

**ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y MORFOMÉTRICO DEL COMPLEJO DE
ESPECIES *Anoura caudifer* (CHIROPTERA: GLOSSOPHAGINAE) EN
COLOMBIA**

**CARLOS ANDRÉS DURÁN ENRÍQUEZ
GLORIA ISABEL RUIZ GUALTEROS**

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2013**

**ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y MORFOMÉTRICO DEL COMPLEJO DE
ESPECIES *Anoura caudifer* (CHIROPTERA: GLOSSOPHAGINAE) EN
COLOMBIA**

**CARLOS ANDRÉS DURÁN ENRÍQUEZ
GLORIA ISABEL RUIZ GUALTEROS**

**Trabajo de Grado presentado como requisito parcial para optar al Título de
Biólogo**

DIRECTOR:

Sergio Solari, Ph.D.

ASESORA:

MSc. Pilar Rivas Pava

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2013**

NOTA DE ACEPTACIÓN:

FIRMA PRESIDENTE DEL JURADO

FIRMA DEL JURADO

FIRMA DEL JURADO

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
1. OBJETIVOS	3
1.1. OBJETIVO GENERAL	3
1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	3
2. JUSTIFICACIÓN	4
3. MARCO TEÓRICO.....	5
3.1. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LAS ESPECIES ASOCIADAS A <i>Anoura caudifer</i>	9
3.1.1. Características Generales.....	9
3.1.2. Características Cráneo-Mandibulares	11
3.1.3. Características Dentales	12
3.2. ESPECIES ASOCIADAS A <i>Anoura caudifer</i> EN COLOMBIA	15
3.3. NOMBRES ASOCIADOS A <i>Anoura caudifer</i>	17
4. METODOLOGÍA.....	20
4.1. ESPECÍMENES EXAMINADOS	20
4.1.1. Edad de los especímenes	20
4.1.2. Identificación de Especímenes.....	20
4.1.3. Series de Especímenes y Localidades.....	21
4.2. CARACTERES CUALITATIVOS	24
4.2.1. Características Externas	25
4.2.2. Caracteres Craneales y Mandibulares	26
4.2.3. Caracteres Dentales.....	27

4.3.	CARACTERES CUANTITATIVOS	29
4.3.1.	Medidas Externas.....	29
4.3.2.	Medidas Cráneo-Dentales (Figura 9)	29
4.4.	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS DATOS	33
5.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	34
5.1.	ANÁLISIS MULTIVARIADO DE <i>A. caudifer</i> Y ESPECIES ASOCIADAS	36
5.1.1.	Dimorfismo Sexual Secundario	36
5.1.2.	Distinción Morfométrica de las Especies Asociadas a <i>A. caudifer</i>	37
5.2.	VARIACIÓN MORFOLÓGICA CRÁNEO-DENTAL EN <i>A. caudifer</i> Y ESPECIES ASOCIADAS	44
5.3.	DIFERENCIACIÓN DE LAS ESPECIES ASOCIADAS A <i>A. caudifer</i>	72
5.4.	ANÁLISIS GEOGRÁFICO INTRA-ESPECÍFICO	77
5.4.1.	Diferenciación Geográfica para <i>A. luismanueli</i>	77
5.4.2.	Diferenciación Geográfica para <i>A. caudifer</i>	79
5.4.3.	Localidades Atípicas	85
6.	CONCLUSIONES.....	87
7.	RECOMENDACIONES	88
8.	BIBLIOGRAFÍA	89
	ANEXOS.....	94

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Ilustración de <i>Anoura caudifer</i> (<i>Glossophaga caudifer</i>) de Geoffroy (1818)	7
Figura 2.	Especímenes de <i>A. caudifer</i>	11

Figura 3. Cráneo y mandíbula de <i>A. caudifer</i>	12
Figura 4. Hilera dental superior de <i>A. caudifer</i>	14
Figura 5. Primer molar superior (M1) en vista lingual del complejo <i>A. caudifer</i>	15
Figura 6. Distribución potencial de <i>A. aequatoris</i> , <i>A. cadenai</i> , <i>A. caudifer</i> y <i>A. luismanueli</i> para Colombia.....	17
Figura 7. Ubicación de los grupos geográficos para <i>A. luismanueli</i>	22
Figura 8. Ubicación de los grupos geográficos para <i>A. caudifer</i>	24
Figura 9. Esquema de las medidas cráneo-dentales tomadas a los especímenes revisados.	32
Figura 10. Localidades de especímenes revisados para <i>A. caudifer</i> , <i>A. aequatoris</i> , <i>A. cadenai</i> y <i>A. luismanueli</i>	35
Figura 11. Comparación de CP1 vs. CP2 para <i>A. aequatoris</i> , <i>A. luismanueli</i> , <i>A. caudifer</i>	40
Figura 12. Ubicación de las medidas sobre CP1 y CP2, para <i>A. caudifer</i> , <i>A. aequatoris</i> y <i>A. luismanueli</i>	40
Figura 13. Parte de la serie de <i>A. aequatoris</i>	46
Figura 14. Cráneo y mandíbula de <i>A. luismanueli</i> en vista ventral.....	46
Figura 15. Cráneo y Mandíbula de <i>A. cadenai</i> en vista ventral.....	47
Figura 16. Detalle de uropatagio y borde del mismo casi desnudo.....	51
Figura 17. Detalle del uropatagio y borde del mismo medianamente peludo.....	51

Figura 18. Detalle de uropatagio y borde del mismo densamente peludo	52
Figura 19. Caja craneana en vista lateral.....	53
Figura 20. Detalle del rostro detrás de los caninos en vista oclusal.....	55
Figura 21. Detalle de Constricción Postorbital	55
Figura 22. Comparación de la longitud del hocico en <i>A. caudifer</i>	56
Figura 23. Cresta lambdoidal en vista oclusal y lateral	57
Figura 24. Detalle de cavidades basisfenoides poco profundas	57
Figura 25. Posición de los incisivos en la premaxila	58
Figura 26. Posición de M3 en la maxila	59
Figura 27. Proceso coronoides respecto al articular y muesca infracondilar	60
Figura 28. Extremos de variación del borde inferior de la rama mandibular	61
Figura 29. Quilla mandibular.	62
Figura 30. Caninos superiores de <i>A. cultrata</i>	64
Figura 31. Surco en la cara longitudinal del C1.....	64
Figura 32. Frecuencia de la forma del cíngulo postero-lingual del P4 para <i>A. caudifer</i> , <i>A. aequatoris</i> , <i>A. cadenai</i> y <i>A. luismanueli</i>	66
Figura 33. Cíngulo Postero-lingual en P4	67
Figura 34. Paraestilo del M1 respecto al P4	69
Figura 35. Base hipoconal de M1.....	70

Figura 36. Variaciones del paraestilo en M1.....	71
Figura 38. Componentes principales para unidades geográficas de las hembras de <i>A. caudifer</i>	81
Figura 39. Componentes principales para unidades geográficas de los machos de <i>A. caudifer</i>	82

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Unidades geográficas para <i>A. luismanueli</i>	21
Tabla 2. Unidades geográficas para <i>A. caudifer</i>	23
Tabla 3. Lista de caracteres externos junto con los estados	25
Tabla 4. Lista de caracteres cráneo-mandibulares junto con los estados	26
Tabla 5. Lista de caracteres dentales junto con los estados evaluados	28
Tabla 6. Número de individuos por especies.....	34
Tabla 7. Resultados de ANOVA para las variables con diferencia significativa entre machos y hembras de <i>A. caudifer</i> (Lambda de Wilks<,05). Ver Anexo 1	36
Tabla 8. Aporte de cada medida a los tres componentes principales para <i>A. aequatoris</i> , <i>A. caudifer</i> y <i>A. luismanueli</i>	39
Tabla 9. Resultados de ANOVA entre especies.....	41
Tabla 10. Resumen de las comparaciones entre especies	43
Tabla 11. Resultados de ANOVA entre especies.....	44

Tabla 12. Porcentaje de individuos con cola y medida de la misma para <i>A. aequatoris</i> , <i>A. caudifer</i> y <i>A. luismanueli</i>	48
Tabla 13. Porcentaje de características del uropatagio para <i>A. caudifer</i> , <i>A. aequatoris</i> , <i>A. cadenai</i> y <i>A. luismanueli</i>	50
Tabla 14. Porcentaje de la presencia del surco en los caninos superiores.....	62
Tabla 15. Porcentaje del tipo de cingulo asociado al P4.....	66
Tabla 16. Resumen de caracteres morfológicos útiles en la identificación preliminar de especies asociadas a <i>A. caudifer</i>	76
Tabla 17. Aporte de cada medida para el CP1 de la comparación geográfica para <i>A. caudifer</i> hembras y machos.....	80
Tabla 18. Resultados de ANOVA para contrastes simples entre unidades geográficas.....	83
Tabla 19. Resumen de las comparaciones Post hoc entre unidades geográficas de <i>A. caudifer</i>	84
Tabla 20. Localidades atípicas para <i>A. caudifer</i>	86
Tabla 21. Resumen del número de individuos revisados por especie y sexo de <i>A. aequatoris</i> , <i>A. caudifer</i> , <i>A. luismanueli</i> y <i>A. cadenai</i>	96

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Especímenes Revisados y Localidades Registradas.....	94
Anexo 2. Medidas generales y cráneo-dentales por especies.....	96

RESUMEN

Para Colombia, *A. caudifer*, *A. aequatoris*, *A. cadenai* y *A. luismanueli* son especies muy similares en tamaño y morfología, lo que dificulta su identificación taxonómica. Con el fin de detectar tanto diferencias morfométricas como morfológicas y explorar la variación de caracteres discretos relacionadas a la determinación de la especie o del origen geográfico de la muestra, se analizaron un total de 151 especímenes de estas cuatro especies, a los cuales se les tomó 5 medidas del ala y 23 medidas cráneo-dentales y se les evaluó la frecuencia de estados para 33 caracteres morfológicos discretos.

De las especies evaluadas, sólo *A. caudifer* presentó dimorfismo sexual secundario relacionado con el máximo ancho entre caninos superiores y la longitud de los mismos. A pesar de la superposición en todas las medidas, el tamaño de medidas cráneo-dentales diferencia *A. caudifer* de *A. luismanueli*, siendo ésta última la más pequeña; esta diferencia sólo es significativa estadísticamente para las medidas asociadas a la longitud del rostro y la mandíbula. Morfológicamente, las cuatro especies son similares y la identificación con caracteres discretos como el pelo en el borde del uropatagio y la forma del P4 presentan gradientes de variación, por lo que se discute su utilidad taxonómica junto con otros caracteres discretos.

Geográficamente, *A. luismanueli* varía muy poco tanto morfológica como morfométricamente. Por otro lado, *A. caudifer* muestra diferencias significativas entre las agrupaciones de la cordillera central, la zona interandina central-oriental y algunos especímenes del sur de la cordillera occidental, pero sin correspondencia con los caracteres morfológicos que sólo son consistentes en series de individuos que pertenecen a una misma localidad.

Palabras clave: *Anoura caudifer*. Morfometría. Morfología.

ABSTRACT

For Colombia, *A. caudifer*, *A. aequatoris*, *A. cadenai* and *A. luismanueli* are species very similar in size and morphology, which hinders their taxonomic identification. In order to detect morphological as well as morphometric differences and explore the variation of discrete characters related to the determination of the taxonomic or geographic origin of the sample, a total of 151 specimens representing these four species were analyzed, for each 5 measurements from the wing and 23 skull-dental measurements were taken and the frequency of states for 33 morphological discrete characters was assessed.

Among the species tested, only *A. caudifer* presented secondary sexual dimorphism related to the maximum width between the upper canines and length of the same. Despite the overlap in all measurements, the size of skull-dental measurements differences *A. caudifer* from *A. luismanueli*, the latter being the smaller. This difference is statistically significant only for measurements associated with the length of the face and jaw. Morphologically, all four species are similar and the identification through discrete characters like the hair on the uropatagium edge and the shape of the P4 show gradients of variation, so their usefulness is discussed along with other taxonomic characters discrete.

Geographically, *A. luismanueli* shows slight variation in morphological and morphometric traits. Moreover, *A. caudifer* shows significant difference between the groups of the central mountain range, the eastern-central inter-Andean zone and some specimens of South from Western mountain range, but without correspondence with morphological characters, that are consistent only in sets of individuals belonging to the same locality.

Key words: *Anoura caudifer*. Morphometry. Morphology.

AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos a las siguientes Instituciones y personas que permitieron el acceso a los especímenes y nos proporcionaron colaboración en las visitas: Sergio Solari, Juan Manuel Martínez Cerón, Camilo Calderón Acevedo (Colección Teriológica Universidad de Antioquia - CTUA); Hugo López-Arévalo, Hugo Mantilla-Meluk, Catalina Cárdenas, y Felipe Suárez (Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia -ICN), Claudia Medina y Fernando Forero (Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt - IAVH); Danny Zurc y Andrea Bustamante (Museo de Ciencias Naturales de La Salle - CSJ-M); María del Pilar Rivas y Luisa Gómez (Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca – MHNUC). De forma muy especial agradecemos a las instituciones que nos facilitaron el préstamo del material: Jaider Manuel Peña (Colección Zoológica de la Universidad del Tolima - UT); Jairo Pérez-Torres y Camilo López (Colección de Mamíferos Museo Javeriano de Historia Natural - MUJ); Julián Adolfo Salazar y Juan David Corrales (Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas - MHNUCa)

Quiero agradecer a mi familia por haberme apoyado a lo largo de mi carrera, especialmente a mis padres Carlos Alberto Durán y Elsa Enríquez, así como a mi hermana Lina Durán, de igual manera a todas las personas implicadas con la realización de este trabajo como el Profesor Sergio Solari (Universidad de Antioquia), la profesora Pilar Rivas (Universidad del Cauca) y el mastozoólogo Héctor Ramírez (Universidad Nacional),

De igual manera quiero agradecer a los profesores Patricia Torres, Giselle Zambrano, Jimmy Guerrero y Silvio Carvajal quienes estuvieron implicados en el desarrollo de este trabajo. A los integrantes del grupo de mastozoología de la Universidad de Antioquia (CTUA). Finalmente agradecerle a mis compañeros y amigos Brian Latorre, Maritza Rosas, Ana Maya, Juan David Valencia, Danny

Bravo, Sebastián Castro, Elizabeth Paz, Federico Velásquez, Diego Imbachí, Robinson Lizcano, Karen Meneses, Cristian Velarde, Jennifer Gutiérrez, Ivón Bolaños, Luis Vera, Zaida Collazos, Dilberney Solarte, Angélica Salazar, Vianny Plaza, Lizzie Cerón y Alfaro Asprilla.

Muchas gracias a mi mamá, a mi abuela y a mi papá por ser la imagen del amor y la paciencia; me han dado una buena vida y oportunidades para elegir. De igual forma agradezco al profesor Sergio Solari por todo su apoyo para el desarrollo de este trabajo, por la confianza dada y por su amabilidad y a la profesora María del Pilar Rivas por su acompañamiento.

Igualmente al Grupo de Mastozoología de la Universidad de Antioquia por permitirme un espacio y darme la oportunidad de aprender, en especial a David Marín, a Camilo Andrés Calderón, a Víctor Martínez-Arias y a Danny Zurc por su colaboración y comentarios para enriquecer este trabajo.

Muchas gracias a los amigos que más quiero por su compañía no mediada por intereses: Brian Latorre, Cristian Vidal, Sebastián Castro, Valentina Basto, Lizzie Cerón y Doña Amparo. A Danny Bravo por ser un apoyo más grande de lo que él se imagina y a Jonathan Hincapié por su presencia en mi vida.

A mis compañeros de casa o mi familia en Medellín: María Mónica Quiroz, Kelly Rivera y especialmente a Jesús Antonio Cogollo por convertirse en uno de mis mejores amigos, apareciendo de la nada.

Gracias a todos los que sabían del trabajo y preguntaron constantemente por él casi en forma de acoso, en especial Camilo López, Juan David Corrales y Diego Martínez. Finalmente a todos los que eventualmente puedan sentirse interesados en revisar, criticar y comentar este trabajo. Como todo producto intelectual no sería nada sino existe un efecto sobre quien lo lea, ya sea bueno o malo.

INTRODUCCIÓN

Anteriormente el género de murciélagos nectarívoros *Anoura* Gray 1838 correspondía a dos géneros: *Anoura* para los de mayor tamaño y sin cola y *Lonchoglossa* (Peters, 1868) para los de menor tamaño con cola (Sanborn, 1933, 1936; Husson, 1962). Con la posterior inclusión de *Lonchoglossa* como sinónimo del género *Anoura* (Cabrera, 1955; Tamsitt y Valdivieso, 1966) y la descripción de nuevas especies, el género está representado por 10 especies para Suramérica y 9 para Colombia: *Anoura aequatoris* (Lönnerberg, 1921) *A. cadenai* Mantilla-Meluk y Baker, 2006, *A. carishina* Mantilla-Meluk y Baker, 2010, *A. caudifer* (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1818), *A. cultrata* Handley, 1960, *A. fistulata* Muchhala *et al.*, 2005, *A. geoffroyi* Gray, 1838, *A. latidens* Handley, 1984 y *A. luismanueli* Molinari, 1994 (Alberico *et al.*, 2000; Mantilla-Meluk *et al.*, 2009).

A pesar de estos cambios taxonómicos, la identificación preliminar de las especies en colecciones y en campo se basa en las características utilizadas por Sanborn (1933; 1936); de este modo se tienen los “grandes” y los “pequeños” *Anoura*, lo que puede deberse a la segregación ecológica y a la influencia del tamaño en los cambios evolutivos de las especies del género (Muchhala y Jarrín-V, 2002)

Dentro de los pequeños, *A. caudifer* presenta una amplia distribución para Colombia y una alta representatividad en las colecciones (Jarrín-V y Kunz, 2008); su variación morfométrica y morfológica ha sido abordada en varios trabajos, e incluso nuevas especies fueron descritas a partir de estos estudios (Tamsitt y Valdivieso, 1966; Taddei, 1975; Mantilla-Meluk y Baker, 2006).

Como resultado, el contenido de *A. caudifer* se ha restringido para hacerla monotípica, *A. cadenai* fue descrita, *A. aequatoris* pasó a ser una especie válida y junto con *A. luismanueli* se confirmó su presencia en el país (Mantilla-Meluk y Baker, 2006). Sin embargo, no existen explicaciones para la alta variabilidad

morfológica y morfométrica dentro de este grupo de especies para Colombia, porque los análisis morfométricos pueden verse influidos por el origen geográfico de la muestra, o evidenciar tendencias clinales y funcionan mejor para algunos caracteres que para otros, en especial aquellos donde no hay superposición (Nargosen y Tamsitt, 1981; Molinari, 1994).

Jarrín-V y Kunz (2008) consideraron ambiguos los caracteres morfológicos utilizados para separar especies y sugirieron una cuantificación para una delimitación más precisa de la variabilidad. Además de la necesidad de integrar líneas de evidencia y perspectivas alternativas, estudiar la diversificación geográfica de las especies asociadas a *A. caudifer* con herramientas morfológicas y morfométricas, aportaría al esclarecimiento de la diferenciación entre especies y así actualizar la información geográfica disponible para la misma.

Con los argumentos señalados y teniendo en cuenta que hasta ahora los estudios son incapaces de explicar en términos claros la variabilidad, traslape y límites entre especies en *Anoura*, se presenta este trabajo con el fin de contribuir con datos morfológicos que permitan su uso como caracteres de agrupamiento o separación y aportar al conocimiento de las variaciones intra e interespecíficas de individuos pertenecientes a lo que puede denominarse como el complejo de especies *Anoura caudifer* (*A. aequatoris*, *A. caudifer*, *A. luismanueli*, y *A. cadenai*) en Colombia.

1. OBJETIVOS

1.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la variación morfológica y morfométrica entre las especies asociadas al complejo de especies *Anoura caudifer* en Colombia, para proveer nuevos criterios de identificación.

1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Analizar la variabilidad morfológica inter- e intra-específica de las especies pequeñas del género *Anoura*, asociadas a *Anoura caudifer*.

Establecer diferencias entre las características morfométricas de las especies pequeñas de *Anoura* en Colombia.

Determinar los límites de distribución geográfica en Colombia para el material identificado como *A. caudifer*.

2. JUSTIFICACIÓN

Anoura caudifer es una especie principalmente nectarívora (Sázima, 1999; Muchhala y Jarrín-V, 2002), lo que implica la importancia ecológica en procesos de polinización de plantas en bosques nublados del Neotrópico y más específicamente aquellos ubicados en las cordilleras occidental, central y oriental de Colombia y que son considerados como ecosistemas amenazados (Muchhala y Jarrín-V, 2002; Mantilla-Meluk y Baker, 2006; Jarrín-V y Kunz, 2008)

A través de los resultados obtenidos por Mantilla-Meluk y Baker (2006) se confirmó la presencia de *A. luismanueli* y *A. aequatoris* en Colombia, y por ende la disminución del área de distribución de *A. caudifer* y su potencial simpatría con otras especies. Sin embargo, el número de muestras (n= 33) es pequeño, no se evalúan posibles gradientes de variación para los caracteres morfológicos utilizados y deja abierta la duda para las medidas morfométricas debido al solapamiento en la mayoría de medidas. Por ello, se hacen necesarias más y mejores evaluaciones del rango de variación de estas especies para minimizar el riesgo de establecer o delimitar ciertas taxones de forma subjetiva e interpretaciones inadecuadas (Jarrín-V y Kunz, 2008). Los esfuerzos por esclarecer las preguntas que se ciernen en torno a la identificación y distinción de *A. caudifer* de otras entidades similares, casi siempre están relacionadas con el origen geográfico de la muestra (Tamsitt y Valdivieso, 1966; Molinari, 1994). Por ello, este trabajo tiene la intención de aportar información sobre la variación morfológica y morfométrica de los especímenes anotados como *A. caudifer* y aquellos reidentificados después del trabajo de Mantilla-Meluk y Baker (2006) como *A. luismanueli*, *A. aequatoris* y *A. cadenai* con el fin de encontrar si existe alguna relación de agrupamiento o diferenciación con las localidades geográficas en donde se registraron y contribuir con una mayor cantidad de datos a la resolución de los problemas taxonómicos relacionados con este complejo.

3. MARCO TEÓRICO

Anoura caudifer se conoció inicialmente por Geoffroy (1818), bajo el nombre de *Glossophaga caudifer* como un animal con membrana interfemoral corta y con cola y sin descripción del cráneo y cuya localidad tipo corresponde a Río de Janeiro, Brasil (Figura 1). Posteriormente, Lönnberg (1921) describió y midió un espécimen procedente de Ilambo, Gualea, en Ecuador, al cual denominó como subespecie de lo que conocía como *Lonchoglossa wiedi* (un sinónimo de *A. caudifer*) y que después sería *A. caudifer aequatoris*. En trabajos posteriores Sanborn (1933, 1938, 1941) amplió la distribución de *A. caudifer* para Colombia y Venezuela y de *A. c. aequatoris* para Perú.

En Colombia, los primeros reportes de la especie incluían los departamentos de Cundinamarca, Santander, Norte de Santander y Cauca (Sanborn, 1938; Sanborn, 1941). Más adelante, Hershkovitz (1949) amplió la distribución de *A. caudifer* a la región Caribe colombiana (departamento del Magdalena) y “provisionalmente” concluyó que las muestras del norte de Colombia pertenecerían a *A. c. caudifer*.

A pesar de las descripciones detalladas de *A. caudifer* por Sanborn (1938) y Hershkovitz (1949), ningún análisis exhaustivo de las relaciones taxonómicas y de distribución y los patrones ecológicos en Colombia se había llevado a cabo (Mantilla-Meluk y Baker, 2006).

Tamsitt y Valdivieso (1966) revisaron especímenes provenientes de Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, con el propósito de evidenciar si existía alguna diferenciación geográfica entre *A. c. caudifer* y *A. c. aequatoris*, mediante un acercamiento morfológico tradicional (medidas y caracteres discretos). Concluyeron que el tamaño no era una variable informativa para la separación de los grupos geográficos, mientras que la coloración mostró cierta agrupación. Estos autores consideraron a *A. caudifer* como monotípica por la dificultad de distinguir subespecies dentro del rango en Sudamérica, ya que en sus análisis las muestras

de los Andes de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela no fueron significativamente diferentes de los de la cuenca amazónica de Brasil, Perú y Ecuador. De esta manera y de acuerdo con Cabrera (1958), incluyeron el nombre de *A. wiedii* (W. Peters, 1869) en la sinonimia de *A. caudifer*, pero difirieron de él y Sanborn (1938) sobre la ocurrencia de *A. c. aequatoris* en Ecuador y Perú.

Las conclusiones de Tamsitt y Valdivieso (1966) deben ser revisadas debido a los tamaños pequeños de muestra, el limitado muestreo geográfico y la falta de pruebas estadísticas para evaluar la variación sexual (Mantilla-Meluk y Baker, 2006). Además, en el momento en que estos análisis se publicaron, individuos de menor tamaño que podrían corresponder a *A. luismanueli* o especies desconocidas no habían sido identificados y se incluyeron dentro de *A. caudifer* (Molinari, 1994; Mantilla-Meluk y Baker, 2006), dando lugar a una gama más amplia de variación morfométrica.

Por lo anterior, Husson (1962) y Williams y Genoways (1980) tuvieron dificultad para en distinguir *A. caudifer* en Surinam. Comparando con los trabajos anteriores para Suramérica evidencian la necesidad de incluir mayor material y argumentos definitivos sobre la variabilidad de la especie para Surinam. Para Brasil, mediante un acercamiento morfométrico, Taddei (1975) encontró que los individuos de *A. caudifer* de Sao Paulo, no existe variación significativa entre las medidas externas entre sexos, pero sí en tres medidas cráneo-dentales.

Reportes posteriores de la especie en Suramérica, tampoco encontraron diferencias al compararlos con especímenes amazónicos (Albuja, 1983; Reis, 1984) ni con registros provenientes de áreas cercanas a la localidad tipo de *A. caudifer*.

En 1994, Molinari describió una nueva especie *A. luismanueli*, cuya localidad tipo es Mérida, Venezuela, muy similar a *A. caudifer* pero un poco más pequeña

morfométricamente, con una franja de pelos a lo largo de todo el borde del uropatagio y con cola (Molinari, 1994). Además, se señala que la comparación de las medidas de valor diagnóstico de *A. luismanueli* depende del origen geográfico de las muestras de *A. caudifer*.

