

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Caracterización morfológica y morfométrica del Murciélago de orejas redondas
de cabeza rayada *Tonatia saurophila* (Phyllostomidae: Chiroptera)**

**Disertación previa a la obtención del título de
Licenciado en Ciencias Biológicas**

MATEO FELIPE BASANTES GARCÉS

Quito, 2018

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Mateo Felipe Basantes Garcés ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

María Alejandra Camacho, M.Sc.

Directora de la Disertación

Quito, 27 de julio de 2018

*A mi madre,
por enseñarme a volar tan alto como mis sueños.*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco cordialmente a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por financiar este proyecto de investigación.

A María Alejandra Camacho por su valiosa orientación y por demostrarme que el respeto, el cariño y la pasión son los pilares de un buen trabajo.

A Santiago Burneo, Jaime Fernández y Julio Sánchez por su apoyo incondicional y su contribución valiosa para la realización de este estudio.

A Natalia Cortés, Bruce Patterson (Field Museum of Natural History), Miguel Rodríguez Posada (Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia) y Paúl Velazco (American Museum of Natural History) por su importante colaboración al compartir los datos de los especímenes.

A todos los miembros de la Sección de Mamíferos del Museo de Zoología de la PUCE, especialmente a Andrea Caicedo, Melinda Hofmann y Verónica Leiva, por su formidable ayuda en todas las etapas de esta investigación.

A mis amigos de la universidad, especialmente a Carla Rodríguez, Daniela Valencia, Heisel Ricaurte y Andrés Sanguano, por las experiencias, las aventuras, las tristezas y las alegrías, y a Eugenia y Mateo por ser parte de mi vida.

Un agradecimiento especial a mis abuelos, Magdalena y José, y a mi madre, Fernanda, que me enseñaron a luchar por mis sueños con tenacidad, perseverancia y alegría.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	RESUMEN.....	1
2.	<i>ABSTRACT</i>	2
3.	INTRODUCCIÓN.....	3
3.1.	ÁREA DE ESTUDIO.....	4
3.2.	TAXONOMÍA DEL GRUPO.....	5
3.3.	TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA COMPLEJA EN FILOSTÓMIDOS	6
3.4.	EFECTO DE LOS ANDES EN LA ESPECIACIÓN DE LOS GRUPOS	8
3.5.	MORFOLOGÍA.....	9
3.6.	FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN.....	12
3.6.1.	PROBLEMA.....	12
3.6.2.	JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN	13
3.6.3.	PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	14
3.7.	OBJETIVOS	15
3.7.1.	OBJETIVO GENERAL.....	15
3.7.2.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
4.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
4.1.	OBTENCIÓN Y REVISIÓN DE ESPECÍMENES.....	16
4.1.1.	REVISIÓN MUSEOLÓGICA.....	16
4.1.2.	ÁREAS DE RECOLECCIÓN EN ECUADOR	17
4.2.	OBTENCIÓN DE DATOS MORFOMÉTRICOS	18
4.2.1.	IDENTIFICACIÓN Y VALIDACIÓN TAXONÓMICA.....	18
4.2.2.	CATEGORÍAS DE EDAD	18
4.2.3.	DATOS MORFOMÉTRICOS.....	19
4.3.	ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ESTADÍSTICOS.....	23
4.3.1.	ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS Y VALORES ATÍPICOS.....	23

4.3.2.	MATRIZ DE CORRELACIONES	23
4.3.3.	TRANSFORMACIÓN DE DATOS	24
4.3.4.	ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES	24
4.3.5.	ANÁLISIS DE FUNCIÓN DISCRIMINANTE	26
4.3.6.	ESTIMACIÓN DE DATOS FALTANTES	27
4.4.	DESCRIPCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS	28
5.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	29
5.1.	REVISIÓN DE ESPECÍMENES	29
5.2.	ANÁLISIS DESCRIPTIVO DE LAS VARIABLES	29
5.3.	ANÁLISIS DE LA MATRIZ DE CORRELACIONES	30
5.4.	ANÁLISIS COMPARATIVO ENTRE AGRUPACIONES.....	31
5.4.1.	DIMORFISMO SEXUAL	31
5.4.2.	POBLACIONES OCCIDENTALES VERSUS ORIENTALES.....	33
5.4.2.1.	INFLUENCIA BIOGEOGRÁFICA	35
5.4.2.2.	RASGOS FUNCIONALES.....	38
5.4.2.3.	EJEMPLARES ATÍPICOS	39
5.5.	ANÁLISIS DISCRIMINANTE ENTRE AGRUPACIONES.....	41
5.6.	DESCRIPCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS	44
5.7.	CORRELACIÓN ENTRE MORFOMETRÍA Y EVIDENCIA MOLECULAR ...	45
6.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	47
7.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
8.	FIGURAS.....	62
9.	TABLAS	81
10.	ANEXOS	91

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diferencias en el ancho de la constricción postorbital entre <i>Tonatia saurophila</i> y <i>Lophostoma occidentale</i>	62
Figura 2. Distribución geográfica de <i>Tonatia saurophila</i> y localidades de los ejemplares analizados.....	63
Figura 3. Localidades muestreadas	64
Figura 4. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación occidental..	65
Figura 5. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación oriental	66
Figura 6. Determinación de dimorfismo sexual dentro de <i>Tonatia saurophila</i>	67
Figura 7. Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas	68
Figura 8. Variación explicada del Componente Principal 1 del Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas.....	69
Figura 9. Variación explicada del Componente Principal 2 del Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas.....	70
Figura 10. Variación explicada del Componente Principal 1 del Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas.....	71
Figura 11. Variación explicada del Componente Principal 2 del Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas.....	72
Figura 12. Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas.....	73
Figura 13. Prueba de Tukey	74
Figura 14. Análisis de Función Discriminante de seis agrupaciones morfométricas .	75

Figura 15. Diferencias del borde posterior de la caja craneana entre poblaciones occidentales y orientales de <i>Tonatia saurophila</i>	76
Figura 16. Diferencias del cóndilo mandibular entre poblaciones occidentales y orientales de <i>Tonatia saurophila</i>	77
Figura 17. Diferencias de la separación del canino con el primer premolar entre poblaciones occidentales y orientales de <i>Tonatia saurophila</i>	78
Figura 18. Diferencias del proceso clinoides entre poblaciones occidentales y orientales de <i>Tonatia saurophila</i>	79
Figura 19. Diferencias en el pelaje entre poblaciones occidentales y orientales de <i>Tonatia saurophila</i>	80

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de las variables	81
Tabla 2. Análisis de la matriz de correlaciones	83
Tabla 3. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación occidental ...	84
Tabla 4. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación oriental	85
Tabla 5. Determinación de dimorfismo sexual dentro de <i>Tonatia saurophila</i>	86
Tabla 6. Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas	87
Tabla 7. Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas	88
Tabla 8. Prueba de Tukey	89
Tabla 9. Clasificación en porcentaje del Análisis de Función Discriminante	89
Tabla 10. Análisis de Función Discriminante de seis agrupaciones morfométricas ..	90

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Medidas cráneo-dentales utilizadas en este estudio.....	91
Anexo 2. Información general de los ejemplares utilizados en esta investigación	92

1. RESUMEN

Los murciélagos presentan una de las radiaciones evolutivas más extensas de todos los mamíferos. Esto ha dificultado la resolución de las relaciones filogenéticas de algunas especies, especialmente, dentro de la segunda familia más diversa, Phyllostomidae. La convergencia evolutiva y los linajes paralelos complican la distinción de especies crípticas; sin embargo, se ha encontrado cierto grado de diferenciación eco-morfológica en algunas poblaciones de murciélagos como consecuencia de barreras geográficas como la Cordillera de los Andes. El murciélago de orejas redondas de cabeza rayada, *Tonatia saurophila*, tiene una amplia distribución geográfica en Centro y Sudamérica que incluye, en esta última, poblaciones a ambos lados de los Andes; esto constituye un modelo atractivo para probar las predicciones relacionadas con el rol histórico de la cordillera en promover la diversificación de las especies de mamíferos. Se ha sugerido que las poblaciones de la vertiente occidental de los Andes podrían ser más afines a las de Centroamérica, que a las poblaciones de la vertiente oriental de la cordillera. En este estudio, se evaluó el estado taxonómico de *Tonatia saurophila* con base en descripciones morfológicas y análisis morfométricos realizados con 25 medidas cráneo-dentales y corporales de 137 ejemplares provenientes de Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú, Trinidad y Tobago y Venezuela. Los datos de las mediciones fueron analizados por medio de pruebas multivariadas. Los resultados evidenciaron la existencia de dos agrupaciones significativamente marcadas y consistentes con las predicciones de variación intraespecífica entre las poblaciones del occidente y del oriente, por lo que es probable que hayan sufrido un proceso de especiación vicariante ocasionado por el levantamiento de la cordillera de los Andes.

Palabras clave: cordillera de los Andes, distribución geográfica, Phyllostomidae, *Tonatia saurophila*, variación intraespecífica.

2. ABSTRACT

Bats display one of the most extensive evolutionary radiations of all mammals. This has made it a challenge to resolve the phylogenetic relationships of some species, especially within the second most diverse family, Phyllostomidae. Evolutionary convergence and parallel lineages make it difficult to distinguish cryptic species, however some degree of eco-morphological differentiation has been found in some bat populations as a consequence of geographical barriers such as the Andes mountain range. The stripe-headed round-eared bat (*Tonatia saurophila*) has a wide geographic distribution in Central and South America that includes populations on both sides of the Andes, that makes it an attractive model to test the historical role of the Andes in promoting the diversification of species. It has been suggested that the populations of *T. saurophila* on the Western slope of the Andes could be more similar to those in Central America, than to the adjacent populations of the Eastern slope of the mountain range. Therefore, in this study, the taxonomic status of *T. saurophila* was evaluated based on morphological descriptions and morphometric analysis performed with 25 cranial and body measurements of 137 specimens from Brazil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, French Guiana, Guyana, Peru, Trinidad and Tobago, and Venezuela. The measurements were analyzed by means of multivariate tests. The results demonstrate the existence of two distinct morphological groups that are consistent with the predictions of intraspecific variation between the eastern and western populations of this species. This suggests that *T. saurophila* has undergone a vicariant speciation process caused by the uplift of the Andes mountain range.

Keywords: Andes, geographic distribution, intraspecific variation, Phyllostomidae, *Tonatia saurophila*.

3. INTRODUCCIÓN

Con aproximadamente 1400 especies, los murciélagos son el segundo orden más diverso de mamíferos en el mundo, representando casi una cuarta parte de toda la diversidad conocida de esta clase (Jones, Purvis, Maclarnon, Bininda-Emonds y Simmons, 2002; Fenton y Simmons, 2015; Burgin, Colella, Kahn y Upham, 2018). Los hábitos nocturnos, la ecolocalización (i.e. la utilización de un radar basado en la emisión de sonidos bocales de alta frecuencia) y el vuelo mediante alas o patagios (dos capas de epidermis unidas y sostenidas por los huesos y cartílagos de la mano) les han permitido ocupar diferentes nichos ecológicos, convirtiéndolos en uno de los grupos de mamíferos más exitosos (Barclay, Harder, Kunz y Fenton, 2003; Gardner, 2007; Tirira, 2017). Además, los murciélagos cumplen roles importantes en el ecosistema polinizando plantas, dispersando semillas y controlando las poblaciones de insectos (Kunz, Braun de Torrez, Bauer, Lobova y Fleming, 2011).

Dentro del orden Chiroptera, la familia Phyllostomidae constituye el grupo con mayor número de géneros (216 especies distribuidas en 62 géneros) (Burgin et al., 2018) y ostenta gran variedad morfológica y una enorme diversidad de requerimientos alimenticios como polen, néctar, frutos, semillas, insectos, sangre y pequeños vertebrados (Kunz et al., 2011). Además de ser morfológica y ecológicamente diverso, este grupo se caracteriza por presentar un apéndice a manera de hoja en la parte anterior de la nariz y ser endémico del Neotrópico (Tirira, 2017). La familia Phyllostomidae está dividida en 11 subfamilias, entre ellas Phyllostominae (Cirranello, Simmons, Solari y Baker, 2016; Dasilio, 2016). Esta subfamilia se caracteriza por tener las orejas y la hoja nasal bien desarrolladas y definidas, presentar una membrana caudal grande y mantener un patrón en forma de W en las cúspides y comisuras de los molares (Gardner, 2007; Tirira, 2017).

Tonatia es un género que se encuentra dentro de la subfamilia Phyllostominae y se lo diferencia fácilmente del resto de filostóminos (con excepción de aquellos en el género *Lophostoma*) por poseer un solo par de incisivos inferiores, tres pares de

premolares inferiores y tener una cola que se extiende hasta la mitad del uropatagio (Gardner, 2007). A pesar de ser poco estudiados, en Ecuador y en gran parte de Latinoamérica se han ejecutado algunos modelos de nicho ecológico (Aguiar, Rosa, Jones y Machado, 2015) y varias listas de murciélagos donde se incluyen nuevos registros de *Tonatia* (Valenzuela y Loachamin, 2017); pero análisis taxonómicos recientes no se han elaborado desde el trabajo de Williams, Willig y Reid (1995) donde se describieron las distinciones entre las especies ahora incluidas en el género y entre las subespecies de *Tonatia saurophila*. Esto podría deberse a la poca frecuencia de los especímenes del género en las colecciones científicas, lo que a su vez refleja la dificultad de recolectar individuos en la naturaleza.

Dado que *Tonatia saurophila* tiene una amplia distribución geográfica e incluye poblaciones a ambos lados de los Andes, constituye un modelo atractivo para probar las predicciones relacionadas con el rol de la cordillera en promover la diversificación de las especies en la subfamilia Phyllostominae. Se realizó la caracterización morfológica y morfométrica de esta especie considerando 25 medidas craneo-dentales y corporales de los especímenes recolectados en salidas de campo y de ejemplares depositados en las colecciones mastozoológicas del Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V. (MEPN), del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN), del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN) en Bogotá, del Centro de Ecología y Biodiversidad (CEBIO) (cortesía de Paúl Velazco del AMNH), del Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos (MUSM), del Museo Americano de Historia Natural (AMNH) en Nueva York y del Museo Field de Historia Natural (FMNH) en Chicago.

3.1. ÁREA DE ESTUDIO

Para la recolección de ejemplares de *Tonatia saurophila*, se realizaron cuatro salidas de campo en Ecuador, dos al occidente y dos al oriente de los Andes. Además, se revisaron especímenes de colecciones mastozoológicas de Colombia,

Ecuador, Estados Unidos y Perú, las cuales contienen ejemplares de Centroamérica, el Caribe y Sudamérica; por lo tanto, se obtuvo información de toda el área de distribución de esta especie a nivel regional.

3.2. TAXONOMÍA DEL GRUPO

En 1823, Von Spix describió una nueva especie de murciélago filostómido denominada *Vampyrus bidens*, proveniente de Bahía en Brasil. Cuatro años más tarde, Gray propuso a este taxón como la especie tipo para el género *Tonatia* y poco después describió una especie similar denominada *Phyllostoma childreni* para el grupo. Para 1878, Dobson sinonimiza estas dos especies bajo el nombre de *Lophostoma bidens*, y desde ese momento se consideró al nombre genérico *Lophostoma* como un sinónimo subjetivo junior de *Tonatia*. A partir del siglo XX, el término *Tonatia* fue utilizado como nombre genérico de todas las especies que pasaron por el taxón, ya que existieron varios cambios taxonómicos dentro del género (Williams et al., 1995). Pero en el 2002, se demostró que *Tonatia* no es un grupo monofilético, por lo que se cambió el nombre genérico de *Tonatia* por *Lophostoma* para todos los miembros (*brasiliense*, *carrikeri*, *evotis*, *schulzi* y *silvicola*), excepto para las especies *bidens* y *saurophila* (Lee, Hofer y Van Den Bussche, 2002). Actualmente, varias investigaciones reconocen que cada uno de estos géneros son monofiléticos y no están estrechamente relacionados entre sí, a pesar de su similitud morfológica (Porter, Hofer, Van Den Bussche, Lee y Baker, 2003; Wilson y Reeder, 2005; Hoffmann, Hofer y Baker, 2008; Dávalos, Cirranello, Geisler y Simmons, 2012; Sotero-Caio et al., 2015; Tavares, Sousa, Silva, Venere y Faria, 2015; Baker, Solari, Cirranello y Simmons, 2016).

Koopman y Williams (1951) describieron una nueva especie de murciélago filostómido como *Tonatia saurophila*, a partir de subfósiles encontrados por H. E. Anthony (1919-1920) en dos cuevas en Jamaica (Wallingford y Dairy). Posteriormente, Koopman (1976) consideró ésta como subespecie de *Tonatia bidens*, denominándola *Tonatia bidens saurophila*. Para el año 1995, *T. bidens*

saurophila se elevó nuevamente a especie, gracias a las diferencias en el tamaño corporal y los caracteres cráneo-dentales en relación con *Tonatia bidens* (Williams et al., 1995; Lee et al., 2002). A partir de ello, se determinó que *Tonatia bidens* se encuentra restringido al este y sur de Brasil, en gran parte de Paraguay y al norte de Argentina, mientras que *Tonatia saurophila* se encuentra presente en el Caribe, Centroamérica y el norte de Sudamérica (Aguiar et al., 2015).

Tonatia saurophila se caracteriza por poseer un proceso secundario en el mastoide que oscurece parcialmente la base de la ampolla (único dentro de la subfamilia Phyllostominae), presentar un espacio diferenciado entre los caninos inferiores, tener un nivel bajo de apiñamiento del segundo premolar inferior, poseer una línea clara de pelaje corto en la parte superior de la cabeza entre los ojos y la corona y tener las orejas redondeadas no conectadas en su base por una delgada franja de piel; de estas dos últimas características se deriva su nombre común, murciélago de orejas redondas de cabeza rayada (Williams et al., 1995; Tirira, 2017). Dos características útiles para poder diferenciar *Tonatia saurophila* de algunas especies de *Lophostoma* de tamaño similar son la presencia de pelo en gran parte de la cabeza y el hocico y tener una constricción postorbital de 5 a 5,5 milímetros (Figura 1) (Gardner, 2007).

3.3. TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA COMPLEJA EN FILOSTÓMIDOS

La familia Phyllostomidae presenta una de las radiaciones evolutivas más extensas dentro de los mamíferos. Basados en estudios genéticos y morfológicos, se reconocen actualmente 11 subfamilias (Carolliinae, Desmodontinae, Glossophaginae, Glyphonycterinae, Lonchophyllinae, Lonchorhininae, Macrotinae, Micronycterinae, Phyllostominae, Rhinophyllinae y Stenodermatinae), doce tribus (Brachyphyllini, Choeronycterini, Desmodontini, Diphyllini, Glossophagnini, Hsunycterini, Lonchophyllini, Macrophyllini, Phyllostomini, Stenodermatini, Sturnirini y Vampyrini) y nueve subtribus (Anourina, Artibeina, Brachyphyllina, Choeronycterina, Ectophyllina, Enchisthenina, Phyllonycterina, Stenodermatina y Vampyressina)

(Baker et al., 2016). Pero toda esta diversidad ha generado un reto importante en la resolución de las relaciones filogenéticas, las cuales han estado en conflicto durante décadas, principalmente debido a la creciente convergencia evolutiva de líneas paralelas (Goodman et al., 2009; Dávalos et al., 2012; Dasilio, 2016).

Más de un tercio de todos los estudios sistemáticos de murciélagos realizados en los últimos años, se han centrado en las relaciones filogenéticas de filostómidos (Jones et al., 2002); por ejemplo, durante el periodo 2005 - 2014, el número de nuevas especies de murciélagos neotropicales pasó de 305 a 380, en donde el mayor incremento se produjo en la familia Phyllostomidae con 46 especies (i.e. más de cinco especies por año en promedio). Entre los nuevos grupos, se describieron cuatro especies para el género *Carollia*, que ahora contiene nueve en total (Solari y Martínez-Arias, 2014; Burgin et al., 2018), y una especie más para el género *Platyrrhinus*, convirtiéndolo en el segundo género más diverso dentro de la familia (21 especies) (Velazco y Lim, 2014).

La subfamilia Phyllostominae ha sufrido, de igual manera, varios cambios taxonómicos en los últimos años (Solari y Martínez-Arias, 2014). A pesar de ello, estas reformas no se han orientado, completamente, en resolver los patrones de variación filogenética y biogeográfica entre y dentro de las especies, sino que han puesto mayor atención en las relaciones entre las diferentes tribus y géneros (Dávalos et al., 2012; Baker et al., 2016; Cirranello et al., 2016). Por ello, aún existen numerosas especies que muestran ligeras diferencias morfológicas con sus taxones hermanos, y reconocer tales especies crípticas ha sido un problema en el avance de la biología evolutiva y la comprensión de la diversidad dentro de esta subfamilia (Pfenninger y Schwenk, 2007). El término especie críptica se refiere a dos o más especies distintas que se han clasificado bajo un solo nombre científico, ya que morfológicamente son difíciles de diferenciar, lo que sugiere procesos de especiación más recientes. Dada su similitud morfológica, es probable que no se reconozcan especies crípticas incluso en taxones bien estudiados; no obstante, cierto grado de diferenciación morfológica se descubre, realmente, por razones ecológicas

analizadas con anterioridad, como el principio de exclusión competitiva o la presencia de una barrera natural (Rowe, Sweet y Beebee, 2017).

En las especies crípticas, la disyunción geográfica de poblaciones está asociada a la presencia de caracteres discretos distintivos (Solari y Martínez-Arias, 2014) como en el caso de los filostómidos *Lichonycteris obscura* y *Lichonycteris degener* (Griffiths y Gardner, 2008), los cuales fueron separados mediante morfometría y análisis moleculares. Los estudios de caracteres morfométricos en murciélagos son de gran importancia para confirmar datos moleculares y para diferenciar entre taxones con formas corporales similares (Stoffberg, Jacobs y Miller-Butterworth, 2004; Miller-Butterworth, Eick, Jacobs, Schoeman y Harley, 2005; Goodman et al., 2009); especialmente las características craneales y dentales han pesado mucho en la explicación de las relaciones ancestrales y descendientes en la familia Phyllostomidae (Freeman, 2000; Carstens, Lundrigan y Myers, 2002).

Por el momento, *Tonatia saurophila* incluye tres subespecies reconocidas: *Tonatia saurophila saurophila* (solo registros fósiles, localidad tipo Balaclava, Jamaica; Williams et al., 1995), *Tonatia saurophila bakeri* (localizada en Centroamérica y al noroccidente de la cordillera de los Andes) y *Tonatia saurophila maresi* (presente en Venezuela, las Guayanas, el nororiente de Brasil y en las estribaciones orientales de los Andes en Colombia, Ecuador y Perú) (Figura 2). Las dos últimas subespecies geográficas mencionadas presentan diferencias morfométricas, especialmente craneales (Williams et al., 1995), que podrían ser consideradas como significativas durante su revisión taxonómica.

3.4. EFECTO DE LOS ANDES EN LA ESPECIACIÓN DE LOS GRUPOS

La cordillera de los Andes es una barrera natural entre la Costa del Océano Pacífico y la Amazonía, cuyo rol histórico ha sido generar y mantener la diversidad de mamíferos en Sudamérica, como lo han demostrado varios estudios de Koopman (1976, 1978, 1982). Innumerables análisis filogenéticos han apoyado la hipótesis de

que el levantamiento de los Andes, durante el período Terciario, creó una barrera vicariante que ha reformado a los linajes occidentales y orientales en toda la región (Chesser, 2000; Miller et al., 2008). Los patrones actuales de distribución de las especies son fuentes valiosas de información con las que se pueden inferir procesos biogeográficos pasados (Cox, Moore y Ladle, 2016); en el caso de los mamíferos, se ha sugerido que las poblaciones de la vertiente occidental de los Andes tendrían más afinidad con aquellas de Centroamérica, en comparación con las de la vertiente oriental de la cordillera (Koopman, 1978; Hoffmann y Baker, 2001). Esto se evidenció en algunas especies de murciélagos de los géneros *Artibeus*, *Carollia*, *Glossophaga*, *Micronycteris*, *Sturnira* y *Uroderma*, donde se han encontrado patrones de variación intraespecífica entre las poblaciones a ambos lados de la cordillera (Koopman, 1978; Hoffmann y Baker, 2001; Hoffmann, Owen y Baker, 2003; Larsen et al., 2007; Velazco y Patterson, 2013).

