



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA CRANEAL DEL
MURCIÉLAGO FRUGÍVORO *Sturnira hondurensis*
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BÍOLOGO

P R E S E N T A :

IVÁN ALEJANDRO HERNÁNDEZ CHÁVEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
BIÓL. GIOVANI HERNÁNDEZ CANCHOLA**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno.

Hernández

Chávez

Iván Alejandro

55 61 60 34 14

Universidad Nacional Autónoma de
México

Facultad de Ciencias

Biología

310052232

2. Datos del tutor

Biól.

Giovani

Hernández

Canchola

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Sandra Milena

Ospina

Garcés

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Livia Socorro

León

Paniagua

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Zamira Anahí

Ávila

Valle

6. Datos del sinodal 4

Dr.

Joaquín

Arroyo

Cabrales

7. Datos del trabajo escrito

Variación morfológica craneal del murciélago frugívoro *Sturnira hondurensis*
(Chiroptera: Phyllostomidae)

58 p.

2018

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A mi tutor, el Biól. Giovani Hernández Canchola, por todo su apoyo.

A la Dra. Livia León Paniagua, por abrirme las puertas del laboratorio de Mastozoología.

Al apoyo financiero del proyecto CONACyT 239482 “Diversificación de dos especies del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Mesoamérica” a cargo de la Dra. Livia León Paniagua.

A los curadores y personal de las diferentes colecciones científicas que facilitaron la toma de fotografías para este trabajo: Dra. Livia León Paniagua (Colección de Mamíferos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias – Universidad Nacional Autónoma de México), Dr. Fernando Cervantes Reza y M. en C. Yolanda Moncada Hortelano (Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología – Universidad Nacional Autónoma de México), Dr. Burton K. Lim y Dra. Jacqueline Miller (Royal Ontario Museum), Dr. Bernal Rodríguez Herrera y M. en C. David Villalobos Chaves (Colección de Mamíferos del Museo de Zoología – Universidad de Costa Rica), Dr. Bruce Patterson (Field Museum of Natural History).

A los M. en C. Romano Vázquez García y Cirene Gutiérrez Blando, por enseñarme las primeras bases dentro de la morfometría geométrica.

A la Dra. Sandra Ospina Garcés, por sus valiosos comentarios durante la realización de este trabajo.

Al Biól. Martín Cabrera Garrido, por facilitarme su cámara fotográfica que fue parte fundamental en este trabajo y a Josué Sánchez Miranda, por enseñarme a tomar las fotografías.

A los miembros del jurado encargados de la revisión de este trabajo: Dra. Sandra Ospina Garcés, Dra. Livia León Paniagua, Biól. Giovani Hernández Canchola, Dra. Zamira Ávila Valle y Dr. Joaquín Arroyo Cabrales.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres Hilda y Rodolfo y a mi hermano Rafael, por todo su cariño, esfuerzo, apoyo, comprensión y paciencia que me han acompañado hasta poder llegar a esta meta. Muchas gracias.

A mis abuelos Alicia y José, por su ejemplo y por todo su cariño y apoyo.

Al resto de mi familia: tíos, primos, sobrinos, por las risas, los buenos momentos y por todo su apoyo.

A Huiti y Vero, por su amistad y todas las experiencias vividas.

A Ornito-Alfonso, por hacer más divertida y llena de memes la vida en la facultad.

A Livia, por inspirarme para elegir el mundo de la mastozoología, gracias por todo.

A Gio, por todos los aprendizajes y sobre todo por su infinita paciencia y su tolerancia a mis memes.

A mis sturnihermanos y a toda la mastofamilia por hacer más amenos los momentos en el cubil: Josué, Sarita, Lorena, Yire, Martín, Lázaro, Adriana, Brenda, el Juan, Tania, Alfredo, Marco, Lucía, Alina, Melissa, Rodolfo (anexas: Katia, Nohemí y Eli).

A todos los que de una forma u otra han enriquecido este camino con diversas experiencias y aprendizajes, que me han llevado a ser quien soy. Gracias.

A. M. G. D.

RESUMEN

Los estudios con morfometría geométrica han sido sugeridos para realizar estudios intraespecíficos, ya que permiten detectar pequeños cambios en la forma de los organismos o alguna de sus estructuras. Utilizamos ésta técnica para analizar el cráneo de los tres grupos genéticos (oeste, centro, este) recientemente descritos en *Sturnira hondurensis*, una especie de murciélago montano que se distribuye desde el sur de Sinaloa y Tamaulipas hasta Nicaragua, y con ello aportar información sobre el grado de variación intraespecífica. Se analizaron 193 ejemplares de *S. hondurensis*, utilizando seis módulos craneales: vista dorsal, caja craneal lateral, cóndilo occipital lateral, rostro lateral, fosa glenoidea y borde posterior del palatino, así como las medidas del largo y ancho craneal. Los módulos se sometieron a análisis multivariados de ordenación, posteriormente se incluyó a sus especies relacionadas (*S. burtonlimi*, *S. mordax* y *S. oporaphilum*) para describir la similitud morfológica craneal mediante análisis de Cluster y una prueba de Mantel entre distancias Procrustes y genéticas para evaluar si existe una correlación entre las diferencias morfológicas y genéticas. Las medidas lineales se sometieron a una ANOVA de dos vías. El grupo del oeste mostró diferencias en la forma de los módulos dorsal, caja y cóndilo occipital, posiblemente debidas a las condiciones ambientales donde habita. También presentó el menor tamaño, posiblemente debido a factores ambientales o ecológicos. Se encontró correlación entre distancias genéticas y morfométricas, lo cual puede explicar que las diferencias morfológicas encontradas sean todavía sutiles.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 <i>Sturnira hondurensis</i>	1
1.2 Situación taxonómica de <i>S. hondurensis</i>	4
1.3 Análisis morfométricos	6
2. OBJETIVO	8
2.1 Objetivos particulares	8
3. METODOLOGÍA	9
3.1 Consulta de ejemplares	9
3.2 Digitalización de ejemplares	9
3.3 Análisis con morfometría geométrica	14
3.4 Análisis con morfometría lineal	15
4. RESULTADOS	16
4.1 Ejemplares examinados	16
4.2 Tamaño centroide y alometría	17
4.3 Morfometría geométrica	20
4.3.1 ANOVA Procrustes	20
4.3.2 Análisis de Variables Canónicas	22
4.3.3 Análisis de Cluster	27
4.3.4 Prueba de Mantel	30
4.3.5 Análisis de gradientes	31
4.4 Morfometría lineal	34
5. DISCUSIÓN	36
5.1 Variación morfológica en <i>S. hondurensis</i>	37
5.1.1 Tamaño centroide y alometría	37
5.1.2 Morfometría geométrica	38
5.1.3 Morfometría lineal	40
5.2 Tendencias evolutivas	41
5.3 Perspectivas	42
6. CONCLUSIONES	43
7. REFERENCIAS	44
8. ANEXOS	51

1. INTRODUCCIÓN

La subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae) es la más diversa en la familia Phyllostomidae, así como de todas las subfamilias de murciélagos del Neotrópico (Rojas et al. 2012). Su diversificación ha sido explicada a través del fenotipo craneal propuesto como una “innovación morfológica” (Dumont et al. 2012), cuya novedad evolutiva confirió una ventaja adaptativa a Stenodermatinae al incrementar la fuerza de la mordida (Dumont et al. 2012). Esto promovió la expansión de sus nichos de dieta que, aunado a una elevada tasa evolutiva, condujo la gran diversificación de esta subfamilia (Dumont et al. 2012). Sin embargo, se ha reportado que después de esta innovación la tasa de evolución morfológica es más lenta (Dumont et al. 2012).

Al analizar la variación morfológica del cráneo dentro de esta subfamilia, el género *Sturnira* Gray, 1842 destaca como un grupo fenéticamente bien definido, divergente de los otros stenodermatinos (Owen 1988; Lucero-Verdugo 2018). Es el género más diverso (incluye al menos 23 especies, Molinari et al., 2017), abundante y cuenta con una distribución a lo largo de toda la región Neotropical (Velazco y Patterson 2013), área considerada como un excelente escenario para realizar estudios ecológicos y evolutivos (Lomolino et al. 2006). Las incertidumbres morfológicas de este género se han ido aclarando mediante diversos análisis morfológicos y moleculares (Owen 1987, 1988, Pacheco y Patterson 1991, 1992; Villalobos y Valerio 2002; Velazco y Patterson 2013, 2014; Molinari et al. 2017), aunque todavía no se han podido definir completamente los límites intra e inter específicos, debido a la existencia de algún grado de variación geográfica apreciable (Velazco y Patterson 2013; Hernández-Canchola y León-Paniagua 2017).

1.1 *Sturnira hondurensis*

Sturnira hondurensis Goodwin, 1940 es un murciélago frugívoro mediano, con una longitud total de 52 a 77 mm y un antebrazo de 38 a 45 mm de largo (Álvarez-Castañeda et al. 2017). Generalmente tiene una coloración dorsal de color pardo grisáceo y algunos de color pardo anaranjado, principalmente los machos pueden

presentar una mancha en los hombros de color naranja o rojiza oscura (Álvarez-Castañeda et al. 2017). El rostro es simple y la hoja nasal está bien desarrollada y es triangular. El uropatagio es reducido a una estrecha franja y densamente peludo en el margen (Sánchez-Hernández et al., 2016, Fig. 1). El cráneo mide entre 22.8 y 24.1 mm de longitud y el rostro es más largo que la caja craneal, la cual es moderadamente alta con una relativamente bien desarrollada cresta sagital. Los incisivos inferiores son profundamente bilobulados, y su fórmula dental es $i\ 2/2$, $c\ 1/1$, $p\ 2/2$, $m\ 3/3$ (Sánchez-Hernández et al. 2016).



Figura 1. Murciélago de charreteras *Sturnira hondurensis*. Fotografía cortesía de Alfredo Gutiérrez

Se distribuye desde el sur de Sinaloa, Durango y Tamaulipas hasta el norte de Nicaragua, excluyendo a la península de Yucatán, Belice y el norte de Guatemala (Fig. 2), a un rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta mas de 3000 metros sobre el nivel del mar (Sánchez-Hernández et al. 2016).

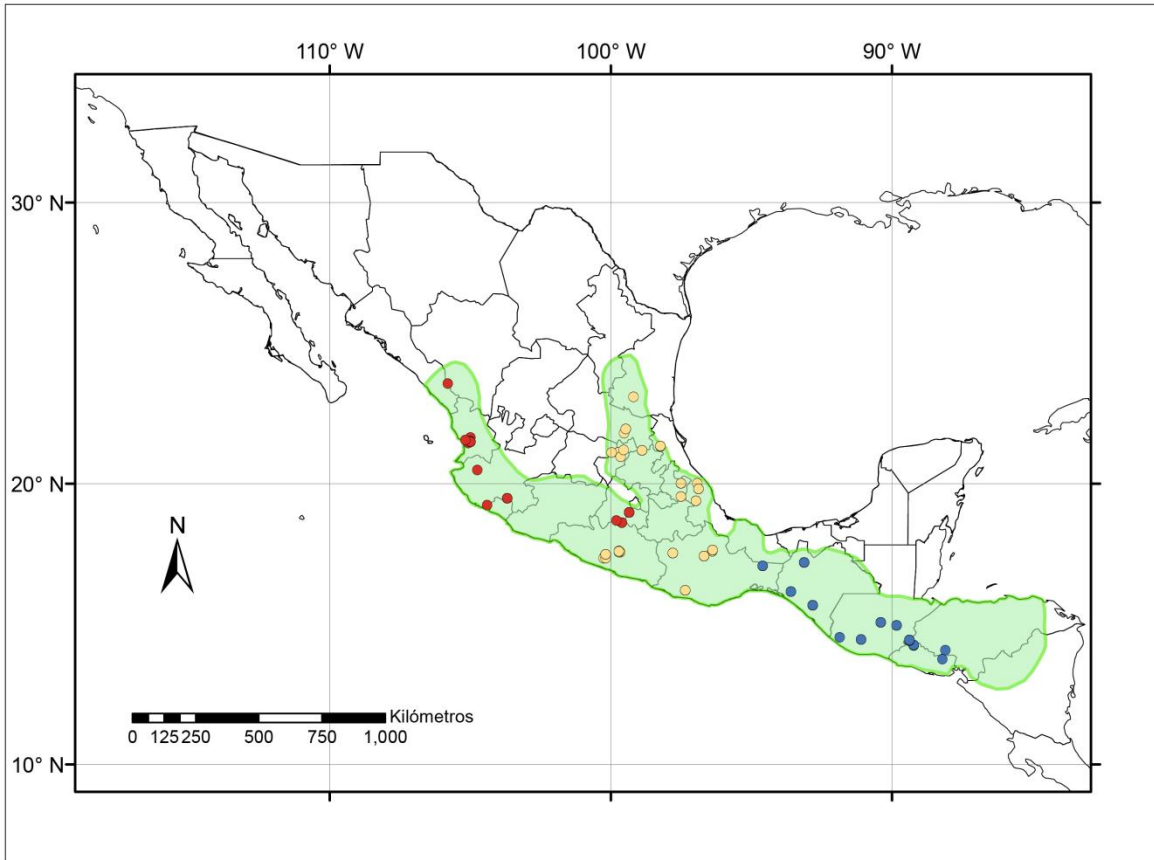


Figura. 2. Distribución de *S. hondurensis* (en verde) y localidades de los ejemplares utilizados para los grupos Oeste (rojo), Centro (amarillo) y Este (azul, ver Anexo 1).

Habita principalmente en bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino (García-Estrada et al. 2012; Calderón-Patrón et al. 2013). Adicionalmente, se ha encontrado en bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio (Calderón-Patrón et al. 2013); en matorral crasicaule como el único frugívoro presente (Cornejo-Latorre et al. 2011) y en plantaciones de café de sombra cerca de bosques mesófilo de montaña (García-Estrada et al. 2012; Cortés-Delgado y Sosa 2014).

Se alimenta principalmente de plantas de los géneros *Solanum* y *Piper* (Saldaña-Vázquez et al. 2013b), y también puede consumir frutos de cactus columnares (Cornejo-Latorre et al. 2011). Entre las especies que consume se encuentran: *Saurina madrensis*, *Drymaria* sp., *Cecropia obtusifolia*, *Hedyosmum mexicanum*, *Garcinia intermedia*, *Ficus cookii*, *F. padifolia*, *Piper auritum*, *P.*

pseudo-lindenii, *Peperomia* sp., *Juanulloa mexicana*, *Solanum chrysotrichum* y *S. diphyllum* (García-Estrada et al. 2012). Es considerado un importante dispersor de semillas debido a la cantidad y riqueza de las especies que dispersa en bosque mesófilo y en plantaciones de café de sombra (Hernández-Montero et al. 2015).

1.2 Situación taxonómica de *S. hondurensis*

Esta especie fue descrita en 1940 siendo diferenciada de *S. ludovici*, y aunque *S. hondurensis* se aproxima a *S. ludovici* en tamaño y caracteres generales del cráneo, *S. hondurensis* es ligeramente más pequeña y presenta incisivos inferiores bilobulados en lugar de simples (Goodwin 1940). Posteriormente, las diferencias en los caracteres dentales fueron considerados producto de la edad en los ejemplares, por lo cual *S. hondurensis* fue considerado un sinónimo de *S. ludovici* (HersHKovitz 1949).

Utilizando caracteres morfológicos en 26 ejemplares de *S. ludovici* del oeste de México, fue descrita una subespecie denominada *S. l. occidentalis* cuya distribución conocida era desde el sureste de Durango hasta el sureste de Jalisco (Jones y Phillips 1964). *S. l. occidentalis* es diferenciada por sus dimensiones externas y craneales más pequeñas que en *S. l. ludovici*. Su cráneo es relativamente más ancho y el rostro más corto y abruptamente elevado. Sin embargo, las dimensiones mínimas de *S. l. ludovici* llegan a sobreponerse con las dimensiones máximas de *S. l. occidentalis*. Además, en la descripción original de la subespecie fue mencionado que es necesario material adicional del centro y este de México para determinar los límites de distribución de ambas subespecies (Jones y Phillips 1964). Por otra parte, en un análisis entre las especies *S. oporaphilum* y *S. ludovici*, entre las que existía confusión en las zonas de Perú y Bolivia por sus similitudes morfológicas, se indicó la necesidad de una revisión integral que incluya los taxones *S. hondurensis* y *S. h. occidentalis* para aclarar el estatus taxonómico de las cuatro entidades taxonómicas (Pacheco y Patterson 1992). Fue hasta que se llevó a cabo un estudio molecular con citocromo b e información morfológica, que se revalidó a *S. hondurensis* como una especie independiente, estrechamente relacionada con *S. oporaphilum* y *S. ludovici* (Iudica

2000). Sin embargo, esta hipótesis fue tomada en cuenta hasta el año 2013 (Velazco y Patterson 2013) y *S. h. hondurensis* y *S. h. occidentalis* fueron reconocidas como subespecies válidas para México hasta el año 2014 (Ramírez-Pulido et al. 2014).

S. hondurensis pertenece al clado A del género *Sturnira* (Velazco y Patterson 2013), el cual contiene 11 especies morfológicamente heterogéneas y predominantemente montañas que habitan desde México hasta Sudamérica. Junto a *S. oporaphilum*, *S. burtonlimi*, *S. ludovici* y *S. adrianae* conforma el clado *S. oporaphilum*, cuya historia taxonómica se ha visto plagada de confusión, la cual se ha ido aclarando gracias a diversos estudios morfológicos y moleculares (Molinari et al. 2017). Además, recientemente fueron reportados tres grupos genéticos en *S. hondurensis*: uno al oeste de la distribución separado por la Depresión del Balsas y el Valle Puebla-Tlaxcala, uno al centro separado por la Depresión del Balsas, el Valle Puebla-Tlaxcala y el Istmo de Tehuantepec, y uno al este del istmo de Tehuantepec (Hernández-Canchola 2018). La situación taxonómica de la especie se ha ido aclarando, sin embargo aún no existe un consenso entre las autoridades para nombrar a las poblaciones de *S. hondurensis* de México y Centroamérica (Cuadro 1), además aún no son claros los límites geográficos entre *S. h. hondurensis* y *S. h. occidentalis*.

Se ha postulado que el origen de esta especie ocurrió hace aproximadamente 2.5 millones de años (Velazco y Patterson 2013), además se ha encontrado en stenodermatinos que la tasa de evolución morfológica es baja después del proceso de diversificación (Dumont et al. 2012). Es por lo anterior que posiblemente no se hayan acumulado grandes diferencias morfológicas entre los grupos genéticos reportados (Hernández-Canchola 2018). Sin embargo, se ha encontrado que la diversificación del género *Sturnira* se debe a su habilidad para colonizar nuevos espacios geográficos y ambientales cuando las poblaciones quedan aisladas (Hernández-Canchola y León-Paniagua 2017). Dada esta situación, posiblemente sea más adecuado utilizar técnicas de morfometría geométrica en lugar de morfometría tradicional, ya que ha sido sugerida para

detectar pequeños cambios localizados en la forma (Birch 1997) y volviéndose útil para llevar a cabo estudios intraespecíficos (Loy 1996).

Cuadro 1. Denominación taxonómica de *S. hondurensis* a lo largo del tiempo

Autor (Año)	Denominación
Anthony (1924)	<i>S. ludovici</i>
Goodwin (1940)	<i>S. hondurensis</i>
Jones Jr. y Phillips (1964)	<i>S. ludovici ludovici</i> <i>S. ludovici occidentalis</i>
Iudica (2000)	<i>S. hondurensis</i>
Téllez-Girón (2005)	<i>S. ludovici ludovici</i> <i>S. ludovici occidentalis</i>
Téllez-Girón (2014)	<i>S. hondurensis ludovici</i> <i>S. hondurensis occidentalis</i>
Ramírez-Pulido et al. (2014)	<i>S. hondurensis hondurensis</i> <i>S. hondurensis occidentalis</i>

1.3 Análisis morfométricos

La morfometría geométrica es definida como el análisis estadístico de la forma basado en coordenadas cartesianas (Mitteroecker y Gunz 2009). La forma se define como la información geométrica que queda al eliminar los efectos de localización, escala y rotación de las partes a evaluar (Zelditch et al. 2004).

