

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

ESCUELA DE POSGRADO
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSGRADO

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *Mimon* GRAY,
1847
(CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE) CON ÉNFASIS EN
EL SUBGÉNERO *Anthorhina***

TESIS
PARA OPTAR EL GRADO ACADÉMICO DE MAGÍSTER
EN ZOOLOGÍA CON MENCIÓN EN SISTEMÁTICA Y
EVOLUCIÓN

AUTOR
NATALI EDITH HURTADO MIRANDA

Lima – Perú

2014

AGRADECIMIENTO

Agradezco, en primer lugar, a Carlos Alberto Hurtado Sanz y Luisa Miranda Vda. de Hurtado por haber motivado mi vocación y por haberme dado la mejor educación en casa. Sin ellos, todos mis logros no serían posibles.

Al Dr. Víctor Pacheco por guiarme en el proceso de formulación, ejecución y análisis de esta tesis y otros proyectos académicos. Sinceramente, le agradezco por recibirme en el departamento de Mastozoología y por confiar en mi.

A Edgardo “Edgar” Rengifo Vásquez por su apoyo constante en el ámbito personal y académico. Sin duda, con él soy una mejor persona.

A mis amigos y compañeros del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de San Marcos, en especial a Wendy Calderón Saavedra por su compañerismo y paciencia.

Agradezco especialmente al Dr. Bruce Patterson, por patrocinar mi visita a la colección del Field Museum of Natural History, al Dr. Paul M. Velazco del American Museum of Natural History (AMNH) y a Grace P. Servat, por haberme recibido cuando necesité visitar las colecciones del AMNH y del National Museum of Natural History, respectivamente.

Al Comité de Becas del Field Museum of Natural History, por auspiciar mi visita a las colecciones científicas en Estados Unidos, con la finalidad de tomar los datos para esta tesis.

A la memoria de mi padre.

CONTENIDO

Agradecimiento	i
Índice de figuras	iv
Resumen	v
Abstract	vi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1. Orden Chiroptera	3
2.2. Familia Phyllostomidae	4
2.3. Sistemática filogenética de <i>Mimon</i>	4
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	6
3.1. Hipótesis	6
3.2. Objetivos	6
4. MATERIALES Y MÉTODOS	6
4.1. Muestra taxonómica	6
4.2. Definición del grupo externo	7
4.3. Muestra examinada	7
4.4. Definición de caracteres y ordenamiento de estados de carácter	7
4.5. Método para el análisis filogenético	8
4.6. Descripción de caracteres	8
Morfología externa	8
Craneodentales	26
Post-craneales	41
5. RESULTADOS	42
6. DISCUSIÓN	44
6.1. Relaciones filogenéticas	44
6.2. Diagnósis taxonómica	47
7. CONCLUSIONES	54
8. RECOMENDACIONES	55
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
ANEXO 1	63
ANEXO 2	68

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Hoja nasal de: a) <i>Mimon crenulatum crenulatum</i> , b) <i>M. c. keenani</i> y c) <i>M. cozumelae</i> .	13
Figura 2. Antebrazo de: a) subgénero anteriormente llamado “ <i>Anthorhina</i> ” y b) subgénero <i>Mimon</i> .	15
Figura 3. Trago de: a) <i>Mimon crenulatum crenulatum</i> , b) <i>M. c. keenani</i> y c) <i>M. cozumelae</i> . I: rama principal, II: rama intermedia, III: rama inferior.	19
Figura 4. Orejas de: a) <i>Mimon crenulatum crenulatum</i> , b) <i>M. c. keenani</i> y c) <i>M. cozumelae</i> .	22
Figura 5. Pliegue en la base de la oreja de: a) subgénero anteriormente llamado “ <i>Anthorhina</i> ” y b) subgénero <i>Mimon</i> .	24
Figura 6. Punto de inserción del plagiopatagio del: a) subgénero anteriormente llamado “ <i>Anthorhina</i> ” y b) subgénero <i>Mimon</i> .	25
Figura 7. Vista dorsal y ventral los cráneos de <i>Mimon koepckeae</i> (a y e), <i>M. crenulatum</i> (b y f), <i>M. bennettii</i> (c y g) y <i>M. cozumelae</i> (d y h).	27
Figura 8. Vista lateral del cráneo y mandíbula de <i>Mimon koepckeae</i> (a), <i>M. crenulatum</i> (b), <i>M. bennettii</i> (c) y <i>M. cozumelae</i> (d).	38
Figura 9. Árbol único más parsimonioso obtenido del análisis de caracteres no ordenados (305 pasos, IC=0.427, IR=0.624). El número de nodo se encuentra al lado izquierdo y debajo del nodo, por encima el valor de soporte de Bremer y un círculo que varía en tonos de gris para los valores de <i>Bootstrap</i> y <i>Jackknife</i> .	43

RESUMEN

Mimon es considerado actualmente un género monofilético conformado por dos subgéneros: *Mimon* (representado por *M. bennettii* y *M. cozumelae*), y el taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*” (representado por *M. crenulatum* y *M. koepckeae*). Sin embargo, los recientes resultados de estudios filogenéticos moleculares indican que *Mimon* es un género parafilético dentro de Phyllostomidae.

En el presente estudio se realizó una revisión de caracteres morfológicos de todas las especies de *Mimon*, con énfasis en las poblaciones del taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*”, construyendo una matriz a partir de 91 caracteres de la morfología externa, cráneo-dental y postcraneal. Las especies *Lophostoma occidentale*, *Trachops cirrhosus*, *Tonatia saurophila*, *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris megalotis* fueron elegidas como grupo externo, de las cuales *M. megalotis* fue usada para el enraizamiento. Se realizó una búsqueda exhaustiva para encontrar el mejor árbol a partir de 135 caracteres no ordenados, que incluyen los caracteres descritos en este estudio y los caracteres del aparato Hioideo, lengua, tracto digestivo y reproductivo y cerebro, tomados de Wetterer *et al.* (2000).

Se obtuvo un único árbol más parsimonioso bien soportado de 305 pasos. El soporte de la ramas fue pesado con Bremer y el remuestreo por *Bootstrap* y *Jackknife* con 10000 réplicas. El árbol más parsimonioso confirma que *Mimon* no es monofilético, donde *Mimon* s.s. y el taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*” están fuertemente respaldados en nodos no relacionados ni como grupos hermanos. Con la finalidad de resolver el surgente problema taxonómico, recomendamos elevar al taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*” a género. Dado que “*Anthorhina*” es sinónimo de *Tonatia*, se propone que éste taxón sea renombrado. Finalmente, brindamos las diagnósis corregidas de *Mimon* s.s. y del taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*”, basadas en los caracteres usados en el análisis filogenético.

Palabras clave: caracteres morfológicos, género nuevo, Máxima Parsimonia, polifilia.

