UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Factores que influyen en el tamaño corporal en poblaciones de *Glossophaga longirostris* Miller, 1898 (Chiroptera: Phyllostomidae)

Nelson David Alemán González

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá D. C., Colombia
2025

Factores que influyen en el tamaño corporal en poblaciones de *Glossophaga longirostris* Miller, 1898 (Chiroptera: Phyllostomidae)

Nelson David Alemán González

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias: Biología

Director:

Mario Vargas Ramírez. M. Sc., Ph. D.

Codirector:

Hugo Fernando López Arévalo M. Sc., Ph. D.

Grupo de Investigación:

Biodiversidad y Conservación Genética

Instituto de Genética

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá D.C., Colombia

2025

A quienes nos acompañan y a quienes partieron, pero nunca se irán.

Agradecimientos

A Darwin Manuel Morales Martínez, quien estuvo conmigo en todo este proceso, desde el planteamiento de esta tesis, la búsqueda de los diferentes tejidos necesarios, el aporte tanto en el laboratorio como en la colección, enseñándome lo que necesitara y apoyándome en todo; sus aportes permitieron la realización de esta maestría como también un crecimiento académico y profesional muy grande.

A Mario Vargas Ramírez, quien estuvo en todo el proceso guiándome y ayudándome en los procedimientos requeridos de laboratorio y de análisis de los datos obtenidos, como también en todas las correcciones y aportes conceptuales y técnicos de este documento, su apoyo incondicional fue clave en esta maestría.

A Hugo Fernando López Arévalo, quien ha estado apoyando este proceso desde el inicio con sus vastos conocimientos, y de quien he aprendido muchas cosas.

A Miguel Rodríguez Posada y Catalina Cárdenas González, quienes aportaron en este proceso con sus conocimientos y su experiencia en este campo académico.

A los diferentes profesores del Departamento de Biología y el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, quienes en sus diferentes cursos incrementaron mis conocimientos.

A mis amigos, fuera y dentro de la universidad, quienes siempre me apoyaron en este proceso y me aconsejaron cuando tuve la necesidad.

Finalmente, a mi familia, la cual siempre ha estado para mí desde el pregrado, y también han sido la razón y el motor para terminar este posgrado, su apoyo incondicional siempre

ha sido necesario para cada paso de mi vida, y mi crecimiento, tanto profesional, académico y personal, tiene su marca.

Resumen

Factores que influyen en el tamaño corporal en poblaciones de *Glossophaga longirostris* Miller, 1898 (Chiroptera: Phyllostomidae)

La familia de murciélagos Phyllostomidae ha experimentado un incremento en su diversidad gracias a estudios morfológicos y técnicas moleculares, y el género *Glossophaga* no han sido la excepción. Actualmente se reconocen nueve especies dentro de este género, distribuidos en Centro y Suramérica, siendo *Glossophaga longirostris* la especie de mayor tamaño en la mayoría de las medidas craneales. Para esta especie se reconocen seis subespecies, diferenciadas principalmente por su tamaño corporal. En Colombia, están presentes tres de ellas: *G. l. major, G. l. longirostris* y *G. l. reclusa*, aunque existen pocos registros en colecciones y estudios. En trabajo evalúa los posibles factores que influyen en la variación morfológica de *Glossophaga longirostris*, así como la sistemática y la distribución de las tres subespecies presentes en Colombia, utilizando tres líneas de evidencia: morfológica, molecular y modelos de distribución.

La evidencia morfológica se basó en el análisis de nueve medidas craneales de 103 individuos, utilizando PERMANOVA y un análisis discriminante para evaluar la diferenciación morfológica de los grupos. La línea de evidencia molecular incluyó la amplificación y análisis del gen Citocromo Oxidasa I (COI). Se realizó un análisis de Inferencia Bayesiana para explorar las relaciones filogenéticas, un análisis de distancias genéticas, una red de haplotipos y un análisis de diferenciación poblacional usando el índice de fijación F_{ST}. Además, se realizó un Modelamiento de Distribución (MD) para dos períodos: el Último Glacial Máximo (hace 21.000 años aproximadamente) y el presente, con el objetivo de evaluar si las poblaciones actualmente alopátricas estuvieron conectadas en el pasado.

Los resultados mostraron diferencias morfológicas significativas entre las tres unidades taxonómicas operativas (OTUs) evaluadas (F = 16.25; p = 0.0001). Sin embargo, la variación sigue un patrón en el tamaño del cráneo y sin formar grupos discretos. El análisis filogenético del gen COI resultó en una politomía, con clados débilmente soportados. La red de haplotipos reveló que las agrupaciones no corresponden completamente con las localidades geográficas. Las distancias genéticas entre los clados fueron pequeñas, sugiriendo que las secuencias analizadas pertenecen al mismo linaje evolutivo (especie). No obstante, el análisis de diferenciación poblacional (F_{ST}) mostró diferencias significativas entre las OTUs, indicando la existencia de poblaciones diferenciadas que podrían considerarse Unidades de Manejo Independiente. El MD actual reveló áreas de distribución diferenciales para cada grupo. Sin embargo, el análisis para el Último Glacial Máximo sugirió una conexión entre los rangos proyectados. Con base en estas evidencias, se concluye que *Glossophaga longirostris* en Colombia está representada por un solo linaje evolutivo, cuyas poblaciones presentan una clina de variación morfológica que podría ser resultado del aislamiento geográfico actual.

Palabras clave: distribución, geografía, linaje evolutivo, sistemática, subespecie.

Abstract

Factors influencing body size in populations of *Glossophaga longirostris* Miller, 1898 (Chiroptera: Phyllostomidae)

The bat family Phyllostomidae has shown an increase in its diversity due to morphological studies and molecular techniques, and the genus *Glossophaga* is no exception. Currently, nine species are recognized within this genus, distributed across Central and South America, with *Glossophaga longirostris* being the largest species in most cranial measurements. Six subspecies are recognized for this species, primarily differentiated by body size. In Colombia, three of these subspecies are present: *G. l. major*, *G. l. longirostris*, and *G. l. reclusa*, although there are few records in collections and studies. This work evaluates the potential factors influencing the morphological variation of *Glossophaga* longirostris, as well as the systematics and distribution of the three subspecies present in Colombia, using three lines of evidence: morphological, molecular, and ecological niche modeling.

The morphological evidence was based on the analysis of nine cranial measurements from 103 individuals, using PERMANOVA and discriminant analysis to assess morphological differentiation among groups. The molecular evidence included the amplification and analysis of the Cytochrome Oxidase I (COI) gene. A Bayesian Inference analysis was conducted to explore phylogenetic relationships, along with a genetic distance analysis, a haplotype network, and a population differentiation analysis (FST). Additionally, species distribution modeling (SDM) was performed for two periods: the Last Glacial Maximum (21,000 years ago) and the present, aiming to evaluate whether currently allopatric populations were connected in the past.

The results showed significant morphological differences among the three operational taxonomic units (OTUs) evaluated ($F = 16.25$; $p = 0.0001$). However, the variation follows

a clinal pattern in skull size, without forming discrete groups. The phylogenetic analysis of the COI gene resulted in a polytomy, with clades showing low statistical support. The haplotype network revealed that the groupings do not fully correspond to geographic locations. Genetic distances between clades were small, suggesting that the analyzed sequences belong to the same evolutionary lineage (species). Nonetheless, the population differentiation analysis (FST) showed significant differences among OTUs, indicating the existence of differentiated populations that could be considered Independent Management Units. The current SDM revealed differential distribution areas for each group. However, the analysis for the Last Glacial Maximum suggested a connection between the projected ranges. Based on this evidence, it is concluded that *Glossophaga longirostris* in Colombia is represented by a single evolutionary lineage, with populations exhibiting a clinal morphological variation that may result from current geographic isolation.

Keywords: distribution, evolutionary lineage, geography, subspecies, systematics.

Contenido

Pág.

Resumen ..... **IX**

Lista de figuras ..... **XIV**

Lista de tablas ..... **XV**

Introducción **1**

1. Materiales y métodos **5**
1.1 Análisis morfológicos 5
1.2 Análisis moleculares 7
1.3 Modelamiento de distribución de especies 8

2. Resultados **11**
2.1 Morfología 11
2.2 Análisis moleculares 17
2.3 Modelamiento de Distribución 23

3. Discusión **29**

4. Conclusiones y recomendaciones **33**
4.1 Conclusiones 33

A. Anexo: Lista de especímenes examinados **35**

B. Anexo: Secuencias incluidas en el análisis filogenético del gen Citocromo Oxidasa I con número de acceso y localidad. **37**

C. Anexo: Tabla de medidas morfológicas de los individuos examinados. **41**

Bibliografía **46**

Lista de figuras

Pág.

Figura 2-1: Variación en el tamaño del cráneo de *Glossophaga longirostris* en Colombia, revelada mediante un análisis discriminante. Se presentan las tres UTOs identificadas: Costa Caribe (Azul), Valle del Magdalena (verde) y Orinoquía (rojo). Las elipses indican los intervalos de confianza del 95% para cada UTO. 11
Figura 2-2: Gráfica de cajas y bigotes de las medidas con más influencia en la varianza de las medidas del tamaño del cráneo. (a) Longitud de la fila dental maxilar (LMT), (b) Longitud del rostro (LR), (c) Ancho del mastoideo (MB) y (d) Ancho a través de caninos (WAC). Las medidas del eje están en milímetros y los grupos se señalan en la figura. .. 12
Figura 2-3: Variación de la forma del cráneo de *Glossophaga longirostris* en Colombia, revelada mediante un análisis discriminante. de las tres UTOs de *Glossophaga longirostris* en Colombia. Se presentan de las tres UTOs identificadas: Costa Caribe (Azul), Valle del Magdalena (verde) y Orinoquía (rojo). Las elipses indican los intervalos de confianza del 95% para cada UTO. 14
Figura 2-4: Árbol de consenso de inferencia bayesiana. En color se agrupan los clados formados dentro de la especie. En cada nodo se muestran los porcentajes de Probabilidad Posterior. Los grupos externos no se muestran en esta figura. Fotografías de individuos de *Glossophaga longirostris*: Arriba: Puerto Carreño, Vichada, por Darwin Morales Martínez. Centro: Santa Marta, Magdalena por Catalina Cárdenas González. Abajo: El Agrado, Huila, por Darwin Morales Martínez. 17
Figura 2-5: Red de haplotipos del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa 1 (COI). Los números dentro de cada figura indican la cantidad de secuencias que forman cada haplotipo. 20
Figura 2-6: Distribución geográfica de las secuencias analizadas: Clado 1, negro:, Clado 2, azul:, Clado 3, amarillo:, Clado 4, rojo: y Clado 5, verde. 22
Figura 2-7: Modelos de Distribución utilizando MAXENT (en azul) para las tres poblaciones de *Glossophaga longirostris* presentes en Colombia para el Último Glacial Máximo (Izquierda), y el presente (Derecha). Los puntos rojos corresponden a los registros utiliuzados para el modelamiento (Ver tablas suplementarias). 24

Lista de tablas

Pág.

Tabla 2-1: Correlación de las variables con cada función discriminante en el análisis de variación geográfica del tamaño del cráneo en *Glossophaga longirostris*. 12
Tabla 2-2: Matriz de confusión del análisis discriminante sobre los individuos analizados en la variación geográfica del tamaño del cráneo, con un porcentaje total de clasificación de 74.76%. 14
Tabla 2-3: Correlación de las variables con cada función discriminante en el análisis de variación geográfica en la forma del cráneo de *Glossophaga longirostris*. 15
Tabla 2-4: Matriz de confusión del análisis discriminante sobre los individuos analizados en la variación geográfica de la forma del cráneo, con un porcentaje total de clasificación del 66.02%. 16
Tabla 2-5: Distancias genéticas (Uncorrected *p* distances) entre grupos formados por el análisis filogenético (valores en %). 21
Tabla 2-6: Índice de fijación (F_{ST}) estimado por pares de clados en Arlequin ver 3.5.2.2. 21
Tabla 2-7: Índice de fijación (F_{ST}) estimado por pares de OTUs en Arlequin ver 3.5.2.2. 22

Introducción

El Neotrópico alberga una alta diversidad de murciélagos, en particular la familia Phyllostomidae, que incluye 62 géneros y 214 especies (Simmons & Cirranelo, 2024). Esta familia ha experimentado un incremento en la diversidad en los últimos 20 años, producto de estudios basados en la morfología y en técnicas moleculares (Burgin et al., 2018; Clare et al., 2011).

Dentro de Phyllostomidae, la subfamilia Glossophaginae incluye murciélagos nectarívoros que se distribuyen en la zona continental neotropical, desde el norte de México hasta el norte de Argentina, con poblaciones presentes en las islas de la costa pacífica de México, las Antillas y otras islas caribeñas adyacentes al continente (Hoffman et al., 2019; Simmons & Cirranelo, 2024). Los miembros del género *Glossophaga* son los menos especializados en la dieta nectarívora, ya que también se alimentan de polen, frutos e insectos (Emmons, 1997; Hoffman & Baker, 2001). Este género cuenta con nueve especies reconocidas: *Glossophaga antillarum* Rehn 1902; *Glossophaga bakeri* Webster & Jones 1987; *Glossophaga commissarisi* Gardner 1962; *Glossophaga leachii* (Gray 1884); *Glossophaga longirostris* Miller 1898; *Glossophaga morenoi* Martínez & Villa 1938; *Glossophaga mutica* Merriam 1898; *Glossophaga soricina* (Pallas 1766); y *Glossophaga valens* Miller 1913 (Mammal Diversity Database 2024).

Respecto a la distribución, *Glossophaga antillarum* se encuentra restringida a Jamaica; *Glossophaga bakeri* se encuentra en la parte norte de Sudamérica, incluyendo Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y Brasil; *Glossophaga commissarisi* se encuentra en toda Centroamérica; *Glossophaga leachii* se encuentra desde el occidente de México hasta Costa Rica, *Glossophaga morenoi* se encuentra desde el sur de México hasta Centroamérica; *Glossophaga mutica* se encuentra desde México hasta Colombia tanto en terreno continental como insular; *Glossophaga soricina* tiene una amplia distribución al oriente de los Andes, desde Colombia hasta Paraguay y el norte de Argentina; *Glossophaga valens* se encuentra en Ecuador y Perú (Calahorra-Oliart et al., 2021). Por

su parte *Glossophaga longirostris* se distribuye desde el extremo norte de Colombia hasta Guyana en la parte continental, incluyendo algunas islas del Caribe como las Antillas Holandesas, las islas continentales de Margarita, Trinidad y Tobago, y las Antillas menores del sur desde Granada hasta San Vicente (Webster, 1993).