Algunas especies y subespecies de murciélagos, que ocurren en tierras bajas neotropicales, se distribuyen exclusivamente a un lado de los Andes, a pesar de su capacidad de volar y encontrar los recursos apropiados en cualquier vertiente de la cordillera. Esto no solo ha sido evidenciado en murciélagos, como en *Sturnira* (Soriano, Ruiz y Arends, 2002), sino también se lo ha visto en varias especies de aves de los géneros *Glyphorhynchus*, *Mionectes* y *Muscisaxicola* (Chesser, 2000; Marks, Hackett y Capparella, 2002). En el caso de *Tonatia saurophila*, la subespecie *T. saurophila bakeri* se encuentra al occidente de los Andes y en Centroamérica, mientras que *T. saurophila maresi* se localiza al oriente de la cordillera; por lo tanto, todas las referencias, antes mencionadas, podrían defender la posible separación de las subespecies en dos especies distintas.

3.5. MORFOLOGÍA

Desde 1960 en adelante, los científicos han utilizado, cada vez más, diversos tipos de datos genómicos para la inferencia filogenética. La facilidad de adquirir gran cantidad de información molecular ha permitido desarrollar árboles filogenéticos

resueltos y bien respaldados (con la máxima significación estadística posible). Por todo esto, se afirma que la filogenética ha entrado en la edad filogenómica y, con alguna justificación, se considera el enfoque más eficiente y poderoso para reconstruir árboles evolutivos. Sin embargo, un entendimiento completo y preciso de la evolución requiere la combinación de información genética y morfológica (taxonomía integrativa con análisis simultáneos); por ello, comprender los cambios a lo largo del tiempo de los rasgos fenotípicos y su relación con los genes, la ontogenia y el medio ambiente siempre será un objetivo fundamental en biología. La filogenética morfológica es, y seguirá siendo, vital para corroborar árboles filogenéticos moleculares e inferir la dinámica de la evolución fenotípica y genómica a través del tiempo (Lee y Palci, 2015).

A pesar de ello, en la taxonomía integrativa, los rasgos morfológicos comprenden menos del dos por ciento de los caracteres analizados en una filogenia, y podrían seguir disminuyendo (Lee y Palci, 2015). Lastimosamente, la creciente cantidad de datos moleculares ha dejado al descubierto muchos errores en grupos basados en rasgos morfológicos, y ahora se sabe que son linajes heterogéneos que han evolucionado rasgos similares (homoplasias) (dos Reis et al., 2012). Esto ha generado una desproporción entre la cantidad de datos morfológicos (generalmente menos de cien rasgos) y la cantidad de datos filogenómicos (millones de nucleótidos), provocando que la topología de los árboles filogenéticos esté prácticamente controlada por el ADN (Lee y Palci, 2015).

Las revisiones taxonómicas con análisis genómicos no son inmunes a los procesos que pueden inducir errores en la inferencia filogenética, entre los más comunes se encuentran la saturación, la paralogía, la transferencia horizontal, el sesgo de composición de bases, el sesgo de uso de codones, la autocorrelación de sitios adyacentes y la convergencia adaptativa a gran escala (Lee y Palci, 2015). Con respecto a este último, por ejemplo, los murciélagos y los delfines comparten similitudes en más de 200 loci, muchos de ellos relacionados con la ecolocalización, por lo que incluso estos pequeños sesgos podrían generar un apoyo estadístico muy

fuerte para las relaciones erróneas, creando un problema agravado por la gran cantidad de datos que son difíciles de analizar (Parker et al., 2013).

La integración de la morfología en análisis filogenéticos sigue siendo importante porque revela las claves fenotípicas que caracterizan a las agrupaciones determinadas molecularmente, devela las bases moleculares del cambio morfológico (Lamichhaney et al., 2015), permite que taxones extintos sean integrados en filogenias de linajes actuales, aclarando la diversidad pasada y las formas de transición que son inaccesibles para la filogenómica (Rabosky, 2010), y ayuda a determinar las edades de topologías moleculares mediante el aprovechamiento del registro fósil (Parham et al., 2011). Por estas razones es crucial que los análisis moleculares tengan congruencia con los estudios morfológicos y la evidencia independiente (como biogeografía, ecología, comportamiento, estratigrafía, entre otros), para discriminar eficazmente una entidad evolutiva de un artefacto analítico. La escases de soporte morfológico en un estudio filogenómico sirve como advertencia de que el resultado final podría presentar errores, especialmente si esta evidencia alternativa tiene un apoyo más fuerte (Lee y Palci, 2015). A partir de esto, queda claro que los análisis morfológicos realizados en esta disertación son el inicio y la base de una investigación taxonómica integrativa que abarque, también, datos genéticos y ecológicos.

La importancia de la morfología, como herramienta de validación de árboles filogenómicos, se incrementa por los diferentes procesos evolutivos que ocurren entre el fenotipo y el genotipo (Pisani, Benton y Wilkinson, 2007); además, toda la información proporcionada por estos datos son vitales para inferir dinámicas de diversificación, adaptación, asociaciones de rasgos, modos de especiación, conservación de nicho, así como para cuantificar la biodiversidad (Garamszegi, 2014). La consistencia es uno de los criterios primordiales para juzgar las hipótesis científicas, por lo que los árboles evolutivos, respaldados por diversas fuentes de datos (ecológicos, morfológicos, moleculares, etc.), tienen mayor credibilidad y se los considera como correctos (McInerney, O'Connell y Pisani, 2014).

En las revisiones taxonómicas, los estudios morfológicos se basan, principalmente, en la morfometría (i.e. en los análisis cuantitativos de la forma y el tamaño de varios caracteres, para detectar cambios y diferencias entre agrupaciones y deducir sus relaciones) y, también, en la morfología *sensu stricto* (i.e. en los estudios cualitativos de la forma). Los análisis estadísticos utilizados en estas investigaciones son descriptivos y multivariados; los primeros exponen recomendaciones de cómo sintetizar, de forma clara y sencilla, los datos de una investigación (Rendón, Villasís y Miranda, 2016); mientras que los análisis multivariados se centran en la investigación simultánea de dos o más características (variables) medidas en un conjunto de elementos, es decir se analizan las covarianzas o correlaciones que reflejan la relación entre las variables (Aldas y Uriel, 2017).

3.6. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

3.6.1. PROBLEMA

En los últimos años, las relaciones filogenéticas dentro de los murciélagos han cambiado drásticamente por los constantes estudios en sistemática y taxonomía. Durante el periodo 2005 - 2014 hubo un incremento de 75 nuevas especies de murciélagos neotropicales, 20 de las cuales corresponden a especies crípticas en las que la disyunción geográfica de poblaciones está asociada a la presencia de caracteres discretos distintivos (Solari y Martínez-Arias, 2014). La cordillera de los Andes podría estar jugando un papel determinante en esta diversificación, pues estaría provocando que poblaciones de mamíferos de una misma especie lleguen a aislarse lo suficiente como para especiarse. En el caso de los murciélagos, la capacidad para volar no es un requisito fundamental para mantener el flujo génico entre las poblaciones del occidente y del oriente de los Andes (Larsen et al., 2007; Hoffmann y Baker, 2003).

Tomando como objeto de estudio a la especie *Tonatia saurophila*, que presenta poblaciones a ambos lados de los Andes descritas como subespecies, se quiere conocer si existen patrones de variación intraespecífica, ya que en un estudio previo de Hoffmann et al. (2008) se señaló una posible diversificación que no ha sido resuelta hasta este momento. Esto, consecuentemente, llevará a determinar cuál es la riqueza real de especies del género *Tonatia* y cuál es su distribución geográfica.

3.6.2. JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN

En el Neotrópico, los estudios de riqueza, distribución y estado de conservación de las especies son siempre oportunos. Los científicos dedicados a determinar la biodiversidad basan su trabajo en estudios taxonómicos que, a su vez, dependen de las colecciones científicas que documentan esta información y de los conceptos sistemáticos que se usan para interpretarla. De acuerdo a Rocha et al. (2014) el 86 % de la biodiversidad del planeta aún es desconocida. Si bien parece imposible enumerar todas las especies del planeta, la diversidad de grupos mejor conocidos debería seguir siendo resuelta de forma continua y consistente, dadas las crecientes tasas de pérdida de hábitat y cambio climático global. En mamíferos, la mayoría de las especies recientemente descritas fueron reconocidas y tratadas como sinónimos o subespecies hasta que revisiones extensas de colecciones demostraron que se trataban de especies distintas (Dávalos et al., 2012).

La resolución de estos aspectos es relevante y altamente necesaria ya que con una clasificación soportada y estable se reduce la confusión, lo que conduce a una discusión productiva y al avance en la investigación referente a evolución, radiación adaptativa, biogeografía, ecología y conservación de los murciélagos en el Neotrópico (Cirranello et al., 2016), más aún cuando se trata de especies prestadoras de servicios ambientales de carácter económico (Jones, Jacobs, Kunz, Willig y Racey, 2009).

3.6.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Basados en los antecedentes expuestos, se plantearon tres preguntas de investigación respecto a *Tonatia saurophila*:

- ¿Existen caracteres morfológicos y morfométricos discretos que distingan a las poblaciones de *Tonatia saurophila* localizadas a ambos lados de la cordillera de los Andes?
- ¿Los patrones de variación fenotípica definen, con significancia estadística, agrupaciones en *Tonatia saurophila*?
- ¿Qué influencia tiene la cordillera de los Andes en la separación de las agrupaciones de *Tonatia saurophila*?

3.7. OBJETIVOS

3.7.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el estado taxonómico de *Tonatia saurophila* con base en análisis morfológicos y morfométricos que apoyen otras evidencias para esclarecer la influencia de la cordillera de los Andes en la diversificación de este grupo de mamíferos.

3.7.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar morfológica y morfométricamente las poblaciones de *Tonatia saurophila* localizadas a ambos lados de la cordillera de los Andes.
- Definir agrupaciones de *Tonatia saurophila* sustentadas estadísticamente con base en la morfometría craneal y corporal.
- Evaluar la influencia de la cordillera de los Andes en la separación de las agrupaciones de *Tonatia saurophila* localizadas al occidente y oriente de esta cadena montañosa.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. OBTENCIÓN Y REVISIÓN DE ESPECÍMENES

En total, se analizaron 137 ejemplares de *Tonatia saurophila*, de los cuales 31 corresponden a localidades occidentales y 106 a localidades orientales de la cordillera de los Andes. Los especímenes depositados en museos se encuentran preparados como cuerpos enteros preservados en alcohol etílico al 70 %, pieles y esqueletos secos. Es importante mencionar que 13 ejemplares occidentales y 30 especímenes orientales de los 137 presentaron cráneos incompletos, por lo tanto, no se pudieron tomar todas las medidas.

4.1.1. REVISIÓN MUSEOLÓGICA

Para esta investigación, se analizaron los especímenes depositados en las colecciones mastozoológicas de las siguientes instituciones nacionales e internacionales:

- **QCAZ:** Sección Mastozología Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
- **MEPN:** Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V., Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador.
- **MECN:** Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Instituto Nacional de Biodiversidad. Quito, Ecuador
- **ICN:** Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

- **CEBIO:** Centro de Ecología y Biodiversidad. Lima, Perú (cortesía de Paúl Velazco del AMNH).
- **MUSM:** Museo de Historia Natural, Universidad Mayor de San Marcos. Lima, Perú.
- **AMNH:** American Museum of Natural History. Nueva York, NY, EEUU.
- **FMNH:** Field Museum of Natural History. Chicago, IL, EEUU.

Las observaciones y medidas tomadas de los museos: AMNH, CEBIO, FMNH e ICN fueron realizadas por investigadores colaboradores.

4.1.2. ÁREAS DE RECOLECCIÓN EN ECUADOR

Durante esta investigación se muestrearon las siguientes localidades: la Reserva Bosque Seco Lalo Loor y sitios aledaños (Jama, Manabí), la Reserva Jorupe (Macará, Loja), la comunidad Kunkuk (San Juan Bosco, Morona Santiago) y la Reserva Maicu y sitios aledaños (Nangaritza, Zamora Chinchipe) (Figura 3). Para la captura de los murciélagos, se utilizaron redes de neblina de sotobosque que fueron colocadas a lo largo de varios transectos, arroyos y claros de bosque con una separación mínima de 30 m entre ellas (método estándar de captura para filostómidos) (Hoffmann et al., 2010; Tirira, 2017). Para esto, se procuró cubrir áreas con árboles que presentaron cavidades huecas y termiteros activos, puesto que estos son utilizados como refugio por *Tonatia* (Dechmann, Kalko y Kerth, 2004; Kalko, Ueberschaer y Dechmann, 2006; Dechmann, Santana y Dumont, 2009). En cada localidad se muestreó por 15 días con 14 redes de neblina, resultando un esfuerzo total de captura de 1260 horas/red. Todas las redes fueron revisadas cada 30 minutos desde las 18:00 h hasta las 0:00 h.

4.2. OBTENCIÓN DE DATOS MORFOMÉTRICOS

4.2.1. IDENTIFICACIÓN Y VALIDACIÓN TAXONÓMICA

Los especímenes de *Tonatia saurophila* recolectados fueron contrastados taxonómicamente con las descripciones de la especie (Koopman y Williams, 1951), los datos diagnósticos para las subespecies planteados por Williams et al. (1995), la clave taxonómica propuesta por Gardner (2007), la clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica planteada por Díaz, Solari, Aguirre, Aguiar y Barquez, (2016) y la clave de identificación de los murciélagos de la Amazonía propuesta por López-Baucells et al. (2016). Del mismo modo, se re identificaron los especímenes analizados para esta investigación que se encontraban depositados en las colecciones museológicas revisadas. Para cada espécimen colectado se recopiló información importante como: sexo, datos ecológicos relevantes, localidad, altitud, coordenadas y fecha de recolección.

4.2.2. CATEGORÍAS DE EDAD

La edad relativa en murciélagos se puede determinar por el grado de osificación de las epífisis de las falanges y por el desarrollo de la cresta sagital (Allen, Carriker y Elliot, 1910; Davis y Carter, 1978; Brunet-Rossinni y Wilkinson, 2009). Bajo este criterio y la metodología utilizada en mamíferos (Wilson, Russell, Nichols, Rudran y Foster, 1996), se definieron tres categorías de edad:

1. **Juvenil:** individuo destetado que aún se asocia con su madre y amamanta con poca frecuencia; usualmente más pequeño que un subadulto.
2. **Subadulto:** individuo con una baja osificación de las epífisis de los huesos de los dedos y una cresta sagital ausente o ligeramente desarrollada; además, puede o no ser sexualmente maduro o tener pelaje adulto.

3. **Adulto:** individuo sexualmente maduro con una alta osificación de las epífisis de las falanges y una cresta sagital altamente desarrollada.

Para los análisis morfométricos y morfológicos se utilizaron solo individuos adultos (material experimental homogéneo), para evitar el aumento del error experimental por alometría (Sánchez, 2017a).

4.2.3. DATOS MORFOMÉTRICOS

La morfometría es una técnica que consiste, especialmente, en cuantificar las características de tamaño y de forma, y de esta manera encontrar diferencias puntuales entre los organismos (J. P. Provenzano, comunicación personal, 01 de diciembre de 2017). Para esto, se tomaron 17 medidas cráneo-dentales y ocho medidas corporales de todos los especímenes examinados con la ayuda de un calibrador digital de 0,01 milímetros de exactitud. Las medidas fueron realizadas tres veces y promediadas para mantener el error experimental dentro de los límites aceptables (Sánchez, 2017a). Las medidas bilaterales fueron tomadas del lado izquierdo del cuerpo y del cráneo, y derecho de la mandíbula, para evitar introducir variación. Las medidas ejecutadas (puntos homólogos que permiten distancias referenciales) han sido ampliamente utilizadas en estudios de murciélagos de la familia Phyllostomidae y pueden ser fácilmente replicadas (Davis y Carter, 1978; Velazco, 2005). Todas las medidas realizadas, sus nombres en inglés y español, sus descripciones y abreviaturas (en inglés) corresponden a las usadas por Williams et al. (1995) y Velazco y Gardner (2012). Estas son:

Medidas cráneo-dentales: (Anexo 1)

1. **BB:** Breadth of braincase / Ancho de la caja craneal: mayor amplitud de la parte globular del cráneo, excluyendo los procesos mastoideos y paraoccipitales.

2. **BC:** Breadth across upper canines / Ancho a través de los caninos superiores: distancia máxima a través de los alvéolos caninos.
3. **CB:** Condylbasal length / Longitud cóndilo-basal: distancia entre una línea que conecta las proyecciones posteriores de los cóndilos occipitales y el borde anterior de las premaxilas.
4. **CC:** Palatal width at canines / Ancho del palatal en caninos: distancia mínima a través del paladar entre los márgenes linguales de los alvéolos de los caninos superiores.
5. **CCL:** Condylcanine length / Longitud cóndilo-canino: distancia entre una línea que conecta los márgenes posteriores de los cóndilos occipitales y una línea que une las superficies anteriores de los caninos superiores.
6. **CIL:** Condylincisive length / Longitud cóndilo-incisivo: distancia entre una línea que conecta los márgenes posteriores de los cóndilos occipitales y el punto anterior de los incisivos superiores.
7. **COH**¹: Coronoid height / Altura del coronoides: altura perpendicular desde el borde ventral de la mandíbula hasta la punta del proceso coronoides.
8. **DENL**¹: Dentary length / Longitud del dentario: distancia desde el punto medio del cóndilo hasta el punto anterior del dentario.
9. **GLS:** Greatest length of skull / Longitud del cráneo: distancia máxima desde el occipucio hasta el punto más anterior de la premaxila (incluyendo los incisivos).

¹ Medida bilateral

10. **M2M2**: Breadth across upper molars / Ancho en M2: ancho del paladar a través de los márgenes labiales de los alvéolos de M2M2.

11. **MANDL**¹: Mandibular toothrow length / Longitud de los dientes de la mandíbula: distancia de la superficie anterior del canino inferior a la superficie posterior del m3.

12. **MLTRL**¹: Molariform toothrow length / Longitud de los dientes molariformes: distancia de la superficie anterior del P3 a la superficie posterior de la corona del M3.

13. **MPW**: Mastoid breadth / Ancho del mastoideo: distancia máxima a través del cráneo, incluyendo los procesos mastoideos.

14. **MTRL**¹: Length of maxillary toothrow / Longitud de los dientes del maxilar superior: distancia de la superficie anterior del canino superior a la superficie posterior de la corona del M3.

15. **PB**: Postorbital constriction breadth / Constricción postorbital: menor amplitud en la constricción postorbital.

16. **PL**: Palatal length / Longitud palatal: distancia desde la muesca palatina posterior hasta el borde anterior de los alvéolos incisivos.

17. **ZB**: Zygomatic breadth / Ancho zigomático: distancia máxima a través de los arcos cigomáticos.

¹ Medida bilateral

Medidas corporales:

1. **CL**¹: Calcar length / Longitud del calcáneo: distancia desde la articulación con el tobillo hasta la punta del calcáneo.
2. **FA**¹: Length of forearm / Longitud del antebrazo: distancia del codo (punta del proceso del olécranon) a la muñeca (incluyendo los carpales). Esta medición se realiza con el ala al menos parcialmente plegada.
3. **HF**¹: Hindfoot length / Longitud de la pata posterior: distancia desde el borde proximal de la base del calcáneo hasta la punta de la garra del dedo más largo.
4. **METIII**¹: Metacarpal III length / Longitud del metacarpiano III: distancia de la articulación de la muñeca (huesos carnales) con el tercer metacarpiano a la articulación metacarpofalángica del tercer dígito.
5. **METIV**¹: Metacarpal IV length / Longitud del metacarpiano IV: distancia de la articulación de la muñeca (huesos carnales) con el cuarto metacarpiano a la articulación metacarpofalángica del cuarto dígito.
6. **METV**¹: Metacarpal V length / Longitud del metacarpiano V: distancia de la articulación de la muñeca (huesos carnales) con el quinto metacarpiano a la articulación metacarpofalángica del quinto dígito.
7. **TiL**¹: Tibia length / Longitud de la tibia: distancia desde el extremo proximal de la tibia hasta la base distal del calcáneo.
8. **TL**: Tail length / Longitud de la cola: distancia de la base dorsal de la cola a la punta de la última vértebra caudal.

¹ Medida bilateral

4.3. ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS ESTADÍSTICOS

Los datos obtenidos de las mediciones cráneo-dentales y corporales fueron analizados, principalmente, por medio de pruebas multivariadas, las cuales reducen la colinealidad y permiten evaluar la divergencia morfométrica entre diferentes poblaciones (Williams et al., 1995). Todas las pruebas fueron procesadas mediante el paquete estadístico PAST (Hammer, Harper y Ryan, 2001); a excepción de los análisis que detallan en su explicación el software utilizado.

4.3.1. ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS Y VALORES ATÍPICOS

Cuando se analizan los datos de una variable cuantitativa de escala de proporción (mediciones) es importante describirlos estadísticamente a través de estadísticos de tendencia central y de dispersión (Sánchez, 2016). Por lo tanto, para cada medida, dentro de las poblaciones occidentales y orientales, se tomaron los siguientes estadísticos descriptivos: media, desviación estándar y valores mínimos y máximos. Además, los datos identificados como atípicos (valores que son numéricamente distantes del resto de los datos) fueron tomados nuevamente para comprobar su validez o para corregirlos, ya que estos pueden aumentar la varianza o desviar la media.

4.3.2. MATRIZ DE CORRELACIONES

El propósito de analizar la matriz de correlaciones es comprobar la relación estadística de todas las variables en conjunto, así como de los datos dentro de cada variable (Álvarez, 1994). Por esta razón, se realizaron dos análisis utilizando el criterio de Medida de Adecuación de la Muestra (MSA), tanto dentro de cada variable como entre variables, a través del test KMO (Kaiser-Meyer-Olkin). Estos métodos permiten comparar las magnitudes de los coeficientes de correlación observados con las magnitudes de los coeficientes de correlación parciales (de la Fuente, 2011). Los

análisis fueron procesados mediante el programa estadístico R versión 3.4.4. (R Core Team, 2018), que fue desarrollado por Ihaka y Gentleman (1996).

4.3.3. TRANSFORMACIÓN DE DATOS

Para cada dato se restó la media de la variable competente y el valor resultante fue dividido para la desviación estándar de la medida correspondiente (proceso de estandarización). De esta manera se aseguró la homogeneidad de las varianzas entre las diferentes agrupaciones (homocedasticidad), ya que los análisis multivariados de varianza son altamente sensitivos (Sánchez, 2017b). Esta estandarización fue realizada mediante cálculos en Microsoft Excel.

4.3.4. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Con el fin de examinar las diferencias morfométricas entre las poblaciones occidentales y orientales de *Tonatia saurophila*, se realizaron varios Análisis de Componentes Principales (ACP). Esta prueba fue utilizada para reducir a dos dimensiones interpretables (análisis bidimensional) el conjunto de variables que explican la mayor proporción de la varianza, obtener ejes de ordenación conforme la estructura de los datos y revelar las variaciones en la composición de los individuos estableciendo grupos diferenciables sobre una matriz de correlación (Sánchez, 2017b). El método ha sido utilizado en varios estudios morfométricos en micromamíferos (e. g. Alvarado, 2005; Alvarado y D'Elía, 2013; Boada, 2013; Budinski et al., 2015; Gager et al., 2016; Schmieder, Benítez, Borissov y Fruciano, 2015). Este procedimiento es útil porque requiere de un número pequeño de componentes no relacionados para explicar la mayor proporción de la varianza y permite identificar la variación tanto en tamaño como en forma, a partir de distancias entre puntos homólogos (Lestrel, 2000).

En estos análisis morfométricos el primer componente principal explica la mayor parte de la variación total y, usualmente, concentra las variables relacionadas

al tamaño, mientras que los demás componentes revelan la variación restante y, regularmente, resumen las variables relacionadas a la forma (Jarrín, 2002). Este estudio se realizó tomando en cuenta solo los dos primeros componentes principales, los cuales constituyen el mayor porcentaje de la varianza total y presentan autovalores mayores a uno (como lo indica la Regla de Kaiser, Alvarado, 2005; Sánchez, 2017b); por lo tanto, las puntuaciones factoriales resultantes de cada individuo se proyectaron entre estos componentes para todas las pruebas estadísticas realizadas.