ABSTRACT

Mimon is currently considered a monophyletic genus that comprises two subgenera: *Mimon* (represented by *M. bennettii* and *M. cozumelae*), and the taxon formerly named “*Anthorhina*” (represented by *M. crenulatum* and *M. koepckeae*). However, recent molecular phylogenies show *Mimon* as a polyphyletic genus across Phyllostomidae.

Herein, we present a phylogenetic approach based on morphology that includes all species of the genus *Mimon*, with emphasis on geographical populations of the taxon formerly named “*Anthorhina*”. Our data matrix was built with our own examination of *M. bennetti* (*n.* 5), *M. cozumelae* (*n.* 31), *M. crenulatum* (*n.* 181), and *M. koepckeae* (*n.* 3) for 91 morphological characters including external, skull-dental and post-cranial traits. The species *Lophostoma occidentale*, *Trachops cirrhosus*, *Tonatia saurophila*, *Phyllostomus discolor*, and *Micronycteris megalotis* were selected as outgroups. The tree was rooted on *M. megalotis*. An exhaustive search with 135 unordered characters was performed to find the most parsimonious trees.

A single well-supported tree of 305 steps was obtained. Bootstrap and Jackknife with 10000 resampling were used as support estimators. The most parsimonious tree confirms *Mimon* is a polyphyletic genus, where the subgenus *Mimon* and the taxon formerly named “*Anthorhina*” are strongly supported but unrelated monophyletic groups.

In order to solve this taxonomic problem, we recommend the taxon formerly named “*Anthorhina*” be raised at genus level, but with a new name because “*Anthorhina*” is a synonym of *Tonatia*. Finally, we provide an emended diagnosis of *Mimon* s.s., and the taxon formerly called “*Anthorhina*”, based on morphological characters used for the phylogeny.

Key words: Maximun Parsimony, morphological characters, new genus, polyphyly.

1. INTRODUCCIÓN

El género *Mimon* Gray, 1847 es un miembro de la familia Phyllostomidae, una familia endémica del Neotropico y también la más diversa (Jones y Carter 1976; Gardner 2008a), y de la sub-familia Phyllostominae (Wetterer *et al.* 2000; Baker *et al.* 2003; Simmons 2005). Phyllostominae presenta la costilla de la hoja nasal extendida hasta el margen superior del limbo y nasales conectados con las cavidades orales por el hueso nasopalatino a través de los forámenes incisivos como sinapomorfías (Wetterer *et al.* 2000), además de presentar las hojas nasales bien definidas, molares dilambodontes y uropatagio bien desarrollado (Williams y Genoways 2008a).

Actualmente *Mimon* incluye especies de tamaño mediano y grande, caracterizadas por exhibir un solo incisivo superior, dos premolares inferiores, protuberancias del mentón divididas por un surco medio, hojas nasales largas, plagiopatagio inserto en el tobillo, patas largas, cola extendida hasta la mitad del uropatagio y calcar más largo que la pata (Gray 1847; Williams y Genoways 2008b). Asimismo, *Mimon* fue considerado monofilético por presentar vibrisas interramales y la ausencia del incisivo externo inferior como sinapomorfías del género (Wetterer *et al.* 2000).

Mimon comprende dos subgéneros y cuatro especies (Simmons 2005). El subgénero *Mimon* incluye *M. bennettii* (Gray, 1838) y *M. cozumelae* Goldman, 1914, y el subgénero anteriormente llamado "*Anthorhina*" incluye a *M. crenulatum* (E. Geoffroy St.-Hilaire, 1803) y *M. koepckeae* Gardner y Patton, 1972. *M. bennettii* se distribuye desde el sur de Venezuela y Colombia y el norte de las Guayanas hasta el sur de Brasil (Williams y Genoways 2008b; Gregorin *et al.* 2008); *M. cozumelae* desde el sur de México hasta el sur de Panamá (Williams y Genoways 2008b); *M. crenulatum* desde el sur de Panamá, noreste de Venezuela y Ecuador y norte del Perú hasta el norte de Bolivia y sur de Brasil (Koopman 1978; Williams y Genoways 2008b); y *M. koepckeae* solo en la vertiente oriental de

los Andes centrales de Perú (Gardner y Patton 1972; Koopman 1978; Hurtado *et al.* 2014).

La validez de los taxones asignados a *Mimon* ha sido ampliamente discutida. El taxón anteriormente llamado "*Anthorhina*" ha sido considerado como un sinónimo (Simpson 1945; Handley 1960) o como un subgénero de *Mimon* (Cabrera 1958; Goodwin y Greehall 1961; Koopman 1993; 1994; Wetterer *et al.* 2000; Simmons 2005); o un género (Miller 1907; Husson 1962). Sin embargo, independientemente de la jerarquía taxonómica, *Anthorhina* debe ser usado como un sinónimo menor de *Tonatia*, ya que comparten el mismo espécimen tipo con *Tonatia bidens* (Gardner y Ferrel 1990; Simmons 2005). Por lo que el taxón anteriormente llamado "*Anthorhina*" carece de nominación formal (Simmons 2005; Williams y Genoways 2008b).

Respecto a las especies, *Mimon cozumelae* fue tratada como un sinónimo (Handley 1960; Ortega y Arita 1997; Gregorin *et al.* 2008) o una sub-especie de *M. bennettii* (Koopman 1978; 1993; 1994). Sin embargo, ambas entidades han sido reconocidas como especies plenas con fuerte respaldo morfológico (Simmons y Voss 1998; Simmons 2005; Williams y Genoways 2008b). Por otra parte, algunas poblaciones de *Mimon bennettii* distribuidas al noreste de Brasil corresponderían a una especie nueva aún no descrita (Ortega y Arita 1997; Williams y Genoways 2008b). *Mimon crenulatum* comprende cuatro sub-especies: *crenulatum*, *longifolium*, *picatum* y *keenani* (Simmons 2005; Williams y Genoways 2008b); de las cuales Handley (1960) consideró a *longifolium* y *picatum* como sinónimos de *M. crenulatum*; asimismo, Cadenillas (2010) sugirió que la población de *M. crenulatum keenani* distribuida en la vertiente occidental de los Andes podría ser elevada a especie después de una revisión de estas poblaciones. Por último, *M. koepckeae* fue considerada una sub-especie de *M. crenulatum* (Koopman 1976; 1978; 1993; 1994). Esta posición fue desestimada por Simmons y Voss (1998), Simmons (2005) y Williams y Genoways (2008b) al considerar válidos los argumentos de Gardner y Patton (1972).

Complementariamente, Hurtado *et al.* (2014) respaldaron la validez de *M. koepckeae* con nueva evidencia morfológica.

2. ANTECEDENTES

2.1. Orden Chiroptera

Los murciélagos representan uno de los grupos más antiguos y especializados de los mamíferos (Simmons 2005). El orden Chiroptera representa el 20% de los mamíferos actuales con más de 1100 especies descritas, siendo excedido apenas por los roedores (Nowak 1999, Eisenberg y Redford 1999, Simmons 2005). El orden está representado tradicionalmente por dos subórdenes: Megachiroptera, restringido a algunas regiones de África, India, Australia, Sureste de Asia y algunas islas del Océano Pacífico; y Microchiroptera, distribuido en casi todo el planeta, excepto en los polos y algunas islas del Océano Pacífico (Simmons y Conway 1997).

