreja (LO): Distancia perpendicular desde la coyuntura basal de la oreja hasta la punta de la oreja.

Longitud del pelo en la Pina (LPPi): Longitud desde la base a la punta de los pelos más largos ubicados sobre el borde de la pina

Longitud del Antebrazo (LA): Distancia desde el final del proceso olecranon hasta la muñeca (incluyendo carpales) con el ala doblada.

Longitud del pelaje dorsal (LPD): Longitud desde la base a la punta de los pelos dorsales más largos ubicados a la altura de los hombros.

Longitud de la tibia (Lt): Longitud de la tibia entre la articulación con el fémur a la articulación con el pie.

Longitud metacarpal del dígito III (LMD3): Distancia desde la muñeca (incluidos carpales) hasta la superficie posterior de la articulación con la primera falange del dígito III.

Longitud de la primera falange del dígito III (LF1D3): Distancia entre la superficie anterior de la articulación con el metacarpal hasta la superficie posterior de la articulación con la segunda falange del dígito III.

Longitud de la segunda falange del dígito III (LF2D3): Distancia entre la superficie anterior de la articulación con la primer falange y la articulación con las tercer falange del dígito III.

Longitud del metacarpo del dígito IV(LMD4): Distancia desde la muñeca (incluidos carpales) hasta la superficie posterior de la articulación con la primera falange del dígito IV.

Longitud de la primera falange del dígito IV (LF1D4): Distancia entre la superficie anterior de la articulación con el metacarpal hasta la superficie posterior de la articulación con la segunda falange del dígito IV.

Longitud del metacarpo del dígito V(LMD5): Distancia desde la muñeca (incluidos carpales) hasta la superficie posterior de la articulación con la primera falange del dígito V.

Longitud de la primera falange del dígito V (LF1D5): Distancia entre la superficie anterior de la articulación con el metacarpal hasta la superficie posterior de la articulación con la segunda falange del dígito V.

Longitud mayor del cráneo (LMC): Distancia desde el punto más posterior del cráneo de la región occipital hasta la punta de los incisivos.

Longitud cóndilo incisivo (LCI): Distancia desde el punto más posterior de los cóndilos occipitales hasta la punta de los incisivos.

Ancho postorbital (AP): Anchura menor medida en la constricción de los frontales.

Ancho cigomático (AZ): Anchura mayor (externa) entre los bordes externos de los procesos cigomáticos a la altura de los escamosos.

Ancho de la caja craneal (ACC): Anchura mayor de la parte globular de la caja craneal (no incluye procesos mastoideos).

Ancho mastoideo (AM): Ancho mayor entre los bordes externos de los procesos mastoideos.

Longitud dental maxilar (LMAX): Longitud de la hilera dental maxilar desde la corona anterior del canino hasta la superficie posterior de la corona del último molar.

Longitud de los molares superiores (LMM): Longitud entre la superficie anterior de la corona del primer molar superior y la corona posterior del último molar superior.

Longitud del Paladar (LP): Longitud entre la superficie anterior de la pre maxila y el borde posterior de los palatinos

Ancho entre los molares superiores (MM): Ancho mayor externo entre las coronas de los molares superiores.

Ancho entre los caninos superiores (CC): Ancho mayor externo entre las coronas de los caninos superiores.

Longitud del dentario (Lden): Longitud entre el borde posterior del proceso condilar hasta el borde anterior de la mandíbula sin incluir incisivos.

Distancia Angular-Coronoideo (DAC): Distancia entre el borde posterior del proceso angular y el borde anterior del proceso coronoide.

Hilera dental mandibular (HDI): Longitud entre el borde anterior de la corona del canino y el borde posterior de la corona del último molar.

Apéndice 3. Secuencias y números de acceso secuencias.

		País	Localidad
1	M.hirsuta TK25041 AY380751.1	Trinidad y Tobago	Trinidad: County St. George: 4 miles N Simla Research Center.
2	M.hirsuta NK101614 AY380768.1	Panamá	Veraguas: Cerro Hoya, Rio Portobelo
3	M.hirsuta NK101615 AY380769.1	Panamá	Veraguas: Cerro Hoya, Rio Portobelo
4	M.hirsuta TK16373 AY380772.1	Ecuador	
5	M.hirsuta TK25229 DQ077408.1	Trinidad y Tobago	Trinidad: County Mayaro: 1 mile S, 2 miles W Guayaguayare.
6	M.hirsuta TK82835 DQ077409.1	Guyana Francesa	
7	M.hirsuta TK104677 DQ077410.1	Ecuador	Esmeraldas: E San Lorenzo (toward Lita), Finca San Jose, 144 m, UTM 17 764596E 0117145N
8	M.hirsuta TK135610 DQ077411.1	Ecuador	Esmeraldas: E San Lorenzo (toward Lita), Finca San Jose, 144 m, UTM 17 764596E 0117145N
9	M.hirsuta TK104680 DQ077412.1	Ecuador	Esmeraldas: E San Lorenzo (toward Lita), Finca San Jose, 144 m, UTM 17 764596E 0117145N
10	M.hirsuta TK104660 DQ077413.1	Ecuador	Esmeraldas: S San Lorenzo, La Chiquita Experimental Station, 30 min walk in.
11	M.hirsuta TK104656 DQ077414.1	Ecuador	Esmeraldas: S San Lorenzo, La Chiquita Experimental Station, 30 min walk in.
12	M.hirsuta TK135971 DQ077415.1	Ecuador	Esmeraldas: Mataje, Navy Base.
13	M.hirsuta TK135937 DQ077416.1	Ecuador	Esmeraldas:
14	M16_Mhirsuta	Colombia	Valle del Cauca: Yotoco, Reserva Forestal Bosque de Yotoco
15	M49 M hirsuta	Colombia	Guajira: Maicao
16	M 66 M hirsuta	Colombia	Santander: Puerto Parra
17	M39_Mhirsuta	Colombia	Meta: Cubarral
18	M 73 M hirsuta	Colombia	Amazonas: La Pedrera
19	M 67 M hirsuta	Colombia	Guaviare: San José del Guaviare
20	M.megalotis TK16375 AY380757.1	Guyana	Potaro-Siparuni: 40 km SSW of Kurupukary, Inokrame Reserve, Gorge Camp
21	M.megalotis TK17071 AY380758.1	Suriname	Kayserberg
22	M.megalotis TK17606 AY380759.1	Suriname	Marowijne: Perica
23	M.megalotis TK16376 AY380760.1	Guyana	Potaro-Siparuni: 40 km SSW of Kurupukary, Inokrame Reserve, Gorge Camp
24	M.megalotis TK18785 AY380761.1	Guyana Francesa	Paracou, near Sinnamary
25	M.megalotis TK19047 AY380762.1	Venezuela	Bolivar
26	M.megalotis TK15175 AY380763.1	Venezuela	Guarico: 45 km S Calabozo
27	M.megalotis TK20558 AY380764.1	Mexico	Chiapas: 8.2 miles SE, 2.5 miles E Tonala, Rio Ocuilapa.
28	M.megalotis TK16372 AY380765.1	Panamá	Canal Zone: Gamboa

