



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Morfometría geométrica craneal del murciélago frugívoro  
*Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**Biólogo**

**P R E S E N T A:**

**Josué Aldair Sánchez Miranda**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Giovani Hernández Canchola  
CIUDAD DE MÉXICO, 2019**



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

Sánchez

Miranda

Josué Aldair

55 56 18 12 88

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

30721353-4

### 2. Datos del tutor

Dr.

Giovani

Hernández

Canchola

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.

Joaquín

Arroyo

Cabral

### 4. Datos del sinodal 2

Dra.

Marcia María

Ramírez

Sánchez

### 5. Datos del sinodal 3

Dra.

Sandra Milena

Ospina

Garcés

### 6. Datos del sinodal 4

Dra.

Livia Socorro

León Paniagua

### 7. Datos del trabajo escrito

Morfometría geométrica craneal del murciélago frugívoro *Sturnira parvidens*

(Chiroptera: Phyllostomidae)

59 p.

2019

## **AGRADECIMIENTOS ACADEMICOS**

Agradezco al proyecto CONACyT 239482 por financiar el proyecto “Diversificación de dos especies del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Mesoamérica” del cual esta tesis forma parte, y por la beca otorgada para la conclusión de este escrito.

También agradezco a todas las personas e instituciones que me permitieron acceder a los ejemplares necesarios para este estudio. Del FMNH a Bruce Patterson, del ROM a Burton K. Lim y Jacqueline Miller, del MZUCR a Bernal Rodríguez Herrera y a David Villalobos Chaves, del MNCR a Francisco Duran, de la CNMA al curador Fernando Cervantes y a la técnico Yolanda Hortelano y Julieta Vargas. Del CIIDIR-D a Celia López y a Diego García. Y a la curadora de la colección de mamíferos del MZFC Livia León. También agradezco a la Dra. Sandra Ospina y a la Dra. Marcia Ramírez quienes enriquecieron este trabajo con todos sus consejos.

Esta tesis fue realizada en el laboratorio de mastozoología, en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias – UNAM como parte del Taller de Biodiversidad de los vertebrados terrestres en México.

## **Agradecimientos personales**

El camino para llegar a la titulación es largo y engorroso, lleno de obstáculos, burocráticos y emocionales que te quieren hacer aventar toda tu investigación por la venta. En lo personal no pude haber sorteado todo eso, sin el apoyo mas grande que he tenido en mi vida que es mi madre, Eva, que no solo ha confiado en mi plenamente si no que me ha motivado a seguir adelante. También agradezco a mis hermanos, Seth, Enith y Abisai, por apoyarme en todo lo que ha estado en sus manos para que siguiera adelante. A mis sobrinos, Abiram y Eva, también les agradezco. A todos ustedes los quiero mucho.

Agradezco a todos mis amigos y compañeros de cubil, la “mastofamilia”, por apoyarme con sus conocimientos, consejos y palabras de aliento para terminar este trabajo. Martin, Yire, Tania, Alfredo, Marco, Romano, Cirene, Zamira, Brenda, Darcy, Juan, Pablo, Adriana, Rodolfo y Melissa. A mis “masto-hermanos” de tesis con los cuales aprendí muchísimo y que me ayudaban siempre que tenia una duda, Ivan, Sarita y muy especialmente a Lorena que no solo ha sido mi amiga cuando mas lo he necesito, si no que me ha llenado de consejos tanto académicos como personales atreves de este proceso y me ha mantenido cuerdo cuando he querido renunciar. También agradezco a la Dra. Livia por todo el apoyo y por hacer de este grupo de trabajo una gran familia académica.

A Lizbeth quiero agradecerle por todo el apoyo y cariño que me dio durante este proceso, por las correcciones que le hacia a mi trabajo cuando le pedia su apoyo y por las otras tantas que ellas se inventaba para mejorar mi trabajo.

A mi tutor, Giovani, por ser una de las personas que mas paciencia me ha tenido en la vida, por apoyarme y creer en mi a pesar de que desaparecía en campo unas semanas. Por ser un amigo y un gran tutor, muchísimas gracias.

También a ti lector anónimo, que al menos le darás una revisada rápida a mi tesis, también te doy las gracias por no dejarla caer en el olvido tan fácil.

## Tabla de contenido

RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN.....	7
Género <i>Sturnira</i> .....	7
<i>Sturnira parvidens</i> Goldman, 1917.....	8
Situación taxonómica de <i>S. parvidens</i> .....	10
Morfometría geométrica.....	11
OBJETIVO.....	13
METODOLOGÍA.....	14
Obtención de fotografías .....	14
Landmarks y semilandmarks.....	15
Morfometría lineal .....	20
Tamaño de muestra.....	20
Análisis Morfometría Geométrica .....	21
Análisis morfometría tradicional .....	22
RESULTADOS .....	23
Morfometría geométrica.....	23
Tamaño centroide.....	23
Alometría.....	25
Dimorfismo sexual.....	25
Diferencia de forma entre haplogrupos.....	26
Morfometría lineal.....	31
DISCUSIÓN.....	33
Variación intraespecífica del tamaño en <i>S. parvidens</i> .....	33
Dimorfismo sexual.....	34
Diferencias entre haplogrupos.....	35
Tendencias evolutivas .....	37
Conclusiones.....	38
BIBLIOGRAFÍA .....	40

## RESUMEN

*Sturnira* es el género con mayor cantidad de especies dentro de la familia de murciélagos filostómidos. Sin embargo, es considerado morfológicamente poco variable, por lo que se ha producido una subestimación en el número de especies reconocidas. Sin embargo, con el desarrollo de técnicas moleculares, ecológicas y morfométricas se han detectado especies crípticas dentro del género. Un caso particular es el de *Sturnira parvidens*, ya que evidencias moleculares y de nicho ecológico señalan que es un taxón que podría albergar mayor diversidad que la descrita hasta ahora. Se ha propuesto que *S. parvidens* se conforma de dos haplogrupos genéticos y ecológicos, uno localizado en la vertiente del Golfo de México – Centro América, y el otro con distribución en la Vertiente del Pacífico mexicano. En este trabajo, se analizó la existencia de variación en la forma del cráneo entre los dos haplogrupos de *S. parvidens* reportados utilizando herramientas de morfometría geométrica. A nivel de especie, se encontró que existe dimorfismo sexual en las regiones del rostro, borde superior de los dientes y el palatino. En cuanto a la comparación entre haplogrupos las diferencias se centran en las regiones de la bóveda craneal, rostro y palatino. A pesar de tener resultados significativos, se observó que las diferencias son mínimas y poco perceptibles. Adicionalmente, se utilizaron dos medidas lineales consideradas como buenas estimadoras del tamaño, el largo y ancho del cráneo, en las cuales se encontró que no hay dimorfismo sexual, pero sí existen diferencias entre haplogrupos. Todos estos resultados indican la presencia de diferencias significativas aunque sutiles en la forma y tamaño de los haplogrupos de *S. parvidens*; es probable que las diferencias sean sutiles porque ha transcurrido poco tiempo desde que comenzó la diferenciación intraespecífica. Se sugiere que estos grupos genéticos representan estadios tempranos en el proceso de especiación.

## INTRODUCCIÓN

El Neotrópico es una de las zonas más ricas en biomas y constituye uno de los lugares más fascinantes para estudios ecológicos y evolutivos (Brown & Lomolino, 1998). En esta región hace unos 34 - 40 millones de años se originó la familia de murciélagos Phyllostomidae, la cual es considerada como la más diversa y característica de la zona, por lo que constituye un excelente modelo de estudio para realizar análisis biogeográficos y evolutivos (Datzmann et al., 2010; Gardner, 2008).

Para construir la filogenia de este grupo se han realizado trabajos utilizando diferentes metodologías como aloenzimas (Pacheco & Patterson, 1991), secuencias de DNA (Iudica, 2000) o incluso su relación coevolutiva con parásitos (Wenzel et al., 1976), no obstante, hay pocos intentos para comprobar la congruencia entre las diversas hipótesis, lo que ha generado un desacuerdo sobre las relaciones evolutivas existentes en los filostómidos a diferentes niveles taxonómicos.

### Género *Sturnira*

Dentro de la familia Phyllostomidae y en la subfamilia Stenodermatinae se encuentra el género de murciélagos neotropicales *Sturnira*, uno de los más diversos de la región y del que se continúan describiendo especies (Wetterer et al., 2000; Villalobos & Valerio, 2002; Molinari et al., 2017). Incluye murciélagos frugívoros y fue dado a conocer en 1801 por los escritos e ilustraciones del naturalista español Francisco de Azara. Su rango de distribución abarca desde los estados de Sonora y Tamaulipas en México hasta el norte de Argentina, además de las Antillas menores (Velazco & Patterson, 2013). Morfológicamente se caracterizan por tener antebrazos que van de los 32 a los 61 mm, con manchas rojizas-naranjas en los hombros. Es fácil distinguir a estos murciélagos de otros estenodermatinos por la completa ausencia de cola, un uropatagio vestigial y el calcáneo reducido (de la Torre, 1961).



Se han realizado diversos trabajos morfológicos (de la Torre, 1961; Iudica, 2000; Owen, 1988; Pacheco & Patterson, 1987) y moleculares con la finalidad de esclarecer las relaciones filogenéticas en el género (Iudica, 2000; Velazco & Patterson, 2013; Pacheco & Patterson, 1987), los cuales han tenido un gran impacto dentro de la sistemática del grupo. En el año 2005 solo se contabilizaban 14 especies (Simmons, 2005) pero, para el 2017, ya han sido reconocidas al menos 21 (Molinari et al., 2017; Velazco & Patterson, 2014). Esto se debe a la reciente implementación de técnicas moleculares que han servido para diferenciar especies crípticas en este género (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017; Velazco & Patterson, 2013), ya que anteriormente las técnicas de morfometría y morfología no eran suficientes, lo que había generado un limitado entendimiento de la variación específica existente (Iudica, 2000; de la Torre 1961; Molinari et al., 2017; Pacheco & Patterson, 1991).

Velazco & Patterson (2013) utilizaron tres *loci* mitocondriales y dos nucleares para construir la filogenia más completa del género. En ella se observa que tres especies fueron las primeras en divergir: *Sturnira bidens*, *S. nana* y *S. aratathomasi*; el resto de las especies se agrupan en dos clados. En el primer clado denominado A, se localizan 12 especies que principalmente habitan en zonas montañosas, mientras que en el clado B se localizan siete especies que generalmente habitan en zonas de bajas elevaciones.

#### *Sturnira parvidens* Goldman, 1917

Entre las especies del denominado clado B de *Sturnira*, se encuentra *S. parvidens* Goldman, 1917, un murciélago de tamaño mediano, con orejas cortas y anchas, el pelo dorsal es bicolor y de color rojizo, el pelo ventral va de los 4.0 a los 6.0 mm, la superficie dorsal de las patas está cubierta por pelos largos y el uropatagio vestigial está cubierto por pelo relativamente corto (4.0 - 5.0 mm) (Tellez-Girón & Amin, 2005). La nariz es pequeña y triangular, mide aproximadamente 6 mm de largo por 3.6 mm de ancho, y el rostro es ligeramente plano. Principalmente en los machos

se notan manchas amarillentas o rojizas sobre los hombros con el aspecto de charreteras. El antebrazo mide de 37 a 45 mm y la última falange del tercer dedo es mayor a 15 mm. La maxila tiene forma de U y es ligeramente convergente, los incisivos internos superiores son bilobulados y el lóbulo externo es más pequeño, mientras que los incisivos inferiores son trilobulados y los molares inferiores tienen cúspides linguales cuadradas (Sánchez-Hernández & Romero-Almaraz, 2003; Téllez-Girón & Amin, 2005).

Se distribuye entre los 0 y 2000 msnm desde México hasta Costa Rica (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017) y habita en bosques húmedos, semihúmedos y cultivos frutales (Villa-R, 1966). Principalmente percha en zonas de bosque conservado, donde los árboles son anchos, altos y con numerosas cavidades (Evelyn & Stiles, 2003). Es una de las especies de murciélagos abundantes en zonas medianamente perturbadas y su dieta se basa principalmente en plantas de sucesión primaria, por lo que ayudan a dispersar especies pioneras y contribuyen en la regeneración de hábitats perturbados (Santiago, 2014).

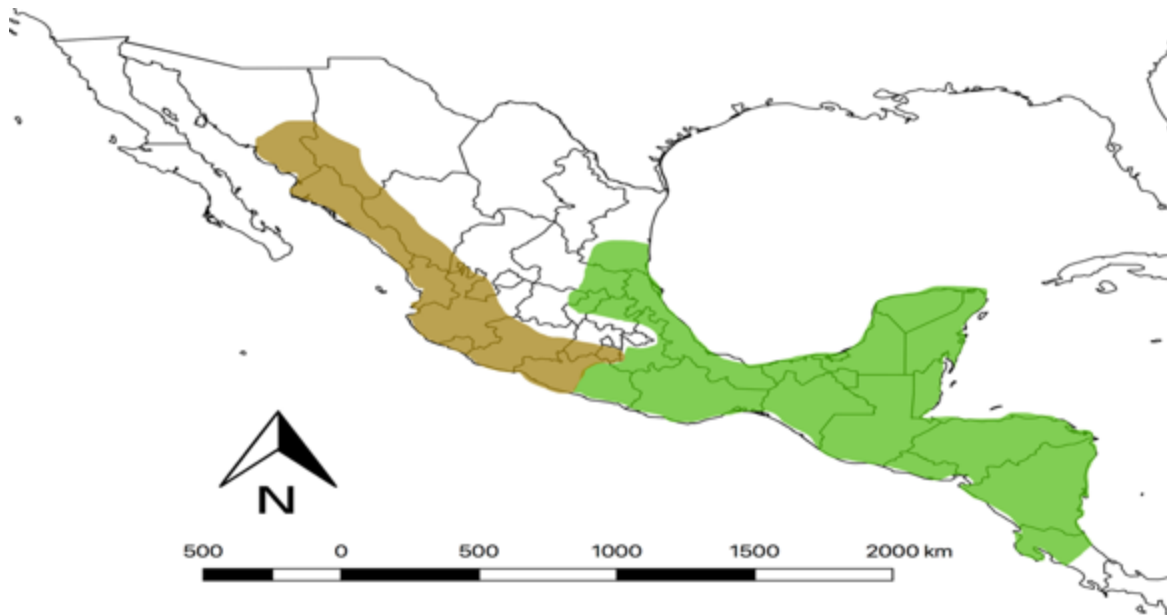
Su alimentación incluye aproximadamente 80 especies de frutos, siendo el género *Solanum* el que llega a constituir el 70% de la ingesta diaria de alimento (Hernández-Conrique et al., 1997; Herrera et al., 2002), aunque se ha visto que en algunos lugares de Veracruz esto puede variar, por ejemplo, el género *Piper* llega a ser la principal fuente de alimento en esa zona (Santiago, 2014). Otros géneros como *Cecropia*, *Coccocypselum*, *Ficus*, *Godmania* y *Physalis* también se encuentran en la dieta de estos animales; además se ha reportado la ingesta de polen, néctar e insectos (Gaumer, 1917). Su área de forrajeo es entre 100 y 200 m de distancia de su lugar de percha (Pinto & Keitt, 2008), y es considerada una especie abundante que no se encuentra en alguna categoría de riesgo (Téllez-Girón & Amin, 2014).