Las variables analizadas en morfometría geométrica son un conjunto de coordenadas en dos o tres dimensiones denominados landmarks o loci anatómicos discretos que pueden ser reconocidos en los mismos lugares en todos los especímenes en el estudio (Zelditch et al. 2004; Adams et al. 2013), y

semilandmarks o puntos cercanos que están localizados uno respecto a otro por alguna regla consistente (Bookstein 1997a; b), los cuales permiten cuantificar curvas homólogas y analizarlas en conjunto con landmarks tradicionales (Gunz y Mitteroecker 2013). De esta manera es posible visualizar los cambios de forma en los organismos de una manera altamente efectiva, reproducible, precisa y estadísticamente convincente (Viscosi y Cardini 2011). El uso de landmarks y semilandmarks representa una ventaja para la morfometría geométrica, ya que en la morfometría lineal se dificulta la visualización de cambios morfológicos, ya que sus datos primarios son distancias o ángulos (Benítez y Püschel 2014). Los landmarks se someten a un método de superposición con la finalidad de generar un conjunto de variables de forma, sin el efecto de la traslación, escala y rotación, siendo el más común el Análisis Generalizado de Procrustes (GPA, por sus siglas en inglés), en el cual se trasladan las configuraciones al origen, se escalan con base en el tamaño centroide, un estimador del tamaño equivalente a la suma de distancias cuadradas de cada landmark al centroide de la configuración y se rotan para minimizar las desviaciones de las sumas de cuadrados totales de todas las configuraciones respecto a la forma consenso (Adams et al. 2013). Las coordenadas obtenidas describen la localización de cada configuración en un espacio curvo relacionado al espacio de Kendall, las cuales son proyectadas ortogonalmente en un espacio tangente lineal, el espacio tangente de Kent, cuyas coordenadas pueden someterse a análisis multivariados para analizar la variación de la forma (Adams et al. 2013).

Dada la elevada plasticidad morfológica presente en los frugívoros de la familia Phyllostomidae (Rojas et al. 2012), la importancia que ha tenido la morfología del cráneo en la diversificación de la subfamilia Stenodermatinae (Dumont et al. 2012), así como la poca certidumbre taxonómica acerca de las poblaciones de *S. hondurensis*, un estudio morfológico del cráneo de esta especie puede aportar información que ayude a aclarar su situación taxonómica, definir los límites geográficos de sus poblaciones, así como brindar información sobre la variación morfológica que existe dentro de la especie después de la elevada tasa de diversificación reportada en su subfamilia y género. Es importante destacar que

esta técnica ya ha sido aplicada para evaluar la forma en otros murciélagos del género *Sturnira*, permitiendo diferenciar y describir a la especie *S. perla* (Jarrín-V y Kunz 2011).

Ya que la modularidad ha sido estudiada en diversos campos de la biología, demostrando que las estructuras morfológicas complejas están construidas a partir de unidades modulares que interactúan unas con otras, resultando en la forma integrada del organismo (Klingenberg 2008; Marroig et al. 2009; Porto et al. 2009), es recomendable analizar la morfología del cráneo mediante el uso de módulos. Los módulos son encontrados a distintos niveles de organización y distintos estados ontogénicos de muchos organismos, y son expresados como unidades funcionales en el fenotipo (Shirai y Marroig 2010). Es la contraparte de la integración morfológica, o la tendencia en ciertos rasgos dentro de una estructura a estar correlacionados en su variación, de modo que coviarán porque describen subconjuntos de rasgos (módulos) que están altamente conectados (fuertemente integrados, Klingenberg, 2014). Estudios de modularidad pueden clarificar cómo diferentes mecanismos (funcional, evolutivo, ontogenético, ambiental o genético) influyen la forma en la que la variación morfológica está estructurada (Klingenberg 2009).

2. OBJETIVO

Analizar la morfología craneal de las poblaciones de *Sturnira hondurensis*

2.1 Objetivos particulares

- Analizar la variación lineal y morfogeométrica del cráneo.
- Analizar si existen agrupaciones morfológicas entre los grupos genéticos.

3. METODOLOGÍA

3.1 Consulta de ejemplares

Se consultaron los ejemplares de *Sturnira hondurensis* depositados en la Colección de Mamíferos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México (MZFC-M); la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México (CNMA) y en el Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá (ROM). Se revisó su edad y sólo se utilizaron ejemplares adultos basado en la fusión epifisiaria (Brunet-Rossinni & Wilkinson, 2009). Adicionalmente se utilizaron 13 ejemplares adultos de *Sturnira burtonlimi*, 6 de *Sturnira mordax* y 8 de *Sturnira oporaphilum* como grupos externos en algunos de los análisis, los cuales están depositados en las colecciones del ROM, del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica (MZUCR) y el Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos (FMNH), (Anexo 1).

3.2 Digitalización de ejemplares

Se fotografiaron tres vistas del cráneo: dorsal, ventral y lateral, usando una cámara digital Nikon modelo d3300 con un lente AF-S Micro-Nikkor 60mm f/2.8G ED (calidad de la foto: 6000 x 4000 pixeles). La orientación de los ejemplares fue siempre la misma. A partir de estas fotografías se obtuvieron de landmarks cuya variación fue analizada mediante un protocolo de morfometría geométrica.

Para analizar la variación de las formas en diversas estructuras del cráneo se decidió trabajar con seis módulos: uno en la vista dorsal del rostro y la caja craneal, dos en la vista ventral (módulos fosa glenoidea y borde posterior del palatino) y tres en la vista lateral (módulos caja craneal, cóndilo occipital y rostro). Los módulos fueron elegidos con base en una inspección visual previa de los ejemplares, con la cual se detectaron posibles regiones de variación intraespecífica. Algunas de las regiones seleccionadas ya han sido utilizadas en análisis con morfometría geométrica en otras especies del género *Sturnira* (Jarrín-

V y Kunz 2011) y en otros filostómidos (Nogueira et al. 2009; Sorensen et al. 2014; López-Aguirre et al. 2015).

Módulo dorsal de la caja craneal y el rostro

Fue definido en la vista dorsal del cráneo con 13 puntos (Fig. 3a), posicionados en las siguientes estructuras: en el punto interno anterior del arco zigomático (landmark 1), a lo largo del borde del hueso frontal (semilandmarks 2-6), en el punto interno posterior del arco zigomático (landmark 7), en el borde de la caja craneal (semilandmarks 8-12) y en el punto medio extremo de la sutura interparietal en el occipital (landmark 13). Este módulo ha sido previamente utilizado dentro del género *Sturnira*, ya que con él se describió y diferenció a la especie *S. perla* (Jarrín-V y Kunz 2011).

Módulo caja craneal

Fue definido en la vista lateral con 12 puntos (Fig. 3b): en la curvatura interna más extrema de la parte posterior del cóndilo occipital (landmark 1), a lo largo del borde de la caja craneal (semilandmarks 2-11) y en el punto de máxima curvatura que separa la caja craneal del rostro (landmark 12). La variación de este módulo ha sido analizada para estudiar patrones de variación morfológica craneal y mandibular en el género *Carollia* (Phyllostomidae: Carrollinae) (López-Aguirre et al. 2015) y para analizar la correlación entre la fuerza de mordida y la dieta con el cráneo en filostómidos (Nogueira et al. 2009).

Módulo cóndilo occipital

Fue definido en la vista lateral con 6 puntos (Fig. 3c): en la curvatura interna más extrema de la parte anterior del cóndilo occipital (landmark 1), a lo largo del borde del cóndilo occipital (semilandmarks 2-5) y en la curvatura interna más extrema de la parte posterior del cóndilo occipital (landmark 6). La variación de este módulo fue uno de los caracteres utilizados para redescubrir a la especie *Mimon koepckeae* (Hurtado et al. 2014).

Módulo rostro

Fue definido en la vista lateral con 12 puntos (Fig. 3d): en la parte posterior del inicio del tercer molar (landmark 1), en la parte más externa del inicio del primer incisivo (landmark 2), en el borde del rostro (semilandmarks 3-11) y en el punto de máxima curvatura que separa la caja craneal del rostro (landmark 12). Este módulo fue utilizado ya que la forma del rostro fue uno de los caracteres descritos para diferenciar *S. h. occidentalis* de *S. h. hondurensis* (Jones y Phillips 1964), además se ha utilizado para analizar la correlación entre la fuerza de mordida y la dieta con el cráneo en filostómidos (Nogueira et al. 2009).

Módulo fosa glenoidea

Fue definido en la vista ventral con 6 puntos (Fig. 3e): en la intersección entre la fosa y el arco zigomático (landmark 1), en el borde de la fosa (semilandmarks 2-5) y en la intersección entre la fosa y el frontal (landmark 6). Dentro del género *Sturnira*, la fosa glenoidea ha sido utilizada para diferenciar especies, por ejemplo en *S. bakeri* la fosa está ausente, mientras que en *S. luisi* está bien desarrollada (Velazco y Patterson 2014).

Módulo palatino

Fue definido con 10 puntos (Fig. 3f): punto de mayor curvatura del borde interno (landmark 1), en el borde interno (semilandmarks 2-8), en el borde externo (semilandmark 9) y en el punto de mayor curvatura cercano a los molares (landmark 10). Este módulo no ha sido analizado con detalle en trabajos previos, la curvatura máxima fue uno de los puntos utilizados en un análisis de la variación morfológica del palatino en murciélagos de las familias Phyllostomidae y Pteropodidae (Sorensen et al. 2014).

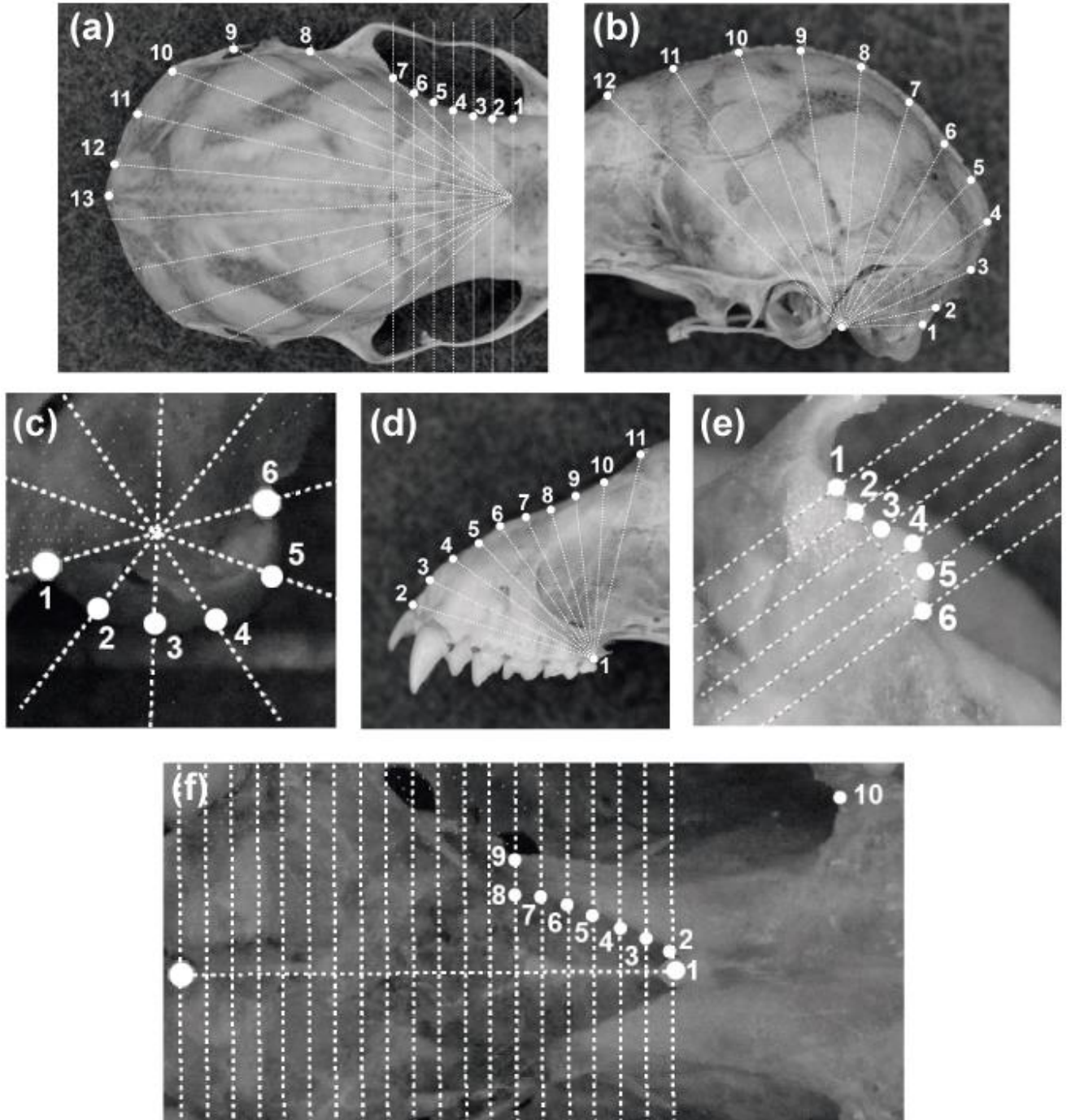


Figura 3. Configuraciones realizadas para el análisis de la forma: a) módulo dorsal b) módulo caja craneal, c) módulo cóndilo occipital, d) módulo rostró, e) módulo fosa glenoidea y f) módulo palatino.

La digitalización de los landmarks y semilandmarks se llevó a cabo con el programa tpsDig2 versión 2.30 (Rohlf 2017).

Previamente, las imágenes fueron procesadas en el programa MakeFan8 de la serie IMP (Sheets 2006) con la finalidad de asegurar la colocación consistente de los semilandmarks.

La superimposición de landmarks de las configuraciones se llevó a cabo mediante un análisis generalizado de Procrustes, utilizando el programa CoordGen8 de la serie IMP (Sheets 2006).

Con el programa SemiLand8 de la serie IMP (Sheets 2006) se llevó a cabo la alineación de los semilandmarks, deslizándolos a lo largo de la curva que describen hasta que sus posiciones coincidan lo más cerca posible, usando como referencia la configuración consenso (Adams et al. 2013).

Para complementar los análisis con morfometría geométrica, se extrajo un par de medidas lineales con la herramienta TmorphGen8 del programa CoordGen8, dichas medidas son parte de las que se utilizaron para describir el tamaño de los ejemplares de las subespecies de *S. hondurensis* (Jones y Phillips 1964).

Largo.

Esta distancia fue definida con 2 landmarks, uno entre los incisivos y el otro en el punto medio extremo de la sutura interparietal en el occipital (Fig. 4). Esta medida fue utilizada para diferenciar a *S. h. occidentalis* de *S. h. hondurensis* (Jones y Phillips 1964).

Ancho

Esta distancia fue definida con 2 puntos, haciéndola similar a la anchura mastoidea (Fig. 4), la cual es otra de las medidas utilizadas para distinguir a *S. h. occidentalis* de *S. h. hondurensis* (Jones y Phillips 1964).

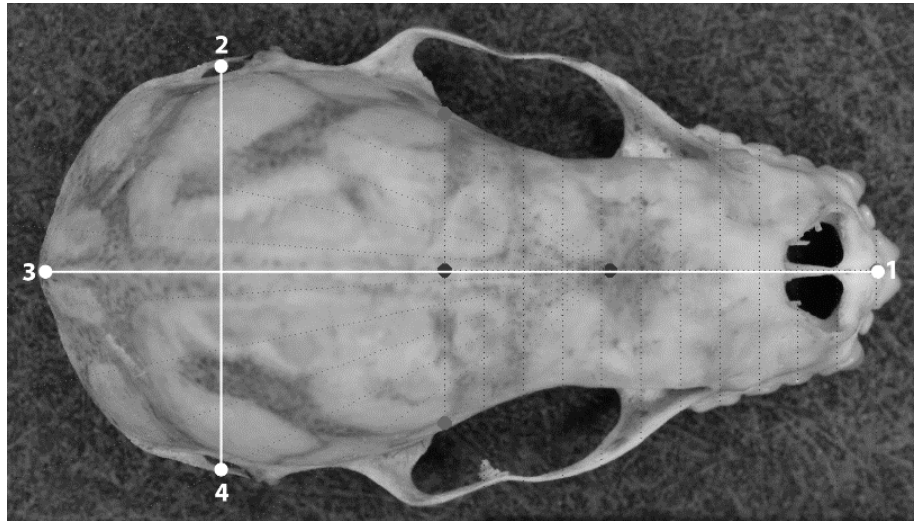


Figura 4. Distancias utilizadas para los análisis de morfometría lineal. Largo del cráneo: marcas 1 y 3, ancho del cráneo: marcas 2 y 4.

3.3 Análisis con morfometría geométrica

Para cada módulo se analizó la variación en el tamaño centroide (*centroid size*, CS) con el fin de identificar si existían diferencias en el tamaño, entre sexos y entre grupos, ya que las diferencias en tamaño entre sexos pueden ocultar diferencias entre grupos (Ospina-Garcés et al. 2016). Para ello se realizó una prueba de Mann-Whitney (prueba de Shapiro-Wilk $p < 0.05$) para evaluar las diferencias entre sexos y una prueba de Kruskal-Wallis (prueba de Shappiro-Wilk $p < 0.05$) para analizar las diferencias entre grupos. Las pruebas se llevaron a cabo en el programa *PAST 3.19* (Hammer et al. 2001) y como análisis *post hoc* se llevó a cabo una prueba de Dunn. Para evaluar el porcentaje de variación morfológica explicada por la variación en el tamaño centroide, se realizó una regresión lineal multivariada en *Regress6* (Sheets 2006), en la cual el tamaño centroide se utilizó como variable independiente y las coordenadas de las configuraciones como variables dependientes. Para analizar la cantidad de varianza en la forma de los módulos explicada por el sexos y los grupos, se llevó a cabo un ANOVA Procrustes con la librería *geomorph 3* (Adams et al. 2017) del programa *R*. Como análisis *post hoc* se realizaron pruebas de *F* de Goodall en el

programa *TwoGroup8* (Sheets 2006). Con el objetivo de visualizar de forma gráfica la variación entre los grupos, se realizó un análisis de variables canónicas (CVA, por sus siglas en inglés), así como un Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA, por sus siglas en inglés) en el programa *CVAGen8* (Sheets 2006). Posteriormente se calcularon las distancias Procrustes entre los centroides de los grupos de *S. hondurensis* y sus especies relacionadas (*S. burtonlimi*, *S. mordax* y *S. oporaphilum*), utilizando el programa *CVAGen8*, las cuales fueron utilizadas en una prueba de Mantel para analizar si existía algún grado de correlación entre éstas y las distancias genéticas reportadas por Hernández-Canchola (2018) basadas en los genes mitocondriales *citocromo b* y *D-loop* (considerando el modelo evolutivo Kimura 2-parámetros; Kimura 1980). El test se llevó a cabo con la herramienta *mantel* del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2018) en el programa Rstudio versión 1.0.153. Adicionalmente, con las distancias Procrustes se realizó un fenograma en el programa NTSYS 2.02 (Rohlf 1991), mediante el método UPGMA, para observar de forma gráfica la variación fenética entre los tres grupos y sus especies relacionadas. Para probar variación del tamaño de los módulos en gradientes, se compararon los tamaños centroides vs la latitud y longitud de los sitios donde fueron colectados los ejemplares, analizando si se ajustaban a alguna función matemática. Estos análisis fueron realizados en el programa *PAST 3.19* (Hammer et al. 2001).

3.4 Análisis con morfometría lineal

El largo y ancho craneal fueron analizados con un ANOVA de dos vías (prueba de Shapiro-Wilk $p = 0.35$ y $p = 0.8$), con la finalidad de identificar posibles diferencias entre sexos y los grupos. Posteriormente se realizó una prueba *post hoc* de Tukey con el objetivo de identificar entre qué grupos se localizaban las diferencias detectadas en el ANOVA. Finalmente, para probar variación del tamaño en gradientes, se llevaron a cabo regresiones lineales entre dichas medidas vs la latitud y longitud de los sitios donde fueron colectados los ejemplares. Dichos análisis fueron realizados en el programa *PAST 3.19* (Hammer et al. 2001).