29	M.megalotis TK104652 AY380766.1	Ecuador	Esmeraldas: S San Lorenzo, La Chiquita Experimental Station, 30 min walk in.
30	M.megalotis TK16369 AY380774.1	Ecuador	
31	M.megalotis TK19040 AY380773.2	Venezuela	Bolivar: 18 km NE El Manteco.
32	M.megalotis TK19407 DQ077421.1	Venezuela	Barinas
33	M.megalotis TK104617 DQ077422.1	Ecuador	Esmeraldas: E San Lorenzo, La Guarapera banana farm and pasture.
34	M.megalotis TK135636 DQ077423.1	Ecuador	Esmeraldas: Terrenos aledanos de la Comuna San Francisco de Bogota
35	M.megalotis TK104663 DQ077424.1	Ecuador	Esmeraldas: S San Lorenzo, La Chiquita Experimental Station, 30 min walk in.
36	M.megalotis TK104664 DQ077425.1	Ecuador	Esmeraldas: S San Lorenzo, La Chiquita Experimental Station, 30 min walk in.
37	M.megalotis TK104517 DQ077426.1	Ecuador	Esmeraldas: S San Lorenzo, La Chiquita Experimental Station, 30 min walk in.
38	M.megalotis TK135244 DQ077427.1	Ecuador	El Oro: Puyango, Bosque Petrificado—Sector Quebrada de los Sabalos
39	M.megalotis TK134837 DQ077428.1	Ecuador	Guayas: Bosque Protector Cerro Blanco
40	M.megalotis TK134960 DQ077429.1	Ecuador	Guayas: Isla Puna
41	M.megalotis FURB-SLA809 DQ903812.1	Brasil	
42	M.megalotis TK 25147 HQ593853.1	Trinidad y Tobago	Tobago
43	M.megalotis HF947304.1	Guyana Francesa	
44	M.megalotis NC022419.1	Guyana Francesa	
45	M.sp. TK82837 DQ077407.1	Perú	Loreto: Rio Galvez, Nuevo San Juan.
46	M.microtis TK16377 AY380755.1	Brasil	Sao Paulo: Caetetus Ecological Station
47	M.microtis TK18782 AY380756.1	Guyana Francesa	Paracou, near Sinnamary
48	M1_Mmatses	Colombia	Mete: Vistahermosa, Vda. Caño Canoas, Caño Canoas
49	M2_Mmegalotis	Colombia	Huila: Garzón, Represa EL Quimbo
50	M 18 M. megalotis	Colombia	Huila: Garzón, Represa EL Quimbo
51	M3_Mmegalotis	Colombia	Casanare: Sabanalarga
52	M4_Mmegalotis	Colombia	ANTIOQUIA: Municipio Liborina, Corregimiento La Honda, Vda. La Sucia, Sector Liborina, Quebrada Canelón Blanco.
53	M5_Mmegalotis	Colombia	Meta: Pto. Lopez
54	M7_Mmegalotis	Colombia	Guaviare: San José del Guaviare
55	M19_Mmicrotis	Colombia	Casanare: Támara
56	M26_Mmegalotis	Colombia	Guaviare: San José del Guaviare
57	M35 Mmegalotis	Colombia	Casanare: Cámeza

58	M37_Mmegalotis	Colombia	Santander: Sabana de Torres
59	M60_Mmegalotis	Colombia	Cesar: Curumaní
60	M 64 M megalotis	Colombia	Huila: Acevedo
61	M 65 M megalotis	Colombia	Huila: Acevedo
62	M 23 M megalotis	Colombia	Casanare: Támara
63	M 36 M megalotis	Colombia	Casanare: Paz de Ariporo
	M 47 M megalotis	Colombia	Santander: El Carmen de Chucurí
64	M.buriri TK 144776 HQ593839.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
65	M.buriri TK 128425 HQ593840.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
66	M.buriri TK 144583 HQ593841.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
67	M.buriri TK 144730 HQ593842.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
68	M.buriri TK 144656 HQ593843.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
69	M.buriri TK 144777 HQ593844.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
70	M.buriri TK 128329 HQ593845.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
71	M.buriri TK 144729 HQ593846.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
72	M.buriri TK 128362 HQ593847.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
73	M.buriri TK 128426 HQ593848.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
74	M.buriri TK 128427 HQ593849.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
75	M.buriri TK 144657 HQ593850.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
76	M.buriri TK 144582 HQ593851.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
77	M.buriri TK 144584 HQ593852.1	San Vicente y las Granadinas	San Vicente
78	M10_Mschmidtorum	Colombia	Meta: San Carlos de Guaroa
79	M17_Mshcmidtorum	Colombia	Magdalena: Santa Marta, PNN Tayrona
80	M11 M schmidtorum	Colombia	Casanare: San Luis de Palenque
81	M.minuta TK16371 AY380752.1	Ecuador	Orellana: 30 km S Pompeya Sur, Parque Nacional Yasuni
82	M.minuta TK134785 DQ077400.1	Ecuador	Guayas: Bosque Protector Cerro Blanco
83	M.minuta TK134860 DQ077401.1	Ecuador	Guayas: Bosque Protector Cerro Blanco
84	M.minuta TK135801 DQ077402.1	Ecuador	Esmeraldas: Terrenos aledanos de la Comuna San Francisco de Bogota

85	M.minuta TK135798 DQ077403.1	Ecuador	Esmeraldas: Terrenos aledanos de la Comuna San Francisco de Bogota
86	M.minuta TK104053 DQ077404.1	Ecuador	Pastaza: Puyo, Finca El Pigual
87	M.minuta TK82836 DQ077405.1	Perú	Loreto:Rio Galvez, Nuevo San Juan
88	M.schmidtorum TK40447 AY380753.1	Perú	
89	M.schmidtorum NK22684 DQ077406.1	Bolivia	Santa Cruz: National Park Noel Kempff Mercado
90	M.homezi TK86643 AY380754.1	Guyana	East Berbice-Corentyne: Dubulay Ranch,
91	M20_Mminuta	Colombia	Casanate: Támara
92	M25_Mminuta	Colombia	Meta: San Martín
93	M27_Mminuta	Colombia	Casanare: San Luis de Palenque
94	M28_Mminuta	Colombia	Casanare: Tamara
95	M32_Mminuta	Colombia	Casanare: San Luis de Palenque
96	M63 M minuta	Colombia	Vichada: Cumaribo
98	M.brosseti KU155162 AY380770.1	Guyana	Potaro-Siparuni: Inokrame Reserve
99	M.brosseti KU155163 AY380771.1	Guyana	Potaro-Siparuni: Inokrame Reserve
100	M.giovanniae TK104673 AY380750.1	Ecuador	Esmeraldas: E San Lorenzo (toward Lita), Finca San Jose
101	M.matses TK82756 DQ077417.1	Perú	Loreto: Rio Galvez, Nuevo San Juan
102	M.matses TK82833 DQ077418.1	Perú	Loreto: Rio Galvez, Nuevo San Juan
103	M.matses TK82834 DQ077419.1	Perú	Loreto: Rio Galvez, Nuevo San Juan
104	M.sp. TK136752 DQ077420.1	Honduras	Colon: Trujillo, Parque Nacional Caprio y Calentua
105	M.yatesi MHNC-M141 KC756211.1	Bolivia	Santa Cruz: Refugio Los Volcanes
106	M.yatesi MHNC-M157 KC756212.1	Bolivia	Chuquisaca: Zurima, 33 km northeast of Sucre
107	M.yatesi CBF6154 KC756213.1	Bolivia	Santa Cruz: Estancia Patuju, 370 km east of Santa Cruz de la Sierra
108	M.sanborni CMNH98915	Brasil	Pernambuco
109	M.sanborni CMNH98913	Brasil	Ceará
110	M.sanborni CMNH98916	Brasil	Pernambuco

Apéndice 4. Análisis de forma con base a las medidas transformadas incluyendo todas las especies.