Los Microchiroptera son los únicos representantes en Sudamérica (Gardner 2008b). Muestran alta variación morfológica y estructural, con tamaños que varían de 22 a 115 cm y la presencia de estructuras únicas como el trago, membranas que unen dígitos con el resto del brazo y con la parte de la pata posterior, pulgares reducidos y en algunos casos estructuras cartilaginosas como el calcar y las hojas nasales (Gardner 2008b, Hutson *et al.* 2001). Todos los miembros del grupo realizan el complejo proceso de ecolocación para ubicarse, que involucra parte del sistema naso-faríngeo (Gardner 2008b). Debido a su alta especialización alimenticia, estos murciélagos juegan un rol importante en el ecosistema y la economía, debido a que son polinizadores, dispersores de semillas y controladores de plagas (Hutson *et al.* 2001).

Los estudios en la Sistemática de los Microchiropteros muestran una constante descripción de especies nuevas y la promoción de diferencias de

opinión sobre la validez de ciertos taxa; asimismo, la implementación de estos estudios con nuevas herramientas y técnicas ha permitido aclarar ciertas controversias taxonómicas, pero en otros casos sólo han generado más incertidumbre, por ello no se cuenta con un solo listado de especies aceptado por todas las autoridades del tema (Hutson *et al.* 2001).

2.2. Familia Phyllostomidae

Son murciélagos que se distribuyen en toda América, por ello es reconocida como una familia endémica del Neotrópico (Jones y Carter 1976, Simmons 2005, Gardner 2008a). Se caracterizan por presentar una estructura de piel alrededor de los nostriles en forma de hoja, conocida como hoja nasal (Simmons 2005). Presentan una gran diversidad morfológica, relacionada con sus hábitos alimenticios, pudiendo ser insectívoros, frugívoros, carnívoros, folívoros, nectarívoros, omnívoros y hematófagos (Nowak 1999).

A pesar de exhibir tal grado de diferenciación en los hábitos alimenticios, los Phyllostomidos conforman un grupo monofilético (Wetterer *et al.* 2000, Baker *et al.* 2000, Baker *et al.* 2003, Dávalos *et al.* 2012). Sin embargo, no hay un consenso similar en cuanto al número y jerarquía taxonómica de los grupos que conforman la familia (Koopman 1994, Wetterer *et al.* 2000, Baker *et al.* 2000, Baker *et al.* 2003, Simmons 2005, Gardner 2008a, Dávalos *et al.* 2012). Como muestra de ello, la monofilia de los géneros *Micronycteris*, *Mimon*, *Phyllostomus*, *Artibeus* y *Vampyressa*, aún es poco clara (Wetterer *et al.* 2000, Dávalos *et al.* 2012). Por lo que, se recomienda realizar estudios más profundos y con una muestra taxonómica más amplia para resolver estas incógnitas (Dávalos *et al.* 2012).

2.3. Sistemática filogenética de *Mimon*

La posición filogenética de *Mimon* en los Phyllostomidae ha sido abordada en numerosos estudios (i.e. Patton y Baker 1978; Van den Bussche 1989; Wetterer *et al.* 2000; Baker *et al.* 2000; 2003; Dávalos *et al.*

2012). En ese sentido, Patton y Baker (1978), basados en caracteres cromosómicos, consideraron a *M. crenulatum* como grupo hermano de *Phyllostomus*. Van den Bussche (1989), usando caracteres moleculares (sitios de restricción del rARN), definió el grupo *Phyllostomus*, integrado por *Phyllostomus*, *Tonatia*, *Lonchorhina* y *Mimon crenulatum*. Wetterer *et al.* (2000), basados en caracteres morfológicos, cromosómicos sexuales y moleculares (sitios de restricción del rARN y el gen satelital EcoRI), consideraron a *Mimon* monofilético y grupo hermano de *Lonchorhina* y *Macrophyllum*. Paralelamente, Baker *et al.* (2000), basados en caracteres moleculares (gen nuclear RAG2), ubicaron a *M. crenulatum* como grupo hermano de *Phylloderma*. Poco después, Baker *et al.* (2003), adicionó secuencias de marcadores mitocondriales ribosómicos (12S y 16S del ARNr y ARNt^{Val}), ubicando a *Mimon crenulatum* como grupo hermano de *Phyllostomus*, que a su vez conforman la tribu Phyllostomini junto con *Phylloderma*, *Lophostoma* y *Tonatia*.

Recientemente, Dávalos *et al.* (2012) analizaron las relaciones filogenéticas de la familia Phyllostomidae, basados en caracteres morfológicos y secuencias de ADN mitocondriales y nucleares empleados anteriormente (V. gr. Van den Bussche 1989; Baker *et al.* 2003; 2000; entre otros), añadiendo nuevos datos morfológicos y moleculares, encontrando a *Mimon* como un género polifilético en análisis de Máxima Parsimonia para caracteres morfológicos, Máxima Verosimilitud para caracteres moleculares e Inferencia Bayesiana para datos combinados. Ninguno de los estudios mencionados ha incluido todas las especies de *Mimon* para explorar las relaciones filogenéticas dentro del género.

Finalmente, Hurtado *et al.* (2014), basados en comparaciones morfológicas de las cuatro especies de *Mimon*, resaltaron que existen suficientes caracteres en el taxón anteriormente llamado "*Anthorhina*" que lo distinguen de los descritos para *Mimon* por Gray (1847); por lo que sugieren realizar estudios filogenéticos del género que incluyan a todas las especies que lo conforman.

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. HIPÓTESIS

El género del murciélago *Mimon* es monofilético y conformado por dos subgéneros y cuatro especies.

3.2. OBJETIVOS

Objetivo general

- ❖ Establecer las relaciones filogenéticas del género *Mimon* incluyendo representantes de las cuatro especies reconocidas del género.

Objetivos específicos

- ❖ Establecer la muestra taxonómica que incluya poblaciones de las especies de *Mimon* y grupos externos.
- ❖ Determinar caracteres morfológicos filogenéticamente informativos.
- ❖ Establecer las relaciones filogenéticas de los representantes de *Mimon* con los grupos externos mediante análisis de Máxima Parsimonia.
- ❖ Revisar la taxonomía de los subgéneros de *Mimon*.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1. Muestra taxonómica

En el presente estudio el grupo interno estuvo conformado por las cuatro especies reconocidas de *Mimon* en dos subgéneros: *Mimon* y el taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*”: *M. bennettii* (n. 5), *M. cozumelae* (n. 31), *M. crenulatum* (n. 181) y *M. koepckeae* (n. 3). Dentro de *M. crenulatum* se distinguieron los siguientes taxa: *M. c. keenani* diferenciando las poblaciones en el bosque lluvioso del Atlántico en “Tumbes”, “Ecuador”, “Venezuela” y “Panamá”; *M. c. longifolium* (*sensu* Koopman 1978); *M. crenulatum* “Amazonía” para especímenes de la cuenca amazónica entre

Colombia, Perú y Venezuela (Oriente); *M. crenulatum* “Sur” para especímenes distribuidos entre el sureste de Perú y el noroeste de Bolivia; y *M. crenulatum* “Guayanas” para especímenes provenientes de Trinidad y Tobago, Surinam y Guayana Francesa; y *M. c. crenulatum* de Brasil.