4. RESULTADOS

4.1 Ejemplares examinados

Se utilizaron un total de 192 ejemplares, 166 de *S. hondurensis*, 13 de *S. burtonlimi*, 5 de *S. mordax* y 8 de *S. oporaphilum* (Cuadro 2, Anexo 1). La cantidad de ejemplares utilizados por módulo fue variable (Cuadro 3) debido a que algunos ejemplares presentaron áreas en mal estado que impidieron el uso de todas las vistas.

Cuadro 2. Ejemplares utilizados de cada especie.

Especie	♀	♂	Total
<i>S. hondurensis</i>	78	88	166
<i>S. burtonlimi</i>	9	4	13
<i>S. mordax</i>	1	4	5
<i>S. oporaphilum</i>	5	3	8
Total	93	99	192

Cuadro 3. Fotografías de cada módulo utilizado por especie

<i>S. hondurensis</i>												
Vista	Dorsal		Lateral				Ventral					
Módulo	Dorsal		Caja craneal		Cóndilo occipital		Rostro		Fosa glenoidea		Palatino	
Sexo	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
n	77	88	74	84	75	84	74	82	78	85	78	84
Total	165		158		159		157		163		162	
<i>S. burtonlimi</i>												
Vista	Dorsal		Lateral				Ventral					
Módulo	Dorsal		Caja craneal		Cóndilo occipital		Rostro		Fosa glenoidea		Palatino	
Sexo	♀	♂	♀		♂		♀		♂		♀	♂
n	9	4	7		4		1		2			
Total	13		11				3					
<i>S. mordax</i>												
Vista	Dorsal		Lateral				Ventral					
Módulo	Dorsal		Caja craneal		Cóndilo occipital		Rostro		Fosa glenoidea		Palatino	
Sexo	♀	♂	♀		♂		♀		♂		♀	♂
n												

n	1	4	1	4	0	1		
Total	5		5		1			
<i>S. oporaphilum</i>								
Vista	Dorsal		Lateral			Ventral		
Módulo	Dorsal		Caja craneal	Cóndilo occipital	Rostro	Fosa glenoidea	Palatino	
Sexo	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
n	5	3	5	3	5	3	5	2
Total	8		8			8		7

4.2 Tamaño centroide y alometría

En general se observó variación del tamaño del cráneo tanto entre los grupos como entre los sexos. El tamaño centroide es más grande en el grupo del este. Además se observa que el grupo del centro fue más grande que el grupo del oeste. Asimismo, en la mayoría de los módulos los machos presentan mayor tamaño que las hembras (Fig. 5).

Los análisis estadísticos del tamaño centroide mostraron que la vista dorsal fue el único módulo donde la prueba de Mann-Whitney encontró dimorfismo sexual (Cuadro 4), mientras que el rostro fue el único módulo donde la prueba de Kruskal-Wallis no arrojó diferencias entre los grupos (Cuadro 4). En el módulo dorsal, la prueba post hoc de Dunn arrojó diferencias entre las hembras del grupo Este respecto a los otros grupos, así como diferencias entre todos los machos y dimorfismo sexual en todos los grupos, excepto en el grupo Oeste (Cuadro 5). En el módulo caja craneal se encontró que las hembras y machos del grupo Este son diferentes de los de los otros grupos, también se encontró dimorfismo sexual en el Centro (Cuadro 5). En la fosa y el borde posterior del palatino solo se encontraron diferencias entre las hembras y los machos del grupo Este respecto a los otros grupos (Cuadro 5). Finalmente, en el rostro solo se encontró dimorfismo sexual en el grupo Este (Cuadro 5).

Cuadro 4. Resultados de la pruebas de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis en el tamaño centroide de cada módulo.

	Sexos	Haplogrupos
	<i>U</i>	<i>H</i>
Dorsal	2625**	37.05**
Caja craneal	2614	45.9**
Cóndilo occipital	2981	35.07**
Rostro	2771	7.664*
Fosa glenoidea	3094	64.37**
Palatino	3155	44.98**

* $p \leq 0.05$

** $p \leq 0.01$

Cuadro 5. Resultados del análisis *post hoc* de Dunn.

		Dorsal	Caja craneal	Cóndilo occipital	Rostro	Fosa	Palatino
		<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
Hembras-Oeste	Hembras-Centro	0.336	0.72	0.711	0.644	0.448	0.607
Hembras-Oeste	Hembras-Este	0.011*	2.22E-06*	3.21E-05*	0.883	1.8E-06*	5E-06*
Hembras-Centro	Hembras-Este	0.074	4.49E-07*	1.76E-07*	0.498	6.92E-06*	6.14E-06*
Machos-Oeste	Machos-Centro	0.0005*	0.996	0.333	0.495	0.024	0.787
Machos-Oeste	Machos-Este	8.04E-10*	0.001*	0.095	9.37E-05*	2.85E-09*	0.0002*
Machos-Centro	Machos-Este	0.0007*	0.0001*	0.004*	0.0001*	1.52E-05*	0.0001*
Hembras-Oeste	Machos-Oeste	0.637	0.109	0.402	0.466	0.718	0.496
Hembras-Centro	Machos-Centro	0.047*	0.092	0.63	0.448	0.255	0.573
Hembras-Este	Machos-Este	0.002*	0.926	0.065	0.0006*	0.492	0.776

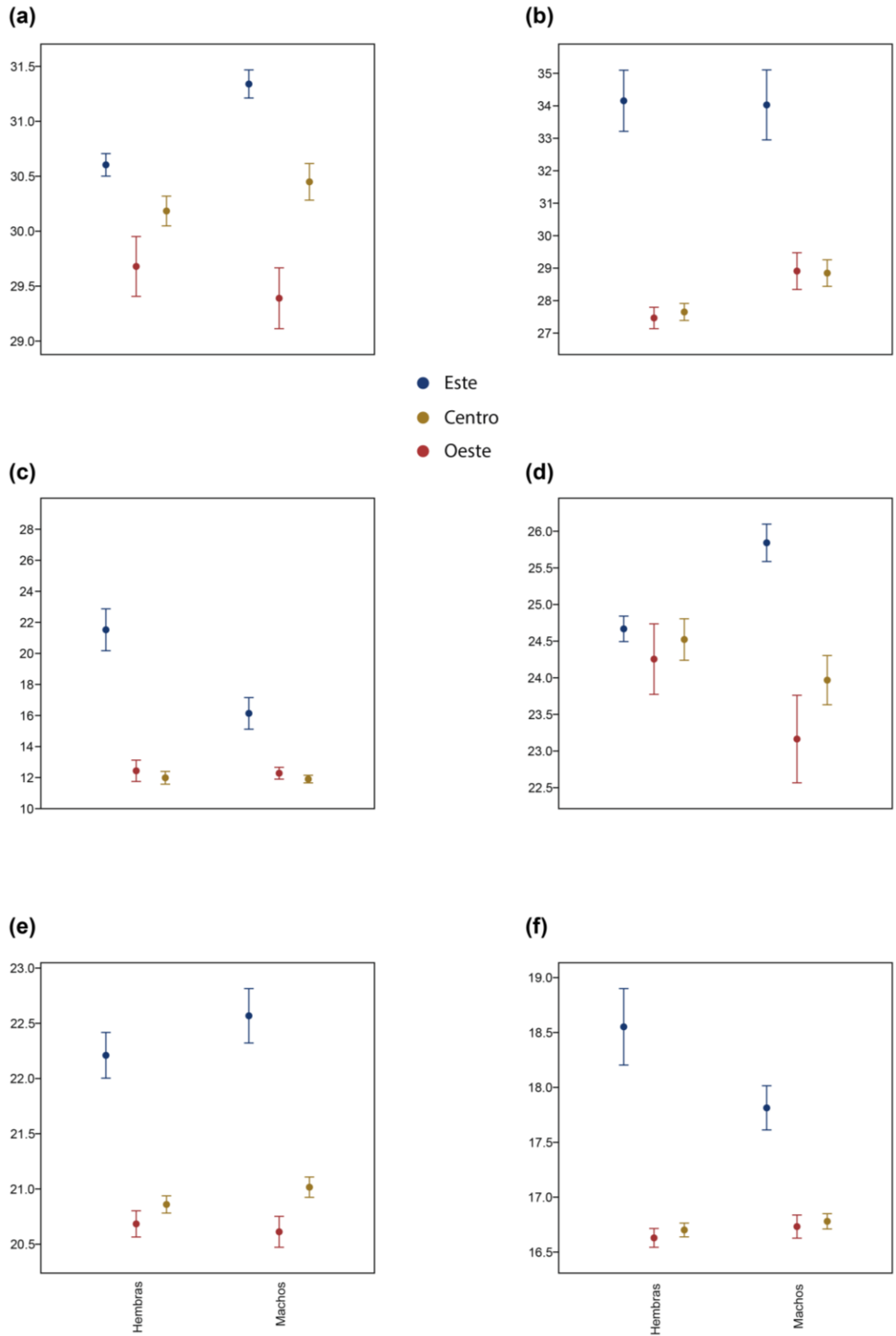


Figura 5. Gráfica de las medias del tamaño centroide para cada sexo y grupo: a) módulo dorsal, b) módulo caja craneal, c) módulo caja craneal, d) módulo rostro, e) módulo fosa glenoidea y f) módulo palatino.

Sobre la alometría, la regresión lineal arrojó resultados significativos en los módulos dorsal, caja craneal y fosa, aunque el porcentaje de variación máximo fue del 7.789% en el módulo dorsal (Cuadro 6). Por lo anterior, se consideró que no había un efecto alométrico importante y los datos fueron utilizados íntegramente.

Cuadro 6. Resultados de la regresión en cada módulo.

Módulo	C. C.	% Explicado	F	gl1	gl2
Dorsal	0.367	7.789	13.769**	22	3586
Caja craneal	0.123	0.510	0.795	20	3100
Cóndilo occipital	0.011	1.268	2.017	8	1256
Rostro	0.175	2.137	3.364**	18	2772
Fosa glenoidea	0.203	3.148	5.234**	8	1288
Palatino	0.015	1.569	2.551*	16	2560

* $p \leq 0.05$

** $p \leq 0.01$

4.3 Morfometría geométrica

4.3.1 ANOVA Procrustes

En los análisis de las formas, se encontraron diferencias significativas entre grupos en los módulos dorsal, cóndilo occipital y palatino; mientras que en los módulos dorsal, caja craneal, rostro y palatino se encontró dimorfismo sexual (Cuadro 7).

Los análisis *post hoc* arrojaron diferencias entre todos los grupos en el módulo dorsal; entre los machos de los grupos Oeste y Este en los módulos caja craneal, cóndilo occipital; entre los machos del grupo Oeste y los grupos Centro y Este en el módulo fosa glenoidea y entre los grupos Oeste y Centro en el módulo palatino (Cuadro 8). Adicionalmente, se encontró dimorfismo sexual en el grupo Centro en los módulos dorsal, caja craneal y rostro, así como en el grupo Este en los módulos dorsal, caja craneal, rostro y palatino (Cuadro 8) .

Cuadro 7. Resultados del ANOVA Procrustes para cada módulo.

	gl	SC	MC	R ²	F	Z	p
Dorsal							
Sexos	1	0.002	0.002	0.039	7.539	3.489	0.001*
Grupos	2	0.005	0.002	0.105	10.071	5.631	0.001*
Sexos:Grupos	2	0.001	0.0005	0.022	2.162	2.057	0.023*
Residuales	159	0.043	0.0002				
Total	164	0.052					
Caja craneal							
Sexos	1	0.002	0.002	0.025	4.134	2.387	0.006*
Grupos	2	0.002	0.001	0.022	1.846	1.455	0.070
Sexos:Grupos	2	0.002	0.001	0.024	1.963	1.603	0.057
Residuales	151	0.083	0.0005				
Total	156	0.089					
Cóndilo occipital							
Sexos	1	0.003	0.003	0.01	1.698	1.028	0.143
Grupos	2	0.013	0.006	0.036	2.915	2.234	0.012*
Sexos:Grupos	2	0.002	0.001	0.007	0.642	-0.494	0.713
Residuales	153	0.345	0.002				
Total	158	0.365					
Rostro							
Sexos	1	0.005	0.005	0.039	6.299	3.058	0.001*
Grupos	2	0.002	0.001	0.020	1.686	1.275	0.095
Sexos:Grupos	2	0.001	0.0005	0.008	0.675	-0.526	0.703
Residuales	150	0.125	0.0008				
Total	155	0.134					
Fosa glenoidea							
Sexos	1	0.011	0.011	0.009	1.572	0.949	0.180
Grupos	2	0.026	0.013	0.020	1.736	1.184	0.104
Sexos:Grupos	2	0.027	0.013	0.021	1.795	1.238	0.099
Residuales	157	1.187	0.007				
Total	162	1.252					
Palatino							
Sexos	1	0.007	0.007	0.027	4.609	2.406	0.005*
Grupos	2	0.014	0.007	0.049	4.211	2.907	0.001*
Sexos:Grupos	2	0.002	0.001	0.009	0.787	-0.17	0.580
Residuales	156	0.261	0.001				
Total	161	0.286					

Cuadro 8. Resultados de la prueba de F de Goodall entre sexos (hembras, H; machos, M) de cada grupo (Oeste, O; Centro, C; Este, E) en cada módulo.

		Hembras			Machos			Dimorfismo sexual		
		O/C	O/E	C/E	O/C	O/E	C/E	Oeste	Centro	Este
Dorsal	D. M.	0.01	0.013	0.008	0.008	0.016	0.009	0.006	0.006	0.013
	F	5.74**	7.68**	3.89**	3.73**	13.32**	4.83**	1.53	2.74*	8.02**
Caja craneal	D. M.	0.008	0.008	0.005	0.009	0.013	0.009	0.009	0.01	0.011
	F	1.59	1.45	0.82	1.88	3.62**	2.3	1.64	3.22**	3.13**
Cóndilo occipital	D. M.	0.01	0.014	0.009	0.019	0.03	0.018	0.014	0.01	0.015
	F	0.53	0.99	0.55	2.09	4.95**	2.03	0.92	0.74	1.38
Rostro	D. M.	0.012	0.007	0.008	0.008	0.01	0.005	0.012	0.011	0.015
	F	2.29	0.74	1.08	1.15	1.29	0.57	1.81	2.86*	2.94*
Fosa glenoidea	D. M.	0.026	0.018	0.03	0.04	0.048	0.02	0.034	0.026	0.035
	F	1.24	0.54	1.89	2.88*	3.38*	0.76	1.56	1.58	2.18
Palatino	D. M.	0.018	0.014	0.012	0.025	0.02	0.014	0.017	0.012	0.018
	F	2.69*	1.65	1.49	4.17**	2.45	1.87	1.54	1.66	3.26*

* $p \leq 0.05$

** $p \leq 0.01$

4.3.2 Análisis de Variables Canónicas

Los resultados coinciden con los encontrados en el ANOVA Procrustes. Es importante mencionar que, aunque el CVA/MANOVA arrojó ejes significativos en los módulos, las gradillas indican diferencias sutiles, por lo cual se exageraron al valor 2 para poder visualizar las zonas de variación, además los grupos no se separan completamente en el CVA (Fig. 6).

En los módulos dorsal, caja craneal, cóndilo occipital y las hembras del módulo palatino se obtuvieron dos ejes significativos, indicando que los tres grupos son diferentes en el CVA/MANOVA (Cuadro 9), mientras que en los machos del módulo palatino solo se obtuvo un eje significativo, por lo cual solo uno de los grupos es diferente (Cuadro 9). En el módulo fosa glenoidea, donde el ANOVA Procrustes arrojó diferencias en los machos, no se encontraron ejes significativos.

En el módulo dorsal, la CV1 indica que las hembras del grupo Este se agrupan hacia la región de cráneos más alargados con poca variación en la zona frontal (Fig. 6a), la CV2 separa ligeramente al grupo del centro hacia la región de cráneos compactos con variación en la zona frontal; los machos del grupo Oeste tienden hacia la región de cráneos con variación en la zona frontal, separándose del grupo Este, en la CV2 el grupo Centro tiende hacia la región con variación en la zona posterior del cráneo (Fig.6b).

En el módulo caja craneal, los valores negativos de la CV1 tienden a separar al grupo Oeste hacia la región con cráneos más altos en la zona cercana al rostro, mientras que el grupo Este tiende hacia los valores positivos, con cráneos más bajos en dicha zona, los valores negativos de la CV2 separan al grupo Centro hacia la región con cráneos con variación en la zona posterior de la caja craneal (Fig. 6c).

En el módulo cóndilo occipital, los valores positivos de la CV1 tienden a separar al grupo Oeste hacia la región con variación en la parte media del cóndilo, mientras que en los valores positivos de la CV2 tiende a agruparse el grupo Este, hacia la región con variación en la parte anterior del cóndilo (Fig. 6d)

En el módulo palatino, los valores positivos de la CV1 separan al grupo Centro con un palatino más alargado y con variación en el borde posterior, mientras que los valores positivos de la CV2 tienden a separar al grupo Este hacia la región con el borde posterior más compacto (Fig. 6e); en los machos, los valores positivos de la CV1 tienden a separar al grupo Oeste, a la región con variación en el punto de máxima curvatura del borde posterior (Fig. 6f).

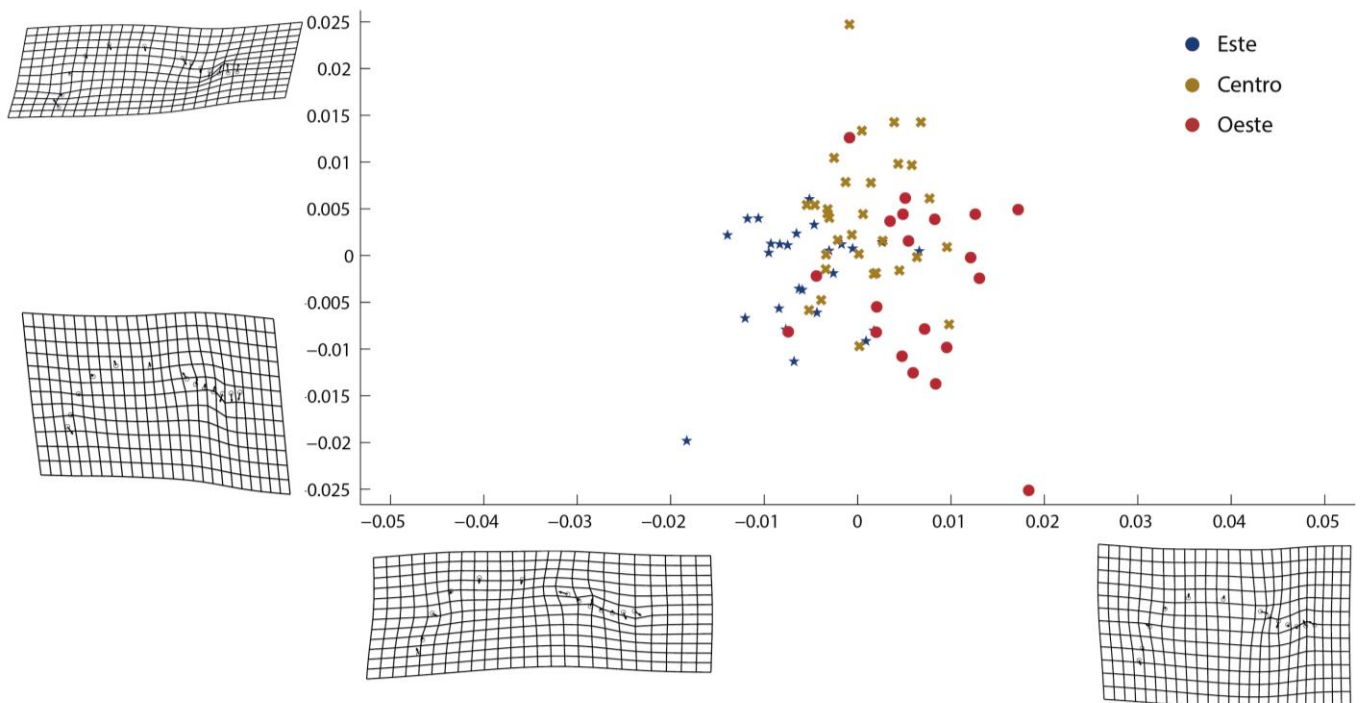
Cuadro 9. Resultados del MANOVA obtenido en CVAGen para cada módulo.