### Situación taxonómica de *S. parvidens*

*Sturnira parvidens* formaba parte de una agrupación críptica y en sus inicios fue descrita por Goldman (1917) como una subespecie de *Sturnira liliium*, especie que se suponía presentaba una distribución desde Sonora en México hasta Argentina (de la Torre, 1961). En el año 2000, Iudica propuso a *Sturnira parvidens* como una especie independiente a *S. liliium* y con el desarrollo de trabajos moleculares se reforzó dicha propuesta (Hajibabaei et al., 2007). Los estudios realizados por Velazco & Patterson (2013), así como por Hernández-Canchola & León-Paniagua (2017) sustentaron dicha idea, con lo cual su estatus cambio a nivel de especie y se propuso que su área de distribución abarca desde Sonora y Tamaulipas hasta Costa Rica.

Hernández-Canchola & León-Paniagua (2017) utilizaron dos *loci* mitocondriales y uno nuclear para examinar la genética de las poblaciones de *S. parvidens*, y encontraron un patrón filogeográfico compuesto por dos haplogrupos intraespecíficos. Uno de los haplogrupos está distribuido en la vertiente del Golfo de México - Centro América y otro localizado en la vertiente del Pacífico mexicano, los cuales se limitan en las inmediaciones de la Sierra Madre del Sur (Fig. 1). Además, se ha observado que entre los dos haplogrupos hay una divergencia de nicho, y se encontró que algunas variables relacionadas con la temperatura y estacionalidad son las que difieren entre estos dos grupos (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017).

A pesar de que las evidencias moleculares y ecológicas sugieren que hay dos grupos diferentes dentro de *Sturnira parvidens*, no se ha reportado variación morfológica entre ellas y no existen trabajos morfométricos enfocados a analizar dicha variación en *S. parvidens*. Por lo que se espera que un acercamiento con morfometría geométrica aporte mayor evidencia sobre la divergencia de estos dos grupos.



**Figura 1.** Distribución geográfica de *Stumira parvidens*. En verde se muestra la distribución conocida del haplogrupo del Golfo de México y Centro América, y en café la distribución conocida del haplogrupo de la vertiente del Pacífico (modificado de Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017).

### Morfometría geométrica

El análisis de las estructuras biológicas ha sido fundamental en la clasificación taxonómica ya que la comprensión de la biodiversidad se ha basado en descripciones morfológicas (Adams et al., 2004). En las décadas de 1960 y 1970 se desarrollaron diferentes métodos de estadística multivariada para describir patrones de variación morfológica frecuentemente denominados como morfometría tradicional (Marcus, 1990; Reyment, 1991). Sin embargo, desde principio de siglo se ha ido desarrollando un nuevo enfoque de estudio; la morfometría geométrica que incluye técnicas que analizan la forma de los organismos a través de una configuración de coordenadas cartesianas (Rohlf, 2008), las cuales capturan la geometría de la estructura morfológica de interés (Adams et al, 2004), y tiene la facultad de analizar su forma y tamaño de manera independiente (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch et al., 2004). Estas herramientas son útiles, entre otras cosas, para determinar variación intra e interespecífica (Sicuro & Oliveira, 2011).

En morfometría geométrica, la forma es definida como las propiedades geométricas restantes tras remover los efectos de la escala, la rotación y la translación de un objeto (Rohlf et al., 1996; Rohlf & Slice, 1990). Este proceso se conoce como superposición, la cual también ayuda a transformar los datos del espacio geométrico a un espacio lineal que puede ser analizado con estadística euclidiana (Adams et al., 2004; García & Sánchez-González, 2013; Zelditch et al., 2004). Una bondad que posee la morfometría geométrica es el poder trabajar de forma modular con las estructuras a analizar. Esto hace referencia a estructuras morfológicas con un desarrollo independiente, que pueden ser identificadas por medio de la genética, su función o por el contexto evolutivo (Wagner et al., 2007). Se ha determinado que separar módulos en las estructuras a estudiar es de gran ayuda para encontrar tendencias de cambio en la forma del cráneo (Ospina-Garcés et al., 2016).

Un ejemplo del uso y la aplicación de técnicas de morfometría geométrica dentro del género *Sturnira* se puede encontrar en la especie *S. perla*. Este taxón había sido reportado como un linaje independiente con secuencias mitocondriales, pero los caracteres morfológicos no eran claros para delimitarlo como un taxón diferente. Sin embargo, con técnicas de morfometría geométrica se describió y reconoció como una especie independiente (Jarrín-V & Kunz, 2011). En el caso de *S. parvidens* no se han realizado investigaciones que analicen la morfometría de sus poblaciones, y considerando que existen evidencias de divergencia intraespecífica a nivel molecular y de nicho ambiental en la especie (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017), este trabajo tuvo como meta analizar la morfometría craneal de *S. parvidens* para determinar si existe variación morfológica intraespecífica, como previamente fue reportado.

## OBJETIVO

Comparar la morfología craneal de los haplogrupos intraespecíficos de *Sturnira parvidens*.

### **Objetivos particulares**

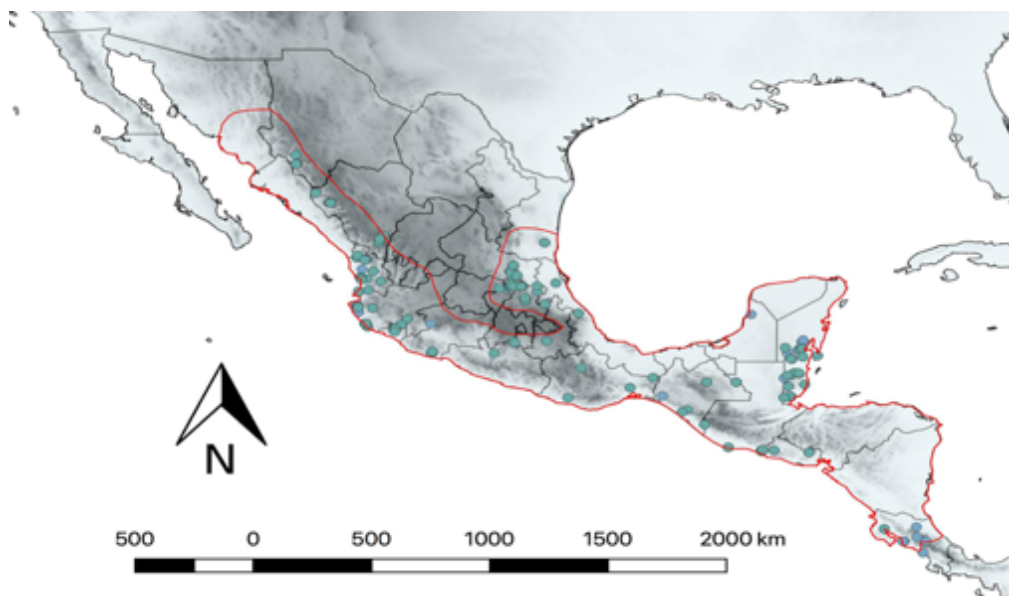
Comparar con morfometría geométrica la forma de diversas regiones craneales.

Comparar con morfometría lineal el largo y ancho del cráneo.

## METODOLOGÍA

### Obtención de fotografías

Se fotografiaron los ejemplares de *Sturnira parvidens* depositados en las siguientes colecciones científicas: The Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos (FMNH); en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica (MZUCR) y el Museo Nacional Costa Rica, San José, Costa Rica (MNCR); Mammal Collection en el Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá (ROM); la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México (CNMA), la colección de mamíferos del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional del Instituto Politécnico Nacional, Durango, México (CIIDIR-D) y del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México (MZFC-M), cubriendo la mayor parte de la distribución geográfica de la especie (Fig. 2 y Anexo I).



**Figura 2.** Distribución geográfica de las muestras utilizadas en este estudio (puntos azules), la línea roja representa la distribución propuesta para la especie (modificado de Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017).

Se incluyeron sólo ejemplares adultos, los cuales fueron reconocidos observando la osificación en la epífisis de las falanges (Dietz et al., 2009). Las fotografías fueron tomadas con una cámara Nikon 5100, un lente AF-S Micro NIKKOR 60mm 1:2.8G y con un flash anular. El cráneo se montó en una tabla color negro y para impedir que se moviera se utilizó una plastilina libre de grasa. El cráneo se fotografió en posición dorsal, ventral y lateral.

Para analizar la variación en la forma del cráneo, éste se separó en 3 módulos: borde superior de los dientes, rostro y bóveda craneal; así como 2 caracteres morfológicos: el borde posterior del palatino y la vista dorsal (de aquí en adelante las 5 regiones craneales serán llamadas en conjunto como módulos). Estas particiones fueron elegidas haciendo un reconocimiento visual e identificando posibles zonas de variación intraespecífica. Las 5 regiones analizadas ya han sido utilizadas en análisis de morfometría geométrica en algunas especies del género *Sturnira* y en otros filostómidos (Jarrín-V & Kunz 2011; Hernández, 2018; Lucero, 2018; Nogueira et al., 2009; Ospina-Garcés et al., 2016; Sorensen et al., 2014).

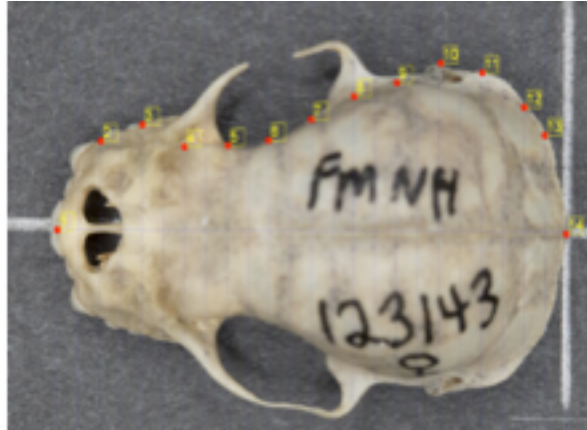
### Landmarks y semilandmarks

Con el programa MAKEFAN 6 (Sheets, 2014) se colocaron herramientas visuales con el fin de minimizar el error al posicionar semilandmarks, ya que estos son puntos que definen curvaturas y se aumenta el riesgo de error al colocarlos sin guías (Chavarría, 2013). Con el programa TPSDIG (Rohlf, 2008) se digitalizaron los landmarks y semilandmarks utilizados para cada vista.

#### *Módulo 1*

El primer módulo es la forma de la bóveda craneal y parte del rostro en vista dorsal. Se eligió esta configuración porque representa las partes del cráneo que tienen relación con la alimentación y la protección del cerebro. Una guía visual con forma de peine fue fijada utilizando dos landmarks: uno ubicado entre los incisivos centrales y el otro en la base posterior de la cresta sagital. Los semilandmarks fueron colocados siguiendo el borde del cráneo y parte del rostro (Fig. 3).





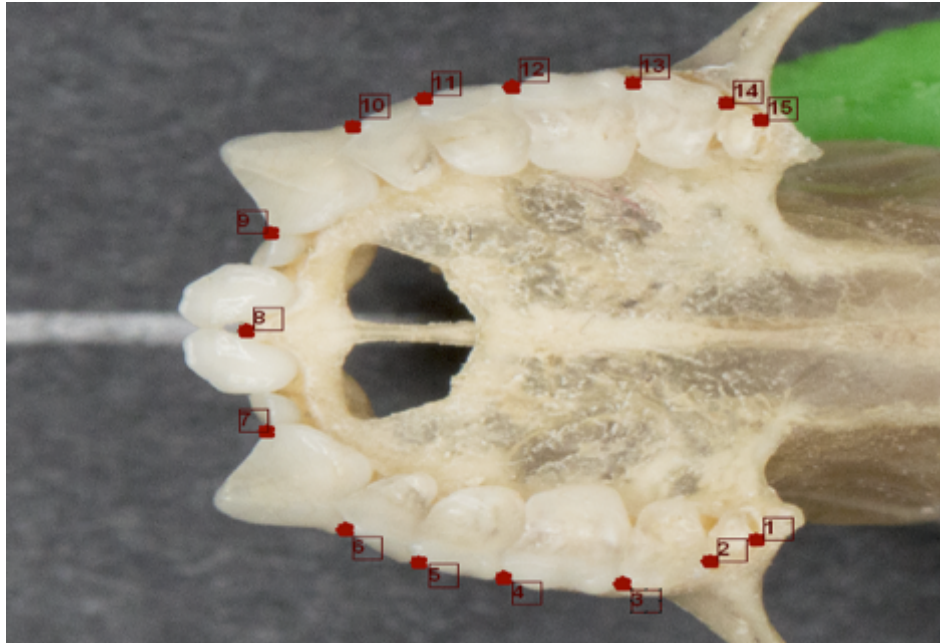
**Figura 3.** Módulo 1: vista dorsal del cráneo. Se muestran los landmarks utilizados para esta configuración. Los puntos 1 y 14 son landmarks mientras que del 2 al 13 son semilandmarks.

### Módulo 2

Este módulo es la vista ventral del borde de los dientes superiores y se eligió por ser una parte del cráneo que está muy relacionada con la alimentación y por ser un carácter que ha sido utilizado para diferenciar especies dentro del género *Sturnira* (Contreras, 2000). Para colocar los landmarks (LM), se utilizaron los molares y los premolares (Cuadro 1) de ambos lados del borde superior labial de los dientes (Fig. 4).