Glossophaga. longirostris es la especie con las mayores dimensiones craneales dentro del género. Presenta caracteres craneales y dentales únicos, como: premaxilaresalargados anteriormente; alas pterigoideas ausentes, cresta presfenoides generalmente alta y completa; cresta sinfisaria mandibular ausente, mentón mandibular retraído en un ángulo de 45º; incisivos superiores notablemente procumbentes, con I2 igual a I1 en vista oclusal; P4 con plataforma cingular lingual reducida; M1 estrecho, con parastilo ausente o diminuto y se dirigido postero labialmente desde el paracono; mesostilo del M1 reducido, continuo con el contorno labial de diente; cuarta comisura de M1 larga y bien desarrollada, siempre más larga que la tercera; M2 similar al M1, excepto por un parastilo mejor desarrollado y dirigido labialmente; incisivos inferiores grandes, generalmente en contacto, subtriangulares en vista oclusal de iguale volumen; y P4 angosto, similar a P2 y P3 en masa (Webster et al., 1998).

En el norte continental de Suramérica (Colombia y Venezuela), esta especie se encuentra en ambientes áridos y semiáridos de la costa Caribe, así como ambientes áridos andinos con predominancia de bosques secos, bosques espinosos, caducifolios, sabanas y otras áreas abiertas al oriente de la cordillera de los Andes. En estas áreas, la especie cumple importantes funciones ecológicas, como polinización y dispersión de semillas para diversas plantas, incluyendo especies de la familia de las Cactácea, para las cuales, en algunos lugares, representa el principal murciélago dispersor y polinizador (Ruiz et al., 1997).

Morfología y taxonomía de *Glossophaga longirostris.*

Morfológicamente, Webster & Handley (1986), Webster (1993) y Webster et al. (1998), propusieron la existencia de seis subespecies de *G. longirostris,* las cuales presentan diferencias significativas, y distribuciones alopátricas o parapátricas: *G. l. longirostris* Miller 1898, en la región Caribe colombiana y costa noroccidental venezolana; *G. l. major*,Goodwin 1958, en los llanos orientales colombianos y en Venezuela, al norte del río

Orinoco hasta la costa Caribe; *G. l. campestris* Webster & Handley 1986, en la zona central de Venezuela, al sur del río Orinoco; *G. l. reclusa* Webster & Handley, 1986, en el valle alto del río Magdalena; *G. l. elongata* Miller 1900, en Aruba, Curasao y Bonaire; *G. l. rostrata* Miller 1913, en las Antillas menores de San Vicente, Granda y Barbados.

Posteriormente, Soriano et al. (2000b), describieron una nueva subespecie, endémica del enclave semiárido ubicado en la cuenca media del río Chama y la cuenca del río Nuestra Señora en Venezuela, la cual fue denominada *G. l. maricelae*. Estos autores también propusieron sinonimizar las subespecies *G. l. campestris*, *G. l. major* y *G. l. longirostris*, ya que no encontraron diferencias morfológicas significativas que respaldaran su separación taxonómica. Sin embargo, esta propuesta no ha sido considerada en estudios posteriores. En Colombia, Webster (1993) sugirió la presencia de tres subespecies: *G. l. major*, en los llanos orientales; *G. l. longirostris*, en la costa Caribe; y *G. l. reclusa*, en la zona árida del valle alto del río Magdalena, en el Huila. Adicionalmente, es probable la presencia de una cuarta subespecie, *G. l. campestris*, distribuida en el extremo oriental de los llanos orientales, en el departamento del Vichada, con una distribución parapátrica con respecto a *G. l. major* (Webster, 1993; Webster et al., 1998). Sin embargo, estas distribuciones son parcialmente conocidas debido a la escasez de registros y especímenes en las colecciones. Por ejemplo, existen registros confirmados de individuos de *G. longirostris* para el valle del Chicamocha y de los enclaves secos del alto Magdalena, que no están incluidos en las hipótesis de distribución y, por lo tanto, no han sido asignados a ninguna subespecie.

El género *Glossophaga* ha sido ampliamente estudiado en su taxonomía y sistemática (e.g. Hoffman & Baker 2001), pero para *G. longirostris*, aún hay mucho por explorar. La mayoría de los estudios se han centrado únicamente en la parte morfológica, y persisten interrogantes sobre la validez y estatus taxonómico de las subespecies propuestas (Soriano, 2000b). Por otro lado, los estudios en sistemática se han realizado a nivel de género o han enfatizado la presencia de diversidad críptica en *G. soricina* (Calahorra-Oliart et al., 2021; Clare et al., 2011; Hoffman & Baker, 2001, Hoffman et al., 2019). Además, estos trabajos incluyen pocas secuencias de *G. longirostris* (38 del gen Citocromo Oxidasa I y 8 del gen Citocromo b) con una cobertura geográfica reducida. Finalmente, se podría esperar que *G. longirostris* posea una diversidad mayor de la que actualmente se conoce, ya que se ha propuesto que este género puede presentar clados monofiléticos

genéticamente diferenciados, como se ha observado en la especie *G. soricina* (Hoffman & Baker, 2001).

Por tanto, sumado a los escasos estudios taxonómicos y la poca representatividad de *G. longirostris* en estudios de sistemática molecular, se desconoce si la diversidad morfológica intraespecífica reportada en esta especie corresponde a linajes evolutivos no reconocidos (especies) o algún otro factor que esté generando dicha diversidad. Particularmente en Colombia, donde más allá de los trabajos de Webster, que se basa en información morfológica, y un trabajo acerca de la morfología craneal de la especie (Cárdenas-González et al., 2012), no existen a la fecha estudios sobre la taxonomía de la especie que integre varias líneas de evidencia, y que corrobore la presencia, distribución y validez de las subespecies propuestas para el país.

Glossophaga longirostris se clasifica como Preocupación Menor bajo los criterios de la UICN debido a su amplia distribución y presencia en áreas protegidas, a pesar de que su clasificación taxonómica aún no está resuelta (Solari, 2018). Sin embargo, la especie puede tener condiciones de vulnerabilidad, ya que sus poblaciones en Colombia son alopátricas y limitadas a bosques secos, uno de los ecosistemas más amenazados (Vargas, 2012).

El objetivo de esta investigación es evaluar los posibles factores que influyen en la variación morfológica de *Glossophaga longirostris*, así como revisar la sistemática de sus subespecies en Colombia mediante el uso de tres líneas de evidencia: morfológica, molecular y de modelos de distribución. Esta revisión integrativa permitirá proponer una hipótesis sobre el estatus taxonómico de esta especie y su distribución geográfica.

1. Materiales y métodos

1.1 Análisis morfológicos

En total se incluyeron 103 individuos de *Glossophaga longirostris* de Colombia, los cuales están depositados en tres colecciones biológicas: Museo de Historia Natural de la ciudad de Ginebra, Suiza (MHNG), Colección de Mamíferos “Alberto Cadena García” del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN), y la Colección de Mamíferos del Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Todos los especímenes correspondieron a individuos adultos con epífisis en los dedos del ala completamente osificada y suturas del cráneo fusionadas completamente. La lista de especímenes examinados puede encontrarse en el Anexo 1.

El primer paso fue realizar la identificación taxonómica de los individuos. Para esto se usaron las claves y caracteres propuestos por Webster (1993) y Griffiths & Gardner (2008). Se tomaron las medidas craneanas siguiendo a Webster (1993) y a Díaz et al. (2021); para las mediciones realizadas se usó un calibrador digital de precisión de 0.01 mm y un estereoscopio.

Las medidas craneales que se tuvieron en cuenta fueron: Longitud del rostro (LR) (menor distancia de la proyección más anterior de la premaxila a la proyección más anterior de la fosa temporal a la sutura jugal-maxilar). Ancho del mastoideo (MB) (anchura máxima a través del proceso mastoideo perpendicular al eje longitudinal del cráneo). Ancho interorbital (AI) (menor distancia a través de la constricción interorbital, perpendicular al eje longitudinal del cráneo y anterior a la constricción postorbital). Ancho de la caja craneana (BBC) (anchura máxima a través de los parietales, dorsal al meato auditivo y perpendicular al eje longitudinal del cráneo). Altura del cráneo (HBC) (menor distancia de la cúpula del cráneo en línea recta, conectando el ala palatina del pterigoides y el basioccipital). Longitud de la fila dental maxilar (LMT) (distancia máxima de la proyección más anterior del canino a la proyección más posterior del tercer molar). Longitud de la fila dental mandibular (LMaT) (mayor distancia desde la proyección más anterior del canino hasta la proyección más

posterior del tercer molar). Ancho a través de molares (WAM) (distancia máxima a través del paladar entre la proyección de la superficie labial de los molares superiores). Ancho a través de caninos (WAC) (máxima distancia entre los bordes externos de los cíngulos de los caninos superiores), esta medida no fue tenida en cuenta por Webster (1993). Se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad en todas las variables.

Para evaluar la variación geográfica en la morfología del cráneo, se consideraron tanto el efecto del tamaño como el de la forma. En los análisis que incluyen el efecto del tamaño, se usaron las medidas transformadas a logaritmo natural para homogeneizar la magnitud en las diferentes medidas, ya que las medidas más grandes tienden a presentar una mayor variación en comparación con las más pequeñas. Por otro lado, para analizar la variación en la forma del cráneo, se eliminó el efecto de crecimiento alométrico mediante la transformación del método alométrico de Burnaby (1966). Este método permite remover los cambios en las proporciones que se deben únicamente a la variación del tamaño, aislando así las diferencias en la forma.

Para evaluar los patrones de variación, se conformaron tres unidades taxonómicas operativas (UTO), correspondientes a las ubicaciones geográficas de cada subespecie de *Glossophaga longirostris* según Webster (1993). Estas UTO se definieron de la siguiente manera: La primera UTO corresponde con la subespecie *G. l. longirostris*, representada por individuos ubicados en la Costa Caribe, en los departamentos de Magdalena, Atlántico, Bolívar y La Guajira (N = 51). La segunda UTO corresponde a la subespecie *G. l. reclusa,* representada por individuos ubicados en el Valle del Magdalena en los departamentos de Huila y Santander (N = 32): La tercera UTO corresponde a la subespecie *G. l campestris*, representada por individuos provenientes de la Orinoquía en los departamentos del Vichada y Casanare (N = 20).

Se evaluó el dimorfismo sexual realizando un Análisis Permutacional Multivariado de Varianza (PERMANOVA) para la UTO Caribe, conformada por 24 hembras y 26 machos (un individuo no se incluyó en este análisis debido a la falta de identificación sobre su sexo). Este análisis permitió determinar si era necesario separar machos y hembras en los análisis posteriores.

Para evaluar la variación geográfica del tamaño y la forma del cráneo entre las OTUs, se utilizó un PERMANOVA. Posteriormente, se realizó un análisis discriminante para evaluar y visualizar el grado de diferenciación en el tamaño y la forma del cráneo entre las tres

UTOs, identificando las variables más relacionadas con las diferencias observadas. Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa PAST (PAlaeontological STatistics), versión 4.03 (Hammer et al. 2001).

1.2 Análisis moleculares

Con el objetivo de evaluar la diferenciación molecular entre las tres Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs) (que corresponden a las subespecies descritas hipotéticas), se obtuvo y analizó un fragmento de 657 pares de bases (pb) del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa Subunidad 1 (COI). Se obtuvieron 13 muestras de tejidos (músculo y de hígado) de individuos colectados en campo, y de especímenes de museo de *G. longirostris*. Estas muestras representan las tres regiones correspondientes a las subespecies hipotéticas presentes en Colombia: *G. l longirostris* (OTU Caribe): tres especímenes de una localidad; *G. l. reclusa* (OTU Magdalena): seis especímenes de una localidad, y *G. l. campestris* (OTU Orinoquía): cuatro especímenes de dos localidades.

La extracción de ADN se realizó mediante el método de fenol-cloroformo (Sambrook et al., 1989). La amplificación del fragmento del gen COI se realizó mediante reacciones de PCR utilizando los primers dglCO y HCO2198. Las concentraciones de reactivos utilizadas fueron: 3 µL de Buffer de concentración de 1X, 2.6 µL de MgCl2, 0.6 µL de DNTPs, 0.9 µL de BSA, 0.1 µL de Tag Polimerasa, 1.5 µL de cada uno de los primers, 1.5 µL de DNA y 18.3 µL de agua ultrapura para completar 30 µL en cada tubo. El termociclo de las PCR consistió en una desnaturalización inicial de 95°C durante 5 minutos, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 95°C por 45 segundos, anillamiento a 52°C por 45 segundos, seguido por una extensión de 72°C por 1 minuto y una extensión final de 72°C por 10 minutos.

El conjunto de datos se complementó con 39 secuencias de la especie disponibles en las bases de datos de Genbank y BOLD System, lo que resultó en un total de 52 secuencias analizadas de *G. longirostris* de toda su distribución geográfica.

1.2.1 Análisis filogenéticos, distancias genéticas y red de haplotipos

El alineamiento de las secuencias se realizó en el programa MEGA (Molecular Evolutionary Genetic Analysis) versión X (Kumar et al., 2018), utilizando el algoritmo Clustal W. Se

seleccionaron cuatro especies como grupo externo, *Glossophaga soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Lonchophylla thomasi* y *Desmodus rotundus*. El mejor modelo de sustitución de bases se determinó utilizando el programa ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017), implementado en IQ-TREE (Minh et al., 2020). El modelo seleccionado fue GTR (General Time Reversible). Se realizó un análisis de Inferencia Bayesiana en el programa MrBayes 3.2.7a, con una corrida de 10.000.000 generaciones, usando 4 cadenas y una frecuencia de muestreo cada 200 generaciones. El soporte de los clados se estimó mediante la probabilidad posterior de dichos clados.

Con base en los resultados de los análisis filogenéticos, se identificaron clados monofiléticos, los cuales se consideraron como linajes. No se consideraron las OTUs (sub especies) ya que estas no representaron grupos monofiléticos. Para cada linaje, se evaluaron las distancias genéticas usando el método de *p*-uncorrected distances en la aplicación MEGA X. Para revelar las relaciones no dicotómicas entre haplotipos de los diferentes linajes, se construyó una red de haplotipos usando el software TCS 1.23. Este software emplea un algoritmo basado en la parsimonia estadística (Clement & Crandall, 2000).

Finalmente, se realizó un análisis de diferenciación poblacional usando el índice de fijación FST utilizando el programa Arlequin ver 3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010). Este análisis tuvo comoobjetivo de determinar si hay diferencias estadísticamente significativas entre los linajes (grupos monofiléticos). Además, se repitió el análisis utilizando las OTUs para comparar los resultados. Se generó una matriz de diferenciación por pares de poblaciones con un nivel de significancia de 0.05.

1.3 Modelamiento de distribución de especies

Los métodos de modelamiento de distribución (MD) de especies, que proyecta el nicho ecológico de las especies en el espacio geográfico, se han usado ampliamente para apoyar evaluaciones orientadas a la conservación (Prieto-Torres & Pinilla-Buitrago, 2017), identificar brechas de distribución (Oliviera et al., 2017), identificación de áreas adecuadas para una especie y actualizaciones de distribución (Esquivel et al., 2020; Mantilla-Meluk et al., 2009). Estos modelos son herramientas valiosas para orientar futuras investigaciones e informar planes de conservación (Rheingantz et al., 2014).