Para empezar, se corrieron tres análisis preliminares solo con los ejemplares cuyo sexo era conocido (135 especímenes); en la primera, fueron utilizados los especímenes del occidente de los Andes; en la segunda, se utilizaron los ejemplares del oriente de la cordillera; y en la tercera, se utilizó toda la muestra. En cada una de ellas, se clasificó *a priori* a los ejemplares por su sexo. Estas pruebas estadísticas fueron efectuadas para determinar la existencia de dimorfismo sexual, dado que en otras investigaciones realizadas en los géneros *Tonatia* y *Lophostoma* se han encontrado diferencias significativas entre hembras y machos con respecto a su morfometría (ver Davis y Carter, 1978; McCarthy, Cadena y Lemke, 1983; Williams et al., 1995).

Después de examinar las variaciones entre los sexos, se corrieron dos pruebas adicionales; en la primera, la muestra fue dividida en dos agrupaciones: ejemplares del occidente (Grupo Oeste, en adelante Grupo O) y del oriente (Grupo Este, en adelante Grupo E) de los Andes; y en la segunda, a manera de exploración, los especímenes fueron agrupados en cuatro conjuntos considerando su ecorregión de procedencia: los ejemplares del occidente de los Andes (Colombia y Ecuador) (Grupo Occ), los del oriente de la cordillera (Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú y Trinidad y Tobago) (Grupo Ori), los especímenes del Caribe (Colombia y Venezuela) (Grupo C) y los provenientes de Centroamérica (Costa Rica) (Grupo CA).

Adicionalmente, se corrió una prueba de Tukey para los cuatros grupos establecidos en el último estudio del ACP. Esta prueba permite congrega a los grupos en rangos para identificar la mejor o las mejores agrupaciones a partir de la magnitud de sus medias (Sánchez, 2017a). Todo el conjunto de comparaciones tuvo una tasa de error por familia de 0,05 (equivalente a un nivel de confianza simultáneo del 95 %), lo que limita a un máximo de 5 % la probabilidad de que uno o más intervalos de confianza no contengan la verdadera diferencia. El análisis fue procesado mediante el programa estadístico R versión 3.4.4. (R Core Team, 2018).

4.3.5. ANÁLISIS DE FUNCIÓN DISCRIMINANTE

El Análisis de Función Discriminante (AFD) permite, a partir de una clasificación inicial, obtener una nueva clasificación reubicando a la muestra en función de los valores observados de un conjunto de variables cuantitativas, determinar la diferenciación entre grupos, a partir de dos o más caracteres cuantitativos, y establecer las variables que contribuyen con mayor fuerza en la discriminación de los ejemplares en los diferentes conjuntos establecidos *a priori*, construyendo una función lineal a partir de las variables independientes (mediciones). Por lo tanto, para corroborar la utilidad de las medidas cráneo-dentales y corporales, utilizadas en la discriminación entre las agrupaciones morfométricas, y determinar una posible nueva clasificación en función de los valores del conjunto de variables cuantitativas, se realizó un AFD utilizando seis grupos que fueron separados, a manera de exploración, según las diferentes ecorregiones occidentales y orientales de la cordillera de los Andes (Alvarado, 2005; Sánchez, 2017b).

Las agrupaciones fueron establecidas tomando en cuenta la ecorregión de procedencia de toda la muestra: el primer grupo abarca los especímenes del occidente de Colombia y Ecuador (Grupo Occ); la segunda agrupación corresponde a los individuos del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano (Grupo Ori); el tercer grupo abarca los ejemplares del caribe de Colombia y Venezuela (Grupo C); en la cuarta agrupación se encuentran los individuos de Guyana, Guayana Francesa y

Brasil (considerando el escudo guayanés) (Grupo EG); el quinto grupo abarca los ejemplares de Centroamérica (Grupo CA); y, finalmente, la sexta agrupación pertenece a los especímenes de Trinidad y Tobago (tomando en cuenta su estado de aislamiento por ser una isla) (Grupo T). Posteriormente, para poder proyectar las cargas discriminantes de cada ejemplar sobre un sistema multidimensional dividido en compartimientos, y de esta manera observar gráficamente la relación existente entre las agrupaciones, se seleccionaron las dos primeras funciones discriminantes que expliquen el mayor porcentaje de la varianza total.

4.3.6. ESTIMACIÓN DE DATOS FALTANTES

La presencia de ejemplares con estructuras incompletas o dañadas es un problema común en los análisis morfométricos, y la eliminación de estos especímenes por datos faltantes reduce la cantidad de información y afecta la capacidad de detectar patrones entre las poblaciones estudiadas (Alvarado, 2005). Por esta razón, en el AFD, los datos faltantes se calcularon automáticamente mediante la sustitución promedio de todos los datos de la variable incompleta (Hammer et al., 2001).

Asimismo, para el ACP, se realizó una estimación de datos faltantes multivariantes utilizando el método *Iterative Imputation*; el cual tiene gran popularidad en varios programas estadísticos por su conveniencia y flexibilidad, ya que reemplaza un problema de modelado multivariado, potencialmente difícil, con regresiones univariadas simples, lo que sugiere que las imputaciones resultantes tengan gran valor práctico. Esta técnica consiste en estimar aleatoriamente valores perdidos usando un algoritmo estocástico simple, en donde los valores faltantes se atribuyen una variable a la vez de manera condicional a todas las demás. Para este procedimiento solo se necesita especificar una secuencia de modelos condicionales, como regresión lineal, regresión logística, etc. (Liu, Gelman, Hill, Su y Kropko, 2013).

Las estimaciones se realizaron mediante el programa PAST, de manera independiente para cada una de las pruebas efectuadas con estos análisis estadísticos

4.4. DESCRIPCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

Para poder reconocer las diferencias morfológicas entre los ejemplares de *Tonatia saurophila* de las localidades occidentales y orientales, se examinaron, con este propósito, 55 especímenes depositados en las colecciones del QCAZ, MEPN y MECN; además, se realizó un análisis fotográfico de 24 ejemplares del ICN y de 21 especímenes del MUSM. A partir de estas observaciones, se comparó meticulosamente cada individuo, y se describieron patrones de variación de diversas características, específicamente cualitativas y discretas.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. REVISIÓN DE ESPECÍMENES

Se revisaron un total de 137 especímenes de nueve países: Brasil (6), Colombia (24), Costa Rica (7), Ecuador (59), Guayana Francesa (6), Guyana (1), Perú (28), Trinidad y Tobago (5) y Venezuela (1), de los cuales el 22,6 % pertenecía a localidades occidentales y el 77,4 % a localidades orientales. En cuanto a las salidas de campo, solo en la comunidad Kunkuk (oriente) se recolectaron dos individuos (QCAZ 17373 y 17374) (Anexo 2).

Al igual que en la investigación realizada por Williams et al. (1995) para determinar las subespecies de *Tonatia saurophila*, el tamaño de muestra para cada localidad no fue balanceada (22 especímenes para el occidente y 46 individuos para el oriente), ya que se trabajó con 31 ejemplares del occidente y 106 ejemplares del oriente. Esta inequidad y muestra escasa se evidencia tanto en las colecciones científicas examinadas como en el número de capturas durante el trabajo de campo.

La poca frecuencia de *Tonatia saurophila* en todas las localidades, probablemente, se deba a la realidad poblacional de estos organismos en cada región, provocada por su especificidad de hábitat (Tirira, 2017). Las muestras desbalanceadas pueden provocar variaciones en los resultados; sin embargo, los métodos estadísticos utilizados minimizan los efectos del tamaño de muestra en la variación total (Alvarado, 2005).

5.2. ANÁLISIS DESCRIPTIVO DE LAS VARIABLES

Comparando los estadísticos descriptivos de las 25 medidas analizadas, se determinó que la media y los valores máximos y mínimos para la mayoría de las medidas de los ejemplares de la vertiente occidental de los Andes fueron consistentemente mayores que las medidas de los ejemplares de la vertiente

oriental. Esto evidencia una señal de diferenciación taxonómica. Por otro lado, las desviaciones estándar de todas las medidas cráneo-dentales tuvieron valores menores a uno, mientras que en las medidas corporales, las desviaciones estándar superaron a la unidad (Tabla 1). La desviación estándar indica la homogeneidad o heterogeneidad de los datos; es decir, permite conocer la dispersión de los datos alrededor de la media y, de esta manera, comprobar si las medidas se ajustan a la realidad de la variable (Sánchez, 2016).

5.3. ANÁLISIS DE LA MATRIZ DE CORRELACIONES

Para el total de variables en conjunto, la adecuación muestral a través del test KMO obtuvo un valor de 0,90, y para cada variable por separado, se determinaron valores mayores a 0,75, con excepción de las medidas: longitud de la cola (0,37), ancho del palatal en caninos (0,57), longitud del calcáneo (0,59) y longitud de los dientes molariformes (0,73) (Tabla 2). Estas cuatro variables fueron eliminadas de los subsiguientes análisis estadísticos, por lo que se trabajó con 15 medidas cráneo-dentales y seis medidas corporales.

Valores altos en la MSA indican que la relación estadística entre las variables es fuerte y, por lo tanto, que cualquier análisis de ordenación es factible (Álvarez, 1994). En este caso, el valor fue de 0,90, lo que revalida la ejecución de los Análisis de Componentes Principales realizados. Con respecto al test KMO, Kaiser, Meyer y Olkin proponen que un valor mayor a 0,75 indica alta relación estadística, un valor entre 0,50 y 0,75 muestra una relación estadística media y un valor menor a 0,50 expone una relación estadística baja (de la Fuente, 2011). El valor de correlación de una variable revela la contribución que cada unidad experimental aporta para esa característica determinada; por consiguiente, un valor KMO bajo indica gran variabilidad dentro de los datos, lo que provoca una falta de relación entre ellos (Álvarez, 1994). Por esta razón, las cuatro medidas antes mencionadas fueron eliminadas por presentar relaciones estadísticas medias y bajas.

5.4. ANÁLISIS COMPARATIVO ENTRE AGRUPACIONES

5.4.1. DIMORFISMO SEXUAL

El dimorfismo sexual puede ser el resultado de la selección sexual, la competencia de alimentos, la diferenciación de nicho o, simplemente, el crecimiento diferencial entre los sexos (por ejemplo, las hembras más grandes son más aptas para la preñez y el alumbramiento) (Temeles, Miller y Rifkin, 2010; Liao, Zeng, Zhou y Jehle, 2013). En algunos taxones de animales, los sexos difieren morfológicamente e, incluso, parecen especies distintas; es por ello que en los análisis estadísticos es esencial determinar la existencia de desigualdades entre machos y hembras, ya que las diferencias en tamaños podrían ser explicadas por dimorfismo sexual o podrían aumentar el error experimental (Davis y Carter, 1978).

La variabilidad cumple un papel importante en la evolución ya que mantiene la integridad fenotípica y provee la base para los procesos de especiación, en donde el medio ambiente moldea a las poblaciones en respuesta a condiciones particulares (Brown y Lomolino, 1998; Lestrel, 2000). La variación intraespecífica representa un factor determinante para analizar los límites entre diferentes agrupaciones; por esta razón, los estudios morfométricos toman en cuenta dos componentes que introducen tal variabilidad dentro de la especie: la edad y el sexo (Alvarado, 2005). En esta investigación solo se analizaron especímenes adultos, por lo que el factor de variación que se consideró fue el sexo.

El ACP de 30 ejemplares del occidente de la cordillera de los Andes, identificados como la subespecie *Tonatia saurophila bakeri*, separados en dos grupos: hembras (14) y machos (16), arrojó como resultado dos componentes principales que, en conjunto, explican el 58,74 % de la varianza total. El primer componente principal (CP1) revela el 42,98 % y el segundo componente principal (CP2) explica el 15,76 % de la varianza (Tabla 3). La proyección de los ejemplares sobre el CP1 y el CP2 no evidenció dos grupos morfométricos marcados entre ellos

(Figura 4), es decir que los ejemplares de esta subespecie no presentan dimorfismo sexual.

Asimismo, se realizó un análisis similar con 105 ejemplares del oriente de la cordillera de los Andes, identificados como la subespecie *Tonatia saurophila maresi*, tomando en cuenta su sexo: hembras (54) y machos (51). En este análisis el CP1 revela el 41,66 % de la varianza, el CP2 explica el 12,68 % y, en conjunto, estos dos componentes principales explican el 54,34 % de la varianza total. (Tabla 4). La proyección de los ejemplares sobre el CP1 y el CP2 no evidenció grupos morfométricos correlacionados con el sexo (Figura 5), por lo que los ejemplares de *Tonatia saurophila maresi* tampoco presentan dimorfismo sexual.

Posteriormente, se corrió el análisis con los 135 ejemplares de *Tonatia saurophila*, incluyendo las dos subespecies, formado por 68 hembras y 67 machos. Este análisis arrojó como resultado dos componentes principales que, en conjunto, explican el 71,20 % de la varianza total. El CP1 revela el 62,34 % y el CP2 explica el 8,86 % de la varianza (Tabla 5). La proyección de los ejemplares sobre el CP1 y el CP2 evidenció un solo grupo morfométrico marcado (Figura 6), es decir la especie *Tonatia saurophila* no presenta dimorfismo sexual, por lo que fue considerada como monomórfica.

Estos resultados no son análogos a los de otros organismos similares, como algunas especies del género *Lophostoma*, en donde sí se han evidenciado variaciones en la fisonomía entre los sexos (Davis y Carter, 1978). Por lo tanto, la inexistencia de dimorfismo sexual, para las características examinadas, permitió que los siguientes análisis de este trabajo se realicen con ambos sexos juntos. A pesar de este resultado, no se descarta la posibilidad de que exista algún tipo de dimorfismo sexual en otras variables morfométricas no analizadas.

5.4.2. POBLACIONES OCCIDENTALES VERSUS ORIENTALES

Para establecer la separación morfométrica entre las poblaciones occidentales y orientales se corrió un ACP con los 137 ejemplares de *Tonatia saurophila*, separando al conjunto de datos en dos grupos: los especímenes del occidente (31) y los del oriente (106) de los Andes. El CP1, el cual revela el 62,50 % de la varianza, está altamente correlacionado con las variables de tamaño (como la longitud cóndilo-canino, la longitud del cráneo y la longitud cóndilo-incisivo), mientras que el CP2, el cual explica el 8,80 % de la varianza, corresponde a las variables de forma (como el ancho zigomático, el ancho de la caja craneal, el ancho en M2, la longitud de la tibia y la longitud cóndilo-basal). Considerando los dos componentes en conjunto, estos explican el 71,30 % de la varianza total (Tabla 6).

La proyección de todos los especímenes sobre el CP1 y el CP2 evidenció dos agrupaciones separadas y consistentes con las predicciones de variación intraespecífica entre las poblaciones del occidente (Grupo O) y del oriente (Grupo E) de la cordillera de los Andes (Figura 7). Los individuos occidentales (*Tonatia saurophila bakeri*) presentan una mayor longitud cóndilo-canino (CCL), del cráneo (GLS) y del cóndilo-incisivo (CIL) que los individuos orientales (*Tonatia saurophila maresi*) (Figuras 8 y 9). Es importante mencionar que las diferencias entre estas dos agrupaciones estuvieron relacionadas a las variables que explican el tamaño, es decir se vieron reflejadas en el CP1.

Tomando en cuenta el eje del CP1, los ejemplares ICN-19455 (del Municipio de Albania en La Guajira, Colombia) y AMNH-139440 (del Palmar en Puntarenas, Costa Rica) (Grupo O) se encuentran dentro del conjunto opuesto y, por lo tanto, presentan mayor similitud en tamaño con sus pares orientales (Grupo E), especialmente la longitud cóndilo-canino (CCL) es menor que la del resto de su agrupación. Adicionalmente, el ejemplar ICN-12045 (de San Juan de Arama en Meta, Colombia) (Grupo E) se encuentra separado de su conjunto, por lo que es más

semejante en tamaño con los individuos occidentales (Grupo O); por ejemplo, la longitud del cráneo (GLS) es mayor que la del resto de ejemplares orientales.

Finalmente, tomando en cuenta las cuatro agrupaciones definidas *a priori*: los ejemplares del occidente de los Andes (Grupo Occ), los del oriente de la cordillera (Grupo Ori), los especímenes caribeños (Grupo C) y los provenientes de Centroamérica (Grupo CA), el análisis de toda la muestra resumió el 71,30 % de la varianza total en los dos primeros componentes principales. El CP1 expresa el 62,50 % (Tabla 7), la cual está relacionada con las variables de tamaño como la longitud cóndilo-canino (CCL), la longitud del cráneo (GLS) y la longitud cóndilo-incisivo (CIL) (Figura 10), mientras que el CP2 revela el 8,80 % de la varianza (Tabla 7), la cual está relacionada a las variables de forma como el ancho zigomático (ZB), el ancho de la caja craneal (BB), el ancho en M2 (M2M2), la longitud de la tibia (TiL) y la longitud cóndilo-basal (CB) (Figura 11).

La proyección de todos los especímenes sobre el CP1 y el CP2 estableció tres conjuntos: el primero compuesto por los ejemplares del occidente de los Andes (Grupo Occ), el segundo conjunto, por los especímenes del Caribe (Grupo C) y de Centroamérica (Grupo CA) y el tercero por los ejemplares del oriente de la cordillera (Grupo Ori). Los individuos del occidente de los Andes, del Caribe y de Centroamérica (Grupos Occ, C y CA, respectivamente) presentan una mayor longitud cóndilo-canino (CCL), del cráneo (GLS) y cóndilo-incisivo (CIL) que los especímenes del oriente (Grupo Ori), los cuales son más pequeños. Asimismo, se determinó que el ejemplar caribeño ICN-19455 y el espécimen centroamericano AMNH-139440 presentan una menor longitud cóndilo-canino (CCL) en contraste con el resto de ejemplares centroamericanos (Grupo CA), caribeños (Grupo C) y del occidente de los Andes (Grupo Occ); por esta razón se encuentran dentro del conjunto formado por los individuos orientales (Grupo Ori). Adicionalmente, el ejemplar oriental colombiano ICN-12045 presenta una mayor longitud del cráneo (GLS) a comparación de otros especímenes orientales (Grupo Ori) (Figura 12).

La prueba de Tukey, realizada a los cuatro grupos establecidos en el último estudio del ACP, determinó que las agrupaciones conformadas por los Grupos Occ y Ori y por los Grupos Ori y C son significativas ($p < 0,05$) y, por lo tanto, dentro de cada agrupación, se rechaza la semejanza de estos grupos; mientras que la agrupación conformada por los Grupos Occ y C no es significativa ($p > 0,05$), sin que se pueda rechazar una semejanza entre ellos (Tabla 8; Figura 13). Es importante mencionar que el Grupo CA (ejemplares de Costa Rica, Centroamérica) fue eliminado del análisis, ya que esta prueba elimina automáticamente todas las unidades experimentales con datos incompletos. A pesar de ello, esto ratifica los resultados obtenidos en la última prueba del ACP.

Al igual que en la investigación realizada por Williams y colaboradores (1995), se hallaron diferencias en el tamaño de las subespecies de *Tonatia saurophila*, determinando que la subespecie *T. saurophila bakeri* es más grande que *T. saurophila maresi*. Sin embargo, el equipo de Williams no encontró una separación evidente y marcada entre estos grupos, por lo que las mantuvieron como subespecies; posiblemente, esto ocurrió por la organización de los datos con respecto a las localidades definidas en los análisis estadísticos, por la cantidad (diez medidas) y el tipo de variables utilizadas y por la falta de evidencia molecular. Los Análisis de Componentes Principales ponen en evidencia la relación morfométrica entre los especímenes de cada subespecie y la separación marcada entre las agrupaciones de localidades occidentales (Grupo O) y orientales (Grupo E), a partir de desigualdades con respecto a las medidas de los ejemplares estudiados (Figura 7). Las posibles causas que permitieron la separación de estas dos agrupaciones y las probables consecuencias de este proceso, así como los individuos atípicos de cada grupo se analizan a continuación:

5.4.2.1. INFLUENCIA BIOGEOGRÁFICA

En esta investigación, se considera que *T. saurophila bakeri* y *T. saurophila maresi* podrían tratarse mejor como dos agrupaciones morfométricas distintas ya que

los ejemplares del occidente de los Andes (Grupo Occ), del Caribe (Grupo C) y los especímenes de Centroamérica (Grupo CA) (i.e. *T. saurophila bakeri*) se encuentran morfométricamente aislados, considerando mayoritariamente las variables de tamaño, en relación con los ejemplares del oriente de la cordillera (Grupo Ori) (i.e. *T. saurophila maresi*) (Figura 12). En este caso, dos episodios geológicos pudieron haber sido trascendentales en la determinación de estas diferencias: la formación de los Andes y el establecimiento del istmo de Panamá como lo demostraron Hoffmann y Baker (2003) en murciélagos del género *Carollia*.

La cordillera de los Andes se formó en el Mesozoico, específicamente a finales del Cretácico (desde 100,5 hasta 66 millones de años atrás), por la subducción de la Placa de Nazca por debajo de la Placa Suramericana (Pankhurst y Oncken, 2008). Los movimientos sísmicos y la actividad volcánica, que ocurrieron después de su levantamiento, tuvieron mayor importancia en la configuración del relieve y, por ende, en los procesos biogeográficos subsecuentes (Chesser, 2000). En el Oligoceno (periodo Terciario de la era Cenozoica, hace 34 millones de años), la superfamilia Noctilionoidea se desplazó desde Gondwana oriental hacia lo que hoy es Sudamérica, y en esta zona comenzó parte de la diversificación de la familia Phyllostomidae (Arita, Vargas y Villalobos, 2014; López, Hand, Laffan y Archer, 2018). Se estima, según análisis filogenéticos simultáneos, que la diversificación entre los géneros de murciélagos de la subfamilia Phyllostominae se produjo durante el comienzo y mediados del Mioceno (desde 23 hasta 16,9 millones de años atrás), como sucedió con roedores caviomorfos y plitirinos (Hoffmann et al., 2008). Específicamente, la división entre el género *Tonatia* y un clado que incluía los géneros *Artibeus* (Stenodermatinae) y *Anoura* (Glossophaginae) se estima que ocurrió hace 22 millones de años (Teeling et al., 2005).

A finales del Mioceno, probablemente, se dieron varios procesos ancestrales de migración de *Tonatia saurophila* en todo el norte de Sudamérica (como ocurrió en *Carollia*), especialmente en los Andes septentrionales que aún estaban en un proceso de formación y crecimiento (Gregory, 2000; Hoffmann y Baker, 2003). A

partir de esta dispersión, *Tonatia saurophila* habría comenzado a ocupar gran parte del norte de Sudamérica y las estribaciones noroccidentales de la cordillera. Los efectos de los eventos paleogeográficos del Mioceno en la diversificación de especies neotropicales proporcionaron una base para los patrones evolutivos de las siguientes épocas (Santos et al., 2009). Por estas razones, a comienzos del Plioceno, seguramente, estos murciélagos aprovecharon el recién formado istmo de Panamá y todos los procesos biogeográficos subsecuentes (i.e. las expansiones de los bosques) para colonizar Centroamérica y algunas islas del Caribe, entre ellas Jamaica y Trinidad y Tobago (Hoffmann y Baker, 2003; Arita et al., 2014; Leigh, O'dea y Vermeij, 2014).

