

**Avances en la sistemática de los
murciélagos *Eptesicus* (Chiroptera:
Vespertilionidae) de Colombia:
exploración de caracteres y complejos
de especies**

Stephanye Carolina Henao Castrillón

Universidad de Caldas
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Biológicas, Programa de
Biología
Manizales, Colombia
2023

Avances en la sistemática de los murciélagos *Eptesicus* (Chiroptera: Vespertilionidae) de Colombia: exploración de caracteres y complejos de especies

Stephanye Carolina Henao Castrillón

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título

de:

Bióloga

Director (a):

Ph.D. Héctor E. Ramírez-Chaves

Universidad de Caldas

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Biológicas,

Programa de Biología

Manizales, Colombia

2023

Resumen

Los murciélagos neotropicales incluidos en el género *Eptesicus* incluyen entre 10 y 23 especies que pueden diferenciarse por su tamaño corporal, longitud del pelaje, tamaño de las orejas y desarrollo de las crestas sagital y lambdoidal. Análisis filogenéticos recientes han recuperado a *Histiotus* como subgénero de *Eptesicus*, aunque ambos taxones fueron históricamente diferenciados por caracteres externos y craneales notorios, por lo que se requieren de esfuerzos adicionales para aclarar el estatus de ambos grupos. En Colombia, se han documentado 6 especies de *Eptesicus* (sensu stricto) y 3 de *Histiotus*. Para dicho fin se han empleado caracteres morfométricos y datos genéticos. Sin embargo, la riqueza de especies en Colombia, especialmente de *Eptesicus* (s.s.) aparentemente está subdocumentada. Por esta razón se evaluaron caracteres no craneales como la forma del báculo y análisis morfométricos adicionales para explorar la presencia de diversidad críptica. Debido a la poca variación descrita entre especies de *Eptesicus*, se revisaron mediante análisis morfológicos, morfométricos y documentación molecular para complejos de especies a los taxones de *Eptesicus* neotropicales. Se soportó la segregación de los especímenes descritos en últimos años mediante herramientas moleculares, morfometría y distribución, además, la descripción de un nuevo carácter como el báculo para algunas de estas especies que añade soporte para la separación de estos taxones. Algunos taxones medianos y pequeños se superponen en sus medidas externas y cráneo-dentales, especialmente en especies con una diversidad críptica. Finalmente, se resalta la importancia de ampliar los estudios para este género y re-evaluar morfológica y taxonómicamente a los individuos pertenecientes a los complejos de especies encontrados.

Palabras clave: Báculo, Mammalia, Morfometría, Sudamérica.

Abstract

Neotropical bats included in the genus *Eptesicus* comprise between 10 and 23 species that can be differentiated by body size, fur length, ear size, and development of the sagittal and lambdoidal crests. Recent phylogenetic analyses have identified *Histiotus* as a subgenus of *Eptesicus*, although both taxa were historically distinguished by notable external and cranial characteristics, requiring additional efforts to clarify the status of both groups. In Colombia, six species of *Eptesicus* (sensu stricto) and three of *Histiotus* have been documented. Morphometric characters and genetic data have been used for this purpose. However, the species richness in Colombia, especially of *Eptesicus* (s.s.), appears to be sub-documented. For this reason, postcranial characters such as baculum shape and additional morphometric analyses were explored to assess the presence of cryptic diversity. Due to the limited variation described among *Eptesicus* species, neotropical *Eptesicus* taxa were revised using morphological, morphometric, and molecular analyses to identify species complexes. The segregation of specimens described in recent years was supported through molecular tools, morphometrics, and distribution, and the description of a new character such as the baculum for some of these species provided additional support for the taxonomic separation. Some medium and small taxa still exhibited overlap in their external and craniodental measurements, especially in species that exhibit cryptic diversity. Finally, the importance of expanding studies for this genus and reevaluating morphological and taxonomic aspects of individuals belonging to the identified species complexes was emphasized.

Keywords: Baculum, Mammalia, Morphometry, South America.

Tabla de contenido

Introducción.....	6
1. Metodología.....	9
1.2 Captura de información.....	9
1.2 Exploración de caracteres del báculo.....	10
1.3 Exploración de complejos de especies	11
2. Resultados	12
2.1 Comparaciones morfométricas	12
Tabla 1: Medidas externas y craneodentales (mm) de las especies de <i>Eptesicus</i> (s.s) utilizadas en los análisis de componentes principales.	13
Figura 1: Análisis de componentes principales (ACP), primeras dos dimensiones de especies del (sub)género <i>Eptesicus</i> de Sudamérica.	14
2.2 Descripción del báculo	15
Tabla 2: Medidas generales de báculos de algunas especies <i>Eptesicus</i> e <i>Histiotus</i> (μm).	17
Figura 2: Vista dorsal y ventral de los báculos del género <i>Eptesicus</i>	17
2.3 Exploración de complejos de especies	18
3. Discusión.....	19
4. Conclusiones y recomendaciones	22
4.1 Conclusiones	22
4.2 Recomendaciones	22
5. Anexos	23
Anexo 1: Análisis de componentes principales con sub-especies de <i>Eptesicus furinalis</i>	23
Anexo 2: Contribución de las variables al ACP	24
Anexo 3: Contribución de las variables a la dimensión 1	25
Referencias bibliográficas	26

Introducción

El conocimiento de aspectos como la ecología, abundancia, rareza o distribución de las especies son fundamentales para su conservación (Agapow *et al.*, 2004). Sin embargo, en muchos organismos esta información es escasa, o tiende a ser general para grupos taxonómicos que albergan gran diversidad de especies como los murciélagos (Solari y Martínez-Arias, 2014). Los murciélagos (Chiroptera) son el segundo grupo de mamíferos más diverso a nivel mundial lo que se refleja en sus adaptaciones ecológicas (Peixoto *et al.*, 2018). Al igual que otros grupos zoológicos, presentan mayor abundancia y diversidad en la región neotropical (Voss y Emmons, 1996; Mickleburgh *et al.*, 2002). Paralelamente, y a diferencia de otros grupos de mamíferos, incluyen especies en todos los niveles tróficos (Maier, 2001). Entre sus funciones ecológicas, por ende, se encuentran la polinización de plantas, control de insectos o plagas, indicadores biológicos, dispersión de semillas y ser parte de las redes tróficas y de la dieta de otros vertebrados como reptiles, aves y mamíferos carnívoros (Patterson *et al.*, 2003; Cleveland *et al.*, 2006; González, 2010; López y Camacho, 2015).

Dentro de Chiroptera, Vespertilionidae Gray, 1821 es una de las familias con más representatividad de especies a nivel mundial con 528 especies descritas agrupadas en 58 géneros (Moratelli *et al.*, 2019; Mammal Diversity Database, 2022; Simmons y Cirranello, 2022). La distribución de Vespertilionidae incluye zonas templadas, además de zonas tropicales y desérticas (Nowak, 1999; Simmons, 2005). Dentro de esta familia se encuentra el género *Eptesicus* Rafinesque, 1820, que incluye entre 26 y 38 especies, dependiendo de la clasificación que se considere (Simmons, 2005, Miranda *et al.*, 2006, Sánchez *et al.*, 2019; Acosta *et al.*, 2021; Rodríguez-Posada *et al.*, 2021; Mammal Diversity Database, 2022). La diferencia de valores radica en que algunos autores (e.g., Simmons y Cirranello, 2022) consideran a los murciélagos sudamericanos de orejas largas *Histiotus* P. Gervais, 1856, como parte de *Eptesicus*, mientras que otros autores (e.g., Hooper y Van Den Bussche, 2003; Davis y Gardner, 2008; Roehrs *et al.*, 2010; Amador *et al.*, 2018; Burgin *et al.*, 2018; Moratelli *et al.*, 2019; Rodríguez-Posada *et al.*, 2021; Salomon *et al.*, 2022), lo tratan como un género independiente. También, se ha considerado la opción de restringir las especies del neotrópico al género *Eptesicus* y de este modo se podría reorganizar a *Histiotus* y los grupos del viejo mundo como géneros distintos (Solari y

Martínez-Arias, 2014), sin embargo, esta opción no ha sido explorada y no es soportada por análisis filogenéticos recientes (Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b; Yi y Latch, 2022). La mayor riqueza de *Eptesicus* (sensu stricto) se encuentra en Sudamérica (ver Davis y Gardner 2008; Paglia *et al.*, 2012; Sánchez y Lew, 2012; Ramírez-Chaves *et al.* 2021^a) con 22 especies agrupadas en dos [sub]géneros: *Eptesicus* (11 especies) e *Histiotus* (11 especies).

Morfológicamente, tanto *Eptesicus* como *Histiotus* se caracterizan por presentar la misma fórmula dentaria (incisivos: 2/3; caninos: 1/1; premolares: 1/2; molares: 3/3), y son convergentes en la morfología craneal (Davis, 1966; Hill y Harrison, 1987; Hooper y Van Den Bussche, 2003; Amador *et al.*, 2018; Monadjem *et al.*, 2021). Por otro lado, se encuentran diferencias morfológicas externas muy claras como el gran tamaño de las orejas de *Histiotus* (mayores a 25 mm), mientras que *Eptesicus* (s. s.) cuenta con orejas más reducidas (Davis, 1966). En ambos taxones muchas de las relaciones filogenéticas se encuentran sin resolver o de otra manera, no se han tomado decisiones taxonómicas, lo que hace de este un grupo de interés para el estudio a nivel de especies (ver Rodríguez-Posada *et al.*, 2021).

Para ambos taxones, las especies se han diagnosticado principalmente por medio de los tamaños externos y craneales, y la longitud del pelaje (ver Davis, 1966; Davis y Gardner, 2008), sin embargo, revisiones recientes han incluido datos genéticos para confirmar algunas delimitaciones de especies (Sánchez *et al.*, 2019; Acosta *et al.*, 2021, Rodríguez-Posada *et al.*, 2021; Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b). Aunque las medidas han sido ampliamente utilizadas para la identificación de las especies de *Eptesicus*, pueden presentarse sobreposición de algunas de ellas, por ejemplo, debido al dimorfismo sexual, las hembras de *E. furinalis* tienden a confundirse con el tamaño de un macho pequeño de *E. brasiliensis* (Williams, 1978). En consecuencia, es relevante considerar otro tipo de caracteres diagnóstico para la correcta identificación, pues la variación observada entre taxones no permite inferir fácilmente entre una especie y otra. Para otros géneros de Vespertilionidae (e.g. *Eptesicus*, Carpenter *et al.*, 1978 y Comelis *et al.*, 2015; *Eptesicus* y *Pipistrellus*, Kearney *et al.*, 2002; *Myotis*, Albayrak y Aşan, 2001; *Neoromicia*, Goodman *et al.*, 2012; *Pipistrellus*, Hooper *et al.*, 2006; *Nyctalus* y *Vespertilio*, Smirnov y Tsytsulina,

2003; *Plecotus*, Herdina *et al.*, 2010; *Scotophilus*, Harrison y Brownlow, 1978) se han explorado caracteres del báculo cuya utilidad como criterio taxonómico se ha validado (Hamilton, 1949; Herdina *et al.*, 2015; Jubilato *et al.*, 2019; Srinivasulu *et al.*, 2020).

