

**TAXONOMÍA DE *Sturnira lilium* y *Sturnira ludovici* (CHIROPTERA:  
PHYLLOSTOMIDAE) PARA COLOMBIA**

**VÍCTOR MANUEL MARTÍNEZ-ARIAS**

**Trabajo de grado para optar al título de Biólogo**

**Director: Dr. Sergio A. Solari Torres.**

**UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
MEDELLÍN**

**2011**

## INTRODUCCIÓN

El género *Sturnira* es uno de los más especiosos del neotrópico (McCarthy et al. 2006, Jarrín-V. y Kunz 2011), alcanzando su mayor diversidad sobre los Andes (Gardner 2008). Aproximaciones a la taxonomía y sistemática del género se han hecho a través de medios morfológicos (Alberico 1994, Contreras-Vega y Cadena 2001, McCarthy et al. 2005, Owen 1987, Pacheco y Paterson 1991, 1992) y moleculares (Iudica 2000).

Estudios morfológicos recientes han sido efectivos en diagnosticar y describir algunas especies (Sánchez-Hernández et al. 2005, McCarthy et al. 2006, Jarrín-V. y Kunz 2011), pero también han revelado la necesidad de examinar nuevos caracteres que puedan estar relacionados con límites taxonómicos dentro de algunos complejos de especies (Iudica 2000, Contreras-Vega 2000), lo que se ha evidenciado en la falta de un consenso para la taxonomía del género (Simmons 2005, Gardner 2008) y en el uso limitado de algunos caracteres diagnósticos mayores útiles solo para la diferenciación a nivel de grupos de especies (de la Torre 1959, Davis 1980), pero limitados a la hora de ofrecer una resolución a nivel específico. A esto se suma la casi ausencia de análisis de variación a lo largo del rango de distribución de cada taxón, lo que ha llevado a identificaciones erradas y malinterpretaciones (Martínez-Arias et al. 2010).

Históricamente han existido dos nombres que han acarreado parte de la confusión reinante dentro del género. El primero es *Sturnira liliium* Geoffroy, 1810, taxón que actualmente cuenta con más de siete epítetos subespecíficos (*S. liliium angeli* de la Torre, 1966; *S. l. luciae* Jones and Phillips, 1976; *S. l. parvidens* Goldman, 1817; *S. l. paulsoni* de la Torre, 1966; *S. l. serotinus*, Genoways, 1998; *S. l. vulcanensis*

Genoways, 1998<sup>1</sup>; y *S. l. zygomaticus* Jones and Phillips, 1976) y dos epítetos específicos que por su similaridad morfológica pueden ser asociados o confundidos con éste (*S. mistratensis* Contreras-Vega y Cadena, 2000, y *S. luisi* Davis, 1980). El segundo grupo es el conformado por los nombres asociados a *Sturnira ludovici* Anthony, 1924, grupo compuesto por dos epítetos subespecíficos (*S. ludovici hondurensis* Goodwin, 1940 y *S. l. occidentalis* Jones and Phillips, 1964), además de un epíteto específico frecuentemente relacionado (*S. oporaphilum* Tschudi, 1844), y un epíteto específico que requiere comparación (*S. sorianoi* Sánchez-Hernández et al., 2005).

Con la presente investigación se pretende abordar la taxonomía de ambos complejos de especies, por medio de una propuesta metodológica que emplea análisis de variación morfológica, análisis de variación morfológica intrapoblacional e interpoblacional, comparación con otras especies del género, y obtención de información secundaria que pudiese ayudar a esclarecer el panorama taxonómico. Si bien la propuesta del presente trabajo puede diferir en cuanto a consideraciones semánticas o metodológicas, diversos autores han encontrado que a través de una cuidadosa evaluación de caracteres de diversa índole, análisis morfométricos y estudios de variabilidad, es posible evaluar y describir implicaciones taxonómicas en grupos pobremente resueltos (ver McCarthy et al. 2005, Velazco y Gardner 2009, Solari et al. 2009)

---

<sup>1</sup> Esta subespecie es ubicada dentro de *S. liium* por Simmons (2005). Sin embargo, en la descripción original el autor la describe como una subespecie de *S. thomasi*. Es muy posible que se trate de un pequeño error de Simmons el cambiar de grupo este taxón, ya que no hay justificación o publicaciones al respecto.

## 1. JUSTIFICACIÓN

Son ya diversos los que han abordado directamente problemas taxonómicos asociados a los dos grupos de especies examinados en este trabajo (de la Torre 1961, Davis 1980, Ludica 2000, Pacheco y Patterson 1991, 1992, Alberico 1994, Muñoz 2001, McCarthy et al. 2005, 2006, Contreras 2000, Contreras-Vega y Cadena 2000, Sánchez-Hernández et al. 2005, Martínez-Arias et al. 2010); sin embargo, la falta de estudios comparativos detallados que abarquen la totalidad del rango de distribución de ambos taxa, ha derivado en un vacío de conocimiento alrededor de ellos. Este desconocimiento de la real riqueza y distribución de especies es especialmente preocupante para un país megadiverso como Colombia (Rodríguez-Maecha et al. 2006), donde los planes de manejo ambiental deberían dirigir sus esfuerzos en aras de proteger la biodiversidad en su conjunto, especialmente en un mundo que pierde biodiversidad de manera cada vez más acelerada (Cracraft 2002). Para un género como *Sturnira*, esta situación es aún más preocupante, debido a que sus especies son reconocidas como grandes dispersoras de semillas de plantas pioneras como Cecropias y Solanáceas que se encuentran entre las primeras en crecer en claros o áreas perturbadas, jugando por tanto un papel vital en los procesos de regeneración dentro del Neotrópico (Giraldo 1993).

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la taxonomía de los complejos de especies *Sturnira liliium* y *S. ludovici* para Colombia por medio de análisis de variación (a distintos niveles) en caracteres morfológicos.

### **2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Evaluar caracteres diagnósticos propuestos en la literatura para los nombres *S. liliium* y *S. ludovici* y proponer el uso de nuevos caracteres diagnósticos para ambos grupos.

Identificar variabilidad en caracteres morfológicos presente en los taxa a trabajar por medio de la observación directa de individuos y el uso de medidas externas y cráneo-dentales, y en caso de encontrarse necesario, sugerirse una nueva propuesta taxonómica.

Actualizar la información sobre la distribución de estos taxa dentro del territorio colombiano.

### 3. MARCO TEÓRICO

#### 3.1. TEORÍA E IMPORTANCIA DE LA TAXONOMÍA

La función primaria de nuestros sentidos es clasificar. El ser humano puede efectuar clasificaciones tanto arbitrarias como esquemáticas siguiendo la línea de un determinado argumento y para que sea adecuada, los mayores atributos de una clasificación deben ser detección de información, selección de información útil, reducción, codificación, y canalización para procesamiento de esa información. Como resultado final, se debe obtener un set de datos reducido y simplificado (Anderson 1974)

**3.1.1. Sistemática y taxonomía:** A nivel conceptual son varios los enfoques empleados a la fecha: autores como Simpson (2007) incluyen bajo el nombre de sistemática a la taxonomía tradicional (descripción, identificación, nomenclatura, y clasificación de organismos) y la posiciona con una meta primaria a la hora de elaborar una reconstrucción filogenética. Por otro lado, autores más conservadores como Hennig (1966) prefieren tratamiento por separado de las palabras sistemática y taxonomía.

Por ello, es preciso efectuar una definición de términos a seguir para el presente trabajo:

**Sistemática:** Proviene de sistema; es el estudio científico de todas las clases y diversidad de organismos, y cualquier o todas las relaciones entre ellos. Es la ciencia de la diversidad (Mayr 1969).

**Taxonomía:** Teoría y práctica de clasificar organismos (Mayr 1969).

Nomenclatura: Proceso de clasificación en el sentido estricto de preparar un set jerárquico, que involucra selección, organización y simplificación de la información (Anderson 1974).

En síntesis, si en biología tomamos las especies como objetos básicos de estudio, y tenemos en cuenta que éstas ocupan un lugar y un espacio en el tiempo, podemos por medio de la sistemática elaborar una narrativa de carácter histórico (relación de carácter “vertical”, en un contexto temporal). La taxonomía por su parte, emplea un discurso por medio del cual se pueden establecer lineamientos de tipo “horizontal” en un contexto temporal, a fin de elaborar un agrupamiento de objetos, y siempre y cuando esté basada en datos experimentales, dichos agrupamientos pueden ser organizados para servir a los propósitos del clasificador; eso en sí, constituye una actividad de la razón y por ello, el agrupamiento taxonómico siempre ha tenido elementos pragmáticos, empíricos y racionales (Gilmour 1940).

**3.1.2. La labor de la taxonomía:** Si bien es cierto que no existirá una taxonomía perfecta hasta que todos los procesos biológicos sean comprendidos y descritos (Whitehead 1972), es también cierto que cada especie que se propone, constituye en sí una hipótesis de tipo taxonómica. Esto hace necesario que exista cierto orden de ideas para la construcción de hipótesis taxonómicas.

Mayr (1969) trata de ir un poco más allá de confiar la labor de la taxonomía a criterio del experto de turno, y propone un esquema simple para un trabajo de este tipo. Inicialmente se argumenta que la primera labor del taxónomo es el reconocimiento de entidades, seguido de agrupamiento y clasificación (la segunda labor sería la búsqueda de relaciones). Más interesante aún, es cómo efectúa una división, llamando taxonomía *alfa* a la etapa inicial del proceso, donde el énfasis es la descripción de la nueva especie y su arreglo preliminar dentro de un género.

La taxonomía *beta*, es donde se trabajan de manera más cuidadosa las relaciones a nivel de especie y en las categorías superiores. La taxonomía *gama*, abarca el estudio de la variación intraespecífica, así como también estudios enfocados en relaciones filogenéticas. Otros autores, como por ejemplo Klingstedt (1937, citado por Hennig 1966) sugieren que el ordenamiento del trabajo taxonómico debe tener tres escalas sucesivas: una primera fase, donde se debe realizar una descripción y ordenamiento de la especie, siendo esta una etapa clasificatoria; en segundo lugar, se debe establecer un sistema tipológico con base en todas las características de las especies, y como tercera y final etapa, la inferencia de cualquier tipo de relación filogenética.

**3.1.3. Hipótesis taxonómicas y el estudio de la variabilidad:** Es un hecho que el abarcar la totalidad de los datos que pudiesen contribuir a cualquier estudio taxonómico es en principio imposible debido a la complejidad misma de la vida, sin embargo, es labor del taxónomo comprender cómo las diversas disciplinas dependen unas de otras y que el estudio de los organismos en diversos aspectos, permitirá una visión más adecuada del grupo con el que se trabaje (Hennig 1966). No existen individuos de una misma especie que sean idénticos en su totalidad. Esto se debe a la “individualidad irrepetible de todo lo existente”, y no parece existir una regla general acerca de sus alcances. Se puede afirmar pues, que individuos que sean poseedores de variaciones individuales, pertenecen a una misma especie cuando coinciden en caracteres que se sabe son descriptivos para el grupo en cuestión (Hennig 1966). Sin embargo, para que un carácter sea considerado como diagnóstico para un determinado grupo, debe haber sido objeto de un estudio de variabilidad (independientemente del tipo de carácter que sea); así pues, si las especies son hipótesis, los caracteres son los elementos que dan pie a estas hipótesis, y la delimitación de taxa se hace posible agrupando aquellos organismos que son similares unos con otros (Farris 1969), pero tomando en cuenta la variación que representan.

La definición de carácter es un concepto elemental para la teoría taxonómica. Autores como Mayr (1969) describen que un carácter taxonómico es cualquier atributo de un miembro de un taxón que difiere o puede diferir de un miembro de un taxón diferente, o aquel atributo por el que un miembro de una población puede diferir de miembros de otras poblaciones de organismos. Una definición que pudiese ser más apropiada para el contexto manejado en el presente trabajo, es asumir que un carácter taxonómico es aquel rasgo cuyo estudio de variabilidad permite realizar labores de agrupamiento a diversos niveles. Incluso, a partir de caracteres cuyos estados sean muy variables, se pueden realizar agrupamientos (tras determinar “rangos de variabilidad”). Para fines metodológicos, es necesario señalar que para el presente estudio la variabilidad de un determinado carácter es expresa en la cantidad y la repetición de estados presentes en especímenes de museo (objetos de estudio).

**3.1.4. La morfología y la taxonomía:** Para este estudio, se han evaluado características netamente morfológicas. Si bien es cierto que la morfología no debe ser la única aproximación para el delineamiento de especies, es uno de los mayores y más valiosos componentes de nuestro conocimiento sobre la biodiversidad (Dayrat 2005). Los datos obtenidos del análisis morfológico, constituyen el primer acercamiento de un taxónomo, y deben ser considerados una fuente primaria de evidencia. Aún más, son particularmente útiles cuando son contextualizados dentro de la búsqueda de patrones geográficos. Esta herramienta puede ser sumamente poderosa, y si bien hay especies cuya biología les permite soportar diversidad de ambientes, también es cierto que si tras el análisis de sus datos el taxónomo encuentra además una congruencia geográfica, esta se constituye en evidencia alternativa para el sustento de sus hipótesis.

## 3.2. INTRODUCCIÓN A LOS GRUPOS DE ESTUDIO

**3.2.1. Aspectos Generales del género *Sturnira* Gray 1842:** El género fue descrito por J. E. Gray (1800-1875) en la página 57 de su trabajo "*Descriptions of some new genera and fifty unrecorded species of Mammalia*" (1842), donde también describe otros géneros de murciélagos (incluyendo *Centurio*, *Myotis* y *Kerivoula* entre otros). El autor nombra el género resumiendo una serie de caracteres diagnósticos, que pese a ser tan solo 4 líneas, por su aplicabilidad se mantienen vigentes hasta la fecha:

*"Cola y membrana interfemorales ausentes, hoja nasal lanceolada, simple; trago distintivo, superficie interior de los labios con barba en los lados; pie largo; labio inferior con un sola verruga grande, rodeada de una serie de pequeñas verrugas. América."* (Fig. 1).

Las especies de este género se encuentran en tierras bajas y bosques montanos húmedos (Pacheco y Patterson, 1991) desde el norte de México hasta Uruguay y el norte de Argentina. Se reportan también especies en regiones insulares como Trinidad & Tobago (Goodwin y Greenhall 1961) y desde las Antillas Menores hasta Guadalupe (Koopman 1993).

### **3.2.2. Historia taxonómica y nombres asociados a los grupos de estudio:**

Para este y cualquier otro trabajo taxonómico es importante rescatar los nombres que aún permanecen disponibles, ya que pese a que algunos siguen siendo

considerados sinonimias y otros se han convertido en especies reconocidas, la compleja historia taxonómica del género sugiere que el tener en cuenta este conocimiento puede evitar a futuro proponer nombres de manera innecesaria debido al principio de prioridad reinante en el Código de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999). Por ello, a continuación se presenta una breve historia taxonómica de los grupos evaluados.

**3.2.2.1 Historia taxonómica y, nombres asociados a *Sturnira lilium*:** La primera especie para el género y para el complejo de especies *Sturnira lilium*, nace cuando E. Geoffroy St.-Hilaire (1810) describe *Phyllostoma lilium* (= *S. lilium*) basado en colectas de F. de Azara en Paraguay. La descripción original (traducida) cita: “hoja nasal entera, tan alta como baja y estrecha en su base. Mandíbula alargada”. Desde que fue publicada esta primera referencia (Geoffroy 1810), a lo largo de la historia han sido varios los nombres asociados a *Sturnira lilium*, combinación nominal usada solo a partir del trabajo de Gervais (1856) (Gardner 2008).

En 1842, Gray describe *Sturnira spectrum* (= *S. lilium*), describiéndolo como una especie de pelo café, puntas más oscuras, mientras que la parte de la base es blancuzca. Las membranas son negro oscuro, y la localidad tipo es Brasil. En 1842, Wagner describe *Phyllostoma excisum* (= *S. lilium*) para Brazil, con localidad tipo en Ypanema, Sao Pablo, Brasil. Wagner (1847) describe otras dos especies: *Phyllostoma albescens*, y *P. fumarium* (ambos nombres = *S. lilium*); *P. albescens* es descrita como “Partes superiores blancas-cafés, inferiores café, hoja nasal elongada y lanceolada, orejas alargadas, emarginadas”, y su localidad tipo es Ypanema, Sao Paulo, Brasil. *Phyllostoma fumarium* es descrita como “partes superiores café oscuro, inferiores oscuras (cano-fuscens), rostro brevis-acuminado”; su localidad tipo es “Brasil”.

*Stenoderma chilensis* (= *S. lilium*) es descrita en el primer volumen de zoología de la serie Historia Física y Política de Chile, elaborado por Claudio Gay (1847), e ilustrada en la lámina 4 del tomo 2 del Atlas de la Historia Física y Política de Chile por el mismo autor (Gay 1854). Alguna confusión o controversia parece estar relacionada con la autoría de este nombre. Gannon et al. (1989), atribuyen la autoría a Gay, mientras que Simmons (2005) cita al autor como Gray, y Gardner (2008) atribuye la autoría a Paul Gervais (1847), usando el epíteto *chilense* en lugar de *chilensis*. Revisando la fuente original y las láminas correspondientes, es de mencionar que el autor del nombre es Claudio Gay (Fig. 2, izquierda), y el epíteto original es *chilensis*, no *chilense* (Gay 1847). Sin embargo, debe apuntarse que Gardner (2008) provee una historia distinta que incluye autoría por P. Gervais, con base en la afirmación de este autor acerca de su contribución a dicha descripción.

Si bien, hoy en día el nombre de *Stenoderma chilensis* no es más que una sinonimia de *S. lilium*, es de resaltar el trabajo de Gay debido a su carácter descriptivo, siendo de los primeros trabajos en presentar ilustraciones que evidencian con claridad características dentales (Fig. 2, izquierda). Gray (1849) describe *Nyctiplanus rotundatus* (= *S. lilium*) elaborando una descripción similar a la correspondiente a *Sturnira*, aunque además resalta diferencias con géneros como *Diphylla* y *Stenoderma*; pese a que no se especifica la localidad exacta, el espécimen fue colectado en Brasil.

Miller (1907) reconocería la combinación *Sturnira lilium*, sugiriendo un género monotípico y ubicándolo como una subfamilia aparte (Sturnirinae). Éste autor sería el primero en describir la combinación de cúspides característica del grupo de especies posteriormente reconocido por Davis (1980) como el grupo de “cúspides bien definidas”, e incluso aporta una ilustración donde estos caracteres son fácilmente observables (Fig. 3).

Goldman (1917) describe *S. parvidens*, para el centro de México (Papayo, Guerrero) caracterizándola como una especie más pequeña que *lilium* pero con el cráneo más estrecho hacia adelante, con una reducción mayor de medida a nivel transversal, y menor tamaño a nivel de medidas externas. Shamel (1929) describe *S. lilium bogotensis* enfatizando caracteres de pelaje, y hace una comparación con las medidas de los especímenes del trabajo de Tschudi (1844), tomadas por Miller (1907). Posteriormente, Handley (1976) separaría *S. bogotensis*, aunque no se especifica la razón para ello.

En 1966, de la Torre describe *Sturnira magna* y *S. angeli* relacionando esta última con *S. lilium*. Comparado con *S. lilium*, se establecen “diferencias significativas” en la forma del cráneo de *S. angeli*, pero sin especificar dichas diferencias ni relacionarlas con estructuras específicas. El mismo año, de la Torre y Schwartz (1966), describen *Sturnira thomasi* y *S. paulsoni*. Los autores son los primeros en usar la absición molar (pérdida del último molar inferior, en *thomasi*) como un carácter taxonómico dentro del género. Posteriormente, Koopman (1968), relaciona a *S. angeli*, *S. paulsoni* y *S. thomasi* como modificaciones sucesivas (subespecies geográficas) de *S. lilium*, y sugiere que el género ha colonizado las Antillas menores por el sur, desde el norte de Sudamérica. Peterson y Tamsitt (1968) describen *Sturnira aratathomasi*, la especie más grande reportada para el género hasta la fecha y que comparte algunas características dentales con *S. lilium*. Jones y Phillips (1976) describen *S. lilium zygomaticus* y *S. lilium luciae* como subespecies nuevas, y establecen los nombres *angeli* y *paulsoni* como subespecies de *S. lilium*, pero revalidan a *S. thomasi* como especie.

En 1980, Davis describe *Sturnira luisi* de Centro América y norte de Sudamérica; aunque la descripción es muy general, y el carácter principal (el arco cigomático) está con frecuencia ausente en los especímenes de museo, el autor hace una importante contribución al presentar la primera clave taxonómica para el género, organizando información sobre caracteres morfológicos de utilidad.

**STURNIRA, n. g.**

The tail and interfemoral membrane wanting; nose-leaf lanceolate, simple; tragus distinct, inner surface of the lips bearded on the sides; hind feet large; lower lip with a single larger wart surrounded by a series of small ones. America.

*Sturnira Spectrum*. Fur brown, with darker tips to the hairs, beneath pale whitish; membranes dark blackish.

**Figura 1:** Descripción original del Género *Sturnira*. Extraído de Gray (1842)



**Figura 2:** Ilustración de *Stenoderma chilensis* Gay 1847. Observar el detalle de la dentición (izquierda), y las características externas (derecha). Tomado de Gay (1854)



**Figura 3:** Dentición molar inferior de *Sturnira lilium*. Adaptado de Miller (1907)

Gannon et al. (1989) reconocen un total de seis subespecies para *Sturnira lilium*: *S. l. angeli*, *S. l. lilium*, *S. l. luciae*, *S. l. parvidens*, *S. l. paulsoni*, y *S. l. zygomaticus*. Genoways (1998) describe dos subespecies (*S. lilium serotinus* y *S. thomasi vulcanensis*) para la región de las Antillas Menores, empleando datos morfológicos, morfométricos, y el criterio de aislamiento geográfico para soportar sus hipótesis.

Iudica (2000) evaluó las relaciones filogenéticas del género empleando tanto datos morfológicos como moleculares (citocromo-b). Para datos morfológicos, realizó una reconstrucción filogenética basada en 47 caracteres morfológicos (aunque sin estudios de variabilidad) para 16 especies, y evaluó 25 medidas craneales y post craneales (412 individuos). Sus resultados sugieren reconocer como especies válidas (con base en monofilia recuperada a través de análisis moleculares) a *S. hondurensis*, *S. parvidens*, *S. lilium* *S. luisi*, y *S. thomasi* (para estos dos últimos taxa, sugiriendo una asociación de tipo histórica). También, reconoce a “*Sturnira* sp. A” y “*Sturnira* sp. B” como dos clados independientes que representan especies no descritas.

En el 2000, también es descrita una nueva especie: *Sturnira mistratensis* (Contreras-Vega y Cadena 2000); dicha especie se basó en un único individuo, con el uso de caracteres, hasta el momento, nuevos para el género: la presencia de un paraconúlido (cúspide accesoria) en el primer molar inferior, la forma de la fosa mesopterigoidea, y el margen lingual en los incisivos centrales superiores. Posteriormente, Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz (2003) efectuarían una redescrición de *S. lilium lilium* y *S. lilium parvidens*, examinando únicamente los holotipos para describir algunas características y medidas tanto externas como cráneo-dentales, y finalmente sugerir que los incisivos centrales inferiores de *S. lilium lilium* son unicúspides en lugar de bilobados.

Simmons (2005) reconoce ocho subespecies en *S. liliium*: *S. l. angeli*, *S. l. liliium*, *S. l. luciae*, *S. l. parvidens*, *S. l. paulsoni*, *S. l. serotinus*, *S. l. vulcanensis*, *S. l. zygomaticus*. Sin embargo, es de anotar que la subespecie *vulcanensis* fue originalmente asignada a *S. thomasi* en la descripción de Genoways (1998), pero aquí es incluida sin mayores comentarios dentro de *S. liliium*. Finalmente, Jarrín-V. y Kunz (2011) describen *Sturnira perla* (considerada previamente como “*Sturnira* sp. B”), principalmente haciendo uso de herramientas morfométricas, y apoyándose en los análisis moleculares realizados por C. Ludica (2000).