Con base en datos de localidad genéticamente verificados para algunas de las poblaciones *Glossophaga longirostris* correspondientes a las áreas de distribución de las hipotéticas subespecies que se encuentran en Colombia, realizamos un análisis de MD. Utilizando los softwares ARCGIS (ESRI Inc. USA) y Maxent ver. 3.2.0 (algoritmo de máxima entropía; Phillips et al., 2004, 2008) se calcularon los modelos de distribución, para predecir los nichos ecológicos y los espacios geográficos para las tres poblaciones; Caribe, Magdalena y Orinoquía, e identificar áreas de simpatría en el presente y último glaciar máximo (UGM; hace 21.000 años). La máxima entropía es útil cuando faltan datos de ausencia y funciona mejor que otros algoritmos de modelado de distribución cuando el número de puntos de datos es limitado (Elith et al. 2006, Pearson et al. 2007, Wisz et al. 2008). Para aumentar el tamaño de muestra para cada población, se creó un polígono mínimo convexo utilizando los registros genéticamente confirmados y el muestreó se complementó con los registros adicionales presentes dentro de cada polígono, cerca de estos polígonos y/o a los registros confirmados, que fueron asignados a la respectiva población. Estos registros adicionales fueron obtenidos de las localidades de los especímenes revisados en las colecciones biológicas y complementada con la base de datos en línea Fondo Mundial de Información sobre Biodiversidad (https://www.gbif.org/). En total se analizaron 52 registros que se clasificaron según la distribución de las tres poblaciones: 25 para la población de *Glossophaga longirostris* del Caribe, 14 para la población del Magdalena y 13 para la población de la Orinoquía.

Para minimizar los sesgos de los modelos, se eliminaron registros con información geográfica vacía o incompleta o coordenadas atípicas. Además, se seleccionaron localidades que estuvieran separadas por lo menos 5km de distancia entre sí, evitando así la pseudoreplicación. Se usaron dos bases de datos climáticas. Para los modelos actuales, se utilizó World Clim v2.1 data set (Fick & Hijmans, 2017) y PaleoClim (Brown et al., 2018), para los modelos del último máximo glaciar máximo con una resolución de 30 arc segundos (aproximadamente 1 km^2 de resolución en el Ecuador). Se aplicó la correlación de Pearson para excluir variables altamente correlacionadas. Para el par de variables que superaron un umbral de $r = 0.75$, se seleccionó la variable que tenía más sentido biológico. Para cada especie, se utilizó el umbral de presencia mínima de entrenamiento para generar mapas de predicción binaria del nicho climático adecuado. Finalmente, se identificaron las variables con mayor porcentaje de contribución al modelo para cada especie en ambos escenarios (actual vs UGM).

Las variables seleccionadas se definen a continuación:

Bio_2: Rango diurno medio anual, que corresponde a la media de los rangos de temperatura mensuales (máxima mensual menos mínima mensual).

Bio_3: Isotermalidad, que corresponde a un porcentaje que se calcula con la relación entre el rango diurno medio y el rango de temperatura anual; esta variable cuantifica que tan grande oscilan las temperaturas del día a la noche en relación con las oscilaciones de verano a invierno.

Bio_11: Temperatura media del trimestre más frío, que corresponde a la media de temperatura que prevalece durante el trimestre más frío.

Bio_14: Precipitación del mes más seco, que corresponde a la precipitación total que prevalece durante el mes más seco.

Bio_16: Precipitación del trimestre más húmedo, es un índice trimestral que aproxima el total de precipitación que prevalece durante el trimestre más húmedo.

Bio_18: Precipitación del trimestre más cálido, esta variable aproxima el total de precipitación que prevalece durante el trimestre más cálido.

Bio_19: Precipitación del trimestre más frío, esta variable aproxima el total de precipitación que prevalece durante el trimestre más frío.

2. Resultados

2.1 Morfología

No se encontró dimorfismo sexual secundario en el tamaño del cráneo ($F = 1.043$; $p = 0.3582$), ni en la forma del cráneo ($F = 1.028$, $p = 0.3803$). Por lo tanto, los análisis de variación geográfica se realizaron combinando machos y hembras.

Los análisis mostraron diferencias significativas entre las tres UTOs respecto al tamaño del cráneo ($F = 16.25$; $p = 0.0001$) y la forma del cráneo ($F= 4.633$, $p= 0.0002$) después de aplicar la corrección alométrica.

En el análisis discriminante para el tamaño del cráneo, se observó que las UTOs no forman grupos discretos, sino que presentan una superposición entre ellas (Figura 2-1). Las variables que mostraron mayor correlación con la función discriminante fueron: Eje 1 longitud de la fila dental maxilar y la altura del cráneo, y eje 2 longitud del rostro, altura del cráneo, ancho a través de caninos y la longitud de la fila dental maxilar (Tabla 2-1). Las gráficas de estas variables revelaron una clina de variación del tamaño del cráneo, donde los individuos de la UTO Magdalena son los que poseen un cráneo más largo y robusto, los individuos de la OTU Caribe presentan un tamaño intermedio y los individuos de la OTU Orinoquía poseen un cráneo más corto y, a su vez, más angosto (Figura 2-1). Esto tendencia también se observó al comparar las cuatro medidas con mayor contribución en los dos primeros componentes de la función discriminante (Figura 2-2).

Figura 2-1: Variación en el tamaño del cráneo de *Glossophaga longirostris* en Colombia, revelada mediante un análisis discriminante. Se presentan las tres UTOs identificadas: Costa Caribe (Azul), Valle del Magdalena (verde) y Orinoquía (rojo). Las elipses indican los intervalos de confianza del 95% para cada UTO.

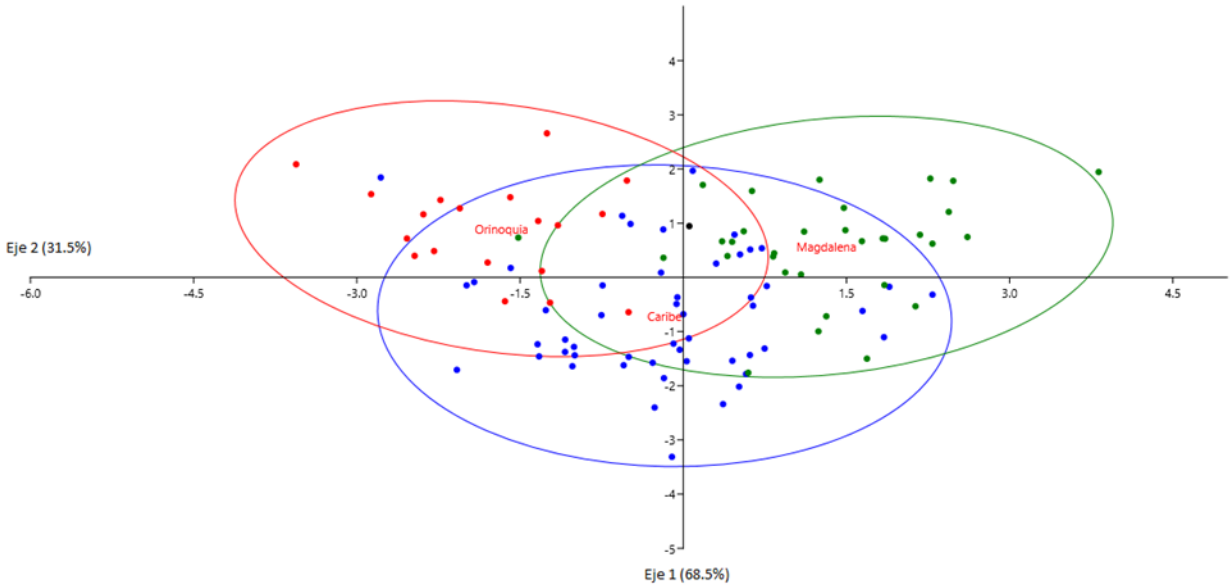
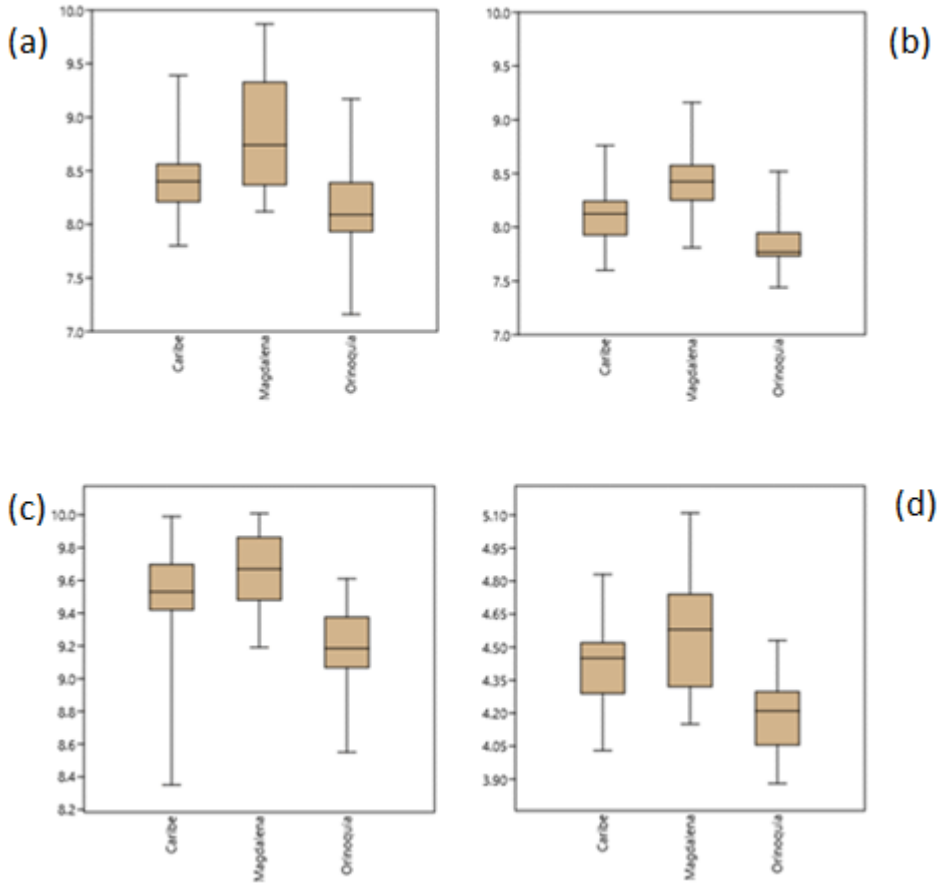


Tabla 2-1: Correlación de las variables con cada función discriminante en el análisis de variación geográfica del tamaño del cráneo en *Glossophaga longirostris*.

	Eje 1	Eje 2
% variación	90,90%	9,10%
LC	26.721	49.454
AC	-18.982	-10.589
AZ	0.19513	0.7417
AM	-0.90595	2.151
LP	-40.411	-50.412
CC	-6.245	27.349
LM	46.866	10.33

Figura 2-2: Gráfica de cajas y bigotes de las medidas con más influencia en la varianza de las medidas del tamaño del cráneo. (a) Longitud de la fila dental maxilar (LMT), (b) Longitud del rostro (LR), (c) Ancho del mastoideo (MB) y (d) Ancho a través de caninos (WAC). Las medidas del eje están en milímetros y los grupos se señalan en la figura.



Al realizar la matriz de confusión del análisis discriminante, se encuentra que el porcentaje total de clasificación es de 74.76 %, donde un 64.7 % de los individuos de la Costa Caribe fueron asignados correctamente, 21.6 % fueron asignados a la OTU del Magdalena, y 13.7 % a la OTO de la Orinoquía. De los individuos del Valle del Magdalena el 84.4% fueron asignados correctamente, el 12.5 % fueron asignados a la OTU Caribe y el 3% a la Orinoquía. De los individuos de la OTU de la Orinoquía, el 85 % fueron asignados correctamente, 10 % fueron asignados al Caribe y un 5 % al Valle del Magdalena (Tabla 2-2).

Tabla 2-2: Matriz de confusión del análisis discriminante sobre los individuos analizados en la variación geográfica del tamaño del cráneo, con un porcentaje total de clasificación de 74.76%.

	Caribe	Magdalena	Orinoquia	Total
Caribe	33	11	7	51
Magdalena	4	27	1	32
Orinoquia	2	1	17	20
Total	39	39	25	103

En el análisis discriminante, para la forma del cráneo, se evidenció que hay una mayor superposición de las elipses del 95% de confianza entre las tres UTOs, y no se puede reconocer ninguna estructura geográfica en la variación de la forma del cráneo (Figura 2-3). Las variables que más contribuyeron en el modelo fueron la Longitud de la fila dental maxilar (LMT), Longitud del rostro (LR), Ancho del mastoideo (MB) y Ancho a través de caninos (WAC). (Tabla 2-3). El porcentaje de clasificación fue menor (66.02%), y de los individuos de la UTO Caribe, el 66.7% fueron clasificados correctamente, 17.6% fueron clasificados en Magdalena y 15.7% en la Orinoquía. De los individuos del Valle del Magdalena, el 65.6% fueron clasificados correctamente, el 15.6% fueron clasificados en la OTU Caribe y el 15% en la UTO de la Orinoquía (Tabla 2-4). Teniendo en cuenta estos resultados, a pesar de que estadísticamente existan diferencias entre las tres UTOs, el alto grado de sobreposición entre las tres UTOs muestra que hay similaridad y superposición entre estas formando una clina de variación, sin formar grupos discretos.

Figura 2-3: Variación de la forma del cráneo de *Glossophaga longirostris* en Colombia, revelada mediante un análisis discriminante. de las tres UTOs de *Glossophaga longirostris* en Colombia. Se presentan de las tres UTOs identificadas: Costa Caribe (Azul), Valle del Magdalena (verde) y Orinoquía (rojo). Las elipses indican los intervalos de confianza del 95% para cada UTO.