En Colombia, uno de los países con mayor diversidad de murciélagos con 219 especies registradas (Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^a), se ha sugerido la presencia de 6 especies de *Eptesicus* y 3 de *Histiotus* (Rodríguez-Posada *et al.*, 2021; Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^a). Para ambos taxones, y aunque existen avances en los últimos años donde se han descrito o elevado a nivel de especie 3 taxones a partir de individuos de Colombia (Rodríguez-Posada *et al.*, 2021; Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b), la riqueza aún está subestimada. Por ejemplo, para especies como *E. furinalis* (d'Orbigny y Gervais, 1847), se ha sugerido la presencia de dos subespecies: *Eptesicus furinalis chapmani* Allen, 1915 y *Eptesicus furinalis gaumeri* (Allen, 1897), las cuales estarían alopatricamente distribuidas por acción de los Andes (Mies *et al.*, 1996; Simmons y Voss 1998; Davis y Gardner, 2008). Por esta razón, Colombia es un sitio clave para evaluar el estatus taxonómico de ambos taxones y el rol de los Andes en la distribución de la especie. Además, delimitar sistemáticamente y de manera integrativa los *Eptesicus* de áreas disyuntas (e.g., cis y trans-andinas) puede mediar el cambio de los paradigmas del concepto de especie como se ha sugerido para otros grupos (De Queiroz, 2007; Wiley y Lieberman, 2011). Uno de los métodos empleados recientemente para evaluar el estado taxonómico de una especie o subespecie es el filogenético (ver Patterson, 2000; Baker y Bradley, 2006; Zachos *et al.*, 2013), que, si se complementa con datos discretos, morfométricos, genéticos y demás, puede ayudar a dilucidar la sub o sobreestimación de la diversidad en un grupo taxonómico en particular (Dayrat, 2005; Padial *et al.*, 2010). Es por todo lo anterior, que el objetivo de este trabajo es explorar caracteres morfométricos y discretos entre poblaciones cis y transandinas especialmente de *Eptesicus* (s.s.) y proporcionar nuevos datos útiles para la exploración de la diversidad taxonómica de los *Eptesicus* neotropicales.

1. Metodología

1.2 Captura de información

Se revisaron y analizaron morfológicamente especímenes de *Eptesicus* e *Histiotus* procedentes principalmente de Colombia y especímenes de *Eptesicus diminutus* y *Eptesicus innoxius* que comparten tamaños similares con los *Eptesicus* pequeños distribuidos en el país. Los especímenes analizados están depositados en la Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas (MHN-UCa), Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia (ICN); Colección de Vertebrados de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela (CVULA); Museo Estación Biológica Rancho Grande, Maracay, Venezuela (EBRG); Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela (MBUCV); Museo de Historia Natural La Salle, Caracas, Venezuela (MHNLS); American Museum of Natural History, New York, USA (AMNH); Natural History Museum, London, United Kingdom (BM); Colección Mamíferos Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina (CML); el Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador (QCAZ), y Zoologische Staatssammlung München, Munich, Germany (ZSM). Para la identificación de los individuos se emplearon claves taxonómicas y descripciones de especies (e.g. d'Orbigny y Gervais, 1847; Davis, 1966; Williams, 1978; Davis y Gardner, 2008, Díaz *et al.*, 2016; Díaz *et al.*, 2021; Acosta *et al.*, 2021; Rodríguez-Posada *et al.*, 2021, Velazco *et al.*, 2021).

De los especímenes revisados se tomaron doce medidas craneales y mandibulares y nueve externas de individuos adultos, que incluyen: longitud máxima del cráneo (TLC), altura de la caja craneal (AB), longitud cóndilo basal (LCB), ancho zigomático (AZ), ancho de la caja craneal (ANB), ancho postorbital (APO), longitud palatal (LP), ancho del mastoideo (AM), ancho de los caninos (SDS), longitud de la mandíbula (LM), longitud de los molariformes superiores (MS), ancho entre los molares superiores (M3-M3), longitud total (TL), longitud de la cola (T), longitud de la tibia (Tibia), longitud de la oreja (E), longitud del antebrazo (FA), longitud de la pata (HF) y longitud de los metacarpos 3, 4 y 5. Estas

medidas se tomaron con un calibrador de precisión de 0,01 mm (según Simmons y Voss 1998 y Ramírez-Chaves 2008).

Se realizaron pruebas de Shapiro-Wilks y Bartlett para evaluar la normalidad y homogeneidad de las varianzas de todas las variables y se realizó un análisis de componentes principales (ACP), de medidas externas y craneales. Los estadísticos se realizaron utilizando el software estadístico R v. 4.2.1 (R Core Team, 2022) y Past (Hammer *et al.*, 2001).

1.2 Exploración de caracteres del báculo

Con base en los especímenes depositados en el MHN-UCa, se realizó la extracción del báculo de cinco especies: *Histiopus humboldti*, *Eptesicus miradorensis*, *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus orinocensis*. Para la descripción del báculo se removió el pene de cada uno de los especímenes pertenecientes al Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas, los cuales se encontraban almacenados en alcohol al 70 % (MHN-UCa-M 0261, 0262, 2027, 3206, 3736), además, de un individuo que se encontraba preservado en piel (MHN-UCa-M 3689). Después de realizar los cortes, los tejidos se dejaron hidratar por 24 horas en tubos de 10 mL, luego se pasaron a KOH al 5% con rojo de alizarina a 8 mL por tubo y se incubaron entre 3 a 5 horas a 50 °C, según protocolos disponibles (Hamilton 1946, Hamilton 1949, Brown *et al.* 1971). Además, se tomaron medidas generales como la longitud total (LT), ancho máximo (AM), ancho mínimo (Am), distancia de la ingle máxima (DiM), distancia de la ingle mínima (Dim), tamaño de las ramas (A1 y A2), longitud visible del surco (S), longitud total del eje (LTS) y área para la comparación de los báculos (Herdina, 2008). Para este fin se utilizó el software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). La información de los báculos se comparó con descripciones disponibles en la literatura (Hamilton, 1949; Brown *et al.*, 1971; Herdina *et al.*, 2010; Comelis *et al.*, 2015).

1.3 Exploración de complejos de especies

Para explorar posibles complejos de especies, se analizó qué especies no son monofiléticas dentro de las reconstrucciones filogenéticas realizadas o disponibles en la literatura (Amador *et al.*, 2018; Sánchez *et al.*, 2019; Caraballo *et al.*, 2020; Acosta *et al.*, 2021; Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b; Rodríguez-Posada *et al.*, 2021; Salomon *et al.*, 2022, Yi, 2022; Yi y Latch, 2022). De cada posible complejo de especies detectado se numeró el total de taxones tentativos y nombres disponibles tanto en las sinonimias como para taxones no monotípicos.

2. Resultados

Con base en la revisión de los especímenes, identificamos 6 especies del género *Eptesicus* (sensu stricto) y 3 de *Histiotus* en Colombia: *Histiotus cadenai*, *Histiotus colombiae*, *Histiotus humboldti*, *Eptesicus andinus*, *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus chiriquinus*, *Eptesicus furinalis*, *Eptesicus miradorensis* y *Eptesicus orinocensis*. De estas, se tuvieron en cuenta las 6 especies de *Eptesicus* para comparaciones morfométricas, dado que las especies de *Histiotus* son fácilmente diferenciables por tener orejas de gran tamaño y caracteres cráneo-dentales.