**3.2.2.2. Historia taxonómica, y nombres asociados a *Sturnira ludovici*:** La primera referencia histórica para este grupo de especies, corresponde a las descripciones de *Phyllostoma erythromos* (= *S. erythromos*) y *Phyllostoma oporaphilum* (= *S. oporaphilum*) realizadas por Tschudi (1844). A pesar de esto, es una incógnita el hecho que Miller (1907) no reconoció a *S. erythromos* ni a *S. oporaphilum* como especies; de hecho, no hace ninguna mención a estos taxa, pese a afirmar que conocía el trabajo de Tschudi (1844).

Anthony (1924), describe *Sturnira ludovici* para Ecuador, siendo el primer autor en establecer una diferencia morfológica clara de un taxón dentro del género con respecto a *S. liliium*, indicando para esta nueva especie un cráneo mas alargado, presencia de cíngulo profundo en metacono del primer molar superior, y principalmente, señalando la ausencia de entocónido en el primer molar inferior (carácter presente en formas asociadas a *S. liliium*). También sugiere que diferencias de pelaje entre las dos especies son de poca significancia frente a la evidencia cráneo-dental que propone. La mención al trabajo de Tschudi (1844) indica que Anthony posiblemente reconocía tanto *S. oporaphilum* como *S. erythromos*, sin embargo puede que no haya tenido acceso a ejemplares de estas especies, y por tanto sin poder hacer comparaciones directas entre estos.

Goodwin (1938) describió un nuevo género llamado *Sturnirops*, y a *S. mordax* como especie tipo, aunque posteriormente el nombre sería tratado como un sinónimo para *Sturnira*. El mismo autor (Goodwin, 1940) describiría *Sturnira hondurensis*, estableciendo esta especie como un taxon similar a *S. ludovici* de Ecuador, pero ligeramente más pequeño y con diferencias a nivel de incisivos inferiores. Un gran mérito de su trabajo es innovar el uso de caracteres comparativos (posición de M2 respecto a M3) para el género, incluyendo a *S. liliium*, *S. ludovici* y *S. parvidens*.

Koopman (1968) usa el epíteto “grupo *ludovici*”, aunque no se especifica si lo hace para referirse en general a las especies ya descritas y similares en dentición, o porque considera que este nombre representa en sí un complejo de especies. El mismo autor usa el nombre *S. ludovici* (1978) para el territorio Peruano, y posteriormente no incluiría el nombre de *S. oporaphilum* entre las especies del género en su revisión del orden Chiroptera (Koopman 1993). Pacheco y Patterson (1992) elaboran un análisis detallado acerca de la variación morfológica y genética que ocurre al interior del género y sugieren la necesidad de revisar los taxa *S. oporaphilum* y *S. ludovici* a fin de establecer límites interespecíficos entre ambos.

En su tesis de doctorado, C. Iudica (2000) sugiere reconocimiento específico para *S. oporaphilum* y *S. ludovici* sin embargo señala la necesidad de establecer los límites entre ambos taxa. Adicionalmente, reconoce como clado independiente a “*Sturnira* sp. A” (posteriormente descrita como *S. koopmanhilli* por McCarthy et al. 2005). Sánchez-Hernández et al. (2005), describen *Sturnira sorianoi* con base en dos especímenes de Bolivia y uno de Venezuela, a partir de datos morfométricos y caracteres dentales. McCarthy et al. (2005) también aportan caracteres morfológicos para la diferenciación de *Sturnira luisi*, *S. liliium*, *S. ludovici* (Centro América) y *S. mordax*. Finalmente, Gardner (2008) sugiere ubicar a *S. ludovici* como *S. oporaphilum ludovici* con base en la similaridad morfológica y molecular reportada para ambos taxa (Pacheco y Patterson 1991, Iudica 2000).

### **3.2.3. Reportes Históricos sobre la Variabilidad (en diversos aspectos)**

**dentro del Género:** Diversos trabajos han abordado la variabilidad presente en el género; pese a que no existe un trabajo directamente encaminado a explorar la variabilidad a nivel de estados de carácter, hay varias revisiones que merecen ser destacadas y para ello se presenta a continuación un sumario de investigaciones relacionadas con el tema.

La primera referencia a tener en cuenta es el trabajo de Dobson (1878), quien sugiere que los machos de *S. liliium* tienen un considerable color rojo en el pelaje; sin embargo, Anthony (1924) apunta que ninguno de los especímenes de esta especie en la colección del AMNH muestra este tipo de variación. Goodwin (1938, 1940) también aporta información importante acerca de la variación externa pero también craneal y dental entre algunas formas de *Sturnira*. Hershkovitz (1949) también discute variaciones en el pelaje, tamaño, cráneo y dentición de algunas especies, con énfasis en aquellas presentes en Colombia.

Posteriormente, Tamsitt y Valdivieso (1963) sugieren que el carácter de incisivos inferiores bilobulados sugerido por Hershkovitz (1949) para distinguir *S. ludovici* de *S. liliium*, es un carácter que puede presentar variación debido al desgaste, y recomiendan su uso solo para especímenes jóvenes. De la Torre y Schwartz (1966), sugieren que los especímenes de las Antillas menores comparten en general una morfología diferenciable de los *Sturnira* continentales a nivel cráneo-dental, y mencionan que la cúspide lingual anterior del m2 es probablemente una fusión del protocónido y el paracónido, hecho que afirman, también puede ocurrir “ocasionalmente” en *S. liliium*.

Marinkelle y Cadena (1971) reportan variación en tamaño, color y dimorfismo sexual en especímenes de *Sturnira tildae* en diferentes localidades (Colombia, Trinidad y Guyana), a partir de análisis morfométricos. Jones y Phillips (1976), reportan variabilidad morfológica (especialmente a nivel de cúspides dentales)

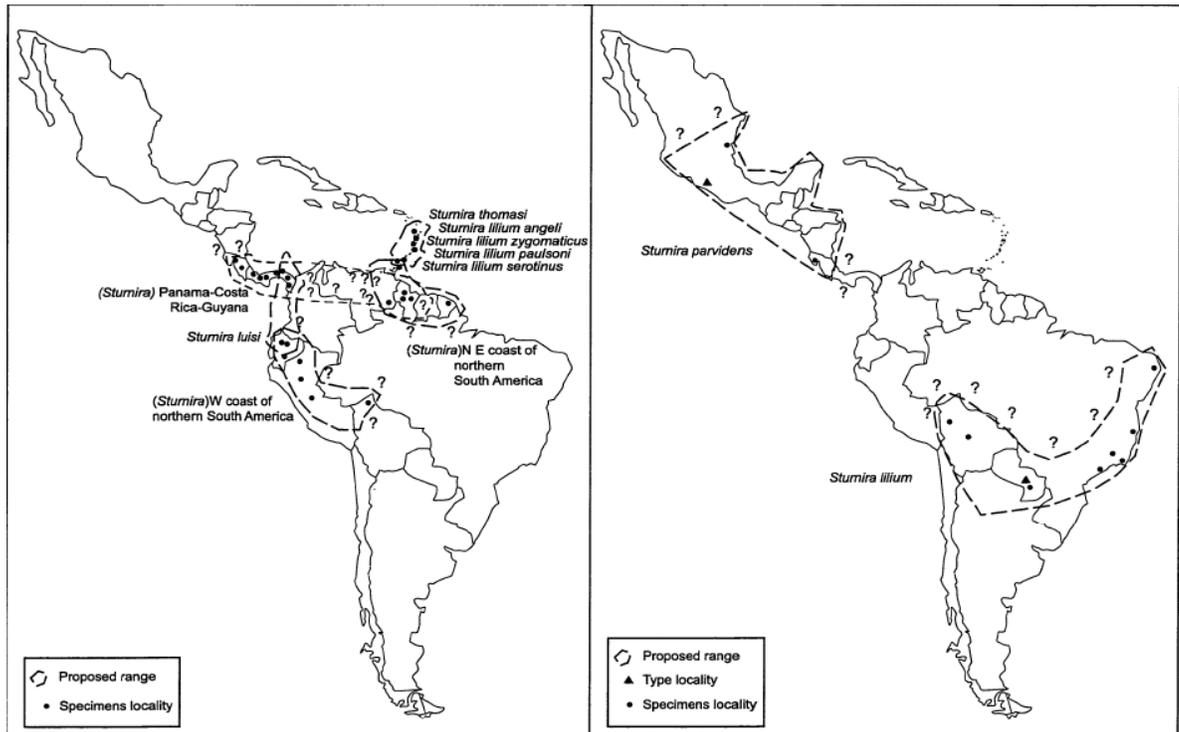
presente en individuos antillanos, y dan soporte morfológico a la idea de Koopman (1968), de que los individuos presentes en dicha región son variaciones de *S. liliium*. Gannon et al. (1989) realizan un sumario de trabajos previos relacionados con *S. liliium*, comentando sobre la variación a nivel de tamaño para la especie. Genoways (1998) reporta variación morfológica y morfo métrica en especímenes de *S. liliium* y *S. thomasi* de las Antillas Menores, representada en la descripción de dos subespecies nuevas.

En su filogenia del género, Pacheco y Patterson (1991) proponen una matriz de caracteres morfológicos, cuya variación fue evaluada en diverso número de especímenes por cada taxón, y posteriormente, los mismos autores (1992), elaboraran un análisis detallado acerca de la variación morfológica y genética que ocurre al interior del género en cuatro especies (*S. erythromos*, *S. bogotensis*, *S. oporaphilum* y *S. ludovici*). Los resultados obtenidos les permiten discernir sobre límites interespecíficos en los taxa mencionados.

En el 2000, Contreras Vega examina la variabilidad a nivel micro y macro geográfico de las especies presentes en Colombia. Efectúa análisis de UPGMA y estadística multivariada para soportar sus resultados. En el mismo año, Contreras-Vega y Cadena publican una especie nueva (*Sturnira mistratensis*) donde también realiza un pequeño análisis de variabilidad interespecífica de caracteres y C. Ludica (2000) aporta algunos posibles esquemas de distribución de las especies del género, siendo de los pocos autores en realizar un análisis geográfico como tal (Fig. 4)

Sánchez-Hernández et al. (2002) reportan *Sturnira mordax* para Ecuador, y discuten acerca de una posible variación en incisivos centrales superiores de *S. mordax*, basado en el reporte hecho por Alberico (1994) de esta especie para Colombia. Sánchez-Hernández y Romero Almaraz (2003) discuten sobre la

variabilidad entre taxa de *Sturnira*, al efectuar la redescrición de los holotipos de *S. liliun liliun* y *S. liliun parvidens*.



**Figura 4:** Rangos de distribución propuestos por Carlos Ludica (2000). Adaptado de la fuente.

Más recientemente, McCarthy et al. (2005) evaluaron variabilidad geográfica y sexual para *S. mordax*, y efectúan comparaciones con otras especies. Sánchez-Hernández et al. (2005) emplean diferencias en cúspides de incisivos como base para la descripción de *S. sorianoi*. Martínez-Arias et al. (2010) reportaron anomalías dentales para el género, particularmente a nivel de absición molar.

Para 2006, Timothy McCarthy y colaboradores describirían *S. koopmanhilli*, con base en caracteres morfológicos y medidas. Reportan la presencia de gaps entre molares, y la relación de tamaño premolares-molares como nuevos caracteres

útiles para la identificación al interior del género. Más recientemente, Martínez-Arias y colaboradores (2010), reevalúan el reporte de *S. thomasi* para los andes colombianos, re-identificándolo como *S. ludovici*, y sugiriendo la necesidad de reevaluar los nombres asociados al último taxón.

### **3.3. EL USO DE LA MORFOMETRIA COMO APOYO A LA TAXONOMÍA**

La morfometría como un conjunto de técnicas y procedimientos, ayuda a caracterizar a cada una de las diferentes piezas o partes de un organismo, así como a éste en su totalidad y permite reconocerlas a partir de un correcto manejo de los datos (i.e.: medidas) (Gallego 2005); además, se erige como una herramienta relativamente económica y práctica cuyos métodos estadísticos, de colecta y procesamiento de datos, evolucionan rápidamente como tareas de investigación científica (Djuardin 2000).

En el caso de la morfometría tradicional, ésta emplea el uso de distancias como puntos de referencia para describir diferencias métricas entre individuos y poblaciones, por medio de modelos matemáticos, que son útiles al tratar de separar correctamente las causas que producen un cambio a nivel de dimensiones ya sean ambientales, genéticas o evolutivas (Djuardin, 2000). Particularmente, el Análisis de Componentes Principales (ACP) es una herramienta cuyo poder para revelar agrupaciones no sospechadas, se erige como una metodología que permite evaluar la variabilidad de grupos taxonómicos en un contexto geográfico (por localidades), permitiendo inferir posibles patrones asociados a características de distribución.

**3.3.1. Trabajos morfométricos relevantes:** Tamsitt y Valdivieso (1986) evalúan dimorfismo sexual en *S. magna*. Contreras Vega (2000), evalúa dimorfismo sexual y geográfico dentro de las especies presentes en Colombia. Sánchez-Hernández

et al. (2005) emplean la morfometría como una herramienta de apoyo para diferenciar especies, aunque el énfasis de sus análisis es en pruebas univariadas antes que multivariadas. McCarthy (2005) reporta Dimorfismo sexual e interespecífico para *S. mordax* y *S. ludovici*, y recientemente, Jarrín-V. y Kunz (2011) hacen una aproximación a la variabilidad y a la taxonomía del grupo (principalmente especies asociadas a *S. liliium*) desde una perspectiva morfo métrica multivariada, usando estas metodologías como herramientas para incluso, separar especies.

## **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

Para el presente trabajo se obtuvo información a partir de tres fuentes principales: inspección directa de especímenes, análisis de variación de estados de carácter, y obtención de datos morfométricos. Para su análisis, los taxa nominales actuales se han subdividido en regiones geográficas, luego se ha hecho agrupamiento por características morfológicas, y finalmente se ha evaluado la variación morfo métrica en un contexto geográfico para los dos grupos de interés.

### **4.1. ESPECÍMENES EXAMINADOS**

Se han examinado un total de 597 especímenes (Anexo A) a lo largo del rango de distribución del género; estos ejemplares están depositados en las siguientes colecciones biológicas, y fueron estudiados de manera directa (visita y acceso a los especímenes), o indirecta (solicitud de fotografías y/o medidas): American Museum of Natural History, New York (AMNH); Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg (CM); Museo de Ciencias Naturales de la Salle, Instituto Tecnológico Metropolitano, Medellín (CSJ-M); Colección Teriológica Universidad de Antioquia, Medellín (CTUA/MUA); Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (ICN); Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Villa de Leyva (IAvH); Colección de Mamíferos Museo Javeriano de Historia Natural, Bogotá (MUJ); Texas Cooperative Wildlife Collection, Texas (TCWC); The National Museum of Natural History, Washington (USNM); Zoologische Staatssammlung Munchen, Munich (ZSM).

## **4.2. DEFINICIÓN DE UNIDADES GEOGRÁFICAS Y UNIDADES TAXONÓMICAS OPERATIVAS**

Para efectos de análisis de variación geográfica, se han definido Unidades Taxonómicas Operativas (UTO), cuyo criterio de agrupamiento se ha efectuado inicialmente en la nomenclatura y patrones de distribución sugeridos (taxa reconocidos) por Simmons (2005) y Gardner (2008), y que han sido subdivididos con base en la definición de ciertas regiones biogeográficas que autores previos han analizado y/o propuesto (Cracraft 1985, Hernández-Camacho 1992, Hernández-Camacho et al. 1992b, Hernández-Camacho et al. 1992c y Hershkovitz 1958, Meserve 2007, Morrone 2006,). Esta metodología permite contrastar las hipótesis taxonómicas actuales a la luz de un contexto geográfico, y obtener información acerca de los posibles patrones de distribución y de la variabilidad observada para los grupos.

Es de anotar, que pese a que este trabajo se enfoca en las especies presentes para Colombia, los vacíos taxonómicos dentro del género, la ubicación del país y la compleja historia geológica de la región, así como los reportes de autores sobre la presencia de diferentes especies y subespecies en el territorio Colombiano, hace necesario revisar casi la totalidad del rango de distribución de los dos complejos de especies.

**4.2.1. Unidades Geográficas:** Las unidades geográficas han sido elaboradas con base en la clasificación de Morrone (2006), y delimitadas según sugerencias de diversos autores (se indica en cada unidad el criterio usado para su delimitación) y apreciaciones personales. Éstas se grafican en la Fig. 7 y se explican a continuación:

**Unidad Geográfica 1:** Corresponde a la región Neártica y a la región de transición neártica-neotropical. Es de aclarar que una zona de transición de fauna puede existir en uno o ambos lados de una línea divisoria arbitraria entre áreas faunísticas contiguas y contemporáneas. La fauna entera es derivada de áreas vecinas, y usualmente se distribuye en una combinación de mosaicos con patrones interdigitales (Hershkovitz 1958). Este patrón biogeográfico también ha sido citado y definido por Morrone (2006).



**Figura 5:** Unidades geográficas empleadas para este trabajo. Adaptado de Morrone (2006).

Según la clasificación Sugerida por Morrone (2006), esta región incluye las provincias de California, Baja California, Sonora, la Meseta Mexicana, la Sierra Madre, el cinturón volcánico Trans-mexicano y la base de Las Balsas. Para

efectos de muestreo, en este trabajo se han unido ambas regiones para la conformación de una sola unidad operativa.

**Unidad Geográfica 2:** Esta unidad es la parte más al norte de lo que se considera Neotrópico (a excepción quizá de la zona de transición). De acuerdo a la división propuesta por Morrone (2006), dentro de esta zona se encuentran las provincias biogeográficas de la costa pacífica Mexicana, el Golfo de México, la provincia de Chiapas y la región occidental del Istmo de Panamá.

**Unidad Geográfica 3:** Comprende una hipotética zona de transición entre el Chocó biogeográfico y Centro América Neotropical (Unidad 2). Esta unidad corresponde a la denominada por Morrone (2006) “provincia del oriente de Centro América”. Dentro del presente trabajo se ha decidido separarla del resto de provincias de Centro América, debido a que la localidad tipo de *S. luisi* (una especie que habita el Chocó Biogeográfico) se encuentra allí, y se establece como límite occidental de esta unidad geográfica la Cordillera Volcánica Central Costarricense. La distribución geográfica de *Sturnira mordax* parece confirmar la importancia de este accidente geográfico como límite a la distribución de ciertas especies (ver Rodríguez y Pineda 2008). Comprende también la costa atlántica Nicaragüense.

**Unidad Geográfica 4:** Esta unidad corresponde al Chocó Biogeográfico, tal y como es definido por Morrone (2006).

**Unidad Geográfica 5:** Corresponde a las tres cordilleras de los Andes Colombianos, hasta la cordillera de Mérida en Venezuela. El límite al Sur, es el valle del Río Patía. Se ha hecho esta división basado en los patrones biogeográficos observados por Hernández-Camacho et al. (1992a). Este patrón se ha reportado ya para otros taxa, entre ellos *Pionus chalcopterus* (Aves: Psittacidae) (Ribas et al. 2007). Para este trabajo, se ha incluido también la

Serranía del Perijá (extensión más al norte de los andes), en modificación a la propuesta de Morrone (2006).

**Unidad Geográfica 6:** Esta región corresponde a la región de la cuenca del Magdalena y los piedemontes más septentrionales de las cordilleras Central y Occidental. Hernández-Camacho et al. (1999a) proponían unir esta unidad con la región del Chocó Biogeográfico en una sola, abarcando lo que según ellos es la provincia del Darién, hasta la provincia del Oro en Ecuador y los distritos Sinú-San Jorge, Nechí, Lebrija y Catatumbo. Para el presente trabajo se tomará como una unidad geográfica independiente, ya que aunque se trata de tierras bajas, es posible que sea una zona de transición-conexión de las regiones del Chocó Biogeográfico y los Andes con el Caribe Colombiano para *Stumira*. Cracraft (1985) define una porción de área similar a la de este trabajo, como un área de endemismo para aves en Suramérica.

**Unidad Geográfica 7:** Corresponde al Caribe Suramericano. Dentro de esta unidad, se ubican lo que Morrone (2006) considera las provincias de Maracaibo y la costa Venezolana. Para el presente trabajo, ambas regiones se han unido debido principalmente a razones de muestreo.

**Unidad Geográfica 8:** Corresponde a la región de la Orinoquía y de los Llanos Venezolanos.

**Unidad Geográfica 9:** Andes Ecuatorianos. Comienza desde el sur del Río patía en los Andes Colombianos hasta lo que según Morrone es el inicio de la Puna andina (2006). Cracraft (1985) apunta al Río Marañon (de Perú), cómo una importante barrera de flujo geográfico al norte para la avifauna de páramo, puna y bosques montanos. Este límite geográfico, es conocido también como la depresión de Huancabamba (Weigend 2004). Hershkovitz (1958), ubica el punto más septentrional de esta región, como el inicio de la sub-región Patagónica.

**Unidad Geográfica 10:** Esta unidad representa el escudo Guyanés, con la adición de las islas de Trinidad & Tobago de acuerdo a las similitudes expresadas por Trejo-Torres y Ackerman (2001).

**Unidad Geográfica 11:** Corresponde a la región de la Cuenca del Amazonas, tal y como la sugiere Morrone (2006), aunque con la disminución de una pequeña porción hacia el sur, que corresponde a la región del Gran Chaco.

**Unidad Geográfica 12:** Andes Peruanos-Bolivianos-Argentinos. Tal y como es sugerido por Morrone (2006). Es de anotar, que el límite norte de esta región, se define de acuerdo a lo sugerido por Cracraft (1985), siendo éste el valle del río Marañón en Perú.

**Unidad Geográfica 13:** Esta región corresponde a las Yungas (Morrone 2006). Esta región se diferencia de la unidad geográfica 12 (Andes Peruanos-Bolivianos-Argentinos), en que no posee el ambiente de Puna (generalmente es relativamente seco, caluroso de día y muy frío en la noche) y en su lugar posee unas condiciones de alta humedad (CDC-UNALM y TNC 2006).

**Unidad Geográfica 14:** Corresponde a la región del Gran Chaco, con algunas modificaciones a lo propuesto por Morrone (2006). Esta región consiste en bosques secos y planicies al sureste de Brasil, sureste de Bolivia, Occidente de Paraguay, y el Norte y Centro de Argentina (Cracraft 1985).

**Unidad Geográfica 15:** Corresponde a la unión de las regiones Catinga y Cerrado tal y como las define Morrone (2006).

**Unidad Geográfica 16:** Esta región es la región de la selva Atlántica Brasileña, de acuerdo a lo señalado por Morrone (2006).

**Unidad Geográfica 18:** Corresponde a las Antillas Menores, en el Mar Caribe (no mostradas en la figura 7).

**4.2.2. Unidades Taxonómicas Operativas (UTO):** Las localidades muestreadas para la elaboración de las UTO, se muestran en las Figuras 9 y 10

**Grupo *Sturnira lilium***

Las unidades taxonómicas operativas, se muestran en la Tabla 2.

**Grupo *Sturnira ludovici***

Las unidades taxonómicas operativas se muestran en la Tabla 3.