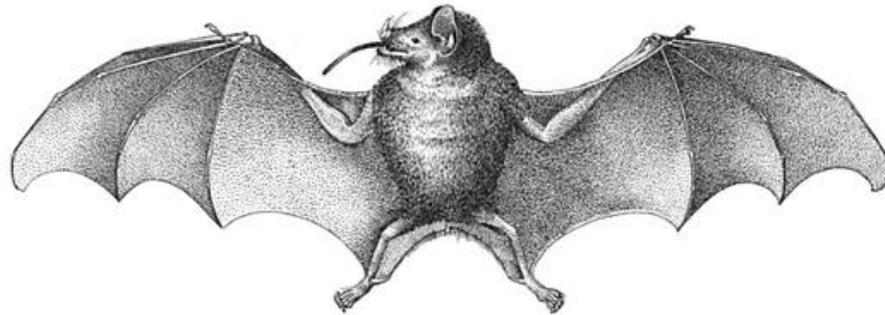


Fig. 26. *Anoura caudifer caudifer* (E. Geoffroy), after E. Geoffroy, 1818.

Figura 1. Ilustración de *Anoura caudifer* (*Glossophaga caudifer*) añadida a la descripción original de Geoffroy (1818)

Simmons y Voss (1998), capturan un individuo de *A. caudifer* en bosque primario de la Guyana Francesa, y lo comparan con *A. luismanueli*. A pesar del sobrelape morfométrico entre las dos especies, de la comparación con los especímenes de *A. caudifer* de Surinam previamente medidos y caracterizados (Husson, 1962; Williams y Genoways, 1982) se concluye que estos especímenes son formas variables de *A. caudifer*.

Para Colombia, el trabajo de Mantilla-Meluk y Baker (2006) no sólo reconoce la presencia de *A. aequatoris* en el país, sino que la elevan a nivel de especie sobre la base de diferencias morfométricas entre individuos provenientes de Colombia, así como una membrana interfemorales bien cubierta de pelo. Estos individuos delimitan un rango geográfico en el sur de Colombia (Huila, Nariño y Valle del Cauca), que se extendería a Ecuador y Perú, y reducen la distribución de *A.*

caudifer en Colombia al norte de las cordilleras central y occidental. Adicionalmente se realiza la descripción de una nueva especie, *A. cadenai*, del municipio de Calima, Valle del Cauca y cuya distribución se extendería a la vertiente occidental de la cordillera occidental.

De forma complementaria a este trabajo, Mantilla–Meluk *et al.* (2009) amplían la distribución de *A. aequatoris* en el país hasta el departamento de Antioquia y realizan comparaciones morfométricas y cualitativas con el fin de distinguirla de *A. luismantueli*. La presencia de esta última especie fue reportada por Pérez-Torres *et al.* (2007) en el catálogo del Museo Javeriano (Bogotá) para los departamentos de Cundinamarca y Valle del Cauca.

Aunque dicha determinación es probablemente correcta, autores como Griffith y Gardner (2008) no han seguido esta recomendación porque en este momento es difícil de diagnosticar adecuadamente el taxón, y todo el complejo en la actualidad conocido como *A. caudifer* está en la necesidad de revisión (Jarrín-V y Kunz, 2008). Otros incluyen estas especies en sus listas realizando comentarios sobre la necesidad de revisar el estado taxonómico de la misma con el fin de reidentificar y determinar los límites de distribución y su estado de conservación (Tirira, 2007; Rodríguez-Posada *et al.*, 2010; Tirira, 2012).

Autores como Jarrín-V y Kunz (2008) cuestionaron el trabajo realizado por Mantilla-Meluk y Baker (2006), realizando una reevaluación de la metodología basada en caracteres morfológicos y empleada para la reciente clasificación, que muestra como la variabilidad en *Anoura* y los límites de las especies pertenecientes a este género no se han podido explicar de manera clara. Por lo que hacen un llamado a diferentes líneas biológicas, como la genética, etología y biogeografía, para mejorar la interpretación y valoración de los análisis morfológicos.

Con la ampliación de rangos de distribución de especies (*A. aequatoris* y *A. luismantueli*), reidentificación de especímenes presentes en las colecciones y la descripción de una nueva especie (*A. cadenai*), el problema para algunos ya se encuentra resuelto; pero para otros la confusión que se genera al intentar identificar *A. caudifer* respecto a las otras especies asociadas hace que el debate esté aún abierto.

Esto se refleja en trabajos como el realizado por Rodríguez-Posada (2010), en el cual se amplía el gradiente de distribución de *Anoura aequatoris* hacia el norte de la Cordillera Central, y se sugiere su presencia en otras localidades más septentrionales de las cordilleras Central y Oriental. De esta forma, se concluye que debido a que las relaciones y los límites entre estas taxa no son claros y definitivos, se hace necesario realizar una revisión exhaustiva, utilizando conjuntos de caracteres morfológicos adicionales y análisis moleculares, incluyendo series de especímenes de todo el gradiente de distribución de *A. caudifer*, no sólo en Colombia.

3.1. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LAS ESPECIES ASOCIADAS A *Anoura caudifer*

3.1.1. Características Generales

Las especies asociadas a *A. caudifer*, son relativamente pequeñas con un largo total entre 47 y 70 mm, antebrazo entre 34 y 39 mm y masa entre 8.5 a 13.0 g (Mantilla-Meluk *et al.*, 2009; Oprea *et al.*, 2009). Tienen el hocico alargado y cubierto con numerosas vibrisas y con una lengua larga y protractil. La hoja nasal tiene forma de punta de lanza y es continua con el labio superior que es más corto que el labio inferior; éste último tiene una hendidura profunda medial rodeada de papilas. Las orejas son cortas, separadas y redondeadas, con un trago corto y sin ondulaciones y sin antitrigo (Molinari, 1994; Muchhala *et al.* 2005; Oprea *et al.*, 2009; Smith, 2012).

El pelaje es denso y se extiende a lo largo de los lados ventral y dorsal, sobre una parte del plagiopatagio, propatagio, y una mitad del antebrazo y con las membranas café oscuras a negro, pero con las extremidades inferiores escasamente peludas (Barquez *et al.*, 1999). La coloración del pelaje ventralmente es más opaca que dorsalmente y en medio de las escápulas es más claro. El pelo posee bases claras y puntas oscuras, y esta proporción en el pelo determina qué tan claro u oscuro es un individuo (Mantilla-Meluk *et al.*, 2009).

A pesar de las descripciones de color, se limitará a decir que puede variar de café oscuro a negro, debido a que no existe un acuerdo frente a la separación por coloración; algunos autores utilizan cartillas de color para describir especies (Molinari, 1994; Muchhala *et al.*, 2005; Mantilla-Meluk *et al.*, 2009) y otros consideran que la alta variabilidad para este carácter no permite considerarlo informativo (Jarrín-V y Kunz, 2008) a no ser que se evalúe con otros parámetros como geográficos, altitudinales, estado de los especímenes, etc.

El uropatagio es conspicuo con forma semicircular y con pelo esparcido incluyendo la tibia; tiene una banda de pelo en el borde, con más pelos hacia el centro y escasos hacia el calcar (Figura 2).

La descripción original de Geoffroy (1818) indica la presencia de una cola corta, poco osificada e incluida dentro del uropatagio, pero en algunos trabajos muestran que puede estar ausente (Simmons and Voss, 1998; Williams y Genoways, 1980). Sin embargo, hay que considerar que para esa fecha dos especies asociadas a *A. caudifer* no habían sido descritas aún: *A. luismanteli* con cola y *A. cadenai* sin cola; algunos sugieren que la presencia y el largo de la cola parece variar considerablemente, por lo cual no se podría considerar un carácter estable para establecer límites entre taxa (Tamsitt y Valdivieso, 1966; Jarrín-V y Kunz, 2008).



Figura 2. Especímenes de *A. caudifer* con características externas variables (MHNUCa0672, 0678, 0679, 0060, 0044, 0282, 0059)

3.1.2. Características Cráneo-Mandibulares

Poseen un cráneo con un hocico proyectado pero más corto que la longitud de la caja craneana. La caja craneana es redondeada a nivel de los huesos temporales, pero ligeramente aplanada en los parietales. El hocico se angosta detrás del primer molar y se ensancha en los caninos. La premaxila es angosta y puede o no tener el foramen incisivo más anterior perforándola.

Generalmente tienen un arco zigomático completamente osificado (adultos) o incompleto (juveniles). No tienen cresta sagital, pero si tienen cresta lambdaidea ligeramente conspicua, que en algunos casos puede estar más o menos proyectada hacia la parte distal del cráneo. El paladar no posee depresiones

(excepto *A. luismanueli*) en pares y se proyecta posteriormente en una espina delgada de longitud variable. En la línea media de la fosa mesopterigoidea posee una quilla levantada y proyectada hacia las cavidades basisfenoides, que a su vez son poco profundas y redondeadas. Las bulas auditivas son pequeñas (Barquez *et al.*, 1999; Gardner, 2008; Oprea *et al.*, 2009).

La mandíbula es más larga que el hocico y con una proyección mentoniana aplanada lateralmente, notable pero relativamente corta comparada con *A. fistulata* (Muchhala *et al.*, 2005); el cóndilo articular es casi tan alto como el proceso coronoides y la línea inferior del mandíbula presenta una saliente amplia debajo del proceso coronoides (Figura 3).



Figura 3. Cráneo y mandíbula de *A. caudifer* (MHNUCa0280)

3.1.3. Características Dentales

Todos los murciélagos del género *Anoura* tienen 32 dientes permanentes y su fórmula dental es $i2/0, c1/1, p3/3, m3/3$ (Phillips, 1971; Gardner, 2007; Oprea *et al.*, 2009). La descripción dental hecha para el género por Phillips (1971), se realiza con especímenes pertenecientes a *A. geoffroyi*, en los cuales reportó variación en formas y dimensiones, sin embargo no existen descripciones detalladas de la dentición de *A. caudifer* ni de las especies asociadas.

De manera general, en *A. caudifer* y especies asociadas la línea dental superior (Figura 4) posee cuatro incisivos, divididos en dos pares y separados por un espacio medial; los incisivos centrales son más pequeños que los laterales. Los caninos son ligeramente cóncavos y poseen un cíngulo posterior más pronunciado que el cíngulo anterior, que puede o no presentar un surco longitudinal en la cara anterior de los mismos y es variable dentro del género (Phillips, 1971; Gardner, 2007; Jarrín-V y Kunz, 2008). Gardner (2007) sugiere dimorfismo sexual para el largo de los caninos.

Tienen tres premolares pequeños (siendo P2 el más pequeño y P4 el más grande), comprimidos y separados entre sí que poseen una cúspide central más alta que las cúspides anterior y posterior. El P4 puede o no estar proyectado postero-lingualmente y algunas veces está en contacto con el primer molar.

M1 y M2 tienen forma cuadrangular y el M3 presenta una forma triangular. En M1 y M2 el elemento anterior del ectolofio es casi del mismo tamaño que el elemento posterior, con la paracrista alargada y en forma de cresta, razón por la cual el paracono es la cúspide más elevada y dirigida hacia la parte labial y en conjunto están más elevadas que el valle en V descrito por Phillips (1971) para *A. geoffroyi* (Figura 5).

En M3 el elemento anterior del ectolofio está muy desarrollado en comparación al elemento posterior, en el cual no hay metaestilo ni metacrista y el mesoestilo es bajo y no tan prominente como en M1 y en M2. Los tres molares tienen una base hipoconal baja ligeramente proyectada postero-lingualmente y con un protocono notable.

Por otro lado, la línea dental inferior carece de incisivos y presenta un espacio medial entre los caninos, posiblemente como adaptación a hábitos nectarívoros (Freeman, 1995; Carstens *et al.*, 2002). Los caninos son recurvados y con un único cíngulo postero-lingual (Phillips, 1971)

Los premolares son comprimidos y con un cono principal más alto que los cíngulos anterior y posterior; el p1 es más bajo que los otros y se encuentra separado del canino por un espacio mínimo, además son ligeramente recurvados labialmente y es el más variable en forma. El p3 se encuentra separados del p4 (el espacio varía con la edad del individuo) y son similares en forma y tamaño.

Los tres molares están en contacto. El m1 y el m2 son esencialmente del mismo tamaño mientras que el m3 más pequeño. Son rectangulares en una línea oclusal y son similares morfológicamente, con el metacónido y el protocónido como cúspides más altas (Koopman, 1994; Phillips, 1971).

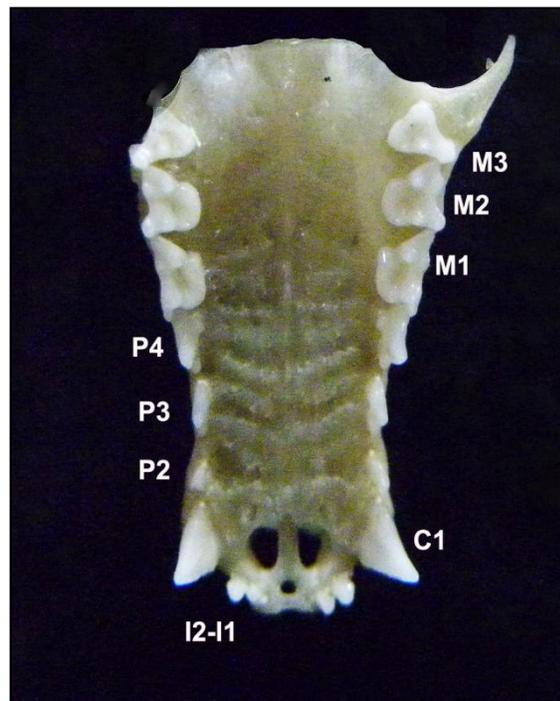


Figura 4. Hilera dental superior de *A. caudifer* (ICN6604). I2-I1: Incisivos, C1: Canino, P (2, 3, 4): Premolares, M (1, 2, 3): Molares

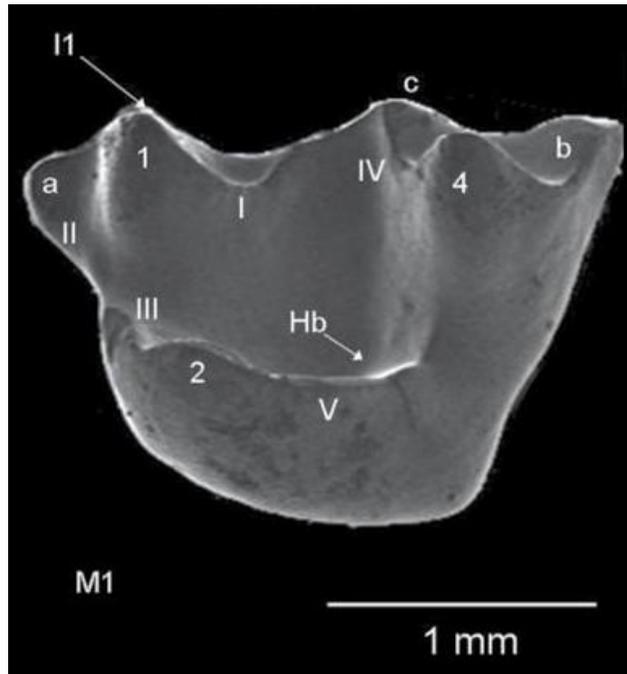


Figura 5. Primer molar superior (M1) en vista lingual del complejo *A. caudifer*. De acuerdo a la nomenclatura de Phillips (1971) y Hershkovitz (1977): Paracono (1); Protocono (2); Metacono (4); Paraestilo (a); metaestilo (b); Protocónulo (c); Precentrocrista (I); Paracrista (I1); Preprotocrista (III); Postcentrocrista (IV); Postprotocrista (entocrista) (V); Base hipoconal (Hb). Modificado de Mantilla-Meluk y Baker (2010)

3.2. ESPECIES ASOCIADAS A *Anoura caudifer* EN COLOMBIA

Con los resultados Mantilla-Meluk y Baker (2006) y Mantilla-Meluk *et al.* (2009), se evidencia la necesidad de generar mayor cantidad de datos que soporten las hipótesis propuestas en estos trabajos, debido a la superposición que puede existir en algunos caracteres morfológicos por su naturaleza dudosa (Jarrín-V y Kunz, 2008).

En primer lugar, *A. aequatoris* se diferenciaría de *A. caudifer* por poseer una membrana interfemoral densamente peluda y un borde cubierto con un flequillo densamente peludo con pelos más largos y abundantes (Lönnerberg, 1921), carecer

de cola y tener una coloración general más oscura (Mantilla-Meluk *et al.*, 2006) comparado con los otros taxa; sin embargo no hay detalles craneales ni dentales en los cuales se muestren diferencias en estos aspectos.

En segundo lugar, *A. luismanueli* representa la especie más pequeña dentro del género (Mantilla-Meluk y Baker, 2006) y por ende para Colombia; externamente posee cola, tiene extremidades inferiores más peludas y membrana interfemoral moderadamente peluda dorsalmente y densamente peluda en la región media de la superficie ventral comparada con *A. caudifer* (Molinari, 1994; Mantilla-Meluk y Baker, 2006). También difiere de ésta última en varios caracteres cráneo-mandibulares como la longitud del hocico, las convexidades en pares en el paladar y el borde inferior de la rama mandibular relativamente recto; con caracteres dentales como la ausencia del cíngulo postero-lingual en P4 y la línea recta y casi paralela que forman los bordes linguales formada por los bordes linguales de los premolares y molares superiores (Molinari, 1994).

En tercer lugar, *A. aequatoris* se distinguiría morfológicamente de *A. luismanueli* por tener una mayor densidad y longitud de pelos en el uropatagio y por caracteres relacionados con la coloración del pelaje y la forma de imbricación de las escamas en el pelo.

Por último, *A. cadenai* es la especie más grande de las asociadas a *A. caudifer*; con una membrana interfemoral más corta, escasamente peluda y sin cola. Como diferencias generales posee una caja craneana más robusta, menos estrecho detrás de los caninos superiores y los caninos con un surco longitudinal profundo en su cara anterior (Mantilla-Meluk y Baker, 2006), que se encontraría en todas las especies de *Anoura* (Phillips, 1971; Gardner, 2007).

Muchas de los caracteres utilizados para diferenciar las especies relacionadas con *A. caudifer*, son dudosos para la diagnosis, ya que la variación morfológica ha sido poco estudiada y los límites entre las especies no son claros. Como

consecuencia directa, persisten las dudas sobre la distribución (limitada o amplia según el caso) de *A. caudifer* y las otras especies, al igual que los factores que influyen en tal distribución. La actualización realizada por Mantilla-Meluk *et al.* (2009) muestra la distribución potencial de las especies asociadas a *A. caudifer* (Figura 6).

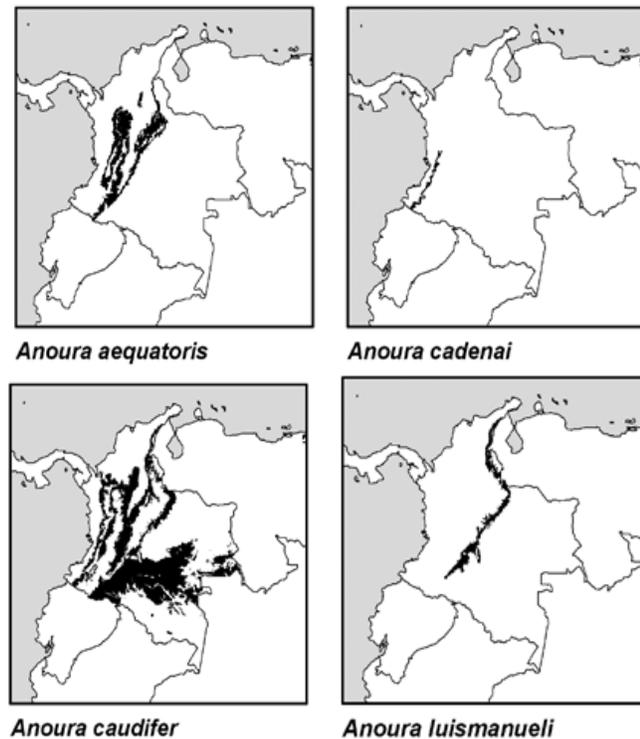


Figura 6. Distribución potencial de *A. aequatoris*, *A. cadenai*, *A. caudifer* y *A. luismanueli* para Colombia. Modificado de Mantilla-Meluk *et al.*, 2009.

3.3. NOMBRES ASOCIADOS A *Anoura caudifer*

Anoura caudifer (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1818)

El libro “*Mammals of South America Vol. 1* (Gardner A. 2007)” lo nombra como: “Murciélago pequeño sin cola” **Lesser Tailless Bat**.

Sinonimias

Tomadas de *Mammals of South America Vol. 1* (Gardner A. 2007)

Glossophaga caudifer É. Geoffroy St.-Hilaire, 1818a:418, pl. 17; localidad tipo “Rio de Janeiro,” Rio de Janeiro, Brasil.

Glossophaga ecaudata É. Geoffroy St.-Hilaire, 1818a:418, pl. 18; localidad tipo desconocida.

Lonchoglossa caudifera: W. Peters, 1868b:364; combinación de nombre y deletreo incorrecto de *Glossophaga caudifer* É. Geoffroy St.-Hilaire.

Anoura caudifera: Cabrera, 1958:74; primer uso de la combinación del nombre y deletreo incorrecto de *Glossophaga caudifer* É. Geoffroy St.-Hilaire.

Anoura (Lonchoglossa) caudifer. Tamsitt y Valdivieso, 1966b:230; combinación del nombre.

***Anoura aequatoris* (Lönnerberg, 1921)**

El libro “*Mamíferos del Ecuador. Guía de campo* (Tirira, 2007)” lo nombra como: “Murciélago longirostro ecuatoriano”.

Sinonimias

Lonchoglossa wiedi aequatoris: Lönnerberg, 1921:65; localidad tipo “Ilambo” (= Illambo), near Gualea, Pichincha, Ecuador.

Lonchoglossa caudifera aequatoris: Sanborn, 1933:27; combinación de nombre y deletreo incorrecto de *Glossophaga caudifer* É. Geoffroy St.-Hilaire.

Anoura caudifer aequatoris: Tamsitt y Valdivieso, 1966b:230; combinación del nombre para la subespecie.

Anoura aequatoris: Mantilla-Meluk y Baker, 2006; elevación taxonómica a nivel de especie. Gardner (2008) no sigue la recomendación por la dificultad de distinguir el taxón.

***Anoura luismanueli* (Molinari, 1994)**

El libro “*Mammals of South America Vol. 1* (Gardner A. 2007)” lo nombra como: “Murciélago sin cola de Molinari” ***Molinari’s Tailless Bat***.

Anoura luismanueli Molinari, 1994:76; localidad tipo “Cueva del Salado, 4 km E Bailadores, Estado Mérida, Venezuela

***Anoura cadenai* (Mantilla-Meluk y Baker, 2006)**

El libro “*Mammals of South America Vol. 1* (Gardner A. 2007)” lo nombra como Murciélago sin cola de Cadena. ***Cadena’s Tailless Bat***

Anoura caudifera M. E. Thomas, 1972:102; ortografía incorrecta de *Glossophaga caudifer* E. Geoffroy St.-Hilaire, 1818a.

Anoura cadenai Mantilla-Meluk and Baker, 2006:11; localidad tipo “entre los municipios de Calima y Restrepo cerca a Rio Bravo”, Valle del Cauca, Colombia.

4. METODOLOGÍA

4.1. ESPECÍMENES EXAMINADOS

Se revisaron un total de 158 especímenes depositados en diferentes colecciones del país (Anexo A) accediendo de forma directa a los mismos: Colección Universidad de Antioquia, Medellín (CTUA/MUA); Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (ICN); Instituto Alexander von Humboldt, Villa de Leyva (IAvH); Museo de Ciencias Naturales de la Salle ITM, Medellín (CSJ-m); Colección Zoológica Universidad del Tolima, Ibagué (CZUT); Museo de Historia Natural Universidad de Caldas, Manizales (MHNUCa); Museo de Historia Natural Universidad del Cauca, Popayán (MHNUC).

4.1.1. Edad de los especímenes

Aunque se revisaron la mayor cantidad de individuos disponibles por departamentos, sólo se tuvieron en cuenta especímenes adultos pertenecientes a la clase adulto III, IV y V (Pacheco y Patterson, 1992), para disminuir sesgos al momento de los análisis estadísticos.

- Adulto clase III: Especímenes con osificación completa de suturas y regiones craneales. Sin desgaste dental notable.
- Adulto clase IV: Especímenes como adulto clase III pero con un grado evidente de desgaste dental principalmente en premolares y molares superiores.
- Adulto clase V: Especímenes con alto grado de desgaste dental en los dientes superiores e inferiores, incluyendo caninos y premolares.

4.1.2. Identificación de Especímenes

Se utilizaron características externas del uropatagio y forma general del cráneo para distinguir las especies. *A. caudifer* se distinguió por un uropatagio con pocos pelos (sin incluir el borde), un hocico largo y delgado, con el rostro ligeramente

comprimido detrás del primer premolar superior. Los especímenes designados como *A. luismanueli* son pequeños, con uropatagio medianamente peludo y con una línea medial ventral del mismo, el hocico generalmente corto, cuadrangular anteriormente y robusto, con el rostro fuertemente comprimido detrás del P2. Los especímenes designados como *A. aequatoris* son pequeños y con un uropatagio densamente peludo; sin embargo cranealmente no existe ningún carácter craneal que lo diferencie de *A. caudifer* o de *A. luismanueli*, por esta razón pocos especímenes fueron asignados a este taxón. El individuo señalado como *A. cadenai* posee una caja craneana más cuadrangular en vista ventral y con el maxilar notablemente ensanchado a nivel del tercer molar superior.

4.1.3. Series de Especímenes y Localidades

Los especímenes provienen de las tres cordilleras y sus vertientes; sin embargo, las localidades no se distribuyen uniformemente sino que se concentran en algunas áreas más que en otras. Con el fin de evaluar variación geográfica intra-específica, las localidades se agruparon inicialmente las que pertenecen a la misma ecoregión, siguiendo la propuesta de Olson *et al.* (2001) (Tabla 1 y Figura 7) y posteriormente por la ubicación por cordillera, vertiente y cercanía con otras localidades (Tabla 2 y Figura 8).

Estas delimitaciones sólo se realizaron para *A. caudifer* y *A. luismanueli* ya que el número de especímenes para las otras especies es muy pequeño.

Tabla 1. Unidades geográficas para *A. luismanueli* delimitadas por su ubicación en el relieve colombiano (Olson *et al.*, 2001).