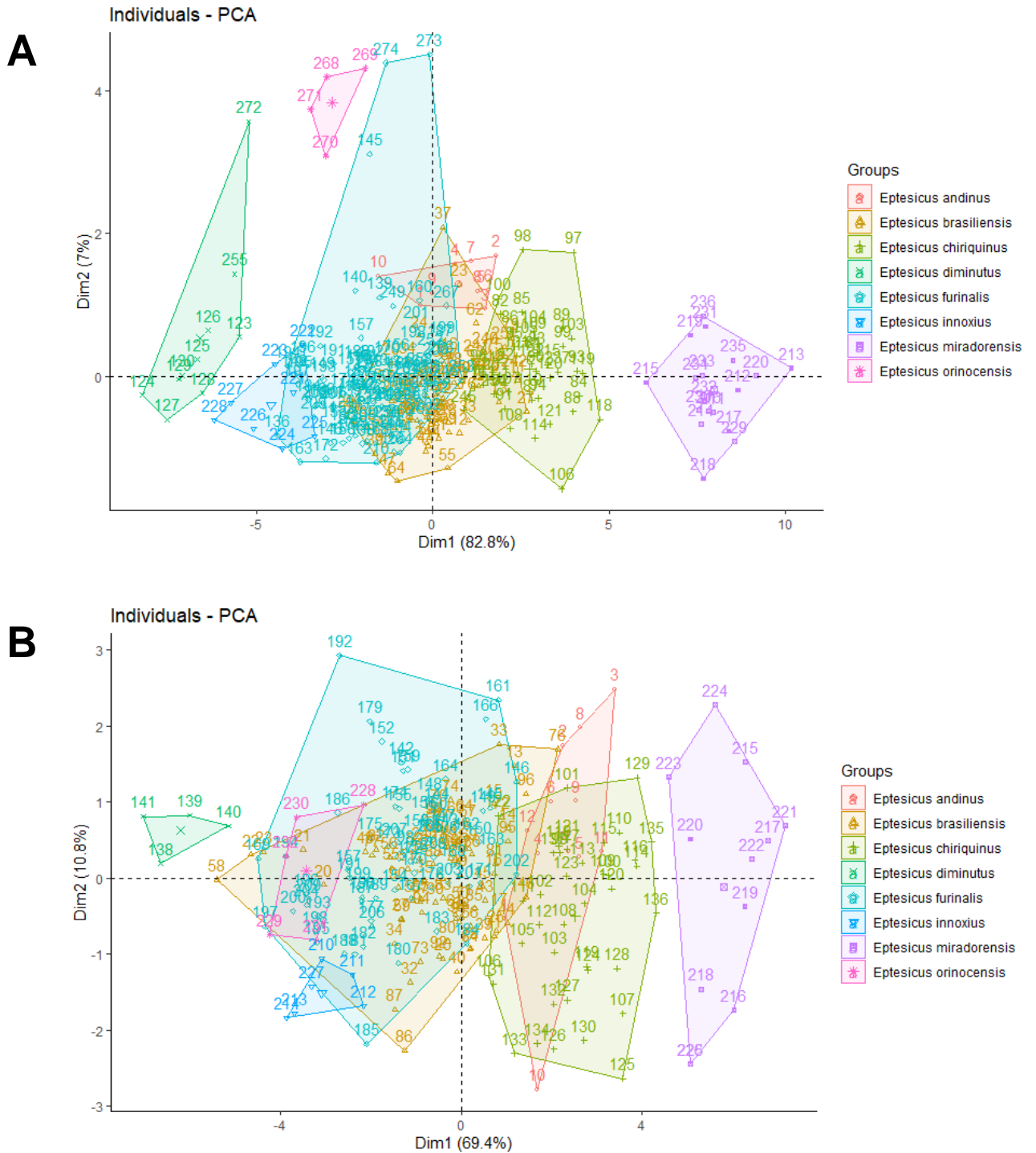
2.1 Comparaciones morfométricas

Los especímenes contaron con antebrazos entre 29.98 mm y 51.38 mm (Tabla 1). La especie de mayor tamaño fue *Eptesicus miradorensis* con una longitud total promedio de 115.78 mm y con antebrazos entre 48.44 y 51.38 mm. La especie de menor tamaño fue *Eptesicus diminutus* (FA= 29.98-32.48 mm; n=4), seguida de *Eptesicus orinocensis* (FA= 34.3-37.72 mm; n=4). Los especímenes con mayor longitud craneal fueron igualmente los de *Eptesicus miradorensis* (TLC=18.64-21.68 mm; n=18), seguido de *Eptesicus chiriquinus* que tiene una longitud craneal promedio de 17.64 mm. La mayoría de las medidas externas y craneales para *Eptesicus andinus*, *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus chiriquinus* se superponen en uno de los rangos inferiores o superiores (Tabla 1). Por otra parte, *Eptesicus innoxius* (FA= 36.22-38.53 mm; n= 6) se sobrepone en medidas promedio con *Eptesicus furinalis*, sin embargo, es más pequeño que el anterior y más grande que *Eptesicus orinocensis*.

Tabla 1: Medidas externas y craneodentales (mm) de las especies de *Eptesicus* (s.s) utilizadas en los análisis de componentes principales. Los estadísticos comprenden el promedio (rango) y tamaño de la muestra.

Variable	<i>Eptesicus andinus</i>	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	<i>Eptesicus chiriquinus</i>	<i>Eptesicus diminutus</i>	<i>Eptesicus furinalis</i>	<i>Eptesicus innoxius</i>	<i>Eptesicus miradorensis</i>	<i>Eptesicus orinocensis</i>
TL	106.8 (98.35-116) 12	97 (82-118) 85	105.91 (91.5-127) 39	84.75 (80-88) 4	94.05 (80.4-108) 69	88 (84-91) 6	115.78 (103.7-130) 11	86.8 (84-90) 5
T	46.1 (40-54) 12	39.96 (32-47) 85	42.72 (35-49) 39	32.25 (30-34) 4	39.17 (30-48) 69	35.17 (31-38) 6	49.45 (43-59.2) 11	35.14 (30-39) 5
E	14.95 (8.27-19) 12	13.32 (9-19) 85	13.44 (9-18) 39	12.5 (11-13) 4	13.59 (9-19) 69	9.25 (8-10) 6	15.52 (10.8-19.5) 11	12.76 (11-15) 5
FA	44.33 (42.61-45.54) 12	40.85 (36.51-44.85) 85	45.72 (42.39-48.29) 39	31.51 (29.98-32.48) 4	39.14 (34.31-42.52) 69	37.07 (36.22-38.53) 6	50.04 (48.44-51.38) 11	35.58 (34.3-37.72) 5
Tibia	17.34 (15.67-18.15) 12	16.28 (14.12-19.23) 85	18.36 (6.09-20.53) 39	12.14 (11.41-12.89) 4	15.39 (13.03-17.4) 69	14.62 (12.96-16.22) 6	20.1 (18.76-21.6) 11	14.28 (13.45-14.6) 5
HF	9.4 (8.26-10.54) 12	8.97 (7.22-10.18) 85	10.51 (8.59-19.52) 39	7.14 (6.13-7.79) 4	8.62 (7.08-10.7) 69	8.71 (8.26-8.95) 6	11.32 (10.48-12) 11	8.03 (7.6-8.7) 5
3ML	41.26 (38.94-42.28) 12	37.73 (25.86-42.49) 85	42.57 (39.02-45.53) 39	28.9 (27.83-30.25) 4	36.29 (29.8-40.12) 69	34.99 (33.82-36.73) 6	45.99 (43.69-47.45) 11	33.66 (31.79-36.81) 5
4ML	40.56 (38.9-42.31) 12	36.61 (27.53-39.56) 85	40.74 (36.85-44.19) 39	28.45 (27.48-29.74) 4	35.64 (29.01-39.6) 69	33.68 (31.84-34.74) 6	45.14 (43-47.11) 11	33.14 (31.81-34.53) 5
5ML	38.73 (36.48-40.14) 12	35.29 (26.41-38.22) 85	38.05 (34.61-41.07) 39	27.82 (26.83-29.33) 4	34.41 (29.4-37.72) 69	31.98 (31-33.01) 6	43.69 (41.48-45.53) 11	32.25 (31.31-34) 5
TLC	16.65 (15.7-17.26) 10	16.8 (15.76-17.85) 76	17.64 (16.57-18.45) 45	13.53 (12.62-14.12) 10	15.89 (14.62-17.04) 102	14.6 (13.76-15.19) 8	20.35 (18.64-21.68) 18	14.65 (14.09-15.09) 4
LCB	15.3 (14.27-15.87) 10	14.94 (14.18-15.95) 76	15.96 (14.94-17.5) 45	12.31 (11.94-12.84) 10	14.24 (13.21-15.22) 102	13.3 (12.61-13.78) 8	18.14 (17.21-18.94) 18	13.35 (13.2-13.67) 4
LP	7.17 (6.37-7.49) 10	7.06 (6.38-7.8) 76	7.71 (6.91-8.9) 45	5.51 (5.12-5.95) 10	6.81 (5.89-8.53) 102	6.28 (5.86-6.8) 8	8.88 (8.45-9.39) 18	6.2 (6.1-6.42) 4
APO	4.31 (4.2-4.45) 10	3.86 (3.45-4.51) 76	4.1 (3.76-4.63) 45	3.78 (3.43-4.7) 10	3.83 (3.41-5.3) 102	3.62 (3.45-3.9) 8	4.24 (3.93-4.49) 18	4.95 (4.7-5.14) 4
AB	5.9 (5.54-6.25) 10	6.02 (5.26-6.66) 76	6.43 (5.82-7.56) 45	4.8 (4.61-5.1) 10	5.7 (4.42-6.95) 102	5.14 (4.85-5.5) 8	6.8 (6.16-7.21) 18	5.49 (5.3-5.8) 4
ANB	7.96 (7.62-8.41) 10	7.41 (5.64-7.92) 76	7.82 (6.31-8.34) 45	6.48 (4.73-7.02) 10	7.2 (5.4-7.89) 102	6.72 (6.43-6.9) 8	8.73 (8.2-9.29) 18	7.08 (7-7.21) 4
AM	8.58 (8.2-8.83) 10	8.54 (7.67-9.28) 76	8.92 (8.46-9.39) 45	7.33 (6.83-7.63) 10	8.24 (7.1-10.22) 102	7.56 (7.25-7.87) 8	10.06 (9.5-10.35) 18	7.85 (7.6-8.04) 4
AZ	10.8 (10.2-11.17) 10	10.97 (9.76-12.07) 76	11.56 (10.67-12.45) 45	8.94 (8.54-9.32) 10	10.43 (9.36-11.26) 102	9.35 (8.7-9.8) 8	13.11 (12.54-13.97) 18	9.9 (9.7-10.07) 4
M3-M3	7.03 (6.66-7.36) 10	6.93 (6.34-7.6) 76	7.41 (6.99-7.82) 45	5.9 (5.48-6.17) 10	6.59 (6.08-7.27) 102	6.07 (5.65-6.3) 8	8.37 (8-8.83) 18	6.3 (6.1-6.47) 4
SDS	6.12 (5.68-6.24) 10	6.02 (5.27-6.7) 76	6.59 (6.12-6.91) 45	4.79 (4.57-4.99) 10	5.7 (5.17-6.13) 102	5.31 (5.03-5.6) 8	7.5 (7.23-7.9) 18	5.29 (5.2-5.37) 4
MS	4.84 (4.5-5.05) 10	4.79 (3.97-5.2) 76	5.16 (4.29-5.57) 45	3.94 (3.62-4.3) 10	4.51 (4.12-4.9) 102	4.2 (4.02-4.52) 8	5.97 (5.64-6.4) 18	4.59 (4.35-4.92) 4
LM	12.54 (11.29-13.01) 10	12.57 (11.38-13.46) 76	13.56 (12.5-14.41) 45	9.74 (9.11-10) 10	11.76 (10.37-12.98) 102	10.8 (10.34-11.25) 8	15.27 (14.53-16.1) 18	10.97 (10.4-11.54) 4

Figura 1: Análisis de componentes principales (ACP), primeras dos dimensiones de especies del (sub)género *Eptesicus* de Sudamérica. A. Medidas craneales y mandibulares. B. Medidas externas.



El análisis de componentes principales que incluye 12 medidas craneales de 274 individuos de 8 especies explicó el 89.86 % de la variación en el componente 1 y 2 (Figura 1A). La medida que mejor explicó la variación en el componente 1 con el 82.8 % fue la longitud cóndilo basal y la longitud total del cráneo, mientras que, la medida que mejor explicó la variación en el componente 2 fue el ancho de la constricción postorbital.