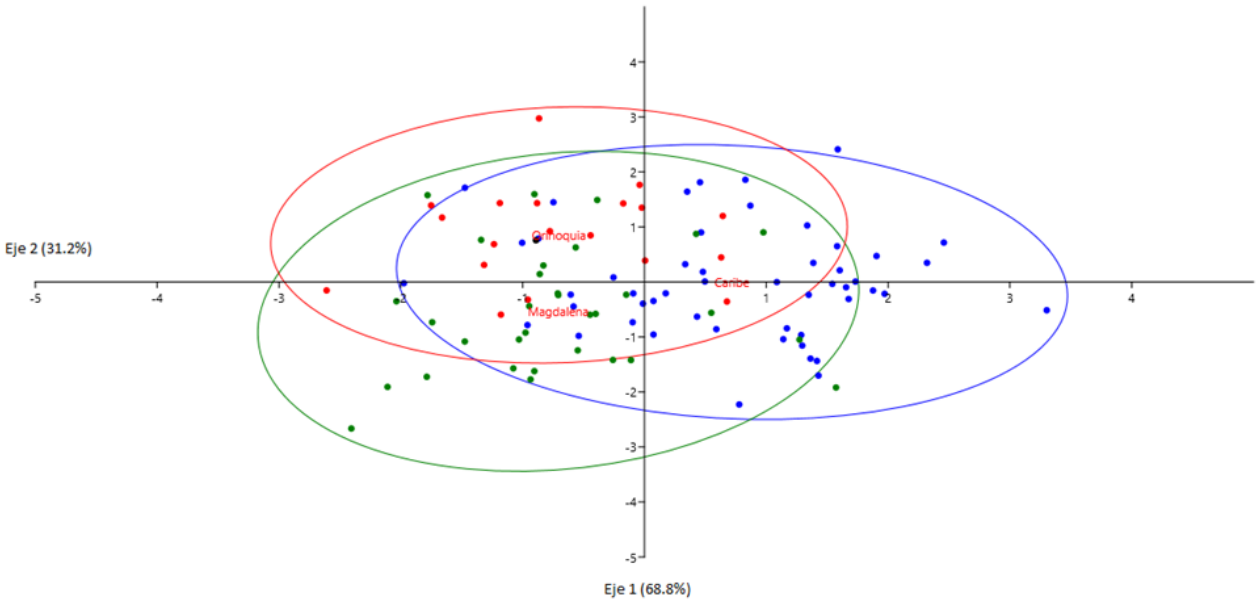


Tabla 2-3: Correlación de las variables con cada función discriminante en el análisis de variación geográfica en la forma del cráneo de *Glossophaga longirostris*.

	Eje 1 (68,8%)	Eje 2 (31,2%)
LR	-24,96	-25,94
MB	-38,29	-30,01
AI	10,94	54,72
BBC	161,16	63,79
HBC	-118,92	17,24
LMT	-1,04	-8,88
LMaT	-10002,00	90829,00
WAM	101,60	-33,51
WAC	-7,99	3,29

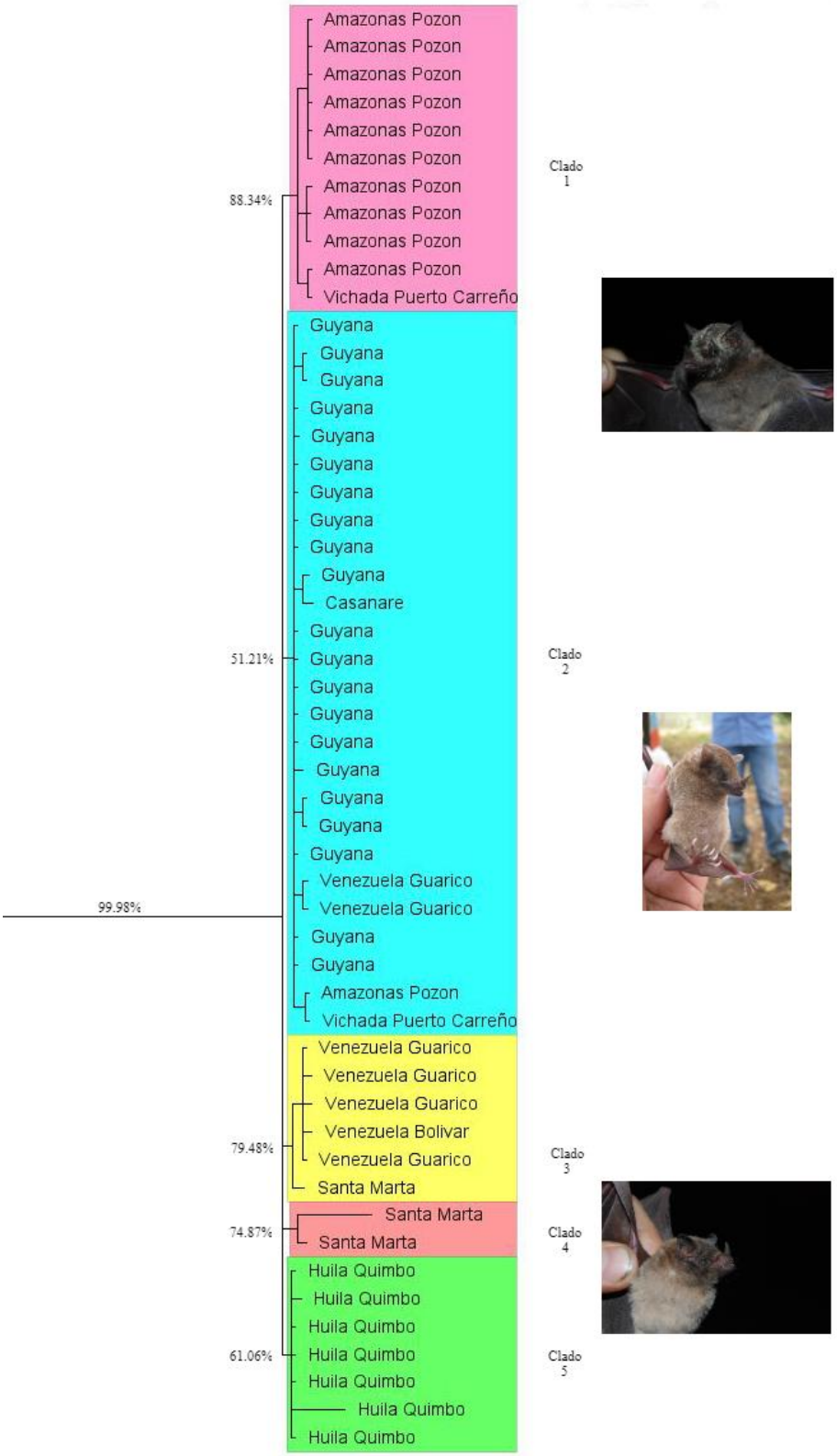
Tabla 2-4: Matriz de confusión del análisis discriminante sobre los individuos analizados en la variación geográfica de la forma del cráneo, con un porcentaje total de clasificación del 66.02%.

	Caribe	Magdalena	Orinoquia	Total
Caribe	34	9	8	51
Magdalena	5	21	6	32
Orinoquia	4	3	13	20
Total	43	33	27	103

2.2 Análisis moleculares

El análisis por inferencia bayesiana muestra que *Glossophaga longirostris* es un grupo monofilético, con un soporte de Probabilidad Posterior (PP) del 99.97 % (Figura 2-4). Ninguna OTU fue soportada al no formar grupos monofiléticos. El análisis reveló 5 lados dentro de la especie formando una politomía dura con soportes bajos (PP desde 51.21 % hasta 88.34 %). En un primer clado (PP = 88.34%) se encuentran individuos del Caribe venezolano (Pozón) junto con un individuo de la OTU Orinoquía (Vichada). El segundo clado (PP = 51.21%) es un grupo compuesto por individuos de la OTU Orinoquía (Casanare y Vichada), de la Orinoquía venezolana (Guárico), del Caribe venezolano (Pozón), y del extremo oriental de la distribución de la especie en Guyana. En el tercer clado (PP = 79.48%) se encuentran los individuos de la Orinoquía venezolana (Guárico) junto con un individuo de la OTU Orinoquía y un individuo del Caribe venezolano (Bolívar). El cuarto clado (PP = 74.87%) está compuesto solamente por individuos de la OTU Caribe. Finalmente, el quinto clado (PP = 61.05%) se encuentra compuesto por individuos de la OTU Magdalena (Figura 2-4). Esta topología concuerda parcialmente con la geografía de las subespecies de *Glossophaga longirostris* en Colombia.

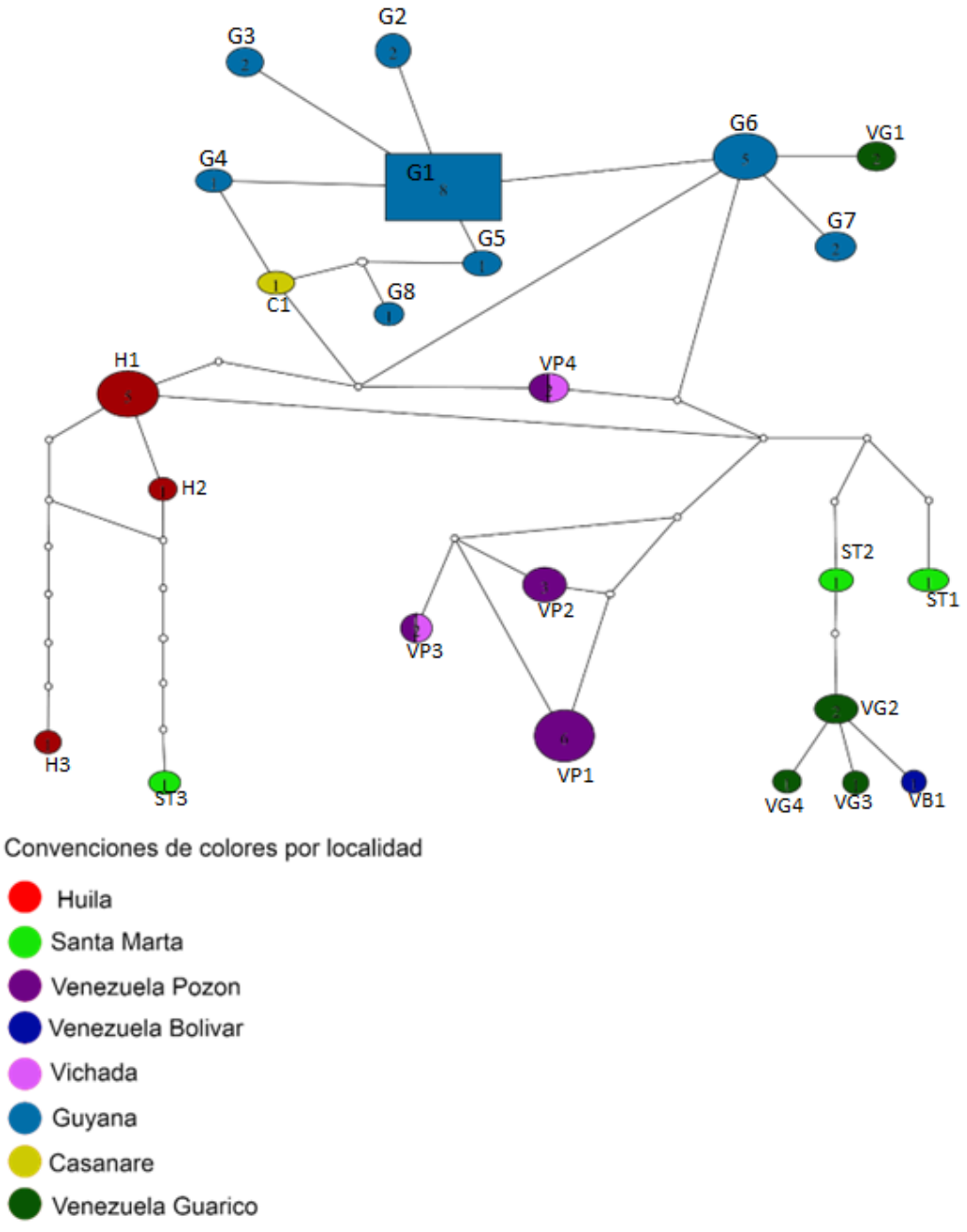
Figura 2-4: Árbol de consenso de inferencia bayesiana. En color se agrupan los clados formados dentro de la especie. En cada nodo se muestran los porcentajes de Probabilidad Posterior. Los grupos externos no se muestran en esta figura. Fotografías de individuos de *Glossophaga longirostris*: Arriba: Puerto Carreño, Vichada, por Darwin Morales Martínez. Centro: Santa Marta, Magdalena por Catalina Cárdenas González. Abajo: El Agrado, Huila, por Darwin Morales Martínez.


Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Amazonas Pozon
Vichada Puerto Carreño
Clado 1
88.34%
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Casanare
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Guyana
Venezuela Guarico
Venezuela Guarico
Guyana
Guyana
Amazonas Pozon
Vichada Puerto Carreño
Clado 2
51.21%
99.98%
Venezuela Guarico
Venezuela Guarico
Venezuela Guarico
Venezuela Bolivar
Venezuela Guarico
Santa Marta
Clado 3
79.48%
Santa Marta
Santa Marta
Clado 4
74.87%
Huila Quimbo
Huila Quimbo
Huila Quimbo
Huila Quimbo
Huila Quimbo
Huila Quimbo
Huila Quimbo
Clado 5
61.06%

Debido a la baja resolución del análisis filogenético del gen mitocondrial, las relaciones no dicotómicas pueden ser informativas para determinar la variación genética a nivel de los haplotipos en un contexto geográfico. Como resultado de la red de haplotipos, se muestran un total de 24 haplotipos sin estructura geográfica evidente, aunque sí se evidencia la presencia de haplotipos únicos por localidades. Exceptuando dos haplotipos formados por un individuo de la localidad de Vichada y otro de Venezuela-Pozón, la mayoría de ellos están separados por pocos pasos mutacionales; los dos más separados se encuentran a diez pasos mutacionales (Figura 2-5). Se observa inicialmente como haplotipo central a G1, formado por secuencias de Guyana; los demás, los cuales contienen las secuencias de Guyana se encuentran juntos o separados por solo un paso mutacional (G2 a G8), que forma la agrupación más grande. Junto a ellos se encuentran dos más, uno con dos secuencias de Venezuela Guárico y otro que contiene la secuencia de Casanare (VG1 Y C1). Otro haplotipo cercano a este grupo es el formado por una secuencia de Vichada y otra de Venezuela Pozón (VP4); se observan agrupados hacia el centro de la figura varias haplotipos de Venezuela Pozón y Vichada (VP1, VP2 y VP3). Hacia la derecha de la gráfica, se observan agrupados dos haplotipos de Santa Marta con los haplotipos de Venezuela Guárico y un haplotipo de Bolívar (ST1, ST2, VG2, VG3, VG4 y VB1). Por último, se encuentran agrupados dos haplotipos de Huila y, a varios pasos mutacionales de estos, se encuentra un haplotipo del Huila y otro de Santa Marta, las cuales se encuentran más alejados del grupo central(H1, H2, H3 y ST3 en la Figura 2-5).

Teniendo en cuenta las subespecies de *G. longirostris* (OTUs), los tres individuos secuenciados de *G. l. major* no conforman a un clado monofilético, y los haplotipos están relacionados con individuos que potencialmente corresponderían a *G. l. campestris* (Guyana) o *G. l. major* (Llanos venezolanos). Similarmente, los tres individuos secuenciados de la subespecie *G. l. longirostris* de Santa Marta no forman un grupo monofilético; particularmente, una de las tres secuencias está relacionada con individuos de *G. l. major* de Venezuela, y en la red de haplotipos, los tres haplotipos son únicos. Sin embargo, los individuos de *G. l. reclusa* son los únicos que sí conforman un grupo monofilético, y sus haplotipos se agrupan en una sola unidad, aunque compartida con una secuencia de Santa Marta.