	<i>Lambda</i>	<i>Chi-cuadrada</i>	gl
Dorsal			
Hembras	0.4613	56.4818**	6
	0.8346	13.2027**	2
Machos	0.5702	47.1957**	6
	0.9051	8.3795**	2
Caja			
Machos	0.7816	19.4635**	6
	0.8946	8.7964**	2
Cóndilo occipital			
Machos	0.4866	55.8305**	16
	0.7280	24.5998**	7
Palatino			
Hembras	0.7610	20.2083**	6
	0.9084	7.1131*	2
Machos	0.7004	28.4834**	6

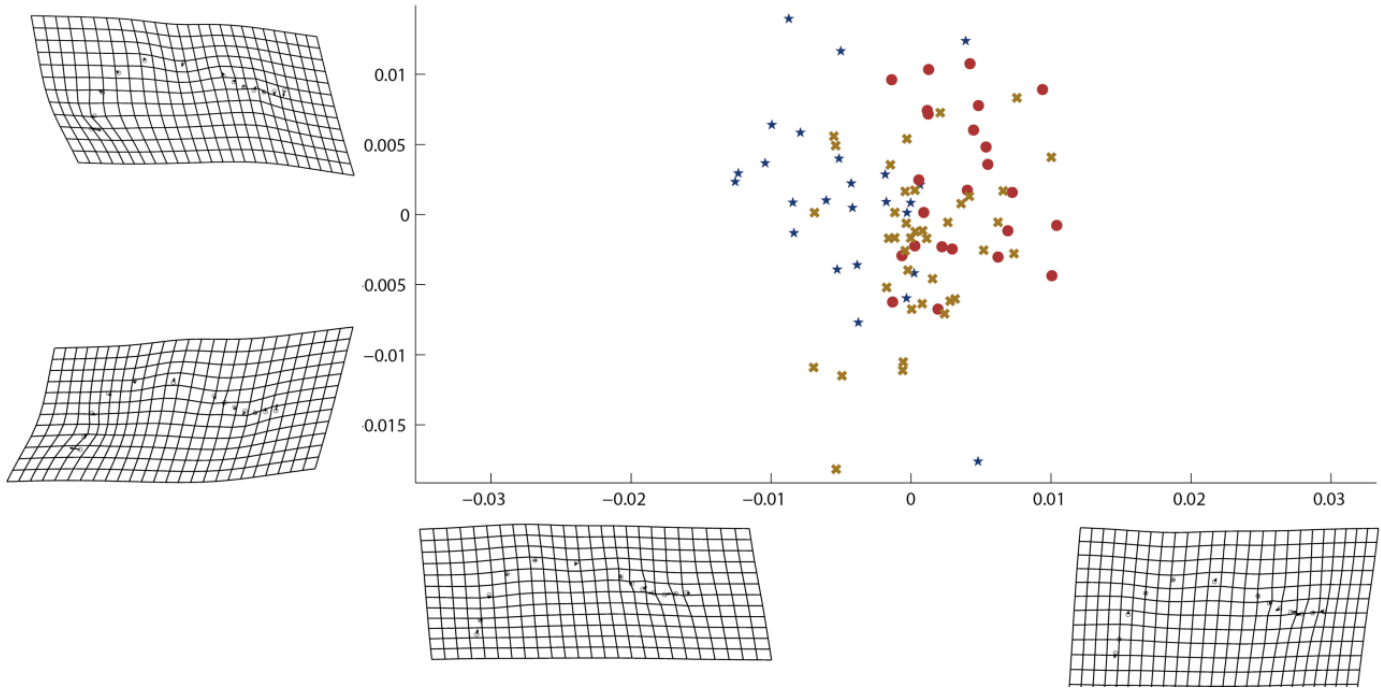
* $p \leq 0.05$

** $p \leq 0.01$

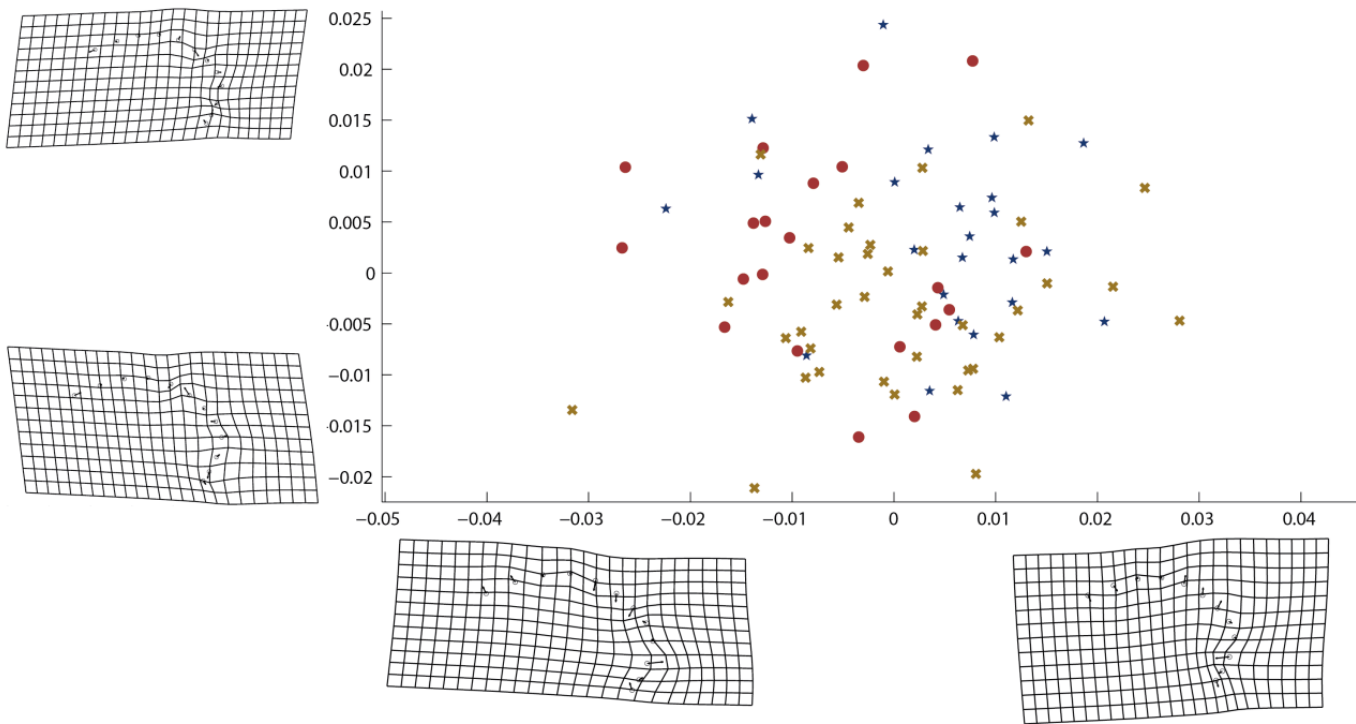
(a)



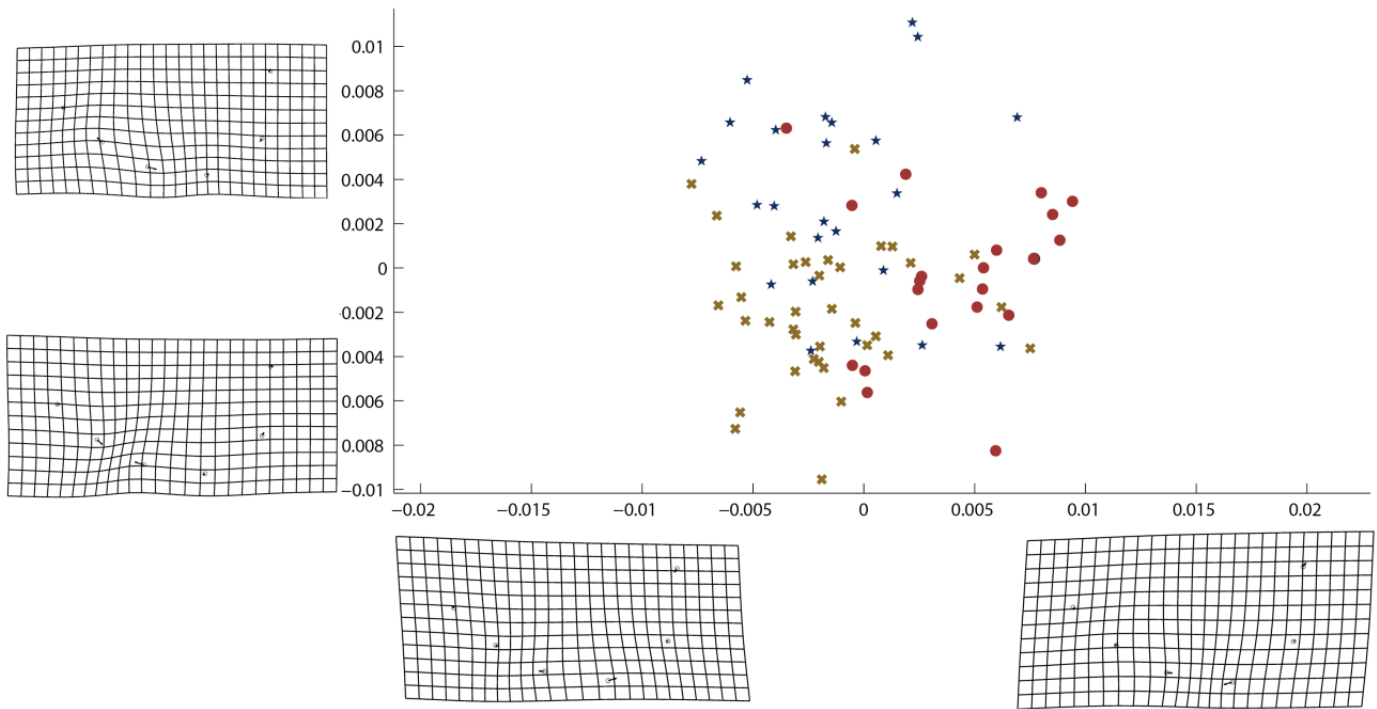
(b)



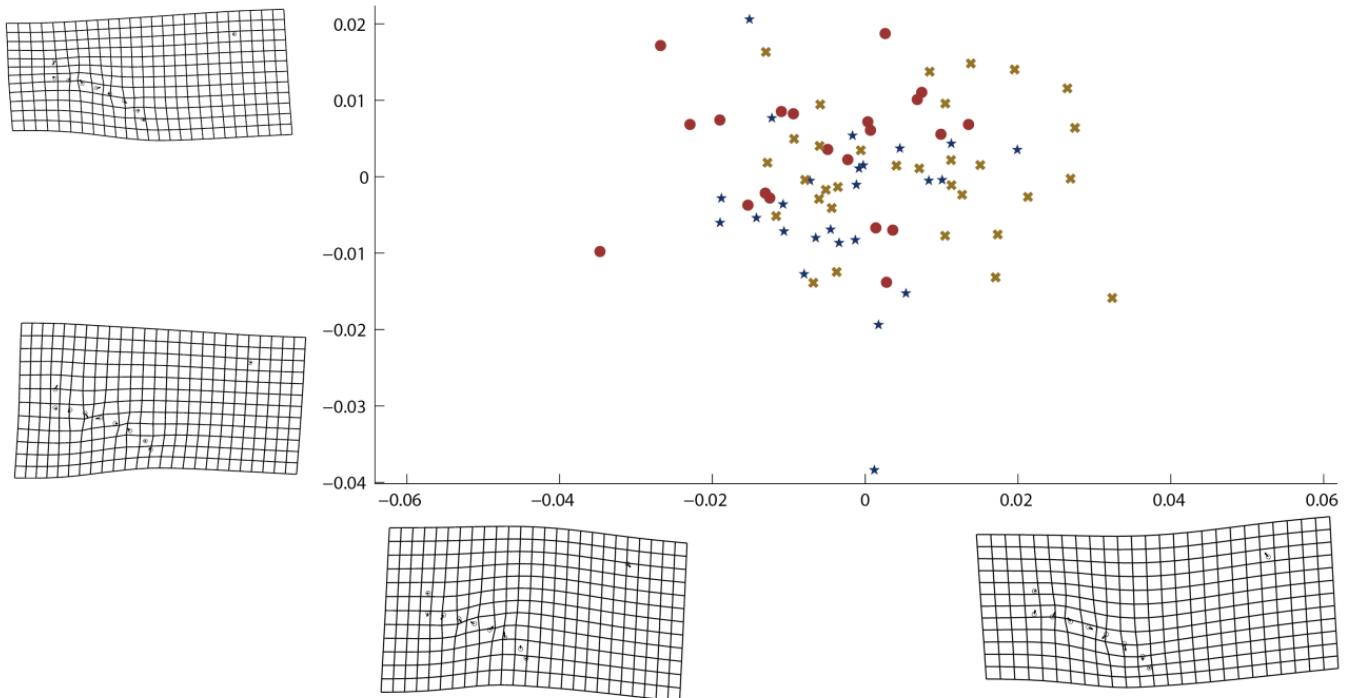
(c)



(d)



(e)



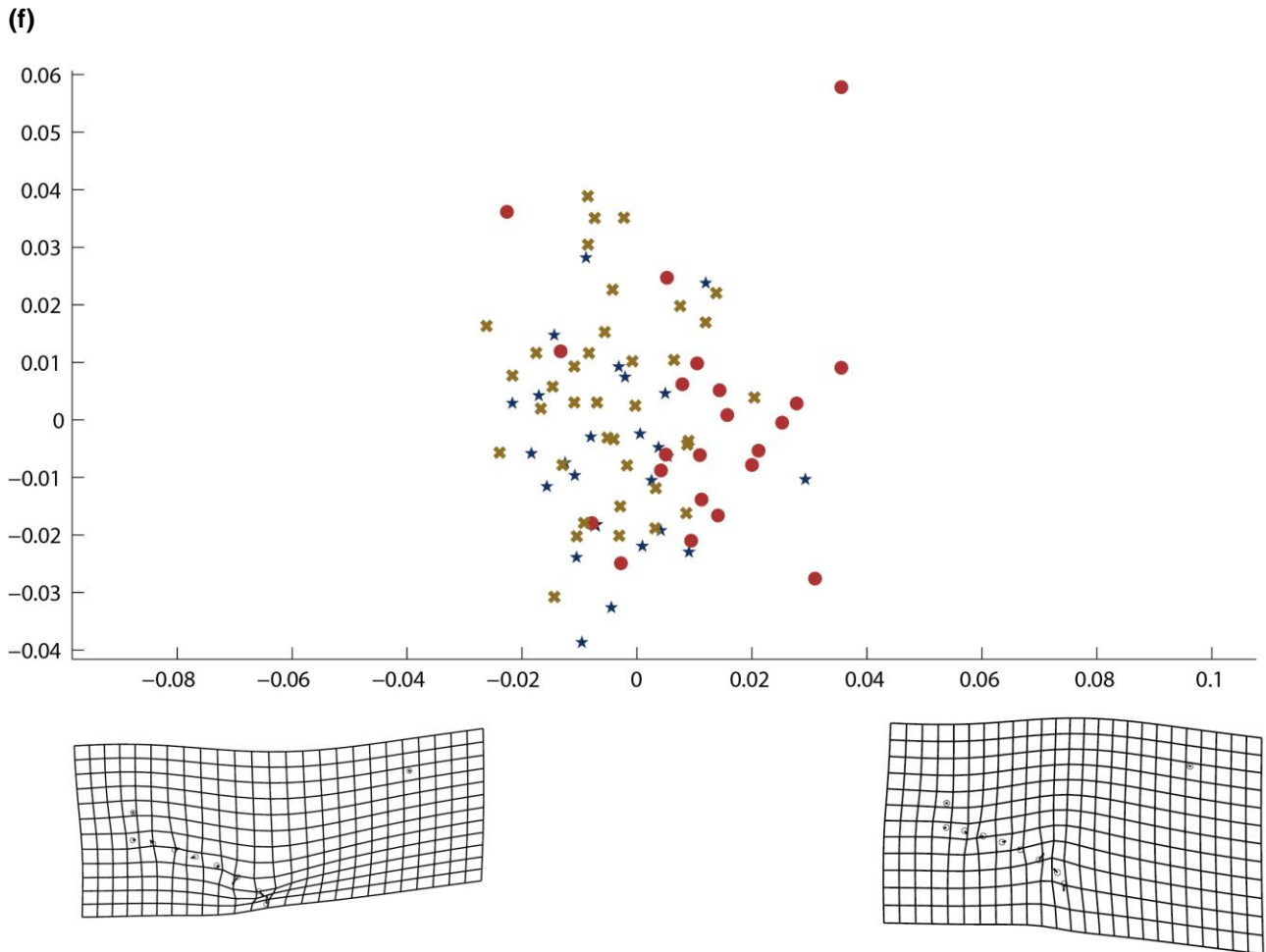
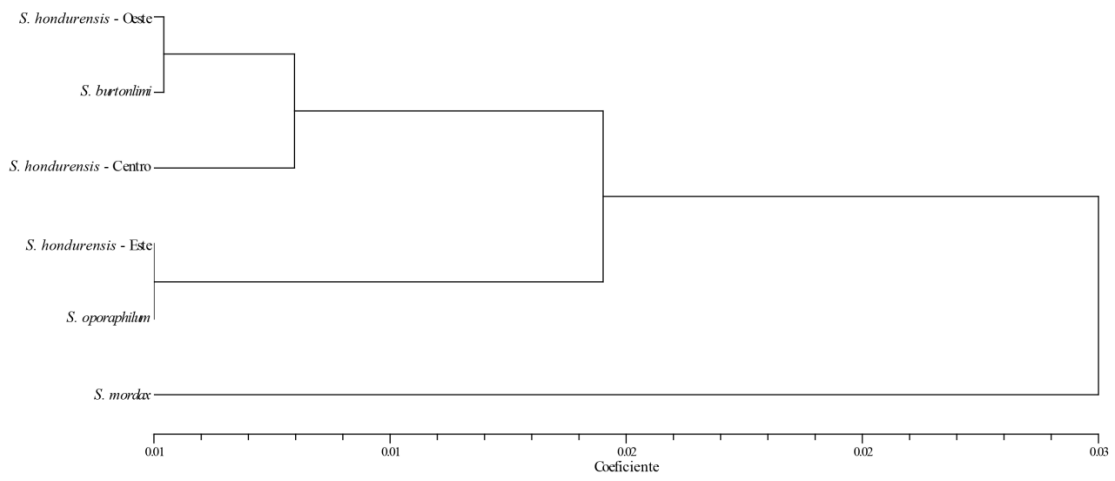


Figura 6. Resultados del CVA para cada módulo y sus gradillas de deformación (exageración: 2): a) dorsal-hembras, b) dorsal-machos, c) caja craneal-machos, d) Cóndilo occipital-machos, e) palatino-hembras, f) palatino-machos.

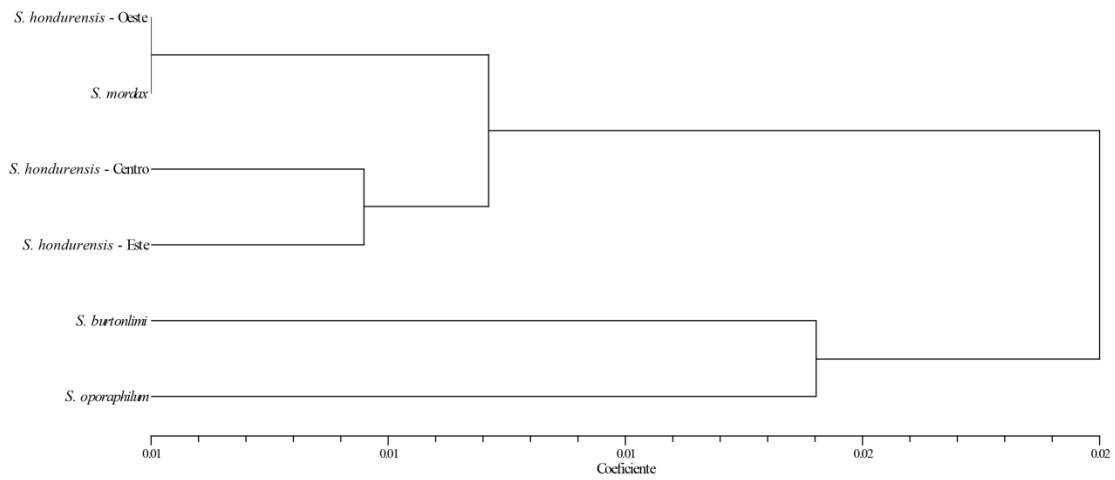
4.3.3 Análisis de Cluster

En general, se detectó que el grupo Oeste es el más diferente que los otros dos grupos, ya que se encontró como el grupo externo en los módulos caja craneal, rostro, fosa glenoidea y palatino (Figs. 7b, 7d, 7e y 7f). En los módulos dorsal y cóndilo occipital el grupo externo fue el grupo Este (Figs. 7a y 7c).