Por otra parte, el ACP que incluyó 9 medidas externas de 232 individuos de 8 especies explicó el 80.16 % de la variación en el componente 1 y 2 (Figura 1B). La medida que mejor explicó la variación en el componente 1 con el 69.4 % fue la longitud de los metacarpales 4 y 3, además de la longitud del antebrazo, mientras que, la medida que mejor explicó la variación en el componente 2 con el 10.8 % fue el tamaño de la oreja.

Los análisis de componentes principales permiten dilucidar que, en cuanto a las medidas craneales y mandibulares, los especímenes pertenecientes a las especies pequeñas como *Eptesicus diminutus* y *Eptesicus orinocensis*, se segregan a lo largo de la dimensión 1 para las variables craneales, al igual que *Eptesicus miradorensis*, lo que denota cráneos notablemente más grandes que las especies pequeñas. Además, las especies *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus brasiliensis* se superponen en ambos ACP por sus medidas generales similares tanto craneales, mandibulares y externas, al igual que *Eptesicus andinus* y *Eptesicus chiriquinus*.

2.2 Descripción del báculo

El báculo de las cinco especies analizadas presentó un tamaño entre 0,715 y 0,503 mm (Tabla 2). La forma fue alargada con un ensanchamiento en la parte proximal anterior, en los báculos se pudo diferenciar un surco bien representado en la parte media ventral que corresponde al canal medular, su forma general es en flecha o Y invertida, ligeramente convexo dorsalmente y cóncavo hacia la parte ventral, con algunas distinciones claras entre especies en la longitud total, ancho del báculo, tamaño de las ramas o ensanchamientos proximales y longitud del eje (Figura 2). En particular, el báculo de *Histiotes humboldti* (MHN-UCa-M 0261) fue el más pequeño, con una relación inversa a

su tamaño externo, y con mayor variación en forma con *Eptesicus orinocensis* (MHN-UCa-M 3689). La menor variación se dio entre *Eptesicus miradorensis* (MHN-UCa-M 3206) e *Histiopus humboldti* (MHN-UCa-M 0261), en los cuales la forma general es coincidente, sin embargo, los tamaños más parecidos fueron entre *Eptesicus brasiliensis* (MHN-UCa-M 2027) y *Eptesicus miradorensis* (MHN-UCa-M-3206) que se diferencian en un mayor grado de concavidad y tamaño de los brazos, siendo mayor para *E. brasiliensis*. Los báculos que comprenden mayor área son los correspondientes a los dos individuos de *Eptesicus orinocensis* (MHN-UCa-M 3736 y MHN-UCa-M 3689). Por último, el tamaño y forma del báculo de *Eptesicus furinalis* es diferente a los descritos anteriormente en la literatura (e.g., Brown *et al.*, 1971; Hill y Harrison, 1987, Comelis *et al.*, 2015). Los ornamentos en las ramas del hueso, así como los tamaños del eje o canal medular difieren de los descritos en este trabajo y soportan 3 báculos distintos. Por un lado, el báculo perteneciente al individuo de Nicaragua (Brown *et al.*, 1971) cuenta con una sola rama, más ancha y un eje que cuenta con un ápice cuadrado, mientras que para el individuo de Brasil (Comelis *et al.*, 2015) el báculo tiene dos ramas bien diferenciadas, más anchas que las del báculo descrito en este trabajo, además de, un eje más corto y con un ápice redondo.

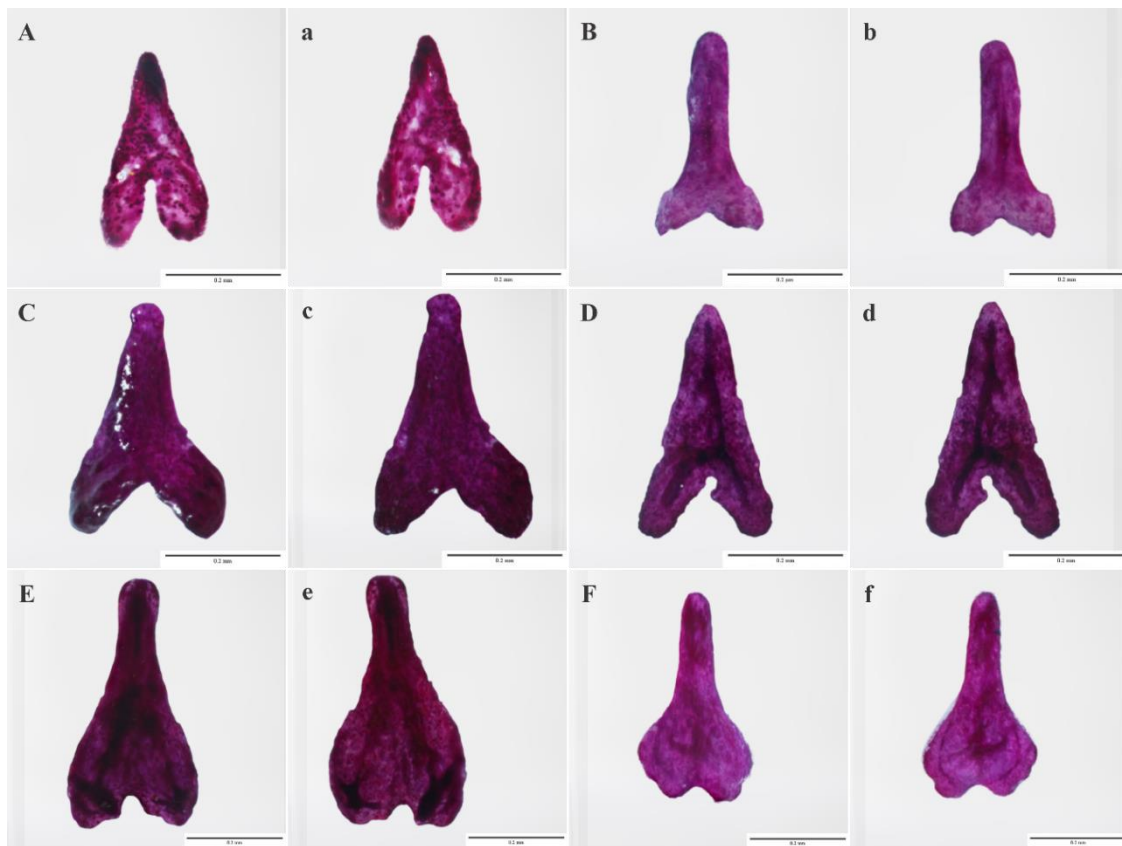
En particular, en este trabajo se pudieron comparar 2 individuos de la misma especie que se diferenciaron únicamente en tamaños generales del báculo, lo que podría generar una hipótesis de que este cambio se deba entre otras cosas a la edad del individuo (Figura 2E y Figura 2F). Sin embargo, no es posible determinar que esta es la razón debido al número de especímenes reducido.

Por otro lado, *Histiopus humboldti* es la especie que guarda mayor disimilitud con los demás especímenes en medidas externas a excepción de *Eptesicus miradorensis*, con quien comparte un tamaño similar, mientras que cuenta con tamaño mayor a los pequeños *Eptesicus*. El báculo es de menor tamaño que el de especies similares de *Eptesicus*, lo que podría dilucidar que este carácter soporte la presencia de más de un género como se ha mencionado históricamente.

Tabla 2: Medidas generales de báculos de algunas especies *Eptesicus* e *Histiopus* (µm).

	MHN-UCa-M-3689	MHUCa-M 3736	MHN-UCa-M0261	MHN-UCa-M 0262	MHN-UCa-M 2027	MHN-UCa-M 3206
Variable	(<i>E. orinocensis</i>)	(<i>E. orinocensis</i>)	(<i>H. humboldti</i>)	(<i>E. furinalis</i>)	(<i>E. brasiliensis</i>)	(<i>E. miradorensis</i>)
LT	715	607	503	543	605	609
AM	421	357	261	289	415	357
Am	87	45	43	59	71	37
Dim	31	39	23	27	65	25
DiM	305	135	147	217	279	225
A1 y A2	175/169	125/89	115/91	91/61	133/131	93/89
S	327	347	245	373	331	325
LTS	639	573	327	459	459	439
ÁREA	173667	123012	84032	71155	121962	116724

Figura 2: Vista dorsal y ventral de los báculos del género *Eptesicus*. A y a) *Histiopus humboldti*; B y b) *Eptesicus furinalis*; C y c) *Eptesicus brasiliensis*; D y d) *Eptesicus miradorensis*; E y e) *Eptesicus orinocensis* (MHN-UCa-M 3689); F y f) *Eptesicus orinocensis* (MHN-UCa-M 3736).



2.3 Exploración de complejos de especies

Se encontraron 7 trabajos que proponen relaciones evolutivas de los *Eptesicus*. De estos trabajos, dos (Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b y Caraballo *et al.*, 2020) recuperaron a *Eptesicus chiriquinus* y *Eptesicus furinalis* como especies parafiléticas y con distribuciones distintas, lo que indica que tienen una diversidad críptica. En trabajos anteriores (ver Ramírez-Chaves, 2008; Sánchez *et al.*, 2019; Acosta *et al.*, 2021) se mencionó también a *Eptesicus diminutus* como una especie parafilética, lo que se ha resuelto en mayor medida con la descripción de *Eptesicus orinocensis* (Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b; Yi, 2022; Yi y Latch, 2022). Por otro lado, es posible que los patrones de divergencia geográficos que representan los grupos de *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus diminutus*, que como se mencionó anteriormente, se presentan en la mayoría de estudios como parafiléticos, indiquen una diversidad oculta por sus similitudes morfológicas (Davis y Gardner, 2008; Yi y Latch, 2022). Así mismo, se presenta con los grupos de *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus chiriquinus* y *Eptesicus andinus*, en donde hay una gran similitud morfológica (ver Davis, 1966). Las relaciones filogenéticas de estos taxones también se encuentran sin resolver y puede contener una diversidad críptica (Yi y Latch, 2022). Además, para *Eptesicus brasiliensis* es necesario hacer una re-evaluación taxonómica dado que muchos individuos identificados bajo este taxón se agrupan en varios clados y se ha comprobado que es un grupo taxonómico en el cual usualmente se agregan los individuos que no encajan en otros taxones (Caraballo *et al.*, 2020; Yi y Latch, 2022). Por otro lado, las filogenias han apoyado la divergencia de taxones como *Eptesicus innoxius* (Sánchez *et al.*, 2019; Yi y Latch, 2022) y la nueva especie *Eptesicus orinocensis* (Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b; Yi, 2022; Yi y Latch, 2022).