4.2. Definición del grupo externo

Para determinar la polaridad de los caracteres y para probar la monofilia de *Mimon* se usaron seis especies como grupo externo: *Micronycteris megalotis* (Gray, 1842), *Lophostoma occidentale* (W. B. Davis y Carter, 1978), *Trachops cirrhosus* (Spix, 1823), *Tonatia saurophila* Koopman y Williams, 1951, *Phylloderma stenops* W. Peters 1865 y *Phyllostomus discolor* (J. A. Wagner, 1843). El árbol se enraizó con *Micronycteris megalotis*, por ser ancestral a todos los taxa dentro del estudio (Baker *et al.* 2003; Dávalos *et al.* 2012). Los géneros *Phylloderma* y *Phyllostomus* fueron ubicados como grupos hermanos de *Mimon crenulatum* (Patton y Baker 1978; Baker *et al.* 2000, 2003), *Trachops*, *Tonatia* y *Lophostoma* están considerados dentro de la tribu Phyllostomini junto con *Mimon crenulatum* y *Phyllostomus* (Baker *et al.* 2003).

4.3. Muestra examinada

Se examinaron 220 individuos adultos asignados al género *Mimon*, cuya edad fue determinada siguiendo a Pacheco y Patterson (1992) y Brunet-Rossini y Wilkinson (2009). Estos especímenes están depositados en colecciones científicas de diferentes museos en forma de pieles, cráneos, esqueletos y especímenes preservados en líquido. En el Anexo 1 se detalla el listado de los especímenes examinados y las colecciones de procedencia.

4.4. Definición de caracteres y ordenamiento de estados de carácter

El criterio para la definición de caracteres discretos se estableció cuando el estado del carácter estuvo presente en todos los especímenes del taxón o población examinada (Wiens 2000). Los caracteres continuos,

referentes a las medidas, fueron convertidos a caracteres discretos cuando éstos no mostraron sobreposición de rangos (Wiens 2000). Se definieron 91 caracteres morfológicos discretos e independientes en total, de los cuales 43 corresponden a la morfología externa, 44 a caracteres cráneo-dentales y 4 a caracteres postcraneales. Adicionalmente, se incorporaron 44 caracteres tomados de Wetterer *et al.* (2000) del aparato Hioideo, lengua, tracto digestivo y reproductivo y cerebro. Del total de caracteres 58% corresponde a caracteres binarios y 42% a caracteres multiestado. Estos caracteres incluyen autapomorfias, ya que son necesarias para la diagnosis de los taxa. Las entradas faltantes fueron codificadas con “?” y los estados inaplicables con “-” (Weterer *et al.* 2000).

4.5. Método para el análisis filogenético

La matriz de datos se ingresó en una hoja de cálculo de Excel, que fue transformada a texto con los parámetros de ejecución de lectura para el programa TNT (Goloboff *et al.* 2008). El análisis filogenético fue realizado usando TNT (Goloboff *et al.* 2008), en una Macintosh Mac OS X 10. 8. 2.

Se realizó una búsqueda exhaustiva del árbol más parsimonioso en TNT; donde todos los caracteres fueron tratados como no ordenados, del cual se obtuvo un único árbol. El soporte de ramas fue calculado realizando *Bootstrap* y *Jackknife* de frecuencias relativas con 10000 réplicas por cada tipo de remuestreo; por cada réplica se realizó 10 adiciones por secuencia y se retuvo 1000 árboles por réplica. Asimismo, se realizó un análisis de Bremer para pesar el soporte de ramas.

En el Anexo 2 se presenta un listado de la optimización de sinapomorfías para los nodos obtenidos.

4.6. Descripción de caracteres

Morfología externa

Carácter 1. Tamaño corporal relativo: LT grande >95 mm (0); o LT pequeño <90 mm (1). Son pequeños todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, así como *Lophostoma occidentale* y *Micronycteris megalotis*. Son grandes los integrantes del subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 2. Patrón de bandas de contraste del pelaje dorsal: unicoloreado (0); o bicolorado, pelos de bases claras y puntas oscuras (1); o tricoloreado, pelos con bases blanquecinas, banda media pálida y puntas oscuras (2). El estado unicoloreado es definido cuando sólo se aprecia un solo color desde la base hasta la punta del pelo; bicolorado cuando se observan un tono en la mitad basal y otro en la mitad apical; y tricoloreado cuando se observan un tono en la parte basal, otro contrastante en la parte media y un tono contrastante con el anterior en la parte apical. El pelaje dorsal es unicoloreado en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía” y *M. crenulatum* “Guayanas”; es bicolorado en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*; es tricoloreado en los integrantes del subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Lophostoma occidentale*. Carácter usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 5) y Velazco (2005: carácter 13).

Carácter 3. Apariencia de la línea dorsal: ausente (0); delgada y tenue (1); o gruesa y definida (2). La línea dorsal es gruesa y bien definida en *M. crenulatum keenani*; la línea dorsal es variable, siendo entre delgada y tenue en los representantes de *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”. La línea dorsal es ausente en *M. koepckeeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 7) y Velazco (2005: carácter 11).

Carácter 4. Longitud del pelaje dorsal: largo >8 mm (0); o mediano en un rango de 6.5 a 7.5 mm (1); o corto <6 mm (2). La longitud del pelaje dorsal, se define por el largo de los pelos a la altura de la rabadilla. Es corto en los representantes de *M. crenulatum crenulatum*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor*; es mediano en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur” y *Lophostoma occidentale*; es largo en el subgénero *Mimon*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por Velazco (2005: carácter 12).

Carácter 5. Patrón de bandas de contraste del pelaje ventral: unicolorado (0); bicolorado (1); o tricolorado (2). El estado unicolorado se define cuando se aprecia un solo color en todo el pelo, bicolorado cuando se aprecian dos colores contrastantes en cada mitad del pelo, y tricolorado cuando se aprecian tres bandas de colores contrastantes entre una y la anterior. El pelaje ventral es bicolorado en *M. koepckeeae*, *M. crenulatum* “Sur”, *Tonatia saurophila*; es tricolorado en todas las poblaciones de *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. c. crenulatum*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*; y unicolorado en el subgénero *Mimon*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Usado por Velazco (2005: carácter 14) con un cuarto estado: tetracolorado.