Figura 2-5: Red de haplotipos del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa 1 (COI). Los números dentro de cada figura indican la cantidad de secuencias que forman cada haplotipo.



Debido a que las tres OTUs (subespecies) no fueron identificadas filogenéticamente, para el análisis de las distancias entre grupos se utilizaron los clados obtenidos en el árbol de

inferencia bayesiana. Las distancias en general entre los clados no superan el 1%. La mayor distancia se presenta entre el clado 1 y el clado 4 (0.897%), así mismo la menor distancia se presenta entre clado 2 y el clado 3 (0.691%; Tabla 2-5).

Tabla 2-5: Distancias genéticas (Uncorrected *p* distances) entre grupos formados por el análisis filogenético (valores en %).

CLADO	Clado 1	Clado 2	Clado 3	Clado 4	Clado 5
Clado 1					
Clado 2	0,756				
Clado 3	0,819	0,691			
Clado 4	0,897	0,771	0,821		
Clado 5	0,789	0,665	0,713	0,756	

Similarmente se tomaron los clados obtenidos en el análisis filogenético para el cálculo del índice de fijación (F_{ST}). Se obtuvo la matriz de comparación de diferenciación entre los cinco clados, en la tabla 2-6, donde se observa que todos los valores de F_{ST} indican una diferenciación pronunciada estadísticamente significativa entre los clados ($F_{ST} > 0,25$; $\alpha<0,05$). El valor más bajo de diferenciación se encuentra entre la comparación de los clados 4 y 5 ($F_{ST} = 0,497$), y el valor más alto se encuentra entre los clados 1 y 3 ($F_{ST} = 0,752$).

Tabla 2-6: Índice de fijación (F_{ST}) estimado por pares de clados en Arlequin ver 3.5.2.2.

Clado	1	2	3	4	5
1					
2	0,732				
3	0,752	0,668			
4	0,750	0,734	0,563		
5	0,681	0,611	0,568	0,497	

Adicionalmente, se tomaron las secuencias agrupadas por OTUs para realizar el cálculo del índice de fijación (F_{ST}), al igual que con los clados, se observa que todos los valores de F_{ST} indican una diferenciación pronunciada entre los clados ($F_{ST} > 0,25$) siendo estadísticamente significativa ($\alpha<0,05$). El valor más alto de diferenciación se observa entre las OTUs de Guyana y Caribe ($F_{ST} = 0,712$), mientras que el valor más bajo es el entre la Orinoquía y Caribe ($F_{ST} = 0,424$), ver tabla 2-7. En la figura 2-6 se muestra la distribución

de las secuencias analizadas con la identificación en color de cada población obtenida del análisis filogenético.

Tabla 2-7: Índice de fijación (F_{ST}) estimado por pares de OTUs en Arlequin ver 3.5.2.2.

OTU	Orinoquía	Guyana	Caribe	Magdalena
Orinoquía				
Guyana	0,486			
Caribe	0,424	0,712		
Magdalena	0,329	0,674	0,431	

Figura 2-6: Distribución geográfica de las secuencias analizadas: Clado 1, negro:, Clado 2, azul:, Clado 3, amarillo:, Clado 4, rojo: y Clado 5, verde.

2.3 Modelamiento de Distribución

Se obtuvieron los seis mapas de distribución potencial; dos por cada una de las poblaciones evaluadas (Caribe, Magdalena y Orinoquía), divididas en la distribución potencial de cada población en el Último Glacial Máximo (UGM. Fig. 2-7) y con su distribución potencial en el presente (Fig. 2-7). Para la población del Caribe se observa que tanto en UGM como en el presente está reducida a la costa Caribe occidental colombiana y la parte más nororiental de Venezuela, incluyendo todo el golfo de Venezuela y la parte norte del Lago de Maracaibo (Fig. 2-7). Adicionalmente, se observa en la distribución de UGM que hay unas zonas al oriente de los Andes incluyendo varias islas caribeñas de Venezuela.

Respecto a las variables con mayor porcentaje de contribución al modelo, para la población del Caribe en el presente, las variables más importantes fueron bio_11 y bio_14, y en el modelo del UGM fueron bio_11 y bio_2. Para la población del Orinoco, en el presente, las variables con mayor contribución fueron bio_19 y bio_11, y en el modelo del UGM, fueron bio_19 y bio_18. Para la población del Magdalena, en el presente, las variables con mayor contribución fueron bio_3 y bio_16, y en el modelo del UGM, corresponden a bio_3 y bio_19.

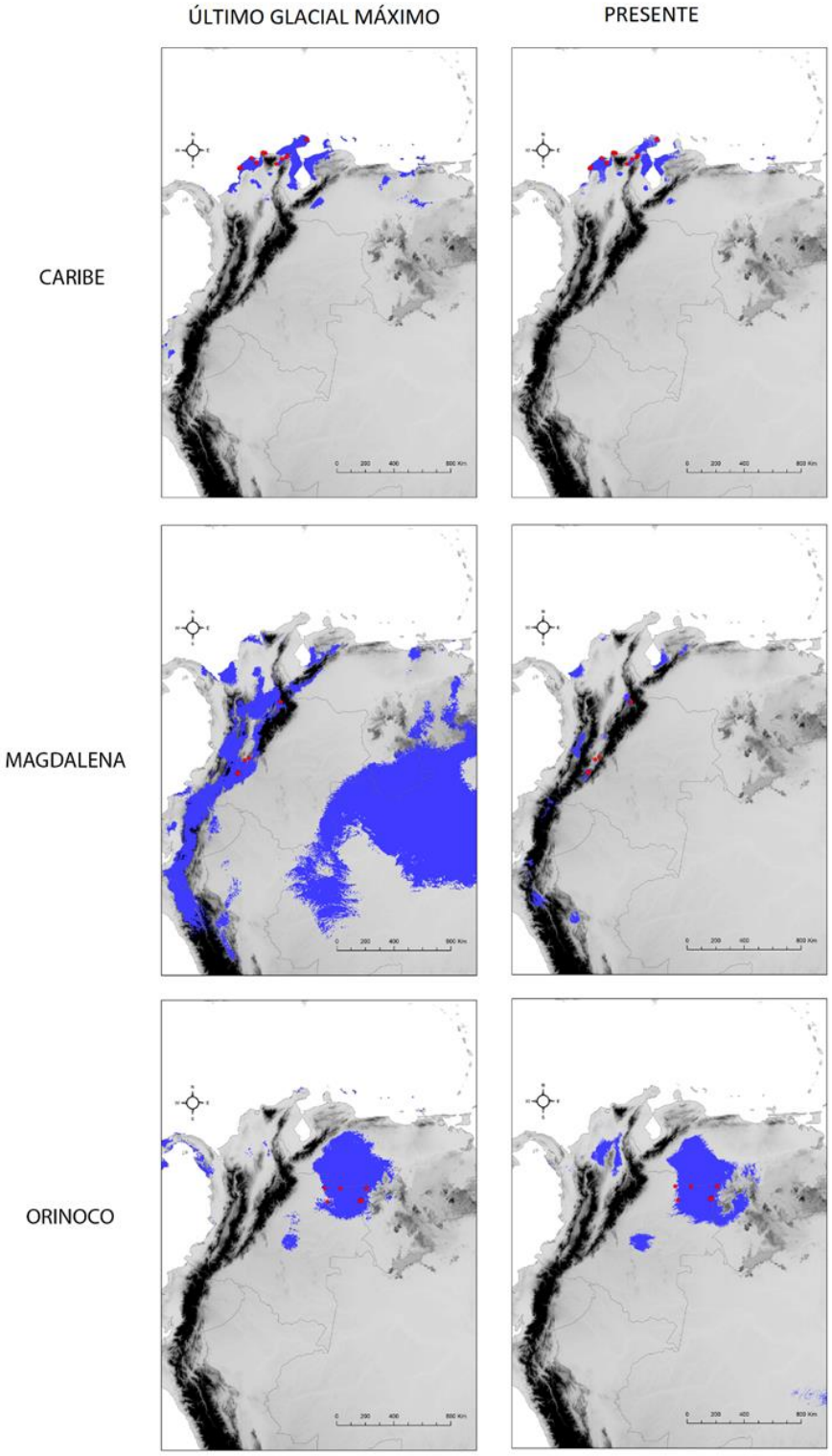
Para las distribuciones de la población del Magdalena, se observó en la proyección del presente que se ubica en los valles interandinos en zonas como el Valle del Cauca entre las cordilleras Central y Occidental, en el Huila, una porción de la zona costera de Antioquía, Córdoba y Santander. Sin embargo, la distribución del UGM revela un área más amplia, con presencia en la cordillera de los Andes desde Perú hasta Venezuela, y una gran parte de la zona del Amazonas de Colombia, Venezuela y Brasil. Según esta predicción esta población estarían en contacto con la población del Caribe y posiblemente con la de la Orinoquía durante el UGM, en el valle occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta y la vertiente sur de la Cordillera de Mérida.

Finalmente, para la población de la Orinoquía, en el presente, se observa una distribución principalmente en la zona de la llanura colombo-venezolana, donde se reporta la subespecie *G. l. major*. Adicionalmente, muestra dos localidades más en donde estaría presente, la primera es en la parte norte del Guaviare cerca de San José del Guaviare, la

otra localidad es en el departamento de Bolívar rodeando la parte norte de la cordillera Central. Para el modelo del UGM, la distribución es similar, excluyendo las áreas correspondientes al departamento de Bolívar y adicionando algunas áreas en Panamá (Fig. 2-7).

Figura 2-7: Modelos de Distribución utilizando MAXENT (en azul) para las tres poblaciones de *Glossophaga longirostris* presentes en Colombia para el Último Glacial Máximo

Izquierda), y el presente (Derecha). Los puntos rojos corresponden a los registros utilizados para el modelamiento (Ver Anexo 4).


ÚLTIMO GLACIAL MÁXIMO
PRESENTE
CARIBE
MAGDALENA
ORINOCO

3. Discusión

A partir de la integración de tres fuentes de información (morfología, genética y modelos de distribución de nicho), se encontró que las tres subespecies de *Glossophaga longirostris* reportadas para Colombia representan a un solo linaje evolutivo (una especie), con una clina de variación que puede ser producto del aislamiento actual entre poblaciones, previamente conectadas durante el último glaciar máximo.

Desde la perspectiva morfológica, se observa que, aunque existen diferencias significativas entre el tamaño del cráneo de las OTUs, estas no constituyen grupos separados. En cambio, presentan una clina de variación en la disminución del tamaño del cráneo; esta clina estaría presente desde el Valle del Magdalena, hacia el norte en la costa Caribe y luego hacia el oriente en la Orinoquía, resultados que concuerdan con lo reportado por Cárdenas-González et al. (2012).

Burbrink et al. (2022) argumentan que el uso de la categoría de subespecie es inadecuado debido a varias razones: Primero porque la definición de subespecie carece de criterios claros y consistentes, lo que conduce a interpretaciones subjetivas y a una aplicación inconsistente en la taxonomía; segundo, las subespecies no siempre reflejan unidades evolutivas significativas, ya que pueden basarse en diferencias morfológicas mínimas que no representan divergencias genéticas o adaptativas importantes, y por último, el concepto de subespecie no se alinea con una comprensión coherente de la biodiversidad y la especiación, lo que genera confusión en la clasificación biológica.

Por ello, grupos de individuos con características morfológicas diferenciables o con distribuciones diferenciales, pero que no sean linajes evolutivos diagnosticables, deben considerarse como poblaciones. El estudio, descripción y comprensión de sus variaciones genéticas y fenotípicas, siguen siendo una tarea necesaria e invaluable para la ecología y la evolución.

Los resultados obtenidos respaldan lo encontrado por Webster (1993), quien halló una alta variación en la forma del cráneo en las subespecies *G. l. campestris* y *G. l. major*. Este autor menciona que las poblaciones de *G. l. reclusa* y *G. l. longirostris* son similares en forma y que la única variación entre ellas sería el tamaño del cráneo. Adicionalmente, Webster & Handley (1986) mencionaron que existe intergradación entre *G. l. major* y *G. l. longirostris*, y tienen alta variabilidad dentro de cada grupo y superposición entre ellos. Con respecto a *G. l. reclusa*, tanto Webster (1993) como Webster & Handley (1986) señalan que es una subespecie con un gran tamaño tanto craneal como externo, y similar en forma a la subespecie del Caribe. Estos autores señalaron que la posible distribución de *G. l. reclusa* a lo largo del valle del Magdalena podría señalar una clina de variación desde el Caribe (*G. l. longirostris*) hacia el Magdalena. En este trabajo se incluyeron localidades de *G. l. reclusa* del enclave seco de Chicamocha, las cuales se ubican en la mitad de la distribución entre el Caribe y el Valle del Magdalena y que respaldan dicha clina en la morfología entre estas poblaciones.

El análisis de distancias genética nos muestra unas distancias muy cortas (entre 0.6 – 0.8%) entre las tres subespecies evaluadas, lo que está muy por debajo de los valores usados para delimitar especies según el Concepto Genético de Especie para mamíferos (Baker & Bradley, 2006), por lo que, no estamos frente a un caso de especies crípticas, como sí se ha comprobado para *G. soricina* (Calahorra-Oliart et al., 2021).

Los modelos de distribución de especies son herramientas fundamentales para evaluar los nichos ecológicos de poblaciones, permitiendo inferir las condiciones ambientales y geográficas que determinan su presencia. Sin embargo, como señala Soberón (2007), estos modelos evalúan variables ambientales sin considerar las interacciones bióticas de las especies. En el caso de *Anoura* fistulata, el uso de estos modelos ha permitido identificar su amplitud geográfica y ecológica, proporcionando información clave sobre su adaptación a distintos hábitats y recurso disponibles (Mantilla-Meluk et al., 2014). Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que las diferencias morfológicas observadas entre las poblaciones de *G. longirostris* presentes en Colombia, pueden estar relacionadas con variaciones en las condiciones ambientales que influyen en su distribución. Los modelos de distribución indican que las poblaciones actualmente se encuentran separadas, pero no lo han estado por mucho tiempo, lo que sugiere la posibilidad de

migraciones entre ellas y un flujo genético permanente, pero respondiendo a variables ambientales distintas.

Las migraciones entre poblaciones han sido documentadas en otras especies de murciélagos. Por ejemplo, *Leptonycteris curasoae*, una especie de murciélago nectarívoro que habita en áreas secas del norte de Suramérica y presenta simpatría con *G. longirostris* en varias localidades. Soriano et al. (2000), reportaron migraciones en la especie entre localidades de la costa y el interior de Venezuela y Simal et al. (2015) reportan migraciones entre una serie de islas y poblaciones continentales, esto como respuesta a cambios cíclicos en la disponibilidad de recursos a nivel local y al régimen reproductivo anual.