3. Discusión

Los resultados indican que tanto *Eptesicus* o *Histiotus* requieren de análisis adicionales para elucidar la historia evolutiva y riqueza tanto a escala regional como continental. A pesar de los avances obtenidos en trabajos recientes (Salomon *et al.*, 2022, Yi, 2022; Yi y Latch, 2022), hay pocos caracteres descritos, además de las medidas craneales, externas y longitud del pelaje ya previamente empleadas para definir especies (Sánchez *et al.*, 2019; Rodríguez-Posada *et al.*, 2021; Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b). En particular, para el caso de los báculos, se encontraron diferencias entre cada especie evaluada, por lo cual, explorar este carácter puede servir para el diagnóstico de las especies documentadas y soportar aquellas que puedan ser crípticas. Contrario a lo expuesto en la literatura (Hamilton 1949; Brown *et al.*, 1971; Heller and Volleth, 1984; Hill y Harrison, 1987; Mies *et al.*, 1996 y Comelis *et al.*, 2015), dentro de *Eptesicus* las longitudes generales, formas particulares asociadas a crecimientos distales y proximales son distintos a los descritos en los estudios anteriores como algunos ornamentos en las ramas del hueso. Sin embargo, la estructura mantiene una forma general en Y invertida y con un surco medio o canal medular desde el eje y hasta las ramas.

Otro tema relevante de estudio a nivel de báculo son los cambios de tamaño asociados a la edad y presiones ambientales en las que se encuentre la especie, sin embargo, los estudios del tamaño del báculo en mamíferos no han sido sustentados aún (Comelis *et al.*, 2015). Algunas hipótesis de la forma del báculo sugieren su rol de soporte para el pene o que este asegure la cópula (Dixson, 1995), que facilite la intromisión del pene y por tanto la abertura de la vagina (Long y Frank, 1968), o, que ayude a estimular a la hembra durante la cópula, ayude a inducir la ovulación o prepare en útero para la fecundación (Patterson y Thaeler, 1982). Estudios recientes (ver Comelis *et al.*, 2015; Herdina *et al.*, 2015) evidenciaron que el báculo puede cumplir funciones diferentes durante la erección como proteger la abertura uretral de la compresión durante la erección, formando así una unidad funcional con los cuerpos cavernosos proporcionando rigidez dentro del glande. En este caso, es necesario tener en cuenta no solo la forma del báculo, sino también su posición dentro del pene y cómo se interpone entre los tejidos eréctiles. Además, es necesario para ampliar el conocimiento evaluar un conjunto mayor de datos para cada especie en diferentes etapas de su ciclo de vida.

Con respecto a los complejos de especie, se encontró que las de tamaño mediano y pequeño se recuperan como parafiléticas en varias reconstrucciones (Caraballo *et al.*, 2020; Acosta *et al.*, 2021; Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b; Salomon *et al.*, 2022, Yi y Latch, 2022). Entre estas y debido a la historia taxonómica para *Eptesicus furinalis*, se puede observar que en los ACP se superponen sus medidas morfométricas, sin distinción subespecífica a excepción del espécimen que pertenece al holotipo de *E. f. chapmani*. Esta diferencia puede explicarse por lo mencionado en trabajos previos (Mies *et al.*, 1996; Davis y Gardner, 2008) en donde el individuo tampoco se ajusta a los demás que se encuentran bajo la misma subespecie (Anexo 1). Por otro lado, esta especie cuenta con superposición de medidas y aunque pueda existir una variación en su pelaje se puede explicar mediante los cambios en la distribución de estos murciélagos. Por ejemplo, Davis y Gardner (2008) señalaron que pelajes más pálidos y marrones se encuentran hacia la cuenca el sur del Amazonas. Históricamente, Davis (1966) asignó a *Vesperus propinquus* y *Vesperus albigularis* (sensu Peters, 1872) como subespecies de *Eptesicus furinalis*, nombrándolas: *E. f. gaumeri* y *E. f. chapmani*. Goodwin (1942) describió una especie como *Eptesicus albigularis* y Davis (1966) la sinonimizó con *E. f. gaumeri*, con base en una variación en el color. Posteriormente, Koopman (1978) reasignó a *Eptesicus montosus* (Thomas, 1920) y *Eptesicus chiralensis* (Anthony, 1926) como subespecie de *Eptesicus furinalis*, sin embargo, Simmons y Voss (1998) apoyaron las sugerencias de Davis (1966) quien asignó estas subespecies a *Eptesicus andinus*. Por otro lado, Barquez y Loughheed (1990) sugirieron que los caracteres diagnósticos usados por Williams (1978) en la descripción de *Eptesicus furinalis findleyi* pueden ser explicados por variaciones geográficas y ambientales dentro de *Eptesicus furinalis furinalis* (d'Orbigny y Gervais, 1847). Por último, Davis y Gardner (2008) reconocieron a *E. f. findleyi* como sinónimo de *E. f. furinalis*.

Ahora bien, en Sudamérica se reconoce como posibles subespecies a: i) *E. f. gaumeri* con distribución desde México en Centroamérica, hasta el norte de Colombia, Venezuela y las Guayanas, ii) *E. f. chapmani* cuenta con distribución en la Amazonía colombiana, Brasil y Bolivia, y iii) *E. f. furinalis*, que se encuentra al sureste de Brasil hasta el sur de Bolivia y noreste de Argentina (Davis, 1966; Simmons y Voss 1998). Estas subespecies se han separado gracias a las descripciones de Davis (1966) en las que tiene en cuenta sus

distribuciones, tamaño y coloración, con *E. f. chapmani* como el más grande y pálido, seguido de *E. f. furinalis* y por último el más pequeño *E. f. gaumeri*. Sin embargo, estudios más recientes, demuestran que no hay suficiente soporte estadístico para separar entre subespecies por caracteres morfométricos dado que las medidas de los especímenes estudiados se superponen, e incluso caracteres morfológicos como la coloración no cambia (Simmons y Voss, 1998). Por esta razón, es relevante evaluar la forma del báculo de *Eptesicus* del complejo *furinalis* a lo largo de su distribución para confirmar la presencia de especies crípticas como lo mencionan algunas reconstrucciones filogenéticas (Davis y Gardner, 2008; Ramírez-Chaves *et al.*, 2021^b; Yi y Latch, 2022). Además, la divergencia de báculos entre individuos de Nicaragua (Brown *et al.*, 1971), Brasil (Comelis *et al.*, 2015) y Colombia puede soportar la presencia de hasta 3 especies diferentes para dicho complejo.

Finalmente, similar a lo mencionado anteriormente, se encuentran otros complejos y especies parafiléticas dentro del género *Eptesicus*, por lo que algunos trabajos (ver Yi, 2022; Yi y Latch, 2022) soportan que, si se respeta la división entre el subgénero *Histiotus* y el subgénero *Eptesicus* teniendo a *Eptesicus fuscus* como la especie tipo de este subgénero, entonces se podría respaldar un subgénero adicional para dar soporte a los clados de *Eptesicus* neotropicales. Además, es necesario realizar una revisión sistemática exhaustiva de los *Eptesicus* neotropicales para evaluar la diversidad críptica dentro del grupo.

4. Conclusiones y recomendaciones

4.1 Conclusiones

Las mediciones morfométricas soportan que hay un gran solapamiento entre los *Eptesicus* neotropicales, lo que hace necesario realizar una revisión de los complejos de especies de *Eptesicus brasiliensis*, *Eptesicus furinalis* y *Eptesicus chiriquinus* puesto que puede existir más de una especie bajo estas agrupaciones taxonómicas, así como también, puede existir individuos mal identificados.

Para *Eptesicus diminutus*, *Eptesicus orinocensis* y *Eptesicus miradorensis* existen soportes morfométricos bien sustentados tanto en este trabajo como en últimas publicaciones que explican la divergencia de estos taxones entre los *Eptesicus* neotropicales. A su vez, se soporta con las filogenias que apoyan la divergencia tanto de *Eptesicus orinocensis* como de *Eptesicus innoxius*.

El báculo de los *Eptesicus* presenta diferenciaciones a nivel de especie, lo que permite que se pueda explorar como carácter diagnóstico en los complejos de especie existentes y de soporte para la descripción de nuevas especies.