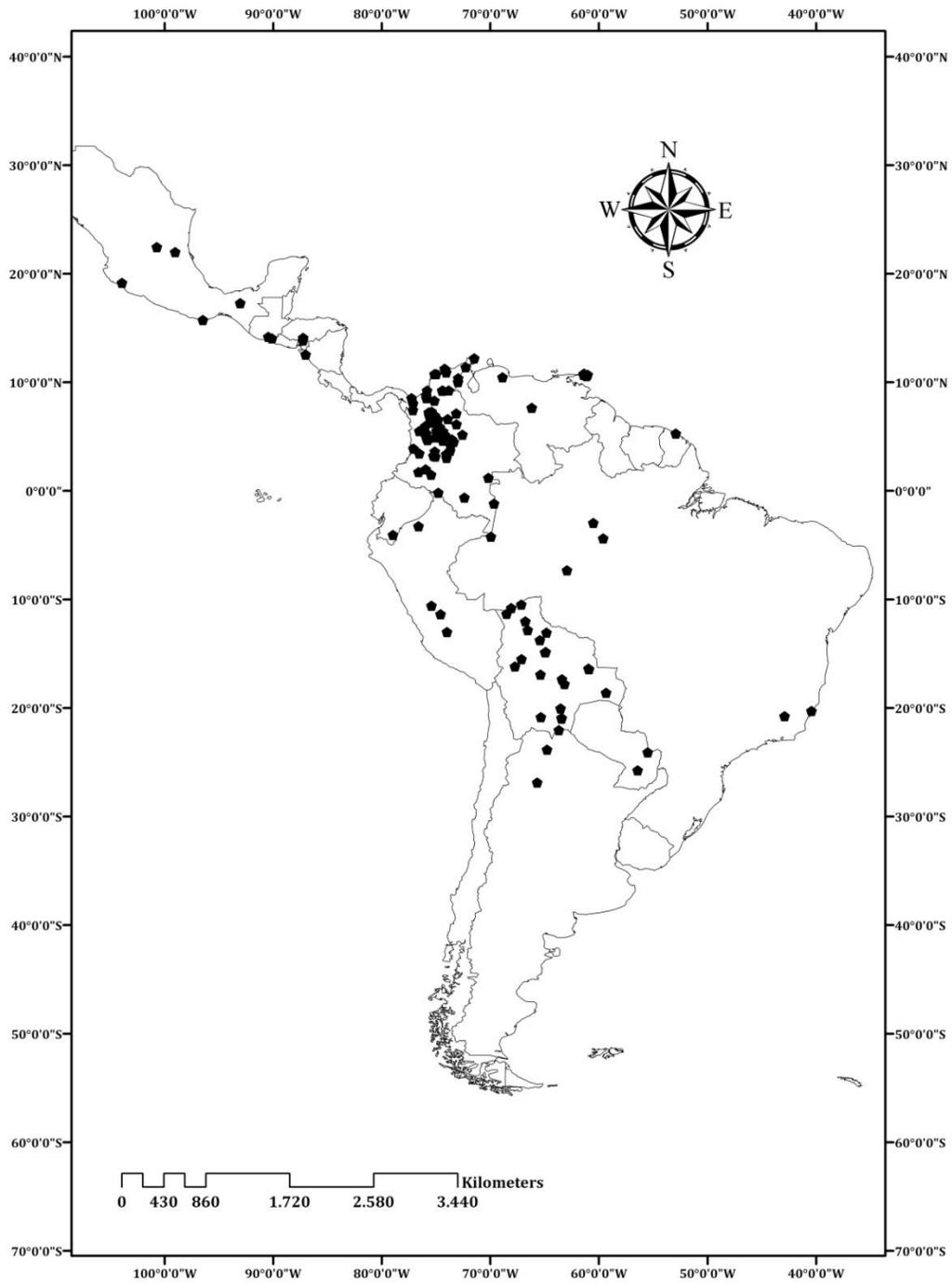
**4.3. DEFINICIÓN DE CLASES DE EDAD**

Pacheco y Patterson (1992) dividen las clases de edad de la siguiente manera:

Clase I (Juvenil): en esta categoría se encuentran los especímenes que carecen de la fusión de varias estructuras craneales y poseen epífisis conspicuamente traslúcidas y cartilaginosas en los huesos de los dedos. El color del pelaje es consistentemente más oscuro y homogéneo que en otras clases.

Clase II (Subadulto): especímenes con el cierre completo de suturas craneales, a excepción de la sutura basisfenoide-basioccipital. Las suturas en los huesos de los dedos también se encuentran desarrolladas, pero la coloración suele ser tan oscura como en la clase I.

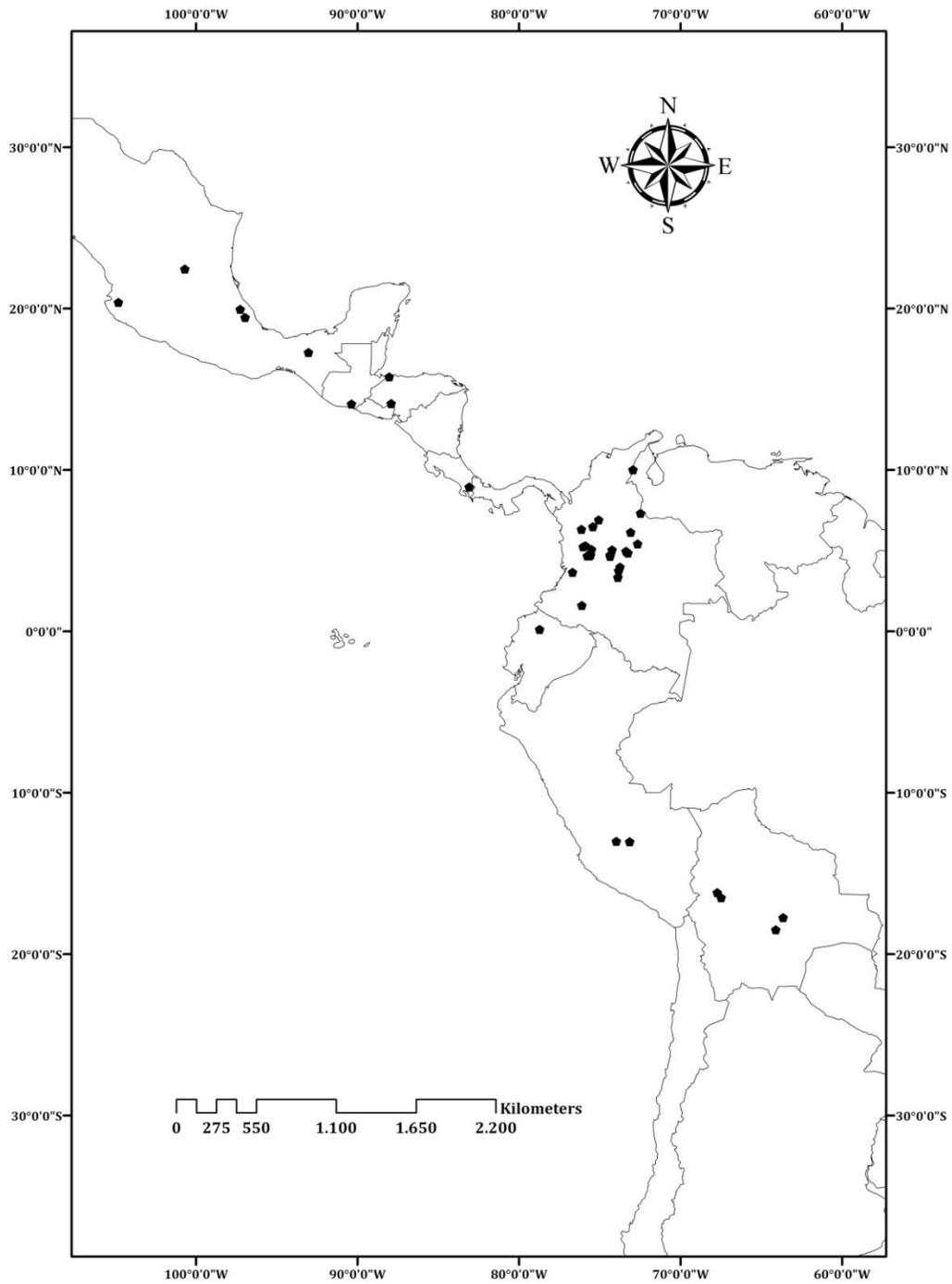
Clase III (adulto): Los especímenes muestran osificación completa en todas las estructuras, además de pelaje adulto. No presentaban un grado serio de desgaste dental.



**Figura 6:** Mapa de localidades evaluadas para *S. lilium* (sensu lato).

**Tabla 1:** Unidades Taxonómicas Operativas para el grupo *S. liliium*.

<b>UTO</b>	<b>UNIDADES GEOGRÁFICAS ABARCADAS</b>	<b>COMENTARIOS</b>
1	1	Región de transición Holártica-Neártica
2	2	Incluye la localidad tipo de <i>S. liliium parvidens</i>
3	4	Chocó Biogeográfico
4	5	Andes del Norte
5	6	Cuenca del Magdalena
6	7	Individuos similares a los de las UTOs 1, 2 y 3.
7	10	Especímenes del Escudo Guyanés, y Trinidad & Tobago
8	9	Andes Ecuatorianos
9	8	Orinoquía-Llanos Venezolanos
10	11	Cuenca del Amazonas
11	12	Andes del Sur
12	13	Yungas (pie de monte andino oriental)
13	14	Incluye localidad tipo de <i>S. liliium</i>
14	15, 16	Unión de regiones por razones de muestra
15	18	Localidad tipo y rango geográfico de <i>S. liliium angeli</i>
16	4	Especímenes identificados como <i>S. luisi</i>



**Figura 7:** Mapa de localidades evaluadas para *S. ludovici* (sensu lato).

**Tabla 2:** Unidades Taxonómicas Operativas para el grupo *S. ludovici*

UTO	UNIDADES GEOGRÁFICAS ABARCADAS	COMENTARIOS
17	1, 2	Agrupamiento por tamaño de muestra. Incluye localidades tipo de <i>S. hondurensis</i> y <i>S. occidentalis</i>
18	5, 9	Agrupamiento por tamaño de muestra. Incluye Andes Ecuatorianos y Andes del Norte
19	13	Posiblemente incluye la localidad tipo de <i>S. oporaphilum</i>
20	12	<i>S. oporaphilum</i> Andes del Sur
21	14	<i>S. oporaphilum</i> Región del Chaco
22	4, 5	<i>S. koopmanhilli</i>
23	14	Serie paratipo de <i>S. soriano</i>

Clase IV (adulto): Presentan un grado conspicuo de desgaste, principalmente en los molares.

Clase V (adulto): Especímenes que presentan un alto grado de desgaste dental, incluyendo incisivos, caninos y premolares

Para el presente trabajo, solo fueron considerados de manera indistinta especímenes adultos, pertenecientes a las clases de edad III, IV, y V.

#### 4.4. CARACTERES CUALITATIVOS

Se evaluaron un total de 54 caracteres morfológicos, reportando cada estado de cada carácter para cada individuo en una matriz. Para especímenes de Colombia,

adicionalmente fueron evaluados 2 caracteres más que son la Relación de la muesca palatal interior respecto a la muesca de la base del arco cigomático en vista ventral del cráneo y la relación del proceso ectotimpánico/proceso mastoideo en vista lateral del cráneo.

#### 4.4.1. Caracteres externos:

**Tabla 3:** Lista de caracteres externos

<b>Carácter</b>	<b>Descripción</b>	<b>Estados</b>
1	Bandas en pelo dorsal	0 - Una banda 1 - Dos bandas 2 - Ambos tipos de pelo
2	Patrón dorsal de coloración	0 - Uniforme 1 - Levemente variado 2 - Marcadamente variado
3	Bandas en pelo ventral	0 - Una banda 1 - Dos bandas 2 - Ambos tipos de pelo
4	Presencia/ausencia de charreteras	0 - Charreteras presentes 1 - Charreteras ausentes
5	Abundancia de pelo interfemoral	0 - Ligero a moderado 1 - Denso
6	Extensión posterior de la membrana alar (plagiopatagio)	0 - Plagiopatagio finaliza entre la región de la tibia y la región carpal 1 - Plagiopatagio finaliza en la región carpal

7	Forma interior de la oreja	0 - Pelos abundantes. Bandas no evidentes 1 - Pelos no abundantes. Bandas evidentes 2 - Pelos no abundantes. Bandas no evidentes
8	Distribución de vibrisas en las zonas superior/inferior de los nostrilos	0 - 4/2 1 - 4/1 2 - 3/1 3 - 4/0 4 - 5/2 5 - 3/2 6 - 6/2
9	Número de vibrisas en extremos de la boca	0 - 2 1 - 1 3 - 0 4 - 3
10	Abundancia de vibrisas supraoculares	0 - Vibrisas abundantes 1 - Vibrisas escasas

#### 4.4.2. Caracteres Craneales

**Tabla 4:** Lista de caracteres craneales

<b>Carácter</b>	<b>Descripción</b>	<b>Estados</b>
11	Foraminas incisivas accesorias	0 - Ausencia de foraminas 1 - Una foramina presente en la línea media craneal 2 - Dos foraminas presentes, separadas por la línea media craneal

12	Profundidad y desarrollo del septo/puente nasal, en forámenes incisivos	0 - Septo nasal conecta con palatino a gran profundidad 1 - Septo nasal conecta con palatino a poca profundidad 2 - Septo nasal conecta directamente con palatino, creando un puente nasal.
13	Posición del septo del forámen nasal	0 - Septo/forámen está entre base de C1 y PM1 1 - Septo/forámen está entre I2 y PM1 2 - Septo/forámen está entre I2 y PM2 3 - Septo/forámen está entre C1 y PM2
14	Forma de los puentes posteriores en foramen nasal	0 - Forma triangular 1 - Forma ovalada 2 - Forma acunada y con muesca
15	Emarginación palatal que delimita la fosa mesopterigoidea	0 - Forma de U 1 - Forma de V 2 - Forma cuadrada
16	Borde posterior en fosetas pterigoideas	0 - Diferenciable. Foseta poco profunda. 1 - Diferenciable. Foseta muy profunda. 2 - No diferenciable. Ausencia de foseta
17	Fenestras posteriores en bula timpánica	0 - 2 fenestras presentes 1 - 1 fenestra presente 2 - Ausencia de fenestras
18	Proceso exoccipital	0 - Ausente 1 - Presente
19	Forma del palatal	0 - Plano 1 - Ligeramente deprimido 2 - Muy deprimido, con muesca central

20	Forma del rostro (vista frontal)	0 - Esbelto 1 - Robusto
21	Desarrollo de la proyección mastoidea	0 - Ausente 1 - Desarrollado
22	Desarrollo de la cresta sagital	0 - Ausente 1 - Moderadamente desarrollada 2 - Altamente desarrollada

#### 4.2.2. Caracteres Dentales:

**Tabla 5:** Lista de caracteres dentales

<b>Carácter</b>	<b>Descripción</b>	<b>Estados</b>
23	Inclinación de incisivos centrales superiores en vista lateral	0 – Incisivos protruidos 1 – Incisivos ligeramente protruidos 2 – Incisivos curvos 3 – incisivos protruidos, con forma de gancho
24	Número de incisivos superiores en cada rama maxilar	0 – 2  1 – 1
25	Forma de incisivos centrales superiores	0 – Espátula 1 – Cíncel (unicúspides) 2 – Bilobulados, con lóbulo interno de mayor tamaño
26	Conformación caninos superiores (vista frontal)	0 – Caninos curvos 1 – Caninos decurrentes
27	Número de molares superiores en cada rama maxilar	0 – 3  1 – 2

28	Número de incisivos inferiores en cada rama maxilar	0 – 2 1 – 1
29	Lóbulos en incisivos centrales inferiores	0 – 1 lóbulo 1 – 2 lóbulos 2 – 3 lóbulos
30	Número de molares inferiores en cada rama maxilar	0 – 3 1 – 2
31	Presencia/ausencia de muesca lingual en m1	0 – Muesca lingual ausente (entocónido, metacónido y paracónido no distinguibles) 1 – Muesca lingual presente (entocónido, metacónido y paracónido distinguibles)
32	Hendiduras trigónicas en m1	0 – Ausentes 1 – Lingual presente, antero labial presente paracónido no bifurcado 2 – Lingual ausente, antero labial presente 3 – Lingual presente, anterolabial presente y paracónido bifurcado 4 – Lingual presente, anterolabial presente, paracónido triangular
33	Desarrollo del paracónido respecto al metacónido en m1	0 – Alta elevación (sobrepasa metacónido) 1 – Baja a media elevación (no sobrepasa/igual a metacónido)
34	Presencia de paraconúlido	0 – Ausente 1 – Presente

35	Forma del metacónido en m1	0 – Metacónido esbelto 1 – Metacónido ancho 2 – metacónido bífido
36	Protolófido en m1	0 – Ausente 1 – Presente
37	Relación de tamaño P2/M2	0 – $P2 < M2$ 1 – $P2 \geq M2$
38	Relación de tamaño p2/p1	0 – $p1 \geq p2$ 1 – $p1 < p2$
39	Descripción de cúspides de M1	0 – Paracono y entocono ausentes 1 – Paracono y entocono presentes
41	Muesca talónida entre entocónido e hipoconúlido en m2	0 – Presente 1 – Ausente
42	Cúspides en PM1	0 – Ausencia de cuspuleta anterior. Cíngulo lingual conecta cúspide mayor con cuspuleta posterior 0 – Presencia de cuspuleta anterior. No hay cíngulo lingual.
43	Desarrollo metacono PM2 (vista ventral)	0 – Evidente. Apariencia del diente es cuadrada 1 – No evidente. Apariencia del diente es ligeramente triangular
44	Descripción de cúspides en pm1	0 – 2 cuspuletas (en dirección anteroposterior) evidentes 1 – Cuspuletas anteroposteriores no evidentes

45	Descripción de cúspides en pm2	0 – 2 cuspuetas (en dirección anteroposterior) evidentes 1 – Cuspuetas anteroposteriores no evidentes
46	Posición de M3 respecto a la hilera dental	0 – Centrado 1 – Inclinado hacia el plano lingual 2 – Inclinado hacia el plano labial
47	Ubicación borde más anterior de la curvatura posterior, en la base del arco cigomático	0 – Dentro del rango de M2 1 – Dentro del rango del metacono de M1 2 – Dentro del rango del entocono de M1
48	Foramina nasalis (vista frontal)	0 – En línea con los caninos 1 – Ausente
49	Foramina mandibular antero-lateral	0 – Ausente 1 – Bajo el espacio entre c1 y p1 2 – Dentro del margen de la base de p1
50	Forma del cráneo en vista lateral	0 – Acortado 1 – Ligeramente alargado 2 – Muy alargado
51	Foramen ovale	0 – Ausente 1 – Presente
52	Foramen alisfenoide	0 – Ausente 1 – Presente
53	Orientación del proceso coronoide	0 – Recto 1 – Labial 2 – Lingual

54	Muesca palatal posterior (después de la hilera dental)	<p>0 – Ausente: borde plano</p> <p>1 – Punta de la muesca en dirección lingual, fuera de la línea de la hilera dental</p> <p>2 – Punta de la muesca en línea con la hilera dental</p> <p>3 – Punta de la muesca inclinada hacia zona labial</p>
----	--	---

#### 4.2.3. Caracteres adicionales (tomados solo para algunos especímenes de Colombia)

**Tabla 6:** lista de caracteres adicionales

Carácter	Descripción	Estados
55	Relación muesca palatal interior (m. interior) /muesca de la base del arco cigomático (m. exterior) en vista ventral	<p>0 - Ambas muescas de igual tamaño</p> <p>1 - Muesca interior más profunda que exterior</p> <p>2 - Muesca exterior más profunda que interior</p>
56	Relación proceso ectotimpánico/proceso mastoideo (vista lateral)	<p>0 - Proceso mastoideo más grande que ectotimpánico</p> <p>1 - Proceso ectotimpánico más grande que mastoideo</p> <p>2 - Procesos de igual tamaño</p>

#### 4.5. CARACTERES CUANTITATIVOS

Se han medido un total 596 especímenes de museo pertenecientes a los dos grupos de especies (Anexo E), y depositadas en diversas colecciones biológicas.

Para cada espécimen fueron tomadas 9 medidas externas y 19 craneo-dentales con un calibrador digital (+/- 0.001);

#### **4.5.1. Medidas Externas:**

AB: Antebrazo

MCIII: Largo del metacarpal del tercer dedo.

MCIV: Largo del metacarpal del cuarto dedo

MCV: Largo del metacarpal del quinto dedo.

LPDIII: Largo de la primera falange del tercer dedo.

LPDIV: Largo de la primera falange del cuarto dedo.

LPDV: Largo de la primera falange del quinto dedo.

TL: largo de la tibia

LP: largo del pie.

#### **4.5.2 Medidas Cráneo-Dentales:**

1. Anchura mastoidea: Ancho máximo entre los procesos mastoidales.
2. Anchura caja craneana: Ancho máximo del craneo sobre los arcos cigomáticos y los procesos mastoidales.
3. Anchura zigomática: Ancho entre la base posterior de los arcos cigomáticos. En aquellos individuos sin arcos, esta medida podría seguir tomándose, debido a que la ruptura usualmente ocurre a través del puente del arco y no desde la base.
4. Ancho interorbital: Ancho máximo entre la base del frontal (en la sutura fronto-nasalis).
5. Largo mayor del cráneo: Distancia máxima entre la premaxila anterior (sin incisivos, es decir, desde la raíz del diente), y el punto más posterior del borde craneal.
6. Largo cóndilo basal: Borde posterior de los cóndilos occipitales hasta la premaxila anterior (de la misma forma que la anterior medida).
7. Serie dental superior: distancia entre la base del canino y el cuerpo del tercer molar. En esta medida, el calibrador debe tocar ambos dientes, en la posición más

basal. Una mejor forma podría ser hacer la medida de los alveolos, pero esto es imposible debido a que implica un daño para el espécimen.

8. Distancia Palatal: Distancia entre el cingulo posterior de los incisivos, al puente palatal posterior.

9. Distancia entre caninos superiores: Distancia entre la base de los caninos superiores (justo antes del hueso).

10. Distancia M1-M1: Distancia (desde la base del diente) entre los primeros molares superiores.

11. Distancia M2-M2: Distancia (desde la base del diente) entre los segundos molares superiores

12. Largo post-palatal: Distancia entre el puente posterior palatal y el puente anterior del foramen magnum.

13. Ancho mandibular: Ancho mayor entre los cóndilos mandibulares.

14. Ancho entre caninos inferiores: Distancia mayor entre la base de los caninos, desde la base del diente, a la misma altura de la base de los incisivos, antes de que inicie la depresión hacia la base.

15. Serie dental inferior: Distancia mayor entre la base de los incisivos.

16. Distancia m1-m1: Distancia más grande entre los primeros molares inferiores.

17. Distancia m2-m2:

18. Largo mandibular: Distancia entre el cóndilo mandibular y los incisivos inferiores (desde su base).

19. Altura del proceso coronoide: medido desde el proceso coronoide hasta el proceso angular de la mandíbula.

#### **4.6. EVALUACIÓN A *POSTERIORI* DE CARACTERES Y DELIMITACIÓN DE GRUPOS TAXONÓMICOS**

Con base en la variación obtenida de los estados de carácter, éstos fueron divididos en tres grupos (ver Resultados) y a partir de su análisis se realizaron agrupamientos de carácter taxonómico, de los cuales, los presentes en Colombia

fueron evaluados con un tratamiento morfométrico a fin de analizar posibles patrones de variación geográfica.

#### **4.7. ANÁLISIS DE VARIACIÓN GEOGRÁFICA**

El siguiente tratamiento se efectuó de manera independiente para cada uno de los grupos evaluados a fin de encontrar diferencias intragrupalas debido a influencias geográficas. Los datos seleccionados para el análisis pertenecen solo a hembras, a fin de evitar ruido estadístico causado por dimorfismo sexual, una característica que ha sido muy reportada y estudiada para el género (Pacheco y Patterson 1991, Ludica 2000, Contreras-Vega 2000, McCarthy et al. 2005, Jarrín-V y Kunz 2011). A nivel de clases de edad, solo se tuvieron en cuenta especímenes adultos, para evitar ruido estadístico debido a características propias del desarrollo ontogénico. Todas las variables fueron transformadas a Log10 y se efectuó una prueba de Shapiro-Wilks (de acuerdo a la metodología empleada por Rodríguez-Posada y Sánchez Palomino 2009) con eliminación de datos faltantes (case-wise) para evaluar los supuestos de normalidad. Las variables que no cumplieron dicho supuesto fueron excluidas del procedimiento. Para las variables que cumplían los supuestos, se recuperaron los individuos con datos faltantes (cuyo total correspondía a un 6% para el grupo *S. lillium* y un 3% para el grupo *S. ludovici*) y se efectuó una estimación por Maximum likelihood empleando el algoritmo Expectation-Maximization (EM), procedimiento similar al efectuado por Jarrín-V. y Kunz (2011) y que para el análisis de datos omitidos demuestra que la distribución marginal de los registros observados se asocia a una función de verosimilitud para un parámetro  $\phi$  desconocido, bajo el supuesto de que el modelo es adecuado para el conjunto de datos completo. Los cálculos se elaboraron con el Software IBM SPSS Statistics 19.