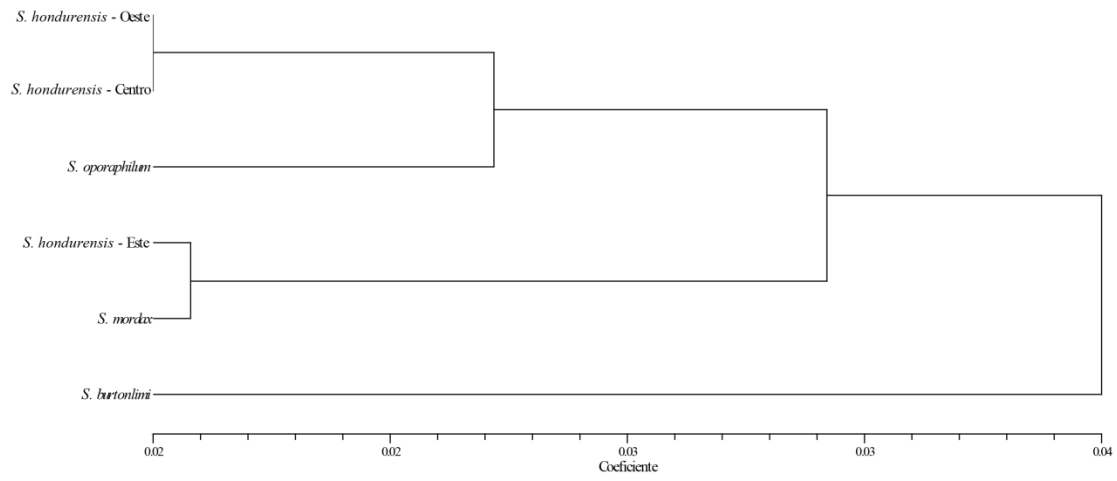
(a)



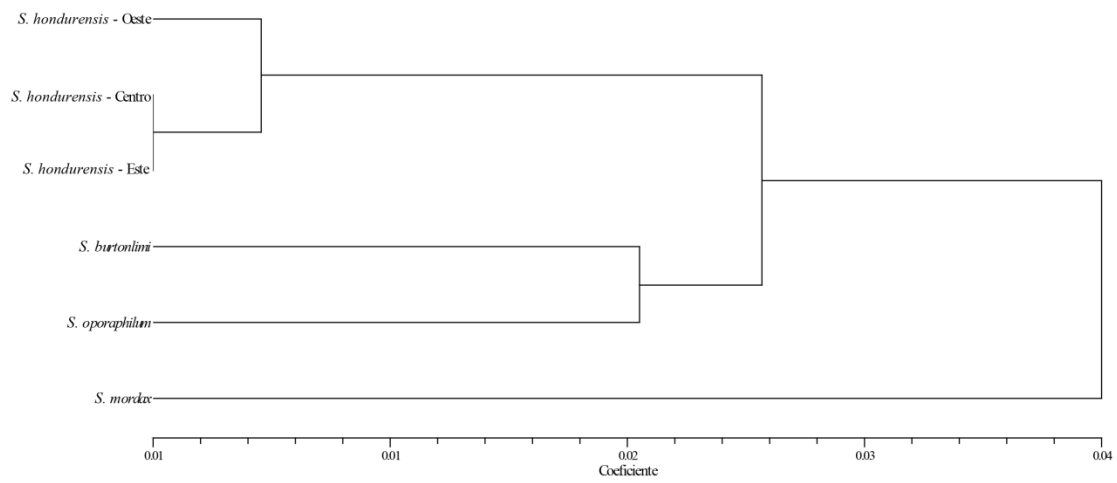
(b)



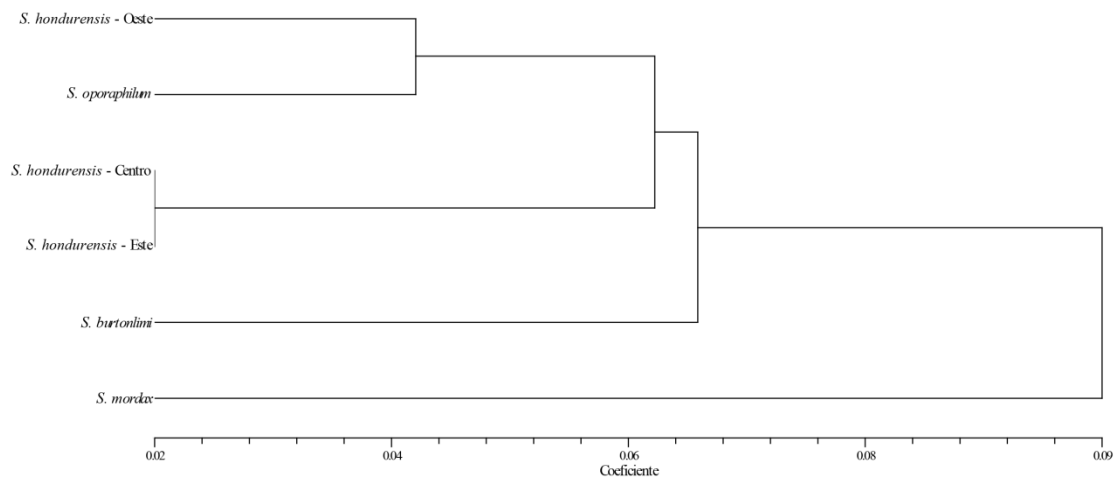
(c)



(d)



(e)



(f)

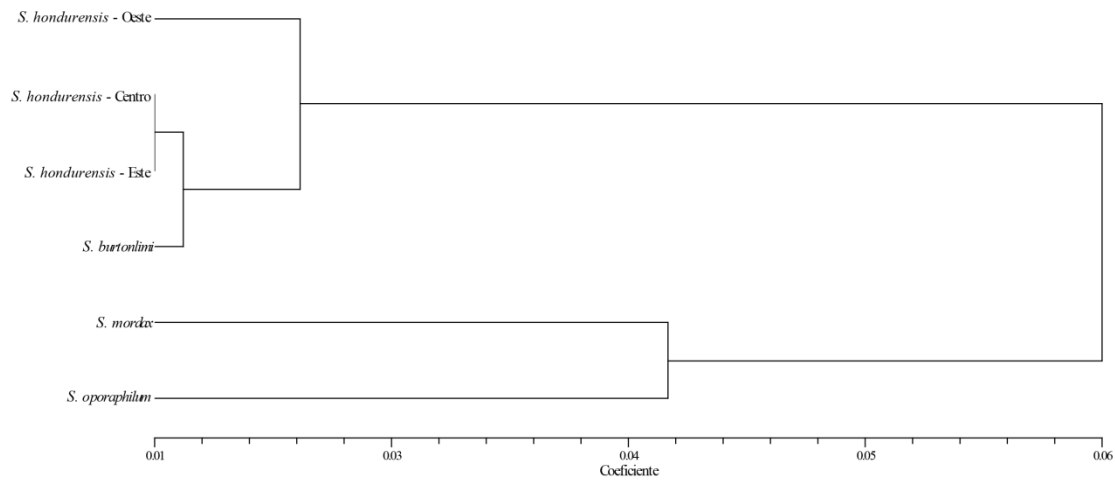


Figura 7. Clusters obtenidos utilizando las distancias Procrustes para cada módulo: a) módulo dorsal ($r=0.851$), b) módulo caja craneal ($r=0.884$), c) módulo cóndilo occipital ($r=0.768$), d) módulo rostro ($r=0.904$), e) módulo fosa glenoidea ($r=0.846$), f) módulo borde posterior del palatino ($r=0.977$).

4.3.4 Prueba de Mantel

La prueba de Mantel entre las distancias Procrustes y las distancias genéticas en ambos genes indicó la correlación entre ambas matrices para los módulos dorsal, rostro y fosa glenoidea (Cuadro 10).

Cuadro 10. Resultados de la prueba de Mantel entre las distancias Procrustes y las distancias genéticas de los genes *cyt-b* y *D-loop*.

	cyt-b	D-loop
Módulo	<i>r</i>	<i>r</i>
Dorsal	0.4851*	0.6156*
Caja	0.4285	0.3374
Cóndilo occipital	0.4403	0.5048
Rostro	0.7064**	0.8722**
Fosa glenoidea	0.684**	0.8771**
Borde posterior del palatino	0.6891	0.6419

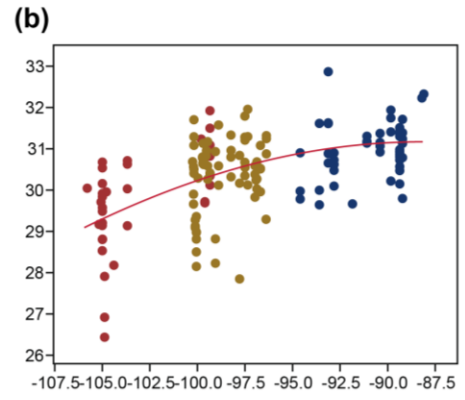
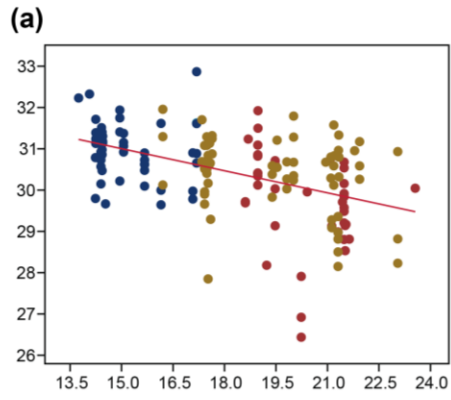
* $p \leq 0.05$

** $p \leq 0.01$

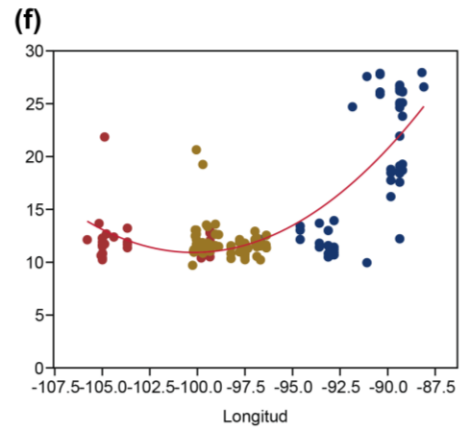
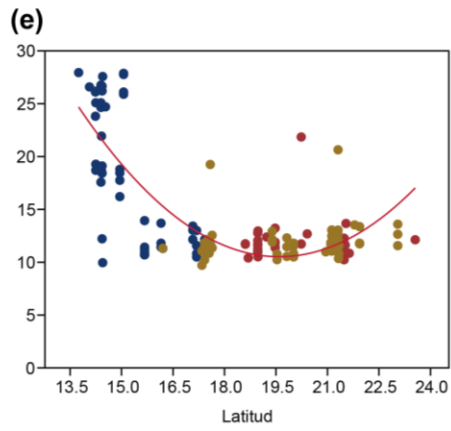
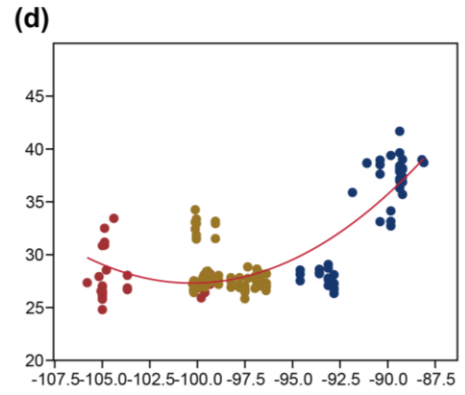
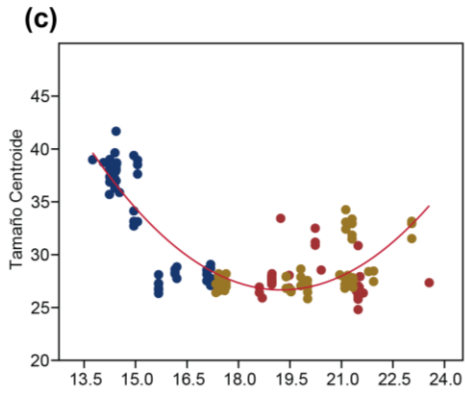
4.4.5 Análisis de gradientes

Los gradientes latitudinales y longitudinales separan claramente al grupo Este, que presenta los valores más altos de tamaño centroide (Figs. 8b, 8d, 8f, 8h, 8j), sin embargo el gradiente longitudinal permite diferenciar claramente los tres grupos, mientras que el latitudinal no permite distinguir a los grupos Oeste y Centro (Figs, 8a, 8c, 8e, 8g, 8i).

En casi todos los módulos parece existir un crecimiento exponencial en el tamaño centroide en ambos gradientes, en los cuales se ve un incremento exponencial del tamaño centroide del grupo Este (Figs. 8c, 8d, 8e, 8f, 8i, 8j), excepto en los módulos dorsal y rostro, en el cual se ve un decremento más ligero en el tamaño centroide del grupo Oeste (Figs. 8a, 8b, 8g y 8h).



- Este
- Centro
- Oeste



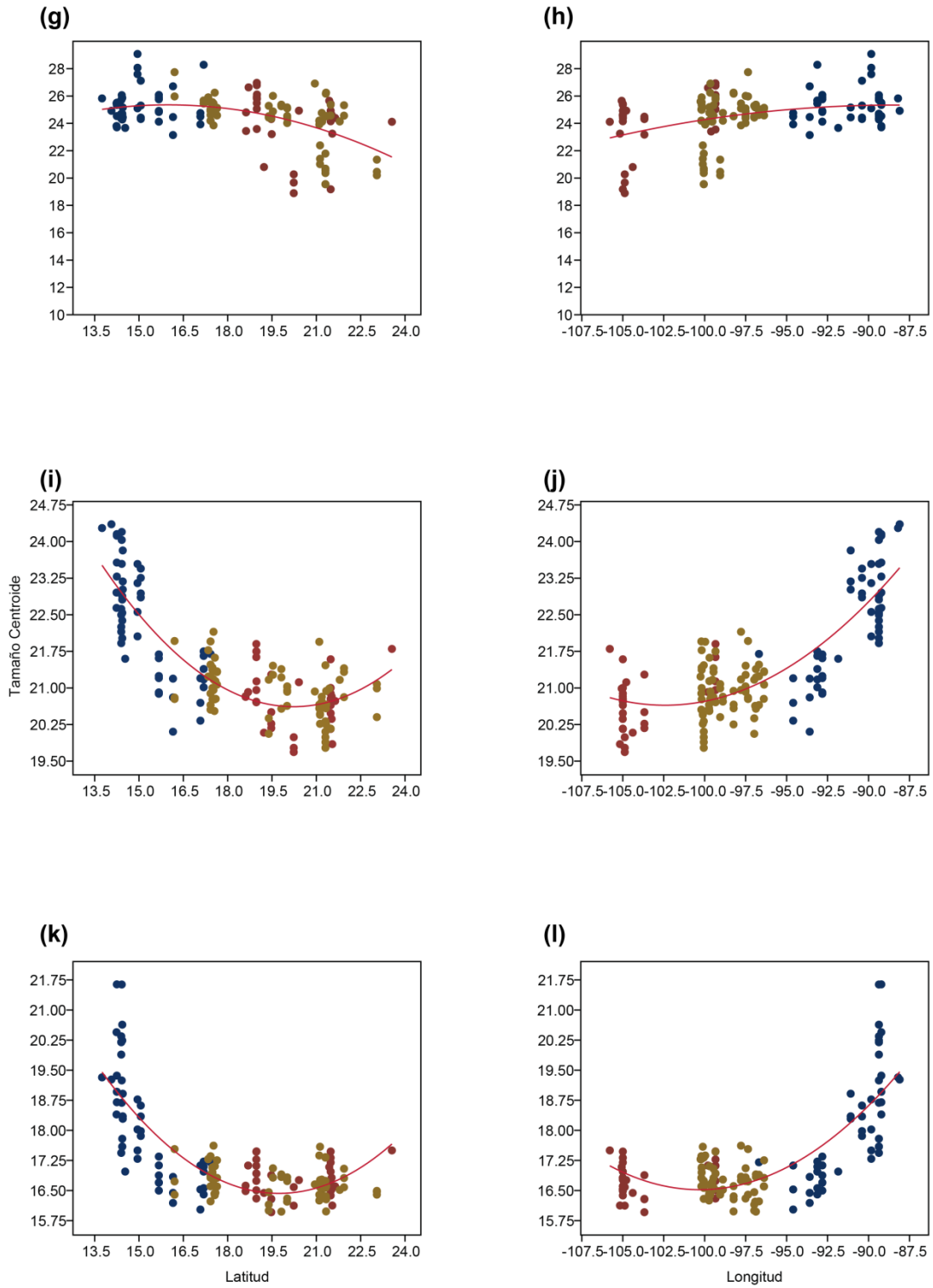


Figura 8. Gradientes encontrados al comparar el tamaño centroide de los módulos dorsal (a, b), caja craneal (c, d), cóndilo occipital (e, f), rostro (g, h), fosa glenoidea (i, j) y palatino (k, l) con la latitud y la longitud.

4.4 Morfometría lineal

En general, el grupo con las medidas más grandes fue el Este, mientras que el Oeste fue el de las medidas más pequeñas (Fig. 8).

En el largo del cráneo el ANOVA encontró interacción entre los sexos y entre los grupos, es decir, las diferencias entre los sexos son dependientes de los grupos geográficos (Cuadro 11). En las hembras, a prueba *post hoc* de Tukey mostró diferencias significativas entre el grupo Este respecto a los grupos Oeste y Centro; y en los machos se encontraron diferencias significativas entre todos los grupos (Cuadro 12). El grupo Oeste fue el único que no presentó dimorfismo sexual.

En el ancho del cráneo el ANOVA encontró interacción sexo-grupos. (Cuadro 11). La prueba *post hoc* de Tukey solo mostró diferencias significativas entre los machos del grupo Oeste respecto a los grupos Centro y Este (Cuadro 12).

La regresión arrojó una correlación negativa entre la latitud y las medidas lineales (Cuadro 13), siendo los organismos de los grupos Oeste y Centro los más pequeños (Figs. 9a y 9b). Adicionalmente se encontró una correlación positiva entre la longitud y las medidas lineales (Cuadro 13), siendo los organismos del grupo del oeste los más pequeños y los del grupo del este los más grandes (Figs. 9c y 9d).

Cuadro 11. Resultados de los ANOVA de dos vías para el largo y el ancho craneal, respectivamente.

Largo					
	SC	gl	MC	F	p
Sexos	11.852	1	11.852	18.77	2.707E-05*
Grupos	54.307	2	27.153	43	1.893E-15*
Interacción	4.348	2	2.174	3.443	0.034*
Dentro	93.457	159	0.631		
Total	165.827	164			

Ancho					
	SC	gl	MC	F	p
Sexos	0.344	1	3.44E-01	2.862	0.092
Grupos	2.556	2	1.28E+00	10.62	4.67E-05*
Interacción	1.228	2	0.614	5.104	0.007*
Dentro	19.132	159	0.120		
Total	23.357	164			

Cuadro 12. Resultados de los análisis *post hoc* de Tukey entre las interacciones sexo-grupo del largo y ancho, respectivamente.