Figura 1. PCA de las medidas transformadas en el análisis de forma

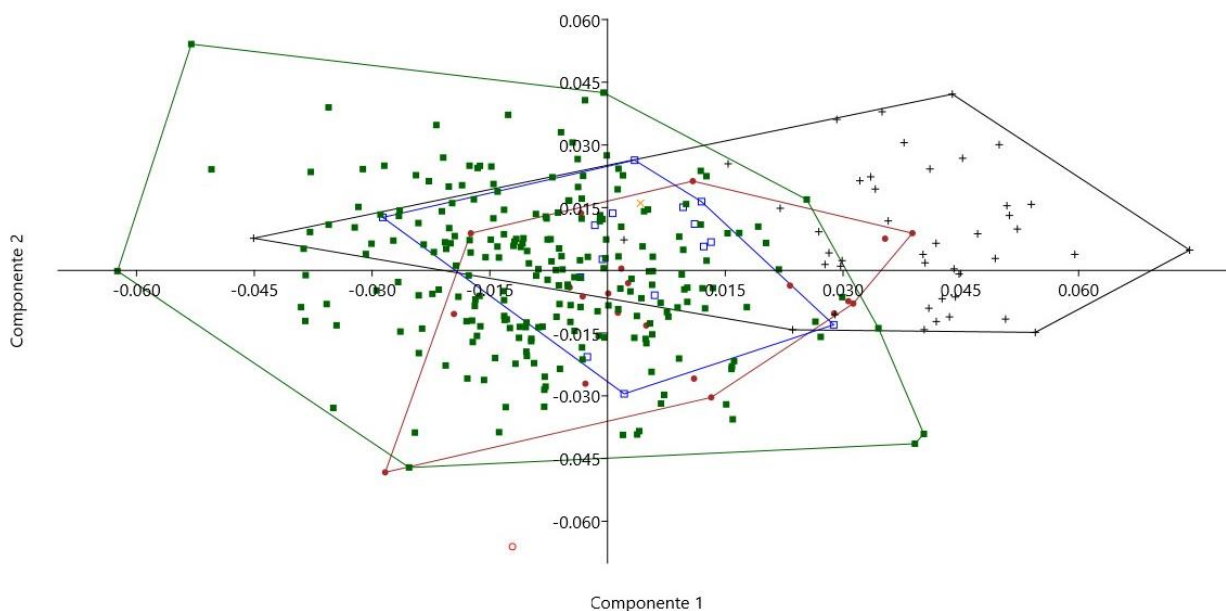


Tabla 1. Cargas de los primeros 5 componentes en el análisis de componentes principales de las medidas transformadas.

	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
LMC	0.11941	0.027432	-0.011661	0.19887	0.076722
LCI	0.15158	-0.016593	-0.011051	0.20294	0.064581
AP	0.70613	0.012852	0.47023	-0.42284	-0.04386
ACC	0.17127	0.061567	-0.16372	0.029892	0.1289
AM	0.3593	0.25606	-0.27538	0.44553	0.37424
LMAX	-0.20741	0.03977	0.2256	0.0029244	-0.041085
LMM	-0.38893	0.30314	0.2259	-0.18701	0.62477
LP	-0.17212	-0.19796	0.39365	0.50338	-0.14528
MM	-0.19296	0.28029	-0.13162	-0.42996	0.025003

CC	0.0095044	0.45353	-0.4286	-0.027304	-0.48955
Lden	-0.062198	-0.099165	0.0041905	0.040559	-0.021125
DAC	-0.19928	-0.010531	0.16894	-0.028113	-0.39056
HDI	-0.029905	-0.70893	-0.43535	-0.25428	0.15791

Apéndice 5. Cargas de las variables de los análisis de componentes principales de los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) de las medidas para los grupos morfológicos para cada especie.

Figura. 4. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. hirsuta*.

	PC 1	PC 2
LMC	0.63114	0.29828
LCI	0.41683	-0.015488
AP	0.021123	0.1958
ACC	0.06902	0.25085
AM	0.15801	0.37643
LMAX	0.26154	-0.084625
LMM	0.11174	-0.053643
LP	0.26411	-0.72113
MM	0.10225	0.29564
CC	0.11809	0.0336
Lden	0.38408	-0.07547
DAC	0.25565	-0.20594
HDI	0.099083	0.03326

Figura. 5. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. megalotis*.

	PC 1	PC 2
LMC	0.51351	0.028747
LCI	0.47512	-0.16138
AP	0.099467	0.10862
ACC	0.12747	0.40235
AM	0.2215	0.5368
LMAX	0.24893	-0.039904
LMM	0.12338	0.024403
LP	0.26981	-0.63629
MM	0.18489	0.29281
CC	0.11065	0.11878
Lden	0.39813	-
		0.0048682
DAC	0.26454	0.0035374

HDI	0.10229	-0.066011
------------	---------	-----------

Figura. 6. Análisis de componentes principales separado por geografía de todos los grupos de *M. megalotis*/ *M. microtis*.

A. Oriente de los Andes (Grupo A, Grupo B y Grupo C).

	PC 1	PC 2
LMC	0.49431	-0.38564
LCI	0.50063	-0.030724
AP	0.072098	-0.358
ACC	0.097258	-0.10868
AM	0.19656	-0.20233
LMAX	0.26834	0.1464
LMM	0.13333	0.25958
LP	0.23766	0.73072
MM	0.1974	0.079599
CC	0.14485	0.053755
Lden	0.40559	-0.044246
DAC	0.26996	0.147
HDI	0.090261	-0.11781

B. Valles de los Ríos Cauca y Magdalena y el Caribe: (Grupo D, Grupo E y Grupo F).

	PC 1	PC 2
LMC	0.5323	0.075372
LCI	0.4921	0.034529
AP	0.11146	0.13606
ACC	0.13938	0.47706
AM	0.22343	0.58062
LMAX	0.23279	-0.13142
LMM	0.11007	-0.12215
LP	0.30166	-0.59296
MM	0.17061	0.056373
CC	0.089246	-0.017676
Lden	0.36311	-0.059301

DAC	0.23601	-0.13814
HDI	0.10386	0.0048392

C. Chocó biogeográfico (Grupo G, Grupo H, Grupo I y Grupo J).

	PC 1	PC 2
LMC	0.50435	0.024329
LCI	0.48156	-0.24584
AP	0.078257	0.085776
ACC	0.14861	0.52441
AM	0.24541	0.41298
LMAX	0.22235	0.043016
LMM	0.15533	0.096997
LP	0.27728	-0.53554
MM	0.20137	0.41006
CC	0.0933	0.098376
Lden	0.39467	-0.087104
DAC	0.24493	-0.046472
HDI	0.099211	-0.020202

Figura 8. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. minuta*.