Los datos complementados fueron posteriormente sometidos a un análisis de componentes principales (ACP) empleando la matriz de varianza-covarianza

debido a que los datos son de homogéneos (solo se emplearon medidas). Este procedimiento de tipo exploratorio permite graficar cada dato en el espacio multivariado permitiendo observar posibles agrupaciones de individuos. Para estos análisis se empleo el programa STATISTICA 8.0.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 5.1. ANÁLISIS DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA

#### 5.1.1. CARACTERES EXTERNOS

**5.1.1.1. Caracteres de pelaje:** La identificación de *Sturnira* a nivel de caracteres externos es complicada debido a la enorme variabilidad presente en el grupo para este tipo de caracteres. Los trabajos de Wetterer et al. (2000), Muñoz (2001) y Contreras-Vega (2000) se encuentran entre las principales referencias para identificación con base a caracteres externos, siendo el primero una referencia casi obligada para casi cualquier tipo de estudio morfológico. De cualquier forma, con la simple observación de la coloración externa no parece ser posible una identificación confiable más allá de la de ubicar dentro de un rango a los especímenes de un complejo u otro. Así, para *Sturnira lilium* podemos encontrar especímenes desde tonalidades claras (café-crema) hasta especímenes con tonalidades oscuras (negro-rojizo). Sin que este sea un patrón de estricto cumplimiento, las observaciones mostraron que los patrones más claros son propios de tierras centroamericanas y presentándose también en algunos individuos del Caribe, mientras que los patrones más oscuros fueron propios de especímenes del sur del continente (Andes, Yungas, Amazonas, etc.). Hacia el norte del continente (Colombia), especímenes con distinto tipo de coloración parecen entremezclarse, aunque se muestra cierta predominancia de colores oscuros (figura 8). Para *Sturnira ludovici* se observan tonalidades principalmente oscuras (negro, gris, y en menor grado rojizo). En la región de los Andes del norte (Colombia), predominan las formas oscuras (Figura 9), En Centroamérica, los individuos parecen ser un poco más claros.



**Figura 8:** Algunos patrones de Coloración observables para *S. liliium*. De izquierda a derecha: ICN 18528 (Serranía del Perijá, Cesar, Colombia), ICN 17274 (Lorica, Córdoba, Colombia), ICN 17280 (Montería, Córdoba, Colombia), ICN 11779 (Mistrató, Risaralda, Colombia).



**Figura 9:** Algunos patrones de coloración observables para *S. ludovici*. De izquierda a derecha: ICN 13845 (Acacías, Meta, Colombia), ICN 11255 (Pereira, Risaralda, Colombia), MUA 11104 (San Miguel, Antioquia, Colombia)

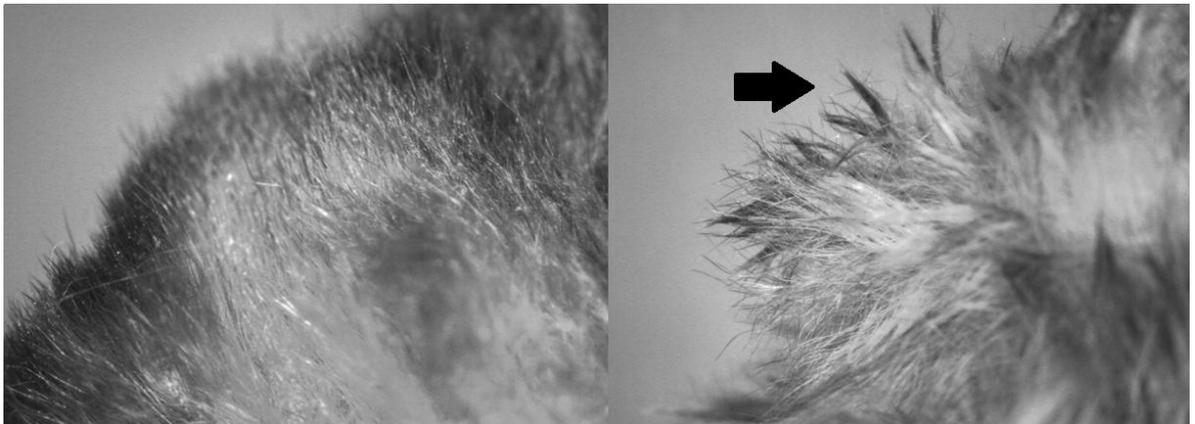
**Pelos de guarda y pelos de contorno:** La evaluación de los Carácteres 1 y 3 (número de bandas en pelos dorsales y ventrales respectivamente), reveló la presencia de pelos de una sola banda (siempre negros, sin brillo) y pelos con dos bandas (más claros hacia la base). Por medio de inspección superficial, en ocasiones se observó cómo el pelaje parecía tomar una apariencia de pelos con dos o tres bandas dependiendo del espécimen. Con una observación más profunda, se pudo ver cómo la cantidad de pelos de una sola banda presentes podía influir en la noción engañosa de la presencia de múltiples bandas, y en el color general del espécimen cuando éste no se está mirando directamente sobre un estereoscopio.

Al respecto, Wetterer et al. (2000) señalan la existencia de 2 tipos de pelos para *Sturnira* y algunos filostómidos: Pelos de guarda y pelos de contorno. Los pelos de contorno son claros, y más delgados que los pelos de guarda (oscuros y más gruesos). En el presente estudio se ha observado que los patrones de coloración parecen tener una fuerte conexión con la relación entre los montos de pelos de guarda y de contorno observados y así, un espécimen con una gran cantidad de pelos de guarda poseerá una coloración más oscura que uno con mayor cantidad de pelos de contorno (Fig. 10).

**Charreteras:** *Sturnira* es un género particularmente conocido por la presencia de charreteras. Éstas son producto de una secreción cerosa en la zona de los hombros (Wetterer et al. 2000). Para ambos complejos de especies, se reportan charreteras aunque se observa una mayor presencia de estas en *Sturnira liliium*, y en general se observaron más en machos que en hembras. La presencia/ausencia de charreteras se determina no solo por la coloración (en ocasiones puede presentarse una coloración muy similar), sino principalmente por la aglomeración de pelos (Fig. 11)



**Figura 10:** Comparación entre pelos de guarda y de contorno. Pelos de Guarda (A) y pelos de Contorno (B), en dorso (izquierda) y vientre (derecha) en *S. koopmanhilli* (CSJ-M 060)

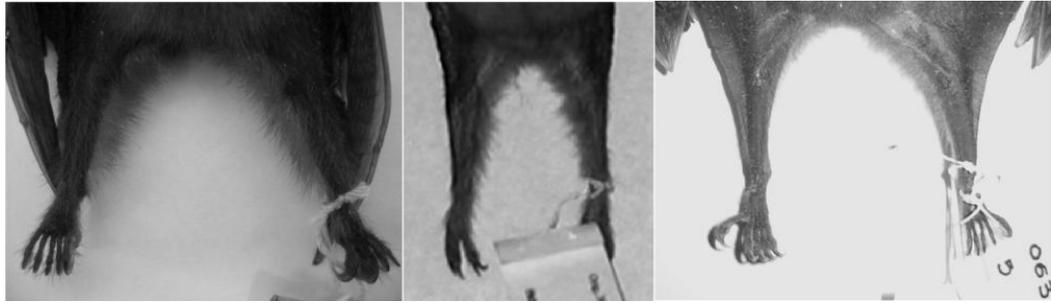


**Figura 11:** Ausencia/presencia de charreteras. Izquierda: Ausencia de charreteras (CSJ-M060). Derecha: Presencia de charreteras (CSJ-M061); nótese la aglomeración de pelos evidenciando la presencia de charreteras.

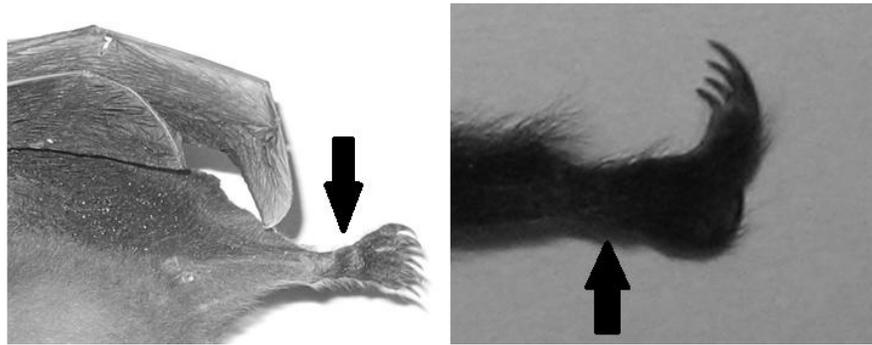
**Región interfemoral, y partes inferiores:** Para *S. liliium* se pudo observar que los individuos pertenecientes a Centro América (*S. liliium parvidens*) (y los de tierras bajas en general) son menos peludos que los individuos de Suramérica, especialmente los de tierras altas (Chaco, Yungas, y regiones Andinas) (Fig. 12). Para los especímenes de *S. oporaphilum* (sensu Gardner 2008), se observó siempre una región con gran cantidad de pelo en la zona interfemoral. Otro carácter medido fue la extensión posterior del ala (carácter 6). Este carácter es útil para diferenciar entre los dos grupos evaluados, si bien, en ocasiones es un poco complicada su apreciación debido al estado de la piel (Fig. 13).

**5.1.1.2. Variación en caracteres cefálicos:** Se encontró alta variación intrapoblacional e intra-UTOs (para ambos grupos evaluados) a nivel de líneas en orejas y vibrisas en la región nasal, si bien para este último carácter, se presentó una predominancia de 4 vibrisas sobre la altura de los nostrilos, y 2 bajo éstos (Fig. 14). En géneros como *Platyrrhinus* esta clase de caracteres han probado ser útiles para la diferenciación de grupos (Velazco y Gardner 2009), sin embargo para *Sturnira* parecen no tener una utilidad significativa, debido a su variabilidad, y otros caracteres como la abundancia de pelos, y la presencia/ ausencia de vibrisas bucales tampoco han ayudado a separar posibles grupos geográficos o taxonómicos.

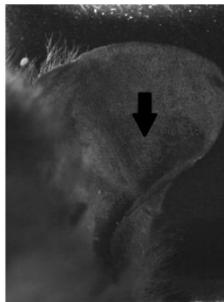
**5.1.2. Caracteres Craneo-Dentales:** La principal forma de diferenciación de especies dentro de *Sturnira* ha sido mediante el empleo de características cráneo-dentales (Gardner 2008, Martínez-Arias et al. 2010, Pacheco y Patterson 1991); pese a que se escogió un número relativamente pequeño de caracteres, la metodología empleada permitió observar varios de importancia en taxonomía.



**Figura 12:** Cantidad de pelo interfemor. Comparación entre especímenes a lo largo del rango de distribución de *S. liliium* (Sensu Lato). De izquierda a Derecha: AMNH 205177 (Asunción, Dist. Catedral, Paraguay), AMNH 189834 (Pochotla, Oaxaca, México), ICN 12341 (Mistrató, Risaralda, Colombia).



**Figura 13:** Extensión del ala. Izquierda: ICN 9872 (San Luis, Antioquia, Colombia), plagiopatagio termina en la zona de la tibia en *S. liliium*. Derecha: ICN 13845 (Acacías, Meta, Colombia), plagiopatagio termina en la zona carpal en *S. ludovici*.

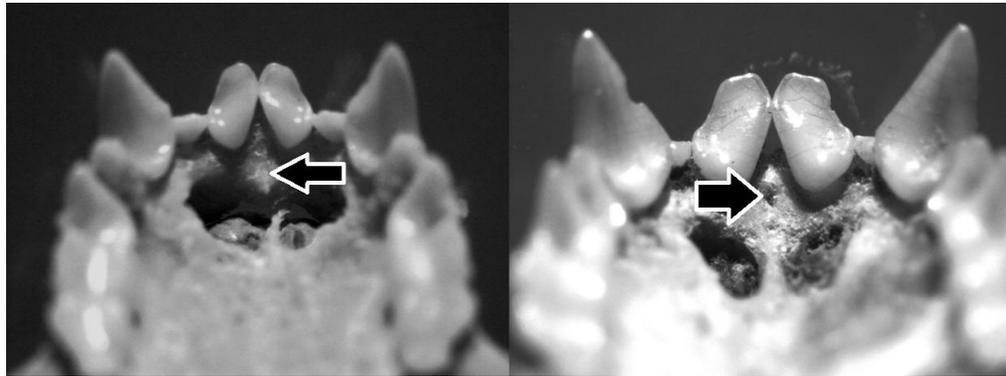


**Figura 14:** Ausencia de líneas auriculares: CSJ-M 060: *S. koopmanhilli* (Amalfi, Antioquia, Colombia)

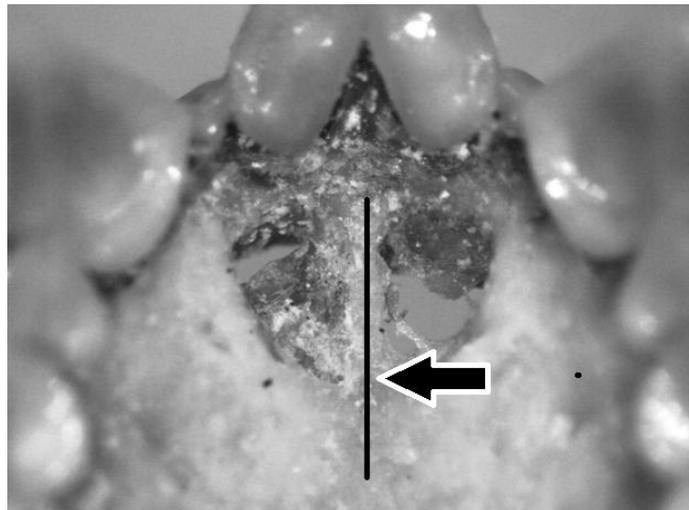
**5.1.2.1. Caracteres en la región del palatino:** De esta región se evaluaron los caracteres 11 al 19. No se presentó variación en estados de carácter para la presencia de fenestras posteriores en la bulla timpánica (encontrándose siempre 2 pequeñas fenestras) y el proceso exoccipital siempre estuvo presente. La profundidad del palatal resalta por ser una característica útil para diferenciar a *S. ludovici* del grupo *S. erythromos-bogotensis*, si bien se presentaron algunos inconvenientes para establecer los estados de este carácter tal como los describen Pacheco y Patterson (1991). Las foraminas incisivas accesorias, presentaron una alta variabilidad intra-UTOs, y todos los estados se presentaron tanto en machos como en hembras (Fig. 15).

La región adyacente al foramen palatal resultó ser una región sumamente variable (ver sumarios de variabilidad de caracteres, Anexos C y D). Es de particular interés observar cómo el septo palatal puede variar en su forma presentándose como una conexión de alta profundidad con el palatino en su punto más posterior, y llegando incluso a formar un puente continuo (Fig. 16).

El borde palatal que delimita la fosa mesopterigoidea presentó una alta variabilidad tanto para especímenes de *S. liliium*, como para especímenes de *S. ludovici* (Fig. 17). Sin embargo, se observó cierta tendencia de parte de cada grupo. Para las OTUs evaluadas de *S. liliium* se observó que la mayoría poseía una fosa con forma de “U”, mientras que para *S. ludovici* se observó una predominancia de fosa con forma de “V”. Esta peculiaridad probablemente tenga relación con que los cráneos de *S. ludovici* son más alargados que los de *S. liliium*. Sin embargo, dada su enorme variabilidad, este carácter no es un carácter adecuado para taxonomía pese a que Contreras-Vega y Cadena (2000) lo mencionan como uno de los caracteres discretos para diferenciar a *S. mistratensis*.



**Figura 15:** Presencia/ausencia de foraminas incisivas. Izquierda: CSJ-M 502: Ausencia de foraminas en *S. liliium* (Amalfi, Antioquia, Colombia). Derecha: CSJ-M 061: Presencia de foraminas en *S. ludovici* (Amalfi, Antioquia, Colombia)



**Figura 16:** Región del septo nasal. CSJ-M 062: *S. ludovici* (Amalfi, Antioquia, Colombia). La línea vertical demarca el recorrido del septo palatal formando un puente palatino. La flecha señala el punto exacto donde se puede presentar la depresión del septo que marca la ausencia del puente.

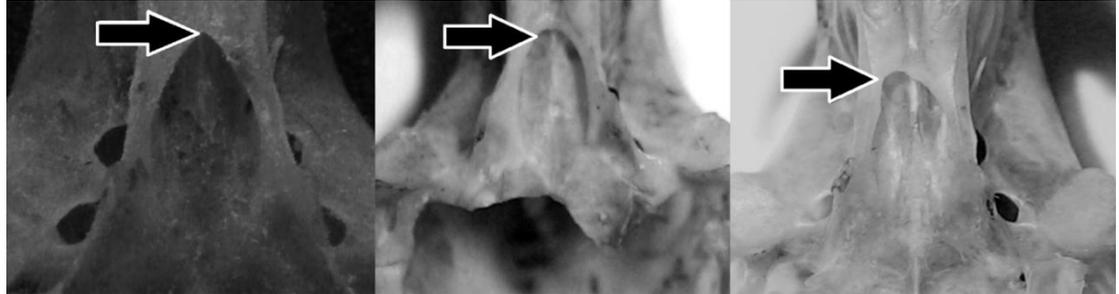
**5.1.2.2. Caracteres relacionados con la morfología craneal:** Corresponden a los caracteres 20 al 22, y del 47 al 56.

La forma del rostro (carácter 20) mostró una predominancia a ser robusto. La cresta sagital siempre estuvo presente pero su desarrollo, al igual que el desarrollo del proceso mastoideo, variaba sin seguir un patrón aparente. La foramina nasalis y la foramina mandibular anterior estuvieron presentes casi siempre. La foramina mandibular anterior mostró un alto grado de variación intraUTOs, en cuanto a posición. El foramen oval y foramen alisfenoide, siempre estuvieron presentes, en todos los especímenes examinados, y la orientación del proceso coronoide fue siempre la misma (labial).

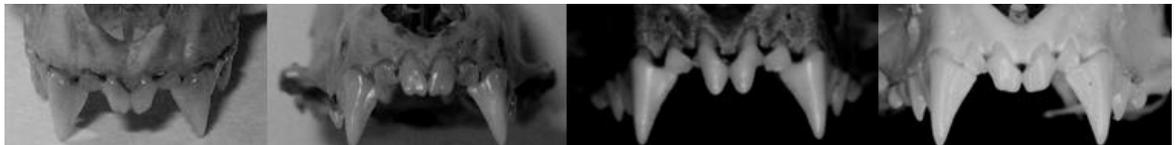
La forma del cráneo en vista lateral, permite diferenciar entre los grupos *S. liliium* y *S. ludovici*. Pero además, permite separar a los especímenes antillanos (*S. l. angeli* y *S. l. zygomaticus*) del resto de los *S. liliium*.

La ubicación de la curvatura de la base anterior del arco cigomático, tiene relación con el alargamiento de la región maxilar. Este aspecto es particularmente notable en los especímenes pertenecientes a la región antillana (tradicionalmente tratados como *Sturnira liliium angeli*).

La relación de tamaño entre la muesca del borde posterior interior del palatal respecto a la base anterior del arco cigomático resultó ser un carácter útil para separar algunos grupos. Este carácter parece estar relacionado con el largo de la maxila; cuando esta es de forma alargada, la muesca del borde posterior interior del palatal es más profunda que la formada por la base anterior del arco cigomático (Fig. 19).



**Figura 17:** Forma del borde posterior del palatal; Izquierda: MUA 1104: *S. ludovici* con borde posterior del palatal demarcando la fosa mesopterigoidea en forma de “V” (San Miguel, Antioquia, Colombia); Centro: ICN 11779: Holotipo de *S. mistratensis* mostrando la forma de “U” (Mistrató, Risaralda, Colombia); Derecha: ICN 9805: Especímen de *S. liium* con forma anómala (Cocorná, Antioquia, Colombia).



**Figura 18** : Comparación de incisivos centrales superiores en *Sturnira*. De izquierda a derecha: IAVH 5804: *S. lilium* (Santa Rosa, Cauca, Colombia). IAVH 5131: *S. tildae* (Puerto Rastrojo, Amazonas, Colombia). AMNH 261560: *S. ludovici hondurensis* (San José, La Paz, Honduras). AMNH 264560: *S. oporaphilum* (Carrasco, Cochabamba, Bolivia).

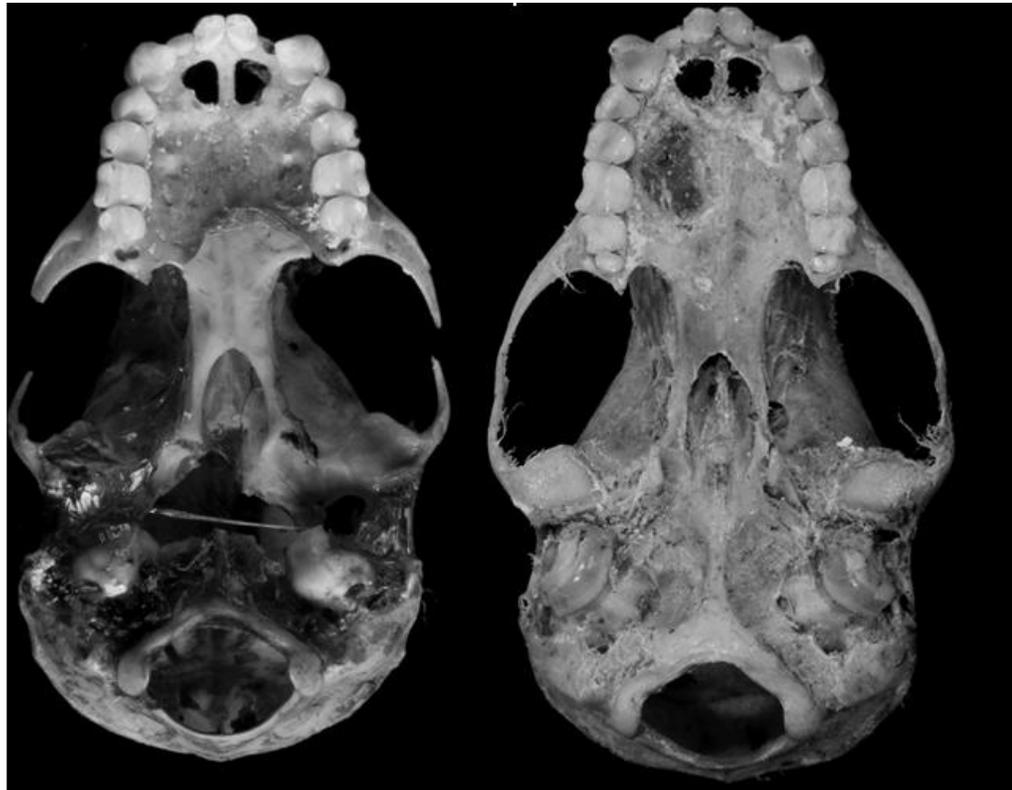
La forma de la región posterior del cráneo, también es otro carácter distintivo. Al punto donde convergen las crestas lambdoideas y sagital, se le ha denominado “punto posterior de unión cresta”. Su ubicación respecto a si es el punto más posterior del cráneo, o si por el contrario la región paraoccipital se encuentra proyectada en un plano más posterior es un buen carácter para la separación de varios grupos taxonómicos (Fig. 22). También, la forma de la región supraoccipital y si esta está deprimida o no, se observó como un carácter confiable pese a no haber sido incluido en la lista de caracteres inicialmente evaluados (Fig. 22). La relación de la proyección glenoide respecto a la proyección mastoidea en vista lateral del cráneo, y la forma del proceso coronoide en vista lateral también ayudaron a separar grupos taxonómicos.

El grado de protrusión de los incisivos centrales superiores, fue también un carácter útil para separar los grupos evaluados (*lilium* y *ludovici*), de otros taxa dentro de *Sturnira*.