Finalmente, las glaciaciones y la actividad tectónica y volcánica en los Andes, producidas en los últimos millones de años, probablemente, facilitaron la especiación vicariante dentro de *Tonatia saurophila* (Chesser, 2000). Pero, la disminución de la presión atmosférica (baja asimilación de oxígeno del aire inhalado), la reducción de la temperatura (mayor cantidad de recursos para mantener una determinada temperatura corporal) y la escasez de alimentos (alas desnudas y altamente vascularizadas aumentan el área superficial, provocando pérdida de calor corporal y gasto acelerado de las insuficientes reservas energéticas) ocasionadas conforme la altitud aumenta, posiblemente, fueron las detonantes para que los procesos migratorios y el flujo génico se detuvieran entre las poblaciones occidentales y orientales (Koopman, 1978; Graham, 1990), como ocurrió en algunas especies de *Artibeus* y en *Glossophaga soricina* (Van Den Bussche, Hudgeons y Baker, 1998; Hoffmann y Baker, 2001). De igual manera, es importante mencionar que la cordillera no ha sido una barrera vicariante para todas las especies de murciélagos; por ejemplo, en *Carollia brevicauda* se encontraron distancias genéticas de 1,2 % entre poblaciones localizadas en lados opuestos de los Andes, esto se produjo por la capacidad conectora de las poblaciones localizadas en la vertiente atlántica de la cordillera (Hoffmann y Baker, 2003).

5.4.2.2. RASGOS FUNCIONALES

Las relaciones entre los caracteres craneales con los hábitos alimenticios (u otros factores ecológicos como la competencia), encontradas en algunas especies de murciélagos insectívoros, permiten pronosticar la dieta de otros murciélagos a partir de la correspondencia con diferentes medidas cráneo-dentales y rasgos morfológicos (Freeman, 1981). Dependiendo de las características de la dieta, la funcionalidad de los músculos específicos para la alimentación cambia, alterando la morfología del cráneo y la mandíbula para encontrar la fuerza de mordida óptima (López, Pérez y Wilson, 2015). Según la clasificación de invertebrados en una escala cualitativa de dureza de uno (más suave) a cinco (más duro), propuesta por Freeman (1981), se asigna a la familia Tettigoniidae un valor de tres y a las arañas en general un valor de dos. Estos dos grandes taxones forman parte de la dieta común de *Tonatia saurophila* (Dechmann et al., 2009), pero no se conocen las preferencias alimenticias particulares de las poblaciones occidentales y orientales de los Andes (Tirira, 2017).

En varios análisis se han realizado estimaciones razonables sobre la selección de presas por medio de la longitud de los dientes molariformes (MLTRL) y la corpulencia de los cráneos. A partir de esto, se podría establecer una posible relación entre la mayor longitud de los dientes molariformes (en promedio 7,44 mm, ver Tabla 1) y la robustez media de los cráneos de las poblaciones occidentales (Figuras 14 y 15) con la ingesta de insectos de exoesqueleto rígido del orden Hemiptera (con un valor de cuatro) y de dureza intermedia del orden Orthoptera; mientras que los cráneos de los ejemplares de las poblaciones orientales, que presentan una menor longitud de los dientes molariformes (en promedio 6,44 mm, ver Tabla 1) y son gráciles (Figuras 14 y 15), probablemente, tengan mayor relación con el consumo de insectos con cuerpos más suaves como los del orden Lepidoptera (con un valor de dos) y la gran mayoría de arañas (Freeman, 1981).

La morfología y morfometría craneal sugieren cierto grado de especialización en el tipo de alimento que consumen, el procesamiento alimenticio y la fuerza al

momento de morder; sin embargo, lo que una especie come, seguramente, varía según la abundancia relativa de los insectos, la competencia con otras especies, entre otros factores (Freeman, 1981; López et al., 2015; Tinoco, 2015). El cambio de dieta se produce a partir de una especiación ecológica, generalmente, simpátrica y, normalmente, tiene a la competencia como el motor de dicha separación; por lo tanto, es importante evaluar a las otras especies presentes en la zona para poder determinar el mecanismo de especiación y, a su vez, establecer los hábitos alimenticios de las agrupaciones morfométricas occidentales y orientales.

5.4.2.3. EJEMPLARES ATÍPICOS

En el ACP, el ejemplar ICN-19455 (del Municipio de Albania en La Guajira, Colombia) presenta una marcada diferenciación con respecto al tamaño (CP1), en relación con el resto de ejemplares caribeños (Grupo C), mostrando mayor similitud con los especímenes de localidades orientales de la cordillera (Grupo Ori) (Figura 12). Según un estudio realizado por Ditchfield (2000), se determinó que cuatro especies de murciélagos Neotropicales (*Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina* y *Sturnira lilium*), localizadas en las vertientes noroccidental, nororiental y atlántica de los Andes (Serranía del Perijá y Cordillera de Mérida), presentan menores niveles de variación interespecífica y de divergencia genética que otros mamíferos no voladores (marsupiales y roedores) que se encuentran en estas mismas zonas. Esto podría identificarse como una posible intergradación primaria entre las poblaciones occidentales y orientales en los Andes septentrionales (Hoffmann y Baker, 2003). Aunque la evidencia científica en otras especies de murciélagos corrobore el flujo de individuos entre las estribaciones occidentales y orientales de los Andes, es bastante improbable que el ejemplar ICN-19455 sea prueba de ello, ya que varios ejemplares analizados, que provenían de localidades de la vertiente atlántica occidental de los Andes (ICN-19454 e ICN-21276 de Albania y Valledupar en Colombia, respectivamente, y AMNH-130704 de Bolívar en Venezuela) (Grupo C), presentan características morfométricas coherentes con las de Centroamérica (Grupo CA) y del occidente de la cordillera (Grupo Occ) (Figura

12). Por lo tanto, se descarta, por ahora, el movimiento entre las poblaciones occidentales y orientales en los Andes septentrionales y un posible grupo morfométrico con ejemplares caribeños que estén aislados en conjunto; a pesar de ello, se requieren análisis moleculares poblacionales para comprender de mejor manera las relaciones filogenéticas entre estas agrupaciones.

Asimismo, el ejemplar AMNH-139440 (del Palmar en Puntarenas, Costa Rica) presenta mayor similitud en tamaño (CP1) con los especímenes de localidades orientales (Grupo Ori) (Figuras 7 y 12). Esto podría explicarse por medio de una subdivisión molecular (Vaca, 2015), dentro del filogrupo distribuido sobre Centroamérica y el oeste de los Andes, que exceda la mayoría de las comparaciones interespecíficas en el género *Tonatia*, como se ha visto, por ejemplo, en *Carollia castanea* (Hoffmann y Baker, 2003). A pesar de ello, es importante mencionar que otros ejemplares (AMNH-139437, AMNH-139438, AMNH-139439, AMNH-139443, AMNH-139444 y AMNH-139445), de la misma localidad del espécimen en cuestión (Grupo CA), concuerdan morfométricamente con los individuos occidentales (Grupos Occ y C) (Figura 12). Por lo tanto, se excluye una probable subdivisión morfométrica dentro de los individuos centroamericanos y los especímenes del occidente de la cordillera, se acepta un proceso de dispersión entre Centroamérica y el oeste de Sudamérica (por medio del istmo de Panamá) en lugar de un escenario vicariante y se reconoce la variabilidad intraespecífica que podrían presentar las poblaciones de localidades occidentales, tomando en cuenta los dos ejemplares atípicos (ICN-19455 y AMNH-139440), con respecto a las medidas mínimas que los caracteres morfométricos analizados podrían tener.

Finalmente, el ejemplar ICN-12045 (de San Juan de Arama en Meta, Colombia) presenta una marcada diferenciación, con respecto al tamaño (CP1), del resto de ejemplares orientales colombianos (Grupo Ori), mostrando mayor similitud con los especímenes de localidades occidentales de la cordillera (Grupo Occ) (Figura 7). Esto también se podría explicar por medio de la variabilidad intraespecífica de las poblaciones de localidades orientales con respecto a las medidas máximas que los

caracteres morfométricos analizados podrían tener. Por su parte, un aumento en la muestra proveniente de Colombia lograría dilucidar de mejor manera estas justificaciones.

5.5. ANÁLISIS DISCRIMINANTE ENTRE AGRUPACIONES

El Análisis de Función Discriminante realizado a los 137 ejemplares, pertenecientes a seis agrupaciones separadas *a priori* por su lugar de origen, ubicó correctamente al 80,30 % de los individuos empleados. Las agrupaciones formadas por especímenes del occidente de Colombia y Ecuador (Grupo Occ), los individuos del Caribe de Colombia y Venezuela (Grupo C), los ejemplares de Centroamérica (Grupo CA) y los individuos de Trinidad y Tobago (Grupo T) tuvieron el 100 % de clasificación acertada. El conjunto formado por ejemplares del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano (Grupo Ori) obtuvo el 73,90 % de clasificación acertada; siendo que en este grupo se reubicó un ejemplar como parte del Grupo Occ (especímenes del occidente de Colombia y Ecuador), otro individuo como parte del Grupo C (ejemplares caribeños), 14 especímenes como parte del Grupo EG (individuos de Guyana, Guayana Francesa y Brasil) y siete ejemplares más fueron reubicados como parte del Grupo T (especímenes de Trinidad y Tobago) (Tabla 9). La agrupación conformada por individuos de Guyana, Guayana Francesa y Brasil (Grupo EG) obtuvo el 69,20 % de clasificación acertada; reubicó dos ejemplares como parte del Grupo Ori (especímenes del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano) y otros dos individuos como parte del Grupo T (ejemplares de Trinidad y Tobago).

Todos los cambios realizados en la agrupación formada por los ejemplares de Guyana, Guayana Francesa y Brasil (Grupo EG) concuerdan con los conjuntos morfométricos orientales (i.e. Grupos Ori y T). Por otra parte, los cambios realizados en la agrupación conformada por los especímenes del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano (Grupo Ori) también concuerdan con los conjuntos morfométricos orientales (i.e. Grupos EG y T), a excepción de dos re identificaciones,

donde un espécimen fue ubicado como parte del conjunto conformado por ejemplares del occidente de Colombia y Ecuador (Grupo Occ) y otro como parte del conjunto constituido por individuos caribeños (Grupo C) (Tabla 9). Estas dos últimas reubicaciones no tienen mayor relevancia dentro de la muestra total y no representan un cambio significativo dentro de los resultados.

Asimismo, este análisis se basó en las dos primeras funciones discriminantes (FD) que tienen gran capacidad predictiva y que en conjunto explican el 86,90 % de la varianza total. La FD1 expresa el 69,90 % de la varianza y sus cargas discriminantes muestran que las variables con mayor aportación en la discriminación de las seis agrupaciones son la longitud de los dientes del maxilar superior (MTRL), la longitud de la mandíbula (MANDL) y la longitud cóndilo-canino (CCL); mientras que la FD2 revela el 17,00 % de la varianza y las variables con más contribución son el ancho zigomático (ZB) y la longitud de la tibia (TiL) (Tabla 10). Al proyectar los especímenes en un gráfico entre la FD1 y la FD2, se observó que los especímenes del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano (Grupo Ori), los individuos de Guyana, Guayana Francesa y Brasil (Grupo EG) y los ejemplares de Trinidad y Tobago (Grupo T) no pueden ser diferenciados entre sí, pero pueden ser discriminados de los demás grupos en función de las variables que explican el mayor porcentaje de la varianza en el eje FD1. Contrario a lo anterior, los especímenes del occidente de Colombia y Ecuador (Grupo Occ), los ejemplares del caribe de Colombia y Venezuela (Grupo C) y los individuos de Centroamérica (Grupo CA) pueden ser diferenciados entre sí, por medio de las variables que explican el mayor porcentaje de la varianza en el eje FD2; asimismo, estos tres grupos pueden ser discriminados de los otros conjuntos (Grupos Ori, EG y T) por medio de las variables que explican el mayor porcentaje de la varianza en el eje FD1. A pesar de que los conjuntos conformados por ejemplares occidentales (Grupos Occ, C y CA) no se encuentren solapados, la discriminación entre estos grupos con las poblaciones orientales (Grupos Ori, EG y T) apoya fuertemente al reconocimiento de dos grandes conjuntos morfométricos aislados: la agrupación occidental y oriental (Figura 14).

Con estos resultados, se asume un posible flujo migratorio entre las poblaciones orientales (Grupos Ori, EG y T), especialmente, entre los individuos de Trinidad y Tobago (Grupo T) con los especímenes de Guyana, Guayana Francesa y Brasil (Grupo EG) (Figura 14), como ocurre en algunas especies de *Sturnira* (Hernández y León, 2017), y se corrobora el resultado obtenido en los Análisis de Componentes Principales con respecto a la agrupación morfométrica oriental (Figura 7). Por otra parte, los ejemplares occidentales (Grupos Occ, C y CA) no constituyen un grupo morfométrico consistente, como se esperaría según las predicciones de Koopman (1982), pero muestran una correspondencia morfométrica, con respecto al eje FD1 del AFD, que los diferencia de las poblaciones orientales (Figura 14). Sería de suma importancia recopilar más datos morfométricos y realizar análisis moleculares de las poblaciones provenientes de Centroamérica, el Caribe y el occidente de los Andes para tener un entendimiento mejor detallado de estas poblaciones.

Finalmente, la variación del tamaño podría ser la principal fuente de plasticidad fenotípica encontrada entre los grupos morfométricos occidental y oriental. Estas respuestas adaptativas están relacionadas a las dinámicas ambientales y geográficas que cada agrupación enfrenta dentro de su área de distribución (López et al., 2015). Los individuos del grupo morfométrico occidental son más grandes que los especímenes de la agrupación morfométrica oriental; en este caso, mayores dimensiones actúan como un amortiguador en entornos cambiantes (e.g. los Fenómenos del Niño afectan las regiones costeras del Pacífico de Centro y Sur América) y aumentan el flujo génico entre poblaciones distantes (constantes migraciones entre individuos del oeste de la cordillera y de Centroamérica) (Lomolino, 2005). El tamaño corporal afecta el metabolismo, la reproducción, el comportamiento e, incluso, acelera la evolución molecular (Nunn y Stanley, 1998); por lo tanto, este rasgo puede restringir la gama de elementos ecológicos necesarios para el beneficio de las especies. Por esta razón, los individuos de la agrupación morfométrica oriental, que presentan menores

dimensiones, se podrían ver más afectados por mayores restricciones energéticas en comparación con los ejemplares occidentales.

5.6. DESCRIPCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

A partir de las observaciones y de los análisis fotográficos realizados a los ejemplares, se reconocieron cuatro patrones de variación morfológica craneal que se describen a continuación:

- En vista dorsal del cráneo, se puede apreciar que el borde posterior de la caja craneana en la población oriental presenta un ligero vértice por la presencia de un proceso sagital poco desarrollado, mientras que la población occidental presenta un vértice agudo por la presencia de un proceso sagital muy desarrollado (Figura 15).
- En vista oclusal de la mandíbula, se puede observar que el cóndilo mandibular es grácil en la población oriental y robusto en la población occidental (Figura 16).
- En vista lateral de la mandíbula, se puede apreciar que la separación entre el canino y el primer premolar es menor en la población occidental, mientras que en la población oriental, la separación es completa o mayor en la parte inferior (Figura 17).
- En vista a través del foramen magno (vista basioccipital posterior), se aprecia que el proceso clinoides es bien desarrollado en la población occidental y poco desarrollado o ausente en la población oriental (Figura 18).

Con respecto a las características corporales, se evidenció que la población del occidente de la cordillera tiene la piel alrededor de la boca, hoja nasal y verrugas del labio inferior más claras que en la población oriental. Además, se observó que la población oriental presenta un pelaje más oscuro y, generalmente, con parches de

pelo con puntas rojizas, mientras que en la población occidental el pelaje es más claro y uniforme (Figura 19).

5.7. CORRELACIÓN ENTRE MORFOMETRÍA Y EVIDENCIA MOLECULAR

Los resultados de los análisis multivariados manifiestan una evidente diferenciación morfométrica entre las poblaciones de *Tonatia saurophila* localizadas al occidente y al oriente de los Andes (Figuras 7, 12 y 14), que es consistente respecto a los datos moleculares obtenidos en un estudio sin publicar de M. A. Camacho (comunicación personal, 13 de marzo de 2018). En este estudio, *Tonatia saurophila* fue dividida en cuatro filogrupos con distancias genéticas interespecíficas que oscilan entre el 4,9 y el 8,2 %, e intraespecíficas inferiores al 2 %. El primer filogrupo incluye ejemplares de Panamá, Honduras y del oeste de Ecuador, mientras que las otras tres agrupaciones incluyen muestras de Guyana (Filogrupo II), Perú (Filogrupo III) y el este de Ecuador (Filogrupo IV). Las mayores distancias genéticas encontradas fueron entre el Filogrupo I y IV (7,8 %), el Filogrupo II y IV (8,2 %) y el Filogrupo III y IV (7 %). Todos estos porcentajes de variación interespecífica se ajustan al rango necesario (2 – 11 %) para determinar la posible existencia de especies hermanas y, además, sobrepasan la media porcentual establecida para murciélagos (6,83 %) (Bradley y Baker, 2001). En *Carollia castanea*, por ejemplo, las distancias genéticas interespecíficas, entre filogrupos del occidente y oriente (7,6 %), son iguales o mayores que cualquier divergencia interespecífica entre las otras especies del género, por lo que se afirma la presencia de una especie críptica (Hoffmann y Baker, 2003).

Con estos resultados, netamente moleculares, se consideraría la existencia de cuatro posibles especies hermanas; a pesar de ello, estos estudios deben tener congruencia con la evidencia morfométrica independiente para dar una respuesta más acertada. Gracias a los análisis realizados en morfometría, se definen, tan solo, dos posibles grupos de los cuatro estipulados molecularmente: el Filogrupo I y otra agrupación que abarca a los Filogrupos II, III y IV. Según los Análisis de

Componentes Principales y los Análisis de Función Discriminante, todos los ejemplares localizados al oriente de la cordillera forman un conjunto aislado morfométricamente (Figuras 7, 12 y 14); por lo tanto, este soporte morfométrico sirve como advertencia de que el resultado molecular final podría presentar errores. Por otra parte, las distancias genéticas entre el Filogrupo I y IV (7,8 %) son consistentes con las diferencias entre las agrupaciones morfométricas occidental y oriental; además, los valores de divergencia intraespecífica de estos dos filogrupos se encuentran alrededor del 1,5 % (M. A. Camacho, comunicación personal, 13 de marzo de 2018), como se esperaría si la formación de los Andes produjera un episodio vicariante (Hoffmann y Baker, 2003). Con esto, se corroboraría una posible especie críptica en *Tonatia saurophila*.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

En los análisis multivariados (ACP y AFD), los ejemplares de *Tonatia saurophila* de Centroamérica y de las estribaciones occidentales de los Andes en Venezuela, Colombia y Ecuador comparten características morfométricas similares que los aíslan de los especímenes de Trinidad y Tobago, Guyana, Guayana Francesa, Brasil y de los individuos de las estribaciones orientales de la cordillera en Colombia, Ecuador y Perú, los cuales forman una agrupación morfométricamente independiente. Es probable que estas dos agrupaciones hayan sufrido un proceso reciente de especiación vicariante ocasionado por el crecimiento y el desarrollo de la cordillera de los Andes hace alrededor de dos millones de años. Una serie más amplia de ejemplares provenientes de Centroamérica, Trinidad y Tobago y del Caribe colombiano y venezolano podría aclarar, de mejor manera, la situación actual de las agrupaciones en estas zonas poca muestreadas y, así, complementar los resultados del presente trabajo.

El conjunto morfométrico occidental presenta medidas cráneo-dentales y corporales más grandes que la agrupación morfométrica oriental. La longitud cóndilo-canino (CCL), longitud del cráneo (GLS), longitud cóndilo-incisivo (CIL), longitud de los dietes del maxilar superior (MTRL), longitud de los dientes de la mandíbula (MANDL) y el ancho zigomático (ZB) son las variables que más contribuyen en la discriminación de estas dos agrupaciones morfométricas. Los valores mínimos de las características analizadas de la agrupación morfométrica occidental corresponden a los valores máximos de los caracteres del conjunto morfométrico oriental, es decir la variabilidad intraespecífica de las dos agrupaciones es colindante.

Los ejemplares de la agrupación morfométrica occidental difieren morfológicamente del conjunto oriental por poseer un vértice agudo en el borde posterior de la caja craneana, tener los cóndilos mandibulares relativamente robustos, presentar una separación poco evidente o inexistente entre el canino y el primer premolar de la mandíbula y tener el proceso clinoides bien desarrollado.

Además, en el conjunto morfométrico oriental el color del pelaje dorsal es oscuro (al igual que la piel y las verrugas alrededor de la boca) y, generalmente, presenta parches de pelo con puntas rojizas, mientras que en la agrupación occidental el color del pelaje dorsal es más claro y uniforme.

Se propone elevar a las dos subespecies de *Tonatia saurophila* a especies válidas, es decir, *Tonatia bakeri*, distribuida al occidente de la cordillera de los Andes y en Centroamérica, y *Tonatia maresi*, distribuida al oriente de la cordillera. De esta forma, *Tonatia saurophila* (o la subespecie *T. saurophila saurophila*) quedaría restringida a la localidad tipo (Balaclava, Jamaica) y probablemente extinta. Sin embargo, es importante mencionar que las diferencias morfométricas y morfológicas, por si solas, no reflejan un proceso de especiación, por lo que estos rasgos analizados sirven solo para caracterizar al taxón y no para definirlo; para ello, es importante realizar estudios moleculares y ecológicos complementarios que permitan corroborar dicha separación. Por lo tanto, ratificamos la importancia de este trabajo como el punto de partida para el esclarecimiento de las relaciones taxonómicas dentro de *Tonatia saurophila*.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, L., Rosa, R., Jones, G., y Machado, R. B. (2015). Effect of chronological addition of records to species distribution maps: the case of *Tonatia saurophila maresi* (Chiroptera, Phyllostomidae) in South America. *Austral Ecology*, 40(7), 836-844.
- Aldas, J., y Uriel, E. (2017). *Análisis multivariante aplicado con R*. Segunda Edición. Ediciones Paraninfo. Madrid. 678 p.
- Allen, J. A., Carriker, M. A., y Elliot, D. G. (1910). Mammals from the Caura District of Venezuela; with description of a new species of *Chrotopterus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 28(12), 145-149.
- Alvarado, D. (2005). *Caracterización Morfométrica y Distribución del Género Akodon (Muridae: Sigmodontinae) en Ecuador*. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Alvarado, D. F., y D'Elía, G. (2013). A new genus for the Andean mice *Akodon latebricola* and *A. bogotensis* (Rodentia: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy*, 94(5), 995-1015.
- Álvarez, R. (1994). *Estadística multivariante y no paramétrica con SPSS Aplicación a las ciencias de la salud*. Ediciones Díaz de Santos. Madrid. 408 p.
- Arita, H. T., Vargas, J., y Villalobos, F. (2014). Latitudinal gradients of genus richness and endemism and the diversification of New World bats. *Ecography*, 37(11), 1024-1033.
- Baker, R. J., Solari, S., Cirranello, A., y Simmons, N. B. (2016). Higher level classification of phyllostomid bats with a summary of DNA synapomorphies. *Acta Chiropterologica*, 18(1), 1–38.
- Barclay, R. M., Harder, L. D., Kunz, T. H., y Fenton, M. B. (2003). Life histories of bats: life in the slow lane. *Bat ecology*. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos. 209-253 pp.

- Boada, C. E. (2013). *Genetic and morphological variability of the páramo Oldfield mouse *Thomasomys paramorum* Thomas, 1898 (Rodentia: Cricetidae): evidence for a complex of species* (Master's thesis, Quito/PUCE/2013).
- Bradley, R. D., y Baker, R. J. (2001). A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 960-973.
- Brown, J., y Lomolino, M. (1998). *Biogeography*. Segunda Edición. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 691 p.
- Brunet-Rossinni, A. K., y Wilkinson, G. (2009). Methods for age estimation and the study of senescence in bats. En: T. H. Kunz y S. Parsons (Eds). *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (pp. 315-325). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Budinski, I., Jojić, V., Jovanović, V. M., Bjelić-Čabrilo, O., Paunović, M., y Vujošević, M. (2015). Cranial variation of the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* (Chiroptera: Rhinolophidae) from the central Balkans. *Zoologischer Anzeiger: A Journal of Comparative Zoology*, 254, 8-14.
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., y Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1-11.
- Carstens, B. C., Lundrigan, B. L., y Myers, P. (2002). A phylogeny of the Neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data. *Journal of Mammalian Evolution*, 9(1), 23-53.
- Chesser, R. T. (2000). Evolution in the high Andes: the phylogenetics of *Muscisaxicola* ground-tyrants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15(3), 369-380.
- Cirranello, A., Simmons, N. B., Solari, S., y Baker, R. J. (2016). Morphological diagnoses of higher-level phyllostomid taxa (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 18(1), 39-71.