A. Todos los grupos.

	PC 1	PC 2
LMC	0.521	-0.15857
LCI	0.49417	0.094577
AP	0.0026937	0.58919
ACC	0.12036	-0.21506
AM	0.18313	-0.049645
LMAX	0.19997	0.085346
LMM	0.081452	0.070579
LP	0.27118	0.61612
MM	0.14685	-0.23621
CC	0.13625	-0.22959
Lden	0.42944	-0.054562
DAC	0.24738	0.052102

HDI	0.17442	-0.25293
------------	---------	----------

B. Análisis excluyendo el grupo de Patía.

	PC 1	PC 2
LMC	0.4913	-0.2259
LCI	0.49095	-0.19099
AP	0.060064	0.2293
ACC	0.10434	0.52729
AM	0.17128	0.63107
LMAX	0.23448	-0.14824
LMM	0.10206	-0.030687
LP	0.38815	-0.051317
MM	0.10323	0.34535
CC	0.084527	0.15584
Lden	0.38812	0.034097
DAC	0.2826	0.047422
HDI	0.096984	0.10541

Figura 9. Análisis de componentes principales para todos los grupos de *M. schmidtorum*.

	PC 1	PC 2
LMC	0.51969	-0.23187
LCI	0.50234	-0.13925
AP	0.10812	-0.029545
ACC	0.062881	-0.49031
AM	0.2354	-
		0.0077439
LMAX	0.16396	0.024523
LMM	0.079996	0.29275
LP	0.3173	-0.38924
MM	0.15269	0.23
CC	0.09196	0.061185
Lden	0.41438	0.42746
DAC	0.18703	0.12533
HDI	0.18466	0.43889

Apéndice 6. Media de las distancias genéticas en el gen Citocromo B medidas a través del parámetro Kimura-2 entre 24 grupos de especies basados en la versión diagnosticable del concepto filogenético de especie de *Micronycteris*,

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
1. schmidtorum nodo 24	0.1																							
2. schmidtorum nodo 23	2.4	NA																						
3. broseti	11.1	11.6	0.1																					
4. sanborni	14.2	14.9	13.1	NA																				
5. yatesi	13.7	13.5	12.7	5.4	0.1																			
6. minuta nodo 5	16.7	16.1	14.3	6.6	8.1	2.2																		
7. minuta nodo 6	15.3	15.6	13.3	6.2	8.1	6.8	4.01																	
8. giovanniae	10.2	11.5	10.8	11.8	13.1	14.0	13.7	NA																
9. sp.	9.7	10.6	12.4	13.0	12.4	14.6	13.9	6.9	NA															
10. matses nodo 33	9.9	10.6	9.4	12.2	12.5	13.4	13.1	5.6	6.2	0.01														
11. megalotis nodo 35	11.0	12.3	10.3	14.1	13.9	14.2	14.5	7.6	8.7	5.7	3.9													
12. megalotis nodo 41	10.0	11.2	10.4	14.1	14.2	14.6	14.4	7.4	7.4	4.8	6.4	2.4												
13. buriri nodo 50	10.2	11.7	9.7	13.3	13.4	13.5	13.3	7.5	7.3	4.7	6.2	4.4	0.3											
14. megalotis nodo 46	9.8	11.1	9.4	12.7	13.1	14.2	13.7	6.6	6.4	4.1	6.0	3.7	2.6	0.6										
15. megalotis nodo 45	10.3	11.5	9.9	12.5	13.2	14.0	13.7	7.0	6.7	4.3	6.2	4.0	3.0	1.4	0.4									
16. megalotis nodo 32	10.0	10.9	10.0	12.5	12.7	13.5	12.9	6.1	6.2	2.9	5.5	5.2	5.6	4.6	5.0	1.7								
17. megalotis nodo 49	9.8	11.2	10.3	14.3	14.2	14.2	13.9	6.4	6.5	4.3	5.6	5.1	4.4	4.2	4.6	4.3	1.1							
18. megalotis nodo 48	10.2	11.7	9.8	13.5	13.5	14.3	13.8	7.0	7.7	5.1	6.3	4.4	2.1	2.9	3.1	5.8	4.6	NA						
19. hirsuta nodo 13	12.6	14.1	12.5	16.3	15.5	14.4	15.9	11.2	11.7	10.3	11.2	12.0	11.4	10.9	11.2	9.8	10.2	11.6	1.9					
20. hirsuta nodo 15	12.1	12.9	12.4	16.6	15.7	15.6	15.2	10.8	11.9	10.0	12.2	11.8	12.3	10.9	11.1	9.7	11.0	12.2	8.3	NA				
21. hirsuta nodo 16	12.7	13.3	14.3	17.3	16.3	15.5	16.0	11.6	12.4	10.3	12.4	11.9	12.2	11.3	11.6	10.0	11.6	12.3	9.5	1.9	1.6			
22. hirsuta nodo 17	12.1	13.5	12.6	15.1	14.3	14.7	14.0	10.8	10.7	9.3	12.1	10.4	10.9	9.3	9.8	8.9	10.1	11.2	8.7	3.1	3.7	0.2		
23. hirsuta nodo 19	11.9	12.7	13.1	16.0	15.8	15.7	15.3	10.6	11.7	9.9	12.2	11.8	12.5	11.0	11.3	9.5	10.9	12.4	8.1	1.0	2.1	3.2	0.0	
24. hirsuta nodo 18	12.4	13.2	12.5	15.5	14.9	14.2	14.3	11.1	11.1	9.3	11.9	11.6	11.9	10.8	10.8	8.9	10.2	12.1	8.7	2.0	2.6	2.7	2.2	0.1

Apéndice 7. Media de las distancias genéticas en el gen Citocromo B medidas a través del parámetro Kimura-2 entre 15 grupos de especies basados en grupos basados en el concepto genético de especie de *Micronycteris* (con al rederor del 5% de divergencia).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. schmidtorum	18.86														
2. broseti	11.4	0.14													
3. sanborni	14.7	13.1	NA												
4. yatesi	13.6	12.7	5.4	0.70											
5 minuta nodo 5	16.3	14.3	6.6	8.1	2.18										
6. minuta nodo 6	15.5	13.3	6.2	8.1	6.8	4.06									
7. giovanniae	11.0	10.8	11.8	13.1	14.0	13.7	NA								
8. sp.	10.3	12.4	13.0	12.4	14.6	13.9	6.9	NA							
9. megalotis nodo 31	10.5	9.8	12.4	12.6	13.5	13.0	6.0	6.2	2.15						
10. megalotis nodo 35	11.9	10.3	14.1	13.9	14.2	14.5	7.6	8.7	5.5	3.91					
11. megalotis nodo 41	10.8	10.4	14.1	14.2	14.6	14.4	7.4	7.4	5.1	6.4	2.42				
12. megalotis nodo 43	11.1	9.7	13.0	13.3	13.8	13.5	7.2	7.0	5.0	6.2	4.2	1.81			
13. megalotis nodo 49	10.8	10.3	14.3	14.2	14.2	13.9	6.4	6.5	4.3	5.6	5.1	4.4	1.10		
14. hirsuta nodo 13	13.6	12.5	16.3	15.5	14.4	15.9	11.2	11.7	9.9	11.2	12.0	11.3	10.2	1.94	
15. hirsuta nodo 14	12.9	12.8	15.8	15.1	14.8	14.7	11.0	11.3	9.3	12.1	11.4	11.3	10.5	8.7	1.97