Grupo	Cordillera	Ubicación
1	Central - Sur	Parte sur-oriental de la cordillera central cerca punto de unión de las dos cordilleras
2	Sur - Oriental	Parte sur-occidental de la cordillera oriental cerca punto de unión de las dos cordilleras

3	Central - Centro	Parte centro-occidente de la cordillera central
4	Oriental - Centro	Parte centra-occidental de la cordillera oriental
5	Oriental - Norte	Parte nor-occidental de la cordillera oriental

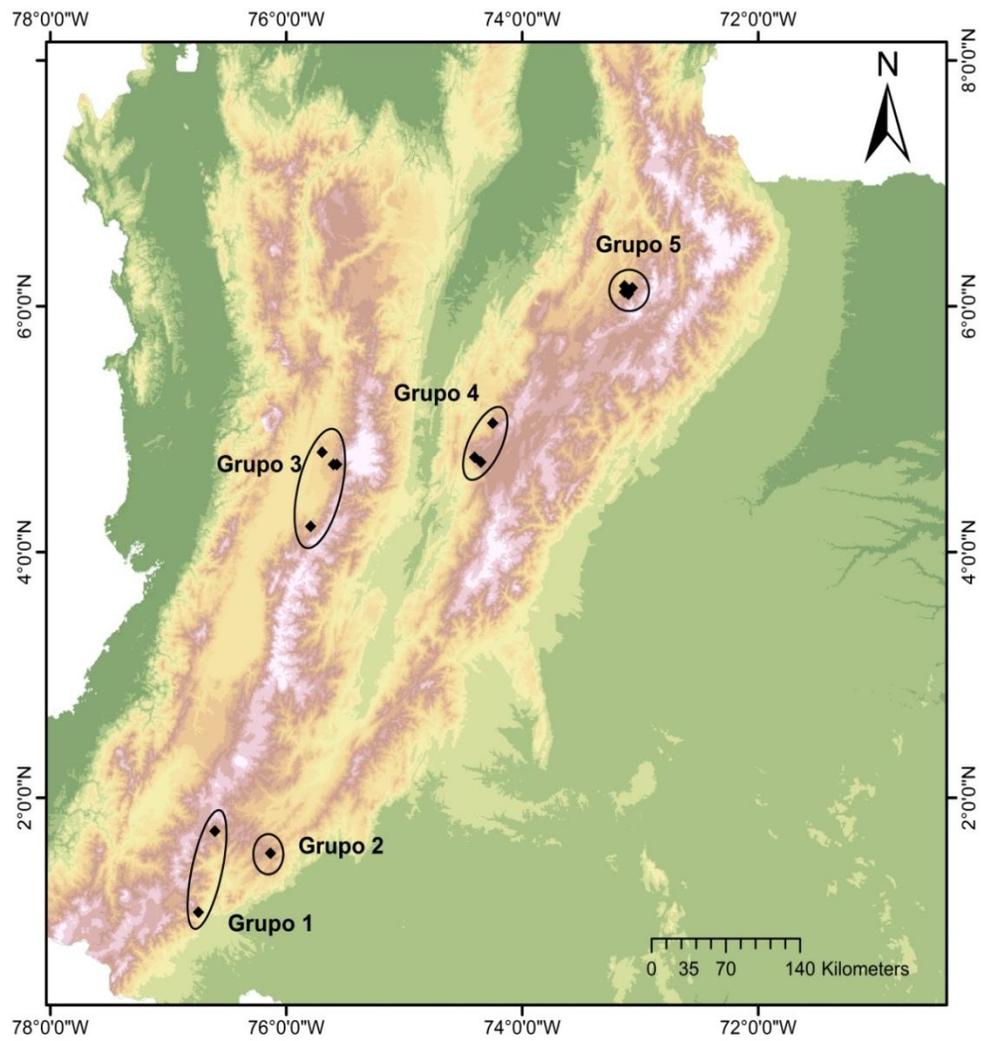


Figura 7. Ubicación de los grupos geográficos para *A. luismanueli*. ArcMap v.10.1

Tabla 2. Unidades geográficas *para A. caudifer* delimitadas por su ubicación en el relieve colombiano (Olson *et al.*, 2001).

Grupo	Cordillera	Ubicación
1	Occidental - Sur	Parte sur-occidental de la cordillera occidental
2	Central - Sur	Parte sur-oriental de la cordillera central
3	Occidental – Centro	Parte central de la cordillera occidental
4	Central – Centro	Parte centro-occidental de la cordillera central
5	Central – Norte (1)	Parte nor-oriental de la cordillera central
6	Central – Norte (2)	Parte nor-occidental de la cordillera central
7	Central – Norte (3)	Parte alta nor-oriental de la cordillera central
8	Intercordillerano - Centro	Parte norte del valle intercordillerano central – oriental
9	Oriental – Centro	Parte centro-occidental de la cordillera oriental
10	Oriental - Norte	Parte nor-occidental de la cordillera oriental

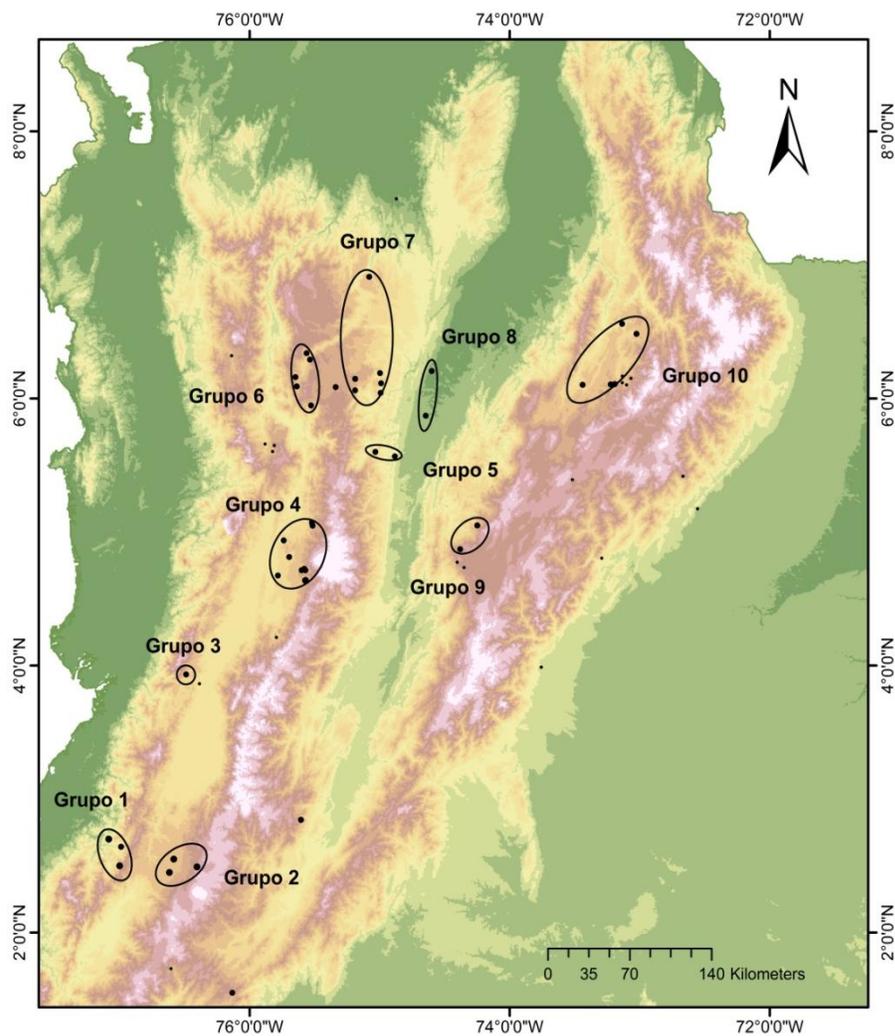


Figura 8. Ubicación de los grupos geográficos para *A. caudifer*. ArcMap v.10.1

4.2. CARACTERES CUALITATIVOS

Se evaluó un total de 33 caracteres morfológicos cualitativos del cuerpo, craneales, mandibulares y dentales. Tales caracteres se basaron en las descripciones de especímenes de los *Anoura* pequeños asociados a *Anoura caudifer* (Molinari, 1994; Muchhala *et al.*, 2005; Mantilla-Meluk y Baker, 2006) y además, se evaluó su frecuencia en las unidades geográficas delimitadas.

Para evaluar la relación entre los caracteres discretos y la identificación de las pequeñas especies de *Anoura*, se realizó un análisis de frecuencias de acuerdo a las variaciones observadas de determinado carácter. El análisis se realizó para los caracteres discretos comúnmente utilizados y para los propuestos con las descripciones.

4.2.1. Características Externas

Se evaluaron un total de 6 características externas con sus respectivos estados (Tabla 3).

Tabla 3. Lista de caracteres externos junto con los estados evaluados para cada espécimen.

CARÁCTER	ESTADOS
Presencia de la cola	a. Ausente b. Presente
Forma del uropatagio	a. Semicircular o en U b. En V amplia
Borde del uropatagio	a. Escasamente peludo a desnudo b. Medianamente peludo (algunos pelos largos) c. Peludo
Parte dorsal del uropatagio	a. Pelos esparcidos sin acumularse en alguna parte b. Más peludo hacia la tibia y casi desnudo hacia la parte media del uropatagio c. Más peludo hacia la parte media del uropatagio y casi desnudo hacia la tibia
Parte ventral del uropatagio	a. Pelos esparcidos sin acumularse en alguna parte b. Más peludo hacia la tibia y casi desnudo hacia la parte media del uropatagio c. Más peludo hacia la parte media del uropatagio y casi desnudo hacia la tibia (con o sin línea medial de pelos)

Continuación de la Tabla 3.

Pelos en la tibia en vista dorsal	a. Casi desnudo b. Medianamente peludo c. Densamente peludo
-----------------------------------	---

4.2.2. Caracteres Craneales y Mandibulares

Se evaluaron un total de 17 características cráneo-mandibulares (Tabla 4)

Tabla 4. Lista de caracteres cráneo-mandibulares junto con los estados evaluados para cada espécimen.

CARÁCTER	ESTADO
Arco zigomático	a. Presente b. Ausente
Borde de la maxila a nivel del C1 en vista ventral	a. Ligeramente ensanchado b. Ensanchado
Posición de los incisivos en la premaxila	a. Curvados b. En línea recta
Borde de la maxila respecto al borde más anterior del M3 en vista ventral	a. En línea con el borde más anterior del M3 b. No está en línea con el borde más anterior del M3
Constricción postorbital	a. Perceptible sin puntas b. Perceptible con puntas
Cavidades basisfenoides	a. Poco profundas c. Profundas
Cresta lambdoidal	a. Ligeramente conspicua b. Conspicua (con borde más amplio)
Foramen incisivo más anterior	a. Cerrado detrás de los incisivos b. Abierto entre los incisivos

Continuación de la Tabla 4.

Rostro en vista oclusal detrás del canino	a. Constreñido (Angosto) b. Inflado (Robusto)
Parte postero-lateral del paladar en vista ventral	a. Con proyecciones en punta b. Sin proyecciones (liso)
Hueso frontal con respecto al rostro en vista lateral	a. Levantado y redondeado b. Suavemente levantado y aplanado
Ancho del mastoideo con respecto al ancho de la caja craneana	a. Más ancha b. Menos ancha
Ancho de la constricción postorbital respecto al ancho del maxilar en los C1	a. Más ancho b. Menos ancho
Muesca infracondilar en vista lateral	a. Poco profunda b. Profunda
Proceso coronoide respecto al articular	a. Amplio b. Corto
Proyección anterior del mentón	a. Ligeramente proyectada b. Ampliamente proyectada
Borde inferior de la rama mandibular	a. Proyectado continuamente b. Proyectado con muesca

4.2.3. Caracteres Dentales

Se evaluaron un total de 10 características dentales (Tabla 5)

Tabla 5. Lista de caracteres dentales junto con los estados evaluados para cada espécimen

DESCRIPCIÓN	ESTADO
Surco en la cara anterior de los caninos superiores	a. Ausente b. Presente y corto c. Presente y largo
Cíngulo posterior de los caninos superiores	a. Sin cúspide b. Con cúspide
Tercer premolar superior	a. Compacto b. Proyectado únicamente en dirección lingual c. Proyectado en dirección lingual y labial
Cíngulo del tercer premolar superior	a. Ausente b. Presente con reborde c. Presente con cúspide accesoria
Paracono del primer molar superior	a. Dirigido hacia la parte lingual del molar b. Hacia la parte central
Borde de la base hipoconal del primer molar superior	a. Proyectado b. No proyectado
Paraestilo del primer molar superior respecto a la cúspide posterior del tercer premolar	a. Externo a la cúspide del P4 b. Cubriendo una parte del P4 c. En línea con el P4
Precentrocrista del primer molar superior	a. Acompañado de una base notable b. Sin una base notable
Paraestilo en vista latero-ventral	a. Amplio b. Corto
Forma del paraestilo en vista latero-ventral	a. Continua con la paracrista y sin cúspide conspicua b. Discontinua con la paracrista y con cúspide conspicua

4.3. CARACTERES CUANTITATIVOS

Se midió 158 especímenes adultos y se tomó las medidas registradas en la etiqueta, que sólo se pueden tomar con el espécimen en fresco; el resto de medidas fueron tomadas con un calibrador digital Mitutoyo de resolución 0,01 mm. En total fueron 6 medidas externas y 24 medidas cráneo-dentales.

La forma de tomar las medidas morfométricas se realizó siguiendo las especificaciones descritas en el trabajo de Molinari (1994) y para otras que no fueron incluidas en ese trabajo siguiendo a Nagorsen y Tamsitt (1981). Estas medidas fueron retomadas de otros autores como Sanborn (1933, 1938, 1941) Hershkovitz (1949), Tamsitt and Valdivieso (1966), Taddei (1975), y utilizados en trabajos más recientemente por Muchhala *et al.* (2005) y Mantilla-Meluk y Baker (2006)

4.3.1. Medidas Externas

LC: Longitud de la cola

AB: Longitud del antebrazo

MCIV: Longitud del cuarto metacarpal

LPDIV: Longitud del cuarto falangeal

MCV: Longitud del quinto metacarpal

LPDV: Longitud del quinto falangeal

4.3.2. Medidas Cráneo-Dentales (Figura 9)

1. Longitud mayor del cráneo (LMC): Distancia de la cara anterior de la premaxila al punto más posterior del cráneo, incluyendo incisivos.
2. Altura del cráneo (ALC): Distancia mínima del punto más alto de la caja craneana, a la línea recta conectando la superficie ventral del hueso palatino y el punto medio ventral del foramen magnum.

3. Longitud del paladar sin espina (LP): Distancia del borde anterior de la premaxila al borde posterior del palatal lateral a la proyección postero-medial.
4. Ancho del rostro: distancia mínima a través de la maxila
5. Ancho de la constricción postorbital (APO): Mínima distancia interorbital a través de los frontales.
6. Ancho zigomático (AnZ): máxima distancia a través del margen externo de los arcos zigomáticos.
7. Ancho del cráneo (AnC): máxima distancia a través de los parietales
8. Ancho mastoidal (AMT): máxima distancia del proceso mastoides.
9. Largo cóndilo-basal (LCB): Distancia de la cara anterior de la premaxila a los cóndilos occipitales
10. Longitud de la mandíbula (LMAN): Distancia del cóndilo mandibular al extremo anterior de la rama mandibular.
11. Altura del rama mandibular (ARMAN): Distancia entre los bordes superiores e inferiores de la rama mandibular medido inmediatamente detrás del tercer molar inferior
12. Altura de proceso coronoide de la mandíbula (ACO): Distancia mínima del punto más alto del proceso coronoide, a la proyección en línea recta, del borde más inferior de la parte anterior y posterior de la rama mandibular.
13. Longitud de fila de dientes mandibulares (LHMAN): Distancia desde el canino al tercer molar mandibular
14. Longitud de fila de dientes maxilares (LHMAX): Distancia desde el canino al tercer molar maxilar
15. Distancia de la parte más anterior del foramen magnum y la parte más posterior de los huesos premaxilares excluyendo incisivos (Dist.sinIncis.).
16. Distancia canino-canino (C-C): Máxima distancia entre los bordes labiales del alveolo de los caninos superiores.
17. Distancia canino-canino (c-c): Máxima distancia entre los bordes labiales del alveolo de los caninos inferiores.

18. Mínimo ancho canino (Mínimo C-C): Mínimo ancho entre caninos mandibulares
19. Ancho entre los molares superiores (M3-M3): Máxima distancia entre los bordes labiales del alveolo del tercer molar superior.
20. Longitud del primer premolar superior (Long P2): Largo del premolar superior medido en vista en oclusal
21. Longitud del primer premolar inferior (Long p2): Largo del primer premolar mandibular medido en vista oclusal
22. Altura mínima de canino c (Long c1): Altura mínima entre los caninos mandibulares
23. Altura mínima de canino C (Long C1): Altura mínima entre los caninos maxilares

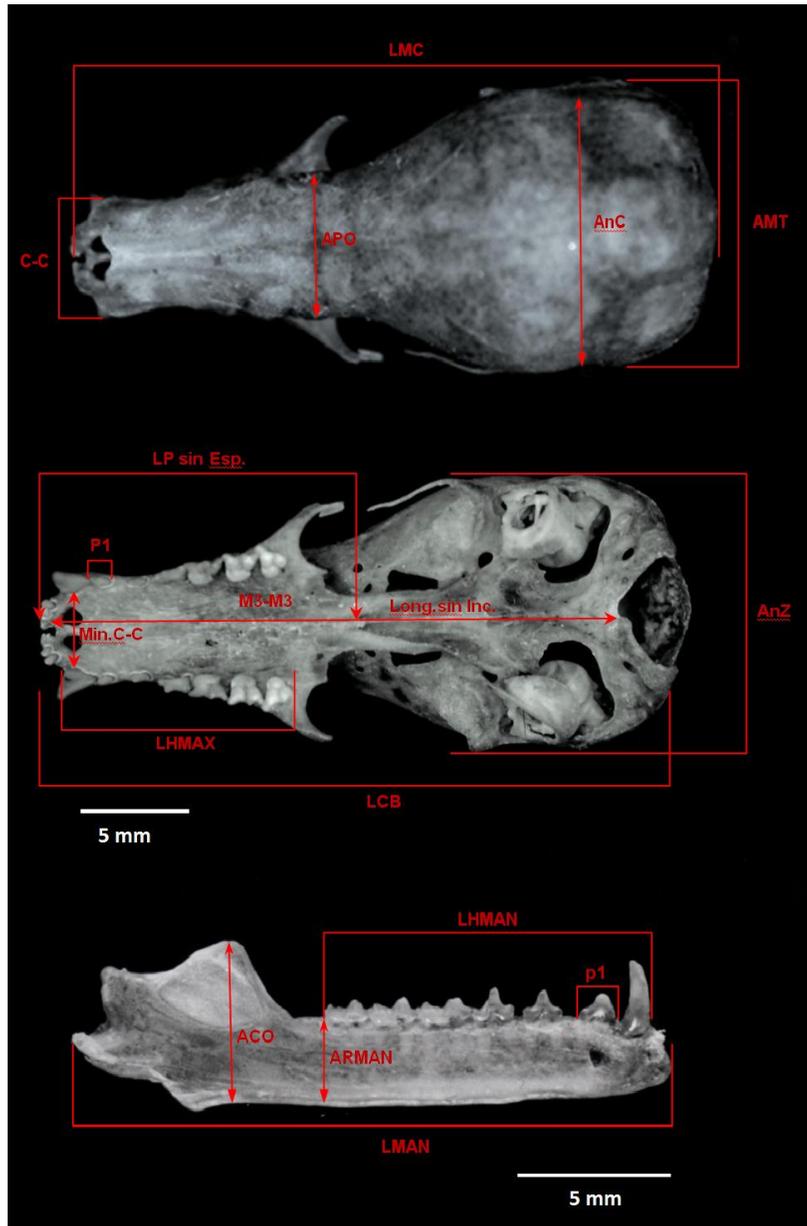


Figura 9. Esquema de las medidas cráneo-dentales tomadas a los especímenes adultos revisados.

4.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS DATOS

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS v. 20.0, para cada uno de las especies identificadas y para las agrupaciones geográficas delimitadas. Para cada variable se calculó la media y la desviación estándar, posteriormente las mismas variables se sometieron a pruebas de normalidad (test de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas con el test de Levene, con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. Todas las variables se transformaron a logaritmo base 10 y sin reemplazo de datos perdidos.

Para evaluar si existe diferencia de tamaño entre machos y hembras para cada especie se llevó a cabo un análisis multivariado de varianza (MANOVA de un factor y sexo) con las medidas craneales y externas, debido a que esta prueba evalúa la varianza de cada variable y en conjunto (Willig *et al.*, 1986; Mantilla-Meluk y Baker, 2010).

Adicionalmente, se utilizó el análisis de componentes principales (ACP) como un método exploratorio para evidenciar las principales tendencias de variación entre especies con la extracción de los tres primeros componentes (CP1, CP2 y CP3) y se calculó la correlación entre las variables y cada componente (Velazco y Solari, 2004). Como prueba estadística específica se utilizó un análisis multivariado de varianza (MANOVA) para evaluar variación en las medidas de acuerdo a especies, siguiendo las recomendaciones de Willig *et al.* (1986). Para evaluar tendencias de agrupación geográfica en las especies con mayor número de registros se realizó un segundo análisis de componentes principales (ACP).

En cada unidad geográfica se evaluaron los caracteres morfológicos propuestos y su frecuencia dentro de los mismos, con el fin de identificar cuáles son informativos y cuáles pudieran presentar variaciones dentro y entre poblaciones (Velazco y Solari, 2004).

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los 158 especímenes observados fueron identificados de acuerdo con las características externas y craneales más comúnmente utilizadas en las descripciones de las especies y posteriormente se realizaron los análisis morfométricos y comparaciones morfológicas.

Tres especímenes sin cráneo y dudas en la identificación se dejaron como *Anoura* sp., y se excluyeron de los análisis estadísticos, junto con los categorizados como juveniles (4), por lo que sólo se incluyeron 151 especímenes en los análisis morfométricos y en las descripciones (Tabla 6, Figura 10).

De los análisis se excluyeron las variables MCIII, MCIV, MCV, LPDIII, LPDIV y LPDV por tener casi la mitad de datos perdidos.

De algunos análisis se excluyó el individuo de *A. cadenai*, para el que se requeriría observar una mayor cantidad de individuos para evaluar posible variación en los caracteres.

Tabla 6. Número de individuos por especies incluidos en los análisis morfométricos y morfológicos del trabajo

Sexo	<i>A. aequatoris</i>	<i>A. cadenai</i>	<i>A. caudifer</i>	<i>A. luismanueli</i>
Hembra	3	1	47	19
Macho	4	-	60	14
Sin dato	-	-	3	-
Total	7	1	110	33

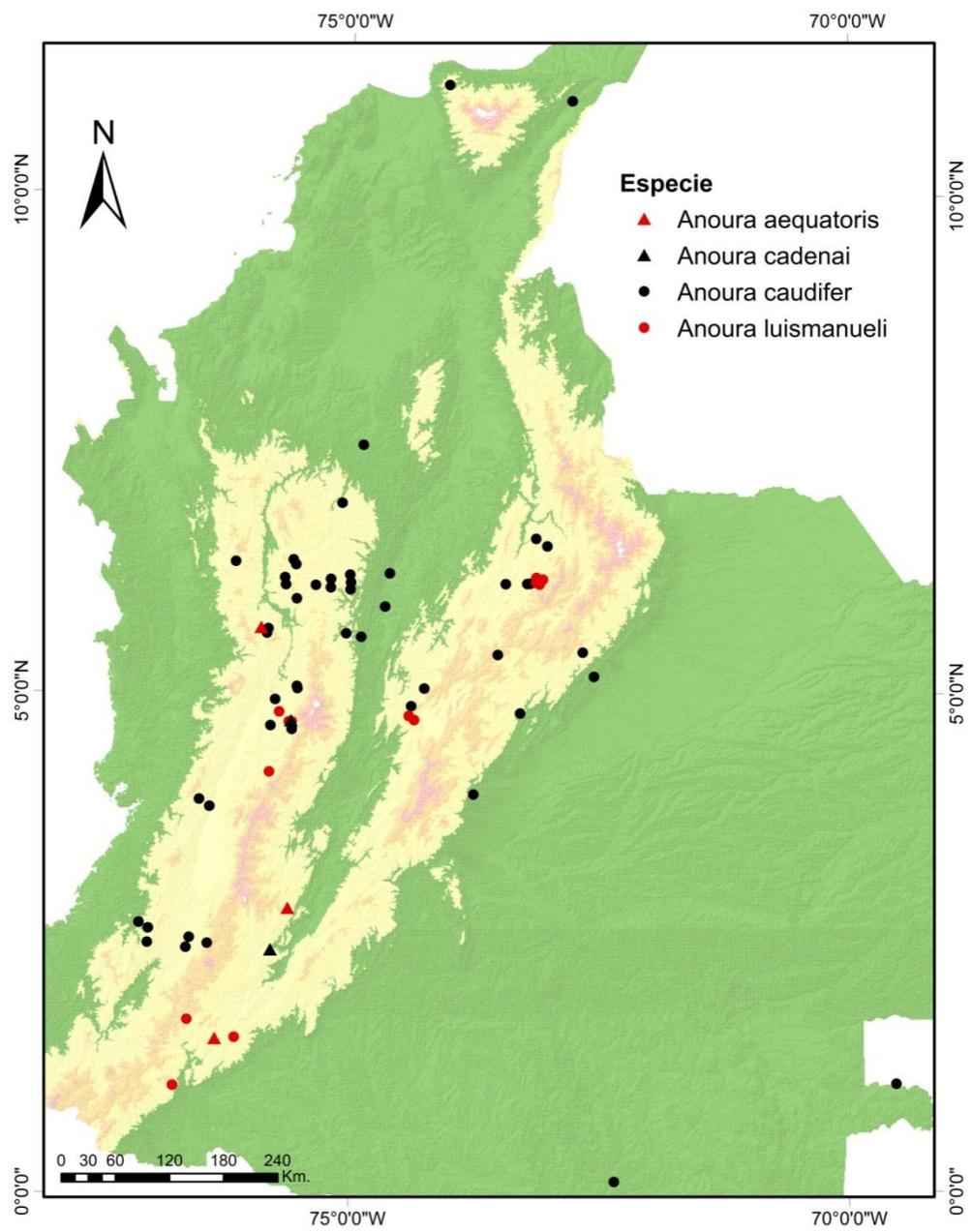


Figura 10. Localidades de especímenes revisados para *A. caudifer*, *A. aequatoris*, *A. cadenai* y *A. luismanueli*. ArcMap v.10.1

5.1. ANÁLISIS MULTIVARIADO PARA *A. caudifer* Y ESPECIES ASOCIADAS

5.1.1. DIMORFISMO SEXUAL SECUNDARIO

Con el fin de evaluar dimorfismo sexual secundario para cada una de las especies identificadas, se procedió a realizar un análisis multivariado o MANOVA, sin reemplazo de datos perdidos; cuando se hallaron diferencias, se realizaron pruebas univariadas para detectar las variables en las cual existe diferencia.