Carácter 6. Densidad del pelaje corporal: denso (0); o laxo (1). La densidad del pelo fue definida por la cobertura de la piel, siendo denso cuando la piel estuvo cubierta completamente por los pelos y laxo cuando se observa exposición de piel. El pelaje corporal es denso en *M. koepckeeae*, *M. crenulatum* “Sur”, *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris megalotis*. En *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus* el pelaje es laxo. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 7. Densidad de los pelos en el hocico: desnudo (0); o no desnudo (1). El estado desnudo se define cuando el hocico exhibe escasos pelos cortos, claros y esparcidos; es no desnudo cuando el hocico no deja piel expuesta, está cubierto de pelos largos, oscuros y densos. En todos los representantes del subgénero anteriormente llamado "*Anthorhina*", *Lophostoma occidentale* y *Trachops cirrhosus* el hocico exhibe escasos pelos cortos, ubicados esparcidamente dando la apariencia de desnudez. En el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* el hocico exhibe abundantes pelos largos que cubren toda la piel. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 8. Número de vibrisas laterales a la hoja nasal: 5 vibrisas por lado (0); o 6 vibrisas por lado (1); o 7 vibrisas por lado (2); o 9 o más vibrisas por lado (3). Este carácter considera el número de vibrisas dispuestas en forma lineal sobre las almohadillas a cada lado de la hoja nasal. Los individuos de *M. koepckeeae*, *M. crenulatum keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum "Sur"*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila* exhiben 7 vibrisas; *M. c. crenulatum*, *M. crenulatum "Amazonía"*, *M. crenulatum "Guayanas"*, *Phyllostomus discolor* y *Trachops cirrhosus* exhiben 6 vibrisas. *Micronycteris megalotis* exhibe 5 vibrisas por lado. En tanto que el subgénero *Mimon* exhibe más de 9 vibrisas por lado. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 9. Número de vibrisas interramales: ausente (0); o una (1); o dos (2). La vibrisas interramales están ausentes en los individuos del subgénero anteriormente llamado "*Anthorhina*", el subgénero *Mimon*, *Phyllostomus discolor* y *Tonatia saurophila*. En *Trachops cirrhosus* este carácter puede estar ausente o pueden presentar una sola vibrisa. Los individuos de *Phylloderma stenops* y *Micronycteris megalotis* muestran dos vibrisas. Este carácter no fue revisado en *Lophostoma occidentale*, por lo que fue codificado con "?". Carácter usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 13).

Carácter 10. Arreglo de vibrisas laterales a la hoja nasal: en dos columnas por lado (0); o una sola columna de vibrisas (1). Los estados corresponden al número de columnas de almohadillas dispuestas a los lados de la hoja nasal, sobre las cuales se insertan la vibrisas laterales. Los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* exhiben una sola columna de vibrisas por lado. El subgénero *Mimon* exhibe dos columnas de vibrisas por lado. Carácter usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 14).

Carácter 11. Largo de los pelos al contorno de la hoja nasal: ausentes (0); sub-iguales en todo el contorno (1); largos en la parte superior y cortos en la base (2); muy largos en la parte superior y escasos y muy cortos en la base (3). Los pelos en el contorno de la hoja nasal varían de longitud entre la mitad apical y basal del contorno del limbo; así, podemos observar pelos de tamaño similar en todo el contorno del limbo, pelos largos en la mitad apical y más cortos en la mitad basal, pelos muy largos en la mitad apical y escasos o muy cortos en la mitad basal. El estado ausente se atribuye a la ausencia de los pelos en el contorno. En *M. crenulatum longifolium*, *M. crenulatum* “Guayanas” los pelos son largos en la parte superior y cortos en la base de la hoja nasal; *M. c. crenulatum*, *M. crenulatum* “Sur” y *M. crenulatum* “Amazonía” exhiben pelos sub-iguales en todo el contorno de la hoja nasal (Fig. 1a); en *M. koepckeae* y *M. c. keenani* los pelos son muy largos en la parte superior y muy cortos o escasos en la base (Fig. 1b). Son ausentes en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 1c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

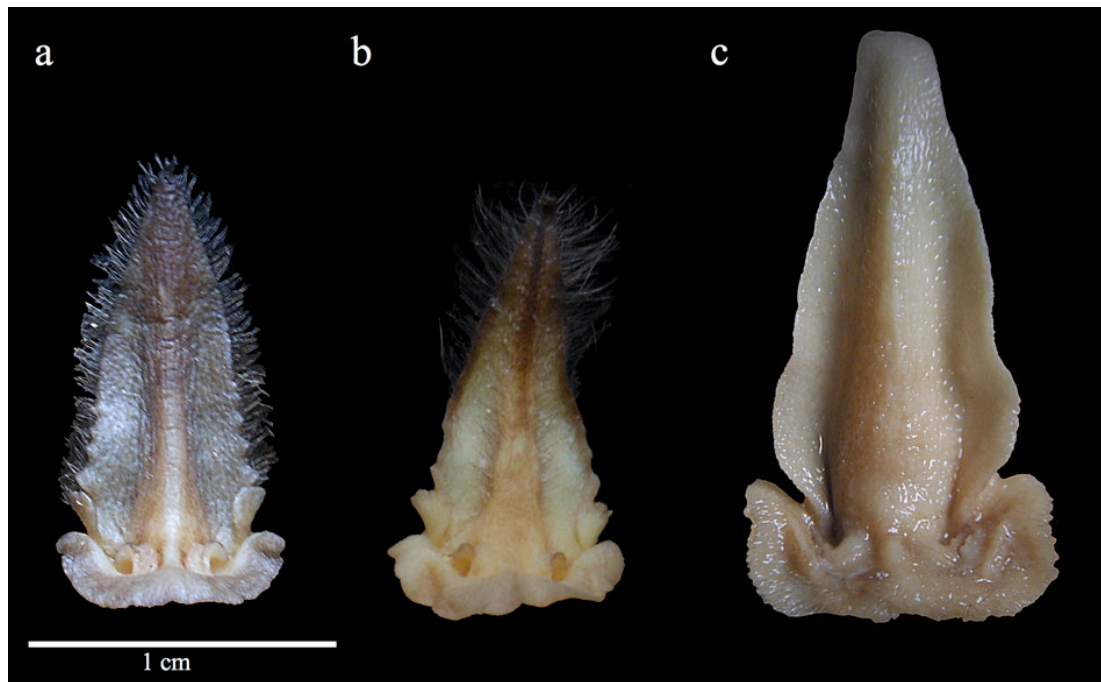


Figura 1. Hoja nasal de: a) *Mimosa crenulatum crenulatum*, b) *M. c. keenani* y c) *M. cozumelae*.