**Cuadro 1.** Número de landmark con su localización en el módulo 2.

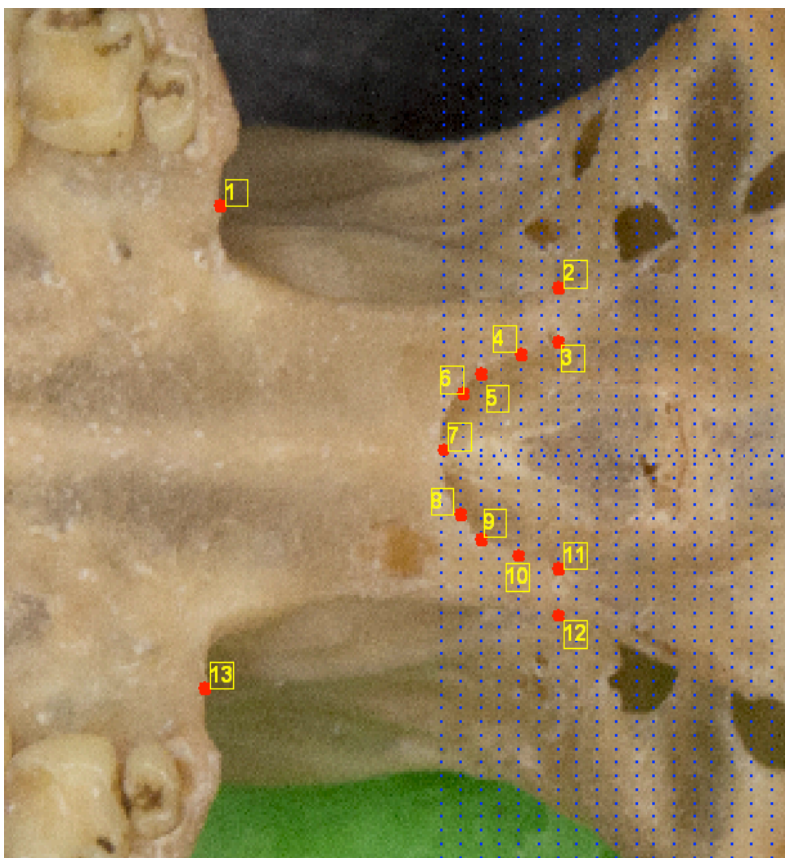
Landmark	Posición
<b>LM1 y LM15</b>	Borde posterior de los 3ros molares
<b>LM2 y LM 14</b>	Borde posterior de los 2dos molares
<b>LM3 y LM13</b>	Borde posterior de los 1eros molares
<b>LM3 y LM12</b>	Borde posterior de los 2dos premolares
<b>LM5 y LM11</b>	Borde posterior de los 1eros premolares
<b>LM6 y LM10</b>	Borde posterior de los caninos
<b>LM7 y LM9</b>	Borde posterior de los incisivos laterales
<b>LM8</b>	Entre los incisivos centrales



**Figura 4.** Módulo 2: vista ventral del borde de los dientes superiores. En esta configuración se utilizaron 15 landmarks.

### *Módulo 3*

Se trata del borde posterior del palatino, este módulo fue elegido por su gran variabilidad en cuanto a forma y porque se ha usado en claves de identificación para discriminar entre especies (Álvarez-Castañeda, 2015). Los semilandmarks definen el borde de esta estructura y fueron colocados sobre las líneas de un peine anclado en el punto de mayor curvatura del borde posterior del palatino y la sutura del foramen (Fig. 5). Las marcas 1 y 13 son landmarks situados en los puntos de mayor curvatura a la altura de la región posterior de los M3, y el landmark 7 es el punto de mayor curvatura al centro de esta estructura. Los semilandmarks 2 y 12 son parte del borde externo mientras que los semilandmarks 3-6 y 8-11 son parte del borde interno de la parte posterior del palatino.



**Figura 5.** Módulo 3: borde posterior del palatino. Los puntos 1, 7 y 13 son landmarks. Del 3 al 6 y del 8 al 12 son semilandmarks.

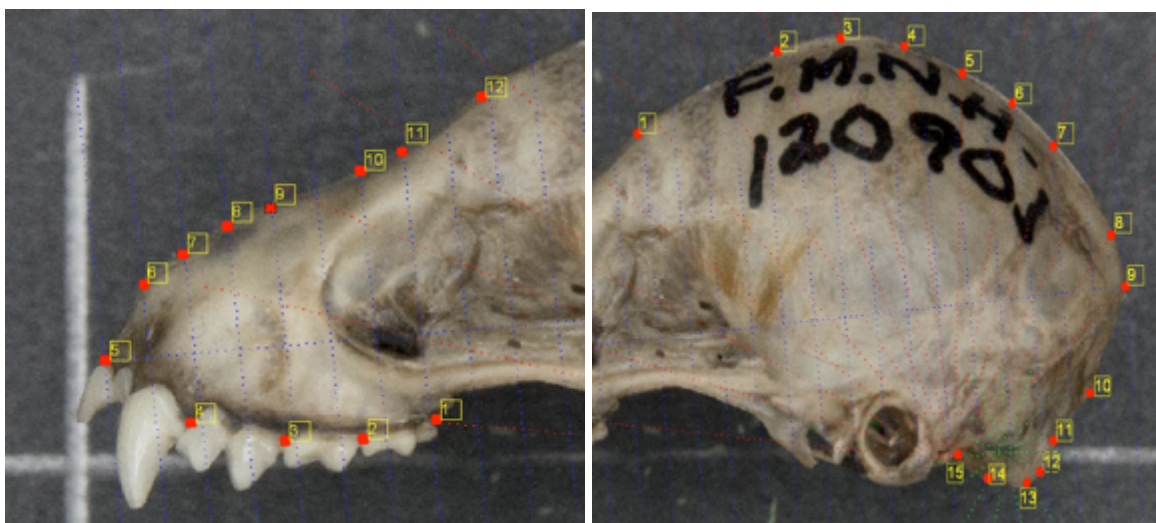
#### *Módulo 4*

Este módulo es el rostro, definido por una configuración de 6 landmarks y seis semilandmarks. Para colocar algunos de los landmarks se utilizaron los premolares (PM) y los molares (M). La marca 1 se colocó en el borde posterior del M3, el landmark 2 se colocó entre el M1 y el M2, la marca 3 se colocó entre el PM2 y el M1, el landmark 4 se colocó entre el PM1 y el canino, el landmark 5 se colocó en la base superior de los incisivos centrales; para definir el borde del rostro se colocaron 6 semilandmarks (marcas del 6 al 11), que fueron situados con la ayuda de un peine anclado en la base superior de los incisivos y la parte final de la cresta sagital. Finalmente, el landmark 12 se ubicó en el punto de máxima curvatura que separa el rostro de la bóveda craneal (Fig. 6a).

### Módulo 5

Este módulo corresponde a la bóveda craneal: el landmark 1 fue situado en el punto de máxima curvatura que separa el rostro de la bóveda craneal, seguido de 7 semilandmarks (colocados con un abanico fijado utilizando el final de la cresta sagital, la base superior de los incisivos y el borde inferior del cóndilo occipital como puntos de anclaje), el landmark 9 se colocó en la base posterior de la cresta sagital, los landmarks 10 y 11 se colocaron en el foramen magnum y los siguientes 3 semilandmarks corresponden al cóndilo occipital (fijado en la base del foramen magnum y en el borde inferior del cóndilo occipital), el landmark 15 fue puesto en el extremo del cóndilo occipital (Fig. 6).

Estas dos regiones craneales fueron asumidas como módulos porque el trabajo de Marroig et al. (2009) sugiere una evolución independiente del rostro y del neurocráneo.



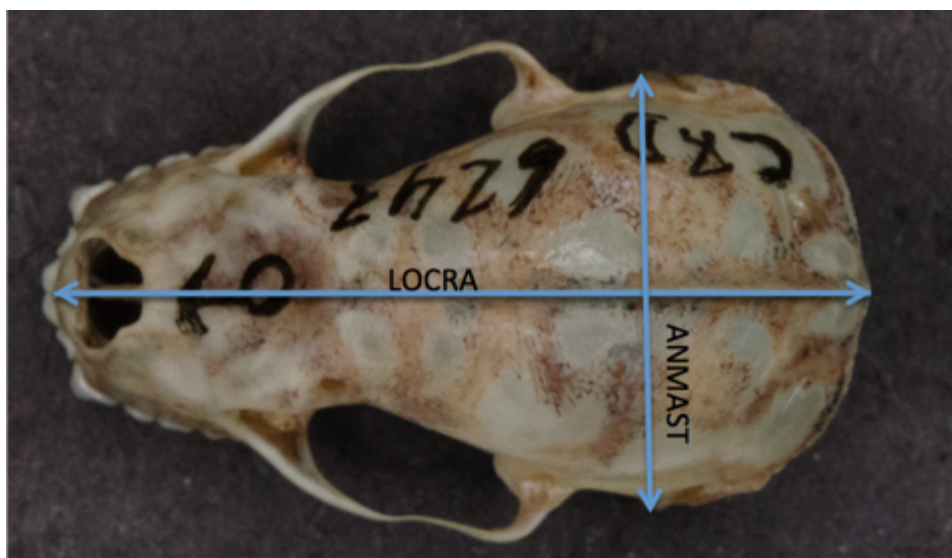
**Figura 6.** Módulos 4 y 5: rostro y bóveda craneal. a) Módulo del rostro, los puntos del 1 al 5 y 12 son landmarks mientras que del 6 al 11 son semilandmarks. b) Módulo de la bóveda craneal, los puntos 1, 9, 10, 11 y 15 son landmarks.

Las configuraciones fueron sometidas a un análisis generalizado de Procrustes para eliminar los efectos de orientación, posición y escala (Rohlf & Slice, 1990) en el programa COORDGEN 8 (Sheets, 2014). Adicionalmente, en las

configuraciones donde se utilizaron semilandmarks, estos fueron deslizados en el programa SEMILAND 8 (Sheets, 2014).

### Morfometría lineal

Para complementar los datos de morfometría geométrica obtenidos, se analizaron dos medidas lineales: la longitud total del cráneo (LOCRA) y la anchura mastoidea (ANMAST), las cuales se consideran buenos estimadores del tamaño total del individuo (Emerson & Bramble, 1993). Estas medidas fueron extraídas de las fotografías tomadas utilizando el programa T-Morphgen8 (Sheets, 2014), en el cual a partir de un par de landmarks por cada medida deseada y una escala, se puede obtener la distancia lineal existente entre ese par de puntos.



**Figura 7.** Medidas lineales. Se muestran las dos medidas lineales tomadas de la vista dorsal: LOCRA = longitud total del cráneo y ANMAST= anchura mastoidea.

### Tamaño de muestra

La muestra obtenida abarca la mayor parte de la distribución geográfica de la especie. En el Cuadro 2 se presentan el total de individuos utilizados en cada módulo, así como la cantidad de hembras y machos analizados. Cada módulo

difiere en número debido a que algunos cráneos presentaban rupturas o no estaban en condiciones para ser utilizados.

**Cuadro 2.** Total de individuos analizados por módulo y por haplogrupo , divididos en hembras y machos.

Módulo analizado	Haplogrupo Golfo		Haplogrupo Pacífico	
	♀	♂	♀	♂
<b>1.Vista dorsal</b>	122	97	87	72
<b>2.Borde de los dientes superiores</b>	107	91	76	60
<b>3.Borde posterior del palatino</b>	92	57	71	54
<b>4.Rosto</b>	102	98	74	61
<b>5.Bóveda craneal</b>	102	98	74	61

### Análisis Morfometría Geométrica

Para comprobar si existían diferencias en el tamaño entre sexos y entre haplogrupos, en cada módulo se analizó la variación en el tamaño centroide (*centroid size*, CS), el cual es un estimador del tamaño de la estructura analizada, que está dado por la suma de distancias cuadradas de cada landmark, de la configuración hacia el centroide de la misma (Adams et al, 2013), Se realizó una prueba de Mann-Whitney (prueba de Shapiro-Wilk  $p < 0.05$ ) para evaluar la diferencia de tamaño entre los sexos. En los módulos en los que se encontró tal diferencia, se separó a las hembras de los machos y se realizó otra prueba de Mann-Whitney para evaluar la diferencia de tamaño entre los haplogrupos. Las pruebas se llevaron a cabo en el programa *PAST 3.19* (Hammer et al. 2001).

Para la evaluar la ocurrencia de dimorfismo sexual, se realizó una prueba de *F* de Goodal con 900 réplicas bootstrap en el programa *TWO GROUP 8* (Sheets, 2014). Para comprobar el efecto de la alometría, en cada módulo se realizó una regresión lineal en el programa *REGRESS 8* (Sheets, 2014). Como variable

independiente se utilizó el tamaño centroide y como variable dependiente las coordenadas Procrustes.

Para determinar si los miembros de los haplogrupos Golfo y Pacífico difieren en su forma, se realizó un análisis de discriminantes en el programa CVAGEN8 (Sheets, 2014). Adicionalmente, se obtuvieron las gradillas de deformación en CVAGEN 8 (Sheets, 2014), para observar en qué regiones se concentra el cambio de forma. Para poner a prueba la hipótesis de diferencias de forma entre los haplogrupos Golfo y Pacífico se realizó una prueba de  $F$  de Goodal (1991) con 900 réplicas bootstrap, en el programa TWO GROUP 8 (Sheets, 2014).

#### Análisis morfometría tradicional

Los análisis de morfometría tradicional se realizaron en el programa *R* versión 1.1.442. Para comprobar la normalidad de los datos de la longitud total del cráneo (LOCRA) y anchura mastoidea (ANMAST), se realizó una prueba de Shapiro-Wilk y para comprobar su homocedasticidad se realizó una prueba de Levene. En los datos donde se cumplen estos supuestos se utilizaron pruebas paramétricas, prueba de  $t$  de Student para las diferencias entre los grupos y como análisis *post-hoc* una prueba de Tukey. En los datos donde no se cumplen estos supuestos se realizaron las pruebas no paramétricas de U de Mann-Whitney y como prueba *post-hoc* una prueba de Dunn.

## RESULTADOS

### Morfometría geométrica

#### Tamaño centroide

Los análisis estadísticos del tamaño centroide, mostraron que sólo en el módulo 2, borde de los dientes superiores, no hay diferencias de tamaño entre los sexos (Cuadro 3). Sobre los resultados de la comparación entre los haplogrupos, no se hallaron diferencias significativas en el módulo 5, bóveda craneal, ni al comparar entre los machos del módulo 4, rostro (cuadro 3).

En general, el haplogrupo del Golfo resultó ser más grande que el haplogrupo del Pacífico, con excepción del módulo 2, borde de los dientes superiores (Fig. 8).