Para *A. aequatoris* y para *A. luismanueli* no existen diferencias significativas entre medias de las medidas externas y cráneo-dentales para machos y hembras.

Para el caso de *A. caudifer*, el MANOVA reveló diferencia estadísticamente significativa para el conjunto de datos basada en $F_{(24,43)} = 2,703$; $p < ,005$; Lambda de Wilks= 0,399 confirmando dimorfismo sexual secundario para 5 medidas dentales y mandibulares (Tabla 7 y Anexo 1).

Tabla 7. Resultados de ANOVA para las variables con diferencia significativa entre machos y hembras de *A. caudifer* (Lambda de Wilks<,05). Ver Anexo 1

Variable	Hembras	Machos	Significancia
ARMAN	1,73 ± 0,196	1,93 ± 0,22	0,000
ACO	3,69 ± 0,355	3,97 ± 0,36	0,000
C-C	4,21 ± 0,231	4,35 ± 0,27	0,012
Mínimo C-C	2,92 ± 0,195	3,04 ± 0,23	0,009
Long. C1	1,95 ± 0,143	2,11 ± 0,18	0,000

Aunque estudios anteriores han hecho aproximaciones al estudio de la variabilidad intra-específica en *A. caudifer* (Tamsitt y Valdivieso, 1996; Rodríguez-Posada, 2010), existen muy pocos trabajos en los cuales se haya evaluado dimorfismo sexual secundario en las especies asociadas a *A. caudifer*.

Previamente, Taddei (1975) reportó dimorfismo sexual en especímenes brasileros, para el ancho craneal, el ancho zigomático y el ancho mastoidal, siendo los machos más grandes que las hembras (n=80). Morfológicamente no existe ningún carácter discreto, reportado u observado, que permita diferenciar los sexos; sin embargo los caninos superiores de los machos tienden a ser un poco más “robustos” y “largos” que los caninos de las hembras, como mencionó Gardner (2007).

En este caso las medidas en las cuales se halló diferencia significativa, sugieren que los machos tienen caninos más largos y mayor distancia entre los mismos y la mandíbula más alta. Aunque en las medidas del antebrazo y craneales los machos son más grandes que las hembras, tal diferenciación no es significativa, por lo cual no existe segregación por tamaño entre sexos.

Sin embargo, las medidas son absolutas y no fueron estandarizadas respecto al tamaño del cráneo y estructuras asociadas, por lo que una aproximación que incluya la relación de tamaño en la caracterización y cuantificación de las características de los caninos en *Anoura* permitiría verificar si esa posible diferenciación es útil y en caso tal si se aplicaría a la especie *A. caudifer* o a otras especies dentro del género.

5.1.2. DISTINCIÓN MORFOMÉTRICA DE LAS ESPECIES ASOCIADAS a *A. caudifer*

Debido al dimorfismo sexual secundario para *A. caudifer*, el ACP exploratorio se realizó con los macho y hembras de *A. caudifer* por separado, junto con los especímenes de *A. aequatoris* y *A. luismanueli*. Adicionalmente, y de manera confirmatoria de estas diferencias, se llevó a cabo un análisis multivariado MANOVA entre las mismas, considerando como factores a “especie” y “sexo”.

Preliminarmente, el tamaño ha permitido el reconocimiento de especies, como “antebrazos más grandes” o “cráneos con una forma más larga” dentro del género *Anoura* (por ejemplo, la comparación de Lönnberg (1921) de la longitud del antebrazo, del cuarto y del quinto metacarpal entre *A. caudifer* y *A. aequatoris*) y que complementan el conocimiento morfológico sobre las mismas.

La comparación de estadísticos descriptivos como los mínimos y máximos de cada medida (Anexo 1), muestra que los rangos más amplios de variación en las longitudes corresponde a *A. caudifer* y exhibe la tendencia de *A. caudifer* de ser de mayor tamaño comparado con *A. aequatoris* y *A. luismanueli*.

El ACP mostró 66,3% de la variación total para la extracción de los tres primeros componentes (CP1: 52,6%; CP2: 8,6%; CP: 5,1%). Para el CP1 las variables con mayores aportes son la longitud de la mandíbula, la longitud cóndilo-basal, la longitud mayor del cráneo y la longitud del paladar. Para CP2 y CP3 las variables con mayor aporte son la longitud del canino inferior y el ancho a través del M3 (Tabla 8).

La confrontación de los dos primeros componentes (CP1 y CP2), muestran que en el espacio morfométrico las especies no se diferencian sino que se superponen, en parte debido al mayor rango de valores abarcados por los machos de *A. caudifer* para todas las medidas. Los machos tienden a separarse de las hembras respecto al CP2, con los machos hacia la parte positiva y las hembras hacia la negativa y con superposición entre los dos sexos. La comparación de CP2 y CP3 tampoco contribuye a diferenciar agrupaciones.

A. aequatoris y *A. luismanueli* se ubican hacia la parte negativa del CP2, superponiéndose con los especímenes pequeños de *A. caudifer* (machos y hembras); la primera especie se encuentra completamente contenida en el espacio ocupado de *A. caudifer* tanto machos como hembras y *A. luismanueli*

tiene los especímenes más pequeños de todo el conjunto de datos ubicados en la parte negativa del CP1 (Figura 11).

Tabla 8. Aporte de cada medida a los tres componentes principales para *A. aequatoris*, *A. caudifer* (machos y hembras) y *A. luismanueli*.

Variable	CP1	CP2	CP3
AB	,730	-,325	-,008
LMC	,924	-,309	-,046
ALC	,528	-,003	-,271
LP	,901	-,263	-,018
AR	,385	,277	-,045
APO	,648	-,079	-,444
ANZ	,827	,189	,077
ANC	,717	-,358	-,135
AMT	,866	,173	-,028
LCB	,932	-,298	-,023
LMAN	,936	-,247	-,020
ARMAN	,765	,412	-,040
ACO	,702	,511	-,108
LHMAN	,863	-,276	,092
LHMAX	,888	-,193	-,002
Dist.sin Incis.	,578	-,229	,165
C-C	,851	,284	,022
c-c	,809	,218	-,045
Mínimo C-C	,649	,122	,180
M3-M3	,229	,097	,727
P2	,422	,042	,513
p2	,608	-,100	,197
Long. C1	,648	,548	-,033
Long. c1	,364	,557	-,095

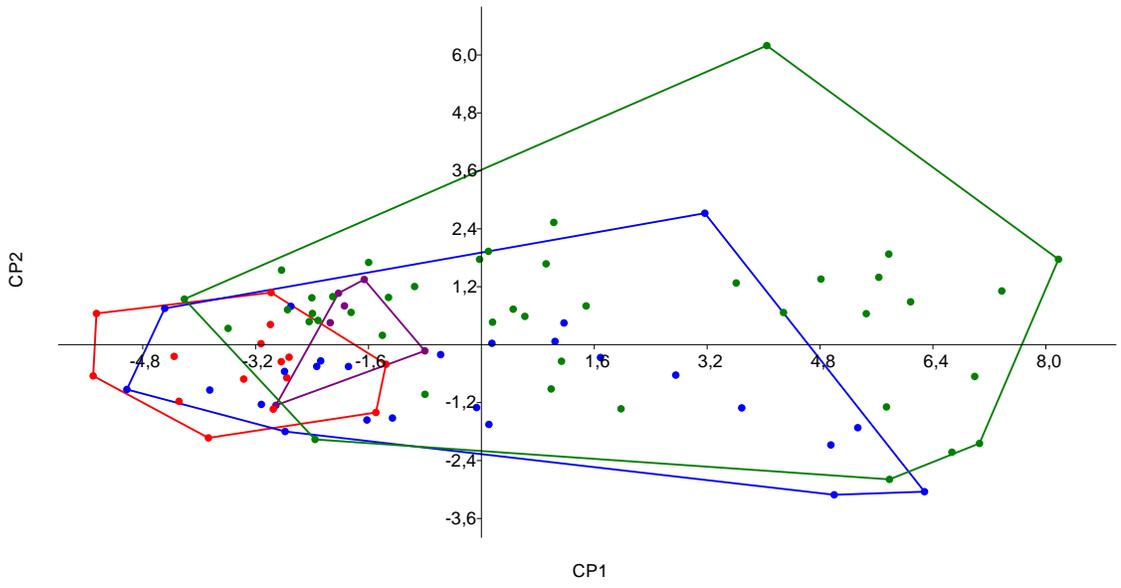


Figura 11. Comparación de CP1 vs. CP2 para *A. aequatoris* (Violeta), *A. luismanueli* (Rojo), *A. caudifer* hembra (Azul), *A. caudifer* macho (Verde)

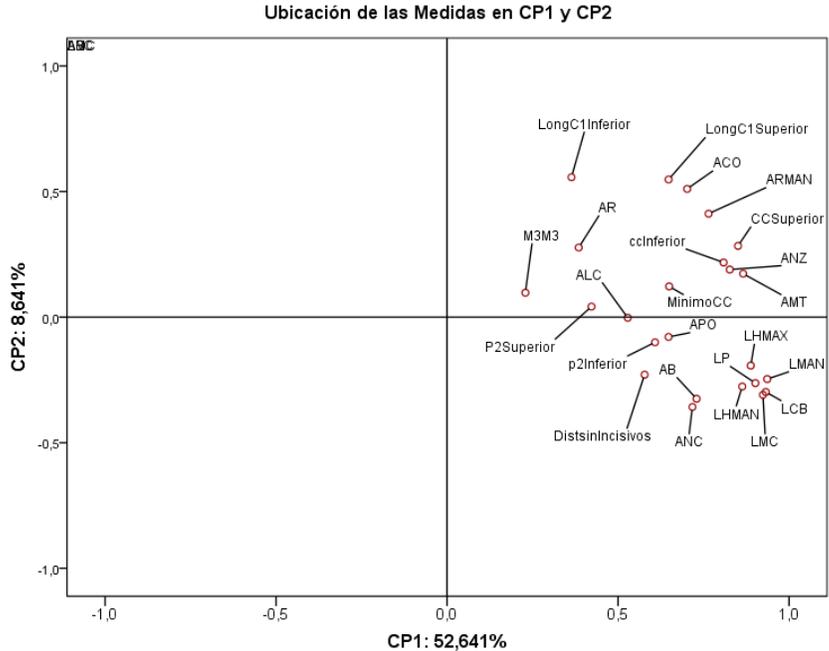


Figura 12. Ubicación de las medidas sobre CP1 y CP2, para *A. caudifer*, *A. aequatoris* y *A. luismanueli*.

Los resultados del ACP muestran poca resolución y alta correlación entre las variables que es positiva respecto al CP1 indicando que cuando un individuo toma valores altos en una característica, también los obtiene en las otras (Figura 12).

Por otro lado, los análisis confirmativos con MANOVA, mostraron diferencia significativa para las medidas del antebrazo y 23 medidas cráneo-dentales entre las tres especies basada en $F_{(72, 186,142)} = 1,913$; $p < ,0005$; Lambda de Wilks = 0,191. Las pruebas univariadas revelaron diferencias significativas para 14 medidas (Tabla 9) de las 18 incluidas en el análisis.

Tabla 9. Resultados de ANOVA entre especies cuyas variables presentan diferencia estadísticamente significativa (Lambda de Wilks $p < 0,05$). Las variables se presentan con media y desviación estándar.

Variable	<i>A. aequatoris</i>	<i>A. luismanueli</i>	<i>A. caudifer</i> ♀	<i>A. caudifer</i> ♂	Sig.
LMC	21,51 ± 0,22	21,58 ± 0,71	22,22 ± 1,04	22,29 ± 1,15	,004
ALC	6,86 ± 0,18	6,83 ± 0,22	6,94 ± 0,20	6,95 ± 0,167	,000
LP	10,71 ± 0,44	10,54 ± 0,33	11,36 ± 0,89	11,26 ± 0,99	,004
AR	4,07 ± 0,58	3,52 ± 0,23	3,62 ± 0,28	3,73 ± 0,39	,007
APO	4,49 ± 0,16	4,51 ± 0,18	4,54 ± 0,21	4,62 ± 0,22	,005
ANZ	8,86 ± 0,15	8,99 ± 0,316	9,18 ± 0,40	9,36 ± 0,48	,000
ANC	8,68 ± 0,24	8,74 ± 0,25	8,81 ± 0,25	8,88 ± 0,24	,015
AMT	8,65 ± 0,62	8,87 ± 0,33	8,98 ± 0,31	9,11 ± 0,34	,002
LCB	20,90 ± 0,28	20,84 ± 0,79	21,60 ± 1,13	21,63 ± 1,19	,003
LMAN	15,31 ± 0,34	15,52 ± 0,54	16,12 ± 1,01	16,14 ± 1,09	,002
ARMAN	1,69 ± 0,09	1,72 ± 0,14	1,73 ± 0,19	1,92 ± 0,22	,000
ACO	3,62 ± 0,17	3,57 ± 0,30	3,69 ± 0,35	3,96 ± 0,35	,000
LHMAN	7,88 ± 0,21	7,89 ± 0,42	8,34 ± 0,53	8,34 ± 0,54	,000
LHMAX	7,99 ± 0,18	7,94 ± 0,20	8,42 ± 0,53	8,38 ± 0,55	,000

Posteriormente se procedió a realizar un análisis Post hoc con la prueba de Tukey, con el fin detectar diferencias significativas al contrastar una especie con las otras para cada variable y de forma más detallada (Tabla 10).

A. aequatoris es de menor tamaño que *A. caudifer*, pero sólo de forma significativa con los machos de *A. caudifer* para el ancho zigomático, la altura de la rama mandibular y la altura del proceso coronoides, pero no para el largo mayor del cráneo ni para la longitud del antebrazo como se ha sugerido.

Por otro lado, *A. aequatoris* es un poco más grande que *A. luismanueli* pero sólo significativamente para el ancho del rostro; Mantilla-Meluk *et al.* (2009) señalaron que a pesar del sobrelape en las medidas craneales, *A. aequatoris* es más grande que *A. luismanueli* para el ancho del rostro, el ancho postorbital y la longitud de la hilera dental superior. Saber si morfométricamente hay evidencia de la separación de *A. aequatoris* con las otras dos especies es difícil en este trabajo ya que las pruebas multivariadas se ven afectadas por el pequeño tamaño de muestra disponible.

La comparación de *A. caudifer* con *A. luismanueli* reveló una marcada separación, tanto con los machos como con las hembras; *A. caudifer* es en promedio de mayor tamaño que los individuos de *A. luismanueli*, siendo significativamente diferente para la mayoría de medidas.

Como consecuencia de la alta correlación positiva entre variables craneales y mandibulares, la longitud tanto de la hilera dental superior como de la inferior varían proporcionalmente con ellas; *A. luismanueli* y *A. aequatoris* tiene hileras dentales cortas porque los dientes en general son más pequeños y estrechos que aquellos individuos con hocicos más largos.

Molinari (1994) manifestó que medidas como el LCB, LP, LMAN, LHMAN y LHMAX son apropiadas para la diferenciación entre *A. luismanueli* y *A. caudifer* y se encuentran fuertemente relacionadas con las diferenciaciones cualitativas para algunas características del rostro. *A. luismanueli* tiene un rostro más corto y robusto por ende las longitudes relacionadas con el mismo son más cortas junto

con la mandíbula, pero opuesto a lo esperado, los machos de *A. caudifer* tienen una mayor amplitud del rostro también en las medidas relacionadas con esta característica.

Tabla 10. Resumen de las comparaciones para las variables estadísticamente diferentes entre especies junto con el valor de significancia (Prueba de Tukey, $p < 0,005$)

Comparación	<i>A. luismanueli</i>	<i>A. caudifer</i> macho
<i>A. aequatoris</i>	AR = 0,001	AnZ = 0,009 ARMAN = 0,012 ACO = 0,035
<i>A. caudifer</i> hembra	LMC = 0,09 ALC = 0,07 LP = 0,00 LCB = 0,002 LMAN = 0,009 LHMAN = 0,000 LHMAX = 0,000	ARMAN = 0,000 ACO = 0,002
<i>A. caudifer</i> macho	LMC = 0,02 ALC = 0,01 LP = 0,002 AR = 0,013 APO = 0,007 AnZ = 0,000 AnC = 0,005 AMT = 0,004 LCB = 0,001 LMAN = 0,002 ARMAN = 0,000 ACO = 0,000 LHMAN = 0,000 LHMAX = 0,000	-

La diferencia de longitud del cráneo y medidas asociadas, mostró que los datos no son normales y sugieren la existencia de más de una población en la muestra de *A. caudifer*. Por tal razón se decidió realizar MANOVA dejando sólo una variable relacionada con la longitud del cráneo como lo es la longitud de la hilera mandibular (LHMAN) y aquellas que cumplieran con los supuestos de las pruebas multivariadas. En total se incluyeron 12 medidas cráneo-dentales, para las cuales

MANOVA arrojó diferencia significativa de acuerdo con $F_{(36, 248,915)} = 2,247$; $p < ,0005$; Lambda de Wilks= 0,396 (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados de ANOVA entre especies cuyas variables presentan diferencia estadísticamente significativa (Lambda de Wilks $p < 0,05$). Las variables se presentan con media y desviación estándar.

Variable	<i>A. aequatoris</i>	<i>A. luismanueli</i>	<i>A. caudifer</i> ♀	<i>A. caudifer</i> ♂	Sig.
ALC	6,86 ± 0,18	6,83 ± 0,22	6,94 ± 0,20	6,95 ± 0,167	,034
APO	4,49 ± 0,16	4,51 ± 0,18	4,54 ± 0,21	4,62 ± 0,22	,039
ANZ	8,86 ± 0,15	8,99 ± 0,316	9,18 ± 0,40	9,36 ± 0,48	,000
AMT	8,65 ± 0,62	8,87 ± 0,33	8,98 ± 0,31	9,11 ± 0,34	,016
ARMAN	1,69 ± 0,09	1,72 ± 0,14	1,73 ± 0,19	1,92 ± 0,22	,000
ACO	3,62 ± 0,17	3,57 ± 0,30	3,69 ± 0,35	3,96 ± 0,35	,000
LHMAN	7,88 ± 0,21	7,89 ± 0,42	8,34 ± 0,53	8,34 ± 0,54	,000

Estos resultados son similares a los obtenidos con los análisis que incluyen todas las variables, porque muestran diferencia de tamaño entre las tres especies, confirmando la separación morfométrica de *A. caudifer* y de *A. luismanueli* y de *A. caudifer* y *A. aequatoris* por medidas mandibulares, pero no entre *A. aequatoris* y *A. luismanueli*.

Se recomienda evitar el uso de variables craneales que sean medida de una misma estructura. En este caso la LHMAN fue suficiente para mostrar que existe diferencia en la longitud total del cráneo por la relación directa con la longitud de otras estructuras y reveladas por la ubicación de las variables en el plano del ACP (Figura 12).

5.2.VARIACIÓN MORFOLÓGICA CRÁNEO-DENTAL EN *A. caudifer* Y ESPECIES ASOCIADAS

Para *A. caudifer* así como para *A. aequatoris* las características craneales y dentales permanecen poco estudiadas. A pesar de la separación del complejo *A.*

caudifer, el cambio taxonómico de *A. aequatoris* y la posterior comparación con *A. luismanueli* ningún estudio cráneo-dental detallado para Colombia de estas especies ha sido llevado a cabo a pesar de la alta representatividad en las colecciones zoológicas.

Aunque las medidas del individuo de *A. cadenai* se encuentran dentro del rango de *A. caudifer*. Mantilla-Meluk y Baker (2006) los diferencian por el mayor tamaño de este primero junto con otros caracteres, razón por la cual habría que examinar más especímenes.

En estas descripciones sólo se incluyeron *A. caudifer*, *A. aequatoris* (Figura 13) y *A. luismanueli* (Figura 14), ya que para *A. cadenai* sólo hay un individuo (Figura 15) y es imposible saber cómo se distribuyen estos caracteres en la población. La información craneal y dental para *A. caudifer* y las especies asociadas está disponible en las descripciones y trabajos similares a este, pero falta una mayor profundización en lo que respecta al conocimiento de la variación morfológica para estas especies. Por ello, es pertinente preguntarse: ¿Son estos caracteres y sus variaciones informativos taxonómicamente o geográficamente?

Comúnmente se utilizan algunas características morfológicas que facilitarían la diferenciación morfológica; sin embargo, la revisión de material reveló gran dificultad al momento de distinguir morfológicamente *A. caudifer* de las especies asociadas y se muestra cierto sobrelape para la mayoría de medidas tomadas, tanto en este estudio como en trabajos anteriores.

Se esperaría que los 33 caracteres morfológicos propuestos permitieran comparar y diferenciar los taxa, o que dieran información sobre variación morfológica de los mismos para fines descriptivos.



Figura 13. Parte de la serie de *A. aequatoris* (MHNUC01465, 01468, 01469 - Cauca)



Figura 14. Cráneo y mandíbula de *A. luismanueli* (MUJ0400 - Cundinamarca) en vista ventral.



Figura 15. Cráneo y Mandíbula de *A. cadenai* (MUJ1109 - Risaralda) en vista ventral.

- **Presencia de Cola**

Del total de individuos revisados, 55,9 % tenían cola, 38,5 % no la tenía y para el 5,6 % el dato estaba perdido. La presencia de la cola se registra con los datos de la etiqueta, puesto que en los especímenes secos este carácter se pierde; se sugiere el registro del mismo con los especímenes en fresco.

Para cada especie, los resultados mostraron que no existe una relación entre la presencia/ausencia de la cola y la especie identificada, ni siquiera para las series de individuos de una misma localidad; sin embargo para todas las especies (excepto *A. cadenai* con un solo individuo) es mayor la proporción de individuos con cola (Tabla 12).

Para evaluar estadísticamente si existe relación entre la presencia de la cola y la especie, se realizó una prueba de Chi cuadrado cuyo resultado no significativo confirma que la presencia de cola no depende de la especie a la cual pertenece.

Para los individuos con cola, un análisis de varianza simple, reveló que no hay diferencia significativa en la longitud absoluta de la cola entre especies basada en $F_{(2,66)}=0,754$; $p = 0,47 > 0,05$. Como resultado la presencia de la cola varía de forma individual y no es útil para identificar especies dentro del complejo *A. caudifer*; esta variación individual ya había sido reportada en descripciones de *A.*

caudifer (Oprea *et al.*, 2009) y *A. luismanueli* (Molinari, 1994) y deja el debate abierto para diferenciarlas de otras especies dentro del género.

Tabla 12. Porcentaje de individuos con cola y medida de la misma para *A. aequatoris*, *A. caudifer* y *A. luismanueli*. En orden se muestra la media, la desviación estándar, el rango mínimo y máximo y el número de individuos.

%	<i>A. aequatoris</i>	<i>A. caudifer</i>	<i>A. luismanueli</i>	Total	Sig.*
Sin dato	-	7,9%	-	5,6%	
Sin cola	37,5%	38,6%	36,4%	55,9%	
Con cola	62,5%	53,5%	63,6%	38,5%	0,843
Descriptivos	3,8 ± 1,85 (2,20 - 6,10) 4	3,89 ± 1,25 (2,00 - 6,55) 43	4,17 ± 1,03 (2,50 - 6,00) 22	1,87 ± 2,02 (2, 00 – 8,00) 151	

*Significancia para prueba de Chi-cuadrado de Pearson ($p < 0,05$)

• Características del Uropatagio

En trabajos anteriores (Molinari, 1994; Mantilla-Meluk y Baker, 2006; Mantilla-Meluk *et al.*, 2009) se utilizaron características del uropatagio para distinguir agrupaciones dentro del complejo *A. caudifer*. La forma del uropatagio depende en gran medida del cuidado con el que la piel fue secada, por lo que muchos especímenes con aparente forma en V son realmente uropatagios con bordes doblados y con la forma original alterada; para tales casos se dejó como un estado dudoso. La forma semicircular se observa con mayor frecuencia en *A. caudifer*.

Las características del uropatagio son un carácter útil porque presenta gradientes de variación especialmente aquellos relacionados con la densidad de pelo en el borde. Los individuos con uropatagio casi desnudo presentan pelos cortos y

escasos y sólo fueron observados en *A. caudifer*, asociados siempre a la forma semicircular del uropatagio; su frecuencia fue baja respecto a los demás estados con la ventaja de ser fácilmente reconocido.

Aquellos clasificados como medianamente peludos presentan un uropatagio con una cantidad moderada de pelos; generalmente el flequillo se observa más denso hacia la parte central porque los pelos son más largos y disminuyen su longitud a medida que se aproximan al calcar. Por su parte los densamente peludos presentan una mayor cantidad de pelos en el borde y un poco más largos.

Los pelos en el borde del uropatagio pueden ser útiles para distinguir series pequeñas como lo mostrado en el trabajo de Mantilla-Meluk y Baker (2006), pero no para realizar una identificación de especie de distintas localidades. Muchos especímenes con características cráneo-dentales similares a *A. caudifer* tenían uropatagios desde casi desnudos a peludos, lo que refleja la debilidad de utilizar un único carácter como determinante para distinciones a nivel de especie.

A. caudifer y *A. luismanueli* presentan una alta frecuencia de uropatagio medianamente peludo, sin embargo la cantidad de pelos que caben dentro del adjetivo “medianamente” son variables; del mismo modo con *A. aequatoris* cuya tendencia es a aumentar la densidad y longitud de los pelos, tiene “estados intermedios” que fácilmente podrían parecer menos o más peludo a lo esperado.

La prueba de Chi-cuadrado sólo mostró asociación entre características del uropatagio y la especie para la distribución en la parte dorsal del mismo. Para las tres especies todos o casi todos los especímenes tienen más pelo hacia la tibia, pero en *A. caudifer* se encuentran formas variables a diferencia de las otras dos especies (Tabla 13).

Jarrín-V y Kunz (2009) resaltaron el problema de utilizar este rasgo por la alta ambigüedad e incertidumbre que ofrece, pero sigue siendo informativo para una clasificación preliminar (Tabla 12).

Tabla 13. Porcentaje de características del uropatagio para *A. caudifer*, *A. aequatoris*, *A. cadenai* y *A. luismanueli*.