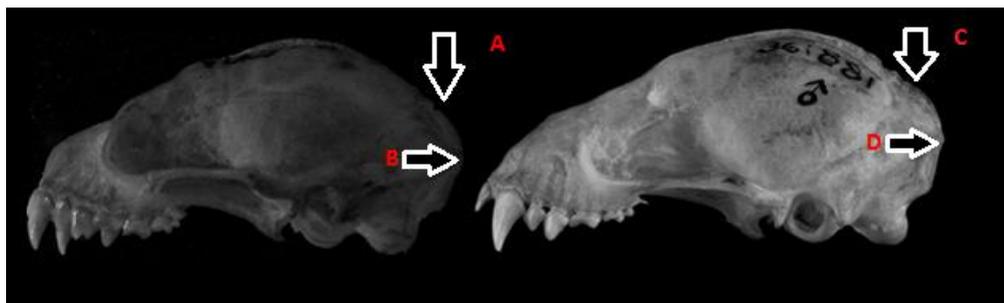
### **5.1.2.3. Caracteres dentales:**

#### **Incisivos superiores**

Los incisivos centrales superiores mostraron ser un carácter confiable para diferenciar grupos. Para *S. lilium* siempre se presentó el mismo patrón de incisivos (bicúspides), pero con las puntas internas más desarrolladas que las externas. Un patrón similar se observó en *S. ludovici* (*S. oporaphilum* sensu Gardner 2008), con la diferencia de que la zona medial de los incisivos es más ancha en este último grupo. Para *S. tildae*, se observó un patrón bilobulado, con ambas cúspides de igual tamaño y con la zona medial del diente ancha (a diferencia de *S. lilium*). En los especímenes centroamericanos de *S. ludovici* (*S. ludovici hondurensis*) se observó un patrón completamente unicúspide (ver figura 18).



**Figura 19:** Comparación de holotipos *S. liliium parvidens* y *S. liliium zygomaticus*. (Izquierda)USNM 126555: Holotipo *S. liliium parvidens* (Papayo, Guerrero, México). Foto original: David Smicht. Derecha: AMNH 213972: Holotipo *S. liliium zygomaticus* (Balata, Martinique, Lesser Antilles). Foto Original: AMNH<sup>©</sup> 2011.

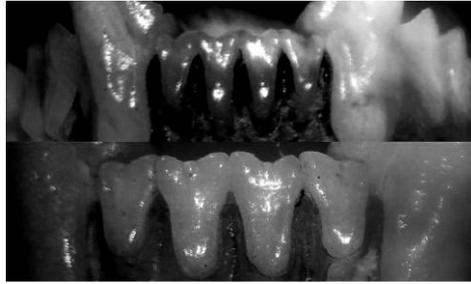


**Figura 20:** Caracteres craneales en región posterior. A, C: región supraoccipital. B, D: Unión posterior de crestas. Izquierda: MUA 10313. Derecha: USNMH 361881: Holotipo de *S. angeli* (Dominica, Lesser Antilles), foto Original: Dave Schmidt.

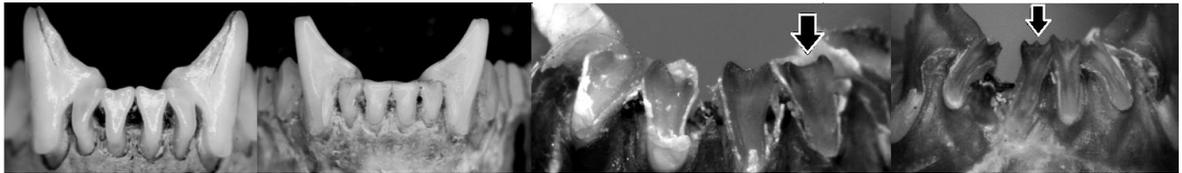
**Incisivos inferiores:** Los lóbulos en incisivos centrales inferiores mostraron ser un buen carácter, sin embargo, su alta exposición al desgaste puede hacer difícil discernir entre estados, conllevando a confusiones y a observación de varios estados en una misma población (Fig. 21). Observaciones similares han sido reportadas por McCarthy et al. (2001). Esto sugiere la única forma de tener una plena seguridad es observando la dentina (aunque en individuos muy mayores ésta también ha sufrido desgaste), o los segundos incisivos. Cuando se tiene el estado “bilobulado”, la dentina muestra un desarrollo insignificante del lóbulo medio en los incisivos centrales, y los incisivos externos carecen por completo de este pequeño lóbulo. Cuando se tiene el estado “trilobulado”, la dentina muestra un alto desarrollo de la cúspide central en los incisivos centrales, y los incisivos externos también poseen una cúspide central (Fig. 22). De cualquier forma, el empleo de las cúspides en incisivos inferiores es solo recomendable para individuos relativamente jóvenes.

**Premolares:** Los premolares superiores en los grupos evaluados mostraron muy poca variación a nivel de forma, sin embargo su tamaño respecto a otras estructuras (principalmente, la relación respecto a molares superiores son un buen carácter que permite separar ciertos grupos). Los premolares inferiores, fueron relativamente homogéneos, siendo el primero más grande que el segundo y presentando una cúspide central y dos cuspuetas en las esquinas posterior y anterior. Estas cuspuetas se encontraban unidas por medio de un cingulo lingual demarcando el borde del diente. El segundo premolar, es similar en estructura, pero con una notoria diferencia de tamaño (Fig. 23).

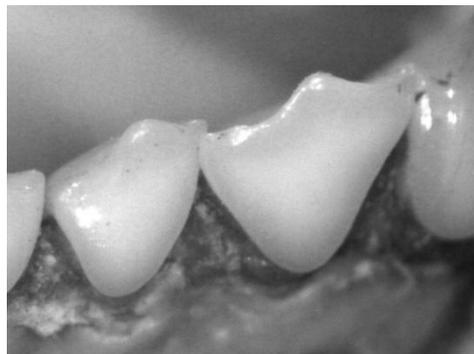
**Molares superiores:** La forma de los molares superiores es similar, sin embargo se presentan algunos caracteres de excelente utilidad a la hora de separar grupos taxonómicos. Uno de los caracteres más llamativos pese a no ser incluido inicialmente en el set de caracteres a evaluar, fue la proyección labial del entocono en el primer molar superior (Fig. 24).



**Figura 21:** Lóbulos en Incisivos inferiores. Arriba: Incisivos de apariencia bilobulada en *S. aratathomasi* (MUA11311). Abajo: Incisivos de apariencia trilobulada en *S. aratathomasi* (MUA 11094). Especímenes de San Miguel, Antioquia, Colombia.



**Figura 22:** Lóbulos en incisivos inferiores (2). De izquierda a derecha: Incisivos centrales bilobulados: AMNH 260870 Paratipo *S. sorianoi* (Vallegrande, Santacruz, Bolivia); AMNH 67328 *S. ludovici* (Gualea, Quito, Ecuador). CSJ-M 519: dentina de *S. ludovici* (Amalfi, Antioquia, Colombia); Note la ausencia de una cúspide media en los incisivos externos. Incisivos centrales trilobulados: CSJ-M519: dentina de *S. illium* (Yolombó, Antioquia, Colombia). La cúspide central en los incisivos centrales se encuentra muy desarrollada.

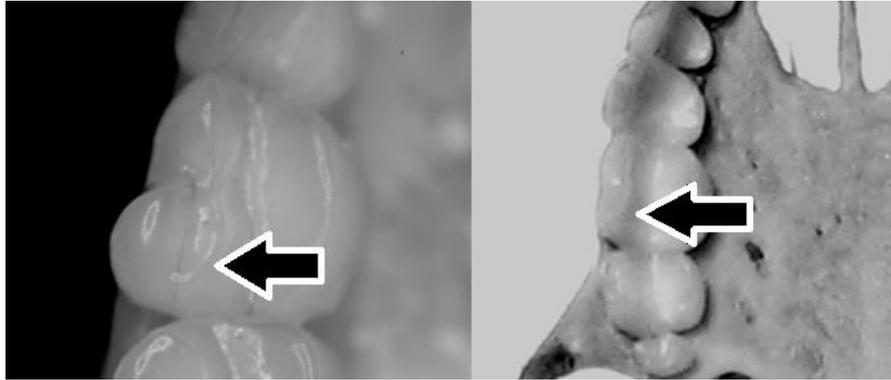


**Figura 23:** Forma típica de los premolares inferiores en vista lateral (izquierda=posterior). CSJ-M 505: *S. ludovici* (Urrao, Antioquia, Colombia).

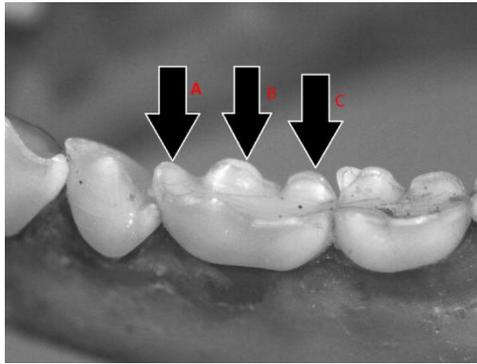
Usualmente también se encuentra acompañado de una proyección del metacono en el segundo molar superior. Cuando esta característica no se presenta, ambos molares tienen una forma compacta. La posición del tercer molar superior es un carácter con alta variación, y tampoco permite separar grupos. Su ausencia se considera una anomalía dental.

**Molares inferiores:** A nivel de molares inferiores, son útiles para la separación de grupos taxonómicos, la presencia/ausencia de la muesca lingual caracterizada por tener entocono, metacono y paracono bien definidos y distinguibles (Fig. 25) y la presencia/ausencia del protoléfido (ambos en el primer molar inferior), y la forma del paracono. Si bien la forma triangular del paracónido en el primer molar inferior es una característica propia de los grupos antillanos que no se presenta en ningún espécimen de otra región, caracteres como la presencia/ausencia de hendiduras trigónicas en este molar, en general no permiten diferenciar entre grupos continentales, y los caracteres del segundo molar no representan utilidad en la diferenciación de grupos. La presencia de un paraconúlido en el primer molar inferior solo fue reportada para un solo espécimen de toda la muestra revisada (ICN 11779: holotipo de *S. mistratensis*). La concordancia de otros caracteres que permiten la ubicación de este espécimen como un *S. liliium*, y la presencia de paraconúlidos en el segundo molar de algunos otros especímenes de la muestra revisada sugieren que dicho carácter es una anomalía dental (por demás extraña).

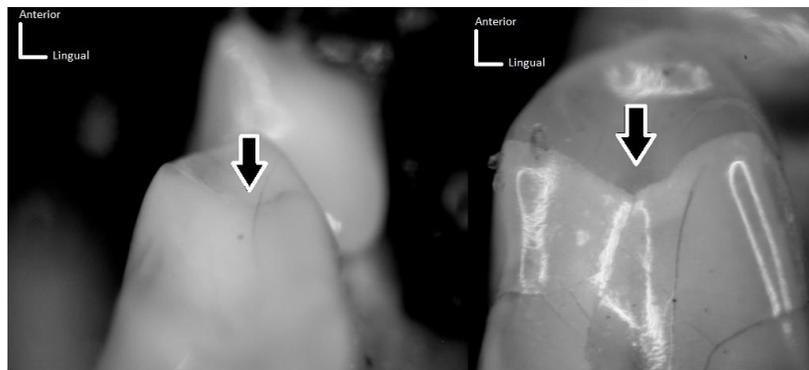
Particularmente, la presencia/ausencia de protoléfido ha mostrado ser un muy buen carácter para distinguir grupos. Este carácter, tal y como lo mencionan Pacheco y Patterson (1991), es fácilmente observable. Cuando pueda existir algún tipo de confusión, basta con recurrir a la cercanía de las cúspides del metacónido y endocónido; cuando estas cúspides están muy cercanas, existe un protoléfido. Cuando están muy separadas, se encuentra ausente (Figura 26).



**Figura 24:** Ausencia/presencia de proyección en entocono de M1. Izquierda: AMNH 261560: *S. oporaphilum* (San Rafael de Amboró, Santa Cruz, Bolivia) con entocono proyectado en dirección labial. Derecha: ICN 11321: *S. liliun* (Montañitas, Caquetá, Colombia) sin entocono proyectado en dirección labial.



**Figura 25:** Patrón de muesca lingual evidente. A: paracónido, B: metacónido, C: entocónido. CSJ-M 502. *Sturnira liliun* (Amalfi, Antioquia, Colombia)



**Figura 26:** Ausencia/presencia de protoléfido. Derecha: AMNH 261541: *S. oporaphilum* con protoléfido. Izquierda: 126811. *S. hondurensis* sin protoléfido.

La morfología del segundo molar inferior no permite diferenciar grupos, aunque en algunos especímenes de *S. liliium* se reportó la presencia de un paraconúlido. La morfología de las cúspides fue un carácter muy variable también; el metacónido en el primer molar en *S. liliium* presento diversas formas y tamaños, atribuibles tanto a factores ontogénicos (de desarrollo) como a efectos de desgaste.

## **5.2. CLASIFICACIÓN DE CARACTERES**

Tras la evaluación de los caracteres seleccionados y la obtención de nuevos a partir de la observación directa de individuos, se ha efectuado una clasificación de caracteres con base en la variabilidad observada y se han dividido en (a) Caracteres Taxonómicamente informativos, (b) Caracteres taxonómicamente no informativos, y (c) caracteres ambiguos. El principio comparativo de Hall (1943) fue empleado para efectuar esta clasificación de caracteres, evaluando diferencias a nivel de localidades y su posterior agregación dentro de las UTO's.

**5.2.1. Caracteres taxonómicamente informativos:** Aquellos caracteres que presentan variación mínima a nula, entre individuos de un grupo o grupos determinados.

Estos caracteres son: extensión del ala (carácter 6), forma del palatal (carácter 19), inclinación de los incisivos centrales superiores (carácter 23), forma de incisivos centrales superiores (carácter 25), conformación de los caninos superiores (carácter 26), presencia/ausencia de muesca lingual en m1 (carácter 31), protolófido en m1 (carácter 36), relación de tamaño entre P2/M2 (carácter 37). Aunque no fueron incluidos inicialmente en el análisis, la depresión supraoccipital, la ubicación del punto posterior de unión crestal y la forma del proceso coronoide (en vista lateral) son caracteres que permiten agrupamientos taxonómicos.

**5.2.2. Caracteres taxonómicamente no informativos:** Cuando existía una alta variabilidad entre individuos de una misma muestra, o el carácter no mostró ningún tipo de variación para todos los especímenes bajo revisión.

Estos caracteres son: Número de bandas en pelos dorsales (siempre 2 tipos de pelos, evidenciando pelos de guarda y de contorno) (carácter 1), patrón dorsal de coloración (carácter 2) , número de bandas en pelos ventrales (igual que pelos dorsales) (carácter 3), presencia/ausencia de charreteras (carácter 4), forma interior de la oreja (carácter 7), distribución de vibrisas en la zona de las narinas (carácter 8), número de vibrisas en los extremos de la boca (carácter 9), abundancia de vibrisas supraoculares (carácter 10), foraminas incisivas accesorias (carácter 11), profundidad y desarrollo del septo nasal (carácter 12), posición del septo o forámen nasal (carácter 13), forma de los puentes posteriores del foramen nasal (carácter 14), borde posterior de las fosetas pterigoideas (carácter 16), fenestras posteriores en bulla timpánica (carácter 17), proceso exoccipital (carácter 18), desarrollo de la proyección mastoidea (carácter 21), desarrollo de la cresta sagital (carácter 22), número de incisivos superiores en cada rama maxilar (carácter 24), número de molares superiores (carácter 27), número de incisivos inferiores<sup>2</sup> (carácter 28), número de molares inferiores (carácter 30), hendiduras trigónicas en el primer molar inferior (carácter 32), desarrollo del paracónido en el primer molar inferior (carácter 33), presencia/ausencia de paraconúlido en el primer molar inferior (carácter 34), forma del metacónido en el primer molar inferior (carácter 35), relación de tamaño entre p2/p1 (carácter 38), cúspides del primer molar superior (carácter 39), muesca talónida entre entocónido e hipoconúlido en segundo molar inferior (carácter 41), cúspides del primer premolar superior (carácter 42), desarrollo del metacono en segundo premolar superior (carácter 43), cúspides del primer premolar inferior (carácter 44), cúspides del segundo molar inferior (carácter 45), posición del tercer molar superior (carácter 46), presencia de

---

<sup>2</sup> Útil solo para el subgenero *Corvira*

la foramina nasalis (carácter 48), foramina mandibular lateral anterior (carácter 48), presencia de foramen ovale (carácter 51), presencia de foramen alisfenoidal (carácter 52), muesca palatal posterior (punto donde se encuentra M3, carácter 54).

**5.2.3. Caracteres Ambiguos:** Los caracteres ambiguos fueron aquellos que en principio son informativos (con estados discretos) para algunos grupos, pero no informativos para otros. Esta falta de confiabilidad puede deberse a falta de muestra, o a procesos de fijación de determinados estados de carácter para un grupo en específico. También se incluyen caracteres que no pudieron ser evaluados con la metodología propuesta, pero cuya observación directa sugiere su confiabilidad.

Estos caracteres son: abundancia de pelo interfemoral (carácter 5), forma del rostro en vista frontal (carácter 19), número de lóbulos en incisivos centrales inferiores (debido al desgaste) (carácter 29), ubicación del borde más anterior de la curvatura anterior del arco cigomático (carácter 47), forma del cráneo en vista lateral (carácter 50), relación de la muesca palatal interior respecto a la curvatura base del arco cigomático, relación proceso ectotimpánico y proceso mastoideo.

### **5.3. SUMARIO TAXONÓMICO**

#### **5.3.1. Taxa relacionados al nombre *Sturnira lilium***

***Sturnira angeli*** de la Torre, 1961.

**Holotipo:** USMNH 361881 (St. Paul Parish, Dominica). (Ver figura 29)

**Sinonimia agregada:** *S. zygomaticus* Jones & Phillips, 1976.

**Diagnosis:** Especímenes con rostro largo. Entocónido, metacónido y paracónido en el primer molar inferior están presentes y son claramente diferenciables. Incisivos centrales superiores protruidos. El primer molar superior posee un entocono prominente y proyectado en dirección labial. El paracónido en el primer molar inferior es elongado en dirección anterior, recibiendo una apariencia triangular. El cráneo posee una depresión abrupta en la zona supraoccipital. La muesca palatal interior es ligeramente más profunda que la curvatura del arco cigomático.

**Distribución:** restringido a las Antillas menores en el mar Caribe.

**Observaciones:** tratado como una subespecie de *S. liliium* a partir del trabajo de Jones & Phillips (1976). El holotipo de *S. liliium zygomaticus* (AMNH 213972) comparte todas las características de *S. angeli*, lo que sugiere que debe considerarse como una sinonimia de este nombre.

### ***Sturnira luisi* Davis, 1980**

**Holotipo:** TCWC 9959 (Naranjo, Alajuela, Costa Rica). (Ver figura 30)

**Diagnosis:** El principal carácter que diferencia los individuos de esta especie, sigue siendo la forma del arco cigomático. Pese a que se trataron de evaluar diversos caracteres, no fue posible encontrar nuevos caracteres que permitieran diferenciar mejor estos individuos. Adicionalmente, en la región del Chocó biogeográfico es simpátrico con *S. liliium*, y se diferencia de éste por poseer un cráneo más alargado y de mayor tamaño.

**Distribución:** se encuentra en el Chocó Biogeográfico, y en la zona de transición Chocó-Centroamérica. Todos los especímenes reportados por Muñoz (2001) para los Andes Centrales son *S. liliium*, no *S. luisi*.

**Observaciones:** se requiere una comparación directa del material tipo con material del Chocó y Centroamérica. Es posible que haya diferencias con *S. liliium*,

a nivel del tamaño de premolares y molares superiores, caracteres que no pudieron ser evaluados por completo para este grupo en particular.

***Sturnira liliium liliium*** Geoffroy St-Hillaire, 1810.

**Diagnosis:** Especímenes que poseen entocónido, metacónido y paracónido en el primer molar inferior distinguibles. No poseen proyección labial en el entocono del primer molar superior, ni protolófido. Los arcos cigomáticos son curvos, y el rostro va desde corto hasta ligeramente alargado. Se pueden observar dos posibles grupos en Colombia: uno corresponde a especímenes de rostro corto y el otro grupo a especímenes de rostro ligeramente alargado. (Ver figura 31).

**Distribución:** Los especímenes de rostro corto fueron observados hacia las regiones del Chocó Biogeográfico y Caribe, mientras que los especímenes de rostro alargado se encontraban principalmente en las regiones Andina, Orinoquía y Amazonía.

**Observaciones:** Se requiere una comparación con especímenes de Panamá y Costa Rica. Los individuos de "rostro corto" se encontraron hacia la región del Chocó biogeográfico, en donde eran simpátricos con *S. luisi*. Se barajan dos opciones: Es posible que hacia el norte, *S. luisi* haga un reemplazo paulatino de estos especímenes hasta ocupar completamente la región de transición Centroamérica-Suramérica; la segunda opción consiste en que estos individuos tengan algún tipo de relación con *S. parvidens*, nombre asignado a los especímenes centroamericanos.

**Tratamiento morfométrico**

Los tres primeros componentes principales han explicado un 79.4% de la variación total (CP1: 50.74%, CP2: 17.08% Y CP3: 11.52%). Las variables que aportaron valores más altos al componente principal 1 fueron: Distancia m1-m1, distancia m2-m2, serie dental inferior, altura del proceso coronoide y largo mandibular (ver tabla 4 y Figura 27.). Esto nos indica que la variación en este componente

principal representa una variación a nivel de caracteres mandibulares. En la tabla de contribución de variables a cada componente principal (tabla 5) se puede corroborar esta observación.

En general, podemos observar un alto solapamiento de los grupos evaluados (Fig. 28), con una tendencia de los grupos del Chocó, Caribe y la Orinoquia, a ser más pequeños (especímenes de tierras bajas en Colombia), y presentando cierto grado de diferenciación con el grupo de Chaco-Catinga (al sur del continente). Es de mencionar que existe una baja contribución del componente principal 1 a la variabilidad.

**Tabla 7:** Coordenadas de las variables en el espacio de los tres primeros Componentes Principales (CP)

Medida	Coordenadas de variables en CP		
	CP 1	CP 2	CP 3
Ancho Interorbital	0.003872	-0.000165	0.000657
Largo Mayor del Craneo	0.010113	0.001670	0.000214
Distancia M1-M1	0.014868	0.000511	0.005295
Serie Dental Inferior	0.018560	-0.017822	-0.008048
Distancia m1-m1	0.015895	0.000333	0.007610
Distancia m2-m2	0.016510	0.000009	0.011128
Largo Mandibular	0.013474	0.001130	-0.005815
Altura Proc. Coronoide	0.017952	0.015945	-0.008935

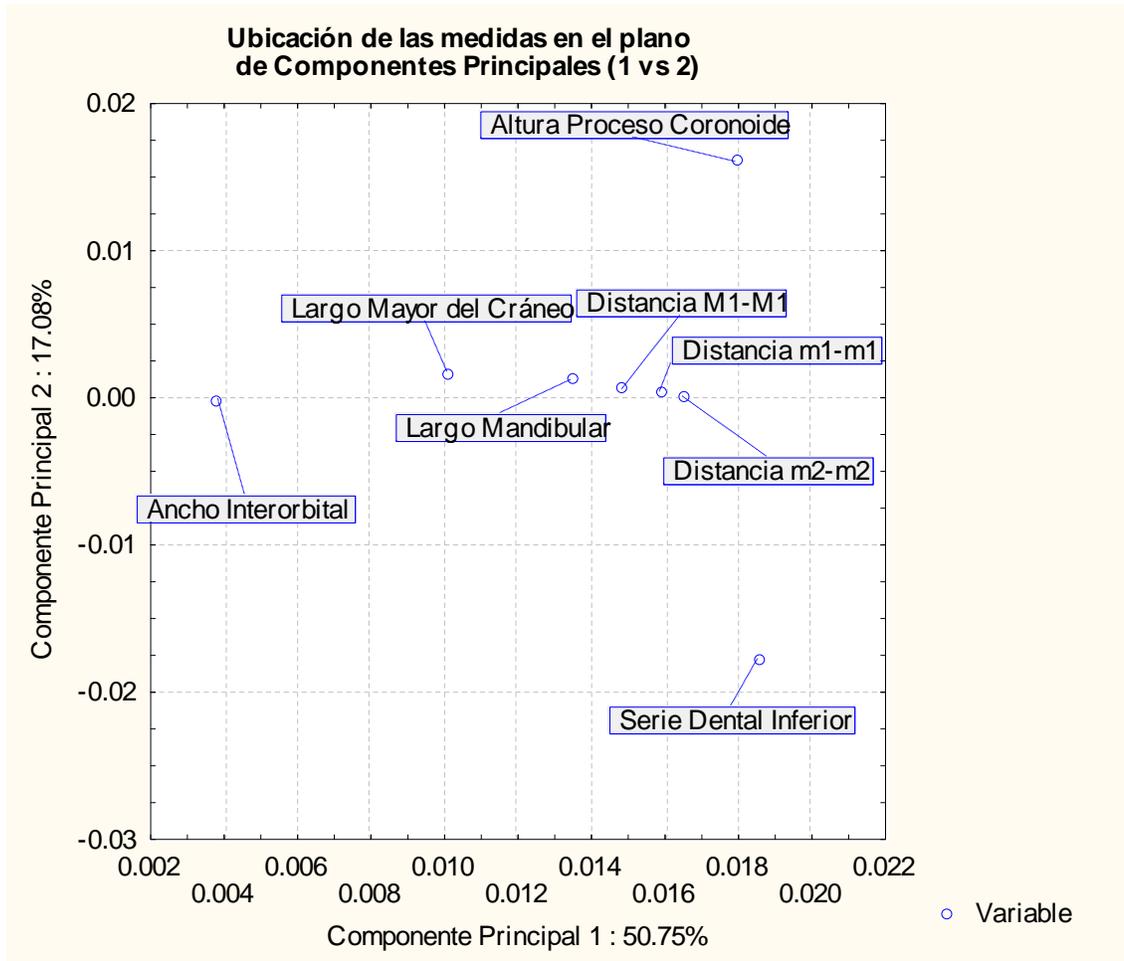
***Sturnira lilium parvidens* Goldman, 1917.**

**Holotipo:** USNM 126555 (Ver figura 32)

**Diagnosis:** diferencias con *S. lilium lilium* más allá de un cráneo más corto y compacto, coloración más clara y menor tamaño corporal parecen difíciles de establecer.