Newton et al. (2003) compararon la estructura poblacional entre *G. longirostris* y *L. curasoae* utilizando una región parcial de la región control del ADN mitocondrial, y encontraron que *L. curasoae* tiene estructura poblacional más débil comparada con *G. longirostris,* sugiriendo una menor movilidad o mayor grado de filopatría. Sin embargo, nuestros resultados sugieren indirectamente que *G. longirostris* ha tenido una conexión genética entre sus poblaciones; en el pasado o posiblemente debido a que también presenta migraciones entre las mismas. Patrones similares de aislamiento han sido evaluados en otras especies con distribuciones disyuntas, como el caso del marsupial *Marmosa robinsoni* (Gutiérrez et al., 2014), donde se determinó que también existe flujo genético entre sus poblaciones. Sin embargo, para determinar si está ocurriendo flujo genético *G. longirostris* y su magnitud, o si el último contacto entre poblaciones sucedió en el pasado, es necesario utilizar marcadores moleculares nucleares variables (i.e., microsatélites o SNPs).

Integrando la evidencia morfológica, genética y ecológica obtenidas en este estudio, podemos concluir que las diferencias morfológicas observadas en *Glossophaga longirostris* no son atribuibles a divergencias genéticas significativas, sino a diferencias ambientales, posiblemente adaptativas, en su distribución. Asimismo, se confirma que esta especie en Colombia corresponde a un solo linaje evolutivo y que las subespecies reportadas corresponden a un solo taxón con poblaciones diferenciadas. De acuerdo con lo argumentado por Burbrink et al. (2022), estas deben considerarse poblaciones con características morfológicas diferenciales. Por ello, cada una de estas poblaciones puede ser tratada como una Unidad de Manejo Independiente para su conservación (sensu Moritz, 1994). Estas conclusiones coinciden con las de Soriano et al. (2000b), quienes

señalaron que G. l. longirostris, G. l. major y la fracción venezolana de G. l. campestris pertenecen a una misma subespecie, referible como G. l. longirostris.

4. Conclusiones y recomendaciones

4.1 Conclusiones

En este estudio se concluye que las diferencias morfológicas entre las subespecies de *Glossophaga longirostris* presentes en Colombia no corresponden a linajes evolutivos independientes, ni a diferencias genéticas significativas, sino que resultan del aislamiento geográfico de sus poblaciones. Este aislamiento podría estar generando posibles diferencias adaptativas, manifestadas en las variaciones morfológicas observadas. Se identificó una clina de variación morfológica que se extiende desde el Magdalena hacia la costa Atlántica y, posteriormente, hacia el este del continente.

Para futuras investigaciones, es fundamental incluir muestras de todas las subespecies y de los países donde *Glossophaga longirostris* está presente. Además, se recomienda el uso de marcadores moleculares nucleares con mayor variabilidad, como SNPs o microsatélites, para comprender mejor la dinámica poblacional de la especie y evaluar el grado de flujo genético entre sus poblaciones.

A. Anexo 1: Lista de especímenes examinados

Morfología

Glossophaga longirostris OTU Caribe

COLOMBIA. Atlántico: Barranquilla (ICN 7813, 7814); **Bolívar**: Cartagena (ICN 18429, 18430, 18431, 18432, 18434, 18435, 18436, 18437, 18438, 18439, 18440, 18441, 18442); **Cesar:** Valledupar (ICN 21265); **La Guajira:** Albania (ICN 19417, 19418); Barrancas (ICN temporal CCG 002); Distracción (ICN 23275, 23276, 23277); Hatonuevo (ICN 14956); Maicao (ICN 14957); Nazareth (ICN 24438, 24446); Serranía de Macuira (ICN 8844, 8845); Uribia (ICN 5815, 5816, 5817); **Magdalena:** Sitionuevo (ICN 15463, 15465, 16132); Santa Marta (ICN 5361, 5362, 5603, 7842, 7842, 7844, 7845, 7846, 7847, 8996, IND 3497, 3500, 3502, 3530, 3532, 4195, 4229)

Glossopha longirostris OTU Magdalena

COLOMBIA. Huila: El Agrado (ICN Temporal D3M 357, 358, 382, 383, MCC 031, MRP 788, 865, VPP 021); Gigante (ICN temporal D3M 367, 376, MCC 025); Villavieja (ICN 8442); Baraya (ICN 13561, 13562, 13563, 13564, 13565, 13566, 16612, 16613, 16614, 16615); **Santander:** Piedecuesta (13688, 13689, 13690, 13691, 13695, 14028, 14029, 14435, 16718, 16720)

Glossophaga longirostris OTU Orinoquía

COLOMBIA. Vichada: Cumaribo (ICN 24746, 24747, 24748); Puerto Carreño (ICN 12691, 13952, 13954, 13955, 13956, 13958, 13959, 13960, 13961, IND 0550, 0551, 2017, 2224, 4053, ICN temporal D3M 385); La Primavera (ICN 24315); **Casanare:** Paz de Ariporo (ICN temporal RCFR 474).

B. Anexo 2: Secuencias incluidas en el análisis filogenético del gen Citocromo Oxidasa l con número de acceso y localidad.

Número de catalogo y acceso	Ubicación del tejido	Localidad
ABCSA910-06 JF447819	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABGYA008-06 JF454671	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYA009-06 JF454673	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYA010-06 JF454674	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYA011-06 JF454675	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYA012-06 JF454676	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYA013-06 JF454672	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG585-08 JF454668	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG615-08 JF454664	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG616-08 JF454660	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG625-08 JF454666	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG668-08 JF454663	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG669-08 JF459162	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG684-08 JF454659	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo

ABGYG685-08 JF454669	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG707-08 JF454662	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG888-08 JF454661	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG938-08 JF454665	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG963-08 JF454667	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABGYG986-08 JF454670	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
ABSA001-06 JF447807	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA007-06 JF447813	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA022-06 JF447808	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA023-06 JF447818	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA024-06 JF447817	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA025-06 JF447816	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA026-06 JF447815	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA033-06 JF447814	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
ABSA045-06 JF447812	Royal Ontario Museum	Venezuela-Guarico-Río Orituco
ABSA046-06 JF447811	Royal Ontario Museum	Venezuela-Guarico-Río Orituco
ABSA047-06 JF447810	Royal Ontario Museum	Venezuela-Guarico-Río Orituco
ABSA048-06 JF447809	Royal Ontario Museum	Venezuela-Guarico-Río Orituco
BCBN097-05 JF454658	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
BCBN100-05 EF080359	Royal Ontario Museum	Guyana-Upper Takutu-Upper Essequibo
BCBNT156-06 JF448039	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
BCBNT182-06 JF447805	Royal Ontario Museum	Venezuela-Amazonas-Pozón
BCBNT217-06 JF448038	Royal Ontario Museum	Venezuela-Bolívar-Hato la Florida
BCBNT226-06 JF447804	Royal Ontario Museum	Venezuela-Guarico-Río Orituco
BCBNT228-06 JF447806	Royal Ontario Museum	Venezuela-Guarico-Río Orituco
CCG002	ICN	Santa Marta - Magdalena
CCG008	ICN	Santa Marta - Magdalena
CCG005	ICN	Santa Marta - Magdalena
MRP788	ICN	Huila - Quimbo
D3M357	ICN	Huila - Quimbo
D3M358	ICN	Huila - Quimbo
D3M376	ICN	Huila - Quimbo
D3M382	ICN	Huila - Quimbo

MCC025	ICN	Huila - Quimbo
MCC031	ICN	Huila - Quimbo
NMN005	ICN	Vichada - Puerto Carreño
CMB065	ICN	Vichada - Puerto Carreño
RCFR474	ICN	Casanare - Paz de Ariporo

C. Anexo 3: Tabla de medidas morfológicas de los individuos examinados.

Número Museo	SEXO	GSL	CBL	ZW	LR	MB	AI	BBC	HBC	LMT	LMaT	WAM	WAC	ML
14956_Gua	Hembra	24.33	23.58	10.51	8.80	9.72	4.29	8.86	7.05	8.44	8.92	6.48	4.51	17.36
14957_Gua	Hembra	23.32	21.68	10.26	8.07	9.44	4.51	9.11	7.42	7.88	8.39	5.87	4.30	16.07
15463_Mag	Hembra	24.23	22.69	?	8.62	9.69	4.66	8.92	7.33	8.45	8.75	6.54	4.77	16.98
15465_Mag	Hembra	23.79	22.54	?	8.51	9.47	4.35	8.77	7.10	8.29	8.69	6.05	4.40	16.29
16132_Mag	Macho	24.56	22.92	10.48	8.18	9.84	4.58	8.9	7.38	8.39	8.85	6.23	4.53	16.93
18429_Bol	Hembra	23.53	22.06	?	8.69	9.32	4.39	8.68	7.29	8.11	7.50	6.04	4.22	14.19
18430_Bol	Macho	?	22.09	?	8.16	9.51	4.53	8.73	7.22	8.38	8.83	?	4.50	?
18431_Bol	Hembra	23.12	21.73	?	8.31	9.53	4.76	8.85	7.25	7.98	?	6.61	4.49	16.38
18432_Bol	Macho	23.47	22.02	?	8.22	?	4.30	8.86	7.35	8.23	8.47	6.62	4.30	16.38
18434_Bol	Hembra	23.41	22.00	9.98	8.56	9.53	4.28	8.80	7.13	7.96	8.60	6.28	4.30	16.44
18435_Bol	Macho	24.09	22.62	10.06	8.75	9.63	4.52	8.88	7.55	8.13	8.78	6.46	4.49	16.86
18436_Bol	Hembra	23.09	21.90	9.92	7.88	9.59	4.39	8.83	6.99	7.91	8.37	6.02	4.29	16.58
18437_Bol	Hembra	23.33	22.21	?	7.93	9.53	4.35	8.72	7.20	8.23	8.67	6.57	4.52	?
18438_Bol	Macho	22.83	21.91	9.94	8.14	9.44	4.46	8.99	7.35	7.66	8.24	5.83	4.48	16.27
18439_Bol	Hembra	22.42	20.46	8.65	7.80	9.35	4.02	8.75	7.27	7.87	8.32	5.93	4.03	15.10
18440_Bol	Macho	22.95	21.83	?	8.24	9.43	4.27	8.93	7.23	7.93	8.56	6.19	4.17	?
18441_Bol	Hembra	22.68	21.17	9.57	7.93	9.31	4.06	8.81	7.06	8.08	8.64	6.24	4.23	15.96

18442_Bol	Macho	24.02	22.79	?	8.65	9.87	4.68	9.17	7.69	8.24	8.69	6.47	4.55	16.89
19417_Gua	Hembra	23.84	22.23	?	8.42	9.56	4.33	9.05	7.30	8.28	8.49	6.24	4.22	?
19418_Gua	Hembra	23.79	22.42	10.36	8.56	9.83	4.44	9.34	7.49	8.19	8.71	6.31	4.45	16.73
21265_Ces	Hembra	23,90	22,28	9,91	8,57	9,47	4,84	9,31	7,73	8,09	?	6,23	4,18	16,35
23275_Gua	Macho	23.63	22.54	?	8.38	9.46	4.53	8.88	7.53	8.18	8.68	6.30	4.54	16.38
23276_Gua	Hembra	23.80	22.32	10.02	8.48	9.42	4.66	8.79	7.30	8.21	8.73	6.69	4.42	16.62
23277_Gua	Macho	24.05	22.26	10.42	8.30	9.66	4.64	9.01	7.60	8.03	8.62	6.35	4.68	16.53
24438_Gua	Hembra	23.74	22.60	9.94	9.31	9.64	5.23	8.93	7.39	8.33	8.79	6.14	4.37	16.66
24446_Gua	?	24,12	22,58	10,62	8,28	9,65	5,03	9,57	7,63	8,28	?	6,25	4,47	16,53
5361_Mag	Hembra	23.39	22.07	?	8.47	9.54	4.54	8.77	7.45	7.92	8.82	6.01	4.41	16.74
5362_Mag	Hembra	23.88	22.49	10.14	8.38	9.63	4.39	8.98	7.47	8.25	8.37	6.63	4.48	16.45
5603_Mag	Hembra	22.86	21.71	?	8.11	9.24	4.49	8.64	6.93	7.93	8.34	6.13	4.11	15.96
5815_Gua	Hembra	?	22.26	?	8.44	9.48	4.3	9.12	7.46	8.13	8.74	6.09	4.09	?
5816_Gua	Macho	23.63	22.1	?	8.87	9.25	4.58	8.66	7.1	8.15	8.77	6.09	4.05	16.26
5817_Gua	Macho	22.7	21.33	?	8.44	9.25	4.24	9.06	7.11	7.73	8.3	5.95	4.07	16.24
7813_Atl	Macho	22.82	20.97	?	8.07	8.35	4.47	8.27	7.35	7.6	7.82	5.69	4.08	15.83
7814_Atl	Hembra	23,00	21.55	?	8.52	9.41	4.53	8.58	7.47	8.12	8.63	6.03	4.29	16.31
7842_Mag	Macho	23.43	22.13	10.12	8.32	9.41	4.4	8.93	7.12	8.03	8.64	6.33	4.54	?
7843_Mag	Macho	22.72	21.55	10.34	8.26	9.49	4.62	8.73	7.37	7.74	8.41	6.34	4.33	15.59
7844_Mag	Macho	23.93	22.53	10.77	9.02	9.74	4.56	9.18	7.5	8.12	8.67	6.31	4.66	16.96
7845_Mag	Macho	23.34	22.13	10.2	8.21	9.55	4.3	9.15	7.12	8.08	8.69	6.13	4.48	?
7846_Mag	Macho	23.36	21.96	?	8.41	9.42	4.44	8.89	7.66	7.92	8.38	6.04	4.51	15.58
7847_Mag	Macho	23.73	22.38	?	8.44	9.21	4.32	8.74	6.89	?	8.44	?	4.36	16.24
8844_Gua	Hembra	?	22.24	10.12	8.05	9.74	3.91	9.34	7.06	8.22	8.59	6.03	4.41	16.75
8845_Gua	Macho	24.07	22.81	10.17	8.41	9.69	4.67	9.19	7.17	8.26	8.91	6.46	4.68	17.2
8996_Mag	Macho	23.25	22.12	10.49	8.30	9.64	4.79	8.87	7.42	7.91	8.40	6.28	4.46	16.26
CCG_002_Gua	Macho	23.69	21.97	10.43	8.16	9.52	4.38	9.16	7.58	7.87	8.36	6.34	4.47	16.11
IND 3497_Mag	Macho	23.44	21.91	?	8.27	9.38	4.28	8.99	7.04	7.92	8.47	6.07	4.37	16.29
IND 3500_Mag	Macho	24.36	22.90	?	8.73	9.77	4.69	9.05	7.22	8.76	9.23	6.45	4.80	17.09
IND 3502_Mag	Macho	23.71	22.43	?	8.25	9.78	4.52	8.89	7.13	8.15	8.66	6.13	4.44	16.46
IND 3530_Mag	Macho	23.98	22.68	10.31	8.67	9.87	4.62	9.03	6.82	8.24	8.71	6.22	4.58	17.21
IND 3531_Mag	Macho	23.94	22.62	10.40	9.39	9.99	4.64	9.18	7.58	8.29	8.75	6.48	4.83	16.96
IND 4195_Mag	Hembra	23.45	22.16	10.32	8.43	9.73	4.58	8.96	6.97	8.18	8.61	6.21	4.46	?