Cuadro 3. Resultados de la prueba Man-Whitney del tamaño centroide

	Dimorfismo Sexual Z	Diferencia entre grupos Z
<b>1.Dorsal</b>	3.67*	4.88* (H) 4.60* (M)
<b>2.Borde de los dientes superiores</b>	1.53	4.82*
<b>3.Borde posterior del palatino</b>	3.29*	5.84* (H) 6.94* (M)
<b>4.Rostro</b>	6.98*	4.33* (H) 1.64 (M)
<b>5.Bóveda craneal</b>	4.00*	1.35 (H) .66 (M)

\* $p < 0.05$ , (H)=Hembras, (M)=Machos



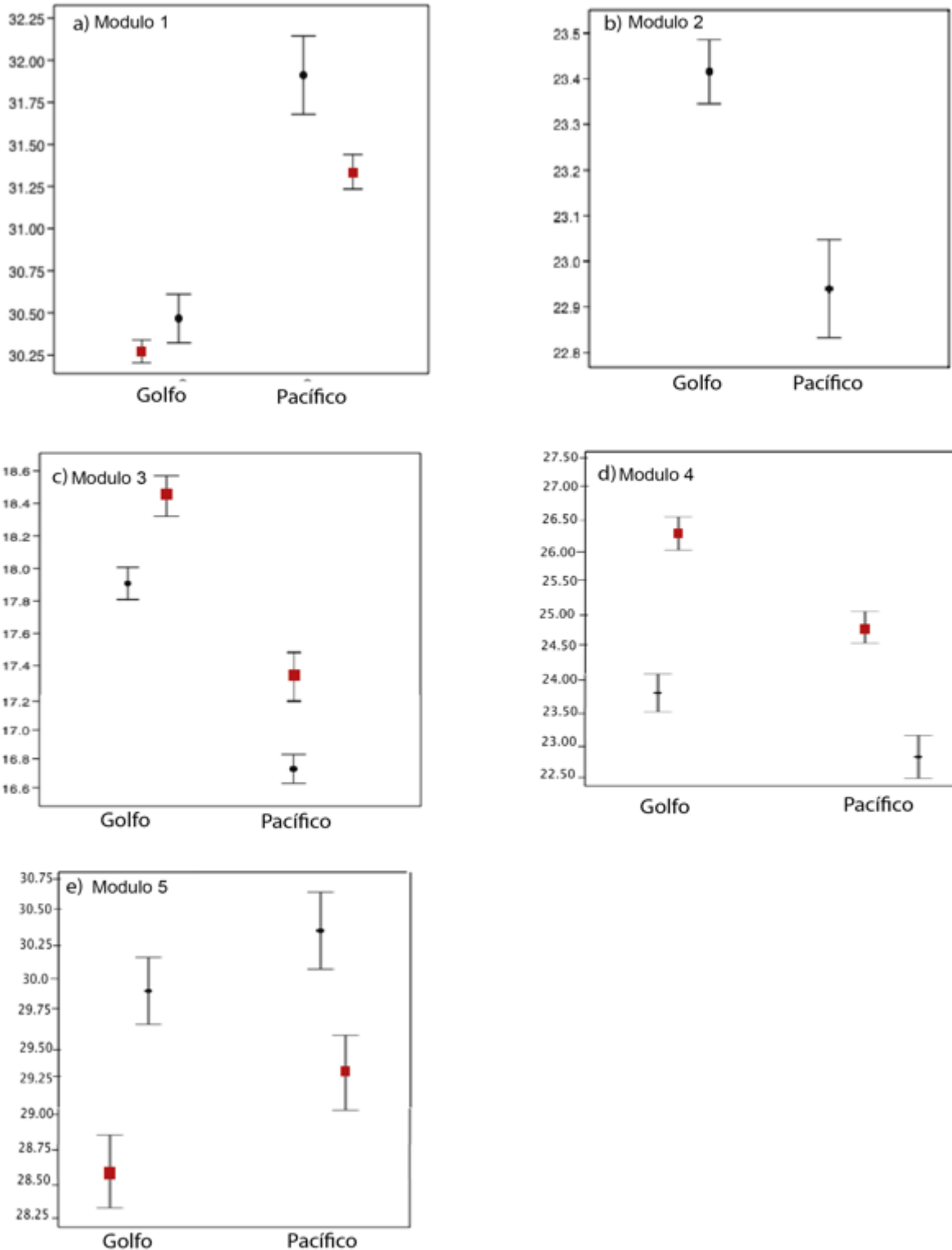


Figura 8. Gráfica de las medias del centroide para cada sexo y grupo: a) módulo dorsal, b) módulo borde superior de los dientes, c) módulo del borde posterior del palatino, d) módulo bóveda craneal, e) módulo rostro. El cuadrado en rojo señala a las hembras, el guion en negro indica a los machos.

## Alometría

Se utilizó el tamaño centroide como variable independiente para medir el efecto de la alometría en la forma de cada módulo, esto se hizo ya que en otros mamíferos se ha observado que gran parte de la variación en la forma se asocia a los cambios en el tamaño (Plavcan, 2001), y en roedores puede ser consecuencia de procesos ontogenéticos, filogenéticos, entre otros (Vassallo, 2000). La variación en la forma explicada por el tamaño centroide fue del rango entre 0.4696% (módulo 3, borde posterior del palatino) al 7.39% (módulo 5, rostro) (Cuadro 4). Si el resultado de la variación explicada por el tamaño hubiera sido mayor al 15%, se utilizarían los residuales para los siguientes análisis ya que se estaría encontrando un efecto del tamaño sobre la forma (Budinski et al., 2015; Ospina-Garcés et al., 2016). Debido a que esto no ocurrió, se utilizaron las variables de forma obtenidas del análisis generalizado de Procrustes en los análisis subsecuentes. La alometría ontogenética se evitó al sólo incluir especímenes adultos en el análisis.

**Cuadro 4.** Porcentaje de variación explicada por el tamaño, así como el valor de la prueba *F* para cada módulo analizado. Se muestran los resultados de alometría para cada sexo y para machos y hembras juntos.

Módulo analizado	Variación explicada por el tamaño (%).			<i>F</i>		
	General	♂	♀	General	♂	♀
<b>1. Dorsal</b>	2.54	3	3.47	9.83*	5.2*	7.48*
<b>2. Borde de los dientes superiores</b>	2.69	2.4	2.09	9.25*	3.95*	3.72*
<b>3. Borde posterior del palatino</b>	0.46	1.32	0.32	1.27	1.46	.53
<b>4. Rostro</b>	7.39	2.7	10.70	26.50*	3.80*	23.74*
<b>5. Bóveda craneal</b>	0.50	1.3	1.02	1.69	1.78*	2.04

\* $p \leq 0.05$

## Dimorfismo sexual

Se detectó dimorfismo sexual en los módulos 1 (dorsal), 2 (borde de los dientes superiores), 3 (borde posterior del palatino) y 4 (rostro). Por lo que en los siguientes análisis, hembras y machos se trataron como conjuntos de datos independientes (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Resultados sobre dimorfismo sexual.

	<i>F</i>	Distancia entre medias
1.Dorsal	14.07*	0.007
2.Borde de los dientes superiores	13.58*	0.013
3.Borde posterior del palatino	5.69*	0.014
4.Rostro	3.35*	0.007
5.Bóveda Craneal	2.11	0.005

\*p ≤ 0.05

#### Diferencia de forma entre haplogrupos

Se encontraron diferencias significativas en la forma de los haplogrupos para el módulo 4 (rostro) y el 5 (bóveda craneal); mientras que para los módulos 1 (vista dorsal) y 3 (borde posterior del palatino) sólo se encontraron diferencias en los machos (Cuadro 6).

**Cuadro 6.** Diferencia de forma entre haplogrupos.

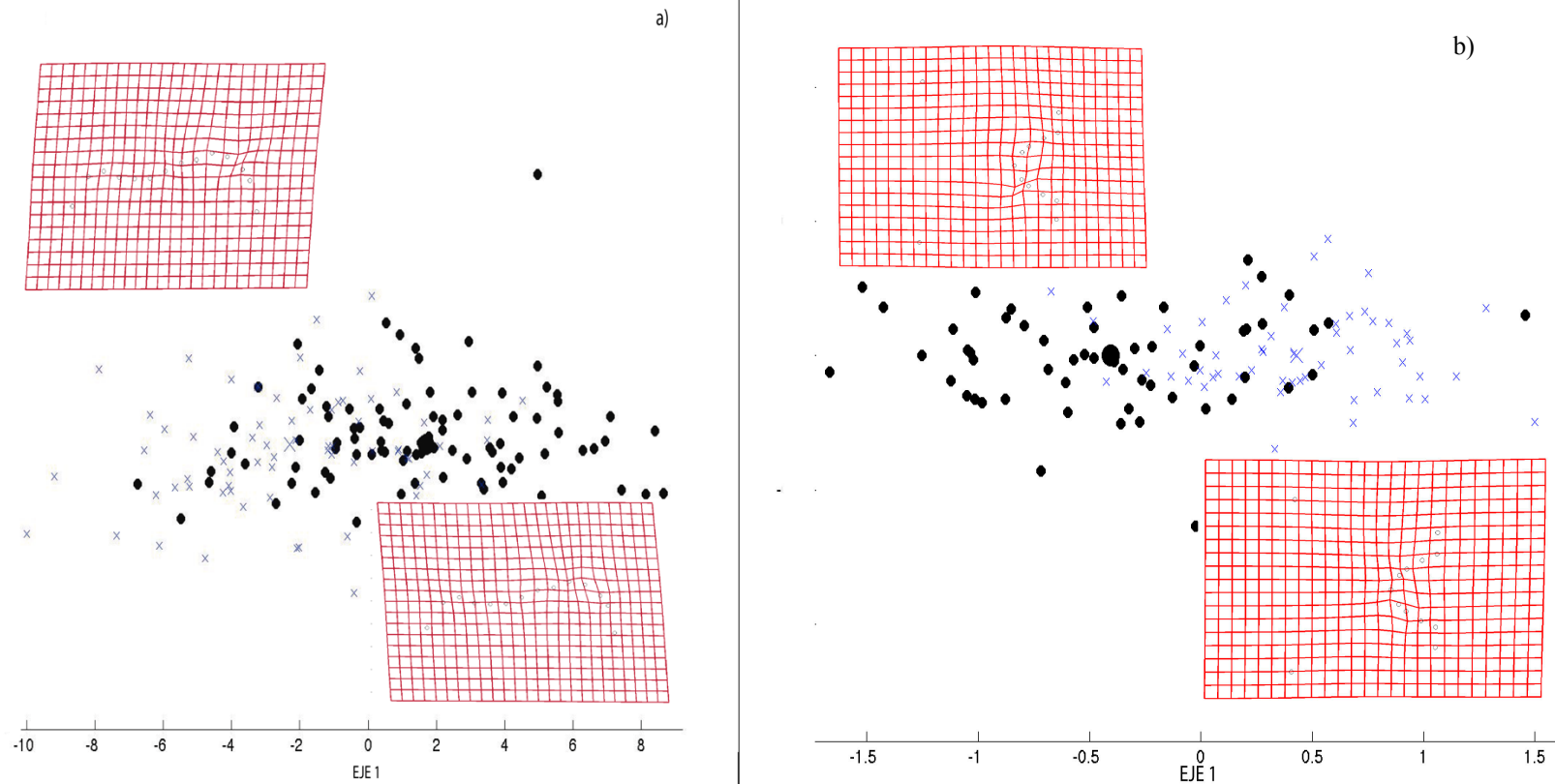
Módulos analizados	Sexo	<i>F</i>	Distancia entre medias
1.Dorsal	Hembras/ Haplogrupos	2.16	0.004
	Machos/ Haplogrupos	2.51*	0.005
2.Borde de los dientes superiores	Hembras/ Haplogrupos	1.43	0.006
	Machos/ Haplogrupos	1.87	0.007
3.Borde posterior del palatino	Hembras/ Haplogrupos	2.16	0.010
	Machos/ Haplogrupos	2.67*	0.016
4.Rostro	Hembras/ Haplogrupos	7.46*	0.013
	Machos/ Haplogrupos	4.90*	0.012
5.Bóveda craneal	Haplogrupos	6.47*	0.010

\*p ≤ 0.05

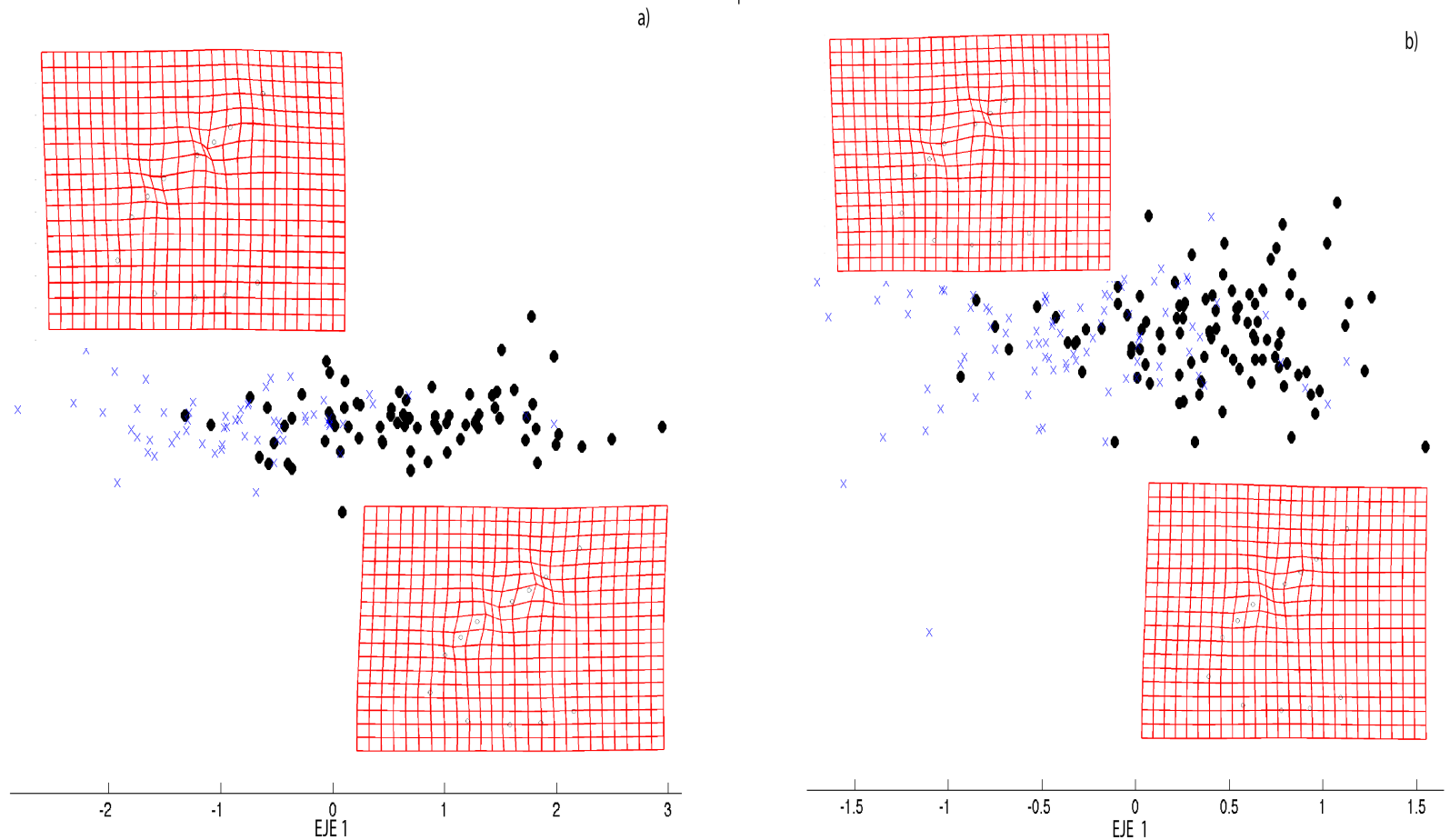
A partir del análisis discriminante se observó que en todos los módulos analizados existe una tendencia de separación en dos grupos, sin embargo, no hubo una disyunción estricta en ninguno caso, ya que se observó una zona de solapamiento entre las formas de los individuos de los haplogrupos (Figs. 8, 9 y 10). Además, en las gradillas de deformación se observaron cambios sutiles en la forma, como a continuación se describe:

En el módulo de la vista dorsal, las gradillas de deformación muestran que los machos del haplogrupo del Golfo tienen una bóveda craneal más alargada (Fig. 9a). Respecto al módulo del borde posterior del palatino se observa que en el grupo del Pacífico ésta estructura tiende a ser más angosta y presenta una forma parecida a una "V", mientras que en el haplogrupo del Golfo es más ancha con una apariencia semejante a una "U" (Fig. 9b).