3. Discusión final

Hipótesis de las posibles causas de la variabilidad genética y morfológica

Como se ha expresado previamente, los estudios en sistemática molecular en *Micronycteris* han encontrado que las especies presentan una distribución geográfica y altitudinal amplia desde México a Argentina incluyendo las islas del Caribe y desde los 0 hasta más de los 3000 metros (Larsen et al 2011; Siles et al. 2013). A lo largo de su distribución presentan una alta diversidad genética intraespecífica (Clare 2011; capítulo 1), lo cual podría corresponder a una estructura geográfica de los linajes (capítulo 1).

Las características biológicas de estas especies como su gran amplitud de hábitat encontrándose en ecosistemas tanto secos como húmedos, la poca preferencia de uso de espacios abiertos, su alta fidelidad a sus sitios de refugio y sus pequeños tamaños familiares (Emmons 1997, Albrecht et al. 2007) podrían afectar la variabilidad genética encontrada como se plantea en el capítulo 1.

Se plantea que en otros murciélagos dentro de la misma subfamilia que *Micronycteris* (Phyllostominae sensu Wetterer et al. 2000 y Simmons 2005) presentan patrones fuertes de diferenciación geográfica comparados con otros murciélagos neotropicales de la misma

familia(Silva et al. 2013). Y a escala de familia se ha asociado que las estructuras filogeográficas de las poblaciones (correspondencia entre haplotipos mitocondriales y distribución geográfica) a factores como la estructura de las colonias, los hábitos de forrajeo, la fidelidad a los refugios y patrones de dispersión (Ditchfield 2000, Silva et al. 2014 y citas en ella).

A escala evolutiva se han planteado varias hipótesis para describir los procesos que llevaron a la diversificación de las especies del neotrópico y la diferenciación geográfica de las mismas, entre ellas factores como la alopatría de las áreas por ríos (Wallace 1852), la teoría de refugios del pleistoceno (Haffer 1969), la densidad del dosel (Cowling et al. 2001); la perturbación vicariante (Colinvaux 1989), la hipótesis del museo (Fjelda et al 1999) entre otras. De ellas, la teoría de refugios relacionada con los procesos ocurridos durante los ciclos de glaciación que provocaron contracciones y posteriores extensiones de las áreas de bosque pudieron crear poblaciones alopátricas que con el paso del tiempo generaron cambios intraespecíficos hasta especiar. Estos patrones de alopatría a escala de poblaciones parecen ser corroborados en varias especies de murciélagos neotropicales en especial para la Mata Atlántica como el caso de *Desmodus rotundus* (Martins et al. 2009), *Lonchorhina aurita* (Lopes y Ditchfield 2009) y *Artibeus obscurus* (Silva et al. 2014).

Debido a sus características biológicas las especies del género *Micronycteris* de amplia distribución y una alta preferencia por hábitats boscosos los hacen modelos donde estos procesos de fragmentación de las áreas pudieron haber ocurrido (Martins et al. 2009).

Una exploración de los haplotipos del gen Citocromo B con las mismas secuencias usadas en la sistemática del género en el capítulo 1 muestran que para especies como *M. hirsuta*,

M. minuta y *M. megalotis* (No se incluyeron *M. schmidtorum* y *M. brosetti* debido a la poca cantidad de muestras) existe una correspondencia entre los haplotipos y la geografía (figura 1, 2 y 3). La evidencia de los pocos puntos de distribución por haplotipo muestra que las áreas donde se distribuyen estos haplotipos están fuertemente fragmentadas y con una reducida simpatria.

Dataciones de la diversificación del grupo a través de análisis de reloj molecular relajado realizadas por Larsen y colaboradores (2011) muestran que el género tuvo una diversificación de las poblaciones en los últimos tres millones de años, particularmente durante los últimos dos millones de años. Estas fechas son acordes con los procesos de glaciación que transcurrieron durante los procesos de cambio climático asociados al pleistoceno y los cuales estuvieron asociados a procesos de cambio en la parte norte de Sur América (Hernandez-Camacho et al. 1992). Según la teoría de los refugios del pleistoceno (Haffer 1969) durante este periodo de glaciaciones hubo procesos de extensión y reducción de la parte boscosa, que provocaron que las extensiones de estas áreas se vieran drásticamente reducidas a “refugios”, los cuales a una escala evolutiva explican la diversificación de especies de aves Amazónicas (Haffer 1969). Bajo este panorama, históricamente las poblaciones de *Micronycteris* debido a sus condiciones biológicas pudieron quedar aislados en dichos refugios y formar poblaciones alopátricas que acumularon cambios genéticos y morfológicos que con el paso del tiempo fueron fijados en dichas poblaciones. Actualmente la extensión de los bosques en el último interglaciario pudieron provocar que dichas poblaciones se encontraran de nuevo y debido a que los cambios adquiridos durante el tiempo de aislamiento no fueron suficientes para formar

especies nuevas, se encuentra intromisión entre ellas formando poblaciones simpátricas con particularidades genéticas y morfológicas.

La aplicación de nueva evidencia en número de individuos, como de nuevos marcadores moleculares, pueden ayudar a resolver dicho escenario evolutivo de las poblaciones, particularmente puede que cambios genéticos de las poblaciones correspondan a cambios morfológicos mediados por el hábitat lo cual puede ser evaluado a través de la utilización de métodos comparativos, sin embargo, nuestros datos recolectados aún son insuficientes para contestar dichas hipótesis.

Figura 1. Distribución geográfica de los haplotipos de y diagrama de la red de haplotipos para *Micronycteris megalotis*.