**Distribución:** No ha existido nunca un consenso claro acerca de los límites geográficos de este taxón. Con las observaciones realizadas en este trabajo, se sugiere que solo se reconozcan como rango las regiones geográficas 1 y 2 (Fig.

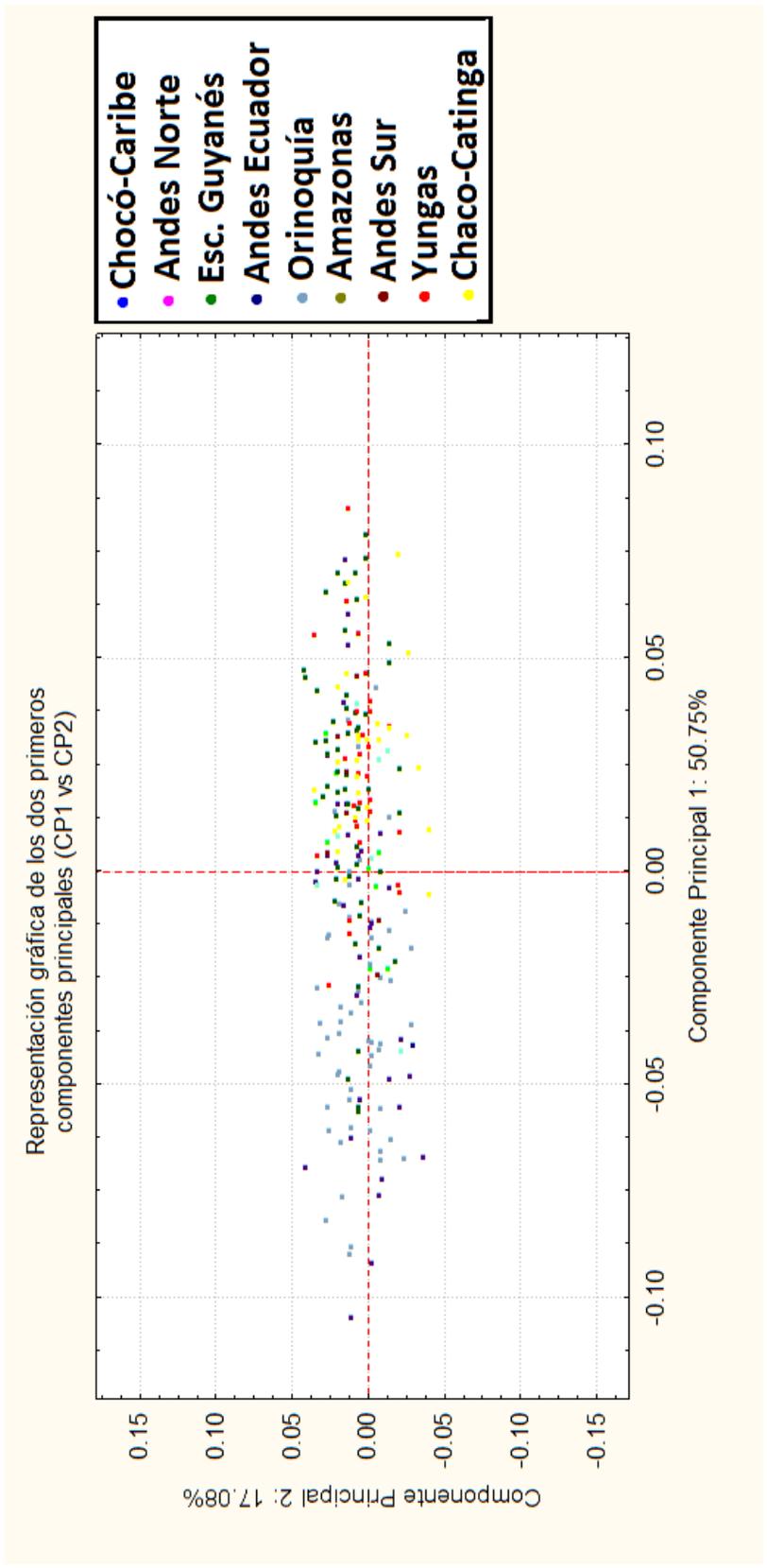
5). Se requiere revisar la región 3 (región de transición Suramérica-Centroamérica) a fin de determinar si en dicha región se encuentran especímenes de esta subespecie.



**Figura 27:** Ubicación de las medidas sobre los 2 primeros componentes principales para *S. liliium liliium*.

**Tabla 8:** Contribución de las variables a los tres primeros componentes principales.

Variable	Contribución de las variables		
	CP1	CP2	CP3
Ancho Interorbital	0.008757	0.000047	0.001112
Largo Mayor del Cráneo	0.059749	0.004840	0.000118
Distancia M1-M1	0.129141	0.000453	0.072143
Serie Dental Inferior	0.201219	0.551127	0.166654
Distancia m1-m1	0.147590	0.000193	0.149002
Distancia m2-m2	0.159224	0.000000	0.318595
Largo Mandibular	0.106052	0.002216	0.086999
Altura Proceso Coronoides	0.188269	0.441124	0.205379



**Figura 28:** Gráfica de los 2 primeros componentes principales para *S. liliium liliium*.

**Observaciones:** En la región del Chocó biogeográfico y la región Caribe (Colombia) se encuentran especímenes de tamaño similar a *S. l. parvidens*. Se requiere una comparación de especímenes de Centroamérica (principalmente regiones de Panamá y Costa Rica), a fin de determinar diferencias y similitudes entre ambos grupos.

### ***Sturnira perla* Jarrin-V. y Kunz 2011**

**Holotipo:** QCAZ 120 (Bosque Protector La Perla, Santo Domingo, Ecuador).

**Diagnosis enmendada:** Cráneo de forma globular y con rostro abultado. Arcos zigomáticos curvos. Tercer molar superior es particularmente grande en comparación con otras especies de *Sturnira* (Jarrín-V. y Kunz, 2011). El borde anterior del proceso coronoide es recto en vista lateral (carácter único en todo *Sturnira*). La proyección de los incisivos centrales superiores es marcadamente curva en vista lateral, en contraste con *S. lilium* (ligeramente proyectados). La curvatura del arco cigomático es abruptamente más profunda que la muesca palatal interior (Fig. 33 y 34).

**Distribución:** Se encuentra en la región del Chocó biogeográfico, hasta la zona más al norte en Colombia (este registro constituye el primer reporte para el país). Se requieren datos de la región geográfica 3, a fin de determinar su posible presencia en Centroamérica.

### **5.3.2. Taxa relacionados al nombre *Sturnira ludovici***

#### ***Sturnira hondurensis* Goodwin 1940**

**Holotipo:** AMNH 126811 (localidad tipo: La Cruze Grande, cerca a San José, Honduras) (Fig. 37)

**Sinonimia agregada:** *S. occidentalis* Jones & Phillips, 1976

**Diagnosis enmendada:** Especímenes rostro alargado. Incisivos centrales superiores protruidos y unicúspides. Proyección glenoidea es más larga que la proyección mastoidea. El protolófido en el primer molar inferior se encuentra ausente.

**Distribución:** esta especie se encuentra en las unidades geográficas 1 y 2, donde puede ser simpátrica con *S. mordax*.

**Observaciones:** Iudica (2000) y Gardner (2008) sugirieron la categoría de especie para este taxón, pero no aportaron datos publicados contundentes que permitieran validar dicha categoría.

Se tuvo acceso a material de la localidad tipo de *S. occidentalis* (Talpa de Allende, México). Este material comparte las características diagnósticas de *S. hondurensis*.

### ***Sturnira oporaphilum* Tschudi 1844**

**Sintipo:** ZSM 145. (Localidad tipo "Perú"). (Figura 38)

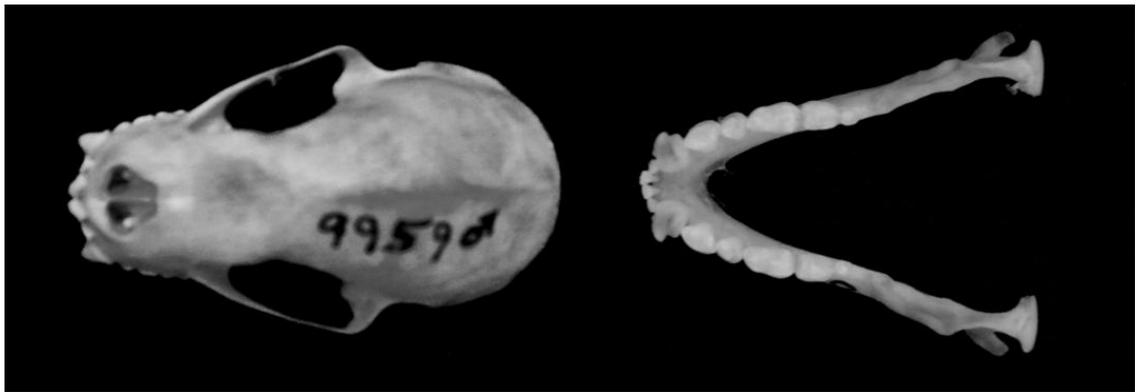
**Sinonimia agregada:** *S. ludovici* Anthony, 1924 (ver Gardner 2008)

**Diagnosis enmendada:** especímenes de rostro alargado, incisivos centrales superiores protruidos y bilobulados, con el lóbulo interno de mayor desarrollo que el externo y cuyo ápice diverge respecto al lóbulo central del otro incisivo. Protolófido en el primer molar inferior está presente y es distinguible.

**Observaciones:** esta especie (sensu Gardner 2008) puede ser simpátrica con *S. erythromos* y *S. bogotensis*, pudiendo ser confundida por la falta de muesca lingual en el primer molar inferior. Sin embargo, *S. erythromos* y *S. bogotensis* son más pequeñas con incisivos curvos en lugar de protruidos, y rostro más corto; adicionalmente, el entocono en el primer molar superior no está inclinado hacia la región labial de manera prominente, y carecen de protolófido en el primer molar inferior.



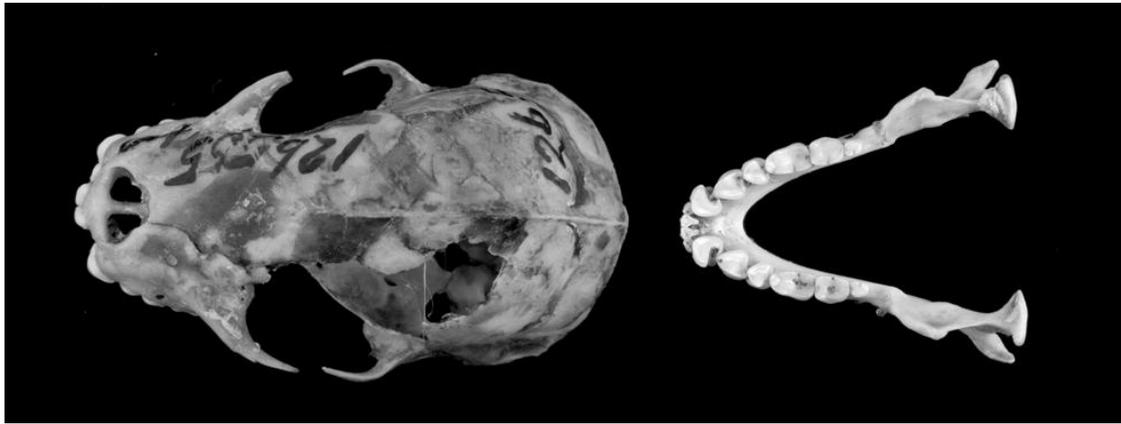
**Figura 29:** Holotipo de *S. angeli*. USNM 361881. Fotos originales: Dave Schmidt.



**Figura 30:** Holotipo de *S. luisi*. TCWC 9959. Fotos originales: Ben Marks



**Figura 31:** Cráneo de *S. liliium*. ICN 16022. (Santa Catalina, Bolívar, Colombia)



**Figura 32:** Holotipo de *S. l. parvidens*. USNM 126555. Fotos originales: Dave Schmidt.



**Figura 33:** Proceso coronoides recto en vista lateral para *S. perla*. CM 112822 (Esmeraldas, Ecuador). Foto original: John Wible.



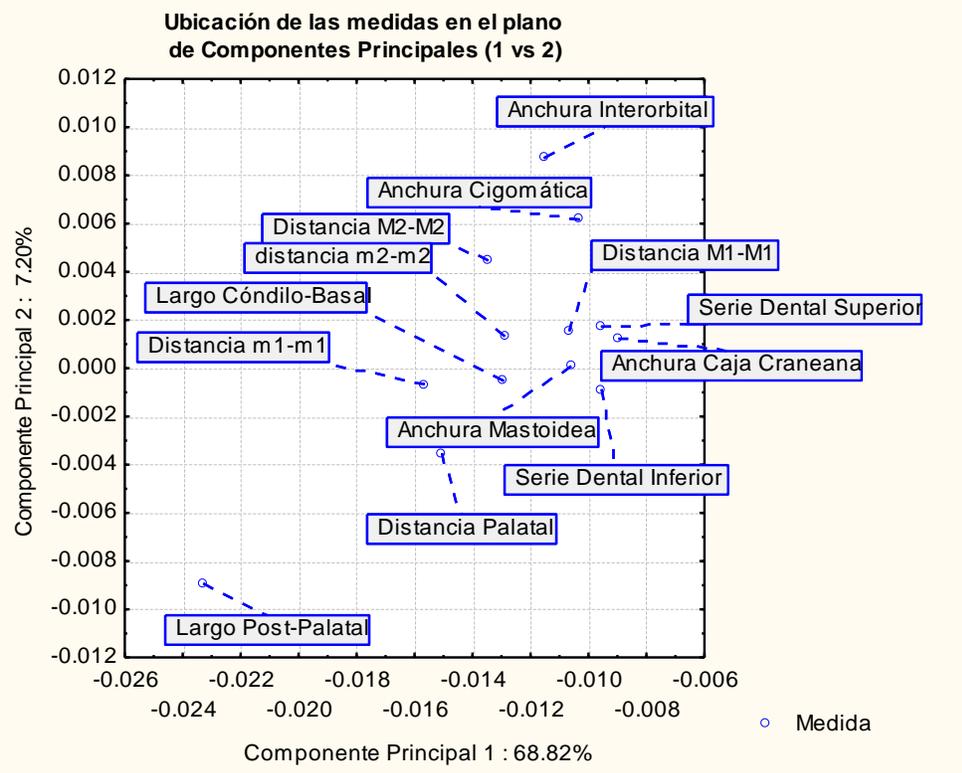
**Figura 34:** Cráneo de *Stumira perla*. CM 112823 (Esmeraldas, Ecuador). Fotos originales: John Wible.

### Tratamiento morfométrico

Los tres primeros componentes principales explicaron el 81.7% de la variación (CP1: 68.82%, CP2: 7.20% Y CP3: 5.67%). Las variables que aportaron los valores más altos para el primer componente principal fueron la serie dental superior, el ancho de la caja craneana y la serie dental inferior mientras que el largo post-palatal tuvo los valores más bajos (ver tabla 6). Estos valores podrían atribuirse a la variación observada en las distintas formas de los cráneos para los individuos del sur (*S. oporaphilum oporaphilum*, incluyendo también los paratipos de *S. sorianoi*), respecto a los del norte (*S. oporaphilum ludovici*). Así, las diferencias observadas para el Componente Principal 1 permiten cierto grado de separación entre las unidades, siendo el cañón del río Marañón (Perú) el posible límite de ambos grupos (Figs. 36 y 5). Los valores obtenidos permiten también inferir que las diferencias observadas no están relacionadas con el tamaño de los individuos.

**Tabla 9:** Coordenadas de las variables en el espacio de los tres primeros Componentes Principales (CP)

Medida	Coordenadas de variables en CP		
	CP 1	CP 2	CP 3
Anchura Mastoidea	-0.010597	0.000092	-0.001973
Anchura Caja Craneana	-0.008965	0.001225	0.000219
Anchura Cigomática	-0.010293	0.006171	0.002056
Anchura Interorbital	-0.011542	0.008719	-0.007490
Largo Cóndilo-Basal	-0.012916	-0.000527	-0.003548
Serie Dental Superior	-0.009570	0.001726	-0.002291
Distancia Palatal	-0.015050	-0.003519	-0.003953
Distancia M1-M1	-0.010661	0.001532	0.003890
Distancia M2-M2	-0.013453	0.004468	0.006800
Largo Post-Palatal	-0.023286	-0.008924	0.000091
Serie Dental Inferior	-0.009546	-0.000867	-0.001784
Distancia m1-m1	-0.015647	-0.000654	0.002634
distancia m2-m2	-0.012882	0.001320	0.004055



**Figura 35:** ubicación de las medidas sobre los 2 primeros componentes principales para *S. oporaphilum*

**Tabla 10:** Contribución de las variables a los tres primeros componentes principales

Variable	Contribución de las variables		
	CP 1	CP 2	CP 3
Anchura Mastoidea	0.049782	0.000036	0.020973
Anchura Caja Craneana	0.035633	0.006357	0.000259
Anchura Cigomática	0.046968	0.161277	0.022758
Anchura Interorbital	0.059066	0.321970	0.302161
Largo Cóndilo-Basal	0.073961	0.001178	0.067802
Serie Dental Superior	0.040603	0.012611	0.028266
Distancia Palatal	0.100422	0.052447	0.084158
Distancia M1-M1	0.050390	0.009946	0.081518
Distancia M2-M2	0.080244	0.084564	0.249015
Largo Post-Palatal	0.240411	0.337245	0.000045
Serie Dental Inferior	0.040401	0.003183	0.017150
Distancia m1-m1	0.108551	0.001810	0.037355
distancia m2-m2	0.073567	0.007375	0.088540

**Sugerencia de tratamiento subespecífico:**

Gardner (2008) sugiere la división de *S. oporaphilum* en *S. oporaphilum oporaphilum* y *S. oporaphilum ludovici*; los resultados obtenidos tras los análisis morfológicos y morfométricos realizados en este trabajo, concuerdan con dicha hipótesis taxonómica. Se sugiere como límite geográfico de ambas taxa el cañón del Río Marañón (Perú).

*Sturnira oporaphilum oporaphilum* Tschudi 1846

Criterio Geográfico: desde el sur del valle del Río Marañón hasta el centro de Bolivia.

*Sturnira oporaphilum ludovici* Anthony 1924

Criterio Geográfico: Andes Ecuatorianos, Colombianos y Venezolanos, hasta el norte del Río Marañón en Perú.

***Sturnira koopmanhilli*** McCarthy, Albuja y Alberico (2006)

**Diagnosis enmendada:** Especímenes de cráneo alargado, Incisivos centrales superiores protruidos y convergentes entre sí en sus ápices, espacios entre las series molares superiores e inferiores, protolofido en el primer molar inferior, y segundo premolar más grande que el segundo molar (hilera dental superior). (Figura 39).

**Distribución:** Inicialmente reportado para el Chocó Biogeográfico, en el presente trabajo se extiende su rango hasta los andes centrales (Amalfi, Antioquia).

**Observaciones:** Confundido con *S. mordax* por Alberico (1994) para Colombia

**5.3.3. El caso *Sturnira mistratensis*:** Este taxón fue descrito con base a un único individuo (ICN 11779). Los principales caracteres diagnósticos para la especie son la presencia de un paraconúlido en el primer molar inferior, y la forma de la emarginación palatal de la fosa mesopterigoidea.

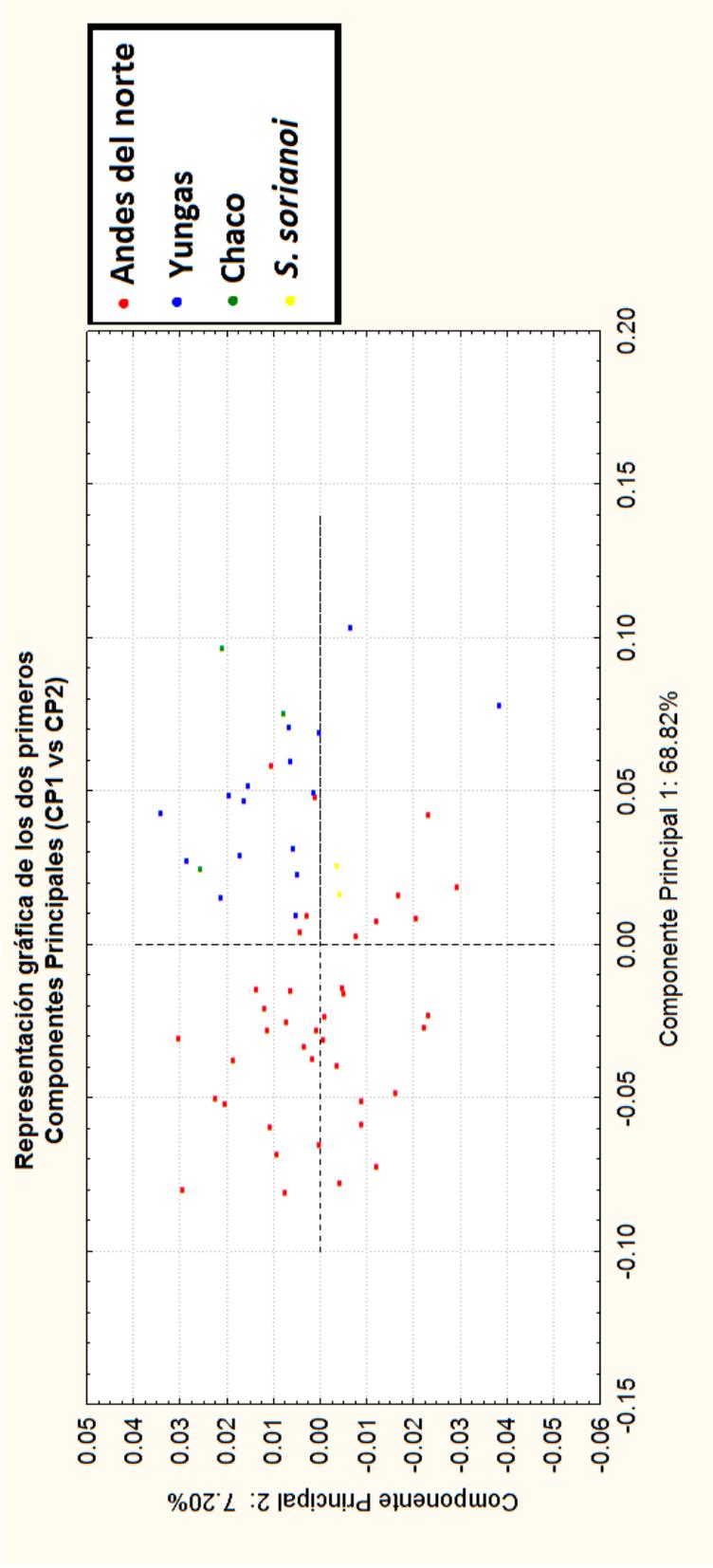


Figura 36: Gráfica de los 2 primeros componentes principales para *S. oporaphilum*

La evaluación de estos caracteres, sugiere que el paraconúlido deba ser considerado una anomalía dental, mientras que la forma de la emarginación palatal de la fosa mesopterigoidea mostró un alto grado de variabilidad.