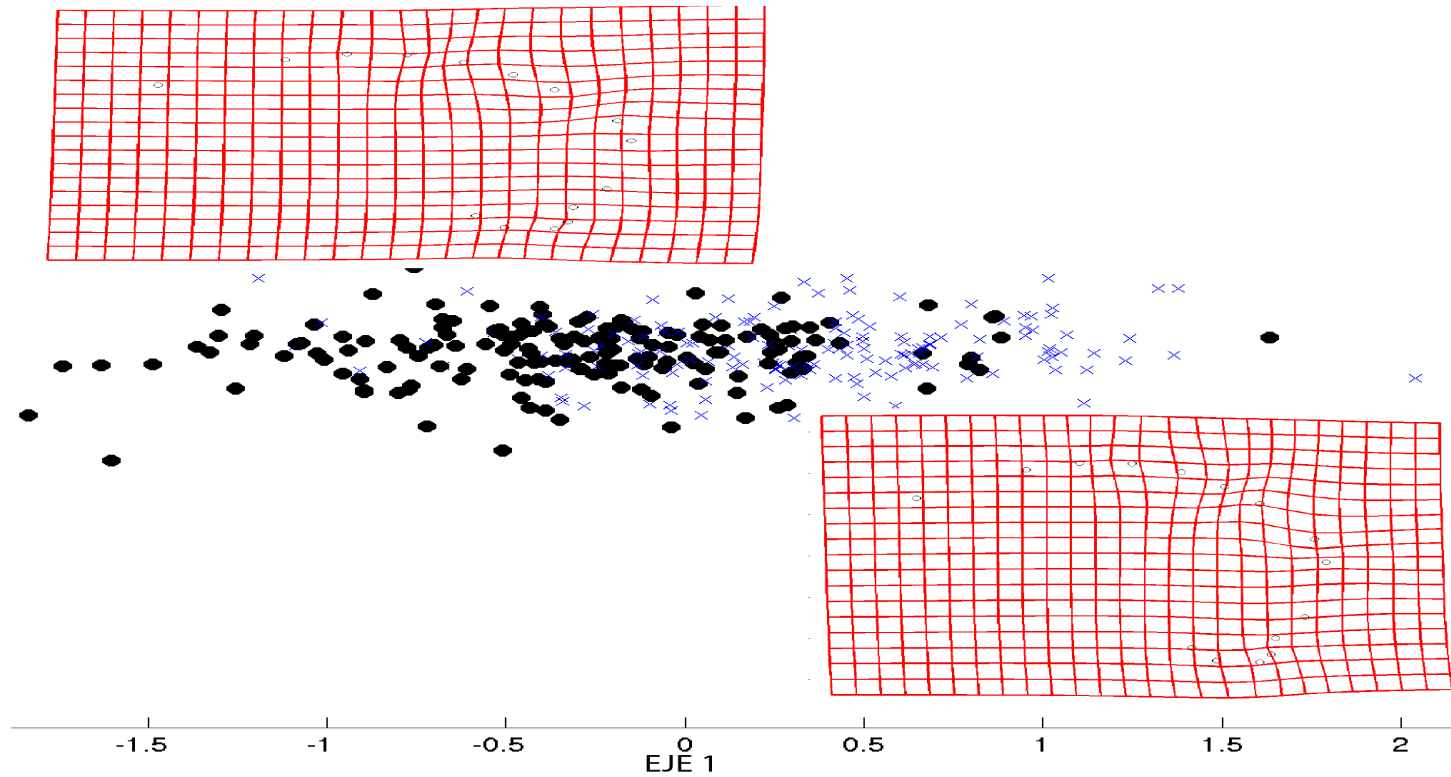
En el módulo del rostro se observa que el grupo del Golfo lo tiene un poco más achatado y con una pendiente más pronunciada hacia la zona de la bóveda, mientras que en el grupo del Pacífico, el cráneo es más alargado y la zona cercana a la bóveda craneal es un poco más plana (Fig. 10). En la región de la bóveda craneal, la diferencia en la forma se ubica en la parte posterior del cráneo, cercano a la base posterior de la cresta sagital, haciendo un poco más compacto el cráneo del grupo del Golfo en comparación con el del Pacífico (Fig. 11).



**Figura 9.** Gradillas de deformación y análisis de discriminante. a) Vista dorsal de los machos y b) borde posterior del palatino en los machos. (●) Representa el haplogrupo del Golfo y (x) representa el haplogrupo del Pacífico. Los ● y las x más grandes representan las formas promedio de cada haplogrupo. Las gradillas representan como cambia la forma respecto al eje 1.



**Figura 10.** Gradillas de deformación y análisis de discriminante. a) Módulo rostro en los machos y b) módulo rostro en las hembras. (●) Representa el haplogrupo del Golfo (x) y representa el haplogrupo del Pacífico. Los ● y las x más grandes representan las formas promedio de cada haplogrupo. Las gradillas representan la forma promedio de cada haplogrupo. Las gradillas representan como cambia la forma respecto al eje 1.



**Figura 11.** Gradillas de deformación y análisis de discriminante del módulo de la bóveda craneal. (●) Representa el haplogrupo del Golfo (x) y representa el haplogrupo del Pacífico. Los ● y las x más grandes representan las formas promedio de cada haplogrupo. Las gradillas representan la forma promedio de cada haplogrupo. Las gradillas representan como cambia la forma respecto al eje 1.

## Morfometría lineal

En la anchura mastoidea se detectó que los datos se distribuyen de manera normal (Prueba de Shapiro-Wilk  $p > 0.05$ ) y que además presentan homocedasticidad (Prueba Levene  $p > 0.05$ ). Sin embargo, la longitud total del cráneo no cumple con el supuesto de homocedasticidad (Cuadro 7).

En las medidas lineales no se observaron diferencias significativas entre sexos, por lo que no se separaron los datos y se analizaron los haplogrupos incluyendo machos y hembras (Cuadro 8). En cuanto a la diferencia entre los haplogrupos, se encontró que existen diferencias significativas tanto en la anchura mastoidea así como en la longitud total del cráneo. Siendo los miembros del haplogrupo del Golfo más largos y anchos que los del Pacífico.

Se realizó una prueba *post-hoc* a manera de complemento para detectar diferencias en tamaño dentro de los haplogrupos y se encontró que dentro del haplogrupo Pacífico existen diferencias respecto a la anchura mastoidea (ANMAST) (Fig. 12).

**Cuadro 7.** Resultados de la prueba de normalidad y homocedasticidad de la medida de la longitud total del cráneo (LOCRA) y la anchura mastoidea (ANMAST).

	Test Shapiro-Wilk <i>W</i>			Test de Levene <i>F</i>
	LOCRA	ANMAST		LOCRA
Muestra total	0.99606	0.99706	Sexo	2.125
Hembras	0.99484	0.99284	Haplogrupos	1.1529*
Machos	0.99476	0.99327		
Haplogrupo Golfo	0.99823	0.99617		
Haplogrupo Pacífico	0.97643	0.97939		

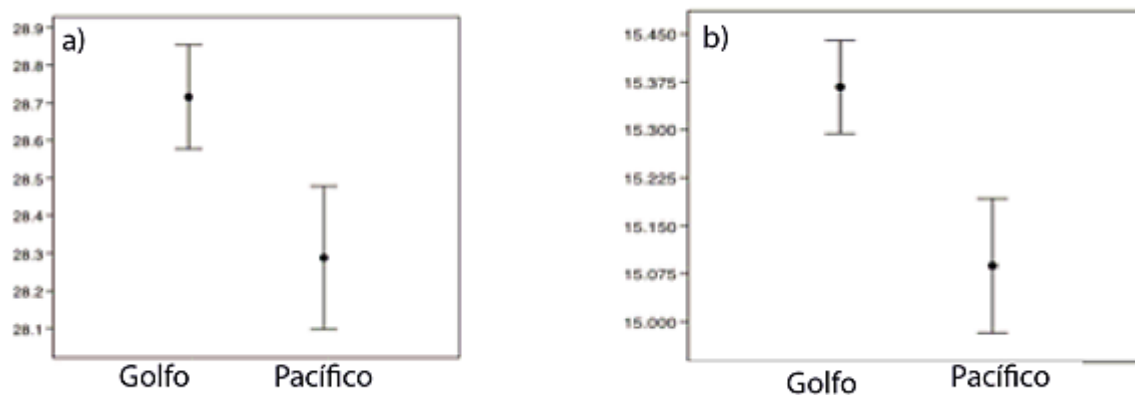
\* $p \leq 0.05$



**Cuadro 8.** Análisis de la variación de la longitud total del cráneo (LOCRA) y la anchura mastoidea (ANMAST). En las primeras dos columnas se muestran los resultados de la prueba de Mann-Whitney para LOCRA y *t* de Studen para ANMAST, en las 4 filas siguientes se muestran los resultados del post-hoc con la prueba de Dunn para LOCRA y Tukey para ANMAST

	Dimorfismo Sexual	Diferencia entre grupos	♀ Golfo/ ♀ Pacífico	♀ Golfo/ ♂ Golfo	♀ Pacífico/ ♂ Pacífico	♂ Golfo/ ♂ Pacífico
LOCRA	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	0.23	4.91*	2.1*	1.61	1.37	5.27*
ANMAST	<i>t</i>	<i>t</i>	Q	Q	Q	Q
	0.88	7.47*	1.49	0.74	5.55*	8.05*

\* $p \leq 0.05$



**Figura 12.** Gráficas de medias. a) Gráfica de la longitud total del cráneo (LOCRA) entre haplogrupos. b) Gráfica la anchura mastoidea (ANMAST) entre haplogrupos.

## DISCUSIÓN

Se han realizado pocos estudios que analizan la forma del cráneo en un taxón tan críptico como lo es *Sturnira*. Esta falta de información toma gran relevancia en el género, debido a la superposición morfológica inter específica, como en el caso de las especies *S. liliium*, *S. luisi* y *S. tildae* en las cuales las descripciones morfológicas y morfométricas no son suficientes para discernir entre ellas, además, se han detectado inconsistencias en los caracteres que las delimitan (Jarrín-V & Clare, 2013; Jarrín-V & Kunz, 2011). En *Sturnira parvidens* no existían previos reportes sobre diferencias morfométricas al interior de la especie, ni acercamientos con morfometría geométrica, por lo que este trabajo es el primero en analizar su variación intra específica en un taxón del que se ha sugerido se encuentra en proceso de especiación (Hernández-Canchola & Leon-Paniagua, 2017).

### Variación intraespecífica del tamaño en *S. parvidens*

A pesar de que existen diferencias en el tamaño centroidal, en *S. parvidens* no se detectaron señales de alometría. En diversos géneros de murciélagos se ha reportado que la alimentación puede ser un factor que influye en la relación del tamaño y forma del cráneo (Evin et al, 2011), por lo que podría sugerirse que en *S. parvidens* no existe una demanda mecánica asociada con la dieta que impulse un cambio en la forma con respecto al tamaño (Dumont & Nicolay, 2006). Un ejemplo de esto podemos encontrarlo en los roedores caviomorfos, en los cuales se encontraron señales de alometría en diversas estructuras del cráneo, sin embargo, en el brazo de palanca de los maseteros no se encontró este fenómeno, por lo que se determinó que esa zona del cráneo estaba sujeta a un requerimiento físico (ejercer fuerza suficiente en la mordida) por lo que no existía un cambio en la forma con respecto al tamaño (Vassallo, 2000).

Los resultados obtenidos con el análisis del tamaño centroide y los análisis de morfometría tradicional mostraron que los miembros del haplogrupo del Golfo son generalmente más grandes, y estos habitan en donde se hallan las temperaturas más cálidas (Hernández-Canchola & Leon-Paniagua, 2017). Este patrón entre la temperatura y el tamaño coincide con lo reportado en otros murciélagos rhinolophidos (Krystufek, 1993), y se ha planteado que la duración del embarazo, el tiempo de forrajeo y el desarrollo posnatal son algunos factores que suelen ser afectados por la temperatura (Ransome, 1973), por lo que estos fenómenos podrían promover las diferencias de tamaño encontradas entre los haplogrupos de *S. parvidens*. Por otra parte, la regla de Allen también se relaciona con el patrón de tamaños detectado en esta especie, ya que se plantea que en climas más fríos el tener una menor área de superficie ayuda a evitar la disipación de calor (Yañez et al., 1979). Esto tiene congruencia con lo que previamente se reportó entre los haplogrupos de *S. parvidens*, ya que el cambio en el nicho climático se relaciona principalmente con la temperatura y la estacionalidad, y los miembros del haplogrupo Pacífico habitan en lugares con temperaturas más extremas y frías (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017).

### Dimorfismo sexual

Los análisis de morfometría geométrica detectaron la ocurrencia de dimorfismo sexual en prácticamente todos los módulos analizados, a excepción de la bóveda craneal. Este cambio en la forma de las estructuras podría ser atribuido a diferentes presiones, tales como la selección sexual y la divergencia intraespecífica de nicho (Shine, 1989), siendo la primera reconocida como un importante agente evolutivo, ya que tiene consecuencias en la morfología, el desarrollo y en la evolución de la historia de vida. Mientras que la divergencia intraespecífica de nicho, puede promover el desplazamiento de un carácter para divergir en el uso de algún recurso y mitigar el efecto de la competencia (Andersson, 1994; Svanbäck & Bolnick, 2007). Esto puede asociarse a funciones ecológicas relacionadas con diferentes estrategias de alimentación (Pianka, 1986; Herrel et al., 2004). Por ejemplo, el

tamaño de las distintas estructuras corporales podría ser el resultado de presiones selectivas que actúan diferencialmente en machos y hembras (Pianka, 1982).