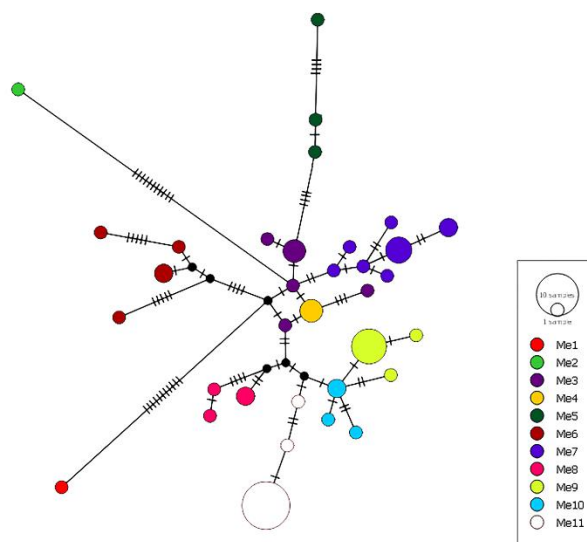
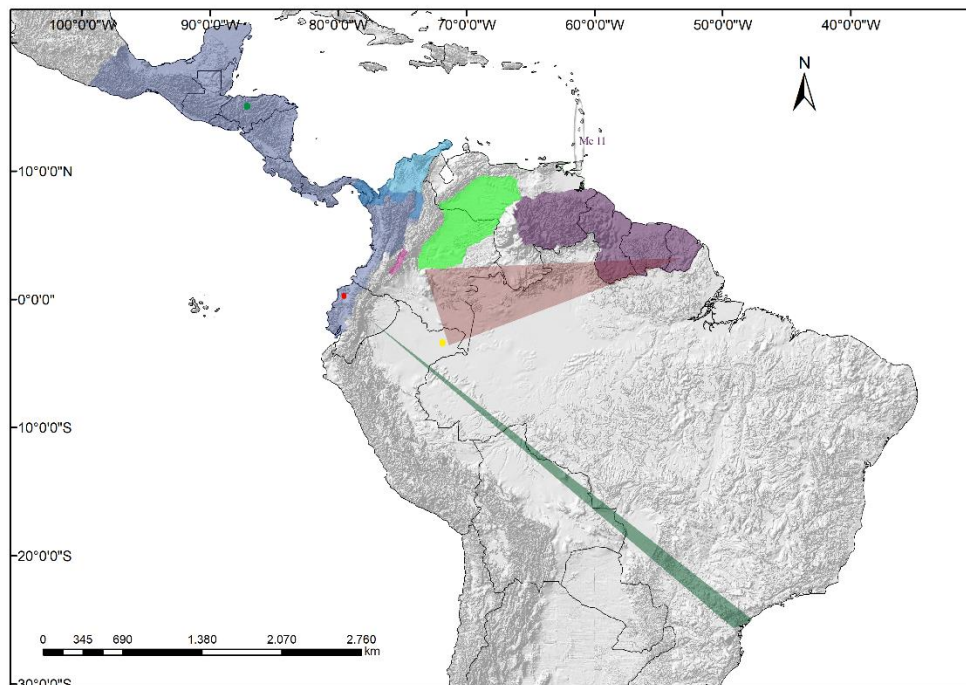


Figura 2. Distribución geográfica de los haplotipos de y diagrama de la red de haplotipos para *Micronycteris minuta*.

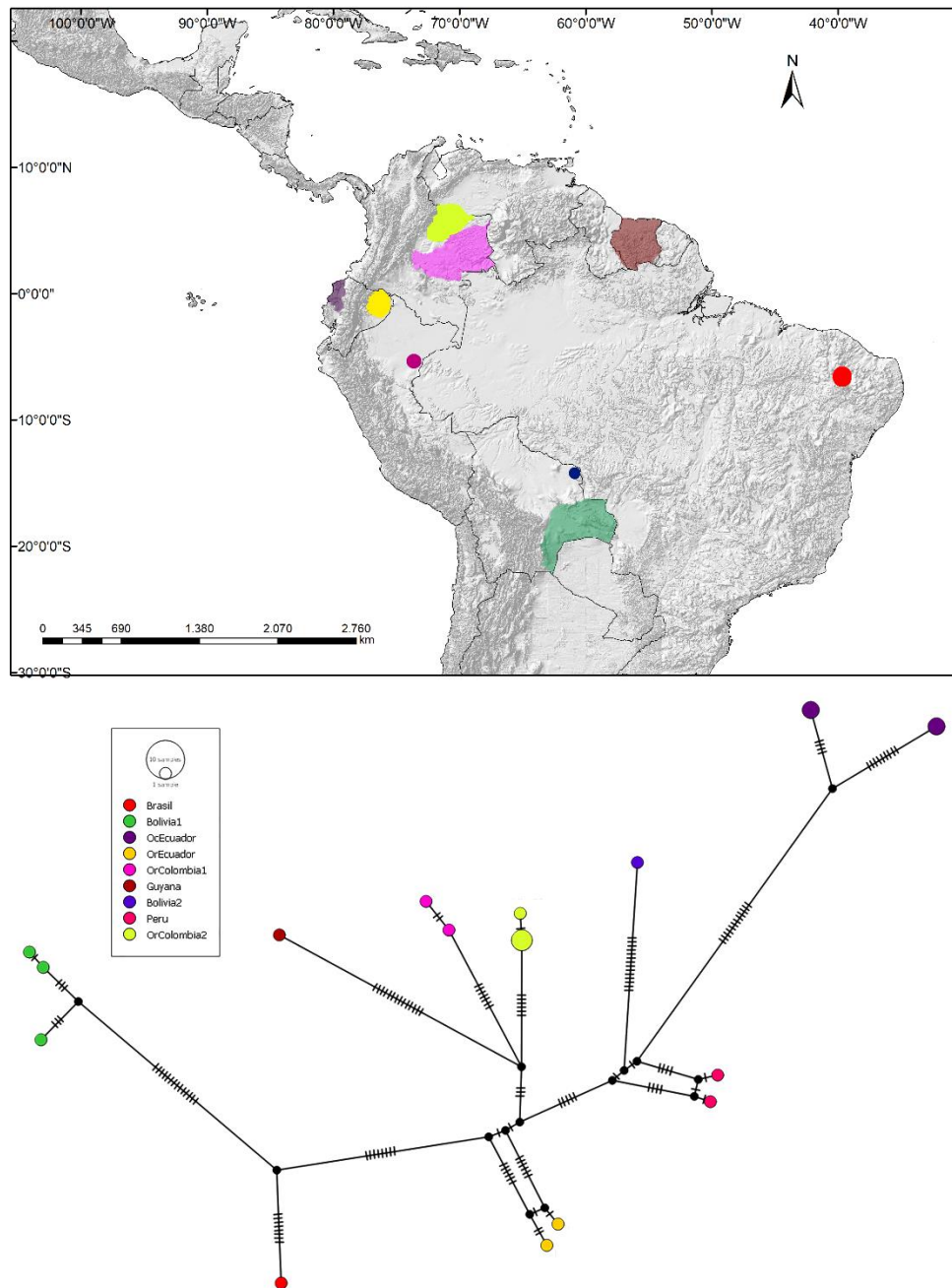
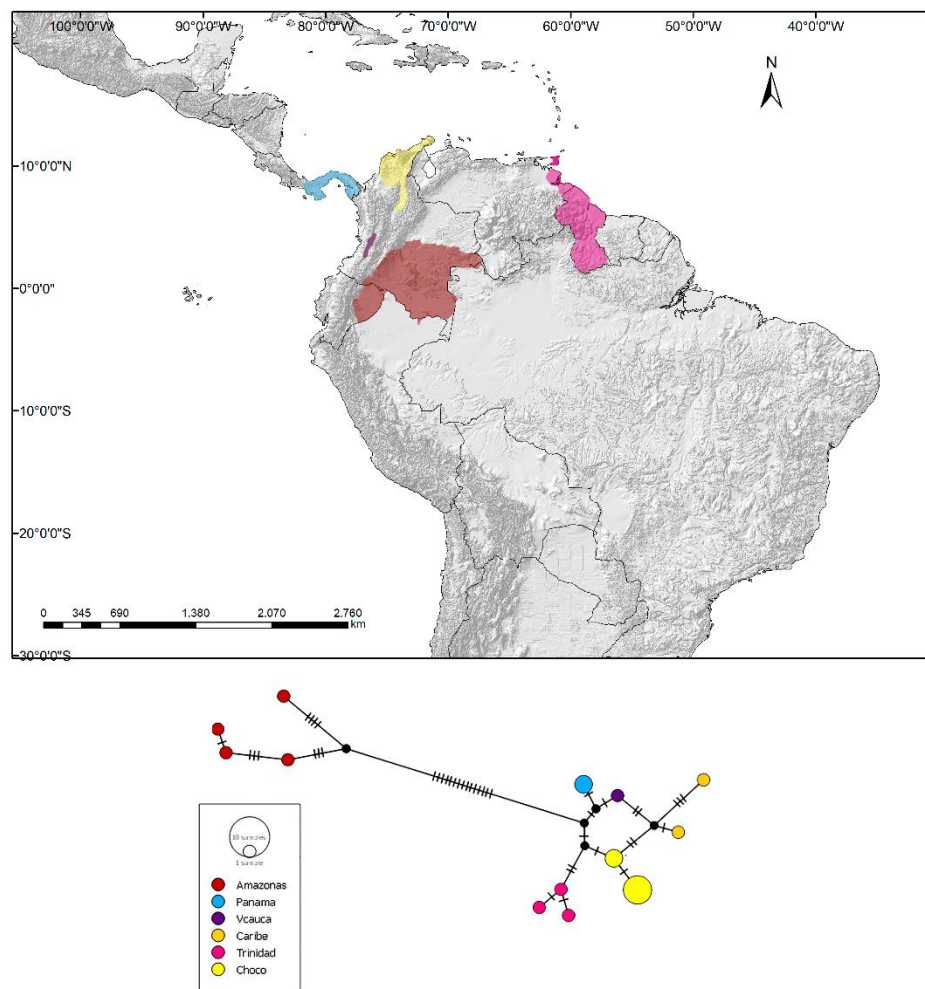