Carácter y Forma		<i>A. aequatoris</i>	<i>A. caudifer</i>	<i>A. luismanueli</i>	Sig.*
Forma del Uropatagio	Semicircular	100,0%	70,0%	41,7%	-
	en V	-	30,0%	58,3%	
Borde del Uropatagio	Casi a desnudo	-	11,6%	-	0,158
	Medianamente peludo	50,0%	67,4%	72,7%	
	Densamente Peludo	50,0%	20,9%	27,3%	
Dorsal del Uropatagio	Esparcidos	-	28,6%	4,5%	0,013
	Más hacia la tibia	100,0%	52,4%	63,6%	
	Más hacia el centro	-	19,0%	31,8%	
Ventral del Uropatagio	Esparcidos	-	3,5%	-	0,842
	Mas hacia la tibia	-	1,2%	-	
	Mas hacia el centro	100,0%	95,3%	100,0%	

*Significancia para prueba de Chi-cuadrado de Pearson ($p < 0,05$)

La densidad de pelos en el borde del uropatagio se relaciona con la densidad de los mismos en el dorso del uropatagio; para la mayoría, los pelos se concentran en el área adyacente a la tibia cuyas longitudes varían de acuerdo a la longitud de los pelos del borde. Los pelos dorsales en la tibia se relacionan con la longitud de estos mismos en la parte dorsal del uropatagio; de esta forma tibias casi desnudas acompañan uropatagios casi desnudos y tibias con pelos más densos y largos acompañan uropatagios moderadamente peludos (Figura 16, 17 y 18).

Ventralmente, la mayoría de las veces los pelos se acumulan en la región medial, y en ocasiones forman una línea media de pelos largos. Para el caso específico de *A. luismanueli*, esta línea central descrita por Molinari (1994) es conspicua en especímenes con una piel secada óptimamente, pero de difícil observación para aquellas con el uropatagio doblado. Asimismo, está presente en especímenes de *A. caudifer* pero muy poco visible para los especímenes de *A. aequatoris*, por la mayor densidad de pelos en esta parte.

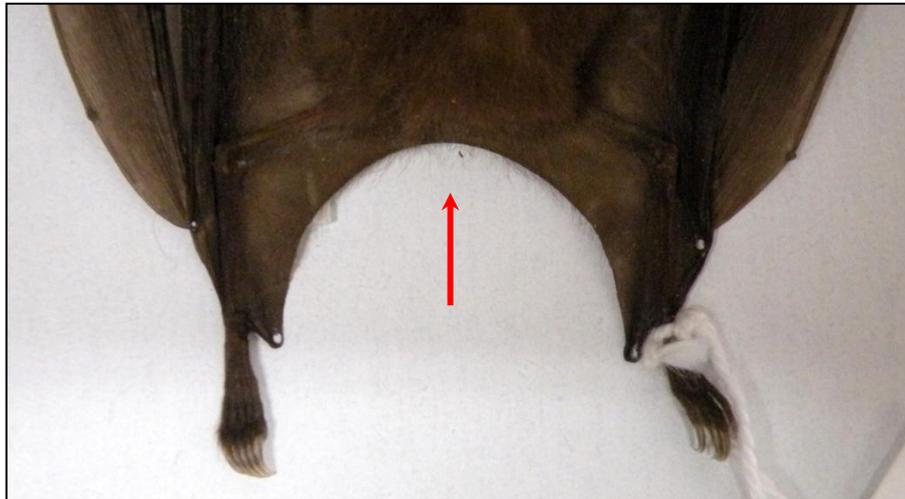


Figura 16. Detalle de uropatagio y borde del mismo casi desnudo (MHNUCa0892)



Figura 17. Detalle del uropatagio y borde del mismo medianamente peludo (MHNUCa0282, 0678)

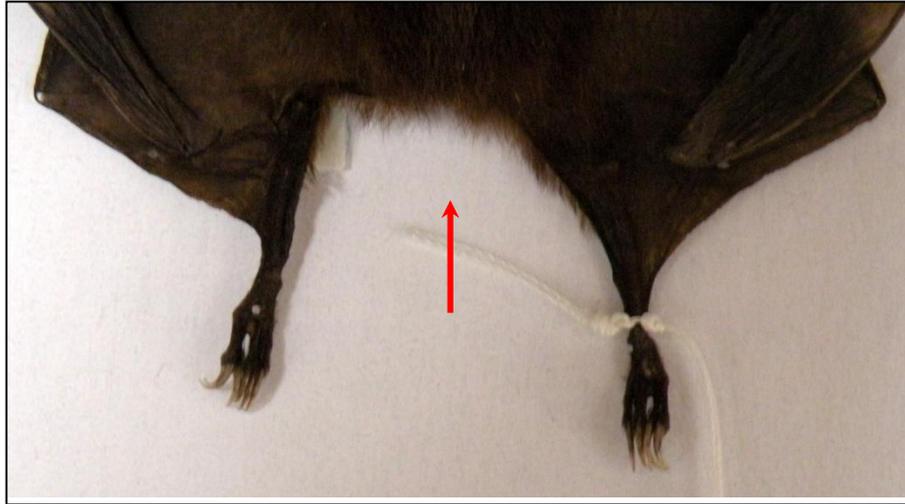


Figura 18. Detalle de uropatagio y borde del mismo densamente peludo (MHNUCa0706)

Otro tipo de información como longitud del calcar y el ancho del uropatagio, ha sido señalada como relevante por varios autores (Molinari, 1994; Muchhala *et al.*, 2005), pero el estado de preservación de especímenes en piel dificulta el acceso a estos datos; al igual que la presencia y la longitud de la cola deberían ser datos tomadas en fresco.

- **Características de la Caja Craneana**

Para lograr identificar especies pertenecientes al género *Anoura* a menudo se incluyen descripciones de la forma de la caja craneana, que pueden resultar ser informativas para algunas especies y otras características asociadas a la misma; para el caso del complejo *A. caudifer* se examinó la forma de perfil del cráneo, la cresta lambdoidal y las cavidades basisfenoides.

Como aproximación a la cuantificación de detalles cualitativos, se compara el ancho del cráneo con el ancho del mastoideo. Como resultado, el ancho del mastoideo tiende a ser mayor en las tres especies y sólo para pocos especímenes menos ancho, por lo que esta relación no aporta a la diferenciación de especies.

El frontal levantado le da un aspecto más redondeado a la caja craneana en la parte anterior y generalmente hace ver el rostro más corto en comparación a la misma. Por el contrario, cuando el frontal está suavemente levantado y tiende a aplanarse hacia la parte alta del parietal. *A. aequatoris* (100%) y *A. luismanueli* (100%) tienen una caja craneana más redondeada en vista lateral, distinto de *A. caudifer* (44,3%), en los que un poco más de la mitad tienen la caja craneana más alargada (Figura 19).

Este carácter es útil para separar *A. aequatoris* y *A. luismanueli* de los individuos grandes *A. caudifer*, pero dudosa para la determinación del “estado” del carácter en algunos individuos pequeños de *A. caudifer*.

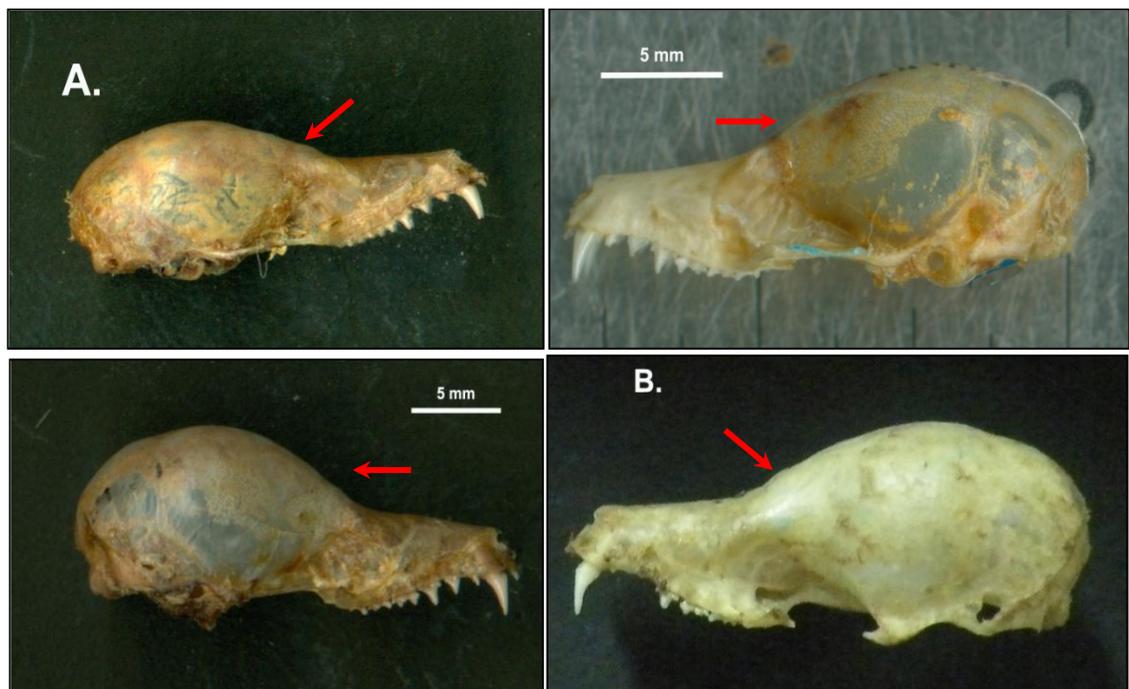


Figura 19. Caja craneana en vista lateral: A. Aplanada (MUJ1652 y MHNUCa0078) B. Redondeado (CTUA10793 y MUJ1490)

- **Características del Rostro**

Los resultados de los análisis de varianza, sugieren separación por la longitud mayor del cráneo y del paladar, relacionadas morfológicamente con algunas características del rostro la longitud y el ancho del mismo. Las observaciones muestran que la forma del rostro se ve afectada por características tales como la amplitud de la constricción postorbital, la robustez del rostro y el ancho máximo de los caninos.

En *A. aequatoris* (100%), *A. caudifer* (85,7%) y *A. luismanueli* (71,4%) el rostro detrás de los caninos superiores parece más “angosto” porque el hueso en esta área se comprime ligeramente y pocos especímenes tienen el rostro más ancho cuando el hueso se ve recto o ligeramente convexo; aunque esta compresión no permite separar las especies con fines descriptivos es útil para describir variación morfológica en las características del hocico. Un acercamiento más apropiado podría incluir una relación entre las medidas involucradas en la forma del rostro (Figura 20 y 22).

La constricción postorbital es un ensanchamiento de amplitud variable que puede estar acompañado o no de pequeñas proyecciones en punta. Para casi todos los *A. luismanueli* (85,7%) la constricción postorbital poseía proyecciones en punta que dan una aspecto más ancho al rostro inmediatamente después de los interorbitales. Para *A. caudifer* y *A. aequatoris*, presentan este ensanchamiento en menor frecuencia (52,9% y 60%, respectivamente) y en algunas ocasiones el postorbital estaba considerablemente ensanchado pero carecía de puntas (Figura 21), por lo cual el carácter no es informativo taxonómicamente pero si útil para fines descriptivos de la variación morfológica de las especies asociadas a *A. caudifer*.

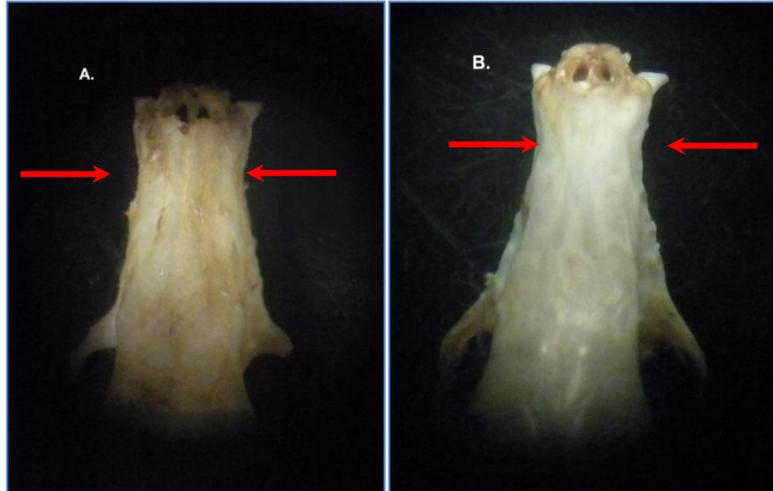


Figura 20. Detalle del rostro detrás de los caninos en vista oclusal: A. Robusto (MHNUca0282) B. Angosto o consteñido (MHNUCa0078)



Figura 21. Detalle de Constricción Postorbital: A. Con punta conspicua (CZE233) B. Sin puntas conspicuas (MHNUCa0672).



Figura 22. Comparación de la longitud del hocico en *A. caudifer*. A. MHNUC00833 B. MHNUC01077

- **Cavidades Basisfenoides y Cresta Lambdoidal**

Sólo para *A. caudifer* se han definido como depresiones poco profundas (Oprea *et al*, 2009; Smith, 2012), pero para el resto de especies no existen. En las tres especies existe una alta frecuencia (más del 75%) de cavidades basisfenoides poco profundas y una variación individual de la profundidad para pocos especímenes (Figura 24).

Similarmente la cresta lambdoidal para la mayoría de especímenes de *A. aequatoris*, *A. caudifer* y *A. luismanueli* es ligeramente perceptible (100%, 82,9% y 85,7% respectivamente); sin embargo dos series pequeñas de *A. caudifer* del departamento del Cauca y de Caldas tenían una cresta lambdoidal con un borde visiblemente más amplio a nivel de los parietales. Esto se considera como una

particularidad en esta serie pero no para definir variación por ubicación geográfica (Figura 23).



Figura 23. Cresta lambdoidal en vista oclusal y en vista lateral proyectada a nivel de los parietales (MHNUC01077)

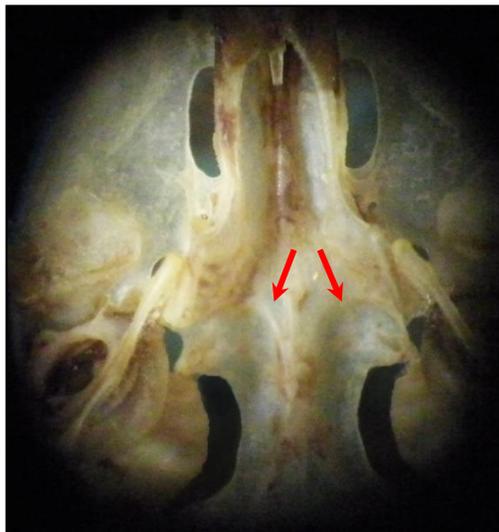


Figura 24. Detalle de cavidades basifaciales poco profundas (CTUA10296)

- **Características de la Premaxila y la Maxila**

Las características de la maxila y la premaxila se relacionan con la forma en que algunos dientes se ubican en ellas. En más de la mitad de los especímenes de *A. aequatoris*, *A. caudifer* y *A. luismanueli* (60%, 68,6% y 71,4% respectivamente) el borde del elemento anterior del ectolofio del M3 coincide con el borde de la maxila; los especímenes cuyo M3 no estuvo en línea sino incluido dentro de la parte ósea, generalmente tenían una dentición general más pequeña y al parecer se debe a una variación individual (Figura 26).

Para *A. aequatoris* (100%), *A. caudifer* (70%) y *A. luismanueli* (71,4%), los incisivos en la premaxila se ubican ligeramente curvados. Aunque el carácter no es informativo, las observaciones mostraron que la forma que adoptan en la premaxila tiene dos efectos sobre la misma: hacen que el extremo se vea más o menos robusto y que los incisivos se observen más o menos proyectados hacia el frente; por lo tanto las tres especies tienden a tener los incisivos menos proyectados (Figura 25).

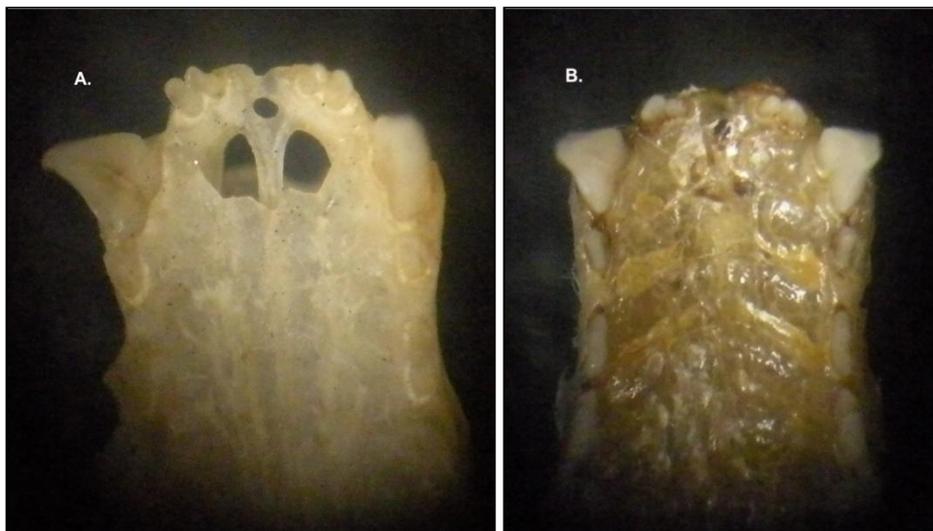


Figura 25. Posición de los incisivos en la premaxila: A. En ángulo (CZE084) B. Recto (MHNUCa0044)

Un carácter mencionado por Molinari (1994), como la presencia de depresiones por pares en el paladar de *A. luismanueli* versus un paladar liso en *A. caudifer* no se incluyó debido a que muchos cráneos se encontraron con restos de tejido, difíciles de remover por el riesgo de dañar el cráneo.

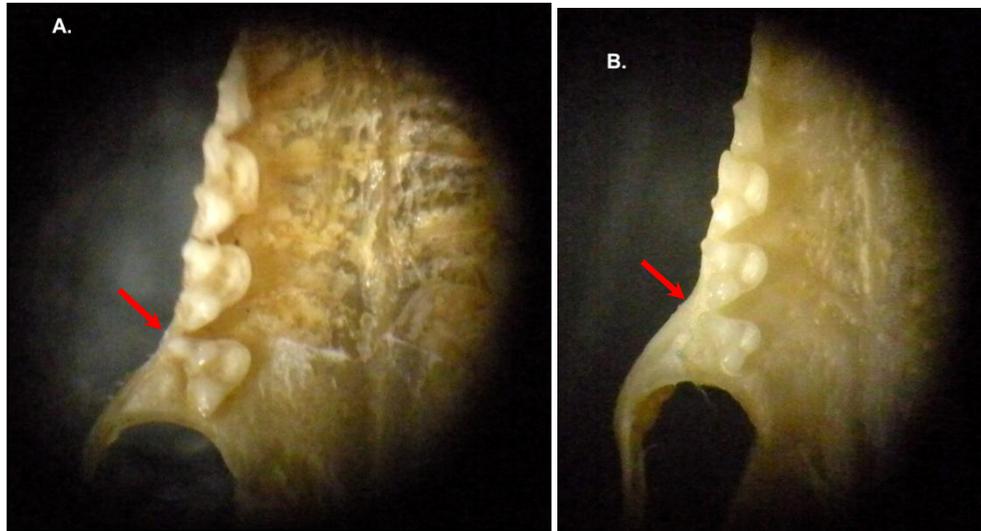


Figura 26. Posición de M3 en la maxila: A. Alineado (CTUA10653) B. Desalineado (MHNUCa0078)

- **Características de la Mandíbula**

Para el caso de la comparación cuantitativa entre especies, *A. luismanueli* resultó tener la mandíbula significativamente más corta que la de *A. caudifer*, que consecuentemente la distancia entre el proceso coronoide y el articular es corta, con ambos cóndilos casi a la misma altura.

Por tal motivo, en *A. luismanueli* (85,7%) se presentó con alta frecuencia, comparado con *A. aequatoris* (60%) y *A. caudifer* (35,7%); en esta última la distancia entre los cóndilos era mayor, con el proceso coronoides un poco más alto se denominó como amplio y en *A. caudifer* (64,3%) fue la forma ligeramente predominante. Se considera un carácter útil para distinguir *A. luismanueli* de los

individuos más grandes *A. caudifer* y se sugiere analizar cuantitativamente como una medida posiblemente discriminante (Figura 27).

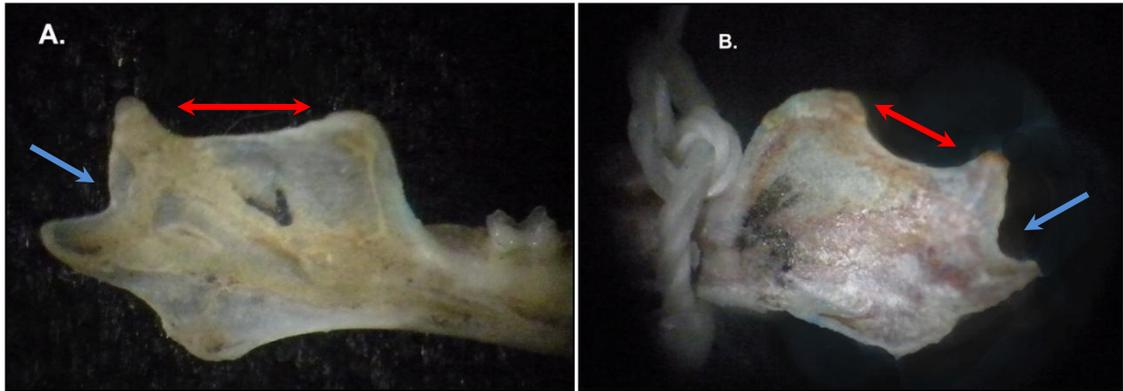


Figura 27. Proceso coronoides respecto al articular (flecha roja): A. Amplio (CZE027), B. Corto (MHNUCa0706). Muesca infracondilar (flecha azul): A. Profunda (CZE027), B. Poco profunda (MHNUCa0706)

En *A. aequatoris* (60%), *A. caudifer* (64,3%) y *A. luismanueli* (51,46%) existe la tendencia de tener la muesca infracondilar poco profunda (100%), con un proceso angular poco proyectado. Algunos individuos de las tres especies tienen esta muesca profunda, con el angular proyectado en una punta curveada. El borde de la rama inferior generalmente es proyectado bajo el proceso coronoides que en *A. caudifer* (54,3%), *A. aequatoris* (60%) y *A. luismanueli* (57,5%) se observa como una muesca; ambos caracteres son variables de un patrón y que no representan diferencias útiles taxonómicamente (Figura 27 y 28).

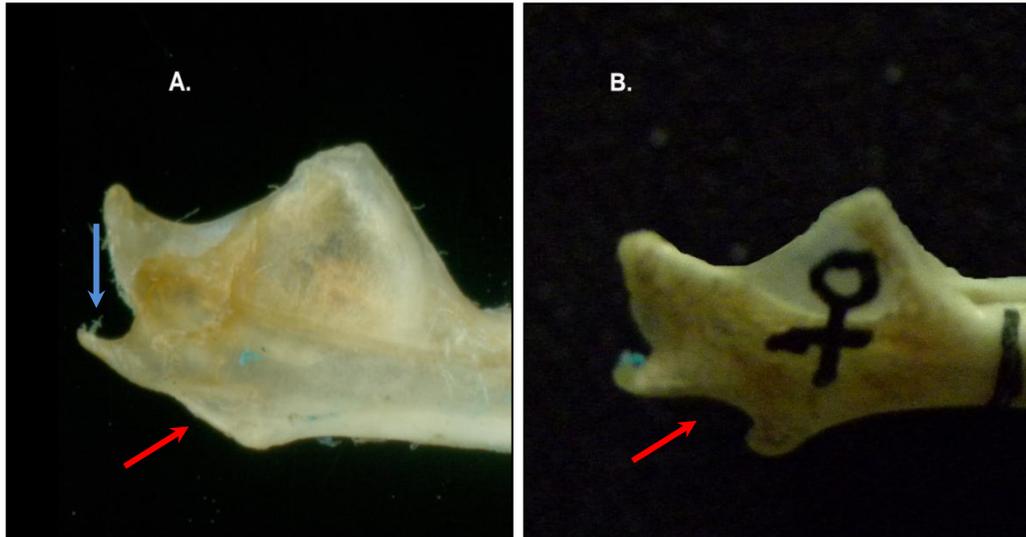


Figura 28. Extremos de variación del borde inferior de la rama mandibular: A. Continuo (MHNUCa0078) B. Con muesca muy pronunciada (ICN16340). La flecha azul indica el proceso angular proyectado en punta curveada.

Finalmente, la quilla mandibular en *A. luismanueli* (100%) es poco proyectada en comparación con especímenes de *A. caudifer* (42,9%) y de *A. aequatoris* (60%); este carácter puede estar relacionado con la menor longitud de la mandíbula de *A. luismanueli* respecto a las otras especie. Aunque sería un carácter que distinguiría *A. luismanueli* es necesario establecer que las categorías no consideraron los gradientes de variación en el mismo y dificultó la asignación de un estado (Figura 29).

Este carácter sería notable en otras especies del género como en *A. fistulata* (Muchhala *et al.*, 2005), pero para estos casos tiene el problema de clasificarse con dos adjetivos opuestos y no considerar los gradientes de variación.



Figura 29. Quilla mandibular: A. Poco proyectada (MUJ1639) B. y C. Proyectada en diferentes proporciones (MUJ1129 y MUJ0400, respectivamente).

- **Caninos Superiores**

Los caninos superiores (C1) de los pequeños *Anoura* tienen una superficie anterior que es solo ligeramente curvada (pero no plana) y puede estar acompañada por una pequeña fisura longitudinalmente variable.

Las observaciones mostraron que esta fisura está ausente en la mayoría de individuos de *A. caudifer* (69,4%) y en todos los *A. luismanueli* (100%) y presente casi con igual frecuencia para *A. aequatoris* (57,1%). A pesar que Mantilla-Meluk y Baker (2006) señalaron este carácter como relevante para diferenciar *A. cadenai* de *A. caudifer*, no existe evidencia que sustente esta afirmación ya que en esta segunda especie su presencia parece deberse a variación intra-específica (Tabla 14).

Tabla 14. Porcentaje de la presencia del surco en los caninos superiores

Surco Caninos	<i>A. aequatoris</i>	<i>A. caudifer</i>	<i>A. luismanueli</i>	Sig.*
Ausente	42,9%	69,4%	100,0%	
Presente y corto	-	20,4%	-	0,000
Presente y largo	57,1%	10,2%	-	

*Significancia para prueba de Chi-cuadrado de Pearson ($p < 0,05$)

Phillips (1971) reportó la presencia variable de este surco en *A. geoffroyi* y en *A. cultrata*; en esta última especie, los caninos presentan un tamaño mayor y una forma más robusta y angulosa, con el surco más profundo y casi tan largo como la superficie anterior del canino. Al parecer este surco tiende a hacerse más profundo y visible por el contacto con los caninos inferiores (Figura 30).

Las observaciones mostraron que la aparición del surco no es producto del roce de los caninos inferiores con los posteriores, pero este roce sí produce un desgaste en la cara anterior de los C1 que con el paso del tiempo puede hacer menos visible el surco; muchos juveniles lo tenían por lo cual se deduce que su aparición tampoco es producto de la edad.