Se ha documentado que es común observar dimorfismo sexual en los tamaños de los cráneos de los murciélagos (Willig & Hollander, 1995), y dentro del género *Sturnira* se ha demostrado su existencia en algunas especies como *S. oporaphilum* y *S. ludovici* (Pacheco & Patterson, 1987). También fue propuesto que las diferencias detectadas entre los sexos de *S. magna* podrían tener un significado funcional, debido a que los machos poseen medidas mandibulares y craneales más grandes que las hembras, por lo que estos pueden ser capaces de consumir alimentos más grandes y más duros (Tamsitt & Valdivieso 1986). Otras especies del género en donde se ha reportado dimorfismo sexual son *S. liliium* y *S. bakeri*, un par de taxones filogenéticamente relacionadas a *S. parvidens*, en las cuales se reportó que los machos son más grandes que las hembras (Gannon et al., 1989; Sánchez & Pacheco, 2016). Sin embargo, no se encontraron evidencias de dimorfismo sexual utilizando el enfoque de la morfometría tradicional, excepto en el ancho del cráneo entre los sexos del grupo del Pacífico. En otro estudio con múltiples variables lineales se detectó que existe dimorfismo sexual dentro de *Sturnira parvidens*, siendo los machos más largos que las hembras (Verde et al., 2018), sin embargo, en ese trabajo fueron usadas solo 2 medidas el cráneo, por lo que posiblemente no son las mejores para detectar tales diferencias.

### Diferencias entre haplogrupos

En este trabajo se detectaron diferencias significativas en la forma de los dos grupos genéticos previamente reportados (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017) en los siguientes módulos: la vista dorsal, el borde posterior del palatino, el rostro y la bóveda craneal. Sin embargo, es importante señalar que el nivel de disimilitud entre los grupos es muy bajo, lo que se traduce en cambios sutiles de la forma entre los grupos intraespecíficos Golfo y Pacífico de *S. parvidens*.

Algunos procesos ecológicos podrían explicar las diferencias observadas en la forma, ya que los módulos rostro, vista dorsal y borde superior de los dientes son regiones ligadas con la alimentación (Goswami, 2006). La mayoría de esta variación detectada se centra en los módulos rostro y dorsal, los cuales indican que el haplogrupo del Golfo tiene un rostro más corto. En previos estudios, se ha sugerido que este tipo de cambio en la forma podría relacionarse con un aumento de la fuerza de mordida, por lo que podría sugerirse que los frutos consumidos por el grupo del Golfo poseen endocarpios más duros (Nogueira *et al*, 2009). Adicionalmente, los módulos de la bóveda craneal y dorsal, muestran que en el haplogrupo del Golfo existe estrechamiento de la región craneal, una zona ligada a las funciones de protección del cerebro (Goswami, 2006). En otras especies de mamíferos se ha reportado que cuando hay un acortamiento en el rostro también existe un estrechamiento en la bóveda craneal (Tseng & Flynn, 2018) lo que ocurrió en el haplogrupo del Golfo de *S. parvidens*. Además, también se detectaron cambios en la forma del palatino, y Sorensen (2014) postuló que hay un cambio en la morfología de esta estructura en murciélagos filostómidos cuando hay una ingesta de frutos duros en la dieta. Sin embargo, otros factores que podrían explicar la diferenciación morfogeométrica detectada podrían relacionarse con la fijación de características de manera azarosa en entre los haplogrupos que presentan una distribución alopátrica (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017), o que los cambios detectados se relacionen con otras presiones de selección en ambientes diferenciados, en los cuales algunas variables de temperatura son diferentes entre la región del Golfo y el Pacífico, y de hecho se ha sugerido que algunas características fisiológicas podrían relacionarse con los patrones de diferenciación detectados (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017).

Este trabajo destaca que el cráneo es un excelente modelo utilizado para analizar cuestiones sistemáticas pero también evolutivas y ecológicas (García & Sánchez-González, 2013; Ospina-Garcés *et al.*, 2016). Sin embargo, diversos procesos podrían estar interactuando a la vez, por lo que múltiples explicaciones no son excluyentes. Considerando los antecedentes (Hernández-Canchola & León-

Paniagua, 2017) y los resultados obtenidos en este trabajo, se sugiere que ambos factores, ecológicos y evolutivos, podrían estar influyendo los procesos de diferenciación intra-específica de *S. parvidens*. Sin embargo, para conocer la relevancia de la dieta sobre el cambio en la forma de los cráneos sería interesante analizar si diferentes tipos de alimentación estimulan tales cambios, ya que previamente se ha reportado que *S. parvidens* en el estado de Veracruz prefiere alimentarse del género *Piper*, mientras que otros estudios enfocados en Centro-América y otros estados del país señalan como principal fuente de alimento al género *Solanum* (Hernández-Conrique *et al.*, 1997; Herrera *et al.*, 2002; Santiago, 2014). Adicionalmente, también hacen falta estudios enfocados a analizar la variación morfológica de la mandíbula, ya que esta estructura también está altamente relacionada con la alimentación (Ospina-Garcés *et al.*, 2016), lo cual complementaría los resultados encontrados en este trabajo.

### Tendencias evolutivas

Si bien *S. parvidens* divergió de su especie hermana (*S. bakeri*) hace aproximadamente 1.84 Ma (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017), aún existen características morfológicas compartidas que son muy similares entre ellas (Velazco & Patterson, 2014). Los resultados de este trabajo destacan que a pesar del corto tiempo de divergencia intra-específica (0.423 Ma, durante las glaciaciones del Pleistoceno medio (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017), se detectaron diferencias entre los haplogrupos. En este sentido, el tiempo transcurrido desde la divergencia de linajes puede ser un factor relevante en el grado de diferenciación morfológica en este género. Por ejemplo, *S. bidens* divergió hace aproximadamente 8.1 Ma de los otros miembros del género, y ese periodo ha sido suficiente para acumular diferencias únicas no compartidas con la mayoría del resto de las especies *Sturnira*, mientras que el tiempo transcurrido al interior de *S. parvidens* aún no es suficiente para acumular grandes diferencias morfológicas, aunque éstas son evidentes empleando técnicas de morfometría geométrica (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017; Velazco & Patterson, 2013).

Considerando el aislamiento geográfico, las diferencias ecológicas y moleculares (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017), además de las diferencias detectadas con morfometría geométrica y tradicional en este trabajo, se propone que *S. parvidens* es una especie que está comenzando un proceso de diferenciación intraespecífica.

Un aspecto a destacar sobre el linaje del grupo del Pacífico en *S. parvidens* es su endemismo en el oeste de México (Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017). Esta zona es relevante ya que ha funcionado como un centro de diversificación, gracias a su historia climática, ecológica y geológica, que ha generado taxones endémicos a México, no solo en mamíferos, si no también en otros grupos como aves y reptiles (Arbeláez-Cortés et al., 2014). Sin embargo, aún son insuficientes las acciones de conservación en esta zona del país (Kolleff et al., 2012), a pesar de que se cuentan con múltiples evidencias sobre su importancia biológica, por lo que resulta importante y urgente promover más esfuerzos de conservación en dicha región.

## Conclusiones

Este trabajo reveló que existe dimorfismo sexual en la forma y tamaño del cráneo dentro de los dos haplogrupos genéticos previamente reportados en *Sturnira parvidens*. Sin embargo, con la morfometría tradicional no se detectaron diferencias de tamaño entre los sexos, sólo en el tamaño del cráneo del haplogrupo Pacífico. Esta evidencia destaca la relevancia de analizar a los dos grupos por separado para lograr interpretar de una mejor manera los procesos ecológicos y evolutivos en cada uno de estos linajes evolutivos.

Se detectaron diferencias sutiles pero significativas entre los haplogrupos en cuanto la forma del cráneo, relacionados con una reciente especiación. Estos cambios pueden deberse a diferentes factores, como ecológicos, climáticos o

evolutivos, por lo que resultan un buen modelo de estudio para desarrollarse con mayor profundidad (por ejemplo, estudios sobre los hábitos alimenticios, competencia intraespecífica o adaptaciones a los medios donde habitan las especies). También es importante señalar que aún falta hacer un estudio detallado sobre la variación geográfica utilizando técnicas de morfometría tradicional, con la finalidad de comprender de manera integral el proceso de especiación intraespecífico de *S. parvidens* que aquí se sugiere.

Finalmente, trabajos como el presentado aquí tienen un gran impacto para conocer la biodiversidad y cómo es que ésta se distribuye en México. El saber con qué especies contamos, además de conocer las áreas donde se están llevando a cabo eventos de especiación, es información de vital importancia para proponer planes de manejo y conservación de los recursos naturales (Iriando, 2000). Sólo de esta manera se logrará preservar la gran diversidad por la que México es conocida (Rodríguez et al., 2003).



## BIBLIOGRAFÍA

- Adams, D. C., Rohlf, F. J. & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71: 5–16.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. & Slice, D. E. (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24: 7–14.
- Álvarez-Castañeda, S. T., Álvarez, T. & González-Ruíz, N. (2015). Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. y Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Guadalajara, México, 522 p.
- Andersson, M. (1994). Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A. 588 pp.
- Brown, J., & Lomolino, M. (1998). *Biogeography*. Sinauer Associates, Segunda Edición, Sunderland, Massachusetts. 691 pp.
- Budinski, I., Jojic V., Jovanovic V. M., Bjelic-Cabrilo O., Paunovic M. & Vujosevic M. (2015). Cranial variation of the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* (Chiroptera: Rhinolophidae) from the central Balkans. *Zoologischer Anzeiger*, 254: 8–14.
- Burnett, C.D. (1983). Geographic and climatic correlates of morphological variation in *Eptesicus fuscus*. *Journal of Mammalogy*, 64: 437–444.
- Cadena C., Kozak K., Gomez J., Parra J., McCain M., Bowie C., Carnaval A., Moritz C., Rahbek C., Roberts T., Sanders N., Schneider C., VanDerWal J., Zamudio K., Graham C. (2011). Latitude, elevational climatic zonation and speciation in New World vertebrates. *Proceedings of The Royal Society*, 279: 194–201.
- Ceballos, G. & Oliva, G. (2005). *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica, México, 986 pp.
- Chavarría, M. R. (2013). Descripción craneal y poscraneal de dos roedores cricétidos. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 73 pp.

- Contreras, M. (2000). Género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) de Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 5:71–72.
- Datzmann, T., Helversen, O. & Mayer, F. (2010). Evolution of nectarivory in phyllostomid bats. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 2–14.
- Dietz, C., von Helversen, O. & Nill, D. (2009). Bats of Britain, Europe & Northwest Africa. A&C, Londres. 400 pp.
- de la Torre, L. (1961). The Evolution, variation, and systematics of the Neotropical bats of the genus *Sturnira*. Tesis de doctorado, Universidad de Illinois, E.U.A., 146 pp.
- Dumont E. R. & Nicolay C. W. (2006) Cross-sectional geometry of the dentary in bats. *Zoology*, 109, 66–74.
- Emerson, S. B. & Bramble, D. M. (1993). Scaling, allometry, and skull design. En: Hanken J. & Hall B. K. (eds.). *The Skull: Functional and Evolutionary Mechanism*, Chicago University Press, Chicago, E.U.A., 384–421 pp.
- Evelyn, M. J. & Stiles, D. A. (2003). Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira liliium* and *Arbiteus intermedius*) in fragmented neotropical forest. *Biotropica*, 35: 405–418.
- Evin, A., Baylac, M., Ruedi, M., Mucedda, M., Pons, J-M. (2008) Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal. *Biological Journal*, 95:529-538.
- Gannon, M. R., Willig, M. R. & Knox, J. (1989). *Sturnira liliium*. *Mammalian Species*, 333: 1–5.
- García, F. & Sánchez-González, E. (2013). Morfometría geométrica craneal en tres especies de roedores arborícolas neotropicales (Rodentia: Cricetidae: *Rhipidomys*) en Venezuela. *Therya*, 4: 157–178.
- Gardner, A. (2008). *Mammals of South America. Volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, and London, United Kingdom, 669 pp.
- Gaumer, G. F. (1917). *Monografías de los mamíferos de Yucatán*. Departamento de Talleres Gráficos de la Secretaria de Fomento. México, 331 pp.

- Goldman, A. E. (1917). New mammals from North and Middle America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 30: 107–116.
- Goswami, A. (2006), Cranial modularity shifts during mammalian evolution, *The American Naturalist*, 168: 270–280 pp.
- Hajibabaei, M., Singer, G. A. C., Clare, E. L. & Hebert, P. D. N. (2007). Design and applicability of DNA arrays and DNA barcodes in biodiversity monitoring. *BMC Biology*, 5: 1–7.
- Hernández-Chavez, I. (2018). Variación morfológica craneal del murciélago frugívoro *Sturnirahondurensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 66 pp.
- Hernández-Canchola, G. & León-Paniagua, L. (2017). Genetic and ecological processes promoting early diversification in the lowland Mesoamerican bat *Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 114: 334–345.
- Hernández-Conrique D., Iñiguez-Davalos L. I. & Storz J. F. (1997). Selective feeding by phyllostomid fruit bats in a subtropical montane cloud forest. *Biotropica* 29: 376–379.
- Herrel, A., Vanhooydonck, B., Joachim, R. & Irschick, D.J. (2004). Frugivory in polychrotid lizards: effects of body size. *Oecologia*, 140: 160–168.
- Herrera, L. G., Gutiérrez, E., Hobson, K. A., Altube, B., Díaz, W. G. & Sánchez-Cordero, V. (2002). Sources of assimilated protein in five species of new world frugivorous bats. *Biotropica*, 133: 280–287.
- Iriondo, J. (2000). Taxonomía y Conservación: dos aproximaciones a un mismo dilema. *Portugaliae Acta Biologica*, 19: 1–7.
- Iudica, C. (2000). Systematic revision of the neotropical fruit bats of the genus *Sturnira*: a molecular and morphological approach. Tesis de Doctorado, Universidad de Florida, 299 pp.
- Jarrín-V, P., Clare, E.L. (2013). Systematics of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Ecuador, with comments on species boundaries. *Zootaxa* 3630, 165–183.
- Jarrín-V, P. & Kunz, T. H. (2011). A new species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Choco forest of Ecuador. *Zootaxa*, 2755: 1–35.

- Koleff P., Urquiza-Haas T., Contreras B. (2012). Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Ecosistemas*, 21, 6-20 pp.
- Krystufek, B.(1993) Geographic variation in the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferremiquinum* in south-eastern Europe. *Acta. Theriol.* 38:67-79.
- León-Paniagua, L., Navarro-Sigüenza, A., Hernández-Baños, B. & Morales, C. (2007). Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 653–664.
- Lucero-Verdugo S. C. (2018). Variación craneal de los géneros mexicanos de la subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 66 pp.
- Marcus, L. F. (1990). Traditional morphometrics. En: Rohlf, F. J & Bookstein, F. L. (eds). Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. Special Publications. Universidad de Michigan, Museo de Zoología, Ann Arbor, 77–122 pp.
- Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., Oliveira, F. B., & Conto, V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II, Evolutionary consequences, *Evolutionary Biology*, 36: 136-148.
- Molinari, J., Bustos, X., Burneo, S., Camacho, A. & Fermin, G. (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.
- Nogueira, M., Peracchi, A. & Monteiro, R. (2009). Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats, *Functional Ecology*, 23: 715–723.
- Ospina-Garcés, S., De Luna, E., Herrera M., L. G. & Flores Martínez, J. (2016). Cranial shape and diet variation in *Myotis* species (Chiroptera: Vespertilionidae): testing the relationship between form and function. *Acta Chiropterologica*, 18: 163–180.