- Cox, C. B., Moore, P. D., y Ladle, R. (2016). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Novena Edición. John Wiley & Sons. Hoboken. 496 p.
- Dasilio, A. (2016). *Utilidade filogenética de genes nucleares em comparação com gene mitocondrial para Phyllostomidae (Chiroptera)* (Master's thesis, Universidade Federal do Espírito Santo).
- Dávalos, L. M., Cirranello, A. L., Geisler, J. H., y Simmons, N. B. (2012). Understanding phylogenetic incongruence: lessons from phyllostomid bats. *Biological Reviews*, 87(4), 991-1024.
- Davis, W. B., y Carter, D. C. (1978). A review of the round-eared bats of the *Tonatia silvicola* complex, with descriptions of three new taxa. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University*. (53), 1-12.
- Dechmann, D. K., Kalko, E. K., y Kerth, G. (2004). Ecology of an exceptional roost: energetic benefits. *Evolutionary Ecology Research*, 6(7), 1037-1050.
- Dechmann, D. K., Santana, S. E., y Dumont, E. R. (2009). Roost making in bats adaptations for excavating active termite nests. *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1461-1468.
- de la Fuente, S. (2011). *Análisis Factorial*. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid. 32 p.
- Díaz, M. M., Solari, S., Aguirre, L. F., Aguiar, L., y Barquez, R. M. (2016). *Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica*. Publicación Especial N° 2, PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina). Tucumán. 160 pp.
- 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(9), 1307-1318.
- Dobson, G. E. (1878). *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*. British Museum (Natural History). London, 567 p.

- dos Reis, M., Inoue, J., Hasegawa, M., Asher, R. J., Donoghue, P. C., y Yang, Z. (2012). Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1742), 3491-3500.
- Fenton, M. B., y Simmons, N. B. (2015). *Bats: a world of science and mystery*. University of Chicago Press. Chicago. 240 p.
- Freeman, P. W. (1981). Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 62(1), 166-173.
- Freeman, P. W. (2000). Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research*, 2(3), 317-335.
- Gager, Y., Tarland, E., Lieckfeldt, D., Ménage, M., Botero, F., Rossiter, S. J., Kraus, R., Ludwig, A., y Dechmann, D. K. (2016). The value of molecular vs. morphometric and acoustic information for species identification using sympatric molossid bats. *PloS one*, 11(3), e0150780.
- Garamszegi, L. Z. (2014). *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice*. Editorial Springer. Heidelberg. 552 p.
- Gardner, A. (2007). *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. University of Chicago Press. Chicago. 669 p.
- Goodman, S. M., Maminirina, C. P., Weyeneth, N., Bradman, H. M., Christidis, L., Ruedi, M., y Appleton, B. (2009). The use of molecular and morphological characters to resolve the taxonomic identity of cryptic species: the case of *Miniopterus manavi* (Chiroptera, Miniopteridae). *Zoologica Scripta*, 38(4), 339-363.
- Graham, G. L. (1990). Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 657-668.
- Gray, J. E. (1827). *Synopsis of the species of the class Mammalia*. Pp: 1-296, en The animal kingdom arranged in conformity with its organization, by the Baron

Cuvier, with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many not before noticed, by Edward Griffith and others. G. B. Wittaker. London, 5:1-392.

Gregory, K. M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin*, 112(7), 1091-1105.

Griffiths, T. A., y Gardner, A. (2008). Subfamily Glossophaginae Bonaparte, 1845. En A. L. Gardner (Editor). *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (pp. 224-244). Chicago: The University of Chicago Press.

Hammer, Ř., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Electronic paleontology*, 4, 1-9.

Hernández, G., y León, L. (2017). Genetic and ecological processes promoting early diversification in the lowland Mesoamerican bat *Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 114, 334-345.

Hoffmann, A., Decher, J., Rovero, F., Schaer, J., Voigt, C., y Wibbelt, G. (2010). Field methods and techniques for monitoring mammals. *Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories and monitoring*. Pensoft Publishers. Sofia. 482-529 pp.

Hoffmann, F. G., y Baker, R. (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(4), 1092-1101.

Hoffmann, F. G., y Baker, R. (2003). Comparative phylogeography of short-tailed bats (*Carollia*: Phyllostomidae). *Molecular Ecology* 12:3403-3414.

Hoffmann, F. G., Hofer, S. R., y Baker, R. J. (2008). Molecular dating of the diversification of Phyllostominae bats based on nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(2), 653-658.

Hoffmann, F. G., Owen, J. G., y Baker, R. J. (2003). mtDNA perspective of chromosomal diversification and hybridization in Peters' tent-making bat (*Uroderma bilobatum*: Phyllostomidae). *Molecular Ecology*, 12:2981-2993.

- Ihaka, R., y Gentleman, R. (1996). R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5(3), 299-314.
- Jarrín, P. (2002). *Geographical and Interspecific Variation of Highland and Lowland Species of the Genus Sturnira (Chiroptera: Phyllostomidae) in Ecuador: A Morphometric Approach*. Tesis de Maestría, Boston University. Boston, Estados Unidos de América.
- Jones, G., Jacobs, D. S., Kunz, T. H., Willig, M. R., y Racey, P. A. (2009). *Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators*. *Endangered Species Research*, 8:93–115.
- Jones, K. E., Purvis, A., Maclarnon, A. N. N., Bininda-Emonds, O. R., y Simmons, N. B. (2002). A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biological Reviews*, 77(2), 223-259.
- Kalko, E. K., Ueberschaer, K., y Dechmann, D. (2006). Roost Structure, Modification, and Availability in the White-throated Round-eared Bat, *Lophostoma silvicolum* (Phyllostomidae) Living in Active Termite Nests 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(3), 398-404.
- Koopman, K. F. (1976) Zoogeography. In: Biology of Bats of the Family Phyllostomatidae Part I (eds Baker RJ, Knox Jones J, Carter DC). *Special Publications, The Museum, Texas Tech University*, 10, 39– 47.
- Koopman, K. F. (1978) Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates*, 2651, 1–33.
- Koopman, K. F. (1982) Biogeography of bats of South America. *Mammalian Biology in South America. Special Publications Series. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh*, 6, 237– 302.
- Koopman, K. F., y Williams, E. E. (1951). Fossil Chiroptera collected by HE Anthony in Jamaica, 1919-1920. *American Museum Novitates*; no. 1519.

- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., y Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1-38.
- Lamichhaney, S., Berglund, J., Almén, M. S., Maqbool, K., Grabherr, M., Martinez-Barrio, A., Promerová, M., Rubin, C. J., Wang, C., Zamani, N., Grant, B. R., Grant P. R., Webster, M. T., Andersson, L. (2015). Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature*, 518(7539), 371-375.
- Larsen, P. A., Hooper, S., Bozeman, M., Pedersen, S., Pumo, D., Phillips, C., Genoways, H., y Baker, R. (2007). Phylogenetics and phylogeography of *Artibeus jamaicensis* based on cytochrome b DNA sequences. *Journal of Mammalogy* 88:712-727.
- Lee, T. E., Hooper, S. R., y Van Den Bussche, R. A. (2002). Molecular phylogenetics and taxonomic revision of the genus *Tonatia* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 83(1), 49-57.
- Lee, M. S., y Palci, A. (2015). Morphological phylogenetics in the genomic age. *Current Biology*, 25(19), R922-R929.
- Leigh, E. G., O'dea, A., y Vermeij, G. J. (2014). Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biological Reviews*, 89(1), 148-172.
- Lestrel, P. E. (2000). *Morphometrics for the life sciences (Vol. 7)*. World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. Londres. 284 p.
- Liao, W. B., Zeng, Y., Zhou, C. Q., y Jehle, R. (2013). Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in zoology*, 10(1), 10.
- Liu, J., Gelman, A., Hill, J., Su, Y. S., y Kropko, J. (2013). On the stationary distribution of iterative imputations. *Biometrika*, 101(1), 155-173.
- Lomolino, M. V. (2005). Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1683-1699.

- López, C., Hand, S. J., Laffan, S. W., y Archer, M. (2018). Phylogenetic diversity, types of endemism and the evolutionary history of New World bats. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.03260>
- López, C., Pérez, J., y Wilson, L. A. (2015). Cranial and mandibular shape variation in the genus *Carollia* (Mammalia: Chiroptera) from Colombia: biogeographic patterns and morphological modularity. *PeerJ*, 3, e1197.
- López-Baucells, A., Rocha, R., Bobrowiec, P., Bernard, E., Palmeirim, J., y Meyer, C. (2016). *Field Guide to Amazonian Bats*. Editorial INPA. Manaus. 173 p.
- Marks, B. D., Hackett, S. J., y Capparella, A. P. (2002). Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24(1), 153-167.
- McCarthy, T., Cadena, G. A., y Lemke, T. (1983). Comments on the first *Tonatia carrikeri* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia. *Lozania*, 40, 1-6.
- McInerney, J. O., O'connell, M. J., y Pisani, D. (2014). The hybrid nature of the Eukaryota and a consilient view of life on Earth. *Nature Reviews of Microbiology*, 12(6), 449-455.
- Miller-Butterworth, C. M., Eick, G., Jacobs, D. S., Schoeman, M. C., y Harley, E. H. (2005). Genetic and phenotypic differences between South African long-fingered bats, with a global miniopterine phylogeny. *Journal of Mammalogy*, 86(6), 1121-1135.
- Miller, M. J., Bermingham, E., Klicka, J., Escalante, P., do Amaral, F. S. R., Weir, J. T., y Winker, K. (2008). Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1639), 1133-1142.
- Nunn, G. B., y Stanley, S. E. (1998). Body size effects and rates of cytochrome b evolution in tube-nosed seabirds. *Molecular Biology and Evolution*, 15(10), 1360-1371.

- Pankhurst, R. J., y Oncken, P. (2008). The Andes Active Subduction Orogeny. *Geological Magazine*, 145(2), 301.
- Parham, J. F., Donoghue, P. C., Bell, C. J., Calway, T. D., Head, J. J., Holroyd, P. A., y Patané, J. S. (2011). Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology*, 61(2), 346-359.
- Parker, J., Tsagkogeorga, G., Cotton, J. A., Liu, Y., Provero, P., Stupka, E., y Rossiter, S. J. (2013). Genome-wide signatures of convergent evolution in echolocating mammals. *Nature*, 502(7470), 228-231.
- Pfenninger, M., y Schwenk, K. (2007). Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 121.
- Pisani, D., Benton, M. J., y Wilkinson, M. (2007). Congruence of morphological and molecular phylogenies. *Acta Biotheoretica*, 55(3), 269-281.
- Porter, C. A., Hofer, S. R., Van Den Bussche, R. A., Lee, T. E., y Baker, R. J. (2003). Systematics of round-eared bats (*Tonatia* and *Lophostoma*) based on nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Journal of Mammalogy*, 84(3), 791-808.
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Recuperado a partir de: <http://www.r-project.org/>
- Rabosky, D. L. (2010). Extinction rates should not be estimated from molecular phylogenies. *Evolution*, 64(6), 1816-1824.
- Rendón, M., Villasís, M. Á., y Miranda, M. (2016). Estadística descriptiva. *Revista Alergia México*, 63(4), 397-407.
- Rocha, L. A., Aleixo, A., Allen, G., Almeda, F., Baldwin, C. C., Barclay, M. V. L., Bates, J.M., Bauer, A. M., Benzoni, F., Berns, C. M., Berumen, M. L., Blackburn, D. C., Blum, S., Bolaños, F., Bowie, R. C. K., Britz, R., Brown, R. M., Cadena, C. D., Carpenter, K., Ceríaco, L. M., Chakrabarty, P., Chaves, G., Choat, J. H., Clements, K. D., Collette, B.B., Collins, A., Coyne, J., Cracraft, J.,

Daniel, T., de Carvalho, M. R., de Queiroz, K., Di Dario, F., Drewes, R., Dumbacher, J. P., Engilis, A. Jr., Erdmann, M. V., Eschmeyer, W., Feldman, C. R., Fisher, B. L., Fjeldså, J., Fritsch, P. W., Fuchs, J., Getahun, A., Gill, A., Gomon, M., Gosliner, T., Graves, G. R., Griswold, C. E., Guralnick, R., Hartel, K., Helgen, K. M., Ho, H., Iskandar, D. T., Iwamoto, T., Jaafar, Z., James, H. F., Johnson, D., Kavanaugh, D., Knowlton, N., Lacey, E., Larson, H. K., Last, P., Leis, J. M., Lessios, H., Lieberr, J., Lowman, M., Mahler, D. L., Mamonekene, V., Matsuura, K., Mayer, G. C., Mays, H. Jr., McCosker, J., McDiarmid, R. W., McGuire, J., Miller, M. J., Mooi, R., Mooi, R. D., Moritz, C., Myers, P., Nachman, M. W., Nussbaum, R. A., Foighil, D. Ó., Parenti, L. R., Parham, J. F., Paul, E., Paulay, G., Pérez-Emán, J., Pérez-Matus, A., Poe, S., Pogonoski, J., Rabosky, D. L., Randall, J. E., Reimer, J. D., Robertson, D. R., Rödel, M.-O., Rodrigues, M. T., Roopnarine, P., Rüber, L., Ryan, M. J., Sheldon, F., Shinohara, G., Short, A., Simison, W. B., Smith-Vaniz, W. F., Springer, V. G., Stiasny, M., Tello, J. G., Thompson, C. W., Trnski, T., Tucker, P., Valqui, T., Vecchione, M., Verheyen, E., Wainwright, P. C., Wheeler, T. A., White, W. T., Will, K., Williams, J. T., Wilson, E. O., Winker, K., Winterbottom, R., y Witt, C. C. (2014). Specimen collection: An essential tool. *Science* (344), 814-815.

Rowe, G., Sweet, M., y Beebee, T. (2017). *An Introduction to Molecular Ecology*. Tercera Edición. Oxford University Press. Oxford. 535 p.

Sánchez, J. (2016). *Introducción a la Estadística en las Ciencias Biológicas*. Giro Creativo. Quito. 214p.

Sánchez, J. (2017a). *Introducción al Diseño Experimental*. Giro Creativo. Quito. 269p.

Sánchez, J. (2017b). *Introducción a la Estadística No Paramétrica y al Análisis Multivariado*. Giro Creativo. Quito. 290p.

Santos, J. C., Coloma, L. A., Summers, K., Caldwell, J. P., Ree, R., y Cannatella, D. C. (2009). Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biology*, 7(3), e1000056.

Schmieder, D. A., Benítez, H. A., Borissov, I. M., y Fruciano, C. (2015). Bat species comparisons based on external morphology: a test of traditional versus geometric morphometric approaches. *PloS One*, 10(5), e0127043.

- Solari, S., y Martínez-Arias, V. (2014). Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera). *Therya*, 5(1), 167-196.
- Soriano, P. J., Ruiz, A., y Arends, A. (2002). Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean cloud forests. *Journal of Mammalogy*, 83(2), 445-457.
- Sotero-Caio, C. G., Volleth, M., Hoffmann, F. G., Scott, L., Wichman, H. A., Yang, F., y Baker, R. J. (2015). Integration of molecular cytogenetics, dated molecular phylogeny, and model-based predictions to understand the extreme chromosome reorganization in the Neotropical genus *Tonatia* (Chiroptera: Phyllostomidae). *BMC evolutionary biology*, 15(1), 220.
- Stoffberg, S., Jacobs, D. S., y Miller-Butterworth, C. M. (2004). Field identification of two morphologically similar bats, *Miniopterus schreibersii natalensis* and *Miniopterus fraterculus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *African Zoology*, 39(1), 47-53.
- Tavares, J. R., Sousa, T. P. D., Silva, J. M. D., Venere, P. C., y Faria, K. D. C. (2015). Cytogenetics and DNA barcoding of the Round-eared bats, *Tonatia* (Chiroptera: Phyllostomidae): a new karyotype for *Tonatia bidens*. *Zoologia (Curitiba)*, 32(5), 371-379.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S. J., y Murphy, W. J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307(5709), 580-584.
- Temeles, E. J., Miller, J. S., y Rifkin, J. L. (2010). Evolution of sexual dimorphism in bill size and shape of hermit hummingbirds (Phaethornithinae): a role for ecological causation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1543), 1053-1063.
- Tinoco, N. (2015). *Caracterización molecular, morfológica y morfométrica del complejo Nephelomys albigularis Tomes, 1860 (Rodentia: Cricetidae), y su distribución en el Ecuador* (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

- Tirira, D.G. (2017). *Mamíferos del Ecuador Guía de Campo Publicación Especial 11*. Ediciones Murciélago Blanco. Quito, Ecuador.
- Vaca, S. (2015). *Sistemática molecular del complejo *Carollia castanea* Allen 1890 (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Ecuador*. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Valenzuela, P. R., y Loachamin, R. C. (2017). Composición y estructura de quirópteros de una localidad piemontana de la cordillera nororiental de Ecuador. *ACI Avances en Ciencias e Ingenierías*, 9(15), XX-XX.
- Van Den Bussche, R. A., Hudgeons, J. L., y Baker, R. J. (1998). Phylogenetic accuracy, stability, and congruence: relationships within and among the New World bat genera *Artibeus*, *Dermanura*, and *Koopmania*. En T. H. Kunz y P. A. Racey (Eds). *Bat biology and conservation* (pp. 59-71). Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Velazco, P. M. (2005). Morphological phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana Zoology*, 1-53.
- Velazco, P. M., y Gardner, A. L. (2012). A new species of *Lophostoma* d'Orbigny, 1836 (Chiroptera: Phyllostomidae) from Panama. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 605-614.
- Velazco, P. M., y Lim, B. K. (2014). A new species of broad-nosed bat *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Guianan Shield. *Zootaxa*, 3796(1), 175-193.
- Velazco, P. M., y Patterson, B. D. (2013). Diversification of the yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae), in the New World tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(3), 683-698.
- Von Spix, J. G. (1823). *Simiarum et Vespertilionum Brasiliensium species novae, ou, histoire naturelle des espèces nouvelles de singes et de chauves-souris, observés et recueillis pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil dabs kes abbees 1817-1820*. E S. Hübschmann, Monachil. France, 72 p.

- Williams, S. L., Willig, M. R., y Reid, F. A. (1995). Review of the *Tonatia bidens* complex (Mammalia: Chiroptera), with descriptions of two new subspecies. *Journal of Mammalogy*, 76(2), 612-626.
- Wilson, D. E., y Reeder, D. (2005). *Mammal Species of the World A Taxonomic and Geographic Reference*. Tercera edición. Johns Hopkins University Press. Baltimore. 2142 p.
- Wilson, D. E., Russell, F., Nichols, J., Rudran, R., y Foster, M. S. (1996). *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. Editorial Smithsonian Books. Washington D.C. 283 p.

8. FIGURAS



Figura 1. Diferencias en el ancho de la constricción postorbital entre *Tonatia saurophila* y *Lophostoma occidentale*. A, *Tonatia saurophila* (QCAZ 9754); B, *Lophostoma occidentale* (QCAZ 9104). Vista dorsal del cráneo. La flecha señala la constricción postorbital, mayor a 5 mm en *Tonatia* y menor a 5 mm en *Lophostoma*.



Figura 2. Distribución geográfica de *Tonatia saurophila* y localidades de los ejemplares analizados. Mapa de Centro y Sudamérica mostrando la distribución geográfica de las subespecies: *Tonatia saurophila saurophila* (solo registros fósiles, localidad tipo Jamaica), *Tonatia saurophila bakeri* y *Tonatia saurophila maresi*. Modificado de Gardner (2007), los cambios fueron en base a las localidades de todos los ejemplares utilizados en esta investigación.

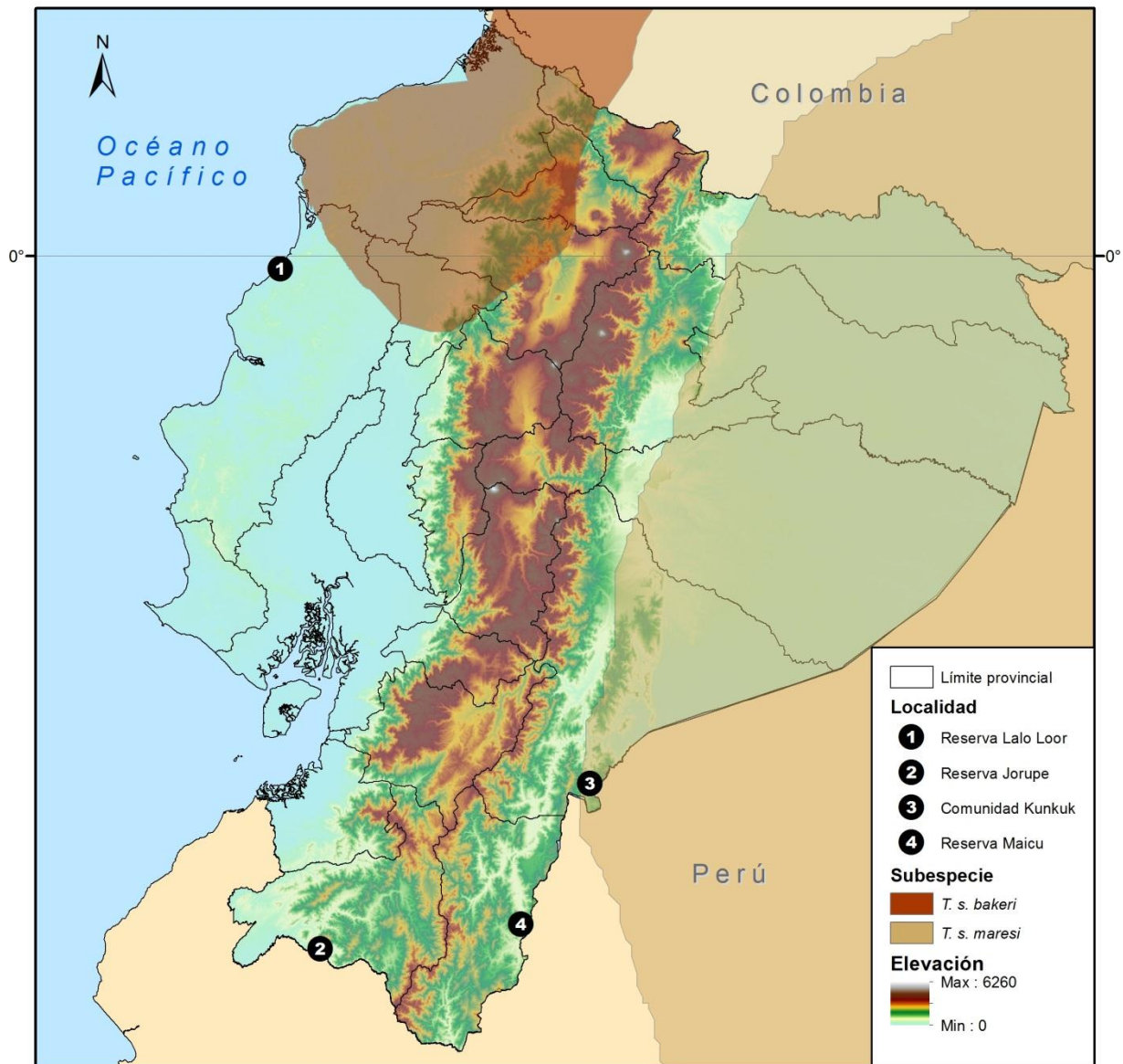


Figura 3. Localidades muestreadas. 1, Reserva Bosque Seco Lalo Loor (Manabí); 2, Reserva Jorupe (Loja); 3, comunidad Kunkuk (Morona Santiago); 4, Reserva Maicu (Zamora Chinchipe).