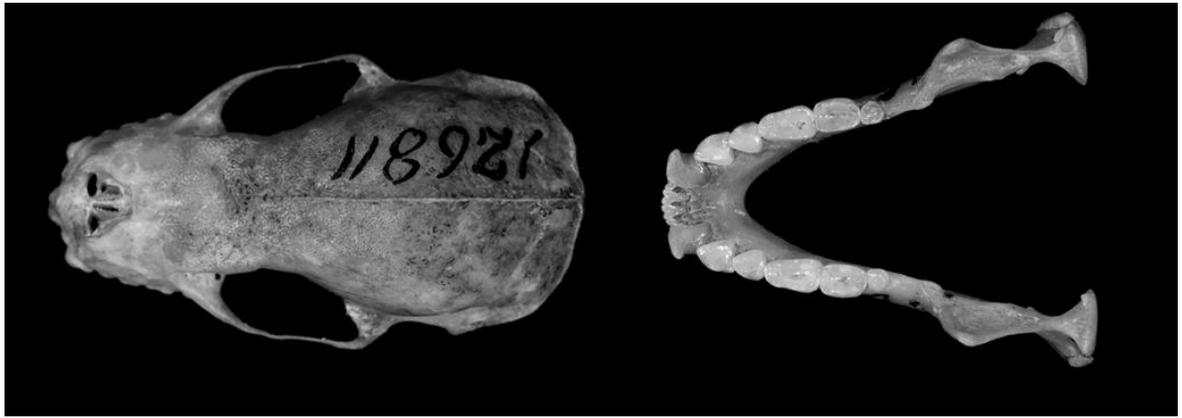
Los resultados obtenidos, y las disposiciones del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999) sugieren que *Sturnira mistratensis* debe ser considerado como una sinonimia menor de *S. liliium*.

**3.3.4. El caso *Sturnira soriano*:** Tras revisar los paratipos de *S. soriano*, se ha determinado que estos especímenes pertenecen a *S. oporaphilum oporaphilum*. Sin embargo, fotografías del holotipo de *S. soriano* (Venezuela) en la publicación original de la especie (Sánchez-Hernández et al. 2005) revelan que dicho espécimen carece de proyección en el entocono del primer molar superior, lo que sugiere su asignación dentro de *S. erythromos* como una sinonimia menor. En conclusión, *S. soriano* (representado solo por el holotipo) sería un sinónimo menor de *Sturnira erythromos* Tschudi 1844, mientras que los paratipos corresponderían a *S. oporaphilum oporaphilum*.

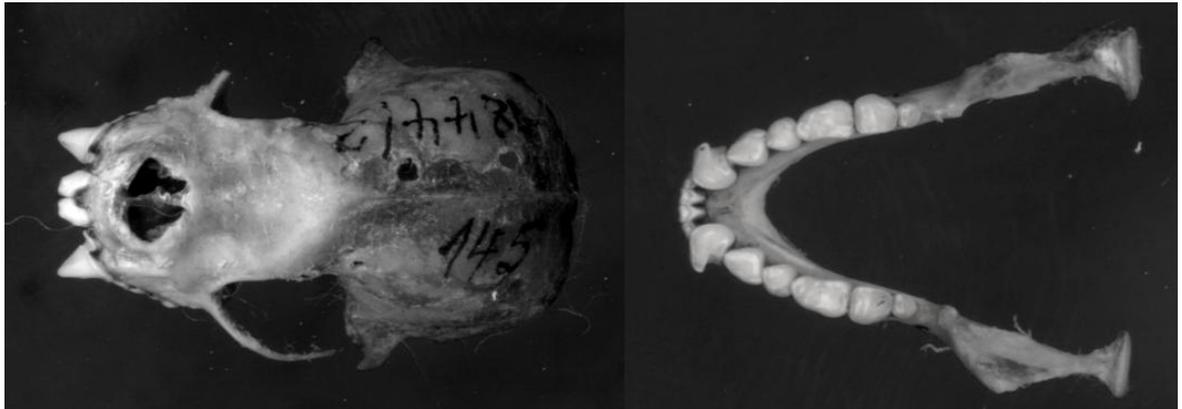
#### **5.4. ANOMALÍAS DENTALES EN STURNIRA**

Durante la inspección de los especímenes, se encontraron diversas anomalías dentales, cuya ocurrencia es muy escasa en relación al número de especímenes revisados, y que en ocasiones son citados en la literatura como caracteres con peso taxonómico por algunos autores (ver: Cuartas-Calle y Muñoz 1999, Contreras-Vega y Cadena 2000).

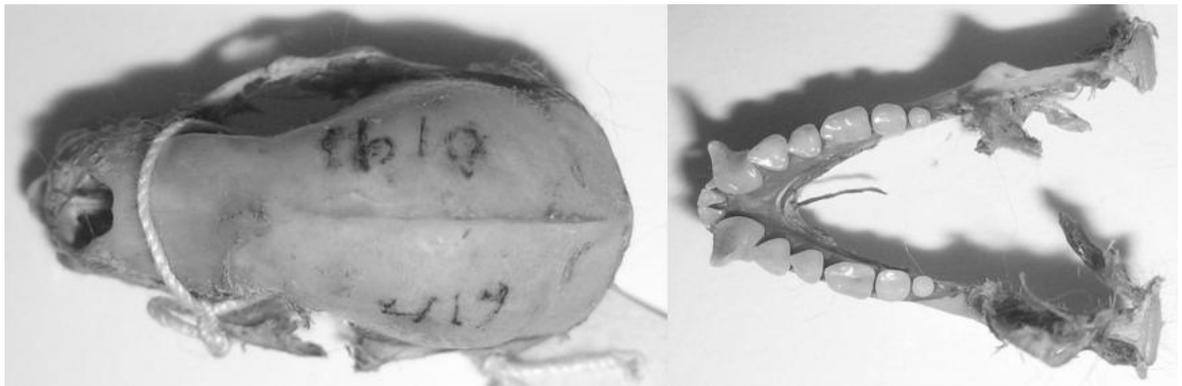
La abscisión molar es el fenómeno más común de las anomalías dentales (ver Rui y Drehmer 2004), y tiene particular ocurrencia para registros antillanos. La atrición molar es un fenómeno por primera vez reportado para el género (Fig. 22, derecha) y que puede tener sus causas en problemas de nutrición.



**Figura 37:** Holotipo *S. hondurensis* (AMNH: 126811) Fotos originales: American Museum of Natural History®.



**Figura 38:** Sintipo de *S. oporaphilum* (ZSM 145). Fotos originales: Richard Kraft.



**Figura 39:** Cráneo de *Sturnira koopmanhilli*. CSJ-M 529 (Urrao, Antioquia, Colombia).

El desarrollo de cúspides accesorias en los primeros molares de *S. liliun* puede presentarse debido a problemas relacionados con el desarrollo ontogénico de los individuos. Se encontraron varios especímenes con paraconúlidos en m2, pero solo hay uno reportado con paraconúlido para m1. Aparte de cualquier daño ocasionado por medios mecánicos, este resultado es de esperarse debido a que los molares en los mamíferos siguen un desarrollo secuencial en dirección antero-posterior (Kavanagh et al. 2007), y como resultado es posible que el m2 y el m3 sucesivamente sean más propensos a desarrollar anomalías dentales.

**Tabla 11:** Lista de anomalías dentales encontradas.

<b>Anomalía</b>	<b>Taxón</b>
Absición Molar	<i>S. angeli</i>
	<i>S. liliun</i>
	<i>S. hondurensis</i>
	<i>S. oporaphilum ludovici</i>
Absición premolar	<i>S. liliun liliun</i>
Absición incisivos	<i>S. liliun liliun</i>
Molares Supernumerarios	<i>S. liliun liliun</i>
Incisivos supernumerarios	<i>S. liliun liliun</i>
Gaps molares	<i>S. liliun liliun</i>
Gaps premolares	<i>S. hondurensis</i>
Gaps Incisivos	<i>S. oporaphilum ludovici</i>
Atrición Dental	<i>S. koopmanhilli</i>
Paraconúlido en m1	<i>S. liliun liliun</i>
Paraconúlido en m2	<i>S. liliun liliun</i>

## 6. CONCLUSIONES

El análisis de la variabilidad de caracteres debe ser considerado siempre el primer paso en un estudio taxonómico, puesto que permite categorizar rasgos de diversa índole de acuerdo a su poder informativo. Esto facilita y da sustento a la elaboración de hipótesis taxonómicas y proporciona bases sólidas para estudios filogenéticos. El hecho de encontrar nuevos caracteres para el género evidencia la utilidad de emplear metodologías basadas en el estudio de la variabilidad.

Los caracteres dentales muestran un alto grado de confiabilidad, sin embargo su exposición al desgaste puede hacer que en ocasiones sea difícil discernir entre un estado u otro. En este sentido, se recomienda fuertemente la exploración de caracteres comparativos. La morfología craneal ha sido poco explorada dentro de *Sturnira*, y gracias a este trabajo se han encontrado caracteres de utilidad taxonómica en las regiones occipital y mastoidea.

*Sturnira lilium lilium* y *Sturnira oporaphilum ludovici* son taxa válidos para Colombia. Para *S. l. lilium* se presentan dos formas cuya principal forma de diferenciación es el tamaño. *S. perla* es una especie presente en el país, y *S. koopmanhilli* se encuentra también en los Andes centrales. La forma del proceso coronoides es un carácter adicional útil para la identificación de *S. perla*, y la forma de los incisivos centrales superiores permite diferenciar fácilmente a *S. koopmanhilli* de *S. oporaphilum ludovici* en Colombia.

Se sugiere validar a nivel específico a los taxa *S. hondurensis* y *S. angeli*, limitando el rango geográfico de la primera a Centroamérica, y para la segunda a las Antillas menores. *Sturnira sorianoi* no es una especie válida; es un taxón compuesto, dado que su holotipo es un individuo de *S. erythromos* y sus paratipos corresponden a *S. oporaphilum*. Finalmente, el holotipo de *Sturnira mistratensis*

reúne todas las características de *S. lilium*, y por tanto *S. mistratensis* debe ser considerado una sinonimia de *S. lilium*.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alberico M. 1994. First record of *Sturnira mordax* from Colombia with range extensions for other bat species. Trianea (Acta científica tecnológica INDERENA), 335-341.
- Anderson S. 1974. Some suggested concepts for improving taxonomic dialogue. Systematic Zoology, 23:58-70.
- Anthony HE. 1924. Preliminary record on Ecuadorean mammals. American Museum Novitates, 4 (114): 1-6.
- Baker RJ, Groen J, Owen RD. 1984. Field Key to the Antillean Bats. Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University, 94: 1-18.
- Baker RJ. 1967. Karyotypes of Bats of the Family Phyllostomatidae and their Taxonomic Implications. The Southern Naturalist ,12(4): 407-428
- CDC-UNALM , TNC. 2006. Planificación para la Conservación Ecoregional de las Yungas Peruanas: Conservando la Diversidad Natural de la Selva Alta del Perú. Informe Final. Lima, Perú. 207 pp.
- Contreras Vega MH. 2000. Género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) de Colombia. Tesis para optar al título de Magister en Biología, Línea Sistemática. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. 140 pp.
- Contreras-Vega M, Cadena A. 2000. Una nueva especie del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) de los Andes Colombianos. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias, 24(91): 285-287.

Cracraft, Joel. 1985. Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South America Avifauna: Areas of Endemism. *Ornithological Monographs*, 36: 49-84.

Cracraft J. 2002. The seven great questions of systematic biology: an essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 89: 127-144.

Cuartas-Calle C. Muñoz J. 1999. Primer reporte de *Sturnira thomasi* de la Torre and Schwartz, 1966 (Chiroptera: Phyllostomidae) para Colombia. *Actualidades Biológicas*, 21: 173-180.

Davis WB. 1980. New *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Central and South America, With Key to Currently Recognized Species. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University*, 70: 1-5.

Dayrat B. 2005. Towards Integrative Taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3): 407-415.

de la Torre L. 1959. A new species of bats of the genus *Sturnira* (Phyllostomidae) from the Island of Trinidad, West Indies. *Natural History Miscellanea, The Chicago Academy of Sciences*, 166: 1-6.

de la Torre L. 1961. The evolution, variation, and systematics of the Neotropical bats of the genus *Sturnira*. PhD dissertation. Urbana: University of Illinois. 146 pp.

de la Torre L. 1966. New bats of the genus *Sturnira* (Phyllostomidae) from the Amazonian lowlands of Peru and the Windward Islands, West Indies. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 79: 267-272.

de la Torre L, Schwartz A. 1966. New Species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Islands of Guadeloupe and Saint Vincent, Lesser Antilles. Proceedings of the Biological Society of Washington, 79: 297-304.

Dujardin JP. 2000. Introducción a la morfometría con énfasis en Triatominae y Phlebotominae. Manual electrónico, INLASA (Bolivia); Unité Mixte de Recherches, Institut de Recherches pour le Développement (IRD, France).

Dobson GE. 1978. Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. London: British Museum (Natural History). 567 pp.

Farris, James. 1976. The meaning of relationship and taxonomic procedure. Systematic Biology, 16(1): 44-51.

Gallego L. 2005. Generalidades En: Apuntes básicos de Morfometría. Palma: Editorial Servei de Publicacions i Intercanvi Científic. Cas Jai. Campus universitari, Universitat de les Illes Balears. 26 pp.

Gannon, M; Willing, MR. and Jones Jr.K. 1989. *Sturnira lillium*. Mammalian Species 333: 1-5.

Gardner AL. 2008. Tribe Sturnirini. En: Gardner AL, editor. Mammals of South America. Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats. Chicago: The University of Chicago Press. p. 363-376.

Gay, C. 1847. Historia Física y Política de Chile, Zoología: Tomo Primero. Imprenta de Maulde y Renou, Paris. 496 pp.

Gay, C. 1854. Atlas de la Historia Física y Política de Chile: Tomo Segundo. Imprenta de E. Thunot y Cía., Paris. 138 pp.

Genoways HH. 1998. Two new subspecies of bats of the genus *Sturnira* from the Lesser Antilles, West Indies. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University, 176: 1-8.

Geoffroy St.-Hilaire E. 1810. Sur les phyllostomes et les megadermes, deux genres de la famille des chauve-souris. Annales Muséum National D'Histoire Naturelle, Paris, 15:157–98.

Gervais P. 1856. Deuxieme memoire. Documents zoologiques pour server a la monographie des cheiropteres Sud-Americains. En: de Castelnau F, editor. Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expedition dans les parties centrlaes de l'Amerique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Pará; executee par ordre du gouvernement francais pendant les annees 1843 a 1847, sous la direction du comte Francis de Castelnau. Paris: P. Bertrand, 1: 1-116.

Gilmour, J.S.L. 1940. Taxonomy and philosophy. En: Huxley JH, Editor. The new systematics. London: Oxford University Press. p 461-474.

Giraldo G J. 1993. Hábitos alimenticios de algunas species de murciélagos del suroeste antioqueño. Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo. Medellín: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales , Universidad de Antioquia.

Goldman EA. 1917. New mammals from North and Middle America. Proceedings of the Biological Society of Washington, 30: 107-116.

Goodwin G. 1938. A new genus of bat from Costa Rica. American Museum Novitates, 976: 1-2.

Goodwin GG. 1940. Three new bats from Honduras and the first record of *Enchisthenes harti* (Thomas) for North America. American Museum Novitates, 1075: 1-3.

Goodwin G, Greenhall A. 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago: descriptions, rabies infection, and ecology. Bulletin of the American Museum of Natural History, 122: 187-302.

Gray J. 1842. Descriptions of some new genera and fifty unrecorded species of Mammalia. Annals and Magazine of Natural History, Serie 1, 10: 255-267.

Gray J. 1949. Observations on some Brazilian bats with the description of a new genus. Proceedings of the Zoological Society of London, 1849: 65-73.

Hennig W. 1966. Elementos de una sistemática filogenética. Buenos Aires: Editorial Universitaria de Buenos Aires. 353 pp.

Hernández-Camacho J. 1992. Caracterización Geográfica de Colombia. En: Halffer G. Editor. La Diversidad Biológica de Iberoamérica. México: Acta Zoológica Mexicana. 390 pp.

Herández-Camacho J, Hurtado-Guerra A, Ortiz-Quijano R, Walschburger T. 1999a. Unidades Biogeográficas de Colombia. En: Halffer G., Editor. La Diversidad Biológica de Iberoamérica. México: Acta Zoológica Mexicana. 390 pp.

Hernández-Camacho J, Ortiz-Quijano R, Walschburger T, Hurtado-Guerra A. 1992b. Estado de la Biodiversidad en Colombia. En: Halffer G., Editor. La Diversidad Biológica de Iberoamérica. México: Acta Zoológica Mexicana. 390 pp.

Hernández-Camacho J, Walschburger T, Ortíz-Quijano R, Hurtado-Guerra A. 1992c. Origen y distribución de la biota Suramericana y Colombiana. En: Halffter, Gonzalo (compilador). La Diversidad Biológica de Iberoamérica. Acta Zoológica Mexicana, México. 390 pp.

Hershkovitz P. 1949. Mammals of Northern Colombia, preliminary report no. 5: Bats (Chiroptera). Proceedings of the United States Natural Museum, 99: 429-454.

Hershkovitz P. 1958. A Geographical Classification of Neotropical Mammals. Fieldiana: Zoology, 36(6): 620.

ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4<sup>th</sup> edition. London: The International Trust for Zoological Nomenclature. 306 pp.

Iudica C. 2000. Systematic revision of the neotropical fruit bats *Sturnira*: a molecular and morphological approach. Ph.D. dissertation. Gainesville: University of Florida. 284 pp.

Jarrín-V P, Kunz TH. 2011. A new species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Chocó forest of Ecuador. Zootaxa, 2755:1-35.

Jones Jr. JK, Phillips CJ. 1974. A new subspecies of the fruit-eating bat, *Sturnira ludovici*, from western Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 14(16):475-488.

Jones Jr. JK, Phillips CJ. 1976. Bats of the genus *Sturnira* in the Lesser Antilles. Occasional Papers, The Museum of Texas Tech University, 40: 1-16.

Kavanagh KD, Evans AR, Jernvall J. 2007. Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. Nature 449: 427-433.

Klingstedt H. A taxonomic survey of the genus *Cyrnus* Steph., including the description of a new species, with some remarks on the principles of taxonomy. Acta Soc. Fauna Flora Fennica, p60.

Koopman KF. 1968. Taxonomic and distributional notes on lesser Antillean Bats. American Museum Novitates 2333: 4-5

Koopman KF. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. American Museum Novitates, 1978: 1-33.

Koopman KF. 1993. Order Chiroptera. En: Wilson DE, Reeder DM, editores. Mammal species of the world. 2nd edition. Washington DC: The Smithsonian Institution Press. 1207 pp.

Marinkelle CJ, Cadena A. 1971. Remarks on *Sturnira tildae* in Colombia. Journal of Mammalogy, 52(1) 235-237.

Martínez-Arias, VM, Solari S, Díaz-Nieto JF. 2010. Reevaluation of a Colombian Record of *Sturnira thomasi* de la Torre and Schwartz, 1966 (Phyllostomidae: Stenodermatinae). Chiroptera Neotropical, 16(1):604-610.

Mayr E. 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw Hill. 428 pp.

McCarthy TJ, Albuja L, Alberico M. 2006. A new species of chocoan *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae: Stenodermatinae) from western Ecuador and Colombia. Annals of Carnegie Museum, 75(2): 97-110.

McCarthy TJ, Matson JO, Rodríguez-Herrera B, Handley Jr CO. 2005. Distribution, morphometrics, and identification of the talamanca epaulette bat (*Sturnira*

*mordax*) of Costa Rica and Panamá. En: Sánchez-Cordero V, Medellín RA editores. Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa. Ciudad de México: Instituto de Ecología UNAM, CONABIO. p. 349-362.

Meserve PL. 2007. Zoogeography of South America. En: Orme A. Editor. Physical geography of South America. England: Oxford University Press, Oxford. p. 112-132.

Miller GS. 1907. The families and genera of bats. Bulletin of the United States Natural Museum 57. 282 pp.

Morrone JJ. 2006. Biogeographic Areas and Transition Zones of Latin America and the Caribbean Islands Based on Panbiogeographic and Cladistic Analyses of the Entomofauna. Annual Reviews Entomology, 51:467-494p.

Muñoz J. 2001. Los murciélagos de Colombia. Sistemática, distribución, descripción, historia natural y ecología. Medellín: Editorial Universidad de Antioquia. 391 pp.

Owen RD. 1987. Phylogenetic Analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). Special Publication of the Museum Texas Tech University, N. 26.

Pachecho, V, Patterson BD. 1991. Phylogenetic Relationships of the New World Bat Genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). Bulletin of the American Museum of Natural History, 206: 101-121.

Pachecho, V, Patterson BD. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. Memorias del Museo de Historia Natural (UNMSM), 21: 57-81

Ribas CC, Moyle RG, Miyaki CY, Cracraft J. 2007. The Assembly of Montane Biotas: Linking Andean Tectonics and Climatic Oscillations to Independent Regimes of Diversification in *Pionus* Parrots. *Proceedings of The Royal Society of Biology*, 274: 2399-2408p.

Rodríguez B., Pineda W. 2008. *Sturnira mordax*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 11 May 2011.

Rodríguez-Mahecha JV, Alberico M, Trujillo F, Jorgenson J. (Eds). 2006. Libro rojo de los mamíferos de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá: Conservación Internacional Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 430 pp.

Rodríguez-Posada ME, Sánchez-Palomino P. 2009. Taxonomía del género *Phyllostomus* (Chiroptera:Phyllostomidae) en Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 16(1): 169-182.

Rouhaire, Antoine (Hermano Nicéforo María). 2004. Quirópteros del Museo La Salle. Bogotá: Ediciones Unisalle. p. 231.

Rui AM, Drehmer CJ. 2004. Anomalias e variacoes na fórmula dentária em morcegos do genero *Artibeus* Leach (Chiroptera: Phyllostomidae). *Revista Brasileira do Zoologia* 21: 639-648.

Sánchez-Hernández C, Romero-Almaraz M, Couisin J. 2002. *Sturnira mordax* (Chiroptera, Phyllostomidae) in Ecuador. *Mammalia*, 66(3): 439-441.

Sánchez-Hernández C, Romero-Almaraz M. 2003. Redescription of *Sturnira lilium* and *Sturnira lilium parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). The Southwestern Naturalist, 48(3): 437-441.

Sánchez-Hernández C, Romero-Almaraz L, Schnell GD. 2005. New species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Northern South America. Journal of Mammalogy, 86(5): 866-872.

Simmons NB. 2005. Order Chiroptera. En: Wilson DE, Reeder DM. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3<sup>rd</sup> edition. Baltimore: The John Hopkins University Press. p. 312- 529.

Simpson MG. 2006. Plant Systematics. Boston: Elsevier/Academic Press. p. 590

Shamel H. 1927. A New Bat from Colombia. Proceedings of the Biological Society of Washington 40: 129-130.