- Owen, R. (1988). Phenetic analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 69: 795–810.
- Pacheco, V. & Patterson, B. D. (1987). Phylogenetic Relationships of the New World Bat Genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Bulletin American Museum of Natural History*, 206: 101–121.
- Pacheco, V. & Patterson, B. D. (1991). Phylogenetic relationships of the New World bat Genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206: 101–121.
- Pianka, E. R. (1982). *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega S. A. Barcelona. 365 pp.
- Pianka, E. R. (1986). *Ecology and Natural History of Desert Lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, E.U.A., 208 pp.
- Pinto, N. & Keitt, T. H. (2008). Scale-dependent responses to forest cover displayed by frugivore bats. *Oikos*, 117: 1725–1731.
- Plavcan, J. M. (2001). Sexual dimorphism in primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 116: 25–53.
- Ransome, R.D. (1973). Factors affecting the timing of births of the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Perod, Biol.* 75: 169-175.
- Reyment, R. A. (1991). *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press, Nueva York, 377 pp.
- Rodríguez, P., Soberón J., & Arita H. (2003). El componente Beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 89: 241–259.
- Rohlf, F. J. (1996). Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. En: Marcus, L. M. Corti, M., Loy, A., Naylor, G. & Slice, D. (eds). *Advances in morphometrics*, Plenum, Nueva York, 117–129.
- Rohlf, F. J. (2008). tpsDig software, ver. 2.12. Computer program and documentation, Departamento de Ecología y Evolución, Universidad de Nueva York, Stony Brook, E.U.A.
- Rohlf, F. J. & Marcus L. F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 129–132.

- Rohlf, F. J. & Slice D. F. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39 :40–59.
- Sánchez, P. & Pacheco, V. (2016) New record of *Sturnira bakeri* Velazco & Patterson 2014 (Chiroptera: Phyllostomidae) from northwestern Peru. *Check List*, 12: 1984.
- Sánchez-Hernández, C. & Romero-Almaraz, M. D. (2003). Redescription of *Sturnira liliium liliium* and *Sturnira liliium parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Southwestern Naturalist*, 48: 437–441.
- Santiago, M. T. (2014). Dispersión de semillas por quirópteros en hulares de la zona de Uxpanapa, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Veracruzana, México, 46 pp.
- Sheets, H. D. (2014). Morphometric software IMP 8.0. Departamento de Geología, Nueva York.
- Shine, R. (1989). Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64: 419–461.
- Sicuro, F. L. & Oliveira, L. F. (2011). Skull morphology and functionality of extant Felidae (Mammalia: Carnivora): a phylogenetic and evolutionary perspective. *Zoological Journal*, 161: 414–462.
- Simmons, N. B. (2005). Chiroptera. En: Wilson, D. E., Reeder, D. A. M. (Eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Tercera Edición, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 312–529 pp.
- Sorensen, D. W., C. Butkus, L. N. Cooper, C. J. Cretkos, J. J. Rasweiler IV & 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.
- Svanbäck, R. & Bolnick, D. (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *The Royal Society: Biological Sciences*, 274: 839–844.

- Tamsitt, J. R., & Valdivieso, D. (1986). Variación morfológica en el murciélago *Sturnira magna* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Caldasia*, 15: 743–760.
- Tellez-Girón G. & Amin, M. (2005). *Sturnira lilium* (E. Geoffroy, 1810). En: Ceballos, G. & Oliva, G. (Coords.). Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 986 pp.
- Tseng, J. & Flynn, J. (2018) Structure-function covariation with nonfeeding ecological variables influences evolution of feeding specialization in Carnivora, *Science Advances*, 4: eaao5441.
- Vassallo, A. (2000). Alometría e isometría en varias especies de roedores caviomorfos, con comentarios sobre la estructura del aparato masticatorio, *Mastozoología Neotropical*, 7: 37–46.
- Velazco, P. M. & Patterson, B. D. (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., & Patterson, B. D. (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.
- Verde L. D., Hernández-Canchola G., Santini L., Schweizlar M., Cabrera-Garrido M. Y. & León-Paniagua L. S. (2018), Co-occurrence and character convergence in two Neotropical bats, *Journal of Mammalogy*, 1055-1065.
- Villa-R, B. (1966). Los murciélagos de México, su importancia en la economía y la salubridad- su clasificación sistemática. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma México, México, 491 pp.
- Villalobos, F. & Valerio, A. (2002). The phylogenetic relationships of the bat genus *Sturnira* Gray, 1842 (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Biology*, 67: 268–275.
- Villemant, C., Simbolotti, G. & Kenis, M. (2007). Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using morphometrics analysis of wing venation. *Systematic Entomology*, 32: 625–634.

- Wagner, G. P., Pavlicev, M. & Cheverud J. M. (2007). The road to modularity. *Nature Reviews*, 8: 921–931.
- Wenzel, R. L., Tipton, V. J. & Kiewlicz, A. (1976). The streblid batflies of Panama (Diptera: Calyptera: Streblidae). En: Wenzel, R. L. & Tipton, V. J. (eds). *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago, 405-675.
- Wetterer, A. L., Rockman, M. V. & Simmons, N. B. (2000). Phylogeny of phyllostomid bats (mammalia: chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248: 1–200.
- Willig, M. R., & Hollander, R. R. (1995). Secondary Sexual Dimorphism and Phylogenetic Constraints in Bats: A Multivariate Approach. *Journal of Mammology*, 76: 981–992.
- Willig, M. R. (1983). Composition, microgeographic variation, and sexual dimorphism in Caatingas and Cerrado bat communities from Northeast Brazil. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg, 131 pp.
- Yañez, J., Valencia, J. & Jaksic, F. (1979). Morfometría y sistemática del Subgénero *Akodon* (Rodentia) en Chile. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, 12: 197-202.
- Zelditch, M., Swiderski, D., Sheets, H. & Fink, W. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, Londres, 437 pp.



Colección	Catalogo	Sexo	Haplogrupo	País	Estado/Provincia	Municipio	Latitud	Longitud
CIDIIR	835	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Mapastepec	15	-92
CIIDIR	1864	Hembra	Pacífico	México	Durango	Santiago Papatzi	24.92717	-106.4113
CIIDIR	1865	Hembra	Pacífico	México	Durango	Santiago Papatzi	24.92717	-106.4113
CIIDIR	2225	Hembra	Pacífico	México	Durango	Santiago Papatzi	24.92717	-106.4113
CIIDIR	2516	Hembra	Pacífico	México	Durango	Santiago Papatzi	24.92717	-106.4113
CIIDIR	4313	Hembra	Pacífico	México	Durango	Tamazula	25.36717	-106.9405
CIIDIR	4761	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.46517	-104.367
CIIDIR	4763	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.30467	-104.5073
CIIDIR	4764	Hembra	Pacífico	México	Durango	Santiago Papatzi	24.92911	-106.4139
CIIDIR	6241	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6242	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6244	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6443	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6459	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6460	Hembra	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	7623	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7624	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7627	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7629	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7631	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7633	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7640	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7641	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7642	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7644	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.37923	-105.0803
CIIDIR	7645	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.37108	-105.0681
CIIDIR	8735	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8736	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8737	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8739	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8741	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8747	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8749	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Huajicori	22.58467	-105.3503
CIIDIR	4489	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.66167	-107.681
CIIDIR	4490	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.68183	-107.6582
CIIDIR	4491	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.68183	-107.6582
CIIDIR	4493	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.68183	-107.6582

CIIDIR	4494	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.68183	-107.6582
CIIDIR	4495	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.68183	-107.6582
CIIDIR	4496	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.68183	-107.6582
CIIDIR	4600	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Batopilas	27.07017	-107.6983
CIIDIR	6310	Hembra	Pacífico	México	Tamaulipas	Aldama	23.14406	98.24086
CIIDIR	9322	Macho	Golfo	México	Veracruz	Hueyapan de Ocampo	-18.08026	95.18011
CIIDIR	9323	Macho	Golfo	México	Veracruz	Hueyapan de Ocampo	-18.08026	95.18011
CIIDIR	1866	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.92717	-106.4113
CIIDIR	1869	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.92717	-106.4113
CIIDIR	1875	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.92717	-106.4113
CIIDIR	2197	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.929	-106.414
CIIDIR	2517	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.92717	-106.4113
CIIDIR	2734	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.92017	-106.3722
CIIDIR	2735	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.92017	-106.3722
CIIDIR	2844	Macho	Pacífico	México	Durango	Santiago Papasquiario	24.9285	-106.3527
CIIDIR	4312	Macho	Pacífico	México	Durango	Tamazula	25.36717	-106.9405
CIIDIR	4759	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.46517	-104.367
CIIDIR	4760	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.46517	-104.367
CIIDIR	6239	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6243	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6245	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6246	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6461	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6462	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	6463	Macho	Pacífico	México	Durango	Mezquital	23.15917	-104.544
CIIDIR	4765	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Santa María del Oro	21.42444	-104.4644
CIIDIR	6179	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Ruíz	21.9545	-105.1773
CIIDIR	7395	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Ruíz	21.0245	-104.9417
CIIDIR	7626	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7630	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7636	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7637	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	7639	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.38557	-105.0327
CIIDIR	8740	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8742	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8744	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703
CIIDIR	8746	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Acaponeta	22.47133	-105.3703

CIIDIR	9433	Macho	Pacífico	México	Nayarit	San Blas	21.5835	-105.2435
CIIDIR	4483	Macho	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.66167	-107.681
CIIDIR	4486	Macho	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.66167	-107.681
CIIDIR	4487	Macho	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.66167	-107.681
CIIDIR	6303	Macho	Pacífico	México	Tamaulipas	Aldama	23.14406	-98.24086
CIIDIR	6308	Macho	Pacífico	México	Tamaulipas	Aldama	23.14406	-98.24086
CIIDIR	6309	Macho	Pacífico	México	Tamaulipas	Aldama	23.14406	-98.24086
CNMA	11947	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5267	-105.0731
CNMA	14064	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299
CNMA	14069	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299
CNMA	14071	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299
CNMA	14081	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.385	-104.9683
CNMA	15726	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.3647	-105.3786
CNMA	15728	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.0318	-105.3068
CNMA	15729	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.0318	-105.3068
CNMA	15734	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.3647	-105.3786
CNMA	5858	Hembra	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.1667	-103.9308
CNMA	6303	Hembra	Pacífico	México	Colima	Coquimatlán	19.2608	-103.9431
CNMA	6308	Hembra	Pacífico	México	Colima	Coquimatlán	19.2608	-103.9431
CNMA	6309	Hembra	Pacífico	México	Colima	Coquimatlán	19.2608	-103.9431
CNMA	6313	Hembra	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.2327	-103.9634
CNMA	26562	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	20.9753	-105.3063
CNMA	30246	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	21.4823	-105.2
CNMA	35010	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	21.8637	-104.7485
CNMA	35011	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	21.8637	-104.7485
CNMA	5860	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.1667	-103.9308
CNMA	6310	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.2327	-103.9634
CNMA	6311	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.2327	-103.9634
CNMA	6646	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.3178	-103.9225
CNMA	7487	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.3153	-103.9342
CNMA	7489	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.3153	-103.9342
CNMA	7490	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.3153	-103.9342
CNMA	7491	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.3153	-103.9342
CNMA	7495	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.3153	-103.9342
CNMA	7496	Macho	Pacífico	México	Colima	Villa de Alvarez	19.3153	-103.9342
CNMA	13595	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	21.51736	104.9996
CNMA	14056	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.3016	-105.33
CNMA	14063	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299
CNMA	14065	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299

CNMA	14066	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299
CNMA	14067	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299
CNMA	14070	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5284	-105.0299
CNMA	14074	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.5267	-105.0188
CNMA	14076	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	19.385	-104.9683
CNMA	15733	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.2508	-105.3122
CNMA	15733	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.2508	-105.3122
CNMA	30106	Macho	Pacífico	México	Nayarit	La Huerta	21.5398	-105.2273
CNMA	35009	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	21.8637	-104.7485
CNMA	5288	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Santa María del Oro	21.5941	-105.2071
FMNH	123143	Hembra	Golfo	Costa Rica	Guanacaste	Bolson	10.33192	-85.34043
FMNH	123147	Hembra	Golfo	Costa Rica	Guanacaste	Bolson	10.33192	-85.34043
FMNH	106798	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Macaw Bank,	17.08361	-89.14393
FMNH	120894	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Banana Bank	17.31667	-88.76667
FMNH	120895	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Banana Bank	17.31667	-88.76667
FMNH	120897	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Las Cuevas	16.71667	-88.98333
FMNH	120900	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Sibun R	17.28	-88.58
FMNH	120901	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Sibun R	17.28	-88.58
FMNH	120902	Hembra	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120905	Hembra	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120906	Hembra	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120907	Hembra	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120908	Hembra	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120909	Hembra	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120910	Hembra	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120921	Hembra	Golfo	Belice	Orange Walk Dist	Honey Camp Lagoon	18.03333	-88.43333
FMNH	120925	Hembra	Golfo	Belice	Toledo Dist	Pueblo viejo	16.20528	-89.14167
FMNH	120927	Hembra	Golfo	Belice	Toledo Dist	Pueblo viejo	16.20528	-89.14167
FMNH	120928	Hembra	Golfo	Belice	Toledo Dist	Pueblo viejo	16.20528	-89.14167
FMNH	120929	Hembra	Golfo	Belice	Toledo Dist	Pueblo viejo	16.20528	-89.14167
FMNH	120930	Hembra	Golfo	Belice	Toledo Dist	Pueblo viejo	16.20528	-89.14167
FMNH	120945	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Ontario Village	17.21667	-88.88333
FMNH	58245	Hembra	Golfo	Belice	Cayo dist	Ontario Village	17.21667	-88.88333
FMNH	64485	Hembra	Golfo	Guatemala	Escuintla	Finca El Zapote	13.98333	-91.26667
FMNH	83316	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La catarina	19.726	-103.4597
FMNH	124090	Macho	Golfo	Costa Rica	Guanacaste	Bolson	10.33192	-85.34043
FMNH	120893	Macho	Golfo	Belice	Cayo dist	Banana Bank	17.31667	-88.76667