Figura 3. Distribución geográfica de los haplotipos de y diagrama de la red de haplotipos para *Micronycteris hirsuta*.



4. Conclusiones

4.1 Conclusiones

Los murciélagos del género *Micronycteris* presentan una alta variación genética y morfológica que ha complicado su taxonomía. En este estudio se soportan solamente cuatro especies para Colombia: *M. hirsuta*, *M. schmidtorum*, *M. megalotis* y *M. minuta*. A su vez se respalda *M. brosseti* como especie válida, obteniendo un total de cinco especies dentro del género. Hipotetizamos que esta alta variación puede ser explicado por la estructura social de cada especie y aspectos de historia natural como la fidelidad de refugio, alto sedentarismo y ámbitos de hogar relativamente pequeños.

5. Bibliografía

Albrecht L., C. F. J. Meyer, y E. V. Kalko. 2007. Differential mobility in two small phyllostomid bats, *Artibeus watsoni* and *Micronycteris microtis*, in a fragmented neotropical landscape. *Acta Theriologica* 52: 141-149.

Andersen K. 1906. On the bats of the genera *Micronycteris* and *Glyphonycteris*. *Annals and Magazine of Natural History* 18:50-65.

Baker R.J., S.R. Hoffer, C.A. Porter, y R.A. Van Den Bussche. 2003. Diversification among New World Leaf-Nosed Bats: An Evolutionary Hypothesis and Classification Inferred from Digenomic Congruence of DNA sequence. *Occasional Papers of Museum of Texas Tech University* 230:1-32.

Clare E.L. 2011. Cryptic Species? Patterns of Maternal and Paternal Gene Flow in Eight Neotropical Bats. *PLoS ONE* 6:1-13.

Colinvaux P. A. 1989. The past and the future Amazon. *Scientific American* 101-108.

Cortes-Ortiz L.E., Bermingham, C. Rico, E. Rodríguez-Luna, I. Sampaio, y M. Ruiz-García. 2003. Molecular Systematics and Biogeography of Neotropical Monkey Genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:64-81.

Cowling S. A., Maslin M. A., y Sykes M. T. 2001. Paleovegetation simulations of lowland Amazonia and implications for Neotropical allopatry and speciation. *Quaternary Research* 55: 140-149.

Cracraft J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1:159-187.

de Queiroz K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. Pp.

57-75 en *Endless forms: Species and speciation* (Howard, D. J., y S. H. Berlocher, eds.). Oxford University Press. New York, EE.UU.

Ditchfield A. D. 2000. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intraspecific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. *Molecular Ecology* 9:1307–1318.

Emmons L. H. 1999. *Neotropical Rainforest Mammals, A field Guide*. The University of Chicago Press, Chicago. 307pp.

Feijó A., P.A. Da Rocha, S.F. Ferrari. 2015. How do we Identify *Micronycteris (Schizonycteris) sanborni* Simmons 1996 (Chiroptera, Phyllostomidae) reliably and where we can find this species in Brazil? *Papéis Avulsos de Zoologia* 55:269-280.

Fjeldsa, J., Lambin, E., y Mertens, B. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distribution and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22:63-78.

Fonseca R. M., S. R. Hooper, C. A. Porter, C. A. Cline, D. A. Parish, F. G. Hoffmann, y R. J. Baker. 2007. Morphological and molecular variation within little Big-eared bats of the genus *Micronycteris* (Phyllostomidae: Micronycterinae) from San Lorenzo, Ecuador. Pp. 721-746 in Kelt, D. A., E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo, and J. L. Patton (eds.). *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Publications in Zoology 134:1-981.

Hernández-Camacho J.I., A.H Guerra, R.O. Quijano and T. Walschburger. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. En: (G Halffter, ed.) *La diversidad biológica de Iberoamérica Acta Zool. Mex. México*. pp. 105–151.

Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.

Hooper, S.R., S. Solari., P.A. Larsen., R.D. Bradley., y R.J. Baker. 2008. Phylogenetics of the Fruit-Eating Bats (Phyllostomidae: Artibeina) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* 277:1-15.

Larsen P.A., S.R. Hoffer, M.C. Bozeman, S.C. Pedersen, H.H. Genoways, C.J. Phillips, D.E. Pumo, y R.J. Baker. 2007. Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus*

jamaicensis complex base on cytochrome-b DNA sequences. Journal of Mammalogy 88:712-727.

Larsen P. A., L. Siles, S. C. Pedersen y G.G. Kwiecinski. 2011. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Saint Vincent, Lesser Antilles. Mammalian Biology 76: 687–700.