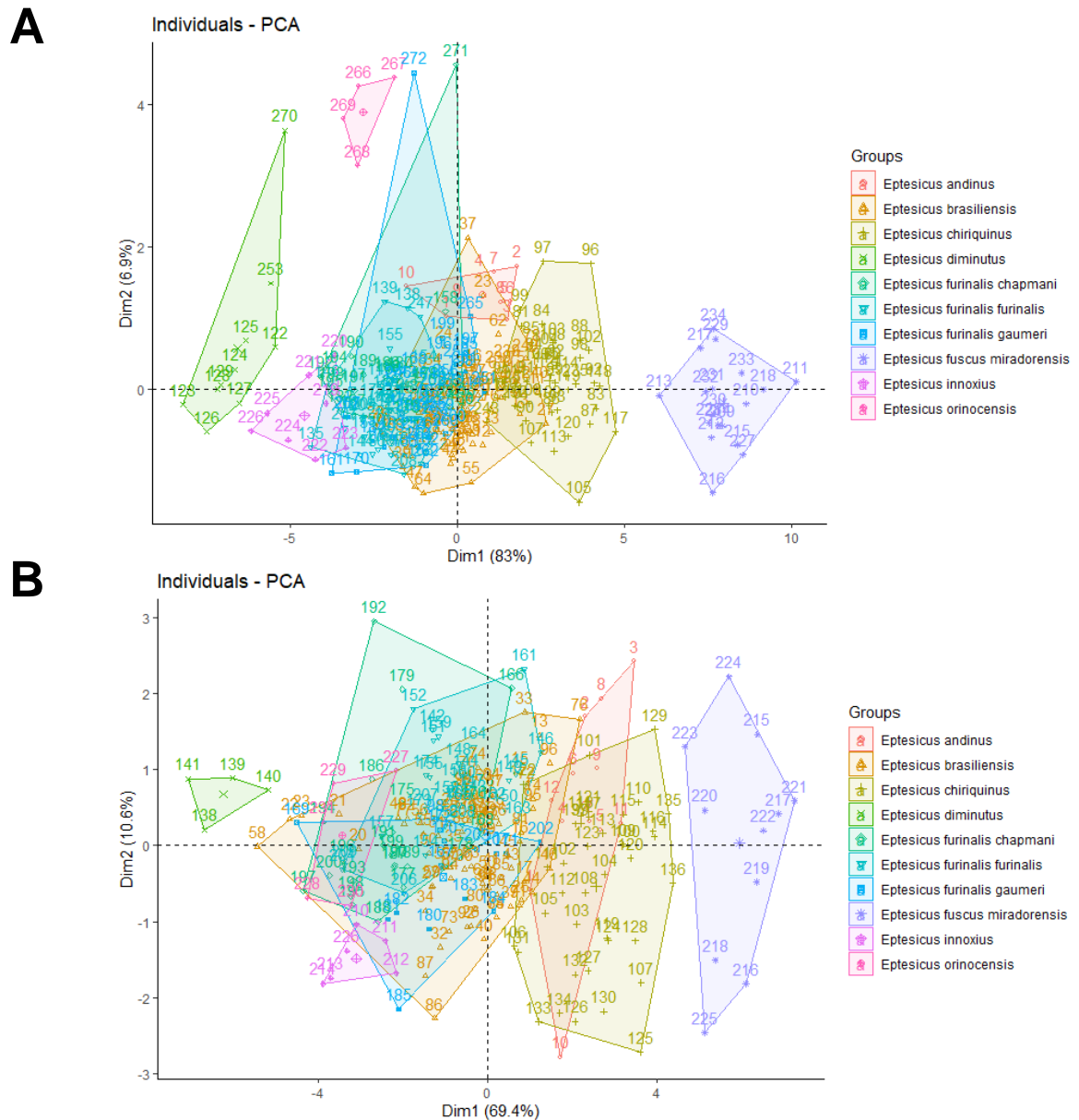
4.2 Recomendaciones

Se aconseja a futuros investigadores realizar una re-evaluación taxonómica, morfométrica y aplicar técnicas moleculares teniendo en cuenta restricciones en la distribución de los especímenes y otros marcadores moleculares que amplíen la cobertura y den más información de los especímenes ya descritos que se encuentren bajo un complejo de especies para ayudar dilucidar la diversidad críptica dentro de estos grupos.

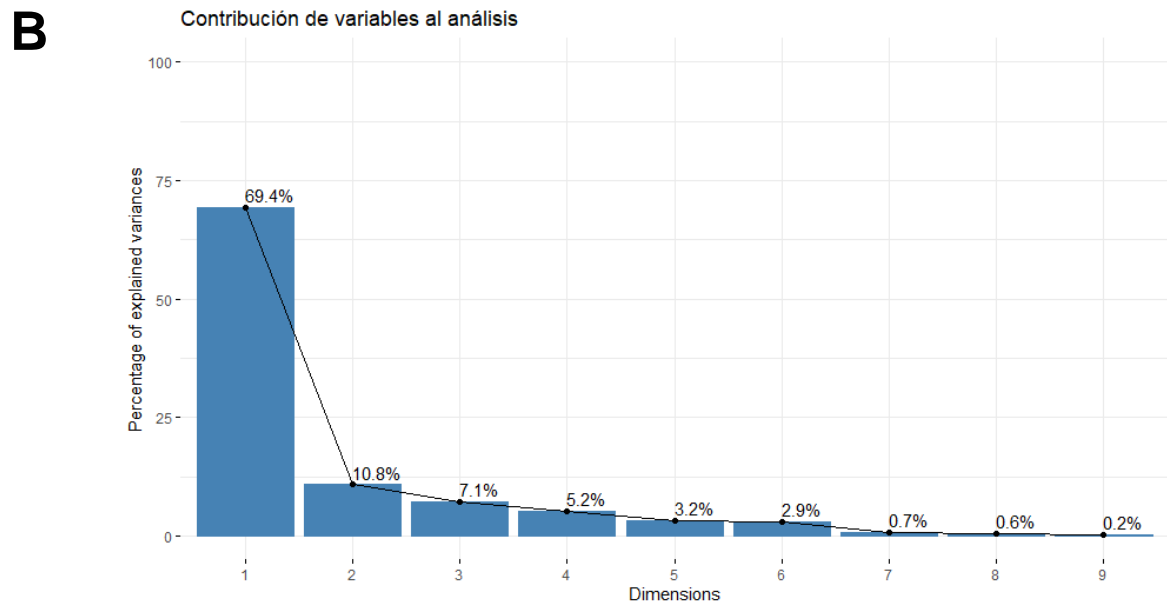
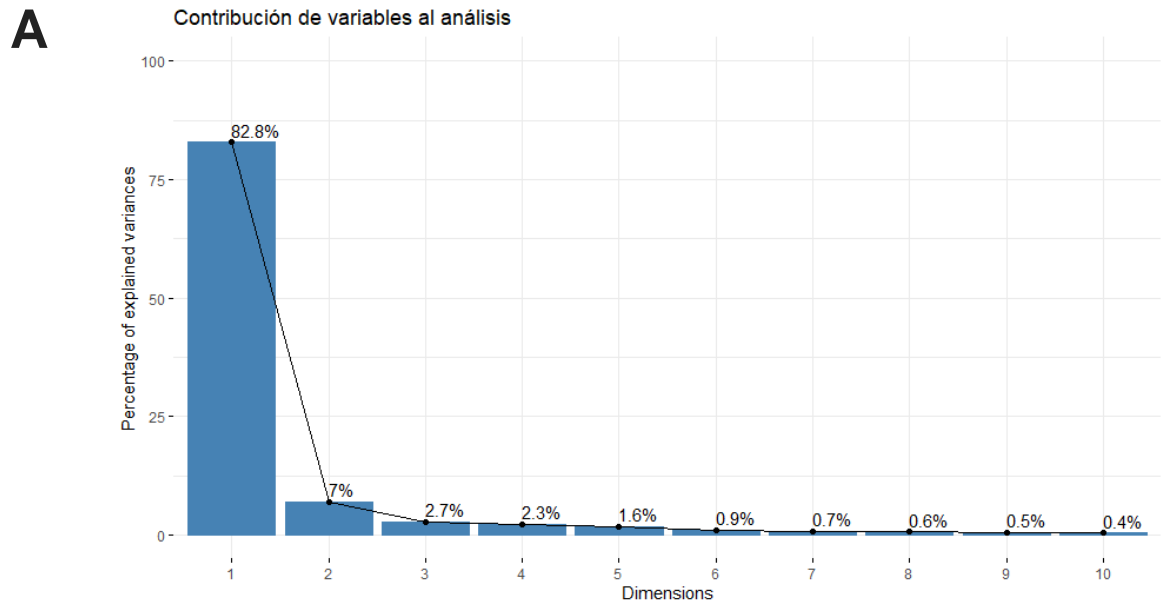
Agregar caracteres diagnósticos como las descripciones del báculo, realizar histomorfología o examinar otros caracteres puede ser útil para diferenciar entre especies del género *Eptesicus* puede ayudar a esclarecer la taxonomía del grupo, además, se debe tener en cuenta si existe o no dimorfismo sexual en todos los grupos.

5. Anexos

Anexo 1: Análisis de componentes principales con sub-especies de *Eptesicus furinalis*