		Largo	Ancho
		Q	Q
Hembras-Oeste	Hembras-Centro	2.46	1.51
Hembras-Oeste	Hembras-Este	6.64*	1.49
Hembras-Centro	Hembras-Este	4.85*	3.27
Machos-Oeste	Machos-Centro	6.55*	4.34*
Machos-Oeste	Machos-Este	12*	7.34*
Machos-Centro	Machos-Este	7.25*	3.9
Hembras-Oeste	Machos-Oeste	0.27	2.44
Hembras-Centro	Machos-Centro	4.63*	3.33
Hembras-Este	Machos-Este	5.98*	3.28

* $p \leq 0.01$

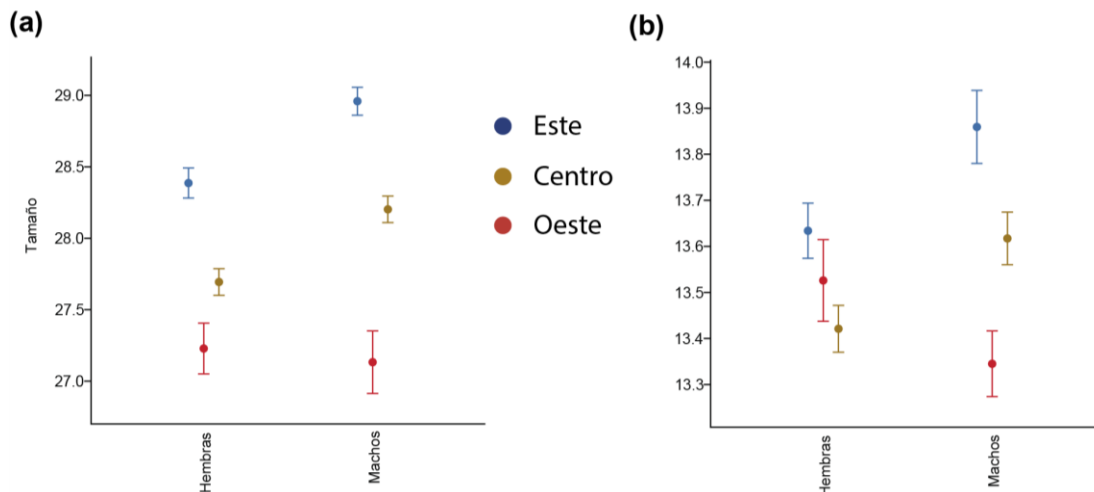


Figura 8. Gráfica de las medias del largo (a) y ancho (b) para cada sexo y grupo.

Cuadro 13. Resultados de las regresiones lineales para cada medida craneal

Gradiente	r^2	t
Largo vs Latitud	0.30241	-7.4491*
Ancho vs Latitud	0.10126	-3.7977*
Largo vs Longitud	0.0349	7.9872*
Ancho vs Longitud	0.0628	2.8257*

* $p \leq 0.01$

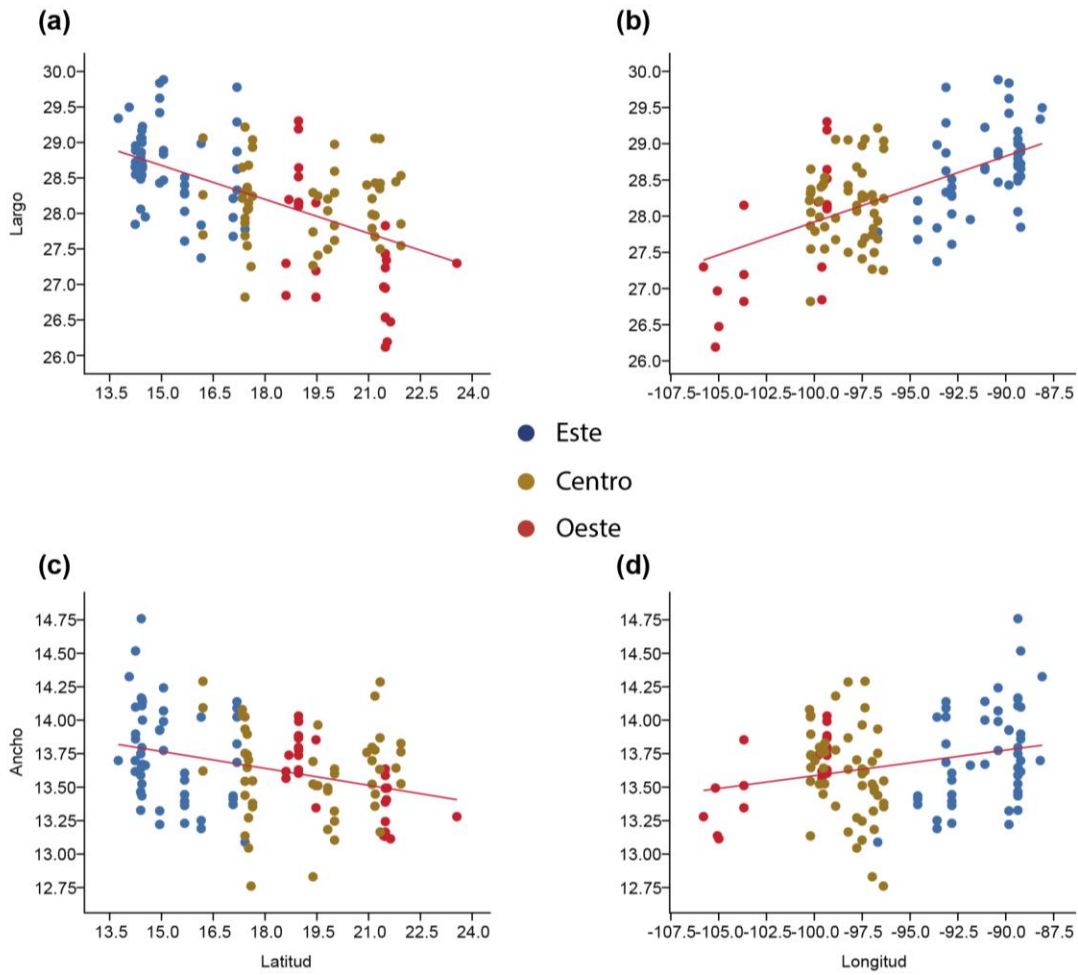


Figura 9. Regresión lineal de las medidas lineales vs latitud (a y b) y longitud (c y d).

5. DISCUSIÓN

Sturnira es un género críptico cuya diversidad se ha reconocido notablemente en la última década. En 2005 eran reconocidas apenas 14 especies (Simmons 2005) mientras que en estudios recientes se habla de al menos 23 especies (Molinari et al. 2017). Este incremento se debe a la aplicación de técnicas moleculares (Jarrín-V y Kunz 2011; Velazco y Patterson 2014; Molinari et al. 2017), las cuales se han complementado con estudios morfogeométricos que han permitido diferenciar morfológicamente algunas especies (Jarrín-V y Kunz 2011). Los estudios con morfometría en *Sturnira* han contribuido a diferenciar a las especies (Jones y Phillips 1964; Pacheco y Patterson 1992; Iudica 2000; Jarrín-V y Kunz 2011; Sánchez y Pacheco 2016) y se ha sugerido su uso, junto a análisis moleculares, para resolver incertidumbres taxonómicas en este género críptico (Iudica 2000). Dado que se ha encontrado que algunos caracteres utilizados en la diagnosis y descripción de especies del género son variables (Sánchez y Pacheco 2016), es recomendable emplear análisis con morfometría geométrica, los cuales ya han sido sugeridos porque permiten detectar diferencias cuantitativas evaluadas desde un punto de vista estadístico (Jarrín-V y Kunz 2011).

5.1 Variación morfológica en *S. hondurensis*

5.1.1 Tamaño centroide y alometría

Si bien en casi todos los módulos se encontraron diferencias en el tamaño centroide, éstas no representaron un efecto importante en la variación morfológica de cada módulo, resultados similares a los obtenidos por Budinski et al. (2015) en *Rhinolophus ferrumequinum* y los de Ospina-Garcés et al. (2016) en la mandíbula murciélagos del género *Myotis*, aunque contrasta con los resultados encontrados en los murciélagos frugívoros del Viejo Mundo (Chiroptera: Pteropodinae), en los cuales se encontró un efecto alométrico mayor en el cráneo (Cardini y Polly 2013). Recientemente fue propuesto en vertebrados un patrón craneal alométrico evolutivo común (*common cranial allometric pattern*, CREA), que sugiere que las especies pequeñas tienen relativamente rostros más pequeños y cajas craneales

más grandes que las especies grandes (Cardini y Polly 2013), sin embargo en *S. hondurensis* este patrón no fue encontrado, ya que el grupo más grande (Este) presentó una caja craneal y un rostro más grande que el más pequeño (Oeste). En poblaciones de *Pipistrellus* sp. se ha encontrado que el alimento actúa como una presión selectiva que dirige las diferencias en tamaño, forma y alometría del cráneo (Evin et al. 2011), y también se ha encontrado que en vertebrados la forma o el tamaño craneal pueden variar adaptativamente como respuesta a la variación al tipo o dureza del alimento (Myers et al. 1996; Schuett et al. 2005; Crichigno et al. 2012), por lo que es posible que el alimento no esté produciendo un fuerte efecto alométrico en *S. hondurensis*.

5.1.2 Morfometría geométrica

Los individuos del grupo del oeste presentaron las mayores diferencias en la forma respecto a los otros grupos. En general, presentan un cráneo más redondeado y compacto así como más elevado, así como un cóndilo más alargado mientras que el resto de la especie posee un cráneo más ovalado y alargado con un borde posterior del palatino más recto. Dados los resultados obtenidos en el test de Mantel, la variación craneal dentro de *S. hondurensis* puede estar correlacionada con las diferencias genéticas encontradas por Hernández-Canchola (2018), las cuales indican que existe poco tiempo de divergencia dentro de la especie, lo que explica que las diferencias encontradas sean todavía sutiles. Esto concuerda con Dumont et al. (2012), quienes encuentran que la tasa de evolución morfológica dentro de los stenodermatinos fue más lenta después de su diversificación.

Con base en los módulos analizados, el grupo del oeste es el que presenta las mayores diferencias morfológicas respecto a los otros grupos. Dado que la forma del cráneo es un buen indicador de las conductas alimentarias en murciélagos (Dumont & Herrel, 2003; Muchhala & Jarrín-V, 2002) y variables como el incremento de la altura del cráneo y la extensión posterior de la región interparietal son asociados con el incremento de la fuerza de mordida (Nogueira et al. 2009), podría sugerirse que la variación encontrada está relacionada con la alimentación. Se ha encontrado que entre el grupo Oeste y el grupo Este existe

diferenciación de nicho y que el grupo Oeste habita en áreas con temperaturas extremas y en áreas con mayor estacionalidad, por lo que posiblemente existen factores ambientales afectando las plantas que *S. hondurensis* consume (Hernández-Canchola 2018), por lo que la morfología del grupo Oeste podría permitirle alimentarse de los frutos que se encuentran en esta zona. Esto contrasta con lo encontrado en un estudio realizado en *S. parvidens* (Hernández-Canchola y León-Paniagua 2017), la otra especie mesoamericana del género *Sturnira*, la cual habita en tierras bajas, y en la que se propone que la tolerancia fisiológica, y no los factores relacionados con la alimentación y los sitios de percha, es el rasgo que permite a las poblaciones occidentales de *S. parvidens* sobrevivir en lugares más fríos y estacionales. Además, la tendencia hacia una forma craneal más redondeada ya ha sido reportada dentro del género al describirse *S. perla*, cuyas diferencias morfológicas son atribuidas a una posible diferencia en sus hábitos ecológicos, especialmente a sus hábitos alimenticios (Jarrín-V y Kunz 2011).

Ya que la curvatura del cóndilo occipital está relacionada con el grado de movilidad del cráneo (Mead 1906), es posible que la variación encontrada esté produciendo un efecto en la movilidad del cráneo en los grupos.

La variación encontrada en la forma del palatino, en la que no se encontró correlación con las distancias genéticas, puede estar asociada a los hábitos alimenticios de la especie, ya que se ha propuesto que los filostómidos modifican la morfología del paladar como respuesta a la alimentación de frutos duros (Sorensen et al. 2014).

Un estudio en dos especies del género *Artibeus* encontró variación en la zona posterior de la fosa glenoidea, atribuida a las diferentes estrategias de alimentación dada su participación en el soporte muscular masticatorio y la mecánica mandibular (Marchán-Rivadeneira et al. 2010). Sin embargo, los resultados obtenidos al analizar la zona anterior de la fosa no reflejan cambios que puedan atribuirse a diferentes estrategias alimenticias, por tanto, esta región de la fosa glenoidea fue poco útil para diferenciar a los grupos de *S. hondurensis*. Es recomendable realizar un análisis de la zona posterior para detectar cambios en

sus procesos masticatorios. La poca información que aporta esta región ya ha sido reportada en *S. bakeri*, donde su variabilidad no permitió utilizarla como un carácter para distinguir a la especie (Sánchez y Pacheco 2016), como originalmente fue propuesto (Velazco y Patterson 2014).

Aunque la forma del rostro fue utilizada como un carácter para diferenciar *S. h. occidentalis* de *S. h. hondurensis* (Jones y Phillips 1964), no se encontraron diferencias significativas en el ANOVA Procrustes, por lo cual no es útil para diferenciar a los grupos.

5.1.3 Morfometría lineal

Los resultados obtenidos en los análisis de morfometría lineal complementaron de forma importante los resultados arrojados por el análisis de morfometría geométrica, ya que se encontraron patrones de variación de tamaño entre los grupos.

Las similitudes encontradas en los gradientes latitudinales y longitudinales tanto en medidas lineales como en el tamaño centroide, sugieren la existencia de patrones de variación geográfica con base en el tamaño craneal de los grupos, separando principalmente al grupo Este, que es el más grande, de los grupos Centro y Oeste.

El patrón de variación latitudinal coincide parcialmente con lo encontrado en la descripción de *S. h. occidentalis* (Jones y Phillips 1964), donde se indica la existencia de una tendencia en los murciélagos tropicales en la que los individuos más al norte son más pequeños que los que se encuentran al sur. Esta variación se ha encontrado parcialmente en otros murciélagos filostómidos como *Carollia perspicillata* (Barros et al. 2014), sin embargo, no se encontró una explicación clara pero se sugirió que la competencia en áreas donde especies ecológicamente similares compiten por los mismos recursos, la disponibilidad de alimentos u otros parámetros como la humedad relativa y la precipitación anual pueden ser los factores que están causando la variación. En ambientes cálidos secos se ha sugerido que el tamaño del ala puede ser utilizado como un mecanismo de

evapotranspiración para refrescarse, pero existe el riesgo de desecamiento (Barros et al. 2014). Es posible que el grupo del oeste de *S. hondurensis* tenga un tamaño pequeño que le permita evapotranspirar sin riesgo de desecarse al habitar en una región menos húmeda que el resto de la especie. Por otra parte, la variación longitudinal no ha sido reportada en otra especie del género *Sturnira*, sin embargo, permitió separar a los tres grupos. Estos patrones de variación longitudinal pueden surgir a partir de condiciones ambientales regionales (Wellenreuther et al. 2008), lo cual parece ser el caso de *S. hondurensis*, dadas las diferencias de nicho entre los grupos Este y Oeste reportadas recientemente (Hernández-Canchola 2018).

El dimorfismo sexual detectado en los grupos del centro y el este ya ha sido reportado para otras especies del género, encontrándose que los machos son de mayor tamaño que las hembras (Willig 1983; Tamsitt y Valdivieso 1986; Pacheco y Patterson 1992; Gardner 2008; Sánchez y Pacheco 2016). Este patrón se presenta en los grupos del este y el centro, sin embargo, en el grupo del oeste los cráneos de las hembras son de mayor tamaño que los de los machos. La determinación de las presiones de selección que son responsables de esta variación en el grupo del oeste es compleja, pues se han sugerido diferentes factores que provocan que las hembras sean más grandes que los machos, entre ellos: tener crías más grandes con mayores posibilidades de sobrevivir en ambientes fríos o competencia con otras hembras por recursos (Ralls 1976). Considerando los resultados ecológicos obtenidos en *S. parvidens* (Hernández-Canchola y León-Paniagua 2017), es posible que, dadas las condiciones del hábitat donde se encuentran, las hembras del grupo del oeste sean de mayor tamaño para asegurar la supervivencia de sus crías.

5.2 Tendencias evolutivas

Se ha indicado que la definición de una especie incluye una etapa en donde un linaje evoluciona separadamente, este linaje estará representado por diferencias morfológicas, genéticas o conductuales (De Queiroz 2007). Desde este punto de vista, *S. hondurensis* puede estar bajo un proceso de especiación que todavía no

ha concluido todas las etapas necesarias para una diferenciación total, pero estas diferencias comienzan a mostrarse en el aspecto genético (Hernández-Canchola 2018) y el morfológico, indicando una sutil separación del grupo oeste. En el género *Sturnira*, dicho proceso se ha atribuido a su habilidad para colonizar nuevos espacios geográficos y ambientales cuando las poblaciones quedan aisladas (Hernández-Canchola y León-Paniagua 2017), en el caso de *S. hondurensis*, estas poblaciones están divididas por la presencia de áreas de tierras bajas, siendo separados los grupos Oeste y Centro por la depresión del Balsas y el valle Puebla-Tlaxcala y los grupos Centro y Este por el Istmo de Tehuantepec (Hernández-Canchola 2018), aunque los resultados obtenidos en los gradientes latitudinales y longitudinales parecen indicar una separación en tamaño dentro del grupo Este, entre los ejemplares de Chiapas y los de Centroamérica, posiblemente causada por la presencia del sistema de fallas Motagua-Polochic-Jocotán, la cual ya ha sido reportada como una barrera geográfica (Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez 2013). Dado que los grupos genéticos de *S. hondurensis* se encuentran aislados geográficamente y comienzan a tener diferencias de nicho (Hernández-Canchola 2018), los cambios morfológicos en el cráneo sugieren el comienzo de la expansión de los nichos dietarios dentro de la especie (Dumont et al. 2012).

5.3 Perspectivas

Dado que los estudios realizados sobre la dieta de *S. hondurensis* principalmente se han concentrado en zonas del centro y sureste del país (Cornejo-Latorre et al. 2011; Hernández-Montero et al. 2011, 2015; García-Estrada et al. 2012; Saldaña-Vázquez et al. 2013a), es necesario llevar a cabo estudios de la dieta en las poblaciones correspondientes al grupo genético del oeste, para verificar si los cambios morfológicos encontrados son causados por la dieta. Asimismo es pertinente estudiar otros aspectos de la biología de *S. hondurensis*, especialmente sobre los patrones reproductivos, áreas de forrajeo y de percha, y aspectos biomecánicos, que aporten información sobre los factores que están provocando la variación morfológica en el grupo del oeste, así como analizar la historia de las

barreras geográficas que están aislando a los grupos para completar la historia biogeográfica de *S. hondurensis*. Asimismo es pertinente analizar la notoria diferenciación en tamaño en los ejemplares de Centroamérica, utilizando más ejemplares y analizándolos como un grupo diferente, para identificar si en esa zona se está llevando a cabo otro proceso de diferenciación.

Adicionalmente, el análisis morfométrico de otras estructuras anatómicas utilizadas para diferenciar otras especies en *Sturnira* puede aportar información importante que dé soporte a los resultados hallados en este trabajo. Algunas de las estructuras que pueden considerarse para futuros análisis con morfometría lineal son el antebrazo, utilizado para distinguir *S. bakeri* de *S. parvidens* (Velazco y Patterson 2014), y la longitud del ala, utilizada para diferenciar *S. adrianae* de las otras especies del clado *S. oporaphilum* (Molinari et al. 2017). Para futuros análisis con morfometría geométrica sería pertinente utilizar estructuras como el proceso clinideo, que ha sido utilizado para distinguir *S. bakeri* de *S. luisi* (Velazco y Patterson 2014) y la región anterior de la fosa glenoidea, la cual ha sido analizada en el género *Artibeus* y se ha encontrado variación atribuida a diferentes estrategias de masticación (Marchán-Rivadeneira et al. 2010).

Para futuros análisis dentro del género, es recomendable tomar en cuenta la vista dorsal, así como la vista lateral y el borde posterior del palatino como buenos indicadores de variación intraespecífica.