Carácter 12. Arreglo de pelos en el trago: cortos y escasos (0); o largos y densos (1). El arreglo de los pelos dispuestos en la rama principal del trago puede ser de pelos cortos y escasos o largos y densos. En *Mimosa crenulatum* “Sur”, *M. c. keenani* “Venezuela”, *M. koepckeae*, el subgénero *Mimosa*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Trachops cirrhosus* y *Lophostoma occidentale* los pelos son largos y densos; *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae*, *M. c. keenani* “Panamá”, *M. c. keenani* “Ecuador”, *M. c. keenani* “Tumbes”, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* exhiben pelos cortos y escasos en el trago. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 13. Color y apariencia de los parches auriculares: blanquecino e inconspicuos (0); blanco amarillento y conspicuos (1); amarillentos y conspicuos (2). Los parches auriculares corresponden a pelos de coloración contrastante ubicados en la base posterior de la oreja, estos pueden ser conspicuos o inconspicuos y de coloraciones variables. Los parches auriculares son blanco amarillento y claramente distinguibles en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M.*

crenulatum “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”; son inconspicuos y de color blanquecino en *M. koepckeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. En *M. c. keenani*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila* los parches auriculares son brillantes y conspicuos, abarcando gran parte de la nuca. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 14. Parche de pelos blanquecinos entre los hombros: ausente (0); o presente (1). Los parches a la altura de los hombros, corresponden a pelos de coloración contrastante con el pelaje dorsal. Estos parches son ausente en todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *M. bennettii*, *Phyllostomus discolor*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Están presentes en *M. cozumelae*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila*. Usado por Lim (1993: carácter 2) y Wetterer *et al.* (2000, carácter 8).

Carácter 15. Presencia de pelos que cubren el I dígito de la mano: ausente (0); o presente (1). El primer dígito de la mano, libre del dactilopatagio, puede estar cubierto por densos pelos en la superficie dorsal o libre de pelos. El pulgar no está cubierto por pelos en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Trachops cirrhosus*; en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* el pulgar está cubierto por pelos cortos. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 16. Cobertura de pelos en el antebrazo: antebrazo desnudo (0); o primer tercio cubierto (1). El antebrazo es completamente desnudo, tanto en la parte dorsal como ventral, en todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 2a). Por otro lado, el primer tercio del antebrazo se encuentra cubierto dorsal y ventralmente por densos pelos en los representantes del subgénero *Mimon*,

Tonatia saurophila y *Trachops cirrhosus* (Fig. 2b). Carácter usado por primera vez en una filogenia.



Figura 2. Antebrazo de: a) subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” y b) subgénero *Mimon*.

Carácter 17. Forma del mentón: protuberante (0); o no protuberante (1). Este carácter define extensiones carnosas en el mentón para el estado protuberante, y un perfil fino para el estado no protuberante. El mentón es protuberante en *M. crenulatum* “Sur”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus*; en contraste *M. c. crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Micronycteris megalotis* el mentón no sobresale del plano vertical. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 18. Surco central del mentón: sin surco central (0); con surco suave (1); o con surco profundo (2). El mentón puede exhibir o no un surco que lo atraviesa verticalmente, es suave cuando la profundidad es leve

y no se extiende por detrás del mentón, y profundo cuando el surco es marcado y se extiende por detrás del mentón. El surco es suave en *M. crenulatum crenulatum*, *M. crenulatum* "Amazonía", *M. crenulatum* "Guayanas", *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*; es profundo en *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* "Sur", *M. koepckeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris megalotis*; y es ausente en *Lophostoma occidentale*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 19. Ornamentaciones de pelos en el mentón: ausente (0); o presente (1). Las ornamentaciones corresponden a pelos largos y ligeramente más gruesos y rígidos que se distribuyen radialmente sobre el mentón. Todos los representantes del subgénero anteriormente llamado "*Anthorhina*" y *Phylloderma stenops* no presentan ornamentaciones de pelos en el mentón, a diferencia del subgénero *Mimon*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* que exhiben ornamentaciones. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 20. Disposición de papilas sub-mentales: sin papilas centrales o un par de papilas centrales, con 5 o 6 papilas dispuestas en forma oblicua a cada lado (0); o dos pares de papilas alargadas solamente (1). El carácter describe la disposición y número de papilas submentales que se disponen por debajo del labio inferior. Los miembros del subgénero anteriormente llamado "*Anthorhina*", *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Trachops cirrhosus* exhiben dos papilas centrales por lado rodeadas por una fila diagonal de 5 a 6 papilas por lado, siendo el número de papilas variables por especie o población. La condición de dos papilas centrales alargadas y dos por debajo se exhiben en el subgénero *Mimon* y *Micronycteris megalotis*. En *Tonatia saurophila* se observa una fila diagonal adicional y en *Phylloderma* se aprecian las filas diagonales pero sin las papilas centrales, por lo que fueron codificadas con "?". Usado por Wetterer *et al.* (2000: carácter 30).

Carácter 21. Forma de las almohadillas de las vibrisas al lado de la hoja nasal: globosas (0); o ligeramente globosas (1); o aplanadas (2). Las almohadillas son estructuras carnosas ubicadas a cada lado de la hoja nasal, sobre las cuales se insertan un grupo de vibrisas, estas almohadillas pueden ser globosas cuando representan hemi-esferas; ligeramente globosas cuando son menos esféricas o aplanadas cuando no hay esfericidad. Las almohadillas de las vibrisas son globosas en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. c. keenani* “ Tumbes”, *M. koepckeeae*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*; son poco globosas en *M. c. keenani* “Panamá”, “Venezuela” y “Ecuador”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Trachops cirrhosus*. Las almohadillas son planadas en *Lophostoma occidentalis*. Basado en el carácter 16 de Wetterer *et al.* (2000).

Carácter 22. Longitud de la hoja nasal: menos larga que ancha (0); o longitud menor a 1.5 veces el ancho (1); o longitud menor a dos veces el ancho (2); o longitud dos veces el ancho o más (3). Es la longitud comprendida desde los nostriles hasta la punta del limbo de la hoja nasal, respecto al ancho máximo de la misma estructura. En *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” la hoja nasal sobrepasa dos veces el ancho (Fig. 1a); en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani* y *Micronycteris megalotis* la longitud es menor a dos veces el ancho de la hoja nasal (Fig. 1b). La hoja nasal de *Tonatia saurophila* es más corta que ancha. El subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Lophostoma occidentalis* la hoja nasal es más larga que ancha pero no excede 1.5 veces el ancho (Fig. 1c). Usado por Owen (1987: carácter 2) quien mide la longitud de la hoja nasal respecto al ancho de la misma. Wetterer *et al.* (2000: carácter 19), hoja nasal más grande que dos veces la altura de la herradura, u hoja nasal truncada igual o menor a la longitud de la herradura.