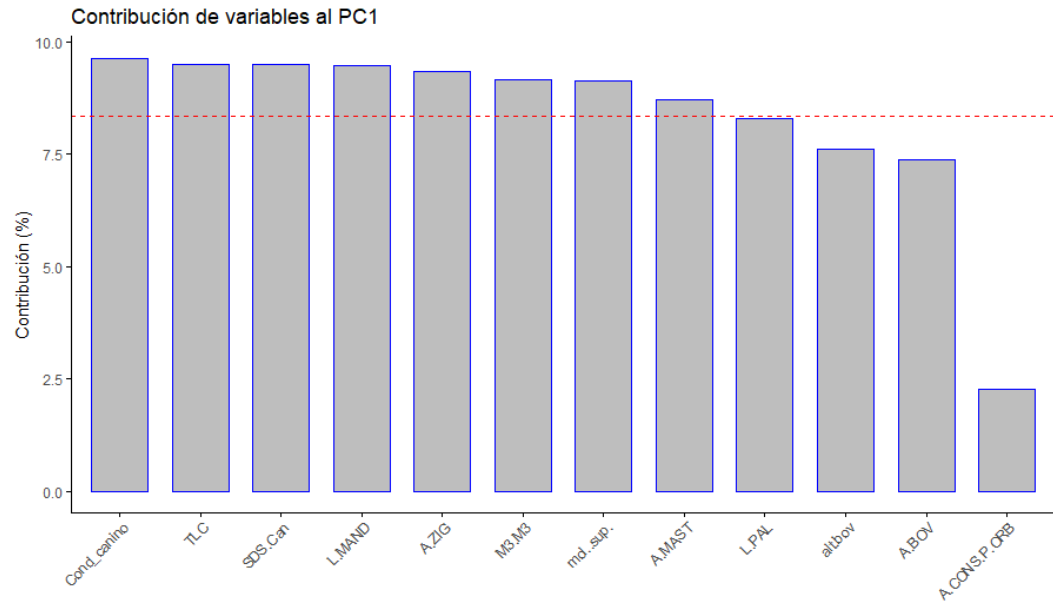


Anexo 2: Contribución de las variables al ACP

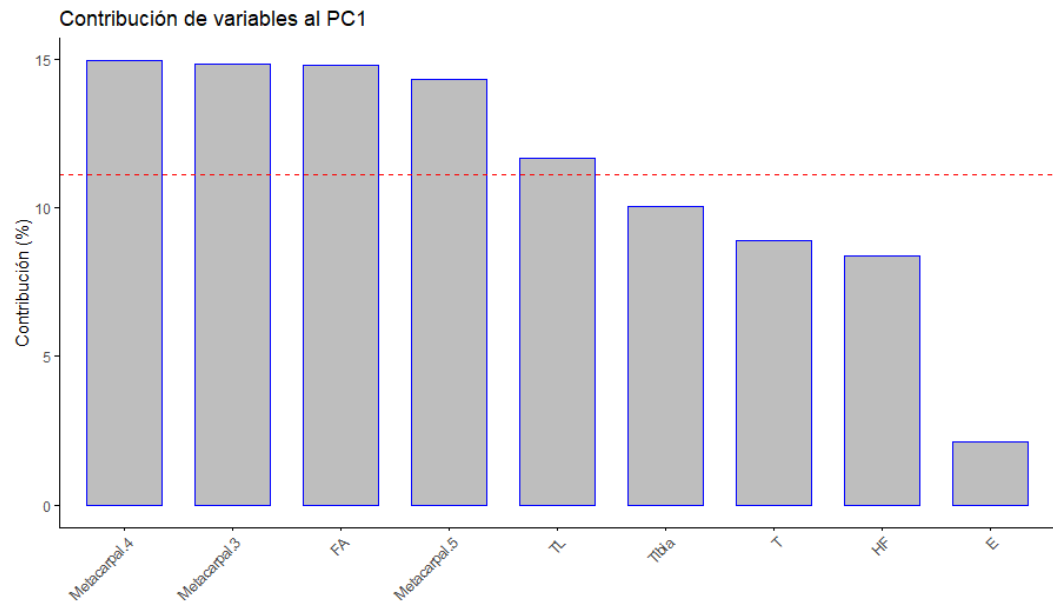


Anexo 3: Contribución de las variables a la dimensión 1

A



B



Referencias bibliográficas

- Acosta, L., Poma Urey, J., Ossa López, P., Páez, F., y Ramírez-Chaves, H. (2021). A new species of *Eptesicus* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae), from the sub-Andean Forest of Santa Cruz, Bolivia. *Therya*, 12, 391-409. <https://doi.org/10.12933/therya-21-1119>
- Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C., y Purvis, A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The quarterly review of biology*, 79(2), 161-179.
- Aguiar, L., y Antonini, Y. (2008). Diet of two sympatric insectivores bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Revista Brasileira De Zoologia - REV BRAS ZOOL*, 25. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000100005>
- Aguirre, L. F., Herrel, A., Van Damme, R., y MatThysen, E. (2003). The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*, 17(2), 201-212. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00721.x>
- Albayrak, İ., y Aşan, N. (2001). The structure of baculum in *Myotis myotis* and *Myotis blythi* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 25(3), 229-233. <https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol25/iss3/8>
- Allen, J.A. (1897). Description of a new vespertilionine bat from Yucatan. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 9, 231–232.
- Allen, J.A. (1914) New South American bats and a new Octodont. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 33, 381–389.
- Allen, J.A. (1915) New South American mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 34, 625–634. Baker, R.J. y Bradley, R.D. (2006) Speciation in Mammals and the Genetic Species Concept. *Journal of Mammalogy*, 87, 643–662.
- Amador, L., Moyers Arévalo, L., Almeida, F., Catalano, S., Acosta, L., Poma Urey, J., Ossa López, P., Páez, F., y Ramírez-Chaves, H. (2021). A new species of *Eptesicus* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae), from the sub-Andean Forest of Santa Cruz, Bolivia. *Therya*, 12, 391-409. <https://doi.org/10.12933/therya-21-1119>
- Amador, L., Moyers Arévalo, L., Almeida, F., Catalano, S., y Giannini, N. (2018). Bat Systematics in the Light of Unconstrained Analyses of a Comprehensive Molecular Supermatrix. *Journal of Mammalian Evolution*, 25. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9363-8>
- Anthony, H. E. (1926). Preliminary report on Ecuadorean mammals. No.7. *American Museum Novitates*, 240:1-6.

- Asprilla-Aguilar, A. A., Ortega, A. M. J., y Mantilla-Meluck, H. (2016). Murciélagos (Chiroptera) del departamento del Chocó, occidente colombiano. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 6(2), 188-211.
- Baker, R. J., y 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>
- Barquez, R. M., y Lougheed, S. C. (1990). New distributional records of some Argentine bat species. *Journal of Mammalogy*, 71:261-263.
- Bickham, J.W., Patton, J.C., Schlitter, D.A., Rautenbach, I.L. y Honeycutt, R.L. (2004). Molecular phylogenetics, karyotypic diversity, and partition of the genus *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 333– 338.
- Bickham, J.W., Wood, C.C. y Patton, J.C. (1995). Biogeographic implications of Cytochrome b sequences and allozymes in Sockeye (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of Heredity*, 86, 140–144.
- Brown, R. E., Genoways, H. H., y Knox Jones, J. Jr. (1971). Bacula of some neotropical bats. *Mammalia*, 35(3): 456-464. <https://doi.org/10.1515/mamm.1971.35.3.456>
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., y 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>
- Caraballo, D. A., Montani, M. E., Martínez, L. M., Antoniazzi, L. R., Sambrana, T. C., Fernández, C., y Colombo, V. C. (2020). Heterogeneous taxonomic resolution of cytochrome b gene identification of bats from Argentina: Implications for field studies. *PloS one*, 15(12), e0244750. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244750>
- Carpenter, S. M., McKean, J. L., y Richards, G. C. (1978). Multivariate morphometric analysis of *Eptesicus* (Mammalia: Chiroptera) in Australia. *Australian Journal of Zoology*, 26(4), 629-638. <https://doi.org/10.1071/ZO9780629>
- Cleveland, C. J., Betke, M., Federico, P., Frank, J. D., Hallam, T. G., Horn, J., López Jr, J. D., McCracken, G. F., Medellín, R. A., Moreno-Valdez, A., Sansone, C. G., Westbrook, J. K., y Kunz, T. H. (2006). Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(5), 238-243. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0238:EVOTPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0238:EVOTPC]2.0.CO;2)
- Comelis, M. T., Bueno, L. M., Góes, R. M., y Morielle-Versute, E. (2015). Penile histomorphology of the neotropical bat *Eptesicus furinalis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 258, 92-98. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2015.08.001>

- Davis, W. B. (1966). Review of South American Bats of the Genus *Eptesicus*. *The Southwestern Naturalist*, 11(2), 245. <https://doi.org/10.2307/3669648>
- Davis, W.B. y Gardner, A.L. (2008 [2007]). Genus *Eptesicus* Rafinesque, 1820. In: Gardner, A.L. (Ed), *Mammals of South America Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 440–450. [Published 31 March 2008.]
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 407-417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6), 879-886.
- Desmarest, A.G. (1819) Vespertilion. In: *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine, etc. Par une société de naturalistes et d'agriculteurs. Vol. 35*. Nouv. éd. Deterville, Paris, pp. 1–572.
- Díaz, M. M., Solari, S., Aguirre, L. F., Aguiar, L., y Barquez, R. M. (2016). Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica/Chave de identificação dos morcegos da América do Sul. *Publicación Especial Nro, 2*, 160.
- Díaz, M. M.; Solari, S.; Gregorin, R.; Aguirre, L. F. y Barquez, R. M. (2021). Clave de Identificación de los murciélagos Neotropicales. Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina; 2021; 21.
- d'Orbigny, A. y Gervais, P. (1847) Mammifères. In: d'Orbigny, A. (Ed.), *Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou), exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Vol. 4. P. Bertrand, Paris and V. Levrault, Strasbourg, pp. 1–32.* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.100771>
- Echavarría-R, J., Jiménez-O, A., Palacios-M, L., y Rengifo-M, J. (2018). Diversidad y composición de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en el municipio de Acandí, Chocó - Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 10(1), 7-14. <https://doi.org/10.24188/recia.v10.n1.2018.628>
- Goodman, S. M., Taylor, P. J., Ratrimomanarivo, F., y Hooper, S. (2012). The genus *Neoromicia* (Family Vespertilionidae) in Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 3250(1), 1-25.
- Gervais, P. (1841) Mammifères. In Zoologie, ed. Eydoux, J. F. T. y L. F. A. Souleyet, 1–68. In: *Voyage autour du Monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite commandée par M. Vaillant*. Arthus Bertrand, Paris, pp. 1–334.

- Hall, T.A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/97/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- Hamilton, W. J. (1946). A study of the baculum in some North American Microtinae. *Journal of Mammalogy*, 27(4), 378-387.
- Hamilton, W. J. (1949). The Bacula of Some North American Vespertilionid Bats. *Journal of Mammalogy*, 30(2), 97. <https://doi.org/10.2307/1375254>
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1–9.
- Hamilton, P.B., Webster, T.M.U., Basiewicz, M., Kennedy, E.V., De-Bastos, E.S.R. y Mathews, F. (2015). A rapid PCR-based test for identification of fifteen British bat species. *Conservation Genetics Resources*, 7, 651–657.
- Handley Jr, C. O. (1978). Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20(5), 1.
- Handley Jr, C. O., y Gardner, A. L. (2008). Genus *Histiotus* P. Gervais, 1856. *Mammals of South America*, 1, 450-457.
- Harrison, D. L., y Brownlow, I. P. (1978). A comparative study of the baculum in bats of the genus *Scotophilus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalia* 42(1): 123–130. <https://doi.org/10.1515/mamm.1978.42.1.123>
- Herdina, A. N. (2008). Light microscopy of the penis bone (baculum) in the *Plecotus* species (Chiroptera) in Austria. [M.Sc. thesis]: Department of Theoretical Biology. Faculty of Life Sciences, University of Vienna, Austria. 74 p.
- Herdina, A. N., Herzig-Straschil, B., Hilgers, H., Metscher, B. D., y Plenk Jr, H. (2010). Histomorphology of the penis bone (Baculum) in the gray long-eared bat *Plecotus austriacus* (Chiroptera, Vespertilionidae). *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 293(7), 1248-1258.
- Herdina, A. N., Kelly, D. A., Jahelková, H., Lina, P. H., Horáček, I., y Metscher, B. D. (2015). Testing hypotheses of bat baculum function with 3D models derived from microCT. *Journal of Anatomy*, 226(3), 229-235. [10.1111/joa.12274](https://doi.org/10.1111/joa.12274).
- Hill, J. E., y Harrison, D. L. (1987). The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the descriptions of a new genus and subgenus. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, 52, 225-305. <https://doi.org/10.5962/p.18307>
- Hollander, R. R., y Jones, J. K. (1988). Northernmost record of the tropical brown bat, *Eptesicus furinalis*. *The Southwestern Naturalist*, 33(1), 100-100.