Solari S, Hooper SR, Larsen PA, Brown AD, Bull RJ, Guerrero JA, Ortega J, Carrera JP, Bradley RD, Baker RJ. 2009. Operational criteria for genetically defined species: analysis of the diversification of the small fruit-eating bats, *Dermanura* (Phyllostomidae: Stenodermatinae). Acta Chiropterologica, 11(2): 279-288.

Tamsitt, JR, Valdivieso D. 1963. Records and Observations on Colombian Bats. Journal of Mammalogy, 44(2): 168-180.

Tamsitt JR, Cadena A, Villarraga E. 1986. Records of Bats (*Sturnira magna* and *Sturnira aratathomasi*) from Colombia. Journal of Mammalogy, 67(4): 754-757.

Trejo-Torres C, Ackerman JD. 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 28: 775-794.

Tschudi, Johan Jakob von. 1844. *Untersuchungen über die Fauna Peruana*. St Gallen. 262 pp.

Velazco P, Gardner A. 2009. A new species of *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae) from western Colombia and Ecuador, with emended diagnoses of *P. aquilus*, *P. dorsalis*, *P. umbratus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 122: 249-281.

Wagner JA. 1842. Diagnosen neuer Arten brasilischer Säugthiere. *Arch. Naturgesch*, 8(1): 356-362.

Wagner JA. 1947. Beiträge zur Kenntniss der Säugthiere Amerika's. *Abhandlungen der Mathematisch-Physikalische Klasse der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften*.

Weigend M. 2004. Additional observations in the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in Northern Peru: Defining the South-Eastern limits. *Revista Peruana de Biología* 11(2): 127-134 (2004).

Wetterer AL, Rockman MV, Simmons, NB. 2000. Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248: 1-200.

Whitehead PJ. 1972. The contradiction between nomenclature and taxonomy. *Systematic Zoology*, 21 (2): 215-224.

## ANEXO A: Especímenes examinados

***Sturnira liliium parvidens* (46): GUATEMALA (5): Jutiapa:** Moyuta (AMNH: 217402, 217403, 243763, 244335). **HONDURAS (12): Francisco Morán:** Distrito Central (AMNH: 126220-25, 126444); *La paz:* Yarula (AMNH: 126779-83). **MÉXICO (29): Chiapas:** Ixhuatan (AMNH: 203703); *Colima:* Pueblo Juarez (AMNH: 256990); *Oaxaca:* Pochutla (AMNH: 189815-39); *San Luis Potosí:* Villa Hidalgo (AMNH: 177427), Ciudad valles (AMNH: 254624). **NICARAGUA (1): Chinandega:** Posoletega (AMNH: 243766).

***Sturnira liliium liliium* (412): ARGENTINA (4): Jujuy:** Ledesma (AMNH: 185320, 185321, 186949); *Tucumán:* Tafi del Valle (AMNH: 256984). **BOLIVIA (105): Beni:** Cercado (AMNH: 210731, 210732, 255904, 250905, 261554), General José Ballivian (AMNH: 210723, 210730, 248094-248099), Itenez (AMNH: 209422, 209424), Mamore (AMNH: 210724-27), San Joaquín (AMNH: 215022, 215023), Serranía Pílon (AMNH: 264652), Rurrenambaque (AMNH: 248098), Vaca Diez (AMNH: 209412, 209415-18, 209420, 209421, 210728, 210729), Yacuma (AMNH: 210733, 263460); *Chuquisaca:* Luis Calvo (AMNH: 246589, 261500, 261501, 261503, 264022); *Cochabamba:* Chapare (AMNH: 248100, 248101, 248106, 268622); *La Paz* Provincia NorYungas (AMNH: 263461, 246552, 246553, 246562, 246563, 246564, 246566, 246567, 248859, 248860, 264899, 264653); *Pando:* Abuna (AMNH: 262472-76), Manuripi (AMNH: 248861, 248862, 248865, 248869, 248871-73); *Santa Cruz:* Andrés Ibañez (AMNH: 263198), Cordillera (AMNH: 260869), Ichilo (AMNH: 246584-87, 260186), Nuflo de Chávez (AMNH: 260180), Provincia Velazco (AMNH: 268963, 268964), Sara (AMNH: 246327-48), Velazco (AMNH: 263614, 263615); *Tarija:* Gran Chaco (AMNH: 246590, 246591, 246593, 246594). **BRASIL (15): Amazonas:** Manaus (AMNH: 91467-70), Borba (AMNH: 92200, 92227, 92228, 92232, 92249); *Espírito Santo:* Santa Bárbara do Caparaó (AMNH: 80402); *Minas Gerais:* Vicosá (AMNH: 268400); *Pará:* Faro (AMNH: 93896-99). **COLOMBIA (197): Amazonas:** Caserío Araracuara (ICN: 8529), Leticia (ICN: 17905), Puerto Rastrojo (IAVH: 5136). *Antioquia:* Amalfi (CSJ-M: 502, 503,

513-15. MUA: 10647, 10652, 10916), Anorí (MUA: 10940, 10945) Cocorná (ICN: 9805, 9869, 9870), Guarne (ICN: 9806), Maceo (ICN: 18146), Medellín (CSJ-M: 518), Puerto Triunfo (ICN: 9807. MUA: 10332, 10421, 10423, 10355, 10295), Puerto Valdivia (AMNH: 37684, 37685. MUA: 11074), Salgar (ICN: 181448), San Luis (ICN: 9872, MUA: 11031); *Atlántico*: Usacuri (MUA: 11540), Piojó (MUA: 11532); *Bolívar*: Mompox (MUA: 11193, 10698, 10712, 10727, 10709), Santa Catalina (ICN: 16026, MUA: 11518); *Caldas*: La Dorada (MUJ: 191), Samaná (ICN: 10823-26, 14796); *Caquetá*: Montañitas (ICN: 11320-24); *Casanare*: Aguazul (ICN: 8347, 8348); *Cauca*: Santa Rosa (IAVH: 5799, 5801, 5803-05, 5810, 5811, 5814, 5821, 6048, 6049, 6051, 6052); *Cesar*: Chimichagua (ICN: 19033, 19034), Ciénaga de Zapatos (ICN: 19035), Manaure (ICN: 18900-18903), Zumbador (ICN: 18528, 18529, 18532, 18533); *Chocó*: Acandí (IAVH: 4257), Lloró, (MUA: 11380), Río Sucio (IAVH: 3207, 3449, 4259-62, 4265-67, 4269, 4270, 4273, 4275, 4277, 4280-83, 4285-94, 4296-98, 4300. MUA: 11283, 11355), Unguía (IAVH: 3201); *Córdoba*: Ayapel (ICN: 17271, 17272), Lórica (ICN: 17274), Montería (ICN: 17280), Pueblo Nuevo (ICN: 1561, 1540, 17283); *Cundinamarca*: Medina (ICN: 10864), Pacho (AMNH: 207449), Santandercito (ICN: 5264), Tena (ICN: 5500), Ubalá (ICN: 151222), Yacopí (ICN: 13794); *Guajira*: Fonseca (MUA: 11256), Maicao (ICN: 14964, 14963); *Huila*: Barayá (ICN: 13621, 136330, 13623, 13624, 16631, 16633), Timaná (ICN: 17793), Villavieja (ICN: 8464); *Magdalena*: San Pedro de la Sierra (ICN: 5232-35, 5238), San Sebastián (ICN: 11450), Santa Marta (ICN: 6774, 6776, 7956, 7953, 7952); *Meta*: Mesetas (ICN: 11604-07), Parque Nacional La Macarena (IAVH: 2273, 2398, 2407), San Martín (MUJ: 1205), Villavicencio (IAVH: 3210. ICN 18027); *Putumayo*: Puerto Leguízamo (ICN: 13763-67, 13769-71); *Risaralda*: La Virginia (MUA: 11429), Mistrató (ICN: 11779, 12338-45), Pereira (MUJ: 1139); *Santander*: Encino (ICN: 17554), El Roble (MUJ: 490), Puerto Parra (ICN: 18778, 18783). *Tolima*: Libano (ICN: 8384, 8384), Mariquita (AMNH 207850. ICN: 12287), Nagataima (ICN: 9685); *Valle del Cauca*: Alcalá (MUJ: 1079, 1422, 1078), Buenaventura (ICN: 6085), Cali (ICN: 5003, 6086, 6087); *Vaupés*: La Libertad (ICN: 12741), Mitú (ICN: 5501, 5502). **ECUADOR (4)**:

Zamora (AMNH: 36556-59). **GUYANA FRANCESA (12):** *Cayenne*: Sinnamary - Paracou (AMNH: 266199, 266205-07, 266210, 266236, 266226, 266230-34). **PARAGUAY (10):** *Canindeyu*: Igatimi (AMNH: 234280); *Central*: Asunción (AMNH: 205177-81); *Guaira*: Villarica (AMNH: 217541, 217542); *Paraguari*: Sapucay (AMNH: 23802, 23803). **PERÚ (50):** *Ayacucho*: Lamar (AMMH: 208063-70); *Junín*: Chanchamayo (AMMH: 230527-33, 230538, 230539, 230541, 230542, 230544-46); *Loreto*: Alto Amazonas (AMNH: 230535-37, 71691-95); *Pasco*: Oxapampa (AMNH: 230560-69, 239923, 213354-56, 213359, 213360, 213363, 213367, 230558, 230559). **TRINIDAD & TOBAGO (14):** *Trinidad*: Saint Andrews County (AMNH: 256320, 204710, 204711, 204717, 204720), Saint George County (AMNH: 178652, 179953, 204712-14, 204723-26). **VENEZUELA (2):** *Bolivar*: Cedeno (AMNH 17028); *Yaracuy*: (AMNH: 32122).

***Sturnira angeli angeli (3):*** **Antillas Menores:** *Dominique*: Saint Paul (AMNH: 214196, 214197. USNM: 361881).

***Sturnira angeli zygomaticus (8):*** **Antillas Menores:** *Martinique*: Balata (AMNH: 213959, 213962, 213964, 213969, 213971-73, 213975)

***Sturnira perla (3):*** **COLOMBIA (1):** *Chocó*: Parque Natural Nacional Los Katios (MUA: 10981). **ECUADOR (2):** *Esmeraldas* (CM: 112822, 111812).

***Sturnira hondurensis (20):*** **COSTA RICA (1):** *Puntarenas*: Coto Brus (AMMH: 142366). **GUATEMALA (1):** *Santa Rosa*: Chiquimulilla (AMNH: 243767). **HONDURAS (3):** *Cortés*: Omoa (AMNH: 265118); *La Paz*: San José (AMNH: 126791, 126811). **MÉXICO (15):** *Chiapas*: Ixhuatan (AMNH: 203698); *Jalisco*: Talpa de Allende (AMNH: 254633-39); *Puebla*: Hueytamalco (AMNH: 237363-65); *San Luis Potosí*: Villa Hidalgo (AMNH: 177425, 177426).

***Sturnira oporaphilum ludovici (71):*** **COLOMBIA (69):** *Antioquia*: Amalfi (CSJ-M: 61, 62, 528); Don Matías (ICN: 18149, 18150); Urrao (CSJ-M: 521, 523-527, 504, 505); *Boyacá*: Almeida (ICN: 8867), Pajarito (ICN: 8036-38, 8349), Santa María (ICN: 15075, 16335-37); *Caldas*: Manizales (ICN: 16999, 17000, 17003); *Cesar*: Zumbador (ICN: 18534); *Cundinamarca*: Bojacá (MUJ: 390), Supatá (MUJ: 1485), Tena (ICN: 5503); *Huila*: Parque Nacional Natural "Cueva de los Guácharos"

(IAVH: 3213); *Meta*: Acacías (ICN: 9715-17, 13845, 13847), Cubarral (ICN: 13810, ICN: 13811), San José de Amará (ICN: 10054); *Norte de Santander*: Toledo (IAVH: 6712, 6687); *Quindío*: Finlandia (ICN: 12466-74); *Risaralda*: Mistrató (ICN: 11775-78), Pereira (ICN: 11255, 11256. MUJ: 1149, 1104, 1143, 1141, 1107, 1108), Pueblo Rico (ICN: 11498-00). *Santander*: Encino (ICN: 17557-59, 17561); *Valle del Cauca*: Alcalá (MUJ: 1084). **ECUADOR (2)**: *Pichincha*: Gualea (AMNH: 67328, 67329).

***Sturnira oporaphilum oporaphilum* (29): BOLIVIA (26)**: *La Paz*: Nor Yungas (AMNH: 264559-62, 264671, 264900), Sud Yungas (AMNH: 263462-66, 264901); *Santa Cruz*: Estancia Cuevas (AMNH: 264023), Ichilo (AMNH: 261534-38, 261540, 261552, 261553, 262363, 261541), San Rafael de Amboró (AMNH: 261564, 261566, 261585, 261586, 261588, 261593), Valle Grande (AMNH: 260870, 260871, 260872, 260876-78). **PERÚ (3)**: *Ayacucho*: Lamar (AMNH: 233561, 233550); *Cusco*: Cordillera Vilcabamba (AMNH: 214338, 233577, 214346).

***Sturnira koopmanhilli* (5): COLOMBIA (5)**: *Antioquia*: Amalfi (CSJ-M 60. MUA: 10641), Urrao (CSJ-M 529, 530); *Valle del Cauca*: Dagua-Queremal (ICN: 6881).

**ANEXO B:** Sumario de variabilidad de caracteres (por UTO) para el grupo *Sturnira liliu*.

**OTU 1+2:**

Por criterio de muestra, y similaridad de unidades geográficas (la unidad geográfica 1 es una zona de transición) se han agrupado estos dos grupos. Ambos representan especímenes bajo el nombre de “*Sturnira liliu parvidens*”

Caracteres constantes	1, 6, 10, 13, 17, 18, 19, 21, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 34, 35, 36, 38, 39, 42, 43, 44, 45, 48, 50, 51, 52, 53, 54.
Caracteres variables	2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 16, 20, 23, 29, 32, 33, 37, 41, 46, 47, 49.

**OTU 3:** Debido al bajo número de muestra que presentó la OTU 3, y la no conveniencia de asociarlo a otra región geográfica, solo se pudo elaborar el sumario de variabilidad, sin poder elaborar una tabla de frecuencias.

Caracteres constantes	1, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 12, 14, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 46, 49, 51, 52, 53, 54, y el carácter adicional 55
Caracteres variables	2, 7, 8, 11, 13, 15, 19, 33, 35, 47, 48, 50

**OTU 4:**

Caracteres constantes	1, 5, 6, 10, 18, 25, 26, 27, 28, 30, 38, 39, 42, 44, 45, 51, 52, 53.
Caracteres variables	2, 3, 4, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 29, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 41, 43, 46, 47, 48, 49, 50, 54, y los caracteres adicionales 55 y 56.

**OTU 5:**

Caracteres constantes	1, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 48, 50, 51, 52, 53 y el carácter adicional 55.
Caracteres variables	2, 4, 33, 35, 47, 49, y 54.

**OTU 6:**

Caracteres constantes	1, 5, 6, 17, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 36, 38, 39, 42, 44, 45, 51, 52, 53.
Caracteres variables	2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 32, 33, 35, 37, 41, 43, 46, 47, 48, 49, 50, 54, 55, 56.

**OTU 7:**

Caracteres constantes	1, 3, 5, 6, 7, 9, 13, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 51, 52, 53.
Caracteres variables	2, 4, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 19, 32, 33, 35, 46, 50, 54.

**OTU 8:**

Caracteres constantes	1, 2, 3, 5, 6, 9, 10, 13, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54.
Caracteres variables	4, 7, 8, 11, 12, 14, 15, 16, 33, 46

**OTU 9:**

Caracteres constantes	1, 2, 3, 6, 8, 10, 13, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 47, 48, 51, 52, 53, 55.
Caracteres variables	4, 5, 7, 9, 11, 12, 14, 15, 16, 20, 32, 33, 35, 43, 46, 49, 50, 54, 56.

**OTU 10:**

Caracteres constantes	1, 9, 17, 18, 21, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 36, 37, 39, 42, 44, 45, 48, 50, 51, 52, 53, 55, 56.
Caracteres variables	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 19, 20, 22, 23, 26, 32, 33, 35, 41, 43, 46, 47, 49, 54.

**OTU 11:**

Caracteres constantes	1, 3, 6, 9, 10, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 51, 52, 53, 54.
Caracteres variables	2, 4, 5, 7, 8, 11, 14, 15, 22, 32, 33, 35, 46, 49, 50.

**OTU 12:**

Caracteres constantes	1, 3, 6, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54.
Caracteres variables	2, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 22, 32, 33, 34, 35, 46.

**OTU 13:**

Caracteres constantes	1, 3, 5, 6, 7, 9, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 49, 50, 51, 52, 53
Caracteres variables	2, 4, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 34, 46, 48, 54

**OTU 14:**

Caracteres constantes	1, 2, 4, 5, 8, 17, 18, 19, 20, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 36, 37, 38, 39, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 43, 44, 46, 47, 48, 49, 52, 53, 54.
Caracteres variables	3, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 21, 22, 23, 26, 32, 33, 35, 41, 50.

**OTU 15: (Solo para caracteres cráneo-dentales)**

Caracteres constantes	13, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53.
Caracteres variables	11, 12, 14, 15, 28, 30, 46, 54.

**OTU 16:**

Caracteres constantes	1, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 17, 18, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 42, 44, 45, 46, 50, 51, 52, 53, 54.
Caracteres variables	2, 4, 8, 11, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 37, 41, 43, 47, 48, 49, 55.

**ANEXO C:** Sumario de variabilidad de caracteres (por UTO) para el complejo *Sturnira ludovici*.

**OTU 17:**

Caracteres constantes	1, 3, 5, 6, 9, 10, 13, 16, 17,18, 20, 21, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 48, 50, 51, 52, 53, 54, 55.
Caracteres variables	2, 4, 7, 8, 11, 12, 14, 15, 19, 22, 25, 35, 37, 46, 47, 49.

**OTU 18:**

Caracteres constantes	1, 2, 10, 13, 17, 18, 19, 20, 24, 25, 26, 28, 31, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 42, 45, 48, 51, 52, 53.
Caracteres variables	3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 16, 21, 22, 23, 27, 29, 30, 32, 33, 41, 43, 44, 46, 47, 49, 50, 54, 55, 56.

**OTU 19:**

Caracteres constantes	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 13, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55.
Caracteres variables	7, 8, 11, 12, 14, 15, 20, 29.

**ANEXO D:** Medidas externas para *S. ludovici* (sensu lato)

Carácter	<i>S. hondurensis</i>	<i>S. o. ludovici</i>	<i>S. o. oporaphilum</i>
AB 43.3145	(41.24 - 45.70)	(43.29 - 49.71)	44.27 (23.5 - 47.86)
MCIII 43.0435	(39.95 - 46.54)	(41.37 - 49.92)	45.1263 (42.57 - 47.69)
MCIV 42.309	(38.78 - 45.58)	(40.25 - 49.68)	44.1821 (42.97 - 46.6)
MCV 43.755	(40.30 - 46.76)	(41.84 - 54.77)	45.5479 (41.42 - 48.1)
LPDIII 16.7358	(15.09 - 18.54)	(14.87 - 21.55)	18.6813 (16.25 - 20.08)
LPDIV13.7579	(12.74 - 15.49)	(13.23 - 17.28)	15.0629 (14.05 - 16.62)
LPDV 10.0467	(8.44 - 12.72)	(10.21 - 14.63)	11.8671 (10.46 - 13.23)
TL 18.0844	(15.65 - 21.03)	(16 - 22.89)	19.6114 (15.91 - 22.51)
LP 13.501	(11.26 - 15.37)	(10.89 - 18.28)	13.1188 (5.85 - 15.16)

**ANEXO E:** Medidas externas para *S. liliium* (sensu lato)

Carácter	<i>S. liliium parvidens</i>	<i>S. liliium liliium</i>	<i>S. luisi</i>
AB 39.3635	(28.73 - 41.57)	41.7893 (35.53 - 48.16)	41.95 (38.62 - 43.66)
MCIII 39.6724	(36.89 - 44.49)	41.6319 (8.73 - 47.99)	41.5742 (38.97 - 43.81)
MCIV 38.2985	(11.7 - 40.91)	41.263 (4.47 - 49.72)	41.455 (38.2 - 44.14)
MCV 39.8754	(36.98 - 43)	42.3948 (16.17 - 49.2)	42.5517 (39.73 - 44.84)
LPDIII 14.4159	(12.9 - 15.64)	16.1002 (13.1 - 41.18)	16.3233 (14.36 - 18.46)
LPDIV11.8204	(10.99 - 12.87)	13.1879 (9.79 - 42.22)	12.965 (11.85 - 13.77)
LPDV 9.1857	(7.9 - 10.43)	10.2248 (6.69 - 12.06)	9.5325 (6.69 - 10.59)
TL 16.2629	(12.26 - 18.52)	17.6534 (6.48 - 26.95)	18.3133 (15.73 - 22.86)
LP 12.522	(11.07 - 14.38)	12.8281 (9.31 - 19.93)	12.9875 (10.59 - 23.32)

## CONTENIDO

INTRODUCCIÓN .....	16
1. JUSTIFICACIÓN .....	19
2. OBJETIVOS .....	20
2.1. OBJETIVO GENERAL .....	20
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	20
3. MARCO TEÓRICO .....	21
3.1. TEORÍA E IMPORTANCIA DE LA TAXONOMÍA .....	21
3.1.1. Sistemática y taxonomía: .....	21
3.1.2. La labor de la taxonomía .....	22
3.1.3. Hipótesis taxonómicas y el estudio de la variabilidad .....	23
3.1.4. La morfología y la taxonomía .....	24
3.2. INTRODUCCIÓN A LOS GRUPOS DE ESTUDIO .....	25
3.2.1. Aspectos Generales del género <i>Sturnira</i> Gray 1842 .....	25
3.2.2. Historia taxonómica y nombres asociados a los grupos de estudio .....	25
3.2.3. Reportes Históricos sobre la Variabilidad (en diversos aspectos) dentro del Género .....	33
3.3. EL USO DE LA MORFOMETRIA COMO APOYO A LA TAXONOMÍA .....	36
3.3.1. Trabajos morfométricos relevantes .....	36
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	38
4.1. ESPECÍMENES EXAMINADOS .....	38
4.2. DEFINICIÓN DE UNIDADES GEOGRÁFICAS Y UNIDADES TAXONÓMICAS OPERATIVAS .....	39
4.2.1. Unidades Geográficas .....	39

4.2.2. Unidades Taxonómicas Operativas (UTO): .....	44
4.3. DEFINICIÓN DE CLASES DE EDAD .....	44
4.4. CARACTERES CUALITATIVOS .....	48
4.4.1. Caracteres externos:.....	49
4.4.2. Caracteres Craneales .....	50
4.2.2. Caracteres Dentales: .....	52
4.2.3. Caracteres adicionales (tomados solo para algunos especímenes de Colombia).....	56
4.5. CARACTERES CUANTITATIVOS .....	56
4.5.1. Medidas Externas:.....	57
4.5.2 Medidas Cráneo-Dentales: .....	57
4.6. EVALUACIÓN A <i>POSTERIORI</i> DE CARACTERES Y DELIMITACIÓN DE GRUPOS TAXONÓMICOS .....	58
4.7. ANÁLISIS DE VARIACIÓN GEOGRÁFICA .....	59
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	61
5.1. ANÁLISIS DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA .....	61
5.1.1. CARACTERES EXTERNOS .....	61
5.1.2. Caracteres Craneo-Dentales:.....	66
5.2. CLASIFICACIÓN DE CARACTERES .....	78
5.2.1. Caracteres taxonómicamente informativos:.....	78
5.2.2. Caracteres taxonómicamente no informativos: .....	79
5.2.3. Caracteres Ambiguos: .....	80
5.3. SUMARIO TAXONÓMICO .....	80
5.3.1. Taxa relacionados al nombre <i>Sturnira liliium</i> .....	80
5.3.2. Taxa relacionados al nombre <i>Sturnira ludovici</i> .....	87

5.3.3. El caso <i>Sturnira mistratensis</i> : .....	93
3.3.4. El caso <i>Sturnira sorianoi</i> .....	95
5.4. ANOMALÍAS DENTALES EN <i>STURNIRA</i> .....	95
6. CONCLUSIONES .....	98
BIBLIOGRAFÍA .....	100
ANEXO.....	111