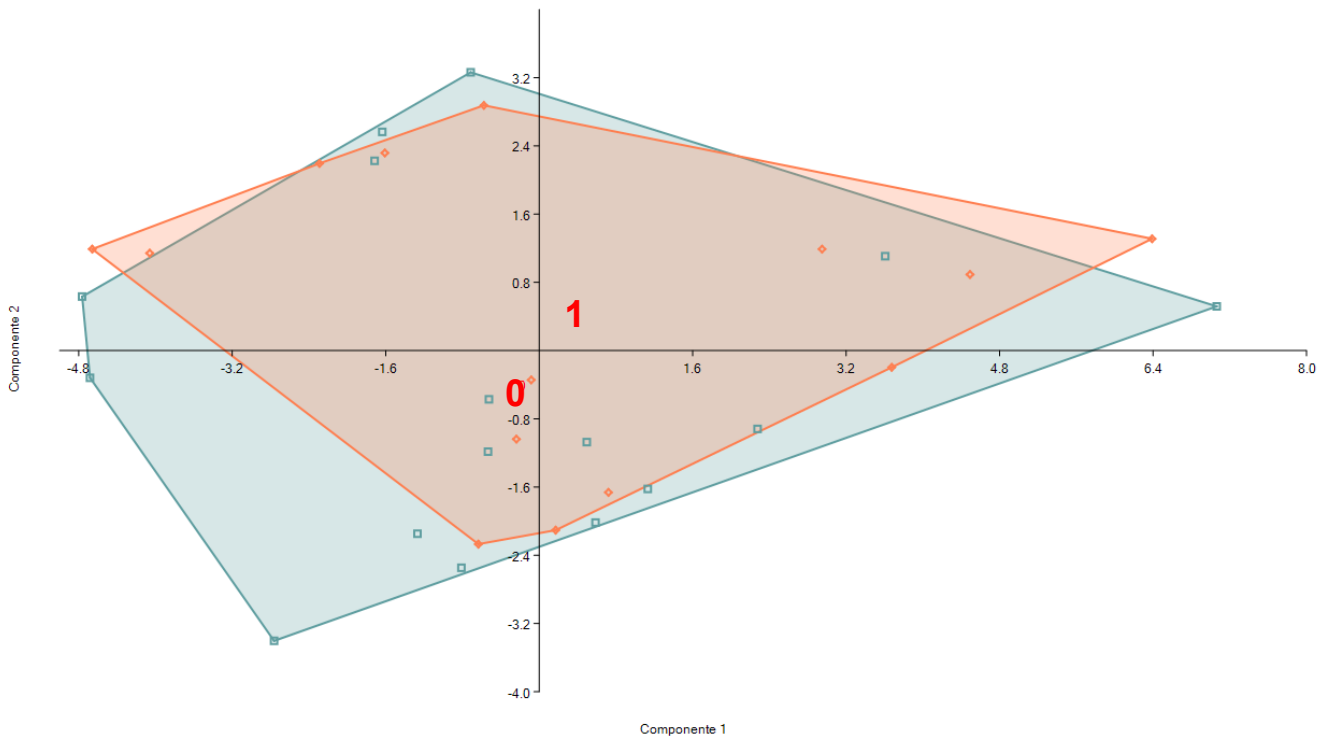


Figura 4. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación occidental. Proyección de 30 especímenes de *Tonatia saurophila bakeri*, separados en: cuadrados (0), machos; rombos (1), hembras, sobre el CP1 y CP2 de un Análisis de Componentes Principales con 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas).

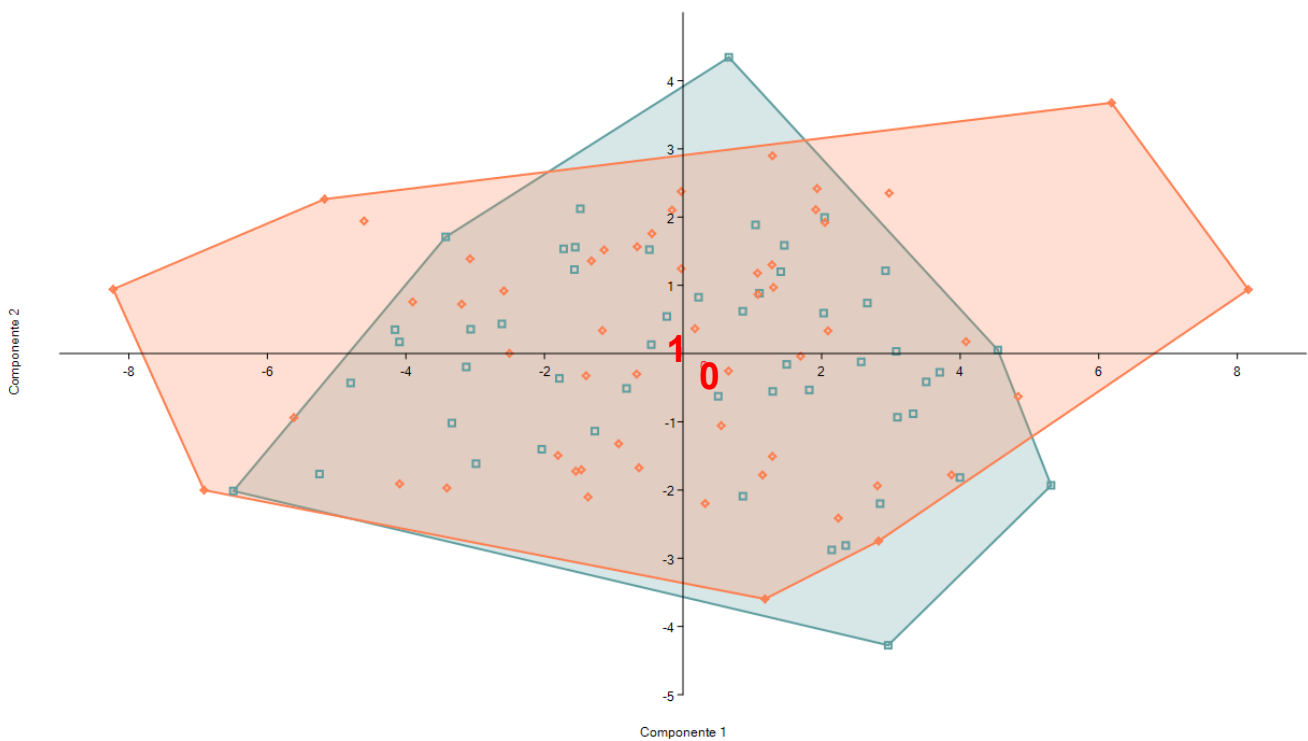


Figura 5. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación oriental. Proyección de 105 especímenes de *Tonatia saurophila maresi*, separados en: cuadrados (0), machos; rombos (1), hembras, sobre el CP1 y CP2 de un Análisis de Componentes Principales con 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas).

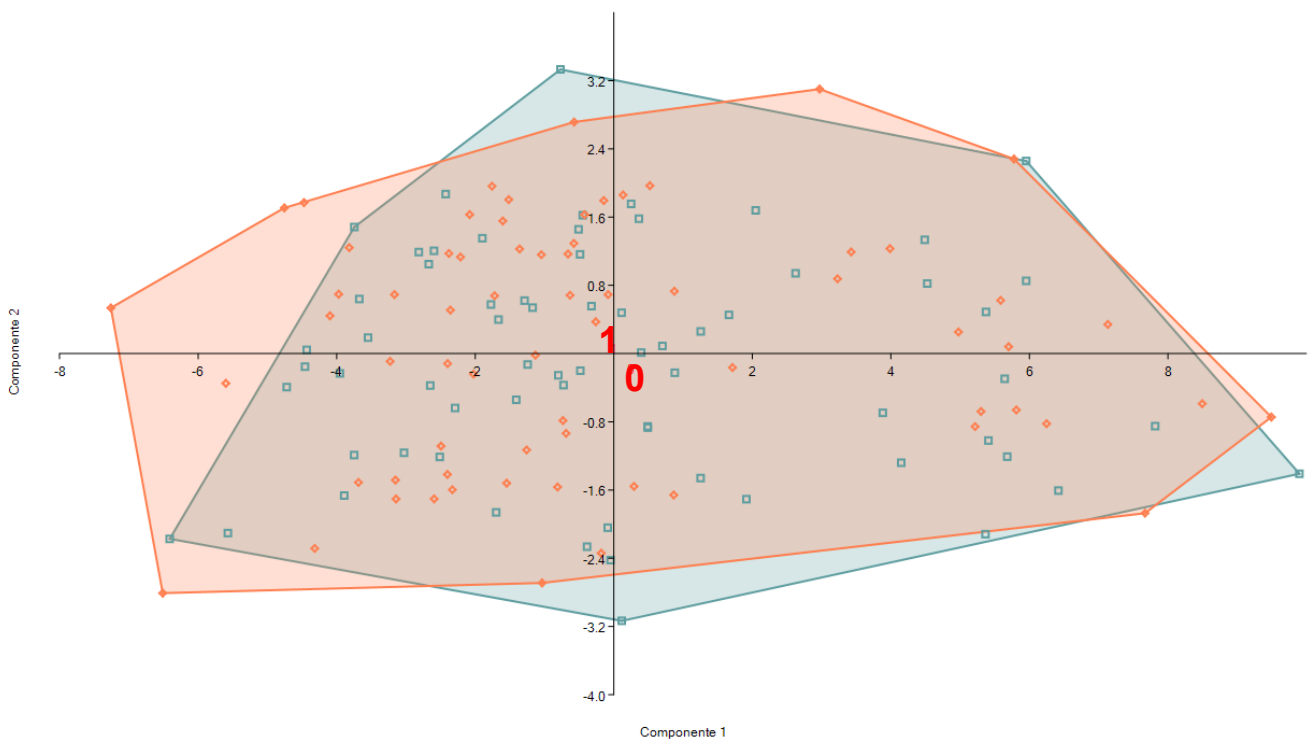


Figura 6. Determinación de dimorfismo sexual dentro de *Tonatia saurophila*. Proyección de los 135 especímenes de *Tonatia saurophila*, separados en: cuadrados (0), machos; rombos (1), hembras, sobre el CP1 y CP2 de un Análisis de Componentes Principales con 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas).

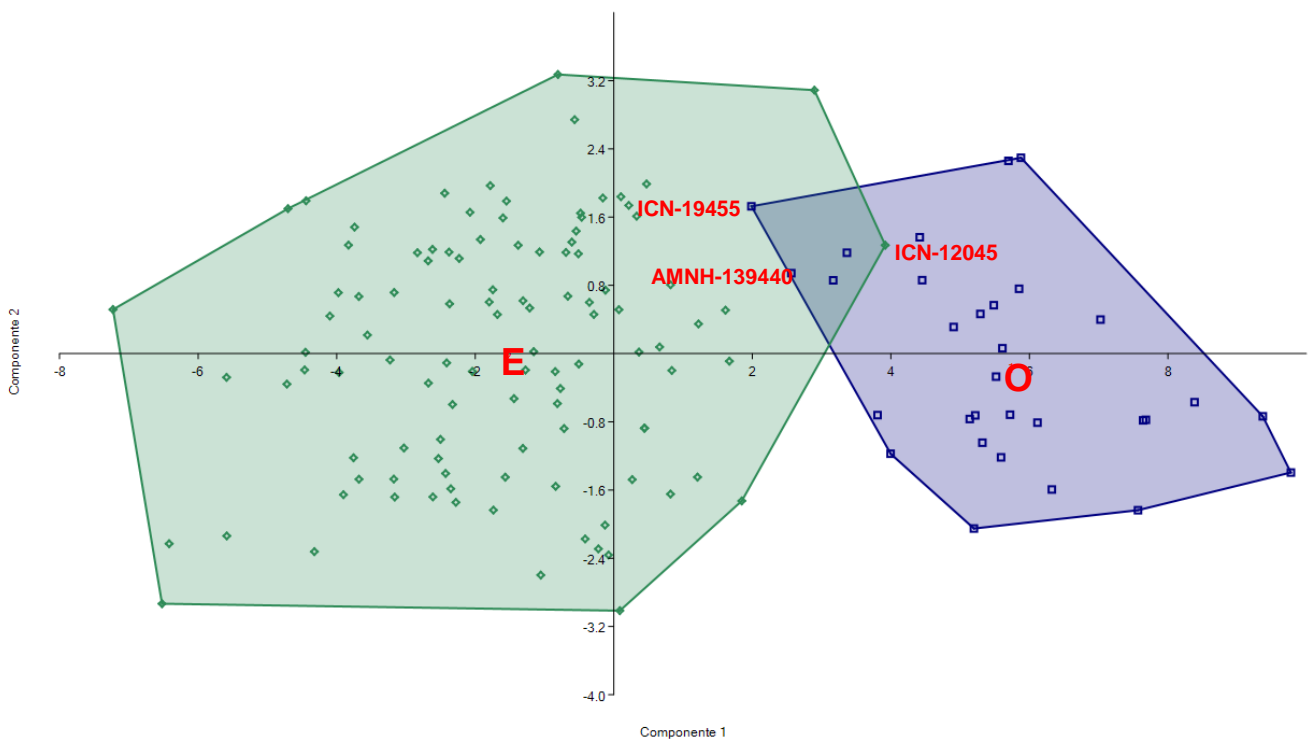


Figura 7. Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas. Proyección de 137 especímenes de *Tonatia saurophila* de localidades occidentales (O, cuadrados) y orientales (E, rombos) con respecto a la cordillera de los Andes, sobre el CP1 y CP2 de un Análisis de Componentes Principales con 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas).

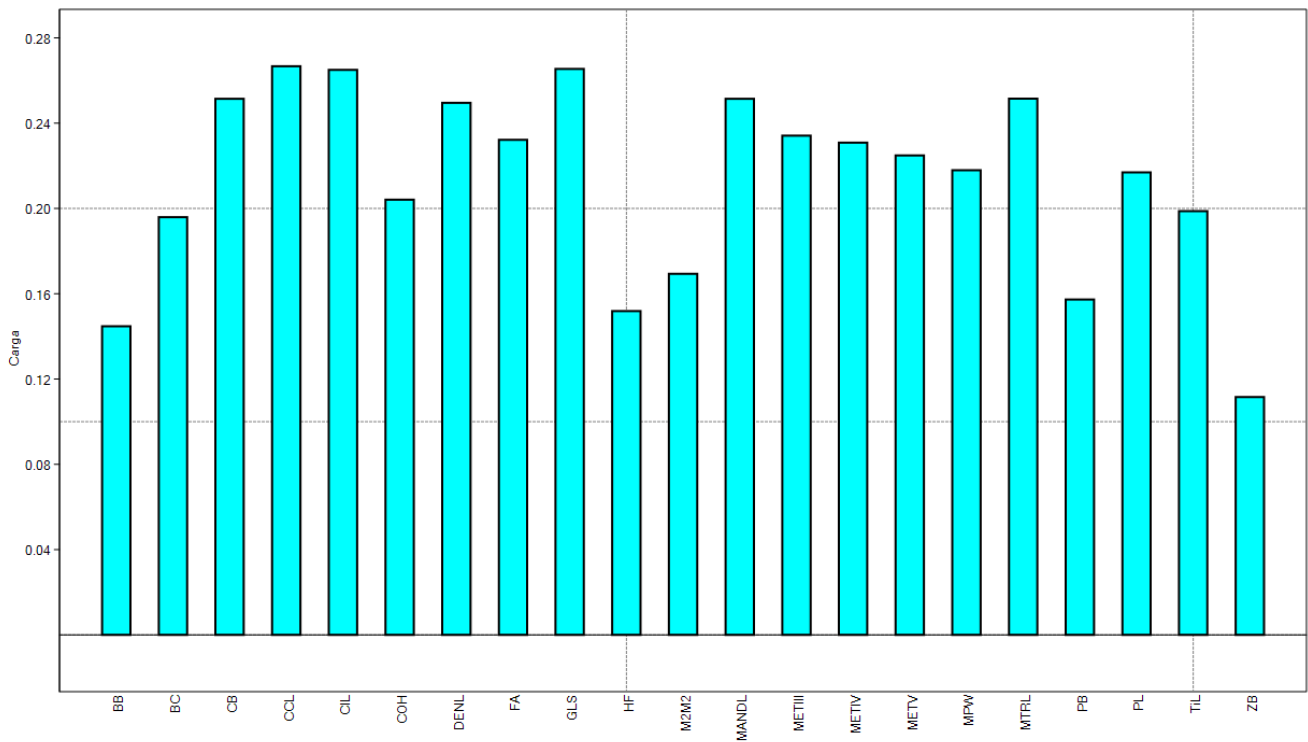


Figura 8. Variación explicada del Componente Principal 1 del Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas. Ver página 19 para la descripción de las 21 medidas utilizadas.

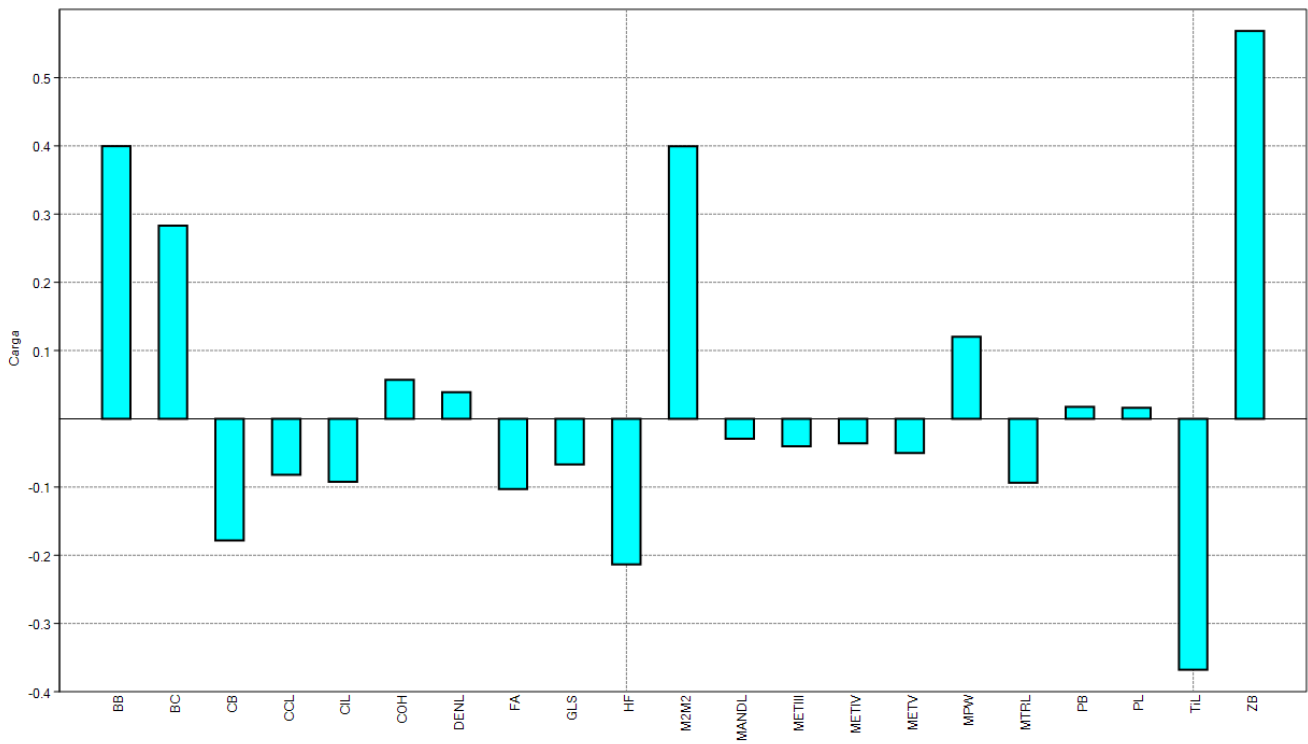


Figura 9. Variación explicada del Componente Principal 2 del Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas. Ver página 19 para la descripción de las 21 medidas utilizadas.

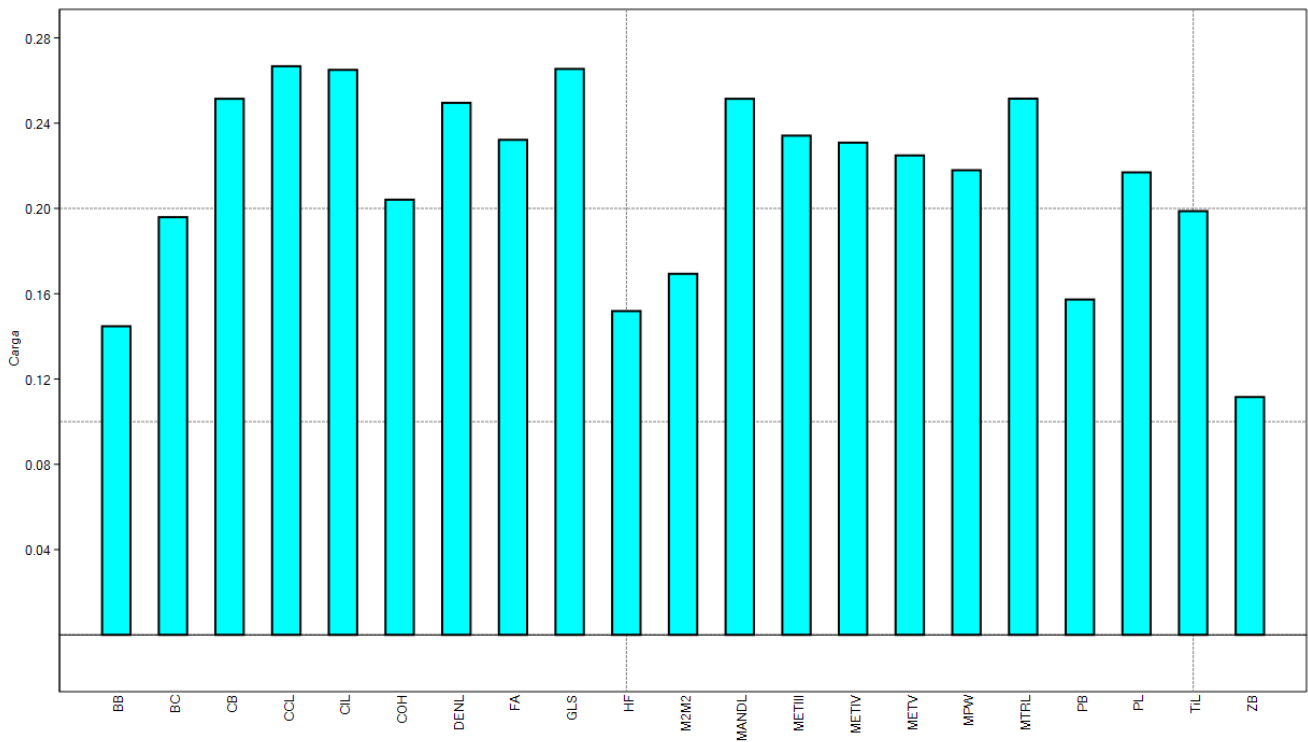


Figura 10. Variación explicada del Componente Principal 1 del Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas. Ver página 19 para la descripción de las 21 medidas utilizadas.

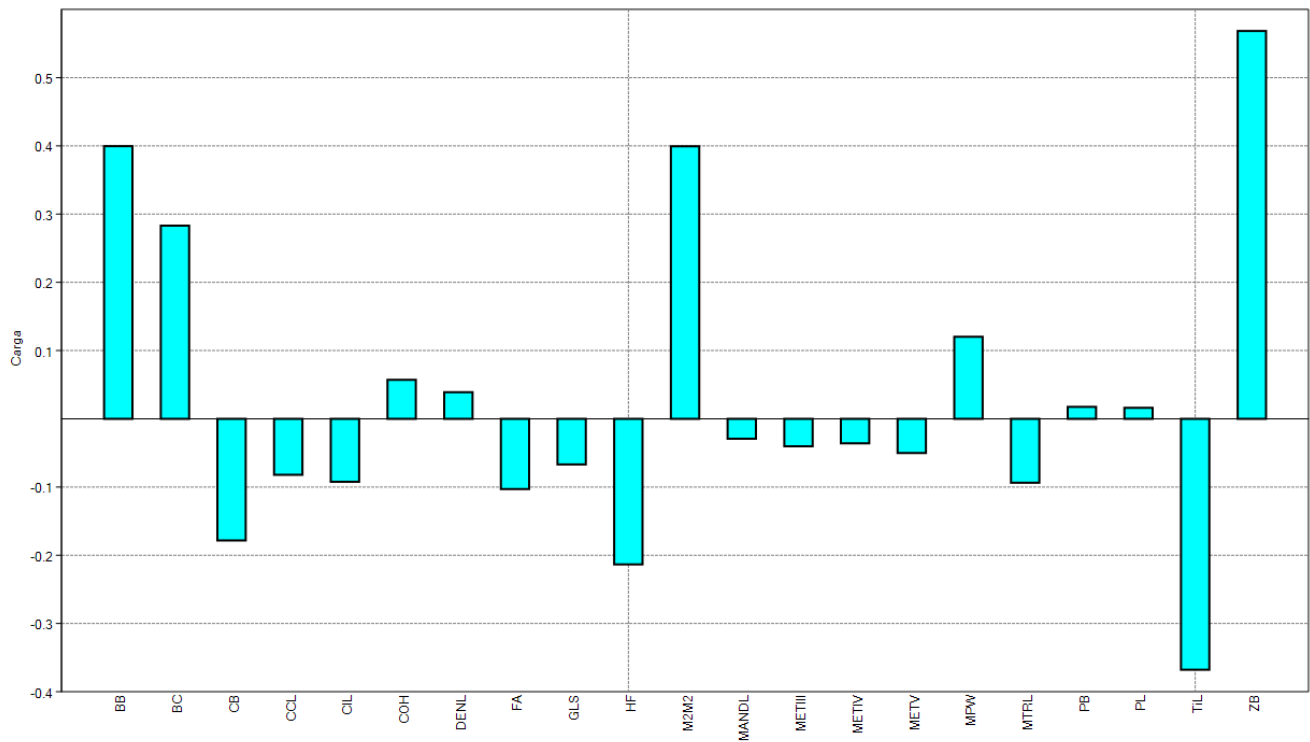


Figura 11. Variación explicada del Componente Principal 2 del Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas. Ver página 19 para la descripción de las 21 medidas utilizadas.