Si bien, la ausencia de este surco refleja que su aparición dentro de una serie no está determinada por la edad, los resultados de la prueba de Chi-cuadrado evidencian la fuerte asociación que existe entre la presencia de la fisura de los caninos superiores con la especie, especialmente *A. luismanueli*. Se sugiere como un posible carácter para diferenciarla *A. cadenai* ya que en *A. luismanueli* y en especímenes pequeños de *A. caudifer* la aparición de la misma tiende a ser menos frecuente (Figura 31).

Otra característica de los caninos superiores corresponde al cíngulo posterior que acompaña la base de los caninos. En *A. luismanueli* (71,4%) y *A. aequatoris* (100%) el cíngulo se presenta ensanchado sin una cúspide conspicua contrastando con *A. caudifer* en el que la mayoría de las veces (67,1%) el cíngulo está acompañado por esta cúspide y que estar relacionado con el tamaño general de los caninos superiores, que tiende a disminuir en *A. luismanueli* y mayor en los especímenes de mayor tamaño de *A. caudifer*.

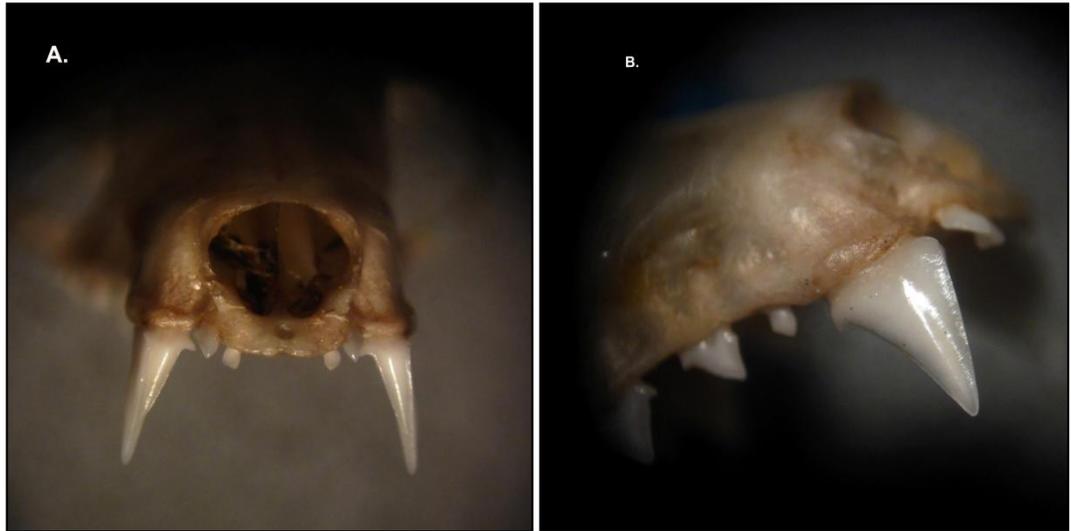


Figura 30. Caninos superiores de *A. cultrata* (MHNUC01515). A. Vista frontal B. Detalle del canino.

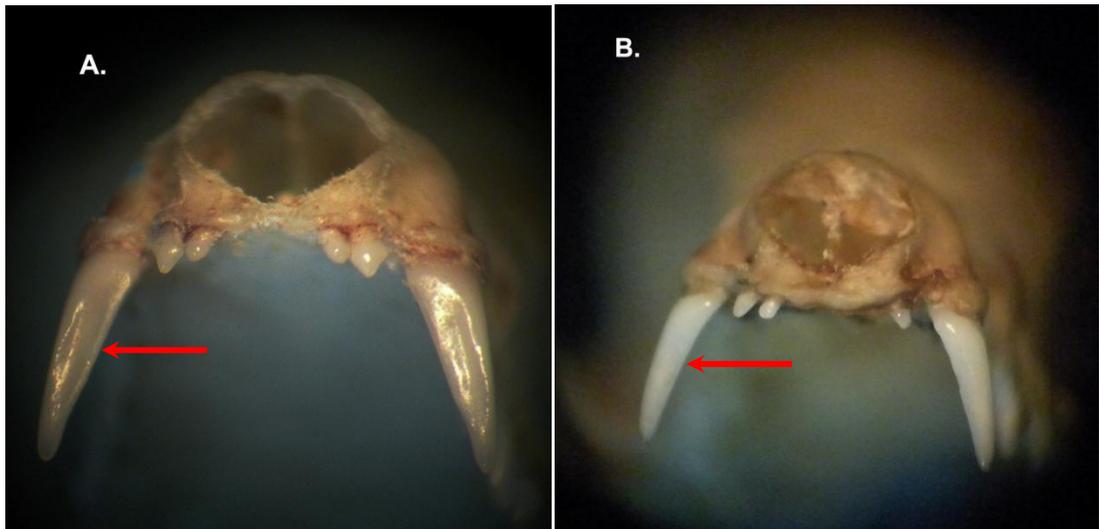


Figura 31. Surco en la cara longitudinal del C1: A. Presente (MHNUCa0892) B. Ausente (CZE064)

- **Tercer Premolar Superior**

La forma general del tercer premolar superior (P4) y la presencia de un cíngulo lingual, permiten la clasificación preliminar de morfotipos dentro del género

Anoura, debido al alto grado de variación en su forma (ver Phillips, 1971) y su distinción del resto de premolares (P2 y P3) que si son lateralmente comprimidos. En algunos especímenes puede ser ancho y en otros reducido (Jarrín-V y Kunz, 2009) dependiendo de la presencia del cíngulo postero-lingual.

El P4 de *A. caudifer* es descrito como comprimido y por ende con cíngulo postero-lingual ausente o muy poco visible (Molinari, 1994; Oprea *et al.*, 2009). En *A. luismanueli*, se resaltó la presencia de este cíngulo, para un poco más de la mitad de la serie tipo en el cual podría o no aparecer un reborde (Molinari, 1994). Para *A. aequatoris* y *A. cadenai* no existen detalles al respecto.

En *A. aequatoris*, *A. caudifer* y *A. luismanueli* el P4 siempre es comprimido o ancho lingualmente (nunca lingual y labial como en *A. latidens*), siendo el primer caso menos común cuando se compara su frecuencia dentro de las series (Figura 33 B). Aunque para la mayoría de casos, el ensanchamiento lateral en P4 está relacionado con la presencia de un cíngulo postero-lingual, no siempre la forma general del premolar implica la presencia de este cíngulo mismo. En *A. luismanueli* la ausencia del cíngulo y la presencia de cúspide accesoria es casi igual; en los casos de *A. aequatoris* y *A. caudifer* la ausencia prevalece, pero muy poco relacionada con un P4 comprimido (Figura 32).

Cuando el cíngulo estaba presente se caracterizó como con reborde conspicuo o con cúspide accesoria, cuya amplitud es variable no sólo para las especies asociadas a *A. caudifer* sino también para las grandes (Handley, 1984).

La presencia de reborde consiste en la presencia de un borde interno acompañado de una base (talónido). Casi nunca la parte anterior de este talónido se encuentra estrecha como en *A. geoffroyi* sino que es un poco más amplia y de allí la forma general que toma el P4 (Figura 33 A).

Adicionalmente, la “cúspide accesoria” en P4 es un borde muy reducido, de base muy estrecha y que en vista lingual asemeja a una cúspide pequeña, pero que en revisión detallada es similar al reborde pero de menor tamaño (Figura 33 C).

Tabla 15. Porcentaje del cingulo asociado al P4.

Cingulo en P4	<i>A. aequatoris</i>	<i>A. caudifer</i>	<i>A. luismanueli</i>	Sig.*
Ausente	85,7%	44,2%	54,8%	
Presente con reborde	14,3%	31,6%	-	0,001
Presente con cúspide accesoria	-	24,2%	45,2%	

*Significancia para prueba de Chi-cuadrado de Pearson ($p < 0,05$)

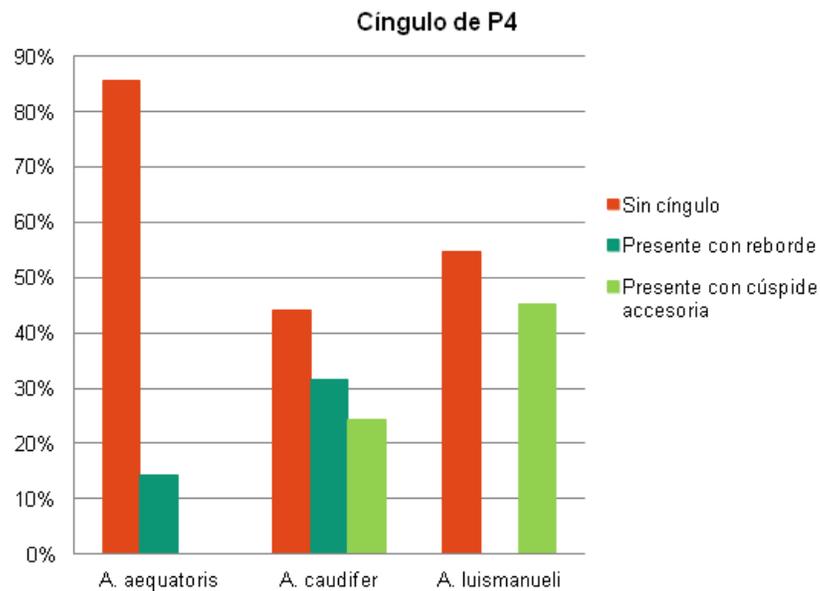


Figura 32. Frecuencia de la forma del cingulo postero-lingual del P4 para *A. caudifer*, *A. aequatoris*, *A. cadenai* y *A. luismanueli*.

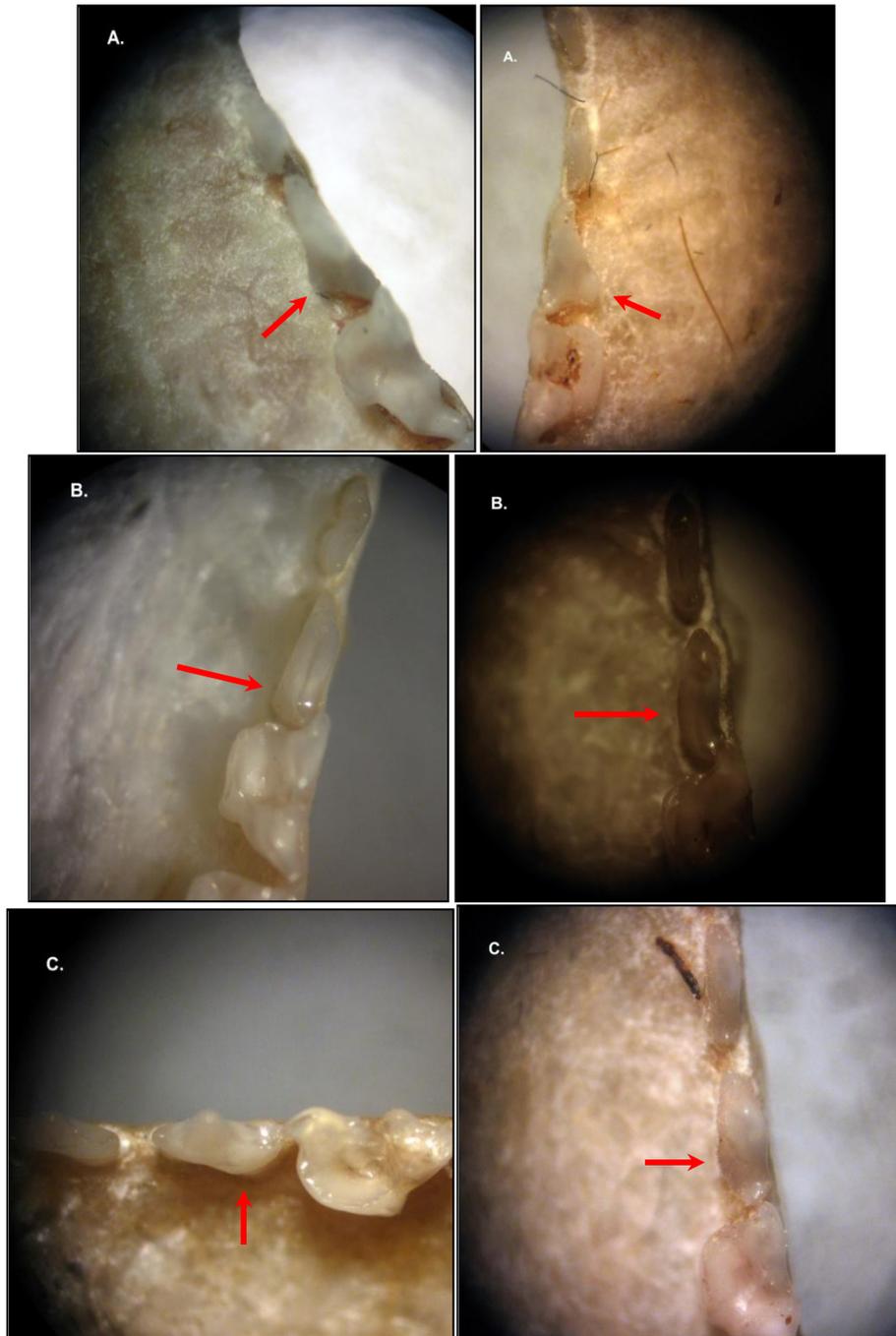


Figura 33. Cíngulo Postero-lingual en P4: A. Con reborde (MHNUC0822 y MHNUC0827) B. Comprimido (MHNUC01546 y MHNUC01547) C. Con cúspide accesoria (MHNUC0833 y MHNUC0577).

La forma del P4 es un carácter informativo para distinguir *A. aequatoris*, *A. caudifer* y *A. luismanueli* del complejo *A. geoffroyi* o de la especie *A. latidens*, pero no entre sí; de acuerdo a los resultados, la forma del cíngulo del P4 es una variación a un patrón general y asociadas a la especie (Tabla 15), pero su utilidad taxonómica no da para considerarlo un rasgo concluyentemente segregador como sugirió Molinari (1994) para diferenciar *A. luismanueli* de *A. caudifer*.

- **Características relacionadas con el M1**

Algunas de las especies dentro del género son distinguidas entre sí por algún carácter o particularidad dental que permite diferenciarlas. Por ejemplo, *A. cultrata* tiene el p1 agrandado y los C1 robustos de base triangular, o *A. latidens* tiene un P4 ensanchado lingual y labialmente. Sin embargo, existen vacíos en el conocimiento de las características dentales de *A. caudifer* y de todas las especies en general dentro del género.

Las descripciones detalladas realizadas por Phillips (1971) fueron realizadas con *A. geoffroyi*, cuyas características dentales son distintas a las de *A. caudifer*, especialmente en el tercer premolar superior (P4) y en el primer molar superior (M1). En *A. geoffroyi* el P4 tiene una cúspide medial interna en el cíngulo postero-lingual y el M1 tiene una cresta antero-externa, con el paracono dirigido lingualmente y con la base hipoconal cuadrangular y amplia en contraste con el alto desarrollo del paracono para las especies asociadas a *A. caudifer* y una base hipoconal más estrecha.

Para las especies asociadas a *A. caudifer*, la elevación del paracono y su inclinación hacia la parte central del elemento anterior del ectolofa es común y permitiría diferenciarla de los *Anoura* más grandes, como *A. geoffroyi* o *A. latidens*.

La base junto a la precentrocrista es una concavidad notable que acompaña la comisura; en *A. caudifer* la presencia y ausencia de la misma es altamente

variable, en *A. luismanueli* (85,7%) la mayoría carece de ella y todos los especímenes de *A. aequatoris* lo tenían. Hasta ahora no existen datos que permitan establecer si esta concavidad es producto del contacto con el m1 o de la edad.

La base hipoconal es usualmente poco proyectada para *A. aequatoris* (80%) y *A. luismanueli* (71,4%) en comparación con los especímenes de *A. caudifer*, donde es menos común (34,3%) y se distingue porque en general adquiere una forma más triangular; cuando la base está proyectada posteriormente la forma es más cuadrangular y similar a la de *A. geoffroyi*. La proyección de la base hipoconal está directamente relacionada con el tamaño general del M1: a mayor tamaño, mayor la proyección de la base (Figura 35).

Para todas las especies analizadas, la ubicación del paraestilo respecto a P4 es variable, porque depende de la cercanía del P4 y el M1 y de qué tan proyectado está el paraestilo en este último, que para fines descriptivos es útil pero con alta variabilidad intra-específica para cada una de las especies (Figura 34).



Figura 34. Paraestilo del M1 respecto al P4: A. Externo (MHNUC01203) B. Cubriendo una parte (MHNUC01159) C. En línea (MHNUC01078)

Con los molares más pequeños de *A. luismanueli* y *A. aequatoris*, se asocian la base hipoconal, los detalles del paraestilo y de la precentrocrista, esto indicaría

que estas dos especies tienen un M1 muy similar morfológicamente y con algunos caracteres capaces de diferenciarlos de *A. caudifer*.

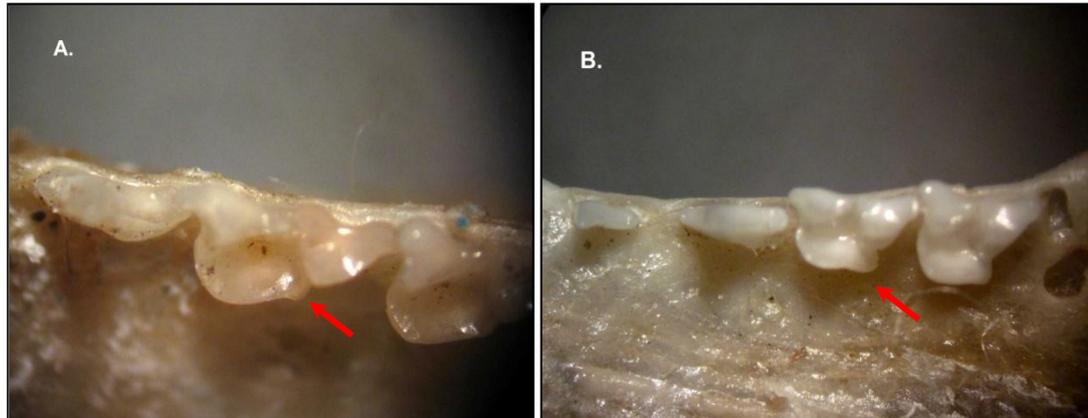


Figura 35. Base hipoconal de M1: A. Poco proyectada (1158) B. Proyectada (MHNUC1078)

El paraestilo es el reborde más anterior del M1 y puede estar ampliamente proyectado o ser corto y en algunas ocasiones formar una cúspide. Para todos los especímenes de *A. caudifer* la forma y amplitud fueron variables; para *A. aequatoris* (80%) y *A. luismanueli* (85,7%) el paraestilo de M1 es corto y siempre está asociado con una cúspide conspicua (Figura 36). Aunque no se evaluó el tamaño de los molares, existe una correspondencia entre el tamaño de ellos y la forma del paraestilo; los pequeños casi siempre tienen el paraestilo corto con la cúspide muy conspicua en vista lingual.

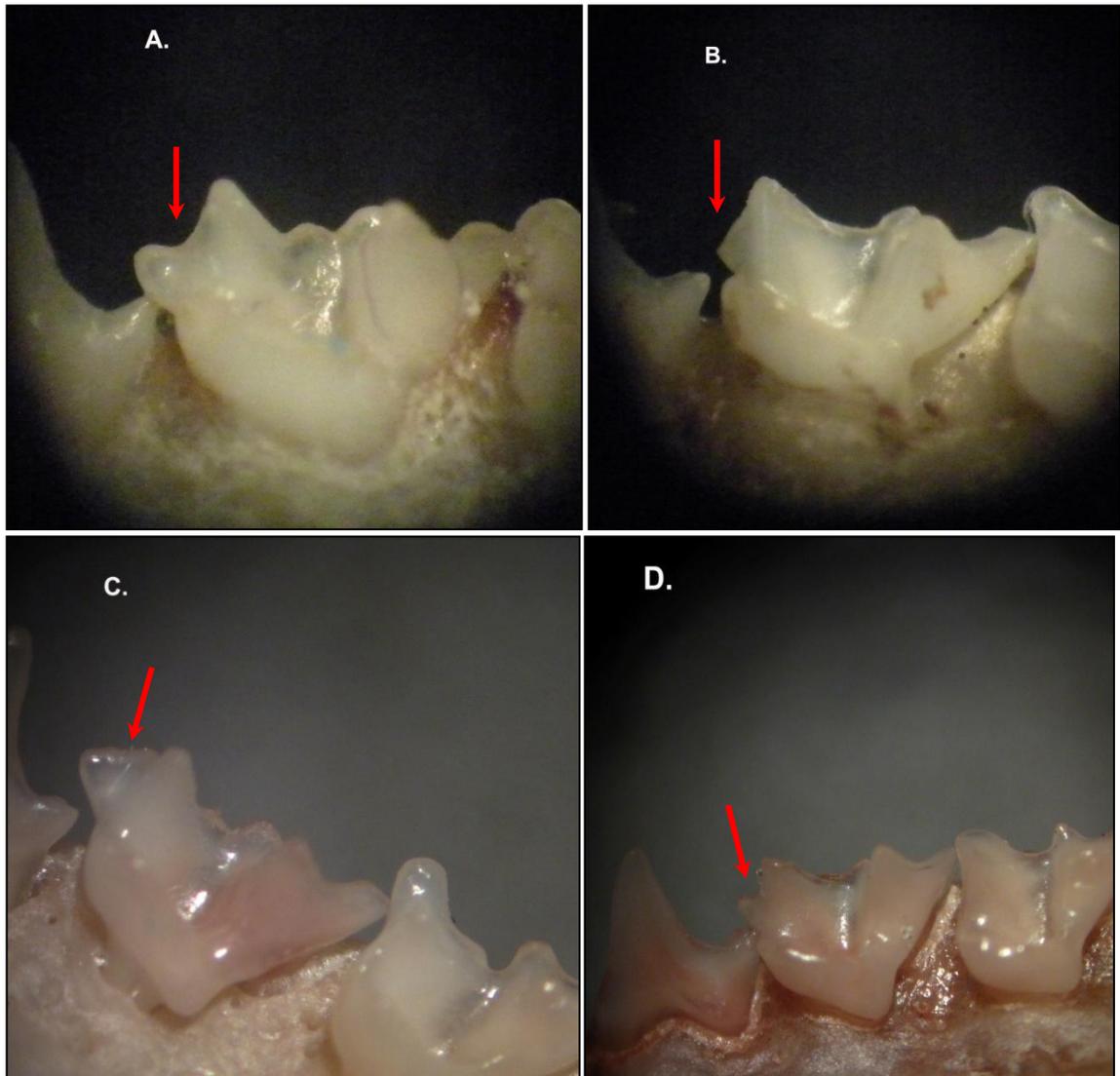


Figura 36. Variaciones del paraestilo en M1: A. Con cúspide y ampliamente proyectado (MHNUCa0892) B. Sin cúspide y poco proyectado (MHNUCa0678) C. Sin cúspide y ampliamente proyectado (MHNUC01078) D. Con cúspide y ligeramente proyectada (MHNUC01547).

- **Caracteres No Informativos de la Variación Morfológica**

Son aquellos en los que no se distingue algún grado de variación relacionada con la distinción entre especies asociadas a *A. caudifer* o con el origen geográfico.

La presencia del arco zigomático y la parte post-lateral del paladar, pueden ser informativos para distinguirlos de otras especies del género como *A. geoffroyi* pero no de las pertenecientes al complejo, puesto que cuando se observaron el estado en el que se presentaban no era variable.

El foramen incisivo más anterior propuesto por Carstens *et al.*, (2002) está casi siempre detrás de los incisivos y con la premaxila cerrada; sólo se presentan pocas excepciones en la cual este foramen se encuentra abierto entre los incisivos.

El ancho postorbital casi siempre es mayor al ancho entre los caninos, pero la robustez del hocico parece estar relacionada no sólo con estas características sino con una adicional como lo es el ancho interorbital.

La maxila a nivel de los caninos no ofrece ningún tipo de información, pero es necesario considerarla posteriormente para la revisión de especímenes de *A. cadenai*.

5.3. DIFERENCIACIÓN DE LAS ESPECIES ASOCIADAS A *A. caudifer*

A. caudifer es la especie con mayor incertidumbre al momento de distinguirla del resto de pequeñas especies del género, debido a la alta variabilidad en todos los caracteres evaluados y a la dificultad de reconocer caracteres estables para su distinción taxonómica. De esta forma muchos especímenes designados como *A. caudifer* son variables morfológicamente y se superponen con la mayoría de características de las otras especies. Esto se debe a que la muestra de *A. caudifer* no es homogénea o que el material está mal identificado.

Como consecuencia *A. caudifer* tiene un amplio rango de tamaños, con especímenes grandes, pequeños e intermedios y de allí la escasa distinción morfométrica de las otras especies en la comparación de componentes extraídos,

para el cual la longitud de la mandíbula es un factor discriminador de las especies en asociación directa con otras longitudes.

La confirmación con MANOVA mostró que hay diferencia significativa entre la medida del antebrazo y las 23 medidas cráneo-dentales, las cuales no se estandarizaron. Descartando las variables no homogenizadas, MANOVA mostró diferencia significativa entre las especies, por lo cual se concluye que si existe diferencia entre éstas. Además, para la longitud del cráneo y medidas asociadas se confirma alta variación intra-específica de *A. caudifer*, por lo que se recomienda en próximos trabajos una aproximación basada en la relación de estas longitudes y el tamaño general de los individuos.

Los contrastes de los análisis por variable revelaron que *A. luismanueli* se distingue claramente de *A. caudifer* para las medidas relacionadas con la longitud del cráneo y del hocico y más fácilmente de los machos de *A. caudifer* que de las hembras; estos resultados también confirman que es la especie más pequeña de las asociadas a *A. caudifer* en Colombia. Así, con las medidas de longitud cráneo-dentales altamente correlacionadas las especies se distribuyen por tamaño del cráneo y de este modo *A. caudifer* tiene el cráneo más largo y *A. luismanueli* el más pequeño.

Los caracteres comúnmente utilizados, funcionan para diferenciar series pequeñas (como lo mostrado en los trabajos sobre pequeños *Anoura* en Colombia, por ejemplo los realizados por Mantilla-Meluk y Baker (2006), pero no para una muestra más heterogénea y con un mayor número de individuos, lo que puede indicar una posible relación con el origen geográfico; tampoco parecen estar relacionadas a algún otro factor, como edad y sexo. De esta forma la cola, las características del uropatagio y la forma del P4 son variables intra-específicamente y útiles para agrupaciones previas pero no para la diagnosis de especies.

Para hacer la distinción de *A. caudifer*, *A. aequatoris* y *A. luismanueli*, no existe un único carácter con el que pueda asegurar que un grupo de especímenes de localidades diferentes pertenecen a un taxón específico, ni siquiera con dos o tres caracteres. El grado de variación individual en algunos caracteres utilizados es tan alto que confiar una identificación a un único carácter puede conducir a interpretaciones erradas sobre un grupo.