6. CONCLUSIONES

Existen sutiles diferencias morfológicas en el cráneo dentro de *S. hondurensis*, que diferencian al grupo del oeste con base en la forma y al tamaño. Las diferencias morfogeométricas se encuentran principalmente en la caja craneal, la cual tiende a hacerse más redondeada y alta, y en cóndilo occipital, el cual tiende a volverse más alargado en el grupo Oeste. Es posible que dichas diferencias sean causadas tanto por factores genéticos, como por las características ambientales del área de distribución de la especie. El tamaño pequeño en los grupos del centro y oeste posiblemente se debe a una respuesta a condiciones

ambientales diferentes o la existencia de competencia. Existe dimorfismo sexual dentro de la especie, en donde los machos son más grandes que las hembras en los grupos del centro y del este, mientras que en el oeste las hembras son las de mayor tamaño, posiblemente para tener crías más grandes que sobrevivan a las condiciones ambientales de su hábitat. Las diferencias morfológicas parecen indicar el inicio de un proceso de especiación dentro de la especie, que causa la separación del grupo del oeste.

7. BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, D. C., F. J. ROHLF, Y D. E. SLICE. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21 st century Geometric morphometrics and the “Procrustes paradigm”. *Hysterix - Italian Journal of Mammology* 24:7–14.
- ADAMS, D., M. COLLYER, A. KALIONZOPOULOU, Y E. SHERRATT. 2017. *Geometric Morphometric Analyses of 2D/3D Landmark Data*.
- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. T., T. ÁLVAREZ, Y N. GONZÁLEZ-RUIZ. 2017. *Keys for identifying Mexican mammals*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- ANTHONY, H. E. 1924. Preliminar report of Ecuadorean Mammals No. 6. *American Museum Novitates*:1–9.
- BARROS, L. A. V., R. R. FORTES, Y M. L. LORINI. 2014. The Application of Bergmann’s Rule to *Carollia perspicillata* Linnaeus 1758 (Mammalia, Chiroptera). *Chiroptera Neotropical* 20:1243–1251.
- BENÍTEZ, H. A., Y T. A. PÜSCHEL. 2014. Modelando la varianza de la forma: morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology* 32:998–1008.
- BIRCH, J. M. 1997. Comparing wing shape of bats: the merits of Principal-Component Analysis and Relative-Warp Analysis. *Journal of Mammalogy* 78:1187–1198.
- BOOKSTEIN, F. L. 1997a. Landmark methods for forms without lendmarks: morphometrics of group difference in outline shape. *Medical Image Analysis* 1:225–243.
- BOOKSTEIN, F. L. 1997b. Shape and the information in medical images: a decade of morphometric synthesis. *Computer Vision and Image Understanding* 66:97–118.
- BRUNET-ROSSINNI, A. K., Y G. S. WILKINSON. 2009. Methods for age estimation and the study of senescence in bats. Pp. 315–325 en *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats* (T. H. Kunz & S. Parsons, eds.). Johns Hpokins

University Press.

- BUDINSKI, I., V. JOJIC, V. M. JOVANOVIĆ, O. BJELIĆ-CABRILLO, M. PAUNOVIĆ, Y M. VUJOSEVIĆ. 2015. Zoologischer Anzeiger Cranial variation of the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* (Chiroptera: Rhinolophidae) from the central Balkans. *Zoologischer Anzeiger* 254:8–14.
- CALDERÓN-PATRÓN, J. M., M. BRIONES-SALAS, Y C. E. MORENO. 2013. Diversidad de murciélagos en cuatro tipos de bosque de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Therya* 4:121–137.
- CARDINI, A., Y P. D. POLLY. 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications* 4:1–7.
- CORNEJO-LATORRE, C., A. E. ROJAS-MARTÍNEZ, M. AGUILAR-LÓPEZ, Y L. G. JUÁREZ-CASTILLO. 2011. Abundancia estacional de los murciélagos herbívoros y disponibilidad de los recursos quiropterófilos en dos tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Therya* 2:169–182.
- CORTÉS-DELGADO, N., Y V. J. SOSA. 2014. Do bats roost and forage in shade coffee plantations? A perspective from the frugivorous bat *Sturnira hondurensis*. *Biotropica* 46:624–632.
- CRICHIGNO, S. A., M. A. BATTINI, Y V. E. CUSSAC. 2012. Early morphological variation and induction of phenotypic plasticity in Patagonian pejerrey. *Neotropical Ichthyology* 10:341–348.
- DUMONT, E. R., L. M. DAVALOS, A. GOLDBERG, S. E. SANTANA, K. REX, Y C. C. VOIGT. 2012. Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:1797–1805.
- DUMONT, E. R., Y A. HERREL. 2003. The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. *The Journal of Experimental Biology* 206:2117–2123.
- EVIN, A., I. HORÁČEK, Y P. HULVA. 2011. Phenotypic diversification and island evolution of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus* group) in the Mediterranean region inferred from geometric morphometrics and molecular phylogenetics. *Journal of Biogeography*:2091–2105.
- GARCÍA-ESTRADA, C., A. DAMON, C. SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, L. SOTO-PINTO, Y G. IBARRA-NÚÑEZ. 2012. Diets of frugivorous bats in montane rain forest and coffee plantations in Southeastern Chiapas, Mexico. *Biotropica* 44:394–401.
- GARDNER, A. L. 2008. Mammals of South America. Vol 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. Pp. 363–376 en *Mammals of South America* . Vol. 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats (A. L. Gardner, ed.). University of Chicago Press, Chicago.

- GOODWIN, G. G. 1940. Three new bats from Honduras and the first record of *Enchisthenes harti* (Thomas) for North America. *American Museum Novitates*:1–3.
- GUNZ, P., Y P. MITTEROECKER. 2013. Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix* 24:103–109.
- GUTIÉRREZ-GARCÍA, T. A., Y E. VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ. 2013. Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America. *Quaternary Research (United States)* 79:311–324.
- HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER, Y P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4:9.
- HERNÁNDEZ-CANCHOLA, G. 2018. Diversificación de dos especies del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Mesoamérica. Universidad Nacional Autónoma de México.
- HERNÁNDEZ-CANCHOLA, G., Y L. LEÓN-PANIAGUA. 2017. Genetic and ecological processes promoting early diversification in the lowland Mesoamerican bat *Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 114:334–345.
- HERNÁNDEZ-MONTERO, J. R., O. R. ROJAS-SOTO, Y R. A. SALDAÑA-VÁZQUEZ. 2011. Consumo y dispersión de semillas de *Solanum schlechtendalianum* (Solanaceae) por el murciélago frugívoro *Sturnira ludovici* (Phyllostomidae). *Chiroptera Neotropica* 17:1017–1021.
- HERNÁNDEZ-MONTERO, J. R., R. A. SALDAÑA-VÁZQUEZ, J. GALINDO-GONZÁLEZ, Y V. J. SOSA. 2015. Bat-fruit interactions are more specialized in shaded-coffee plantations than in tropical mountain cloud forest fragments. *PLoS ONE* 10:1–13.
- HERSHKOVITZ, P. 1949. Mammals of Northern Colombia. Preliminary report No. 5: bats (Chiroptera). *Proceedings of the United States National Museum* 99:429–454.
- HURTADO, N., E. ARIAS, Y V. PACHECO. 2014. Redescription of *Mimon koepckeae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Zoologia (Curitiba)* 31:377–388.
- IUDICA, C. A. 2000. Systematic revision of the neotropical fruit bats of the genus *Sturnira*: A molecular and morphological approach. University of Florida.
- JARRÍN-V, P., Y T. H. KUNZ. 2011. A new species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Choco forest of Ecuador. *Zootaxa* 2775:1–35.
- JONES, J. K., Y G. L. PHILLIPS. 1964. A new subspecies of the fruit-eating bat *Sturnira ludovici*, from Western Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 14:475–481.

- KIMURA, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111–120.
- KLINGENBERG, C. P. 2008. Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:115–132.
- KLINGENBERG, C. P. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: Tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution and Development* 11:405–421.
- KLINGENBERG, C. P. 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels : concepts and analysis. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369:1–9.
- LOMOLINO, M. V., B. R. RIDDLE, Y J. H. BROWN. 2006. *Biogeography*. Sinauer Associates.
- LÓPEZ-AGUIRRE, C., J. PÉREZ-TORRES, Y L. A. B. WILSON. 2015. Cranial and mandibular shape variation in the genus *Carollia* (Mammalia : Chiroptera) from Colombia : biogeographic patterns and morphological modularity. *PeerJ*:1–23.
- LOY, A. 1996. An introduction to geometric morphometrics and intraspecific variation. Pp. 271–273 en *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series (Series A: Life Sciences) (L. F. Marcus, M. Corti, G. J. P. Naylor & D. E. Slice, eds.). Springer, Boston, MA.
- LUCERO-VERDUGO, S. C. 2018. Variación craneal de los géneros mexicanos de la subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). Universidad Nacional Autónoma de México.
- MARCHÁN-RIVADENEIRA, M. R., C. J. PHILLIPS, R. E. STRAUSS, J. A. GUERRERO, C. A. MANCINA, Y R. J. BAKER. 2010. Cranial differentiation of fruit-eating bats (genus *Artibeus*) based on size-standardized data. *Acta Chiropterológica* 12:143–154.
- MARROIG, G., L. T. SHIRAI, A. PORTO, F. B. DE OLIVEIRA, Y V. DE CONTO. 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. *Evolutionary Biology* 36:136–148.
- MEAD, C. S. 1906. Adaptive modifications of occipital condyles in Mammalia. *The American Naturalist* 40:475–483.
- MITTEROECKER, P., Y P. GUNZ. 2009. *Advances in Geometric Morphometrics*. *Evolutionary Biology* 36:235–247.
- MOLINARI, J., X. E. BUSTOS, S. F. BURNEO, M. A. CAMACHO, S. A. MORENO, Y G. FERMÍN. 2017. A new polytypic species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae), from the Andean and

- coastal mountain systems of Venezuela and Colombia. *Zootaxa* 4243:75–96.
- MUCHHALA, N., Y P. JARRÍN-V. 2002. Flower visitation by bats in cloud forests of Western Ecuador. *Biotropica* 34:387–395.
- MYERS, P., B. L. LUNDRIGAN, B. W. GILLESPIE, Y M. L. ZELDTICH. 1996. Phenotypic plasticity in skull and dental morphology in the prairie deer mouse (*Peromyscus maniculatus bairdii*). *Journal of Mammalogy* 229:229–237.
- NOGUEIRA, M. R., A. L. PERACCHI, Y L. R. MONTEIRO. 2009. Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. *Functional Ecology* 23:715–723.
- OKSANEN, J. ET AL. 2018. Community Ecology Package.
- OSPINA-GARCÉS, S. M., E. DE LUNA, L. G. HERRERA M., Y J. J. FLORES-MARTÍNEZ. 2016. Cranial shape and diet variation in *Myotis* species (Chiroptera: Vespertilionidae): testing the relationship between form and function. *Acta Chiropterológica* 18:163–180.
- OWEN, R. D. 1987. Phylogenetic analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). *Special Publications of the Museum Texas Tech University* 26:1–65.
- OWEN, R. D. 1988. Phenetic analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 69:795–810.
- PACHECO, V., Y B. D. PATTERSON. 1991. Phylogenetic relationships of the new world bat genus *Sturnira* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 206:101–121.
- PACHECO, V., Y B. D. PATTERSON. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) with emphasis on Peruvian forms. Pp. 57–81 en *Biogeografía, ecología y conservación del bosque montano en el Perú* (K. R. Young & N. Valencia, eds.). Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.
- PORTO, A., F. B. DE OLIVEIRA, L. T. SHIRAI, V. DE CONTO, Y G. MARROIG. 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull I: Morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology* 36:118–135.
- DE QUEIROZ, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56:879–886.
- RALLS, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology* 51:245–276.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., N. GONZÁLEZ-RUIZ, A. L. GARDNER, Y J. ARROYO-CABRALES. 2014. List of recent land mammals of México. *Special Publications Museum of Texas Tech University*.

- ROHLF, F. J. 1991. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Versión 2, Applied Biostatistics Inc. New York.
- ROHLF, F. J. 2017. tpsDig2. Ecology & Evolution and Anthropology, Stony Brook University, Stony Brook.
- ROJAS, D., Á. VALE, V. FERRERO, Y L. NAVARRO. 2012. The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography* 39:1948–1960.
- SALDAÑA-VÁZQUEZ, R. A., A. A. CASTRO-LUNA, C. A. SANDOVAL-RUIZ, J. R. HERNÁNDEZ-MONTERO, Y K. E. STONER. 2013a. Population composition and ectoparasite prevalence on bats (*Sturnira ludovici*; Phyllostomidae) in forest fragments and coffee plantations of Central Veracruz, Mexico. *Biotropica* 45:351–356.
- SALDAÑA-VÁZQUEZ, R. A., V. J. SOSA, L. I. IÑIGUEZ-DÁVALOS, Y J. E. SCHONDUBE. 2013b. The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. *Journal of Mammalogy* 94:632–639.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, C. ET AL. 2016. Bats of Colima, Mexico. University of Oklahoma Press.
- SÁNCHEZ, P., Y V. PACHECO. 2016. New record of *Sturnira bakeri* Velazco & Patterson, 2014 (Chiroptera: Phyllostomidae) from northwestern Peru. *Check List* 12:1–7.
- SCHUETT, G. W., D. I. HARDY, R. I. S. EARLEY, Y H. W. GREENE. 2005. Does prey size induce head skeleton phenotypic plasticity during early ontogeny in the snake *Boa constrictor*? *Journal of Zoology* 267:363–369.
- SHEETS, H. D. 2006. IMP Software Series. New York.
<<http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>>.
- SHIRAI, L. T., Y G. MARROIG. 2010. Skull modularity in neotropical marsupials and monkeys: Size variation and evolutionary constraint and flexibility. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 314 B:663–683.
- SIMMONS, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529 en *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson & D. M. Reeder, eds.). Third. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- SORENSEN, D. W., C. BUTKUS, L. N. COOPER, C. J. CRETEKOS, J. J. RASWEILER IV, Y K. E. SEARS. 2014. Palate variation and evolution in New World Leaf-Nosed and Old World Fruit Bats (Order Chiroptera). *Evolutionary Biology* 41:595–605.
- TAMSITT, J. R., Y D. VALDIVIESO. 1986. Variación morfométrica en el murciélago *Sturnira magna* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Caldasia* 15:71–75.

- TÉLLEZ-GIRÓN, G. 2005. *Sturnira ludovici* Anthony, 1924. Pp. 248–249 en Mamíferos Silvestres de México (G. Ceballos & G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- TÉLLEZ-GIRÓN, G. 2014. Highland yellow-shouldered bat. Pp. 737–738 en Mammals of Mexico (G. Ceballos, ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- VELAZCO, P. M., Y B. D. PATTERSON. 2013. Diversification of the Yellow-shouldered bats, Genus *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae), in the New World tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68:683–698.
- VELAZCO, P. M., Y B. D. PATTERSON. 2014. Two new species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* Gray, 1842 (Chiroptera, Phyllostomidae) from Costa Rica, Panama and western Ecuador. *ZooKeys* 402:43–66.
- VILLALOBOS, F., Y A. A. VALERIO. 2002. The phylogenetic relationships of the bat genus *Sturnira* Gray, 1842 (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 67:268–275.
- VISCOSI, V., Y A. CARDINI. 2011. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. *PLoS ONE* 6:1–20.
- WELLENREUTHER, M., C. SYMS, Y K. D. CLEMENTS. 2008. Consistent spatial patterns across biogeographic gradients in temperate reef fishes. *Ecography* 31:84–94.
- WILLIG, M. R. 1983. Composition, microgeographic variation, and sexual dimorphism in Caatingas and Cerrado bat communities from Northeast Brazil. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 23:1–131.
- ZELDTICH, M. L., D. L. SWIDERSKI, H. D. SHEETS, Y W. L. FINK. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, New York and London.

7. ANEXOS

Anexo 1. Ejemplares de *S. hondurensis*, *S. burtonlimi*, *S. mordax* y *S. oporaphilum* utilizados en este trabajo.

COLECCIÓN	NUM CAT	NÚM COL	ESPECIE	PAÍS	ESTADO/PROVINCIA	LOCALIDAD	LAT	LONG	SEX O
MZUCR	3295		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	Cartago	Reserva Nacional de Vida Silvestre Tapantí, sendero Oropéndola	?	?	Hembra
MZUCR	3575		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	San José	San Antonio de Escazú. Inventarios Cerros de Escazú	?	?	Hembra
MZUCR	3576		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	San José	R. Londres, San Antonio de Escazú. Inventarios Cerros de Escazú	?	?	Hembra
MZUCR	3578		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	San José	San Antonio de Escazú. Inventarios Cerros de Escazú	?	?	Hembra
MZUCR	3642		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	San José	Bajo de la Hondura P.N. Braulio Carrillo	?	?	Hembra
MZUCR	3906		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	Cartago	P.N. Tapantí	?	?	Hembra
MZUCR	4283		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	Cartago	Parque Nacional Tapantí, Macizo Cerro de la Muerte, Sector Tapantí	?	?	Hembra
MZUCR	4321		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	Cartago	Lechera La Central, Volcán Turrialba	?	?	Hembra
ROM	77316		<i>S. burtonlimi</i>	Panamá	Chiriquí	Cerro Punta	8.85	-82.56666	Hembra
MZUCR	1961		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	Cartago	Parque Nacional Tapantí, Macizo Cerro de la Muerte, Sector Tapantí	524200	1076099	Macho
MZUCR	1968		<i>S. burtonlimi</i>	Costa Rica	Cartago	Parque Nacional Tapantí, Macizo Cerro de la Muerte, Sector Cerro de la Muerte	515510	1071774	Macho
ROM	104294		<i>S. burtonlimi</i>	Panamá	Chiriquí	Ojo de Agua, 2 km N de Santa Clara	8.52	-82.45	Macho
ROM	104295		<i>S. burtonlimi</i>	Panamá	Chiriquí	Ojo de Agua, 2 km N de Santa Clara	8.52	-82.45	Macho
MZFC	4289	175LLP	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Ángel Albino Corzo, Reserva El Triunfo	15.671667	-92.82	Hembra
MZFC	4292	165LLP	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Ángel Albino Corzo, Reserva El Triunfo	15.671667	-92.82	Hembra
MZFC	4293	162LLP	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Ángel Albino Corzo, Reserva El Triunfo	15.671667	-92.82	Hembra
MZFC		GHC530	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Villa Corzo: Sierra Morena	16.1505	-93.5899722	Hembra
MZFC		SGP2010	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Tapalapa: 6.2 Km (por carr) O Tapalapa, carretera a Coapilla	17.1877	-93.12386	Hembra
MZFC	13744	MYACH445b	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Mpio. Comala: La Yerbabuena	?	?	Hembra
MZFC	14716	GHC136	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Mpio. Comala: La Yerbabuena	19.4753889	-103.679972	Hembra
MZFC	14721	GHC140	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Mpio. Comala: La Yerbabuena	19.4753889	-103.679972	Hembra
CNMA	41785		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Mpio. Comala: 1 km E Yerbabuena	?	?	Hembra
ROM	101422		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.25	-89.22	Hembra
ROM	101434		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.25	-89.22	Hembra
ROM	101461		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.24	-89.22	Hembra
ROM	101366		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.416666	-89.366	Hembra

			<i>sis</i>	or				66	
ROM	80290		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Cerro Montecristo, Metapan, Hacienda Montecristo	14.4333	-89.3666	Hembra
ROM	82835		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Metapan, Montecristo	14.4333	-89.3666	Hembra
ROM	101462		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.4	-89.3666	Hembra
ROM	101468		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.4	-89.3666	Hembra
ROM	101473		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.4	-89.3666	Hembra
ROM	101469		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.24	-89.22	Hembra
ROM	101474		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.4	-89.3666	Hembra
CNMA	21756		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Tierra Blanca: Peña Blanca, Río Tierra Blanca	?	?	Hembra
CNMA	21023		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Xichú: Huerta El Mortero	?	?	Hembra
MZFC	1622	484JGG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Atoyac de Álvarez: Nueva Delhi	17.42	-100.203611	Hembra
MZFC	1625	480JGG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Atoyac de Álvarez: Nueva Delhi	17.42	-100.203611	Hembra
MZFC	4099	058ERV	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Taxco: El Huizteco	18.606944	-99.606667	Hembra
MZFC	4101	002MRV	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Taxco: Cerro Huzteco	18.606944	-99.606667	Hembra
MZFC	1645	346JGG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Tlacotepec: Puerto del Gallo	17.484444	-100.184444	Hembra
MZFC	1679	345JGG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Tlacotepec: Puerto del Gallo	17.484444	-100.184444	Hembra
MZFC	1604	JJG1415	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Chilpancingo: Omiltemi, Cañada Potrerillos	?	?	Hembra
MZFC	1656	FRR011	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Chilpancingo: 3 km NW Omiltemi	?	?	Hembra
ROM	98258		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Sacatepequez	5 km O de San Miguel Duanas	14.5333	-91.85	Hembra
ROM	99786		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Sololá	Panajachel	14.45	-91.09	Hembra
ROM	99830		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Zacapa	Sierra de las Minas, 2 km N de San Lorenzo	15.06	-90.4	Hembra
ROM	99839		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Zacapa	Sierra de las Minas, 2 km N de San Lorenzo	15.06	-90.4	Hembra
ROM	99877		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Zacapa	Sierra de las Minas, 2 km N de San Lorenzo	15.06	-90.4	Hembra
ROM	99878		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Zacapa	Sierra de las Minas, 2 km N de San Lorenzo	15.06	-90.4	Hembra
MZFC	7613	HCOM027	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Hidalgo	Mpio. Chapulhuacán: El Sótano	21.183889	-98.888333	Hembra