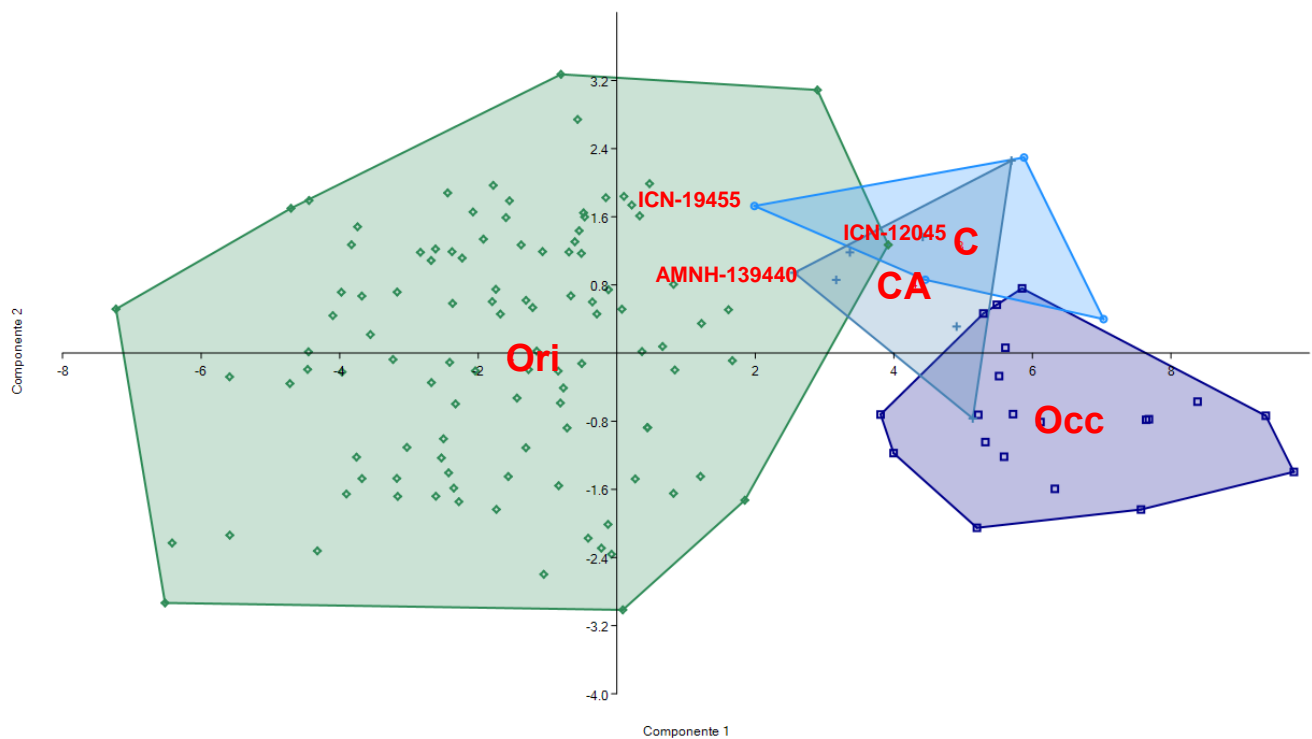


Figura 12. Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas. Proyección de 137 especímenes de *Tonatia saurophila*, agrupados en cuatro conjuntos de acuerdo a localidades cercanas de su distribución: Occ, ejemplares del occidente de los Andes en Colombia y Ecuador (cuadrados); Ori, ejemplares del oriente de la cordillera en Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú y Trinidad y Tobago (rombos); C, especímenes del Caribe en Colombia y Venezuela (círculos); CA, especímenes provenientes de Costa Rica (cruces); sobre el CP1 y CP2 de un Análisis de Componentes Principales con 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas).

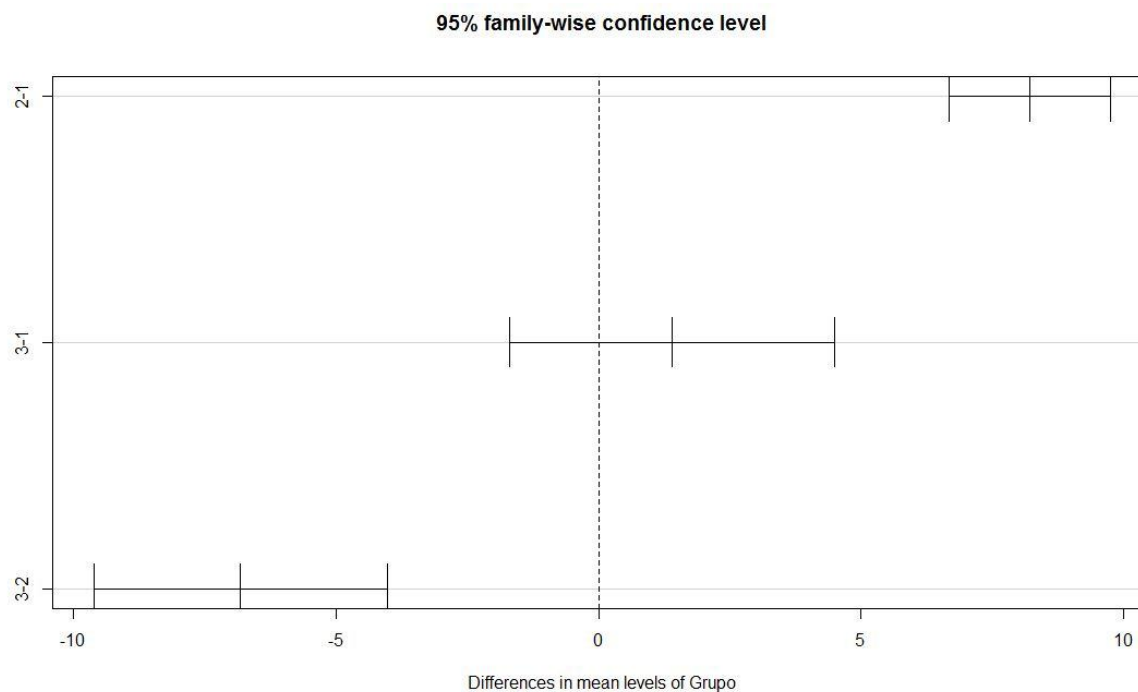


Figura 13. Prueba de Tukey. Análisis realizado sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 130 especímenes de *Tonatia saurophila* separados en tres grupos: Occ (1), ejemplares del occidente de los Andes (Colombia y Ecuador); Ori (2), individuos del oriente de la cordillera (Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú y Trinidad y Tobago); C (3), especímenes del Caribe (Colombia y Venezuela). Nivel de confianza familiar del 95 %.

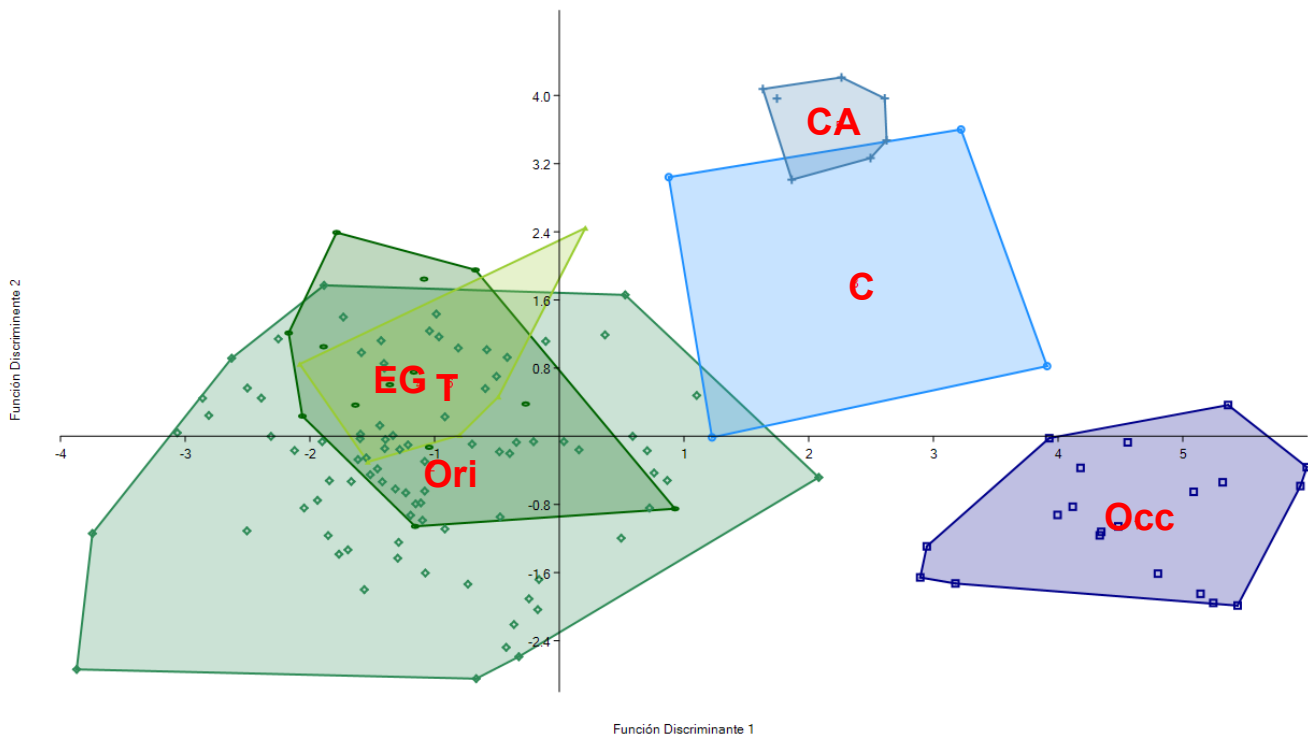


Figura 14. Análisis de Función Discriminante de seis agrupaciones morfométricas. Proyección de 137 especímenes de *Tonatia saurophila*, agrupados en seis conjuntos según su localidad: Occ, especímenes del occidente de Colombia y Ecuador (cuadrados); Ori, individuos del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano (rombos); C, ejemplares del caribe de Colombia y Venezuela (círculos); EG, individuos de Guyana, Guayana Francesa y Brasil (óvalos); CA, ejemplares de Centroamérica (cruces); T, especímenes de Trinidad y Tobago (triángulos), sobre la FD1 y FD2 de un Análisis de Función Discriminante con 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas).



Figura 15. Diferencias del borde posterior de la caja craneana entre poblaciones occidentales y orientales de *Tonatia saurophila*. Vista dorsal del cráneo, la flecha señala el borde posterior de la caja craneana. A, ejemplar hembra occidental (QCAZ 8282); B, ejemplar macho occidental (QCAZ 3810); C, ejemplar hembra oriental (QCAZ 14606); D, ejemplar macho oriental (QCAZ 7574).



Figura 16. Diferencias del cóndilo mandibular entre poblaciones occidentales y orientales de *Tonatia saurophila*. Vista oclusal de la mandíbula, la flecha señala el cóndilo mandibular. A, ejemplar hembra occidental (QCAZ 9236); B, ejemplar macho occidental (QCAZ 9233); C, ejemplar hembra oriental (QCAZ 14606); D, ejemplar macho oriental (QCAZ 4972).



Figura 17. Diferencias de la separación del canino con el primer premolar entre poblaciones occidentales y orientales de *Tonatia saurophila*. Vista lateral de la mandíbula, la flecha señala la separación entre el canino y el primer premolar. A, ejemplar hembra occidental (QCAZ 9236); B, ejemplar macho occidental (QCAZ 7423); C, ejemplar hembra oriental (QCAZ 14606); D, ejemplar macho oriental (QCAZ 6938).

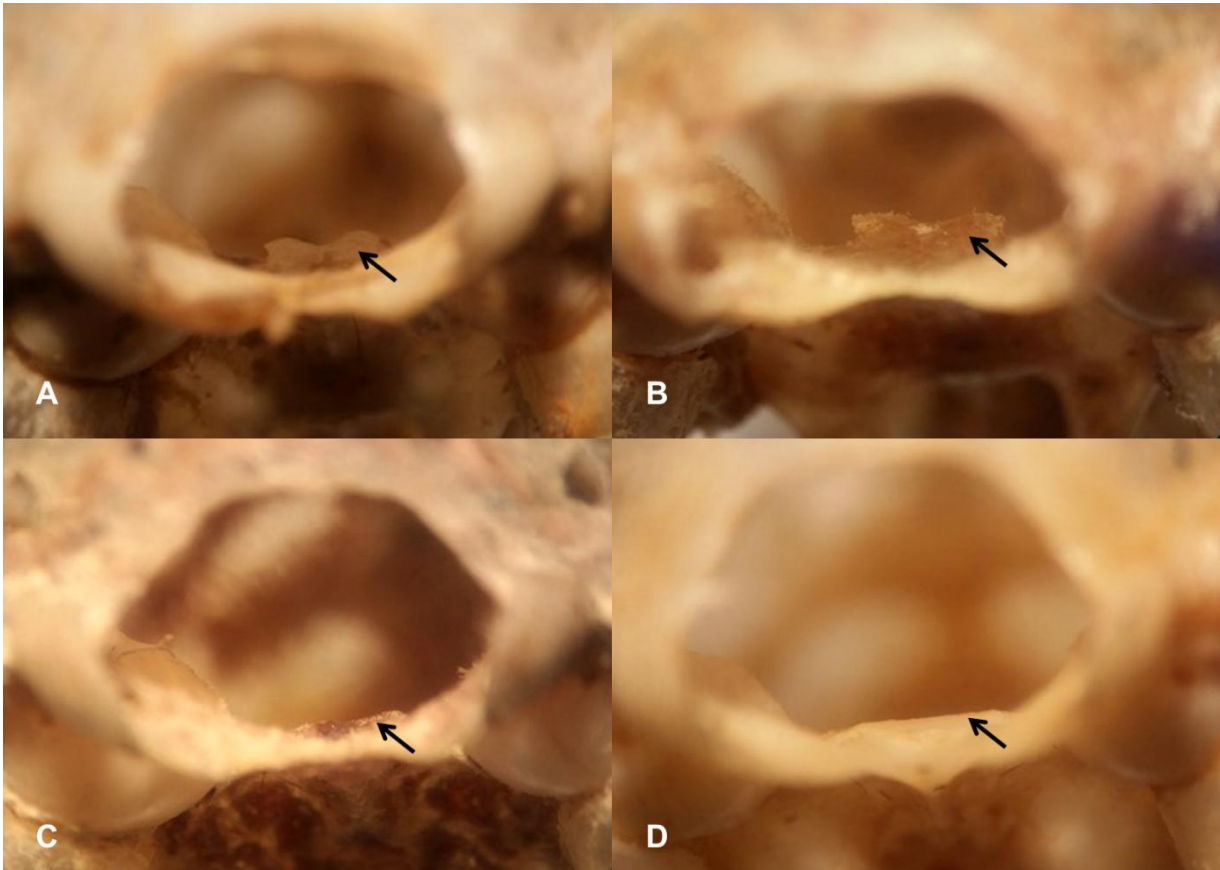


Figura 18. Diferencias del proceso clinoides entre poblaciones occidentales y orientales de *Tonatia saurophila*. Vista basioccipital posterior, la flecha señala el proceso clinoides. A, ejemplar hembra occidental (QCAZ 9754); B, ejemplar macho occidental (QCAZ 9233); C, ejemplar hembra oriental (QCAZ 6875); D, ejemplar macho oriental (QCAZ 4972).



Figura 19. Diferencias en el pelaje entre poblaciones occidentales y orientales de *Tonatia saurophila*. Vista dorsal del cuerpo, las flechas indican los parches de pelo con puntas rojizas. A, ejemplar hembra occidental (QCAZ 9236); B, ejemplar macho occidental (QCAZ 9234); C, ejemplar hembra oriental (QCAZ 6875); D, ejemplar macho oriental (QCAZ 15498).

9. TABLAS

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de las variables.

VARIABLES	EJEMPLARES	n	VALOR		MEDIA	DESVIACIÓN
			MÍNIMO	MÁXIMO		
BB	occidentales	30	10,46	11,31	10,75	0,22
	orientales	104	9,68	11,85	10,41	0,34
BC	occidentales	30	5,19	6,05	5,72	0,18
	orientales	106	5,03	5,92	5,41	0,17
CB	occidentales	31	24,50	26,76	25,51	0,61
	orientales	105	22,31	25,17	23,79	0,57
CC	occidentales	30	1,78	3,13	2,47	0,36
	orientales	106	1,65	3,97	2,38	0,42
CCL	occidentales	31	24,25	26,06	25,03	0,47
	orientales	105	22,28	24,69	23,42	0,46
CIL	occidentales	31	24,91	26,86	25,80	0,51
	orientales	105	22,88	25,55	24,22	0,49
CL	occidentales	18	16,37	21,59	19,41	1,47
	orientales	79	12,10	22,66	18,49	2,06
COH	occidentales	31	6,94	8,18	7,61	0,29
	orientales	105	6,33	7,71	7,07	0,29
DENL	occidentales	31	18,29	19,86	18,85	0,44
	orientales	105	16,45	18,61	17,65	0,41
FA	occidentales	25	57,45	62,66	59,69	1,46
	orientales	89	52,70	60,00	55,92	1,53
GLS	occidentales	31	28,54	30,78	29,73	0,59
	orientales	103	26,01	29,38	27,90	0,58
HF	occidentales	26	13,73	20,00	16,22	1,45
	orientales	90	11,92	18,00	14,69	1,08
M2M2	occidentales	31	8,24	9,16	8,56	0,19
	orientales	106	7,46	8,88	8,12	0,31
MANDL	occidentales	31	10,81	11,90	11,37	0,32
	orientales	103	9,95	11,11	10,51	0,25
METIII	occidentales	26	48,56	53,55	50,80	1,33
	orientales	91	43,48	51,73	48,11	1,48
METIV	occidentales	26	49,62	54,27	51,61	1,27
	orientales	91	44,09	52,36	49,21	1,46
METV	occidentales	26	51,43	56,31	53,38	1,34
	orientales	91	45,42	54,37	50,94	1,64
MLTRL	occidentales	31	6,78	8,34	7,44	0,59
	orientales	106	4,94	8,06	6,44	0,85

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de las variables. (Continuación) Media, desviación estándar y valores mínimos y máximos de las 25 medidas para las agrupaciones occidental y oriental de *Tonatia saurophila*.

VARIABLES	EJEMPLARES	n	VALOR		MEDIA	DESVIACIÓN
			MÍNIMO	MÁXIMO		
MPW	occidentales	31	12,69	13,45	13,07	0,20
	orientales	105	11,77	13,35	12,55	0,28
MTRL	occidentales	31	9,92	10,81	10,34	0,29
	orientales	106	9,13	10,13	9,52	0,20
PB	occidentales	31	5,41	6,18	5,80	0,16
	orientales	105	5,05	6,10	5,47	0,21
PL	occidentales	29	12,59	14,61	13,82	0,50
	orientales	106	9,05	13,65	12,62	0,54
TiL	occidentales	19	26,51	34,09	29,81	1,92
	orientales	84	24,00	30,77	27,00	1,70
TL	occidentales	19	8,38	21,00	14,93	3,86
	orientales	84	4,55	25,00	16,76	3,88
ZB	occidentales	31	12,80	14,85	13,81	0,56
	orientales	106	10,99	14,52	13,41	0,64

Tabla 2. Análisis de la matriz de correlaciones. Criterio de Medida de Adecuación de la Muestra (MSA) para las 25 variables en conjunto y para cada variable por separado (n = 137), a través del test KMO (Kaiser-Meyer-Olkin).

VARIABLES	VALOR KMO
BB	0,87
BC	0,93
CB	0,92
CC	0,57
CCL	0,91
CIL	0,92
CL	0,59
COH	0,92
DENL	0,95
FA	0,95
GLS	0,95
HF	0,83
M2M2	0,9
MANDL	0,9
METIII	0,93
METIV	0,88
METV	0,91
MLTRL	0,73
MPW	0,91
MTRL	0,92
PB	0,92
PL	0,96
TiL	0,82
TL	0,37
ZB	0,85
VALOR MSA GENERAL	0,90

Tabla 3. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación occidental. Resultados del Análisis de Componentes Principales sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 30 ejemplares de *Tonatia saurophila bakeri* separados en machos y hembras.

VARIABLES	REESCALADO	
	COMPONENTE	
	1	2
BB	0,12095	0,064442
BC	0,01229	0,17743
CB	0,30739	-0,14929
CCL	0,31959	-0,048335
CIL	0,31948	-0,069276
COH	0,16479	-0,26567
DENL	0,25426	0,031247
FA	0,26193	0,18889
GLS	0,31579	-0,10274
HF	-0,056583	0,059716
M2M2	-0,036197	0,17738
MANDL	0,25839	-0,22989
METIII	0,18905	0,40312
METIV	0,21818	0,36275
METV	0,22897	0,30549
MPW	0,059512	0,13438
MTRL	0,26375	-0,23631
PB	0,10864	0,1968
PL	0,2138	0,13645
TiL	0,28169	-0,056543
ZB	-0,096828	0,45541
AUTOVALOR	9,02617	3,30860
% VARIACIÓN	42,98	15,76

Tabla 4. Determinación de dimorfismo sexual dentro de la agrupación oriental. Resultados del Análisis de Componentes Principales sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 105 ejemplares de *Tonatia saurophila maresi* separados en machos y hembras.

VARIABLES	REESCALADO	
	COMPONENTE	
	1	2
BB	0,10743	0,3949
BC	0,16088	0,34237
CB	0,25914	-0,19516
CCL	0,30976	-0,079554
CIL	0,30698	-0,081957
COH	0,174	0,15818
DENL	0,25625	0,11033
FA	0,18084	-0,16098
GLS	0,30762	-0,045803
HF	0,11524	-0,26798
M2M2	0,12446	0,40386
MANDL	0,24987	0,075787
METIII	0,2604	-0,11674
METIV	0,25626	-0,098982
METV	0,2525	-0,093147
MPW	0,22524	0,088022
MTRL	0,24295	-0,02508
PB	0,042378	0,081068
PL	0,17097	0,1053
TiL	0,17651	-0,37014
ZB	0,14692	0,41797
AUTOVALOR	8,74872	2,66249
% VARIACIÓN	41,66	12,68

Tabla 5. Determinación de dimorfismo sexual dentro de *Tonatia saurophila*. Resultados del Análisis de Componentes Principales sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 135 ejemplares separados en machos y hembras.