A. aequatoris exhibe una mayor dificultad para identificarse como diferente de *A. caudifer* y *A. luismanueli*; una de las razones se atribuye al bajo número de especímenes y también al escaso conjunto de caracteres discretos utilizados en la identificación preliminar. Si bien es cierto que es más peluda que *A. caudifer* y en promedio tiene un antebrazo y cráneo más corto, estos detalles no parecen determinantes para distinguirla de *A. caudifer*.

Morfológicamente *A. luismanueli* tiene características que ayudarían a distinguirla pero no a separarla consistentemente; dentalmente sería más similar a *A. aequatoris* especialmente con caracteres relacionados con el paraestilo, la base junto a la precentrocrista y a la proyección de la base hipoconal del primer molar superior y caracteres muy distintivos.

Los caracteres craneales en la mayoría de los casos fueron altamente variables especialmente en *A. caudifer* y un poco más consistentes en *A. luismanueli*, pero para los caracteres propuestos, las tres especies son similares y variables intra-específicamente. De hecho, una observación comparada sería más apropiada con el fin de evitar posiciones subjetivas respecto a un carácter.

De los caracteres mandibulares, sólo la distancia entre el proceso coronoide y el articular podría ayudar a diferenciar *A. aequatoris* y *A. luismanueli* de los especímenes de *A. caudifer*. En general, la forma de la mandíbula es muy similar entre las tres especies y a partir de la longitud de la misma, habría cierta certidumbre de separación de *A. luismanueli* y *A. caudifer*.

Con respecto a los caracteres dentales, el P4 es una medida importante de variación dental dentro de las especies pero no entre ellas. Los relacionados con el M1 como lo la base hipoconal poco proyectada, la forma y proyección del paraestilo y la base junto a la precentrocrista del M1, permitirían distinguir a *A. luismanueli* y *A. aequatoris* de *A. caudifer*.

Especímenes de *A. aequatoris* y de *A. luismanueli* que comparten localidades con *A. caudifer* son más difíciles de distinguir entre sí, que aquellos de localidades alejadas. Por tal razón, no sería adecuado afirmar que tales especies son simpátricas porque no existen evidencias determinantes que comprueben si corresponden a dos taxa diferentes o a variaciones de un mismo taxón.

Desde el punto de vista morfométrico hay una clara distinción por tamaño, que no se encuentra asociada a la caracterización morfológica, indicando que las especies no se pueden distinguir entre sí utilizando la metodología propuesta. Si bien esta aproximación no es la más adecuada para realizar la distinción taxonómica de *A. caudifer* y especies asociadas, si lo es para caracterizar y describir pequeñas series de individuos y con certeza de identificación.

El tratamiento taxonómico llevado a cabo para *A. aequatoris* y *A. caudifer* debe ser revisado con mayor cuidado ya que los escasos caracteres con los cuales se realizó este cambio no son útiles si se comparan entre sí, ya que no coinciden ni con la asignación de especie ni con la ubicación geográfica de la muestra.

Aunque ningún carácter fue consistentemente diferente entre los taxa, si muestran características que ayudarían a realizar una identificación preliminar de las especies y por tal razón la evaluación de éstos en más especímenes permitiría conocer su utilidad. Algunos podrían ser evaluados cuantitativamente para poder realizar un acercamiento más objetivo, como sugieren Jarrín-V y Kunz (2008).

De acuerdo a lo anterior, se relacionan algunos caracteres morfológicos poco variables y posiblemente útiles para la identificación de algunas de las especies asociadas a *A. caudifer* (Tabla 16).

Tabla 16. Resumen de caracteres morfológicos útiles en la identificación preliminar de especies asociadas a *A. caudifer*.

Carácter	<i>A. aequatoris</i>	<i>A. luismanueli</i>	<i>A. caudifer</i>
Forma del Uropatagio	Semicircular	Semicircular En v	Semicircular En V
Borde del Uropatagio	Medianamente a densamente peludo	Medianamente a densamente peludo	Casi desnudo o medianamente peludo
Dorsal del Uropatagio	Hacia la tibia	Hacia la tibia o el centro	Esparcidos, hacia la tibia o hacia el centro
Ventral del Uropatagio	Hacia el centro	Hacia el centro	Hacia el centro
Frontal	Redondeado	Redondeado	Redondeado o aplanado
Constricción postorbital	Con o sin puntas	Con puntas	Con o sin puntas
Proceso coronoides respecto al articular	Corto	Corto	Amplio
Quilla Mandibular	De poco a ligeramente proyectada	Poco proyectada	De poco proyectada a muy proyectada
Surco en C1	Ausente y presente	Ausente	Ausente y presente
Cíngulo posterior en C1	Sin cúspide	Sin cúspide	Con cúspide
Cíngulo P4	Ausente o con reborde	Ausente o con cúspide accesoria	Ausente, con reborde o con cúspide accesoria
Base Hipoconal en M1	Poco proyectada	Poco proyectada	Proyectada
Paraestilo en M1	Corto con cúspide	Corto con cúspide	Corto o amplio Con o sin cúspide

5.4. ANÁLISIS GEOGRÁFICO INTRA-ESPECÍFICO

5.4.1. DIFERENCIACIÓN GEOGRÁFICA PARA *A. luismanueli*

A. luismanueli sería la especie más pequeña de las analizadas y que puede distinguirse relativamente fácil de *A. caudifer* por la forma más corta del cráneo y la densidad de pelos en el uropatagio. Geográficamente se localizaría en el norte y centro de la cordillera oriental (Mantilla-Meluk y Baker, 2006; Mantilla-Meluk *et al.*, 2009), que corresponderían a los especímenes del norte de la cordillera oriental.

Sin embargo, algunos especímenes identificados como *A. luismanueli* son de localidades de la cordillera central y áreas al sur de las localidades reportadas en trabajos similares, por lo cual convendría revisar más material y establecer límites de distribución.

El ACP exploratorio entre las unidades geográficas delimitadas no sugirió separación clara de las mismas (Figura 37); los tres primeros componentes explican el 55,082% de la variación total (CP1:27,594%; CP2:14,920%; CP3: 12,569%); para el CP1 se correlacionan positivamente el largo mayor del cráneo, el largo cóndilo-basal, la distancia desde el foramen mágnum hasta detrás de los incisivos, el largo de la mandíbula y el largo de la hilera mandibular.

Algunos individuos del centro de la cordillera central son tienden a ser más grandes que el resto de individuos de otras localidades. Sin embargo, como el número de especímenes por localidades fue poco y no hubo reemplazo de datos perdidos la comparación entre varianzas entre medidas se limitó mucho y por ende no se puede establecer si hay diferencias significativas para el conjunto de datos.

Los caracteres discretos presentan variación individual, pero ningún carácter discreto muestra relación con la ubicación geográfica, a pesar de tener series alejadas como las del norte de la cordillera oriental y el sur de la misma. De hecho,

A. luismanueli es la especie menos variable morfológicamente y con los caracteres más consistentes (excepto por los pelos del borde del uropatagio).

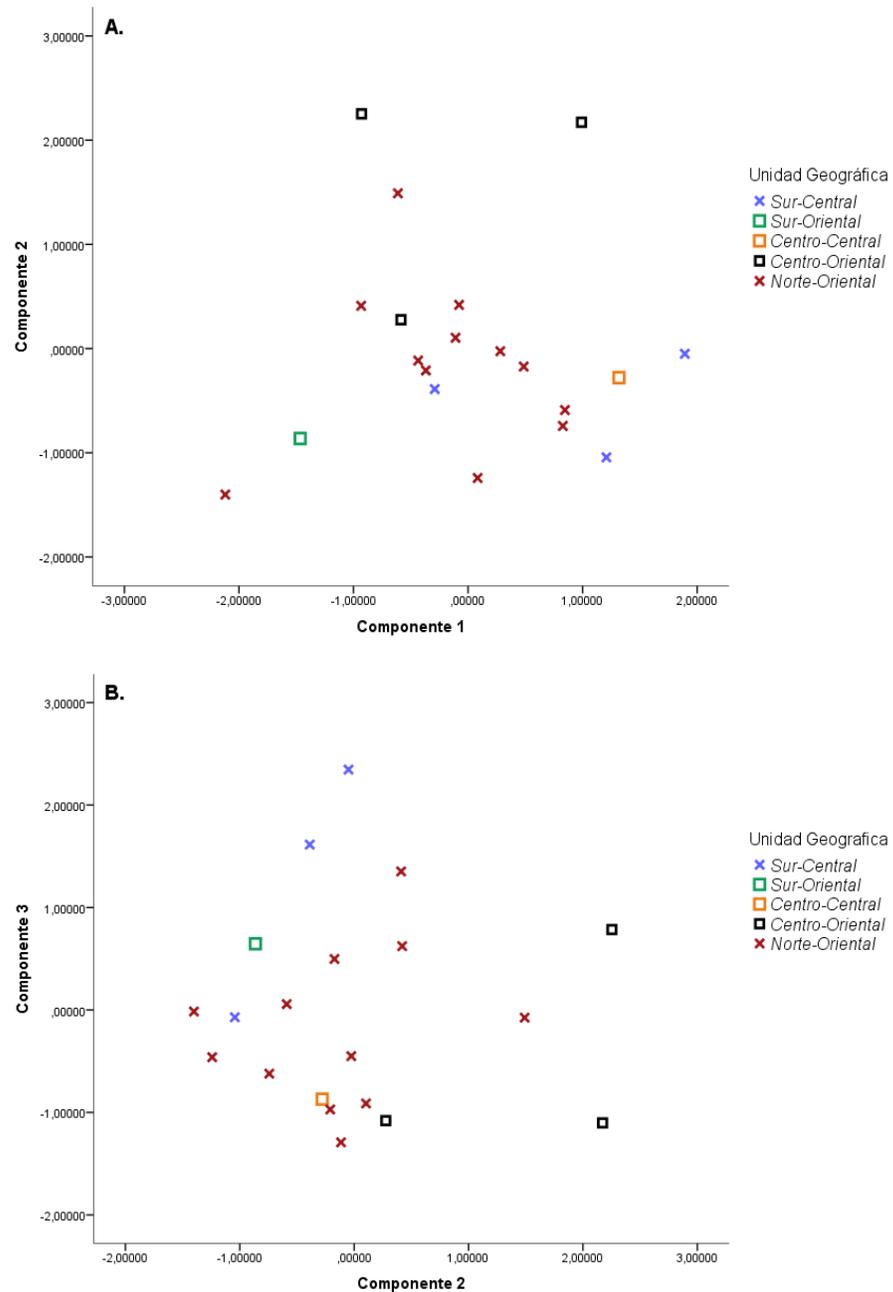


Figura 37. Componentes principales: A. CP1 vs. CP2 y B. CP2 vs. CP3 para las posibles diferenciaciones por unidades geográficas de *A. luismanueli*.

5.4.2. DIFERENCIACIÓN GEOGRÁFICA PARA *A. caudifer*

En trabajos anteriores se ha resaltado que la variabilidad morfométrica y morfológica de *A. caudifer* depende de las localidades de las que proviene y por eso siempre es tenido en cuenta al momento de realizar comparaciones morfológicas. Para el caso de Colombia, se ha indicado que la diversificación del género *Anoura* está asociada a la ramificación de los Andes colombianos (Mantilla-Meluk y Baker, 2010).

La actualización geográfica de *A. caudifer*, sugirió que las poblaciones del norte de la cordillera central y occidental corresponderían a esta especie (Mantilla-Meluk y Baker, 2006), pero los especímenes revisados se extienden a las tres cordilleras y de norte al sur de las mismas.

El ACP exploratorio por unidades se realizó para machos y para hembras por separado, debido al dimorfismo sexual secundario, En el caso de las hembras los tres componentes revelan un 69,871% de la variación distribuido así: CP1: 53,419%, CP2: 9,570% y CP3: 6,882%. Para CP1 las variables que más aportan a la variación son la longitud cóndilo-basal, la longitud del paladar, el largo mayor del cráneo, la longitud de la mandíbula y la longitud de la hilera maxilar (Tabla 9).

La comparación entre CP1 vs. CP2 separa especímenes de la parte nor-occidental de la cordillera central con algunos del sur-occidente de la cordillera occidental; a través del CP1 se disponen individuos grandes y pequeños en todas las agrupaciones (Figura 12). Los indicios sugieren que algunos especímenes del sur-occidente de la cordillera occidental son los más grandes y los del nor-occidente de la cordillera oriental son los más pequeños, sin embargo el número de hembras para algunas unidades es muy escaso y no permite la realización del MANOVA confirmatorio. Una comparación entre CP2 vs. CP3 no mostró evidencia de agrupación de especímenes geográficamente.

Con un poco de más resolución, en el ACP de los machos los tres componentes exhiben un 70,892% de variación distribuida para CP1 con 55,782%, CP2 con 8,933% y CP3 con 6,176%. Para CP1 las variables más importantes son la longitud cóndilo-basal, el largo de la mandíbula, el largo mayor del cráneo, la distancia del foramen mágnum hasta detrás de los incisivos y el largo del paladar (Tabla 17).

Tabla 17. Aporte de cada medida de mayor a menor para el primer componente principal de la comparación geográfica para *A. caudifer* hembras y machos.

<i>A. caudifer</i> (hembras)		<i>A. caudifer</i> (machos)	
Variable	CP1	Variable	CP1
LCB	,941	LCB	0,955
LP	,939	LMAN	0,950
LMC	,937	LMC	0,948
LMAN	,932	Dist.sinInc.	0,939
LHMAX	,920	LP	0,933
LHMAN	,868	AMT	0,896
c-c	,860	LHMAX	0,890
C-C	,850	AB	0,879
ANZ	,847	LHMAN	0,874
AMT	,818	C-C	0,870
ARMAN	,798	ANZ	0,823
Long. C1	,722	ANC	0,801
AB	,696	ARMAN	0,777
M3-M3	,685	c-c	0,775
p2	,685	Mínimo C-C	0,731
ANC	,656	ACO	0,725
Long. c1	,642	APO	0,673
ACO	,551	Long. C1	0,551
Mínimo C-C	,518	p2	0,499
APO	,508	ALC	0,379
ALC	,473	AR	0,315
Dist.sinInc.	,432	Long. c1	0,255
AR	,401	M3-M3	0,104

Para los machos, el CP1 vs. CP2 mostró una separación en tres agrupaciones: los individuos del sur-oriente de la cordillera central y la parte noroccidental de la cordillera oriental (1), algunos individuos de sur-occidente de la cordillera occidental (2) y el resto de unidades geográficas (3). A través del CP1 (Tabla 13), los *A. caudifer* del sur-oriente de la cordillera central y algunos individuos del sur-occidente de la cordillera occidental son más grandes que los especímenes del resto de agrupaciones de las tres cordilleras y de localidades alejadas geográficamente (Figura 39).

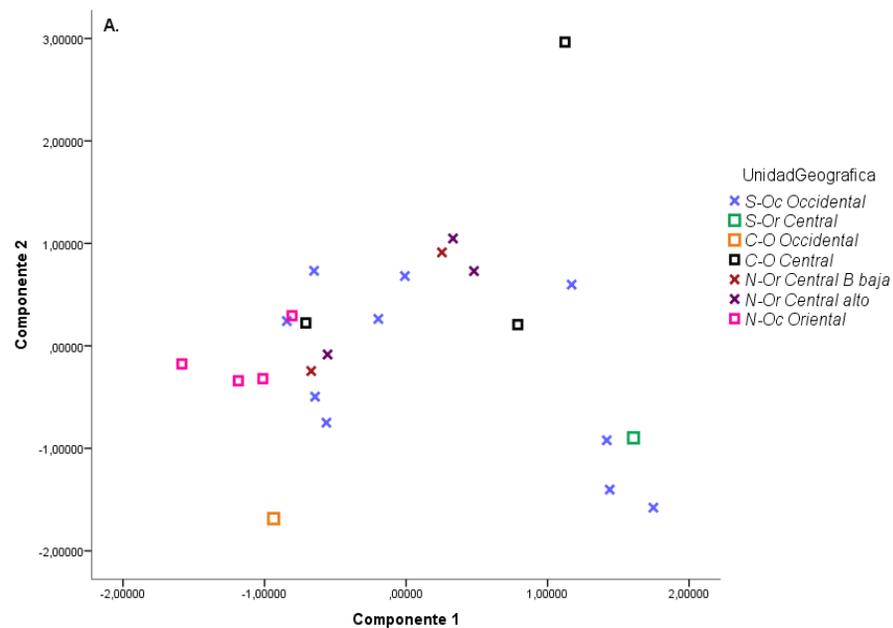


Figura 38. Componentes principales: A. CP1 vs. CP2 y B. CP2 vs. CP3 para las posibles diferenciaciones por unidades geográficas de las hembras de *A. caudifer*.

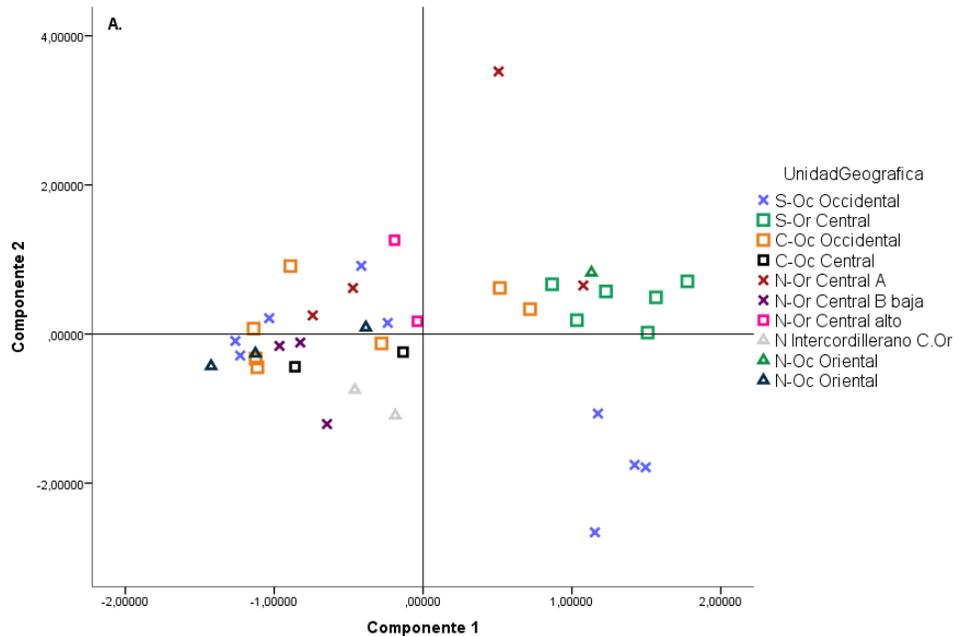


Figura 39. Componentes principales: A. CP1 vs. CP2 y B. CP2 vs. CP3 para las posibles diferenciaciones por unidades geográficas de los machos de *A. caudifer*.

Para los machos, individuos de diversas unidades se agrupan, lo que podría indicar que existe una asociación por tamaño más que por una variación geográfica. La prueba MANOVA confirmó diferencias significativas entre las unidades geográficas propuestas para las medidas del antebrazo y 9 medidas cráneo-dentales basada en $F_{(99,145, 483)} = 1,843$; $p < ,0005$; Lambda de Wilks= 0,000. Las ANOVA de cada variable revelaron diferencia significativa para 7 medidas (Tabla 18) de las 12 incluidas en el análisis. Se eliminaron aquellas variables con no homogéneas, determinadas con la prueba de Levene.

Las medidas relacionadas con la longitud del cráneo no son homogéneas ni normales, esto indica que efectivamente dentro de *A. caudifer* existe poblaciones segregadas por la longitud del cráneo. Por otro lado, la longitud del antebrazo y otras medidas (Tabla 17) tiene mayores promedios para especímenes del grupo sur-oriental de la cordillera central comparado con las otras unidades geográficas.

Aunque la información se encuentra limitada por el escaso número de muestra disponible para algunas unidades.

Tabla 18. Resultados de ANOVA para contrastes simples entre unidades geográficas cuyas variables presentan diferencia estadísticamente significativa (Lambda de Wilks $p < 0,05$).

Variable	F	Sig.
AB	4,056	,004
ARMAN	2,476	,042
ACO	8,099	,000
C-C	3,979	,004
c-c	3,471	,009
Mínimo C-C	3,241	,013
Long. C1	9,549	,000

Los contrastes entre pares de unidades con la prueba de Tukey ($p < 0,05$) revelaron que existe una diferencia significativa entre algunas unidades de la cordillera central, la cordillera occidental y el valle inter-cordillerano central-oriental para todas las medidas (Tabla 19).

Para todas las medidas, los especímenes de las unidades del sur-oriental (Grupo 1 y 2) son más grandes que aquellos del nor-oriental (Grupo 6) de la cordillera central; estos últimos tienen en promedio un antebrazo más largo y con mayor longitud en todas las medidas craneo- dentales.

El análisis de caracteres cualitativos entre unidades geográficas indica variación morfológica pero no geográfica. Al aumentar las localidades que conforman una unidad, también aumenta la variación de los caracteres, especialmente los relacionados con el borde del uropatagio y la dentición.

Tabla 19. Resumen de las comparaciones Post hoc entre unidades geográficas de *A. caudifer* para las variables diferentes estadísticamente (Tukey, $p < 0,05$).

Variable	Unidades Geográficas Comparadas (N° grupo)		Sig.
AB	S-Occ. Occidental (1)	S-Or. Central (2)	,026
	S-Or. Central (2)	C-Occ. Occidental (3)	,003
		N-Or. Central 1 (5)	,012
		N-Or. Central 2 (6)	,034
ACO	S-Occ. Occidental (1)	S-Or. Central (2)	,001
	S-Or. Central (2)	C-Occ. Occidental (3)	,001
		C-Occ. Central (4)	,035
		N-Or Central 2 (6)	,000
		Intercordillerano C-Or. (8)	,000
N-Or. Central 1 (5)	N-Or Central 2 (6)	,041	
C-C	S-Occ. Occidental (1)	S-Or. Central (2)	,039
	S-Or. Central (2)	C-Occ. Occidental (3)	,003
		C-Occ. Central (4)	,380
		N-Or. Central 2 (6)	,007
c-c	N-Or. Central 2 (6)	N-Or. Central 1 (5)	,021
		S-Or. Central (2)	,008
Mínimo C-C	S-Or. Central (2)	C-Occ. Occidental (3)	,021
Long. C1	S-Occ. Occidental (1)	S-Or. Central (2)	,000
		N-Or. Central 1 (5)	,021
	S-Or. Central (2)	C-Occ. Occidental (3)	,002
		C-Occ. Central (4)	,001
		N-Or. Central 2 (6)	,001
		Intercordillerano C-Or. (8)	,001
		C-Occ. Central (4)	,042
N-Or. Central 1 (5)	Intercordillerano C-Or. (8)	,043	

Los individuos del valle intercordillerano central-oriental son diferentes en la altura del proceso coronoides y la longitud del C1; para ésta última, los especímenes

intercordilleranos eran más anchos y para las otras dos son menos altos y largos, respectivamente.

Algunas series presentaban algún carácter particular que las distingue de otras, pero con sobrelape para el resto de características, por ejemplo, las sur-occidentales de la cordillera central tienen una cresta lambdoidal de borde más amplio junto con algunas del departamento de Caldas en la cordillera central; en una serie del norte de la cordillera oriental todos los individuos tienen P4 con talónidos muy reducidos, a diferencia de algunos individuos con el cíngulo postero-lingual como una cúspide medial interna.

De esta forma, se reconoce que la variación intra-específica tanto de caracteres cualitativos como cuantitativos puede estar relacionada al origen geográfico de la muestra, como sugirió Molinari (1994), pero no está relacionada a las unidades establecidas para este trabajo.

5.4.3. LOCALIDADES ATÍPICAS

Las localidades atípicas son aquellas de las que se tiene un reducido número de individuos (1 a 3) y corresponden a regiones en las cuales la representatividad es baja.

En su mayoría, corresponden a localidades de altitudes más bajas de lo esperado para *A. caudifer*, o para el caso específico del departamento de Magdalena, tierras altas que no hacen parte de los Andes (Tabla 20).

Con la amplia distribución de *A. caudifer* tanto en tierras altas como en tierras un poco más bajas (Figura 6), la variación podría explicarse con la altitud a la cuales las muestras están asociadas y a los recursos disponibles para la misma (alimento, refugio, entre otras). Un esfuerzo de muestreo en este tipo de localidades, ayudaría a conocer si la variación morfológica y morfométrica se relaciona tanto

latitudinalmente como a factores externos que pueden actuar como limitantes o facilitadores de la presencia de *A. caudifer*.

Tabla 20. Localidades atípicas para *A. caudifer* con algunas medidas generales

Departamento	Altura de la localidad	Número de Colección	Medidas Generales (LT, LC, AB)
Magdalena Sierra Nevada de Santa Marta	2200	ICN 5350 ICN 5351 ICN 5352	63 – 55 – 58 Sin cola 36,46 – 37,67 – 37,07
Casanare	-	ICN 8322	57 Sin cola 35,05
Valle del Cauca	-	CSJ-m 097 CSJ-m 098	No Sin cola 35,59 – 36,7
Caquetá	204 msnm	ICN 14712	49,6 Sin cola 34,66
Guajira	-	ICN 15097	55,4 Sin cola 38,49
Vaupés	-	ICN 17708	56 Sin cola 37,09

6. CONCLUSIONES

Los caracteres utilizados para diferenciar especies del complejo *A. caudifer* tales como la densidad de pelos en el uropatagio, el surco de los caninos y el tercer premolar superior presentan formas variables son consistentes dentro de las series, pero no dentro de las especies. Así, son caracteres útiles para separaciones preliminares más no para determinaciones taxonómicas.

Anoura caudifer presenta posible dimorfismo sexual secundario en los caracteres relacionados con el ancho y el largo de los caninos, siendo los machos más grandes que las hembras. Las demás especies del complejo no presentan dimorfismo sexual secundario.

Morfométricamente, *A. luismanueli* se distingue con mayor facilidad de *A. caudifer*, con un cráneo significativamente más corto. Los caracteres discretos que apoyarían la diferenciación se relacionan con el M1 y con la longitud del hocico.

Anoura aequatoris es la especie que presenta mayor dificultad de identificación ya que sus medidas se superponen con *A. caudifer* y morfológicamente no existe un carácter discreto o continuo para identificar correctamente los especímenes.

De forma opuesta *A. luismanueli* tiene poca variación con una alta consistencia de los caracteres discretos y baja frecuencia de variación individual.