IND 4229_Mag	Hembra	23.82	22.26	10.13	8.40	9.83	4.37	9.13	6.75	8.05	8.35	6.27	4.61	16.67
13561_Hui	Hembra	23.54	21.92	9.95	8.23	9.33	4.23	8.68	6.93	8.28	8.61	6.45	4.32	16.33
13562_Hui	Macho	23.77	22.62	10.58	8.41	9.96	4.48	8.96	7.28	8.32	8.95	6.66	4.84	16.82
13563_Hui	Macho	23.77	22.19	10.34	8.62	9.19	4.54	8.75	7.32	8.24	8.81	6.31	4.76	16.49
13565_Hui	Hembra	23.64	22.45	9.71	8.49	9.41	4.59	8.48	7.02	8.39	8.63	6.11	4.15	16.50
13566_Hui	Hembra	23.30	22.39	10.27	8.50	9.37	4.35	8.89	7.32	8.23	8.73	6.08	4.15	16.54
13688_San	Hembra	23.52	22.25	?	8.36	9.33	4.19	8.32	6.90	8.16	8.48	5.88	4.41	16.52
13689_San	Hembra	24.75	23.27	10.05	8.91	9.50	4.43	8.56	7.37	8.53	8.89	6.34	4.67	?
13690_San	Macho	24.89	23.73	10.39	8.99	9.79	4.59	8.95	7.47	8.56	9.07	6.4	4.68	17.69
13691_San	Macho	23.8	22.55	10.12	8.47	9.6	4.45	8.64	7.02	8.38	8.67	6.14	4.31	?
13695_San	Macho	?	23.02	10.14	8.74	9.87	4.41	8.81	7.19	8.49	9.00	6.29	4.84	?
14027_San	Macho	?	22.6	10.15	8.32	9.47	4.56	8.97	7.36	8.61	8.88	6.17	4.65	?
14028_San	Hembra	25.46	23.95	10.33	9.40	9.92	4.44	9.12	7.44	9.16	9.63	6.33	4.64	?
14029_San	Hembra	?	23.42	10.22	8.74	9.48	4.48	8.93	7.35	8.64	8.98	6.14	4.48	?
14435_San	Macho	24.06	22.77	10.47	8.88	9.73	4.51	8.93	7.09	8.58	8.82	6.29	4.60	?
16612_Hui	Macho	23.77	22.61	10.21	8.58	9.76	4.5	8.98	7.48	8.25	8.78	6.17	?	16.62
16613_Hui	Hembra	23.65	22.63	10.52	8.33	9.77	4.42	9.10	7.61	8.29	8.64	6.19	4.48	16.75
16614_Hui	Hembra	23.63	22.3	10.52	8.13	9.84	4.39	9,00	7.96	8.22	8.59	6.57	4.31	16.16
16615_Hui	Hembra	24.02	22.35	9.9	8.36	9.73	4.38	8.99	7.46	8.54	8.93	6.42	4.28	16.62
16718_San	Macho	24.92	23.66	?	9.16	9.72	4.65	8.74	7.30	8.63	8.87	6.47	4.62	17.48
16720_San	Hembra	24.20	23.02	10.26	8.75	9.67	4.40	8.56	7.08	8.36	8.74	6.25	4.47	16.98
8442_Hui	Hembra	23.73	22.32	?	8.12	9.48	4.27	8.56	7.61	8.06	8.9	6.19	4.31	15.9
D3M 357_Hui	Hembra	24.27	22.76	10.74	9.56	9.9	5.57	9.16	7.78	8.6	8.73	6.47	4.54	?
D3M 358_Hui	Hembra	23.77	22.28	10.47	9.17	9.58	5.07	9.1	7.68	8.26	8.81	6.33	4.77	16.38
D3M 367_Hui	Hembra	24.73	23.2	10.55	9.77	9.95	5.27	9.38	7.85	8.8	9.24	6.45	4.74	16.98
D3M 376_Hui	Hembra	24.62	22.88	9.98	9.87	9.63	5.07	8.77	7.23	8.7	8.94	6.15	4.43	16.52
D3M 382_Hui	Hembra	24.21	22.58	9.94	9.32	9.67	5.32	9.07	7.7	8.55	8.98	6.19	4.64	16.68
D3M 383_Hui	Macho	24.32	22.61	10.67	9.5	9.98	5.18	9.07	7.44	8.33	8.88	6.56	5.11	16.74
MCC 025_Hui	Macho	24.02	22.51	10.23	9.33	9.65	4.95	8.99	7.57	8.46	8.97	6.41	4.77	16.53
MCC 031_Hui	Macho	24.48	22.97	10.73	9.63	9.93	4.91	9.03	7.47	7.95	9.07	6.52	4.83	17.33
MRP_788_Hui	Macho	24.31	23.92	10.71	8.35	10.01	4.65	9.12	7.37	8.56	8.91	6.49	4.58	16.90
MRP_cf_865_Hui	?	23.08	21.46	9.62	8.39	9.19	4.34	8.84	7.48	7.81	7.92	5.90	4.23	15.51
VPP 021_Hui	Hembra	24.23	22.57	10.23	9.36	9.61	5.05	8.8	7.36	8.51	9.10	6.38	4.57	16.39

12691_Vic	Macho	22.49	20.71	?	8.08	9.29	4.3	8.89	7.47	7.66	8.1	5.66	4.22	15.55
13952_Vic	Macho	23.66	22.19	9.99	8.34	9.58	4.57	9.21	7.58	7.99	8.37	6.12	4.29	15.88
13954_Vic	Macho	22.92	21.54	10.15	8.15	9.32	4.28	8.76	7.36	7.94	8.55	6.29	4.35	16.08
13955_Vic	Macho	22.32	20.95	9.77	7.8	9.21	4.39	8.79	7.4	7.74	8.27	5.83	4.22	15.51
13956_Vic	Hembra	22.47	21.32	9.64	7.94	9.08	4.25	8.38	7.19	7.87	8.25	5.92	4.05	15.74
13958_Vic	Macho	22.11	20.8	?	7.89	?	4.21	8.3	7.27	7.75	8.28	5.69	4.13	15.66
13959_Vic	Hembra	23.31	?	?	8.42	9.24	4.26	8.82	7.32	8.19	8.63	5.88	3.97	16.15
13960_Vic	Macho	22.9	21.1	9.91	8.34	9.45	4.45	9.03	7.76	7.95	8.5	6.03	4.22	15.91
13961_Vic	Macho	22.45	21.11	9.91	8.1	8.55	4.53	8.58	7.55	7.92	8.44	5.92	4.32	15.63
24315_Vic	Hembra	22.24	20.29	9.21	7.97	8.89	4.18	8.39	7.33	7.44	5.6	5.65	4.3	15.41
ICN 24746_Vic	Hembra	22.36	20.72	9.38	8.70	8.80	4.72	8.41	7.06	7.75	8.30	5.89	4.01	15.64
ICN 24747_Vic	Hembra	22.96	21.52	?	9.17	9.13	4.88	8.51	7.49	7.93	8.31	6.02	4.15	15.67
ICN 24748_Vic	Macho	22.81	21.21	9.88	8.83	9.08	4.88	9.04	7.82	7.75	8.08	5.85	4.30	?
IND 0550_Vic	Macho	22.55	21.17	?	8.38	9.16	4.36	8.60	7.07	7.71	?	5.95	4.07	?
IND 0551_Vic	Hembra	22.76	21.44	?	7.16	9.03	4.16	8.69	7.34	7.79	8.27	5.41	3.89	15.50
IND 2017_Vic	Hembra	23.03	21.80	?	8.39	9.35	4.22	8.87	7.45	7.73	8.47	5.65	3.88	15.94
IND 2224_Vic	Macho	21.93	20.59	?	7.93	9.16	4,12	8.87	7.47	7.63	8.17	5.73	4.13	15.45
IND 4053_Vic	Macho	22.85	21.44	10.25	7.94	?	4.33	9.01	7.36	8.04	8.43	5.94	4.23	15.26
RCFR 474_Cas	Macho	23.02	21.38	10.07	7.72	9.61	4.39	9.12	7.71	7.74	8.27	5.89	4.2	15.41
D3M1385_Vic	Macho	23,76	22,02	10,18	8,00	9,55	4,77	9,01	7,41	8,52	?	6,05	4,53	16,13

D. Anexo 4: Lista de registros usados en los Modelos de Distribución

NÚMERO MUSEO, COLECTOR O RECURSO	OTU	LATITUD	LONGITUD	GENÉTICAMENTE CONFIRMADAS
ICN_7813	CARIBE	10,9821110	-74,7895630	X
ICN_18429	CARIBE	10,3913460	-75,4818900	X
ICN_18431	CARIBE	10,3608250	-75,5464860	X
ICN_18434	CARIBE	10,3224120	-75,5815370	X
ICN_18435	CARIBE	10,3378790	-75,5604270	X
ICN_18438	CARIBE	10,3505040	-75,5494900	X
ICN_5603	CARIBE	10,4091750	-75,5150900	X
ICN 21265	CARIBE	10,6136111	-73,2202778	X
ICN 23275	CARIBE	10,9194000	-72,8996000	X
ICN 24438_Gua	CARIBE	12,1734000	-71,3286000	X
CCG_002	CARIBE	11,0331111	-72,6030556	X
ICN_14956	CARIBE	11,1071760	-72,5612650	X
ICN_14957	CARIBE	11,1512222	-72,5224457	X
ICN_19417	CARIBE	11,1461490	-72,5124720	X
ICN_5815	CARIBE	12,1783500	-71,2861800	X
ICN_8844	CARIBE	12,1445300	-71,3414800	X
ICN_15463	CARIBE	10,7189861	-74,4839722	X

ICN_15465	CARIBE	10,6660556	-74,5159444	X
ICN_16132	CARIBE	10,7061917	-74,4736556	X
ICN_5361	CARIBE	11,3277300	-74,1106700	X
ICN_7842	CARIBE	11,3093000	-73,9326000	X
ICN_7843	CARIBE	11,3334000	-74,0329200	X
ICN_7844	CARIBE	11,3213300	-74,0529400	X
ICN_7847	CARIBE	11,2998800	-73,9114600	X
IND_3497	CARIBE	10,6870000	-74,4866000	X
ICN_13561	MAGDALENA	3,285395	-74,973052	X
ICN_8442	MAGDALENA	3,131583	-75,227838	X
D3M 357_Hui	MAGDALENA	2,2660	-75,6743	X
D3M 367_Hui	MAGDALENA	2,3781	-75,6275	X
D3M 376_Hui	MAGDALENA	2,3606	-75,6398	X
D3M 382_Hui	MAGDALENA	2,2676	-75,6752	X
MCC031	MAGDALENA	2,2681	-75,6710	X
MRP788	MAGDALENA	2,2742	-75,6559	X
VPP021	MAGDALENA	2,3039	-75,6933	X
ICN_13688	MAGDALENA	6,80163	-72,967889	X
ICN_13695	MAGDALENA	6,822858	-73,003469	X
ICN_14028	MAGDALENA	6,836322	-73,006368	X
ICN_14435	MAGDALENA	6,814322	-72,999937	X
ICN_16718	MAGDALENA	6,82346	-72,988186	X
RCFR474	ORINOQUÍA	6,0960	-70,1561	X
ICN_12691	ORINOQUÍA	5,3522	-67,8542	X
ICN_13952	ORINOQUÍA	5,3000	-67,8946	X
ICN_13955	ORINOQUÍA	5,2833	-67,9713	X
ICN_13959	ORINOQUÍA	5,3547	-67,8613	X
ICN_13960	ORINOQUÍA	5,3500	-67,8613	X
ICN_13961	ORINOQUÍA	5,2833	-67,8613	X
ICN 24315_Vic	ORINOQUÍA	6,0811	-69,1738	X
IND_2017	ORINOQUÍA	5,3434	-67,8400	X
IND_2224	ORINOQUÍA	5,3394	-67,8414	X
ICN 24746_Vic	ORINOQUÍA	6,0985	-67,5052	X
ICN 24747_Vic	ORINOQUÍA	6,0842	-67,5393	X
D3M 1385	ORINOQUÍA	5,231333	-69,98466	X

GBIF	ORINOQUÍA	6,234	-69,716083	
GBIF	ORINOQUÍA	6,255	-69,714722	
GBIF	CARIBE	10,747	-75,161944	
GBIF	CARIBE	10,747	-75,161944	
GBIF	CARIBE	10,747	-75,161944	
GBIF	CARIBE	10,749	-75,161389	
GBIF	CARIBE	10,749	-75,161389	
GBIF	CARIBE	10,749	-75,161389	
GBIF	CARIBE	10,75	-75,162278	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,747	-75,161944	
GBIF	CARIBE	10,747	-75,161944	
GBIF	CARIBE	10,747	-75,161944	
GBIF	CARIBE	10,749	-75,161389	
GBIF	CARIBE	10,749	-75,161389	
GBIF	CARIBE	10,749	-75,161389	
GBIF	CARIBE	10,75	-75,162278	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,762	-75,154361	
GBIF	CARIBE	10,964	-74,796389	
GBIF	CARIBE	10,964	-74,796389	
GBIF	CARIBE	10,983	-74,8	
GBIF	CARIBE	4,917	-76,15	
GBIF	CARIBE	4,917	-76,15	
GBIF	CARIBE	4,917	-76,15	
GBIF	CARIBE	4,917	-76,15	
GBIF	CARIBE	10,331	-75,49128	
GBIF	CARIBE	10,331	-75,49128	
GBIF	CARIBE	10,683	-74,79639	
GBIF	CARIBE	10,683	-74,79639	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	

GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	

GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,382	-75,5775	
GBIF	CARIBE	10,349	-75,571498	
GBIF	CARIBE	10,349	-75,571498	
GBIF	CARIBE	10,35	-75,544964	
GBIF	CARIBE	10,359	-75,596	
GBIF	MAGDALENA	4,997	-75,594417	
GBIF	MAGDALENA	4,997	-75,594417	
GBIF	ORINOQUÍA	6,096	-70,156072	
GBIF	CARIBE	9,231	-73,830633	
GBIF	CARIBE	9,231	-73,830087	
GBIF	CARIBE	9,231	-73,830222	
GBIF	CARIBE	9,231	-73,830633	
GBIF	CARIBE	9,231	-73,830087	
GBIF	CARIBE	9,231	-73,830222	
GBIF	CARIBE	8,619	-73,8025	
GBIF	MAGDALENA	4,986	-77,3525	
GBIF	MAGDALENA	4,986	-77,3525	
GBIF	MAGDALENA	5,046	-77,30495	
GBIF	MAGDALENA	5,046	-77,30495	
GBIF	MAGDALENA	5,046	-77,30495	