VARIABLES	REESCALADO	
	COMPONENTE	
	1	2
BB	0.14611	0.39249
BC	0.19298	0.29394
CB	0.25129	-0.17472
CCL	0.26709	-0.07964
CIL	0.26529	-0.089802
COH	0.20307	0.068165
DENL	0.24899	0.047006
FA	0.23094	-0.11109
GLS	0.26565	-0.062814
HF	0.15159	-0.21249
M2M2	0.16797	0.39995
MANDL	0.25099	-0.024899
METIII	0.235	-0.053569
METIV	0.23094	-0.051419
METV	0.22538	-0.05788
MPW	0.21765	0.11716
MTRL	0.251	-0.088616
PB	0.15978	0.04025
PL	0.21803	0.016528
TiL	0.19967	-0.37717
ZB	0.11211	0.55781
AUTOVALOR	13,09140	1,85954
% VARIACIÓN	62,34	8,86

Tabla 6. Análisis de Componentes Principales de dos agrupaciones morfométricas. Resultados del Análisis de Componentes Principales sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 137 ejemplares de *Tonatia saurophila* de localidades occidentales y orientales.

VARIABLES	REESCALADO	
	COMPONENTE	
	1	2
BB	0,1447	0,39952
BC	0,1959	0,28313
CB	0,25138	-0,17823
CCL	0,26665	-0,082007
CIL	0,26495	-0,092255
COH	0,20409	0,05721
DENL	0,2495	0,03901
FA	0,23216	-0,10294
GLS	0,2654	-0,066949
HF	0,15182	-0,2133
M2M2	0,16934	0,39935
MANDL	0,25137	-0,029286
METIII	0,23412	-0,040261
METIV	0,23084	-0,035916
METV	0,2248	-0,050195
MPW	0,21789	0,1203
MTRL	0,25143	-0,09375
PB	0,15728	0,017523
PL	0,21691	0,016112
TiL	0,19869	-0,36768
ZB	0,11151	0,56839
AUTOVALOR	13,12930	1,84408
% VARIACIÓN	62,52	8,78

Tabla 7. Análisis de Componentes Principales de cuatro agrupaciones morfométricas. Resultados del Análisis de Componentes Principales sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 137 especímenes de *Tonatia saurophila* separados en cuatro grupos: los ejemplares del occidente de los Andes (Colombia y Ecuador), los del oriente de la cordillera (Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú y Trinidad y Tobago), los especímenes del Caribe (Colombia y Venezuela) y los provenientes de Centroamérica (Costa Rica).

VARIABLES	REESCALADO	
	COMPONENTE	
	1	2
BB	0,1447	0,39952
BC	0,1959	0,28313
CB	0,25138	-0,17823
CCL	0,26665	-0,082007
CIL	0,26495	-0,092255
COH	0,20409	0,05721
DENL	0,2495	0,03901
FA	0,23216	-0,10294
GLS	0,2654	-0,066949
HF	0,15182	-0,2133
M2M2	0,16934	0,39935
MANDL	0,25137	-0,029286
METIII	0,23412	-0,040261
METIV	0,23084	-0,035916
METV	0,2248	-0,050195
MPW	0,21789	0,1203
MTRL	0,25143	-0,09375
PB	0,15728	0,017523
PL	0,21691	0,016112
TiL	0,19869	-0,36768
ZB	0,11151	0,56839
AUTOVALOR	13,12930	1,84408
% VARIACIÓN	62,52	8,78

Tabla 8. Prueba de Tukey. Análisis realizado sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 130 especímenes de *Tonatia saurophila* separados en tres grupos: Occ (1), ejemplares del occidente de los Andes (Colombia y Ecuador); Ori (2), individuos del oriente de la cordillera (Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú y Trinidad y Tobago); C (3), especímenes del Caribe (Colombia y Venezuela).

AGRUPACIONES		DIFERENCIA DE MEDIAS (a-b)	CONFIANZA DEL 95 %		SIGNIFICANCIA
(a) GRUPO	(b) GRUPO		LÍMITE INFERIOR	LÍMITE SUPERIOR	
2	1	8,214811	6,680907	9,748714	0,0000000
3	1	1,397035	-1,700019	4,494088	0,5316941
3	2	-6,817776	-9,616679	-4,018874	0,0000003

Tabla 9. Clasificación en porcentaje del Análisis de Función Discriminante. Resultados sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de: Occ, especímenes del occidente de Colombia y Ecuador; Ori, individuos del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano; C, ejemplares del caribe de Colombia y Venezuela; EG, individuos de Guyana, Guayana Francesa y Brasil; CA, ejemplares de Centroamérica; T, especímenes de Trinidad y Tobago (n=137).

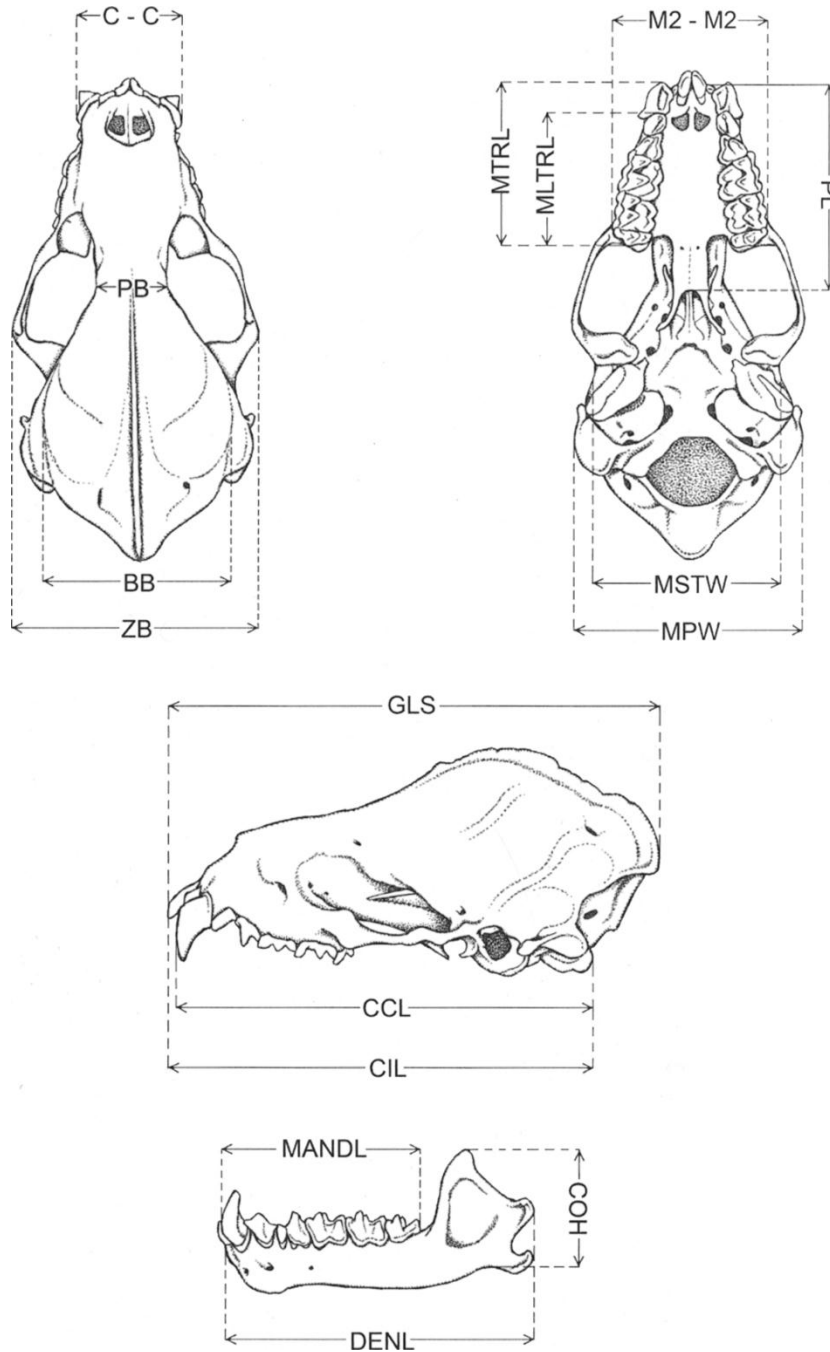
AGRUPACIÓN ASIGNADA	AGRUPACIÓN PREDICHA					
	1	2	3	4	5	6
1	100	0	0	0	0	0
2	1,14	73,86	1,14	15,91	0	7,95
3	0	0	100	0	0	0
4	0	15,38	0	69,24	0	15,38
5	0	0	0	0	100	0
6	0	0	0	0	0	100

Tabla 10. Análisis de Función Discriminante de seis agrupaciones morfométricas. Resultados del Análisis de Función Discriminante sobre 21 variables morfométricas cráneo-dentales y corporales (estandarizadas) de 137 ejemplares de *Tonatia saurophila* separados en seis grupos: los especímenes del occidente de Colombia y Ecuador, los individuos del oriente colombiano, ecuatoriano y peruano, los ejemplares del caribe de Colombia y Venezuela, los individuos de Guyana, Guayana Francesa y Brasil, los ejemplares de Centroamérica y los especímenes de Trinidad y Tobago.

VARIABLES	FUNCIÓN DISCRIMINANTE	
	1	2
BB	0,18984	0,13726
BC	0,27952	0,17571
CB	0,3876	-0,020563
CCL	0,39817	0,059041
CIL	0,39105	0,031505
COH	0,3107	-0,022905
DENL	0,36964	0,075744
FA	0,27713	0,11787
GLS	0,3878	0,028149
HF	0,17853	0,24254
M2M2	0,24236	0,20836
MANDL	0,40124	-0,049999
METIII	0,22822	0,24309
METIV	0,21992	0,17401
METV	0,2085	0,17098
MPW	0,28937	0,17716
MTRL	0,41939	-0,062286
PB	0,26343	0,16226
PL	0,31555	0,14951
TiL	0,19753	-0,090188
ZB	0,079067	0,4338
AUTOVALOR	4,5629	1,1086
% VARIACIÓN	69,87	16,97

10. ANEXOS

Anexo 1. Medidas cráneo-dentales utilizadas en este estudio. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo y vista lateral de la mandíbula que ilustra la mayoría de medidas utilizadas en los análisis morfométricos. Tomado de Velazco y Gardner (2012).



Anexo 2. Información general de los ejemplares utilizados en esta investigación.

MUSEO	NÚMERO	GÉNERO	ESPECIE	SUBESPECIE	SEXO	REGIÓN	PAÍS	COORDENADAS	ALTITUD (msnm)	FECHA DE COLECTA
AMNH	64164	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Guyana	Lat: 6,4 Long: -58,616667	-	30/08/1922
AMNH	76558	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -5,07 Long: -73,91	-	17/01/1928
AMNH	76559	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -5,07 Long: -73,92	-	20/01/1928
AMNH	76560	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -5,07 Long: -73,93	-	20/01/1928
AMNH	95429	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Brasil	Lat: -2,43944 Long: -54,6987	-	07/08/1931
AMNH	96964	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Brasil	Lat: -2,25407 Long: -49,5123	-	02/11/1931
AMNH	96997	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Brasil	Lat: -2,25407 Long: -49,5124	-	12/11/1931
AMNH	96998	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Brasil	Lat: -2,25407 Long: -49,5125	-	12/11/1931
AMNH	96999	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Brasil	Lat: -2,25407 Long: -49,5126	-	12/11/1931
AMNH	97226	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Brasil	Lat: -2,25407 Long: -49,5127	-	13/11/1931
AMNH	130704	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Venezuela	Lat: 11,1211 Long: -69,6836	-	26/03/1938
AMNH	139437	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Costa Rica	Lat: 9,976389 Long: -84,838333	-	02/02/1941
AMNH	139438	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Costa Rica	Lat: 9,976389 Long: -84,838334	-	02/02/1941
AMNH	139439	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Costa Rica	Lat: 9,976389 Long: -84,838335	-	02/02/1941
AMNH	139440	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Costa Rica	Lat: 9,976389 Long: -84,838336	-	02/02/1941
AMNH	139443	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Costa Rica	Lat: 9,976389 Long: -84,838337	-	01/02/1941
AMNH	139444	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Costa Rica	Lat: 9,976389 Long: -84,838338	-	01/02/1941
AMNH	139445	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Costa Rica	Lat: 9,976389 Long: -84,838339	-	02/02/1941
AMNH	180261	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Trinidad y Tobago	Lat: 10,1833333 Long: -61,55	-	13/01/1959
AMNH	180262	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Trinidad y Tobago	Lat: 10,1833333 Long: -61,55	-	13/01/1959
AMNH	180263	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Trinidad y Tobago	Lat: 10,1833333 Long: -61,55	-	13/01/1959
AMNH	180264	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Trinidad y Tobago	Lat: 10,1833333 Long: -61,55	-	13/01/1959

Anexo 2. Información general de los ejemplares utilizados en esta investigación. (Continuación...)

MUSEO	NÚMERO	GÉNERO	ESPECIE	SUBESPECIE	SEXO	REGIÓN	PAÍS	COORDENADAS	ALTITUD (msnm)	FECHA DE COLECTA
AMNH	182923	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Trinidad y Tobago	Lat: 10,1833333 Long: -61,55	-	07/05/1959
AMNH	266047	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Guayana Francesa	Lat: 4,93333 Long: -52,33333	7	09/07/1991
AMNH	267429	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Guayana Francesa	Lat: 4,93333 Long: -52,33333	7	31/08/1993
AMNH	267431	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Guayana Francesa	Lat: 4,9333300 Long: -52,3333302	7	10/09/1993
AMNH	267909	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Guayana Francesa	Lat: 4,9333300 Long: -52,3333303	7	24/10/1994
AMNH	267912	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Guayana Francesa	Lat: 4,9333300 Long: -52,3333304	7	03/10/1994
AMNH	267914	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Guayana Francesa	Lat: 4,9333300 Long: -52,3333305	7	07/10/1994
AMNH	278467	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -5,07 Long: -73,91	-	24/01/2012
AMNH	278484	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -5,07 Long: -73,92	-	28/01/2012
CEBIO	110	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -5,07 Long: -73,93	-	-
FMNH	233361	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -5,901406 Long: -76,77735	2520	25/09/2013
ICN	9692	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 4,006222 Long: -73,797383	625	08/12/1985
ICN	10251	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 3,400394 Long: -73,941253	500	27/04/1988
ICN	10252	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 3,400394 Long: -73,941253	500	22/05/1988
ICN	12045	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 3,400394 Long: -73,941253	550	01/05/1992
ICN	12054	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 3,400394 Long: -73,941253	500	09/08/1988
ICN	12056	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 3,400394 Long: -73,941253	500	11/07/1988
ICN	12731	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: -0,426406 Long: -70,496892	310	08/08/1993
ICN	13625	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 3,154725 Long: -75,026533	750	08/04/1994
ICN	14619	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 0,075383 Long: -72,806842	240	02/02/1995
ICN	14623	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 0,321631 Long: -73,167614	340	30/01/1995
ICN	14685	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 0,321631 Long: -73,167614	240	01/06/1994
ICN	17874	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: -4,100542 Long: -69,933553	150	23/06/2005
ICN	18425	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 4,1886 Long: -72,357	150	01/09/2005
ICN	18456	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 4,074061 Long: -73,36765	285	09/05/2003

Anexo 2. Información general de los ejemplares utilizados en esta investigación. (Continuación...)

MUSEO	NÚMERO	GÉNERO	ESPECIE	SUBESPECIE	SEXO	REGIÓN	PAÍS	COORDENADAS	ALTITUD (msnm)	FECHA DE COLECTA
ICN	19338	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 5,418681 Long: -71,655672	153	12/09/2008
ICN	19339	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 5,418681 Long: -71,655672	165	17/09/2008
ICN	19454	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Colombia	Lat: 11,2771 Long: -72,412267	-	13/12/2005
ICN	19455	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Colombia	Lat: 11,177733 Long: -72,304494	-	24/03/2006
ICN	21033	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: -4,100542 Long: -69,933553	84	26/04/2002
ICN	21034	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: -4,100542 Long: -69,933553	84	29/04/2002
ICN	21276	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Colombia	Lat: 10,2782 Long: -73,5743	276	30/04/2011
ICN	22007	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Colombia	Lat: 0,039444 Long: -74,830514	203	27/05/2015
ICN	22944	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 5,380114 Long: -71,727806	125	05/03/2012
ICN	23103	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Colombia	Lat: 5,418681 Long: -71,655672	168	25/06/2014
MUSM	450	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -10,348172 Long: -75,193517	-	15/07/1988
MUSM	1189	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -9,96667 Long: -70,9667	300	03/04/1971
MUSM	5549	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -5,080611 Long: -73,819789	-	-
MUSM	6811	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -11,952111 Long: -71,249158	350	06/11/1990
MUSM	6812	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -11,952111 Long: -71,249158	350	06/11/1990
MUSM	6815	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -11,952111 Long: -71,249158	-	-
MUSM	10345	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -10,484503 Long: -75,043125	930	06/07/1992
MUSM	10346	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -10,484503 Long: -75,043125	930	04/07/1992
MUSM	11715	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -11,9977 Long: -69,5974	200	09/06/1996
MUSM	11717	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -2,954444 Long: -68,900278	200	09/06/1996
MUSM	12860	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -12,439481 Long: -68,806472	-	06/06/1992
MUSM	13399	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -11,779722 Long: -73,340694	1000	14/05/1998
MUSM	13970	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -11,779669 Long: -72,783564	450	09/04/1998
MUSM	13971	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -11,772733 Long: -72,522606	475	12/05/1997
MUSM	15829	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -13,422589 Long: -69,280258	400	10/04/1999

Anexo 2. Información general de los ejemplares utilizados en esta investigación. (Continuación...)

MUSEO	NÚMERO	GÉNERO	ESPECIE	SUBESPECIE	SEXO	REGIÓN	PAÍS	COORDENADAS	ALTITUD (msnm)	FECHA DE COLECTA
MUSM	21293	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -3,736836 Long: -73,312697	-	26/02/1994
MUSM	21294	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -3,654108 Long: -71,620519	-	02/03/1994
MUSM	26094	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Perú	Lat: -12,721039 Long: -69,786542	199	25/10/2005
MUSM	26133	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -12,948736 Long: -69,606975	148	22/04/2006
MUSM	26538	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -3,706681 Long: -73,345544	139	15/10/2008
MUSM	26578	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Perú	Lat: -3,631572 Long: -73,590914	145	20/01/2009
QCAZ-M	3810	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,7497 Long: -78,40047	750	15/10/2000
QCAZ-M	4972	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,5629 Long: -76,463	220	10/03/2001
QCAZ-M	6853	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,32 Long: -76,32	230	22/01/2004
QCAZ-M	6875	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -0,32 Long: -76,32	230	24/01/2004
QCAZ-M	6938	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,32 Long: -76,32	230	25/01/2004
QCAZ-M	7017	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,31812 Long: -75,766199	233	17/03/2004
QCAZ-M	7423	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,723084 Long: -80,078904	-	06/09/2005
QCAZ-M	7569	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,5629 Long: -76,463	220	05/03/2001
QCAZ-M	7574	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,38 Long: -76,30	220	05/03/2001
QCAZ-M	8282	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 0,723084 Long: -80,078904	-	06/09/2005
QCAZ-M	9233	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 1,2536 Long: -78,9	63	12/08/2004
QCAZ-M	9235	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 1,2527 Long: -78,9096	88	12/08/2004
QCAZ-M	9236	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 1,04213 Long: -78,42414	88	12/08/2004
QCAZ-M	9754	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 1,233333 Long: -78,76	-	12/08/2004
QCAZ-M	9755	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 1,233333 Long: -78,760000	-	12/08/2004
QCAZ-M	10831	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -0,312972 Long: -76,366944	233	08/11/2008
QCAZ-M	10950	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -0,518056 Long: -76,122222	217	18/01/2009
QCAZ-M	11797	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,6803 Long: -77,1992	316	20/12/2009
QCAZ-M	12433	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	-	oriental	Ecuador	Lat: -0,676862 Long: -76,936465	246	03/06/2001

Anexo 2. Información general de los ejemplares utilizados en esta investigación. (Continuación...)

MUSEO	NÚMERO	GÉNERO	ESPECIE	SUBESPECIE	SEXO	REGIÓN	PAÍS	COORDENADAS	ALTITUD (msnm)	FECHA DE COLECTA
QCAZ-M	12843	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,453192 Long: -77,441992	380	27/03/2012
QCAZ-M	12925	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,506 Long: -77,509842	350	16/05/2012
QCAZ-M	12930	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,506000 Long: -77,509842	350	16/05/2012
QCAZ-M	12975	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -1,400621 Long: -77,383547	-	23/06/2012
QCAZ-M	13364	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -1,256988 Long: -77,654432	-	18/10/2012
QCAZ-M	13787	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,393991 Long: -76,66038	279	08/03/2013
QCAZ-M	13788	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -1,001355 Long: -76,973603	279	24/03/2013
QCAZ-M	14028	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,67224 Long: -76,39936	217	31/05/2013
QCAZ-M	14388	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -1,666 Long: -76,4187	223	31/05/2013
QCAZ-M	14407	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,059897 Long: -76,867418	246	01/07/2013
QCAZ-M	14605	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,27 Long: -77,26	393	01/02/2013
QCAZ-M	14606	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -1,400621 Long: -77,383547	320	27/11/2013
QCAZ-M	15498	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,463665 Long: -77,450432	370	02/04/2015
QCAZ-M	15499	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,463665 Long: -77,450432	370	02/04/2015
QCAZ-M	15500	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,463665 Long: -77,450432	370	06/04/2015
QCAZ-M	15793	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,474839 Long: -77,531642	455	20/07/2015
QCAZ-M	15794	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -1,474839 Long: -77,531642	459	23/07/2015
QCAZ-M	17041	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,87120 Long: -78,79252	113	25/08/2017
QCAZ-M	17042	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 0,87583 Long: -78,79465	75	25/08/2017
QCAZ-M	17044	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,87120 Long: -78,79252	113	25/08/2017
QCAZ-M	17045	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 0,87120 Long: -78,79252	113	25/08/2017
QCAZ-M	17373	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -3,321306 Long: -78,210722	1186	02/01/2018
QCAZ-M	17374	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -3,327778 Long: -78,212389	1216	03/01/2018
MECN	662	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -0,633333 Long: -76,466667	-	11/05/1995
MECN	762	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,683333 Long: -76,433333	-	12/10/1995

Anexo 2. Información general de los ejemplares utilizados en esta investigación. (Continuación)

MUSEO	NÚMERO	GÉNERO	ESPECIE	SUBESPECIE	SEXO	REGIÓN	PAÍS	COORDENADAS	ALTITUD (msnm)	FECHA DE COLECTA
MECN	976	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,8 Long: -76,4	-	08/06/1996
MECN	2049	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 0,649642 Long: -80,03325	37	01/06/2000
MECN	2948	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	-	occidental	Ecuador	Lat: 1,18928395 Long: -78,4885471	258	22/09/2009
MECN	3305	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 1,18928395 Long: -78,4885471	305	22/08/2010
EPN	2038	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,517778 Long: -79,341389	250	10/03/1985
EPN	2039	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,517778 Long: -79,34139	250	13/03/1985
EPN	2040	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,517778 Long: -79,341389	250	13/03/1985
EPN	2041	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	hembra	occidental	Ecuador	Lat: 0,681389 Long: -78,946389	198	10/08/1985
EPN	3425	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: 0,4 Long: -76,633333	-	28/09/1978
EPN	3833	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -0,7283 Long: -75,7525	-	27/09/1988
EPN	4481	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,3666 Long: -75,7688	235	13/10/1991
EPN	5008	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: 0,057417 Long: -77,080867	-	17/03/1996
EPN	5113	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	macho	oriental	Ecuador	Lat: -0,6137 Long: -77,2519	510	12/09/1996
EPN	11681	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>maresi</i>	hembra	oriental	Ecuador	Lat: -0,203 Long: -76,5266	229	21/02/2010
EPN	11725	<i>Tonatia</i>	<i>saurophila</i>	<i>bakeri</i>	macho	occidental	Ecuador	Lat: 0,224075 Long: -78,899169	630	13/04/2010

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Mateo Felipe Basantes Garcés, con C.I. 1725560765, autor del trabajo de graduación intitulado: “Caracterización morfológica y morfométrica del Murciélago de orejas redondas de cabeza rayada *Tonatia saurophila* (Phyllostomidae: Chiroptera)”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 27 de julio del 2018

C.I. 1725560765