FMNH	120896	Macho	Golfo	Belice	Cayo dist	Banana Bank	17.31667	-88.76667
FMNH	120898	Macho	Golfo	Belice	Cayo dist	Las Cuevas	16.71667	-88.98333
FMNH	120899	Macho	Golfo	Belice	Cayo dist	Las Cuevas	16.71667	-88.98333
FMNH	120903	Macho	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120912	Macho	Golfo	Belice	Corozal Dist	Patchakan Village	18.4	-88.46667
FMNH	120919	Macho	Golfo	Belice	Orange Walk Dist	Honey Camp Lagoon	18.03333	-88.43333
FMNH	120920	Macho	Golfo	Belice	Orange Walk Dist	Honey Camp Lagoon	18.03333	-88.43333
FMNH	120923	Macho	Golfo	Belice	Toledo Dist	Big Falls, near R Grande at B Martinez's Ranch	16.25	-88.88333
FMNH	120924	Macho	Golfo	Belice	Toledo Dist	Lubaantun	16.26667	-88.95
FMNH	120926	Macho	Golfo	Belice	Toledo Dist	Pueblo viejo	16.20528	-89.14167
FMNH	120942	Macho	Golfo	Belice	Belice Dist	Ambergris Caye, 20.5 km NNE San Pedro	18.08779	-87.87595
FMNH	129680	Macho	Golfo	Belice	Belice Dist	Glenwood Farm, net across gate	17.31	-88.58
FMNH	58242	Macho	Golfo	Belice	Orange Walk Dist	Honey Camp Lagoon	18.03333	-88.43333
FMNH	58244	Macho	Golfo	Belice	Stann Creek Dist	Kendal	16.8	-88.36667
FMNH	644834	Macho	Golfo	Guatemala	Escuintla	Finca El Zapote	13.98333	-91.26667
FMNH	64655	Macho	Golfo	Guatemala	Escuintla	Finca El Zapote	13.98333	-91.26667
FMNH	64656	Macho	Golfo	Guatemala	Escuintla	Finca El Zapote	13.98333	-91.26667
FMNH	64657	Macho	Golfo	Guatemala	Escuintla	Finca El Zapote	13.98333	-91.26667
FMNH	64660	Macho	Golfo	Guatemala	Escuintla	Finca El Zapote	13.98333	-91.26667
FMNH	83327	Macho	Pacífico	México	Jalisco	La catarina	19.726	-103.4597
MNCR	161	Hembra	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Tarcoles	9.780556	-84.63472
MNCR	1612	Hembra	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Tarcoles	9.777222	-84.59306
MNCR	1625	Hembra	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Palmar	8.912778	-83.47722
MNCR	162	Macho	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Tarcoles	9.780556	-84.63472
MNCR	1778	Macho	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Tarcoles	9.780556	-84.63472
MNCR	1880	Macho	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Palmar	8.911667	-83.47806
MNCR	309	Macho	Golfo	Costa Rica	Heredia	Santa Rosa	9.976111	-84.09889
MNCR	394	Macho	Golfo	Costa Rica	Cartago	Pejibaye	9.782778	-83.75556
MNCR	984	Macho	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Savegre	9.266667	-83.87556
MZAH	14016	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Ocosingo	16.90672	-92.09004
MZAH	14018	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Ocosingo	16.90672	-92.09004
MZAH	14019	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Ocosingo	16.90672	-92.09004
MZAH	6463	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Arriaga	16.28167	-93.77139
MZAH	6466	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Arriaga	20.39111	-98.22333

MZAH	6955	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Ocosingo	16.90097	-90.96939
MZAH	9901	Hembra	Golfo	México	Chiapas	Pijijiapan	15.56083	-93.01686
MZAH	14925	Hembra	Golfo	México	Guerrero	Cuatepec	16.72792	98.92878
MZAH	16015	Hembra	Golfo	México	Guerrero	Cuautepec	16.72792	98.92878
MZAH	16016	Hembra	Golfo	México	Guerrero	Cuautepec	16.72792	98.92878
MZAH	5807	Hembra	Golfo	México	Hidalgo	Metztitlán	20.53167	-98.97333
MZAH	5809	Hembra	Golfo	México	Hidalgo	Cardonal	20.65556	-98.98417
MZAH	5810	Hembra	Golfo	México	Hidalgo	Cardonal	20.65556	-98.98417
MZAH	5813	Hembra	Golfo	México	Hidalgo	Huazalingo	20.95167	-98.52167
MZAH	5820	Hembra	Golfo	México	Hidalgo	Cardonal	20.65556	-98.98417
MZAH	5821	Hembra	Golfo	México	Hidalgo	Huazalingo	20.95167	-98.52167
MZAH	6462	Hembra	Golfo	México	Hidalgo	San Bartolo Tutotepec	20.39111	-98.22333
MZAH	8791	Hembra	Golfo	México	Campeche	Campeche	19.93306	-90.4
MZAH	6193	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306
MZAH	747	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306
MZAH	755	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.12611
MZAH	767	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	820	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	824	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	830	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	834	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19972	-99.58111
MZAH	1104	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	1107	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306
MZAH	1168	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1171	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	1172	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1185	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1188	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1196	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.15583	-99.12694
MZAH	1202	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.12611
MZAH	1204	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20917	-99.56417
MZAH	1207	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20917	-99.56417
MZAH	1210	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1211	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	1213	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Peñamiller	21.1	-99.73333
MZAH	1216	Hembra	Golfo	México	Querétaro de	Landa de	21.1775	-99.12611

					Arteaga	Matamoros		
MZAH	1217	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.12611
MZAH	3707	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	7209	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.16389	-99.10944
MZAH	757	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	817	Hembra	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	14726	Hembra	Golfo	México	Morelos	Tepalcingo	18.66397	-99.37671
MZAH	12022	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	-99.52567
MZAH	12029	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	-99.52567
MZAH	12035	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.85558	-99.54728
MZAH	12037	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	-99.52567
MZAH	12039	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.85558	-99.54728
MZAH	12044	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	-99.52567
MZAH	12046	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.85558	-99.54728
MZAH	12061	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	-99.52567
MZAH	7515	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Tamasopo	22.12583	-99.42778
MZAH	7521	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Tamasopo	22.12583	-99.42778
MZAH	8763	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Santa Catarina	21.67611	-99.29833
MZAH	9557	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Tamasopo	22.12583	-99.42778
MZAH	9558	Hembra	Golfo	México	San Luis Potosí	Tamasopo	22.12583	-99.42778
MZAH	1565	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	18.20167	-89.02167
MZAH	1572	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.925	-88.85778
MZAH	1580	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	18.34833	-88.61917
MZAH	6450	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.95222	-88.88222
MZAH	6453	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.95222	-88.88222
MZAH	6454	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.94056	-88.88222
MZAH	6457	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	18.68167	-88.47194
MZAH	6459	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.94056	-88.88222
MZAH	6634	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.94056	-88.88222
MZAH	6635	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	18.77694	-88.42194
MZAH	6639	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.94056	-88.88222
MZAH	6642	Hembra	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	18.77694	-88.42194
MZAH	10039	Hembra	Golfo	México	Veracruz	Tamalin	21.34083	-97.81167
MZAH	11225	Hembra	Golfo	México	Veracruz	Martínez de la Torre	19.98203	-96.96111
MZAH	16014	Hembra	Pacífico	México	Guerrero	Cuautepec	16.72792	98.92878
MZAH	14954	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	14955	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	14956	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803

MZAH	14957	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	14958	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	14961	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	14975	Hembra	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	21.51736	104.9996
MZAH	16014	Hembra	Pacífico	México	Jalisco	La Huerta	20.3647	-105.3786
MZAH	14694	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	14695	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	14697	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	14698	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	21.51736	104.9996
MZAH	14700	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	14703	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	14704	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	14705	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	3220	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.47417	-103.6832
MZAH	10167	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.22639	-102.5033
MZAH	10185	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.19194	-102.5414
MZAH	12383	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.264	-102.5101
MZAH	12384	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.264	-102.5101
MZAH	12385	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.264	-102.5101
MZAH	12386	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.264	-102.5101
MZAH	12387	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.264	-102.5101
MZAH	12390	Hembra	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.264	-102.5101
MZAH	3219	Hembra	Pacífico	México	Colima	Comala	19.47417	-103.6832
MZAH	4484	Hembra	Pacífico	México	Chihuahua	Morelos	26.66167	-107.681
MZAH	10823	Macho	Golfo	México	Puebla	Huehuetlán el Grande	18.73694	-98.16222
MZAH	12399	Macho	Golfo	México	Chiapas	Cacahoatán	15.00419	-92.15944
MZAH	12467	Macho	Golfo	México	Chiapas	Cacahoatán	15.00419	-92.15944
MZAH	12468	Macho	Golfo	México	Chiapas	Cacahoatán	15.00419	-92.15944
MZAH	7067	Macho	Golfo	México	Chiapas	Ocosingo	16.89822	-90.96458
MZAH	7125	Macho	Golfo	México	Chiapas	Ocosingo	16.90097	-90.96939
MZAH		12396	Macho	Golfo	México	Michoacán de Ocampo Arteaga Los Pozos- Cuesta del Novillo	18.264	-102.5101
MZAH	12561	Macho	Golfo	México	Michoacán de Ocampo	Los Reyes	19.51734	-102.5729
MZAH	748	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306
MZAH	753	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.1261



								1
MZAH	763	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19972	-99.58111
MZAH	772	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	822	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306
MZAH	823	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1101	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306
MZAH	1106	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.12611
MZAH	1109	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1165	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306
MZAH	1169	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1170	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1173	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19972	-99.58111
MZAH	1174	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.2	-99.08333
MZAH	1175	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1179	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1181	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1182	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	1183	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19972	-99.58111
MZAH	1184	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	1189	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Jalpan de Serra	21.27983	-99.5
MZAH	1193	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.19917	-99.56889
MZAH	1195	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.12611
MZAH	1200	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20917	-99.56417
MZAH	1203	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.12611
MZAH	1209	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Landa de Matamoros	21.1775	-99.12611
MZAH	1215	Macho	Golfo	México	Querétaro de Arteaga	Pinal de Amoles	21.20167	-99.54306

MZAH	710	Macho	Golfo	México	Morelos	Coatlán del Río	18.73972	- 99.4338 9
MZAH	11997	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	- 99.5256 7
MZAH	12004	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.93622	- 99.4613 9
MZAH	12006	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.93622	- 99.4613 9
MZAH	12013	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.85558	- 99.5472 8
MZAH	12036	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.85558	- 99.5472 8
MZAH	12045	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	- 99.5256 7
MZAH	12051	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.85558	- 99.5472 8
MZAH	12062	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Rayón	21.79169	- 99.5256 7
MZAH	7496	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Tamasopo	22.12583	- 99.4277 8
MZAH	7520	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Tamasopo	22.12583	- 99.4277 8
MZAH	7533	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Tamasopo	22.12583	- 99.4277 8
MZAH	8766	Macho	Golfo	México	San Luis Potosí	Santa Catarina	21.67611	- 99.2983 3
MZAH	6046	Macho	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	18.44667	- 89.1016 7
MZAH	6451	Macho	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.95222	- 88.8822 2
MZAH	6452	Macho	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.94056	- 88.8822 2
MZAH	6458	Macho	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	17.94056	- 88.8822 2
MZAH	6640	Macho	Golfo	México	Quintana Roo	Othon P. Blanco	18.77694	- 88.4219 4
MZAH	11223	Macho	Golfo	México	Veracruz	Martínez de la Torre	19.98203	- 96.9611 1
MZAH	11224	Macho	Golfo	México	Veracruz	Martínez de la Torre	19.98203	- 96.9611 1
MZAH	11226	Macho	Golfo	México	Veracruz	Martínez de la Torre	19.98203	- 96.9611 1
MZAH	11227	Macho	Golfo	México	Veracruz	Martínez de la Torre	19.98203	- 96.9611 1
MZAH	14960	Macho	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.780 3

MZAH	14962	Macho	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	14976	Macho	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	15080	Macho	Pacífico	México	Jalisco	Talpa de Allende	20.21417	104.7803
MZAH	14699	Macho	Pacífico	México	Colima	Comala	19.44936	-103.7118
MZAH	14720	Macho	Pacífico	México	Colima	Comala	19.47176	-103.6796
MZAH	10164	Macho	Pacífico	México	Michoacán de Ocampo	ARTEAGA	18.22639	-102.5033
MZAH	12391	Macho	Pacífico	México	Michoacán de Ocampo	Arteaga	18.264	-102.5101
MZAH	14963	Macho	Pacífico	México	Nayarit	Tepic	21.51736	104.9996
MZUCR	2802	Hembra	Golfo	Costa Rica	San José	Río Danvas Las Cuevas	9.89186	-84.1728
MZUCR	3388	Hembra	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Conte	8.63333	-83.4333
MZUCR	3393	Hembra	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Conte	8.63333	-83.4333
MZUCR	3394	Hembra	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Conte	8.63333	-83.4333
MZUCR	3397	Hembra	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Conte	8.63333	-83.4333
MZUCR	3390	Macho	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Conte	8.63333	-83.4333
MZUCR	3721	Macho	Golfo	Costa Rica	Puntarenas	Conte	8.63333	-83.4333
MZUCR	4301	Macho	Golfo	Costa Rica	Heredia	Jardín de Don Hanz	10.42075	-84.1223
ROM	101223	Hembra	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible,	13.85	-90
ROM	101266	Hembra	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible,	13.85	-90
ROM	101267	Hembra	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible,	13.85	-90
ROM	101339	Hembra	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible, El Refugio	13.8	-90
ROM	83363	Hembra	Golfo	El Salvador	Santa Ana	Isla Teopan, Lago De Coatepeque	13.85	-89.53333
ROM	85909	Hembra	Golfo	El Salvador	Morazan	Cerro Cacaquatique	13.75	-88.2
ROM	85950	Hembra	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	La Fincona, Hda Los Imposibles	13.86667	-89.96667
ROM	85951	Hembra	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	La Fincona, Hda Los Imposibles	13.86667	-89.96667
ROM	85952	Hembra	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	La Fincona, Hda Los Imposibles	13.86667	-89.96667
ROM	85954	Hembra	Golfo	El Salvador	Morazan	Cerro Cacaquatique	13.75	-88.2
ROM	85955	Hembra	Golfo	El Salvador	San Salvador	Isla Teopan, Lago De Coatepeque	13.85	-89.53333
ROM	101225	Macho	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible, San Francisco Menendez	13.85	-90
ROM	101226	Macho	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible, San Francisco	13.85	-90

						Menendez		
ROM	101301	Macho	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible, El Refugio	13.8	-90
ROM	101302	Macho	Golfo	El Salvador/ Colombia	Cauca Department	near Rio Guayuyaco	0.999705	-76.3675 1
ROM	101340	Macho	Golfo	El Salvador	Ahuachapan	El Imposible, El Refugio	13.8	-90
ROM	85953	Macho	Golfo	El Salvador	Morazan	Cerro Cacaquatique	13.75	-88.2
ROM	85956	Macho	Golfo	El Salvador	San Salvador	Isla Teopan, Lago De Coatepeque	13.85	-89.5333 3