Los análisis geográficos sugieren que dentro de los especímenes asignados a *A. caudifer* existe diferencia significativa para la mayoría de medidas utilizadas; estas diferencias se centran entre agrupaciones del sur de la cordillera central y agrupaciones hacia el norte de las cordilleras central, oriental y occidental de cráneos. Por lo tanto se observa una tendencia de segregación geográfica, pero no para la propuesta por cordillera y vertientes. En parte se debe a la falta de registro en algunas localidades.

7. RECOMENDACIONES

Una aproximación más detallada de la morfología craneal y dental de los pequeños *Anoura* en Colombia y posterior comparación daría información para comprender la variación intra e interespecífica.

Adicionalmente, la revisión de especímenes procedentes de otras localidades de América, permitiría apoyar la utilidad de los caracteres observados o si presentan más variación que la encontrada a partir de los ejemplares procedentes del país.

Otra perspectiva como la morfometría geométrica ayudaría a comprender y evaluar cómo el tamaño y la forma en general influiría en la diversificación dentro del género *Anoura* y más específicamente las especies asociadas a *A. caudifer* y sus implicaciones ecológicas y evolutivas para las pequeñas especies del género *Anoura*.

Muchos trabajos han sugerido la relación entre el tamaño del cráneo con las plantas que hacen parte de su dieta, por lo cual estudios sobre dieta que evalúen esta relación podrían ayudar a identificar patrones en las poblaciones y especies.

Los análisis moleculares y morfológicos serán críticos y útiles para validar las actuales propuestas taxonómicas, así como para asociar las diferencias morfológicas intra-específicas del género *Anoura* a regiones geográficas de Colombia.

8. BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, L. F. (Ed.) 2007. Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia. 416 pp.
- ALBERICO, M. S., y J. E. OREJUELA. 1982. Diversidad específica de dos comunidades de murciélagos en Nariño, Colombia. *Cespedesia*, supl., 3:31–40.
- ALBUJA, I. 1982. Murciélagos del parque regional Ucumarí, Risaralda. Informe del instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional.
- ALBUJA, I. 1983. Murciélagos del Ecuador .Quito, Ecuador: Escuela Politécnica Nac., Depto. Cien. Biol., xii+ 285 pp.+map.
- BAKER, R. J., PORTER C. A., PATTON J. C. y R. A. VAN DEN BUSSCHE. 2000. Systematics of the bats of the family Phyllostomidae based on RAG2 DNA sequences. *Occasional Papers, Museum of TexasTech University* 202:1-16.
- BARQUEZ, R. M., M. A. MARES y J. K. BRAUN 1999. *The bats of Argentina. Special Publications of the Museum* 42. Lubbock: Texas Tech University Press, 10 (unnumbered) + 275 pp.
- CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América Del Sur. *Rev. Mus. Argentino Cien. Nat. "Bernardino Rivadavia," Cien. Zool.* 4: xvi+iv +308, 1957.
- CARTER, D. C., y P. G. DOLAN. 1978. *Catalog of type specimens of Neotropical bats in selected European museums.* Special Publications of the Museum 15. Lubbock: Texas Tech University Press, 136 pp.
- GARDNER, A. 2007. *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats.* Vol 1: ISBN-13: 978-0-226-28240-4.
- GEOFFROY, E. 1818. Sur de nouvelle chauve-soris, sus lenom de Glossophages. *Mémoires de Muséum d'Histoire Naturelle (Paris)* 4:411-418, pls. 17-18.

- HANDLEY, C. O., JR. 1984. New species of mammals from northern South America: A long-tongued bat, genus *Anoura* Gray. *Proc. Biol. Soc. Washington* 97:513–21.
- _____. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young Univ. Sci. Bull.*, biol. ser., 20(5):1–89, +2, map.
- HERSHKOVITZ, P. 1949. Mammals of Northern Colombia. Preliminary report No. 5: Bats (Chiroptera). *Proceedings of the United States National Museum* 99:429-454.
- HUSSON, A. M. 1962. The bats of Suriname. *Zool. Verhand., Rijksmus. Nat. Hist., Leiden* 58:1–282, 30 pls.
- JARRÍN-V. P. y T. H.KUNZ. 2008. Taxonomic history of the genus *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) with insights into the challenges of morphological species delimitation. *Acta Chiropterologica*, 10(2): 257–269, 2008.
- JARRÍN-V. P. y D.COELLO 2012. Quantification of morphological variation within species of *Anoura* from Ecuador, with an emphasis on *A. fistulata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterológica*, 14(2): 317–333, 2012.
- KATTAN, G. H., P. FRANCO, V. ROJAS, y G. MORALES. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31: 1829-1839.
- KOOPMAN, K. F. 1981. The distributional patterns of New World nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:352-369.
- _____. 1994. Chiroptera systematic. *Handbuch der Zoologie, Mammalia*, 8: 1-217.
- LÖNNBERG, E. 1921. A second contribution to the mammalogy of Ecuador with some remarks on *Caenolestes*. *Arkive För Zoologi* 14:1-104.
- MANTILLA-MELUK H. y R. J. BAKER. 2006. Systematics of Small *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with Description of a New Species. *Museum of Texas Tech University*. 261: 1 – 16.

- MANTILLA-MELUK, H. y R. J. BAKER. 2008. Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae, *Anoura fistulata*: distribution extension. CheckList, 4. 427-430.
- MANTILLA-MELUK, H., H. E. RAMIREZ-CHAVES, FERNANDEZ-RODRIGUEZ C., y BAKER R. J. 2009. Mammalia, Chiroptera, *Anoura fistulata* Muchhala, Mena-V, y Albuja-V, 2005: distribution extension. CheckList, 5. 463-467.
- MANTILLA-MELUK, H. A. M. JIMENEZ-ORTEGA y R. J. BAKER. 2009. Range extension of *Anoura aequatoris* and notes on distributional limits of small *Anoura* in Colombia. Investigación, Biodiversidad y Desarrollo. 28(1): 107-112.
- MANTILLA-MELUK, H., JIMÉNEZ-ORTEGA, A. M. y BAKER, R. J. 2009. Phyllostomid bats of Colombia: Annotated checklist, distribution, and biogeography. Special Publications, Museum of Texas Tech University No. 56.
- MANTILLA-MELUK, H., L. F. AGUIRRE y A. M. JIMENEZ-ORTEGA, 2012. First record of *Anoura aequatoris* (Lönnberg, 1921) (Chiroptera: Phyllostomidae) from Bolivia. *Biodiversidad Neotropical*, 2(1), 21-26.
- MOLINARI, J. 1994. A new species of *Anoura* (Mammalia Chiroptera Phyllostomidae) from the Andes of northern South America. *Tropical Zoology* 7:73-86.
- MUCHHALA, N., y JARRÍN-V P. 2002. Flower visitation by bats in cloud forests of western Ecuador. *Biotropica* 34:387–395.
- MUCHHALA, N, P. MENA-V y L. ALBUJA-V. 2005. A new species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Ecuadorian Andes. *Journal of Mammalogy* 8.
- MUÑOZ, J. 2001. Los Murciélagos de Colombia: Sistemática, distribución, descripción, historia natural y ecología. Universidad de Antioquia. xvii+391 pp.
- NAGORSEN, D., y J. R. TAMSITT 1981. Systematics of *Anoura cultrata*, *A. brevirostrum*, and *A. werckleae*. *Journal of Mammalogy*, 62: 82–100.
- OPREA M., L. AGUILAR, WILSON Don E. 2009. *Anoura caudifer* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species*, 844. 1 -8.

- PACHECO, V., L. AGUIRRE y H. MANTILLA 2008. *Anoura luismantilla*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2 www.iucnredlist.org.
- PACHECO, V y 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, Universidad Mayor de San Marcos* 21:57-81.
- PETERS, W. 1868. Über die zu den Glossophagæ gehörigen Flederthiere und über eine neue Art der Gattung Colëura. *Monatsber.König. Preuss. Akad.Wiss. Berlin* 1869:361–68.
- PHILLIPS, C. 1971. The dentition of Glossophagine bats: Development, morphological characteristics, variation, pathology, and evolution. *Miscellaneous publication Museum of Natural History, University of Kansas*. 54: 1–138.
- RANGEL-CH., J. O. 2000. La diversidad beta: tipos de vegetación. Pp. 658-719 in *Colombia diversidad biótica III* (Orlando Rangel-Ch., ed.). Instituto de Ciencias Naturales, Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- REIS, N. DOS R. 1984. Estrutura de comunidade de morcegos na região de Manaus, Amazonas. *Rev. Bras. Biol.* 44:247–54.
- RODRÍGUEZ-POSADA, M. y P. SÁNCHEZ-PALOMINO, 2009. Taxonomía del género *Phyllostomus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Colombia. *Mastozoología Neotropical*, en prensa, Mendoza, 2009. ISSN 0327-9383.
- RODRIGUEZ-POSADA, M. 2010 Murciélagos de un bosque en los Andes centrales de Colombia con notas sobre su taxonomía y distribución. *Caldasia*, 32: 167-182.
- SANBORN, C. C. 1933. Bats of genera *Anoura* and *Lonchoglossa*. *Field Museum of Natural History (Zoological Series)* 27:23-28.
- SANBORN, C. C. 1938. Notes on Neotropical bats. *Occasional Papers Museum of Zoology, University of Michigan*, no. 373:1–5.

- SANBORN, C. C. 1941. Descriptions and records of Neotropical bats. Field Museum of Natural History (Zoological Series), 27:371–87.
- SIMMONS, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529, in Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference (D. E. WILSON and D. M. REEDER, eds.), 3rd edition. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 2142 pp.
- SMITH, P. 2012. *Anoura caudifer* in FAUNA Paraguay Handbook of the Mammals of Paraguay. Number 43, 2012.
- TADDEI, V. A. 1975. Phyllostomidae (Chiroptera) do norte ocidental do estado de SAo Paulo. I–Phyllostominae. *Ciencia e Cultura*. 27:621–32.
- TAMSITT, J. R., y D. VALDIVIESO 1966. Taxonomic Comments on *Anoura caudifer*, *Artibeus lituratus* and *Molossus molossus*. Journal of Mammalogy, 47: 230–238.
- VELAZCO, P. M. y S. SOLARI 2003. Taxonomía de *Platyrrhinus dorsalis* y *Platyrrhinus lineatus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Perú. *Mastozoología Neotropical* 10:2303–319.
- WETTERER A. L., V. ROCKMAN M. y N. B. SIMMONS. 2000. Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restricted sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 248:1-200.
- WILLIG M.R, R.D. OWEN y R.L. COLBERT 1986. Assessment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of the univariate approach. *Systematic Zoology* 35:195-203.

ANEXOS

Anexo 1. Especímenes Revisados y Localidades Registradas

Anoura aequatoris **Antioquia:** *Andes* (ICN: 16501). **Cauca:** *Santa Rosa* (MHNUC 1465, 1468, 1469, 1546, 1547g). **Huila:** *Tervel* (ICN: 21195 21194).

Anoura caudifer **Antioquia:** *Amalfi* (CTUA 10653, CZE 026, 027, 029, 058, 064, 084, 128, 233); *Caldas* (CTUA 11324, 11325, 11327, 11318); *Carmen de Viboral* (CTUA 10292, 10142); *Cocorná* (ICN 9763); *Granada* (CTUA 11298, 11294, 11300); *Jardín* (CTUA 10786. ICN 16455); *La Estrella* (CTUA 10206); *Medellín* (CSJ-m 099); *Montebello* (CTUA 10793); *Puerto Nare* (CTUA 10672); *Puerto Triunfo* (CTUA: 10359, 10296 CSJ-m 001); *San Carlos* (ICN 19369) *San Luis* (CTUA 10248. ICN: 9848, 9849); *Urrao* (CTUA 10784); *Zaragoza* (IND: 0967, 0989, 0952). **Boyacá:** *Togüi* (ICN 5313); *Pajarito* (ICN 8031); *Santa María* (ICN 16340). **Caldas:** *Manizales* (MHNUCa 0280); *Norcasia* (MHNUCa 0892); *Pácora* (MHNUCa 1135); *Samaná* (MHNUCa 0036, 0044, 0058, 0059, 0060, 0078, 0120); *Villa María* (MHNUCa 0281). **Caquetá:** *Rio Cuñaré* (ICN 14712). **Casanare:** *Aguazul* (ICN 8322). **Cauca:** *Cajibío* (MHNUC 1077, 1078, 1081); *El Tambo* (MHNUC 0508, 0509, 0510, 0822, 0823, 0824, 0825, 0826, 0827, 0828, 0829, 0830, 0831, 0832, 0833, 0834, 0835, 0836, 0837, 0838, 0839, 0840); *Piendamó* (ICN 5935); *Popayán* (MHNUC 0577, 1375); *Totoró* (MHNUC 1031, 1032, 1033) **Guajira:** *Barrancas* (ICN 15097). **Huila:** *PNN Cueva de los Guácharos* (IND 2222 , 1959). **Magdalena:** *Santa Marta* (ICN 5350, 5351, 5352). **Meta:** *Acacías* (ICN 13833). **Quindío:** *Salento* (MHNUCa 0672). **Risaralda:** *Pereira* (MHNUCa 0281, 0282); *Parque Municipal Nona* (MHNUCA 0678, 0679). **Santander:** *Carmen de Chucurí* (MHNUCa 0782); *Charalá* (ICN 6602, 6603, 6604, 6605, 6606, 6607, 6608, 8123, 8124, 8981); *Mogotes* (ICN 5601); *San Gil* (ICN 19495); *Suaita* (ICN: 15295, 15296, 15297, 15298). **Tolima:** *Ibagué* (CZUT-M: 204, 263, 757). **Valle del**

Cauca: *Alcalá* (MUJ 1639); *Calima* (ICN: 8890, 8891, 8892, 9155, 9156, 9157, 9158, 9159, 9160); *Yotoco* (CSJ-m 098, 097). **Vaupéz**: *Caparú* (ICN 17708).

Anoura luismanueli **Cauca**: *Santa Rosa* (IAvH 6054) **Cundinamarca**: *Bojacá* (MUJ 0400, 0453); *Supatá* (MUJ 1475, 1491); *Zipacón* (MUJ 0365, 0371, 0487).

Huila: *PNN Cueva de los Guácharos* (IAvH 1950, 1958, 1995, 2220) **Putumayo**: *Mocoa* (IAvH 6813, 6814, 6815, 6827, 6829, 6830, 6831, 6834) **“Ponce”** (MUJ 486) . **Quindío**: *Génova* (IAvH 6985). **Risaralda**: *Pereira* (IAvH 6986; MUJ 1106,1129). **Santander**: *Encino* (ICN 17520, 17521, 17522, 17523, 17524, 17525, 17526, 17527, 17528, 17529, 17530, 17531, 17532, 17533, 19959).

Anoura cadenai **Huila**: *Paicol* (ICN 17747) **Risaralada**: *Pereira* (MUJ 1109)

Anoura sp. **Cundinamarca**: *Supatá* (MUJ 1490); *Facatativá* (MUJ 482)

Anexo 2. Medidas generales y cráneo-dentales por especies

Tabla 21. Resumen del número de individuos revisados por especie y sexo de *A. aequatoris*, *A. caudifer*, *A. luismanueli* y *A. cadenai*, con las medidas externas y cráneo-dentales incluidas en los análisis. En orden se muestra la media, la desviación estándar, el rango mínimo y máximo y el número de individuos.

Medidas	<i>A. aequatoris</i>		<i>A. caudifer</i>		<i>A. luismanueli</i>		<i>A. cadenai</i>
	Hembra N= 3	Macho N= 4	Hembra N= 47	Macho N= 58	Hembra N=19	Macho N= 14	Hembra N= 1
AB	35,17 ± 1,07 (34,33 - 36,38) 3	34,90 ± 0,84 (33,96-35,82) 4	35,65 ± 1,23 (32,87 - 38,25) 44	35,51 ± 1,61 (32,00 - 39,76) 57	35,34 ± 0,94 (33,96 - 37,22) 19	36,00 ± 1,92 (34,56 - 42,35) 14	34,71
MC4	34,84 ± 0,92 (33,78 - 35,40) 3	34,69 ± 0,99 (3,53-35,94) 4	34,75 ± 1,26 (32,42 - 38,36) 44	34,93 ± 1,38 (32,17 - 39,07) 52	34,63 ± 0,95 (33,33 - 36,62) 11	35,28 ± 2,16 (33,45 - 41,86) 12	34,39
FL4	8,45 ± 0,84 (7,49 - 9,04) 3	8,74 ± 0,45 (8,12-9,07) 4	9,01 ± 0,53 (7,98 - 10,12) 44	8,90 ± 0,52 (7,68 - 9,86) 52	8,91 ± 0,22 (8,67 - 9,36) 11	8,94 ± 0,56 (8,25 - 10,36) 12	8,37
MC5	29,50 ± 0,66 (28,99 - 30,24) 3	29,36 ± 0,82 (28,36-30,31) 4	30,00 ± 1,24 (27,82 - 32,77) 44	29,92 ± 1,41 (27,79 - 33,51) 51	29,35 ± 0,89 (27,55 - 30,47) 11	29,94 ± 2,21 (28,05 - 36,35) 12	28,9
FL5	7,78 ± 0,53 (7,19 - 8,21) 3	7,98 ± 0,67 (7,03-8,52) 4	7,95 ± 0,51 (7,15 - 9,14) 44	7,86 ± 0,45 (6,76 - 8,87) 52	7,52 ± 0,41 (6,88 - 8,15) 11	7,73 ± 0,49 (6,81 - 8,76) 12	6,87
LMC	21,41 ± 0,16 (21,27 - 21,58) 3	21,59 ± 0,25 (21,36-21,83) 4	22,22 ± 1,04 (20,21 - 24,76) 42	22,29 ± 1,15030 (20,66 - 25,30) 50	21,53 ± 0,48 (20,26 - 22,18) 19	21,64 ± 0,96 (20,96 - 24,85) 14	21,93
ALC	6,88 ± 0,20 (6,68 - 7,07) 3	6,85 ± 0,2 (6,68-7,14) 4	6,9445 ± 0,20 (6,58 - 7,53) 42	6,95 ± 0,16668 (6,58 - 7,35) 50	6,79 ± 0,17 (6,58 - 7,18) 19	6,87 ± 0,28 (6,37 - 7,58) 14	6,72

Medidas	<i>A. aequatoris</i>		<i>A. caudifer</i>		<i>A. luismanueli</i>		<i>A. cadenai</i>
	Hembra N= 3	Macho N= 4	Hembra N= 47	Macho N= 58	Hembra N=19	Macho N= 14	Hembra N= 1
LP	10,94 ± 0,44 (10,44 - 11,25) 3	10,54 ± 0,41 (9,96-10,94) 4	11,3638 ± 0,89 (9,88 - 13,43) 42	11,26 ± 0,99 (9,95 - 13,60) 51	10,58 ± 0,37 (9,60 - 11,22) 19	10,47 ± 0,25 (10,06 - 10,89) 12	11,23
AR	3,87 ± 0,68 (3,33 - 4,63) 3	4,24 ± 0,53 (3,49-4,66) 4	3,6179 ± 0,28 (3,21 - 4,64) 42	3,73 ± 0,39 (3,04 - 5,11) 53	3,46 ± 0,14 (3,26 - 3,71) 19	3,61 ± 0,30 (3,35 - 4,52) 14	3,6
APO	4,47 ± 0,15 (4,33 - 4,63) 3	4,51 ± 0,2 (4,22-4,66) 4	4,5412 ± 0,21 (4,08 - 5,10) 42	4,62 ± 0,22 (4,27 - 5,30) 53	4,47± 0,18 (4,17 - 4,83) 19	4,56 ± 0,18 (4,23 - 4,88) 14	4,48
ANZ	8,79 ± 0,12 (8,65 - 8,86) 3	8,91 ± 0,17 (8,72-9,12) 4	9,1843 ± 0,40 (8,05 - 10,26) 42	9,36 ± 0,48 (8,14 - 10,53) 51	8,96 ± 0,24 (8,63 - 9,50) 19	9,05 ± 0,40 (8,18 - 9,79) 14	9,03
ANC	8,75 ± 0,21 (8,51 - 8,91) 3	8,63 ± 0,29 (8,42-9,05) 4	8,8102 ± 0,25 (8,42 - 9,56) 42	8,88 ± 0,24 (8,32 - 9,43) 51	8,70 ± 0,13 (8,34 - 8,97) 19	8,79 ± 0,35 (8,27 - 9,71) 14	8,61
AMT	8,81 ± 0,29 (8,62 - 9,14) 3	8,54 ± 0,82 (7,34-9,08) 4	8,9863 ± 0,31 (8,22 - 9,46) 41	9,11 ± 0,34 (8,59 - 9,93) 51	8,80 ± 0,23 (8,47 - 9,38) 19	8,97 ± 0,42 (8,55 - 10,25) 14	8,96
LCB	20,78 ± 0,31 (20,56 - 21,13) 3	21,00 ± 0,28 (20,8-21,39) 4	21,6019 ± 1,13 (19,58 - 24,24) 42	21,63 ± 1,19 (20,19 - 24,57) 50	20,75 ± 0,53 (19,58 - 21,44) 19	20,96 ± 1,06 (19,83 - 24,35) 14	21,45
LMAN	15,13 ± 0,34 (14,86 - 15,51) 3	15,46 ± 0,31 (15,08-15,83) 4	16,12 ± 1,01 (14,36 - 18,26) 40	16,14 ± 1,09 (14,21 - 18,54) 51	15,41 ± 0,41 (14,60 - 16,48) 19	15,66 ± 0,68 (15,01 - 17,89) 14	15,56
ARMAN	1,70 ± 0,13 (1,59 - 1,84) 3	1,69 ± 0,08 (1,59-1,79) 4	1,73 ± 0,19 (1,36 - 2,25) 41	1,92 ± 0,22 (1,55 - 2,40) 52	1,69 ± 0,15 (1,49 - 2,01) 19	1,76 ± 0,13 (1,55 - 2,11) 14	1,83
ACO	3,54 ± 0,08 ±(3,47 - 3,63) 3	3,68 ± 0,22 (3,56-4) 4	3,69 ± 0,35 (3,07 - 4,91) 38	3,96 ± 0,35 (2,96 - 4,83) 51	3,49 ± 0,27 (3,20 - 4,16) 19	3,69 ± 0,33 (3,27 - 4,70) 14	3,72
LHMAN	7,75 ± 0,13 (7,66 - 7,90) 3	7,98 ± 0,22 (7,77-8,25) 4	8,34 ± 0,53 (7,40 - 9,65) 38	8,34 ± 0,54 (7,39 - 9,83) 52	7,83 ± 0,27 (7,39 - 8,47) 18	7,98 ± 0,57 (7,20 - 9,53) 13	8,27

Medidas	<i>A. aequatoris</i>		<i>A. caudifer</i>		<i>A. luismanueli</i>		<i>A. cadenai</i>
	Hembra N= 3	Macho N= 4	Hembra N= 47	Macho N= 58	Hembra N=19	Macho N= 14	Hembra N= 1
LHMAX	7,91 ± 0,22 (7,68 - 8,11) 3	8,06 ± 0,16 (7,85-8,25) 4	8,42 ± 0,53 (7,64 - 9,65) 39	8,38 ± 0,55 (7,67 - 9,83) 52	7,98 ± 0,16 (7,61 - 8,29) 17	7,89 ± 0,25 (7,29 - 8,20) 11	8,56
Dist. Sin Incisivos	18,51 ± 0,49 (18,06 -19,03) 3	18,62 ± 0,2 (18,47-18,92) 4	19,00 ± 1,98 (8,58 - 21,94) 42	19,28 ± 0,16 (17,91 - 21,94) 50	18,51 ± 0,44 (17,65 - 19,47) 19	18,78 ± 0,85 (18,26 - 21,49) 13	19,24
C-C	4,21 ± 0,12 (4,08 - 4,28) 3	4,11 ± 0,07 (4,04-4,18) 4	4,21 ± 0,23194 (3,64 - 4,74) 42	4,35 ± 0,26 (3,88 - 4,94) 49	4,00 ± 0,19 (3,63 - 4,33) 15	4,11 ± 0,38 (3,69 - 5,07) 10	4,29
c-c	3,36 ± 0,12 (3,23 - 3,46) 3	3,34 ± 0,04 (3,3-3,38) 4	3,42 ± 0,24 (2,97 - 3,94) 37	3,51 ± 0,21 (2,97 - 4,00) 48	3,18 ± 0,09 (3,00 - 3,38) 16	3,32 ± 0,28 (2,82 - 3,95) 11	3,5
Mínimo C-C	2,91 ± 0,15 (2,77 - 3,06) 3	2,94 ± 0,03 (2,91-2,97) 4	2,92 ± 0,19 (2,32 - 3,32) 41	3,03 ± 0,22 (2,62 - 3,42) 50	2,88 ± 0,20 (2,56 - 3,15) 13	2,94 ± 0,24 (2,63 - 3,22) 7	-
M3-M3	5,57 ± 0,28 (5,28 - 5,84) 3	5,5 ± 0,16 (5,37-5,68) 4	5,54 ± 0,23 (5,21 - 6,20) 34	5,79 ± 1,55 (5,21 - 16,17) 48	5,46 ± 0,27 (4,75 - 5,86) 16	5,52 ± 0,31 (5,17 - 6,28) 11	5,6
P2	0,46 ± 0,07 (0,40 - 0,53) 3	0,49 ± 0,02 (0,46-0,51) 4	0,52 ± 0,06 (0,39 - 0,64) 41	0,52 ± 0,08 (0,31 - 0,83) 52	0,47 ± 0,07 (0,38 - 0,67) 16	0,50 ± 0,11 (0,36 - 0,72) 13	-
p2	0,91 ± 0,07 (0,83 - 0,97) 3	0,87 ± 0,08 (0,78-0,96) 4	0,93 ± 0,08 (0,75 - 1,18) 41	0,91 ± 0,08 (0,53 - 1,08) 53	0,88 ± 0,08 (0,74 - 0,99) 18	0,84 ± 0,09 (0,71 - 1,05) 14	1,02
Longitud C1	1,95 ± 0,14 (1,79 - 2,04) 3	2,01 ± 0,09 (1,89-2,09) 4	1,95 ± 0,14 (1,55 - 2,39) 41	2,10 ± 0,18 (1,84 - 2,48) 51	1,88 ± 0,11064 (1,68 - 2,13) 18	1,82 ± 0,19 (1,52 - 2,11) 11	1,96
Longitud c1	1,76 ± 0,03 (1,73 - 1,79) 3	1,64 ± 0,12 (1,47-1,74) 4	1,70 ± 0,14 (1,49 - 2,25) 42	1,94 ± 1,013 (1,45 - 9,02) 52	1,63 ± 0,12 (1,45 - 1,90) 19	1,65 ± 0,11 (1,44 - 1,88) 13	1,82