MZFC	8764	UMSP459	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Hidalgo	Mpio. Chapulhuacán: El Sótano, 2 km S Cerro Jarros	21.183889	-98.888333	Hembra
MZFC	6507	013BCTD	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Hidalgo	Mpio. Tenango de Doria: El Potrero	21.321111	-98.232222	Hembra
MZFC	6512	018BCTD	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Hidalgo	Mpio. Tenango de Doria: 500m SW de la Cabaña hacia Carretera	21.334444	-98.232222	Hembra
MZFC	14967	GHC434	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Jalisco	Mpio. Mascota: Roca Venados	?	?	Hembra
CNMA	15731		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Jalisco	Arroyo El Culebro, 29 km NE (p.c.) El Tuito	?	?	Hembra
CNMA	4173		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Jalisco	12.5 mi. SW Talpa de Allende	?	?	Hembra
CNMA	15732		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Jalisco	Guacimas, 9 km (p.c.) W El Tuito	?	?	Hembra
MZFC	12536	CUIT019	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Michoacán	Mpio. Huandacareo: Arroyo Blanco	?	?	Hembra
MZFC	5525	012GPQ	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.969722	-99.339167	Hembra
MZFC	5528	575LLP	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.969722	-99.339167	Hembra
MZFC	5539	142GPQ	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.969722	-99.339167	Hembra
MZFC	5540	083GPQ	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.969722	-99.339167	Hembra
MZFC	9796	HBR187	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Zacualpan	18.691936	-99.799536	Hembra
MZFC	14968	GHC414	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Nayarit	Mpio. Tepic: 2 km al W de Venustiano Carranza	?	?	Hembra
MZFC	14970	GHC379	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Hembra
MZFC	4339	040LLP	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Nayarit	Venustiano Carranza	21.635556	-104.988056	Hembra
MZFC	4378	048LLP	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Nayarit	Mpio. Jalisco: Palapita	21.436944	-105.065	Hembra
MZFC	6475	388CAS	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Dto. Teotitlán, Mpio. San José Tenango, San Martín Caballero	17.521667	-97.783333	Hembra
MZFC	4762	192APH	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Mpio. Santiago Comaltepec: La Quebradora	17.595556	-96.392222	Hembra
MZFC	4768	184APH	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Mpio. Santiago Comaltepec: La Esperanza, Km 80 Carr. Tuxtepec-Oaxaca	17.639167	-96.375556	Hembra
MZFC	6561	UMSP172	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Mpio. Santa María Chimalapa: Chalchijapa	17.0769444	-94.5991667	Hembra
MZFC	6562	UMSP161	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Mpio. Santa María Chimalapa: Chalchijapa	17.0769444	-94.5991667	Hembra
MZFC	6563	UMSP231	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Mpio. Santa María Chimalapa: Chalchijapa	17.0769444	-94.5991667	Hembra
MZFC		YAGJ014	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Mpio. San Miguel Aloapan: San Miguel Aloapan, 4.5 km NE	17.42115	-96.68697	Hembra
MZFC		YAGJ017	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Oaxaca	Mpio. San Miguel Aloapan: San Miguel Aloapan, 4.5 km NE	17.42115	-96.68697	Hembra

			<i>sís</i>					97	
MZFC	9711	CUET-M014	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Puebla	Mpio. Cuetzalan: San Andrés Tzicuilan	20.014031	-97.506411	Hembra
MZFC	9712	CUET-M015	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Puebla	Mpio. Cuetzalan: San Andrés Tzicuilan	20.014031	-97.506411	Hembra
MZFC	13210	SNP1760	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Puebla	Mpio. Tetela de Ocampo: Cascadas de Xaltatempa	19.5313	-97.50016	Hembra
MZFC	13237	SNP203	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Puebla	Mpio. Tetela de Ocampo: Cerro Miqueco, Campamento provisional	?	?	Hembra
MZFC	1097	1069MQ	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Querétaro	Mpio. Camargo	21.1	-99.733333	Hembra
MZFC	1099	180MQ	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Querétaro	Mpio. Camargo	21.1	-99.733333	Hembra
MZFC	1137	1097MQ	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Querétaro	Mpio. Peñamiller: 14.3 km SE Peña Blanca	20.95	-99.65	Hembra
MZFC	7275	002RAG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Querétaro	Mpio. Peñamiller: San Miguel Palma	21.1	99.96667	Hembra
MZFC	14979	GHC341	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Sinaloa	Mpio. Concordia: El Palmito (Chara Pinta)	23.556696	-105.790048	Hembra
MZFC	12014	AIMN217	<i>S. h. hondurensis</i>	México	San Luis Potosí	Mpio. Rayón: Las Guapas	21.936219	-99.461389	Hembra
MZFC	12020	AIMN113	<i>S. h. hondurensis</i>	México	San Luis Potosí	Mpio. Rayón: Las Guapas	21.936219	-99.461389	Hembra
CNMA	34794		<i>S. h. hondurensis</i>	México	Tamaulipas	Huerta de Duraznos, Alta Cima a 4.9 km NW de Gómez Farías	?	?	Hembra
MZFC	3576	072TJA	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Veracruz	Teocelo	19.3894444	-96.9744444	Hembra
MZFC	5436	136GPQ	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Veracruz	Mpio. Teocelo: 1.5 km Pte. De Texoco	19.3894444	-96.9744444	Hembra
MZFC	11257	MRM086	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Veracruz	Mpio. Misantla, San Felipe Cerro Quebrado I	20.0093056	-96.91725	Hembra
MZFC	11258	MRM121	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Veracruz	Mpio. Misantla, Pueblo Viejo	19.816111	-96.873611	Hembra
MZFC	4288	184LLP	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Ángel Albino Corzo, Reserva El Triunfo	15.671667	-92.82	Macho
MZFC	4290	176LLP	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Ángel Albino Corzo, Reserva El Triunfo	15.671667	-92.82	Macho
MZFC	4291	177LLP	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Ángel Albino Corzo, Reserva El Triunfo	15.671667	-92.82	Macho
MZFC		GHC526	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Villa Corzo: Sierra Morena	16.1505	-93.5899722	Macho
MZFC		GHC528	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Villa Corzo: Sierra Morena	16.1505	-93.5899722	Macho
MZFC		GHC529	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Villa Corzo: Sierra Morena	16.1505	-93.5899722	Macho
MZFC		SGP2007	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Tapalapa: 6.2 Km (por carr) O Tapalapa, carretera a Coapilla	17.1877	-93.12386	Macho
MZFC		SGP2008	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Tapalapa: 6.2 Km (por carr) O Tapalapa, carretera a Coapilla	17.1877	-93.12386	Macho

MZFC		SGP2009	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Tapalapa: 6.2 Km (por carr) O Tapalapa, carretera a Coapilla	17.1877	-93.12386	Mach
MZFC		SGP2011	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Chiapas	Mpio. Tapalapa: 6.2 Km (por carr) O Tapalapa, carretera a Coapilla	17.1877	-93.12386	Mach
MZFC	14715	GHC137	<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Mpio. Comala: La Yerbabuena	19.4753889	-103.679972	Mach
CNMA	41783		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Mpio. Manzanillo: La Huiscolotila	?	?	Mach
CNMA	41784		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Mpio. Manzanillo: Don Tomás	?	?	Mach
CNMA	5895		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Colima	Pueblo Juárez	?	?	Mach
ROM	85908		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Morazán	Sabanetas, cerca Zancudo	14.0666667	-88.1	Mach
ROM	85918		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Morazán	Cerro Cacahuatique	13.75	-88.2	Mach
ROM	101403		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.25	-89.22	Mach
ROM	101417		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.416666	-89.36666	Mach
ROM	101418		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.25	-89.22	Mach
ROM	101420		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Parque Nacional Montecristo	14.416666	-89.36666	Mach
ROM	85903		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Bosque de Montecristo	14.43333	-89.36666	Mach
ROM	85905		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Bosque de Montecristo	14.43333	-89.36666	Mach
ROM	85906		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Cerro Montecristo, El Encinal	14.4	-89.36666	Mach
ROM	82837		<i>S. hondurensis</i>	El Salvador	Santa Ana	Metapan, Montecristo	14.43333	-89.36666	Mach
CNMA	21020		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Xichú: Huerta El Mortero, 1 km N de Xichú	?	?	Mach
CNMA	21021		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Xichú: Huerta El Mortero, 1 km N de Xichú	?	?	Mach
CNMA	21022		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Xichú: Huerta El Mortero	?	?	Mach
CNMA	21024		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Xichú: Huerta El Mortero	?	?	Mach
CNMA	21025		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Xichú: Huerta El Mortero	?	?	Mach
CNMA	21758		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Santa Catarina: Río Tierra Blanca	?	?	Mach
CNMA	21755		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Santa Catarina: Peña Blanca, Río Tiera Blanca	?	?	Mach
CNMA	21757		<i>S. h. occidentalis</i>	México	Guanajuato	Mpio. Santa Catarina: Río Tierra Blanca	?	?	Mach
MZFC	1636	478JJG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Atoyac de Álvarez: Nueva Delhí	17.42	-100.20	Mach

			<i>sís</i>					3611	
MZFC	1638	929JJG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Atoyac de Álvarez: Puente de Lugardo	17.341 944	- 100.25 2222	Mac ho
MZFC	1642	664JJG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Atoyac de Álvarez: Bosque de Lauraceas	17.343 056	- 100.18 4444	Mac ho
MZFC	1670	330JJG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Tlacotepec: Puerto del Gallo	17.484 444	- 100.18 4444	Mac ho
MZFC	1671	286JJG	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Tlacotepec: Puerto del Gallo	17.484 444	- 100.18 4444	Mac ho
MZFC	1646	FRR004	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Chilpancingo: 500 m W Omiltemi	?	?	Mac ho
MZFC	1655	FRR010	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Guerrero	Mpio. Chilpancingo: 500 m W Omiltemi	?	?	Mac ho
ROM	9847 7		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	El Progreso	Río Uyus, 5 km E de San Cristóbal Acasaguastlán	14.95	- 89.833 33	Mac ho
ROM	9968 5		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	El Progreso	Río Uyus, 5 km E de San Cristóbal Acasaguastlán	14.95	- 89.833 33	Mac ho
ROM	9968 8		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	El Progreso	Río Uyus, 5 km E de San Cristóbal Acasaguastlán	14.95	- 89.833 33	Mac ho
ROM	9968 7		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	El Progreso	Río Uyus, 5 km E de San Cristóbal Acasaguastlán	14.95	- 89.833 33	Mac ho
ROM	9979 0		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Sololá	Panajachel	14.45	-91.09	Mac ho
ROM	9979 1		<i>S. hondurensis</i>	Guatemala	Sololá	Panajachel	14.45	-91.09	Mac ho
MZFC	7589	HCOM 003	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Hidalgo	Mpio. Chapulhuacán: El Sótano	21.183 889	- 98.888 333	Mac ho
MZFC	6504	058BCT D	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Hidalgo	Mpio. Tenango de Doria: 600 m de la Cabaña rumbo a 5 de mayo	21.334 444	- 98.238 056	Mac ho
MZFC	1003 4	SAM11 45	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Hidalgo	Mpio. Tenango de Doria: Rancho El Gosco	21.329 267	- 98.238 333	Mac ho
CNMA	1408 5		<i>S. h. occidental is</i>	México	Jalisco	9 km N Cd. Puerto Vallarta	?	?	Mac ho
CNMA	1573 0		<i>S. h. occidental is</i>	México	Jalisco	9 km S (p.c.) El Tuito	?	?	Mac ho
CNMA	1408 4		<i>S. h. occidental is</i>	México	Jalisco	9 km N Cd. Puerto Vallarta	?	?	Mac ho
CNMA	4174		<i>S. h. occidental is</i>	México	Jalisco	12.5 mi. SW Talpa de Allende	?	?	Mac ho
CNMA	4175		<i>S. h. occidental is</i>	México	Jalisco	12.5 mi. SW Talpa de Allende	?	?	Mac ho
MZFC	5532	018VV R	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.969 722	- 99.339 167	Mac ho
MZFC	5534	016GP Q	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.969 722	- 99.339 167	Mac ho
MZFC	5535	145GP Q	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.975 278	- 99.340 278	Mac ho
MZFC	5541	180GP Q	<i>S. h. hondurensis</i>	México	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 14 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.969 722	- 99.339 167	Mac ho

MZFC	5547	118GP Q	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	México	Mpio. Ocuilan de Arteaga, km 12.5 Carr. Ocuilan - Cuernavaca	18.975 278	- 99.340 278	Mac ho
MZFC	1497 1	GHC39 5	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
MZFC	1497 3	GHC39 4	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
MZFC	1496 9	GHC36 5	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
MZFC	1497 2	GHC39 6	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
MZFC	1498 0	GHC37 2	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
MZFC	1496 4	GHC41 2	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: 2 km al N de Venustiano Carranza	?	?	Mac ho
MZFC	1497 4	GHC36 7	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
MZFC	1497 7	GHC37 7	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
MZFC	1497 8	GHC37 5	<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	Mpio. Tepic: La Noria	?	?	Mac ho
CNMA	2951 2		<i>S. h. occidental is</i>	Méxic o	Nayarit	8 mi E San Blas	21.539 8	- 105.16 91	Mac ho
MZFC	6509	378CAS	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Dto. Teotitlán, Mpio. San José Tenango, San Martín Caballero	17.521 667	- 97.783 333	Mac ho
MZFC	6510	381CAS	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Dto. Teotitlán, Mpio. San José Tenango, San Martín Caballero	17.521 667	- 97.783 333	Mac ho
MZFC	4765	301LLP	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Mpio. Santiago Comaltepec: Km 80 Carr. Tuxtepec-Oaxaca	17.639 167	- 96.375 556	Mac ho
MZFC	4766	187AP H	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Mpio. Santiago Comaltepec: La Esperanza, Km 79 Carr. Tuxtepec-Oaxaca	17.639 167	- 96.375 556	Mac ho
MZFC	1103 5	MYACO 66	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Mpio. Santa Catarina Juquila: La Yerbabuena	16.203 0556	-97.355	Mac ho
MZFC	1134 6	MYACO 73	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Mpio. Santa Catarina Juquila: La Yerbabuena	16.203 0556	-97.355	Mac ho
MZFC	1146 8	MYACO 76	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Mpio. Santa Catarina Juquila: La Yerbabuena	16.202 9997	-97.355	Mac ho
MZFC		YAGJ01 5	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Mpio. San Miguel Aloapan: San Miguel Aloapan, 4.5 km NE	17.421 15	- 96.686 97	Mac ho
MZFC		YAGJ01 6	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Oaxaca	Mpio. San Miguel Aloapan: San Miguel Aloapan, 4.5 km NE	17.421 15	- 96.686 97	Mac ho
MZFC	9720	CUET- M005	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Puebla	Mpio. Cuetzalan: San Andrés Tzicuilan	20.014 031	- 97.506 411	Mac ho
MZFC	9728	CUET- M013	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Puebla	Mpio. Cuetzalan: San Andrés Tzicuilan	20.014 031	- 97.506 411	Mac ho
MZFC	1321 1	SNP177	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Puebla	Mpio. Tetela de Ocampo: Cascadas de Xaltatempa	19.531 3	- 97.500 16	Mac ho
MZFC	1323 8	SNP104	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Puebla	Mpio. Tetela de Ocampo: Cerro Miqueco, Campamento provisional	?	?	Mac ho
MZFC	1095	276MQ	<i>S. h. honduren sis</i>	Méxic o	Querétaro	Mpio. Pineal de Amoles: 2 km S Ahuacatlán	21.193 889	- 99.543	Mac ho

			<i>sís</i>					056	
MZFC	12012	AIMN286	<i>S. h. hondurensis</i>	México	San Luis Potosí	Mpio. Rayón: La Chicharrilla	21.791694	-99.525667	Machoh
MZFC	12019	AIMN121	<i>S. h. hondurensis</i>	México	San Luis Potosí	Mpio. Rayón: Las Guapas	21.936219	-99.461389	Machoh
CNMA	34796		<i>S. h. hondurensis</i>	México	Tamaulipas	Huerta de Durazos, Alta Cima a 4.9 km NW de Gómez Farías	?	?	Machoh
CNMA	34795		<i>S. h. hondurensis</i>	México	Tamaulipas	Huerta de Durazos, Alta Cima a 4.9 km NW de Gómez Farías	?	?	Machoh
MZFC	3575	071TJA	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Veracruz	Teocelo	19.3894444	-96.9744444	Machoh
MZFC	11259	MRM122	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Veracruz	Mpio. Misantla, Pueblo Viejo	19.816111	-96.873611	Machoh
MZFC	11261	MRM124	<i>S. h. hondurensis</i>	México	Veracruz	Mpio. Misantla, Pueblo Viejo	19.816111	-96.873611	Machoh
MZUCR	3653		<i>S. mordax</i>	Costa Rica	San José	Bosque Escuela de Biología U.C.R	?	?	Hembra
MZUCR	4282		<i>S. mordax</i>	Costa Rica	Cartago	Parque Nacional Tapantí, Macizo Cerro de la Muerte, Sector Cerro de la Muerte	?	?	Hembra
MZUCR	1967		<i>S. mordax</i>	Costa Rica	Cartago	Parque Nacional Tapantí, Macizo Cerro de la Muerte, Sector Tapantí	?	?	Machoh
MZUCR	3905		<i>S. mordax</i>	Costa Rica	Cartago	P.N. Tapantí	?	?	Machoh
MZUCR	4325		<i>S. mordax</i>	Costa Rica	Alajuela	Los Lagos, San Ramón	?	?	Machoh
FMNH	124092		<i>S. mordax</i>	Costa Rica	Puntarenas	Finca Las Cruces, 2 km S San Vito	8.68574	-82.97633	Machoh
FMNH	128411		<i>S. oporaphilum</i>	Costa Rica	Heredia	Parque Nacional Braulio Carrillo, 2 km N, .5 km E, Sacramento, el	10.11808	-84.12877	Hembra
FMNH	128920		<i>S. oporaphilum</i>	Perú	Amazonas	Luya: Río Utcubamba, 15 km by rd NW Pedro Ruiz	-5.93333333	-78.1	Hembra
FMNH	174841		<i>S. oporaphilum</i>	Perú	Cusco	Paucartambo: Consuelo, 15.9 km SW Pilcopata	-13.023617	-71.49185	Hembra
FMNH	174845		<i>S. oporaphilum</i>	Perú	Cusco	Paucartambo: Consuelo, 15.9 km SW Pilcopata	-13.023617	-71.49185	Hembra
FMNH	174847		<i>S. oporaphilum</i>	Perú	Cusco	Paucartambo: Consuelo, 15.9 km SW Pilcopata	-13.023617	-71.49185	Hembra
FMNH	128921		<i>S. oporaphilum</i>	Perú	Amazonas	Luya: Río Utcubamba, 15 km by rd NW Pedro Ruiz	-5.93333333	-78.1	Machoh
FMNH	128923		<i>S. oporaphilum</i>	Perú	Amazonas	Luya: Río Utcubamba, 15 km by rd NW Pedro Ruiz	-5.93333333	-78.1	Machoh
FMNH	174843		<i>S. oporaphilum</i>	Perú	Cusco	Paucartambo: Consuelo, 15.9 km SW Pilcopata	-13.023617	-71.49185	Machoh