Carácter 23. Forma de la hoja nasal: lanceolada (0); o acorazonada (1). La forma de la hoja nasal es lanceolada cuando el limbo es angosto y

largo como una navaja; es acorazonada cuando es ensanchado en la parte media. La hoja nasal es lanceolada en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” y *Micronycteris megalotis* (Fig. 1a y b); en contraste es acorazonada en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 1c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 24. Crenulaciones al borde la hoja nasal: ausentes (0); o poco marcadas en todo el borde pero distinguibles (1); o marcadas sólo en la mitad basal de la hoja nasal (2); o marcadas en todo el borde la hoja nasal (3). El borde del limbo de la hoja nasal puede presentar o no crenulaciones en el borde; que corresponden a plegamientos de la piel de profundidad y extensión variable. La hoja nasal presenta crenulaciones desde la base hasta la parte media de la hoja nasal en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” y *M. koepckeeae*. *Mimon c. keenani* y *M. crenulatum* “Sur” exhiben crenulaciones muy marcadas en todo el borde (Fig. 1a y b). Las crenulaciones son poco marcadas en *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Son ausentes en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentalis* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 1c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 25. Pigmentación en la hoja nasal: ausente (0); o presente ya sea parcial o completa (1). Corresponde a la proporción del limbo de la hoja nasal pigmentada de color oscuro contrastante. La pigmentación es completa en *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*; es parcial o total con patrones diversos en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. c. keenani* “Panamá”, *M. c. keenani* “Venezuela” y *M. koepckeeae*. La hoja no se encuentra pigmentada en *M. c. keenani* “Ecuador”, *M. c. keenani* “Tumbes”, el subgénero *Mimon* y *Trachops cirrhosus*. Wetterer *et al.* (2000, carácter 18), usan este carácter, establecen características de la totalidad de la

coloración tomando los estados parcialmente bicolorado, unicolorado, o bicolorado bien definido.

Carácter 26. Forma del borde inferior de la herradura: borde delgado a manera de una solapa de piel libre (0); o borde engrosado sin márgenes libres (1). El borde anterior de la herradura de todos los especímenes evaluados es continuo, sin embargo, éste puede extenderse hacia el labio a manera de una solapa. El borde es engrosado sin dejar piel libre en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. El borde anterior de la herradura deja un borde libre de piel a manera de solapa en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” y *Phyllostomus discolor*. Usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 25) y Velazco (2005: carácter 9).

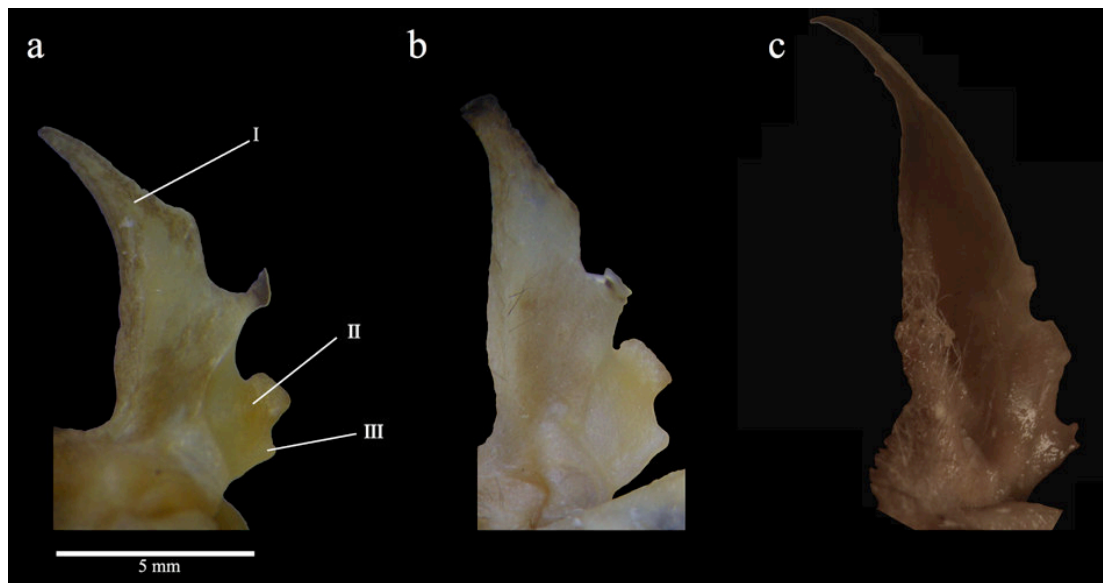


Figura 3. Trago de: a) *Mimon crenulatum crenulatum*, b) *M. c. keenani* y c) *M. cozumelae*. I: rama principal, II: rama intermedia, III: rama inferior.

Carácter 27. Forma de la rama principal del trago: aguda (0); o redondeada (1). La rama principal del trago es aguda en *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonia”, *M. koepckeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 3c). En *M. crenulatum keenani*, *M. c.*

crenulatum, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phyllostomus discolor* y *Tonatia saurophila* la rama principal del trago es redondeada (Fig. 3a y b). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 28. Forma de la rama intermedia del trago: plana y delgada (0); o plana y engrosada (1); o globosa y engrosada (2). En plana y engrosada en *M. crenulatum crenulatum*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 3a); es globosa y engrosada en *M. koepckeae*, *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur” y *Phyllostomus discolor* (Fig. 3b); es plana y delgada en el subgénero *Mimon*, *Lophostoma occidentale* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 3c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 29. Forma de la rama interior del trago: corta (0); o pronunciada (1); o muy pronunciada (2). La rama inferior del trago es corta en *M. crenulatum* “Sur”, el subgénero *Mimon* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 3c); es muy pronunciada en *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila* (Fig. 3a). La rama inferior del trago es pronunciada en *M. c. keenani*, *Phylloderma stenops* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 3b). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 30. Tamaño de la oreja: corta menor a 22 mm (0); o mediana de 23 a 26 mm (1); o larga mayor a 30 mm (2). La longitud de la oreja, medida desde la base hasta la punta, es corta en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 4a); es mediana en *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur” y *M. koepckeae* (Fig. 4b). En el subgénero *Mimon*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*, la longitud de la oreja sobrepasa los 30 mm (Fig. 4c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 31. Forma de la oreja: lanceolada de puntas paralelas sin proyección (0); o lanceolada de puntas divergentes con proyección hacia el exterior (1). Las orejas son lanceoladas de puntas paralelas en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 4a y b). En contraste, los representantes del subgénero *Mimon* y *Phyllostomus discolor* tienen orejas lanceoladas de puntas divergentes con proyecciones hacia el exterior (Fig. 4c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 32. Pliegues paralelos de la oreja: ligeramente marcados, pero distinguibles (0); o muy bien definidos (1). La superficie interna del lóbulo externo de la oreja presenta plegamientos horizontales que varían en profundidad, siendo ligeramente marcados cuando son poco elevados o muy bien definidos cuando los pliegues son altos. En los individuos de todas las poblaciones de *M. crenulatum keenani*, *M. koepckeae* y en *Phyllostomus discolor* los pliegues son distinguibles y se encuentran ligeramente marcados. Los pliegues se aprecian muy bien marcados en *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Este carácter fue usado por Velazco (2005, carácter 10).