GBIF	MAGDALENA	5,046	-77,30495	
GBIF	MAGDALENA	5,046	-77,30495	
GBIF	MAGDALENA	5,367	-77,338406	
GBIF	MAGDALENA	4,303	-74,800833	
GBIF	MAGDALENA	4,303	-74,800833	
GBIF	MAGDALENA	4,303	-74,8008	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,152	-75,022084	
GBIF	MAGDALENA	3,333	-75,183333	
GBIF	MAGDALENA	3,333	-75,183333	
GBIF	MAGDALENA	3,333	-75,183333

GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,815556	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,04	-72,808611	
GBIF	CARIBE	11,65	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,67	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,67	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,67	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,68	-71,92	
GBIF	CARIBE	11,73	-71,83	

GBIF	CARIBE	11,73	-71,83	
GBIF	CARIBE	11,73	-71,83	
GBIF	CARIBE	11,73	-71,83	
GBIF	CARIBE	11,73	-71,83	
GBIF	CARIBE	11,73	-71,83	
GBIF	CARIBE	11,237	-74,062778	
GBIF	CARIBE	11,299	-73,9	
GBIF	CARIBE	11,299	-73,9	
GBIF	CARIBE	11,299	-73,9	
GBIF	CARIBE	11,308	-73,916667	
GBIF	CARIBE	11,308	-73,916667	
GBIF	CARIBE	11,308	-73,916667	
GBIF	CARIBE	11,308	-73,916667	
GBIF	CARIBE	11,308	-73,916667	
GBIF	CARIBE	11,308	-73,916667	
GBIF	CARIBE	11,308	-73,916667	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,9675	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,945278	
GBIF	CARIBE	11,316	-73,945278	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	

GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,317	-74,106944	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	

GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,051389	
GBIF	CARIBE	10,625	-74,2959	
GBIF	CARIBE	10,625	-74,2959	
GBIF	CARIBE	10,655	-74,5327	
GBIF	CARIBE	10,655	-74,5327	
GBIF	CARIBE	10,655	-74,5327	
GBIF	CARIBE	10,655	-74,5327	
GBIF	CARIBE	10,664	-74,447	
GBIF	CARIBE	10,664	-74,447	
GBIF	CARIBE	11,3	-73,9115	
GBIF	CARIBE	11,309	-73,9326	
GBIF	CARIBE	11,318	-73,9479	
GBIF	CARIBE	11,321	-74,0529	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,1107	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,1107	
GBIF	CARIBE	11,328	-74,1107	
GBIF	CARIBE	10,828	-73,6925	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	

GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,233	-74,1167	
GBIF	CARIBE	11,247	-74,2017	
GBIF	CARIBE	11,247	-74,2017	
GBIF	CARIBE	11,247	-74,2017	
GBIF	MAGDALENA	0,502	-77,228608	
GBIF	MAGDALENA	0,502	-77,228608	
GBIF	MAGDALENA	4,383	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,383	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,383	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,383	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,383	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,383	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,582	-75,833431	
GBIF	MAGDALENA	4,585	-75,856864	
GBIF	MAGDALENA	4,717	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,717	-75,733333	
GBIF	MAGDALENA	4,75	-75,733333	
GBIF	CARIBE	9,706	-75,68362	
GBIF	CARIBE	9,528	-75,58	
GBIF	MAGDALENA	3,527	-75,070278	
GBIF	MAGDALENA	3,527	-75,070278	
GBIF	MAGDALENA	3,527	-75,070278	
GBIF	MAGDALENA	3,81	-75,024972	
GBIF	MAGDALENA	3,81	-75,024722	
GBIF	MAGDALENA	3,81	-75,024722	
GBIF	MAGDALENA	3,817	-74,707359	
GBIF	MAGDALENA	4,009	-74,845457	
GBIF	MAGDALENA	4,289	-75,214722	
GBIF	MAGDALENA	4,289	-75,214722	
GBIF	MAGDALENA	4,289	-75,214722	
GBIF	MAGDALENA	4,289	-75,214722	
GBIF	MAGDALENA	4,599	-74,828889	
GBIF	MAGDALENA	4,599	-74,828889	
GBIF	MAGDALENA	4,639	-74,892222	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,802028	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,802028	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	

GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,843	-74,798944	
GBIF	MAGDALENA	4,848	-74,800937	
GBIF	MAGDALENA	4,848	-74,800937	
GBIF	MAGDALENA	4,85	-74,808056	
GBIF	MAGDALENA	4,85	-74,808056	
GBIF	MAGDALENA	4,85	-74,808056	
GBIF	MAGDALENA	4,85	-74,785636	
GBIF	MAGDALENA	4,851	-74,808056	
GBIF	MAGDALENA	4,851	-74,808056	
GBIF	MAGDALENA	4,851	-74,808056	
GBIF	MAGDALENA	4,852	-74,816667	
GBIF	MAGDALENA	3,826	-76,525278	
GBIF	ORINOQUÍA	5,868	-68,841417	
GBIF	ORINOQUÍA	5,868	-68,841417	
GBIF	ORINOQUÍA	5,283	-67,971275	
GBIF	ORINOQUÍA	5,3	-67,894607	
GBIF	ORINOQUÍA	5,3	-67,894607	
GBIF	ORINOQUÍA	5,3	-67,894607	
GBIF	ORINOQUÍA	5,3	-67,894607	
GBIF	ORINOQUÍA	5,3	-67,894607	
GBIF	ORINOQUÍA	5,3	-67,894607	
GBIF	ORINOQUÍA	5,3	-67,894607	
GBIF	ORINOQUÍA	5,352	-67,8542	
GBIF	ORINOQUÍA	5,352	-67,8542	

GBIF	ORINOQUÍA	5,352	-67,8542	
GBIF	ORINOQUÍA	5,352	-67,8542	
GBIF	ORINOQUÍA	6,188	-67,473056	

Bibliografía

Baker, R. J., & Bradley, R. D. (2006). Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy 87*(4), 643-662. https://doi.org/10.1644/06-MAMM-F-038R2.1

Brown, J. L., Hill, D. J., Dolan, A. M., Carnaval, A. C., & Haywood, A. M. (2018). Paleoclim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific Data*, 5. https://doi.org/10.1038/sdata.2018.254

Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., & Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy, 99*(1), 1-14. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147

Burbrink, F. T., Crother, B. I., Murray, C. M., Smith, B. T., Ruane, S., Myers, E. A., & Pyron, R. A. (2022). Empirical and philosophical problems with the subspecies rank. *Ecology and Evolution, 12*(7), 1-17. https://doi.org/10.1002/ece3.9069

Burnaby, T. P. 1966. Growth-Invariant discriminant functions and generalized distances. *Biometrics 22* (1), 96-110. https://doi.org/10.2307/2528217

Calahorra-Oliart, A., Ospina-Garcés, S.M., & León-Paniagua, L. (2021). Cryptic species in *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae): do morphological data support molecular evidence? *Journal of Mammalogy, 102*, 54-68. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa116

Cárdenas-González C., Fernández-Rodríguez R. C., Rodríguez-Posada M. E. (2012). Variación craneométrica y distribución intraespecífica de *Glossophaga longirostris* Miller, 1898 en Colombia. En *II Congreso Latinoamericano y XXV Jornadas Argentinas de Mastozoología: Libro de resúmenes* (pp. 94-95). Comisión Organizadora Local.

Clare, E. L., Lim, B. K., Fenton, M. B., & Hebert, P. D. N. (2011). Neotropical bats: Estimating species diversity with DNA barcodes. *PLoS ONE,* *6*(7), 1-14. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022648

Clement, M., Posada, D., & Crandall, K. A. (2000). TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular ecology*, *9*(10), 1657–1659. https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.01020.x

Díaz, M. M., Solari, S., Gregorin, R., Aguirre, L. F., Barquez, R. M. (2021). *Clave de Identificación de los murciélagos Neotropicales. Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina,* No 4.

Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leath-wick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz & N. E. Zimmermann (2006): Novel methods improve prediction of species' distributions form occurrence data. *Ecography, 29* (129–151).

Emmons, L. H., (1997) *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide.* 2nd Edition, The University of Chicago Press, Chicago and London.

Esquivel, D. A., Penagos, A. P., García-R., S., & Bennett, D. (2020). New records of pygmy round-eared bat, *Lophostoma brasiliense* peters, 1867 (Chiroptera, Phyllostomidae), and updated distribution in Colombia. *Check List*, *16*(2), 277-285 https://doi.org/10.15560/16.2.277

Excoffier, L., Lischer, H. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of program to perform population genets analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology Resources. 10* (564-567). https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *37*(12), 4302-4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Gutiérrez, E. E., Anderson, R. P., Voss, R. S., Ochoa-G., J., Aguilera, M., & Jansa, S. A. (2014). Phylogeography of *Marmosa robinsoni*: Insights into the biogeography of dry forests in northern South America. *Journal of Mammalogy*, *95* (1175-1188). https://doi.org/10.1644/14-MAMM-A-069

Griffiths, T. A., & Gardner, A. L. 2008. Subfamily Glossophaginae Bonaparte, 1845. *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (A. L. Gardner, ed.). The University of Chicago Press, Chicago.

Hammer, Ø., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia. Electronica*, 4(1), 1-9.

Hoffmann, F. G., & Baker, R. J. (2001). Systematics of bats of the genus *Glossophaga* (Chiroptera: Phyllostomidae) and phylogeography in *S. Soricina* based on the cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 1092-1101. https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<1092:SOBOTG>2.0.CO;2

Hoffmann, F. G., Platt, R. N., Mantilla-Meluk, H., Medellin, R. A., Baker, R. J. (2019). Geographic and genetic variation in bats of genus *Glossophaga*. Special publications – The Museum, Texas Tech University. 187.

Kalyaanamoorthy, S., Minh, B. Q., Wong, T. K., Haeseler, A., Jermiin, L. S. (2017). ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods,* 14, 587–589. https://doi.org/10.1038/nmeth.4285

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547-1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Mammal Diversity Database. (2024). Mammal Diversity Database (Version 1.13) [Data set]. Zenodo. https://doi.org/10.5281/zenodo.10595931

Mantilla-Meluk, H., Siles, L., & Aguirre, L. F. (2014). Geographic and ecological amplitude in the nectarivorous bat *Anoura fistulata* (Phyllostomidae: Glossophaginae). *Caldasia*, 36(2), 373-388.

Minh, B. Q., Schmidt, H. A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M. D., von Haeseler, A., & Lanfear, R. (2020). IQ-TREE 2: New Models and Efficient Methods for Phylogenetic Inference in the Genomic Era. *Molecular biology and evolution*, 37(5), 1530–1534. https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015

Morritz, C. (1994). Defining "Evolutionary Significant Units" for conservation. *Trends Ecol Evol*, 9(10), 373-375. https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90057-4

Newton, L. R., Nassar, J. M., & Fleming, T. H. (2003). Genetic population structure and mobility of two nectar-feeding bats from Venezuelan deserts: Inferences from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 12(11), 3191-3198. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01982.x

Oliveira, U., Soares-Filho, B. S., Paglia, A. P., Brescovit, A. D., De Carvalho, C. J. B., Silva, D. P., Rezende, D. T., Leite, F. S. F., Batista, J. A. N., Barbosa, J. P. P. P., Stehmann, J. R., Ascher, J. S., De Vasconcelos, M. F., De Marco, P., Löwenberg-Neto, P., Ferro, V. G., & Santos, A. J. (2017). Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. *Scientific Reports*, 7(1). https://doi.org/10.1038/s41598-017-08707-2

Pearson, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura & A. T. Peter- son (2007): Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102–117.

Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings, Twenty-First International Conference on Machine Learning, ICML 2004*. https://doi.org/10.1145/1015330.1015412

Phillips, S.J. & Dudik, M., (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175. https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x

Prieto-Torres, D. A., & Pinilla-Buitrago, G. (2017). Estimating the potential distribution and conservation priorities of *Chironectes minimus* (Zimmermann, 1780) (Didelphimorphia: Didelphidae). *Therya*, 8(2), 131-144. https://doi.org/10.12933/therya-17-478

QGIS.org. (2024). *QGIS Geographic Information System* (Version 3.38.2). QGIS Association. http://www.qgis.org

Rheingantz, M. L., de Menezes, J. F. S., de Thoisy, B. (2014). Defining Neotropical otter Lontra longicaudis distribution, conservation priorities and ecological frontiers. *Tropical Conservation Science*, 7(2), 214-229. https://doi.org/10.1177/194008291400700204

Ruiz, A., Santos, M., Soriano, P. J., Cavelier, J., Cadena, A. (1997). Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona arida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica*, 29(4), 469-479. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00041.x

Sambrook, J., Fritsch, E. F., Maniatis, T. (1989). *Molecular cloning: a laboratory manual*. (2nd ed). Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.

Simal, F., de Lannoy, C., García-Smith, L., Doest, O., de Freitas J. A., Franken, F., Zaandam, I., Martino, A., González-Carcacía, J. A., Peñaloza, C. L., Bertuol, P., Simal, D., Nassar, J. M. (2015). Island–island and island–mainland movements of the Curaçaoan long-nosed bat, *Leptonycteris curasoae*. *Journal of Mammalogy*, Volume 96, Issue 3, Pages 579–590. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv063

Simmons, N. B. and Cirranello, A.L. (2024). *Bat Species of the World: A Taxonomic and Geographical Database*. Versión 1.5.

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters,* 10, 1115-1123. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x

Solari, S. (2018). *Glossophaga longirostris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T9275A22108249.
https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T9275A22108249

Soriano, P. J., Fariñas, M. R., Naranjo, M. E. (2000). A new subspecies of Miller's long-tongued bat (*Glossophaga longirostris*) from a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. Zeitschrift Fur Saugetierkunde, 65(6).

Soriano, P. J., Ruiz A., Nassar J. M. (2000). Notas sobre la distribución e importancia ecológica de los murciélagos *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* en zonas áridas andinas. *Ecotropicos,* 13, 91–95.

Vargas, W. (2012). Los bosques secos del Valle del Cauca, Colombia: una aproximación a su flora actual. *Biota Colombiana*, 13(2). Recuperado a partir de https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/265

Webster, W. D. (1993). Systematics and evolution of bats of the genus *Glossophaga* /. In Systematics and evolution of bats of the genus Glossophaga. *Texas Tech University Press*. https://doi.org/10.5962/bhl.title.156491

Webster, W. D., & Handley, C. O. (1986). Systematics of Miller's long-tongued bat, *Glossophaga longirostris*, with description of two new subspecies. Systematics of Miller's Long-Tongued Bat, *Glossophaga Longirostris*: With Descriptions of Two New Subspecies, 100, 1-22. https://www.biodiversitylibrary.org/part/250857

Webster, W. D., Handley, C. O., & Soriano, P. J. (1998). *Glossophaga longirostris*. *Mammalian Species*, 576. https://doi.org/10.2307/3504435.

Wisz, M. S., R. J. Hijmans, A. T. Peterson, C. H. Graham, A. Guisan & NPSDW Group (2008): Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763–773.