- Hooper, S., y Van Den Bussche, R. (2003). Molecular Phylogenetics of the Chiropteran Family Vespertilionidae. *Acta Chiropterologica*, 5, 1-63. <https://doi.org/10.3161/001.005.s101>
- Hooper, S. R., Van Den Bussche, R. A., y Horáček, I. (2006). Generic status of the American pipistrelles (Vespertilionidae) with description of a new genus. *Journal of mammalogy*, 87(5), 981-992. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-425R1.1>
- Jubilato, F. C., Comelis, M. T., Bueno, L. M., Taboga, S. R., Góes, R. M., y Morielle-Versute, E. (2019). Histomorphology of the glans penis in Vespertilionidae and Phyllostomidae species (Chiroptera, Mammalia). *Journal of Morphology*, 280(12), 1759-1776. <https://doi.org/10.1002/jmor.21062>
- Kearney, T. C., Volleth, M., Contrafatto, G., y Taylor, P. J. (2002). Systematic implications of chromosome GTG-band and bacula morphology for Southern African *Eptesicus* and *Pipistrellus* and several other species of Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica*, 4(1), 55-76. <http://dx.doi.org/10.3161/001.004.0107>
- Koopman, K. F. (1978). Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates*, 2651:1-33.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. y Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>.
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A.M., Senfeld, T. y Calcott, B. (2016). PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 772–773. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>
- López, N. O. T., y Camacho, M. A. (2015). Records of bats predated by *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) in eastern Ecuador. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 5(2), 105-110.
- González, M. C. (2010). *Murciélagos* (pp. 275-276).
- Maier, R. (2001). *Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico*. McGraw-Hill Interamericana de España. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/libro?codigo=171443>
- Mammal Diversity Database. (2022). Mammal Diversity Database (Version 1.9.1) [Data set]. Zenodo. <http://doi.org/10.5281/zenodo.4139818>
- Mickleburgh, S. P., Hutson, A. M., y Racey, P. A. (2002). A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 36(1), 18-34. <https://doi.org/10.1017/S0030605302000054>
- Mies, R., Kurta, A., y King, D. G. (1996). *Eptesicus furinalis*. *Mammalian Species*, 526, 1-7. <https://doi.org/10.2307/3504316>

- Miller, M. A., Pfeiffer, W. y Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)* 1–8.
- Miranda, J., Bernardi, I., y Passos, F. (2006). *A New Species Of Eptesicus (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) From The Atlantic Forest, Brazil*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.175037>
- Monadjem, A., Demos, T. C., Dalton, D. L., Webala, P. W., Musila, S., Kerbis Peterhans, J. C., y Patterson, B. D. (2021). A revision of pipistrelle-like bats (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) in East Africa with the description of new genera and species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(4), 1114-1146. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa087>
- Moratelli, R., Burgin, C., Cláudio, V., Novaes, R., López-Baucells, A. y Haslauer, R. (2019). Family Vespertilionidae. In: Wilson, D.E. y Mittermeier, R.A. (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World*. Volume 9, Bats. Barcelona: Lynx Edicions, pp. 855–996.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's Mammals of the World*, 6th ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Osgood, W.H. (1915). New mammals from Brazil and Peru. *Field Museum of Natural History Publications, Zoological Series*, 10, 187–198. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2556>
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., y Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7, 16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>.
- Palisot de Beauvois, A.M.F.J. (1796). *Catalogue raisonné du museum, de Mr. C. W. Peale, membre de la société philosophique de Pensylvanie*. De l'Imprimerie de Parent, Philadelphie, Pennsylvania, 142 pp.
- Paglia, A.P., Fonseca, G.A.B. da, Rylands, A.B., Herrmann, G., Aguiar, L.M.S., Chiarello, A.G., Leite, Y.L.R., Costa, L.P., Siciliano, S., Kierulff, M.C.M., Mendes, S.L., Tavares, V. da C., Mittermeier, R.A. y Patton J.L. (2012). *Lista anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2ª Edição / 2nd Edition*. Occasional Papers in Conservation Biology, No. 6. Conservation International, Arlington, VA., 76 pp.
- Patterson, B. D., y Thaeler, C. S. (1982). The Mammalian Baculum: Hypotheses on the Nature of Bacular Variability. *Journal of Mammalogy*, 63(1), 1–15. <https://doi.org/10.2307/1380665>.
- Patterson, B. D. (2000). Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions*, 6(3), 145-151.
- Patterson, B., Willig, M., y Stevens, R. (2003). Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. En *Bat ecology* (pp. 536-579).

- Peixoto, F.P., Pereira Braga, P.H., y Mendes, P. (2018). A synthesis of ecological and evolutionary determinants of bat diversity across spatial scales. *BMC Ecology*, 18. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0174-z>
- Peters, W. (1872). Hr. W. *Peters mache eine Mittheilung uber neu Flederthiere (Phyllorhina micropus, Harpyiocephalus Huttoni, Murina grisea, Vesperugo micropus, Vesperus (Marsipolaemus) albigularis, Vesperus propinquus, tenuipinnis)*. *Monatsbericht der Koniglich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1872:256-264
- Ramírez-Chaves, H.E. (2008). Revisión taxonómica de los murciélagos del género *Eptesicus* Rafinesque, 1820 (Mammalia; Chiroptera: Vespertilionidae) para Colombia. *Tesis Universidad Nacional de Colombia*. Bogotá. 78 p.
- Ramírez-Chaves H E, Suárez Castro A F, Morales-Martínez D M, Rodríguez-Posada M E, Zurc D, Concha Osbahr D C, Trujillo A, Noguera Urbano E A, Pantoja Peña G E, González Maya J F, Pérez Torres J, Mantilla Meluk H, López Castañeda C, Velásquez Valencia A, y Zárrate Charry D. (2021^a). Mamíferos de Colombia. Version 1.12. *Sociedad Colombiana de Mastozoología*. <https://doi.org/10.15472/k11whs>
- Ramírez-Chaves, H. E., Morales-Martínez, D. M., Pérez, W. A., Velásquez-Guarín, D., Mejía-Fontecha, I. Y., Ortiz-Giraldo, M., Ossa-López, P. A., y Páez, F. A. R. (2021^b). A new species of small *Eptesicus* Rafinesque (Chiroptera: Vespertilionidae) from northern South America. *Zootaxa*, 5020(3), 489-520. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5020.3.4>
- R Core Team (2022). R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rodríguez-Posada, M. E., Morales-Martínez, D. M., Ramírez-Chaves, H. E., Martínez-Medina, D., y Calderón-Acevedo, C. A. (2021). A new species of Long-eared Brown Bat of the genus *Histiotus* (Chiroptera) and the revalidation of *Histiotus colombiae*. *Caldasia*, 43(2), 221-234. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v43n2.85424>
- Roehrs, Z. P., Lack, J. B., y Van Den Bussche, R. A. (2010). Tribal phylogenetic relationships within Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) based on mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy*, 91(5), 1073-1092. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-325.1>
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J.P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572–1574.
- Salomon, G. R., Gaglioti, A. L., Machado, L., Carrasco, A., y Mateus, R. P. (2022). Note on the phylogenetic position of *Eptesicus* species in the Vespertilionidae family (Chiroptera) using

- Brazilian bats and RAG2 sequences. *Brazilian journal of biology = Revista brasileira de biologia*, 84, e258210. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.258210>
- Sánchez, J., y Lew, D. (2012). Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. *Memoria de La Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 173-174, 173-238.
- Sánchez, R. T., Montani, M. E., Tomasco, I. H., Díaz, M. M., y Barquez, R. M. (2019). A new species of *Eptesicus* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Argentina. *Journal of Mammalogy*, 100(1), 118-129. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz009>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., y Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. doi:10.1038/nmeth.2089
- Simmons N. (2005). Order Chiroptera. In: Wilson DE, Reeder DM, eds. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Simmons, N.B. y Voss, R.S. (1998) The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237, 1–219.
- Simmons, N.B. y A.L. Cirranello. (2022). *Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database*. Accessed on 09/10/2022.
- Smirnov, D. G., y Tsytsulina, K. (2003). The ontogeny of the baculum in *Nyctalus noctula* and *Vespertilio murinus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta chiropterologica*, 5(1), 117-123.
- Solari, S., y Martínez-Arias, V. (2014). Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera). *Therya*, 5(1), 167-196. <https://doi.org/10.12933/therya-14-180>
- Srinivasulu, B., Kaur, H., Shah, T. A., Gundena, D., Asad, G., Raman, S., y Srinivasulu, C. (2020). A review of the bacular morphology of some Indian bats (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Threatened Taxa*, 12(9), 15985-16005. <https://doi.org/10.11609/jott.5650.12.9.15985-16005>
- Taylor, M. (2019). *Bats: An Illustrated Guide to All Species*. Ivy Press.
- Thomas, O. (1920) On Neotropical bats of the genus *Eptesicus*. *Annals and Magazine of Natural History*, series 9, 5, 360-367. <https://doi.org/10.1080/00222932008632387>
- Velazco, P. M., Almeida, F. C., Cláudio, V. C., Giménez, A. L., y Giannini, N. P. (2021). A new species of *Histiotus* Gervais, 1856 (Chiroptera, Vespertilionidae), from the Pacific Coast of Northern Peru. *American Museum Novitates*, 2021(3979), 1-30.)
- Voss, R. S., y Emmons, L. (1996). Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230:3-115.

- Wiley, E. O., y Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley y Sons.
- Williams, D. F. (1978). Taxonomic and karyologic comments on small brown bats, genus *Eptesicus*, from South America. *Annals of Carnegie Museum*, 47:361-383.
- Yi, X. (2022). Molecular Evolution and Biogeography of the New World *Eptesicus* Bats. *Theses and Dissertations*. 2965. <https://dc.uwm.edu/etd/2965>
- Yi, X., y Latch, E. K. (2022). Systematics of the New World bats *Eptesicus* and *Histiotus* suggest trans-marine dispersal followed by Neotropical cryptic diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 175, 107582. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107582>
- Zachos, F. E., Apollonio, M., Bärmann, E. V., Festa-Bianchet, M., Göhlich, U., Habel, J. C., Haring, E., Kruckenhauser, L., Lovari, S., McDevitt, A. D., Pertoldi, C., Rössner, G. E., Sánchez-Villagra, M. R., Scandura, M., y Suchentrunk, F. (2013). Species inflation and taxonomic artefacts—A critical comment on recent trends in mammalian classification. *Mammalian Biology*, 78(1), 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.07.083>