Larsen P.A., M.R. Marchán-Rivadeneira, y R.J. Baker. 2010. Taxonomic status of Andersen's fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis aequatoris*) and revised classification of *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). Zootaxa 2648:45-60.

Lim B.K., y V. Tavares. 2012. Review of species richness and biogeography of bats (Chiroptera) from the guiana subregión of South America with comments on conservation. Ecotropica 18:105-118.

Lopes S. R., y A. D. Ditchfield. 2009. Phylogeography of *Lonchorhina aurita* (Phyllostomidae) from coastal Brazilian Atlantic forest. Chiroptera Neotropical 15: 450-455.

Mantilla-Meluk H., y A.M. Jiménez-Ortega 2006. Estado de Conservación y Algunas Consideraciones Biogeográficas Sobre la Quiróptero-fauna del Chocó Biogeográfico Colombiano. Revista Institucional. Universidad Tecnológica del Chocó D.L.C. 25:10-17.

Mantilla-Meluk H., A.M. Jiménez-Ortega y R.J. Baker. 2009. Phyllostomid bats of Colombia: Annotated Checklist, distribution and biogeography. Special Publications of Museum of Texas Tech University 56:1-37.

Mantilla-Meluk H., y O. Montenegro. 2016. A new species of *Lonchorhina* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Chiribiquete, Colombian Guyana. Revista de Biodiversidad Neotropical 6:171-187.

Martins F. M., A. R Templeton, A. C. O. Pavan, B. C. Kohlbach y J. S. Morgante. 2009. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): Marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. BMC Evolutionary Biology, 9:1471-2148.

- Martins Moras L., A. Milagres e Gomes, y V. da Cunha Tavares. 2014. Distribution and taxonomy of the common big-eared bat *Micronycteris microtis* (Chiroptera: Phyllostomidae) in South America. *Mammalia* 79:439-447.
- Molinari J., X.E. Bustos, S.F. Burneo, M.A. CAMACHO, S.A. MORENO, y G. Fermína. 2017. New polytypic species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae), from the Andean and coastal mountain systems of Venezuela and Colombia. *Zootaxa* 4243:75-96.
- Ochoa J.G., y J.H. Sánchez. 2005. Taxonomic status of *Micronycteris homezi* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mammalia* 69:323-335.
- Patterson B.D. 2000. Patterns and trends in the Discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distribution* 6:145-151.
- Patterson B., S. Solari y P. Velazco. 2012. The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals. Pp.351-378 en: Patterson B. y Costa L. Bones (eds.), *Clones and Biomes*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Porter C. A., S. R. Hoofer, C. A. Cline, F. G. Hoffmann, y R. J. Baker. 2007. Molecular phylogenetics of the phyllostomid bat genus *Micronycteris* with descriptions of two new subgenera. *Journal of Mammalogy* 88:1205–1215.
- Reeder D.M., K.H. Helgen y D.E. Wilson. 2007. Global trends and biases in new mammal species discoveries. *Occasional papers of Musum of Texas Tech University* 269:1-35.
- Rodríguez-Posada y Sánchez-Palomino 2009. Taxonomía del género *Phyllostomus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Colombia. *Mastozoología Neotropical* 16:153-168.
- Sanborn C.C. 1949. Bats of the genus *Micronycteris* and its Subgenera. *Fieldiana Zoology* 31:215-233.
- Siles L., D. M. Brooks, H. Aranibar, T. Tarifa, R. J. Vargas M., J. M. Rojas, y R. J. Baker. 2013. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Bolivia. *Journal of Mammalogy* 94: 881–896.
- Silva F. W. A, Nascimento B. B., Rodrigues-Antunes S., Gonçalves A. F. A., Ferreira S.A. G., Silva-Junior J. S., Marques-Aguiar S. A. y Harada M. L. 2014. Phylogeography of the

Dark Fruit-Eating Bat *Artibeus obscurus* in the Brazilian Amazon. *Journal of Heredity*, 105:48–59.

Simmons. N.B. 1996. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Northeastern Brazil, with Comments on Phylogenetic Relationships. *American Museum Novitates* 3158:1-34.

Simmons N.B. y R.S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana, a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1, Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237:1-219.

Simmons N. B., R. S. Voss, y D. W. Fleck. 2002. A New Amazonian Species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) with Notes on the Roosting Behavior of Sympatric Congeners. *American Museum Novitates* 3358: 1-14.

Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529 En: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*, Third Edition, Volume 1 (D. E. Wilson and D. M Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press.

Solari S, S.R. Hooper, P.A. Larsen, A.D. Brown, R.J. Bull, J.A. Guerrero, J. Ortega, J.P. Carrera, R.D. Bradley, y R.J. Baker. Operational Criteria for Genetically Defined Species: Analysis of the Diversification of the Small Fruit-Eating Bats, *Dermanura* (Phyllostomidae: Stenodermatinae). *Acta Chiropterologica* 11:279-288.

Solari S., Y. Muñoz-Saba J. V. Rodríguez-Mahecha T. R. Defler, H. E. Ramírez-Chaves y F. Trujillo. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20: 301–365.

Solari S., y V. Martínez-Arias. 2014. Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera). *Therya* 5:167-196.

Tavares V., A.L. Gardner, H.E. Ramírez-Chaves, y P.M. Velazco. 2014. Systematics of *Vampyressa melisa* Thomas, 1926 (Chiroptera:Phyllostomidae), with description of two new species of *Vampyressa*. *American Museum Novitates* 3813: 1-27.

Velazco P.M. 2005. Morphological phylogeny of the bats Genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana Zoology* 105:1-53.

Velazco P.M. y N. Simmons. 2011. Systematic and taxonomy of the Great Striped Bats of the genus *Vampyrodes* Thomas, 1900 (Chiroptera: Phyllostomidae). American Museum Novitates 3710:1-35.

Velazco P.M., A.L. Gardner y B.D. Patterson. 2010. Systematic of the *Platyrrhinus helleri* complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with the description of two new species. Zoological journal of the Linnean Society 159:785-812.

Velazco P.M. y B.K. Lim. 2014. A new species of broad-nosed bat *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Guiana Shield. Zootaxa 3796:175-193.

Velazco P.M. y B.D. Patterson. 2013. Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 49:749-759.

Velazco P.M. y B.D. Patterson. 2013. Diversification of the Yellow-shouldered bats, Genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), in the New World tropics. Molecular Phylogenetics and Evolution 68: 683-698.

Wallace A. R., 1852. On the monkeys of the Amazon. Proceedings of the Zoological Society of London 20: 107-110.

Wetterer A.L., M.V. Rockman, y N.B. Simmons. 2000. Phylogeny of Phyllostomid Bats (Mammalia: Chiroptera): Data from diverse Morphological Systems, Sex Chromosomes, And Restriction Sites. Bulletin of the American Museum of Natural History 248: 1-200.

Webster D. 1993. Systematics and evolution of bats of genus *Glossophaga*. Special publications of Museum of Texas Tech University. 184 pp.

Voss R.S., y L.H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforest: a preliminary assessment. Bulletin of the American Museum of Natural History 230:1-115.

Voss, R.S., and S.A. Jansa. 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History 322: 1–177