Carácter 33. Pigmentación de la oreja: parcialmente pigmentada (0); o completamente pigmentada (1). Corresponde a la proporción de la oreja con pigmentación oscura. Es parcialmente pigmentada cuando la mitad superior presenta coloración oscura y la mitad inferior, incluido el trago, no. Es completamente pigmentada cuando toda la oreja presenta coloración oscura, incluyendo al trago. La oreja es parcialmente pigmentada en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” y *Trachops cirrhosus* (Fig. 4a y b). La pigmentación es completa en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma*

occidentalis, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 4c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.



Figura 4. Orejas de: a) *Mimon crenulatum crenulatum*, b) *M. c. keenani* y c) *M. cozumelae*.

Carácter 34. Grosor de la oreja: oreja carnosa (0); o oreja translúcida (1). Corresponde a la textura de la oreja en cuando a grosor. Es carnosa cuando es lo suficientemente gruesa como para no ver a través de ella en luz natural. Es translúcida cuando es lo suficiente mente delgada que permite observar a través de ella. La pina es carnosa en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 4a y b). En el subgénero *Mimon* y *Lophostoma occidentale* la oreja es translúcida (Fig. 4c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 35. Forma del borde de la oreja: engrosado y con crenulaciones (0); o delgado y liso (1). Los bordes de la oreja se encuentran engrosados y con crenulaciones en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor* (Fig. 4a); en tanto que en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani* *M. crenulatum* “Sur”, el subgénero *Mimon*,

Lophostoma occidentale, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* son delgados y lisos (Fig. 4b y c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 36. Protuberancias en el lóbulo interno de la oreja: conglomeradas y desarrolladas (0); o esparcidas y poco desarrolladas (1). Las protuberancias en la superficie interna son conglomeradas y desarrolladas en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 4a). Son esparcidas y poco desarrolladas pero distinguibles en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur”, el subgénero *Mimon* y *Tonatia saurophila* (Fig. 4b y c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 37. Desarrollo del lóbulo interno de la oreja: desarrollado (0); o poco desarrollado (1). El lóbulo interno de la oreja es claramente desarrollado en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 4a). Es poco desarrollado en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor* (Fig. 4b y c). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 38. Pliegue en la base exterior de la oreja: poco profundo (0); o muy profundo (1). La base exterior donde la oreja se inserta a la cabeza presenta un plegamiento de piel con diferentes grados de profundidad hacia el interior. El pliegue es poco profundo en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 5a); en el subgénero *Mimon* y *Lophostoma occidentale* el pliegue es bastante profundo y definido (Fig. 5b). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

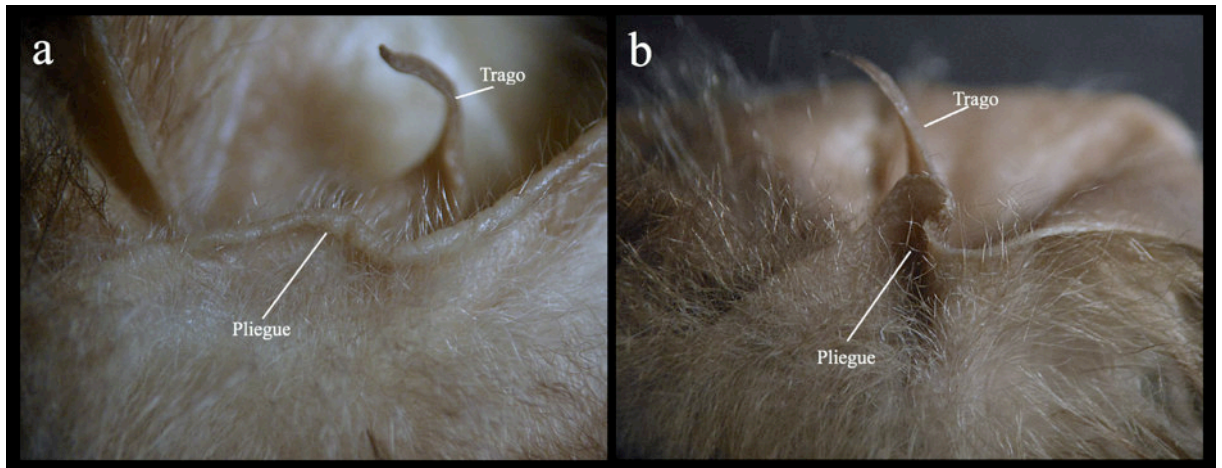


Figura 5. Pliegue en la base de la oreja de: a) subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” y b) subgénero *Mimon*.

Carácter 39. Presencia de la glándula gular: ausente (0); o presente (1). Corresponde a una estructura para exudación odorífera presente en todos los individuos adultos (machos y hembras), ubicada en la parte central de la garganta. La glándula gular está presente en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, en *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Es ausente en el subgénero *Mimon*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 40. Pigmentación en la punta de la alas: despigmentadas (0); o pigmentadas (1). Corresponde a la proporción del plagiopatagio sin pigmentación. Las puntas de las alas son completamente pigmentadas en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Micronycteris megalotis*. Las puntas se encuentran despigmentadas en las alas de *M. c. keenani*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 41. Pigmentación de la planta de la pata: ausente (0); o presente (1). La planta de la pata es pigmentada en todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”,

Phyllostomus discolor, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 6a). En el caso del subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops* y *Trachops cirrhosus* la patas no son pigmentadas (Fig. 6b). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

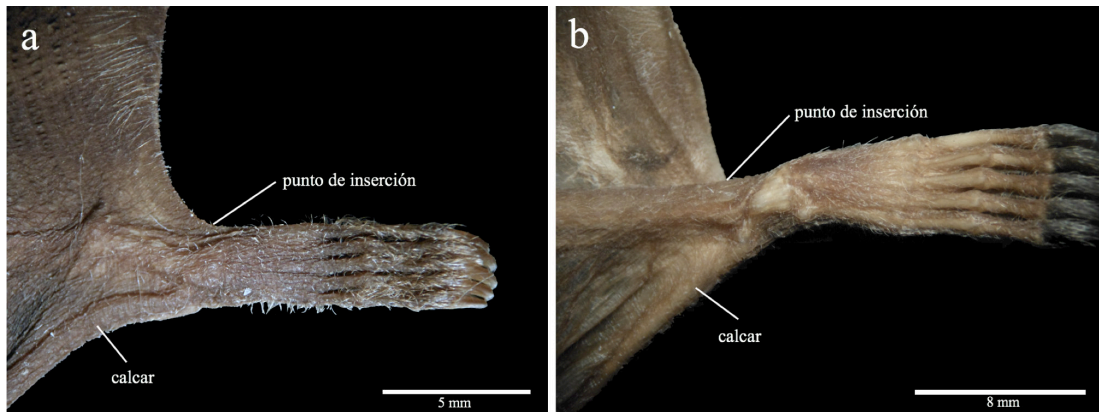


Figura 6. Punto de inserción del plagiopatagio del: a) subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” y b) subgénero *Mimon*.

Carácter 42. Arreglo de pelos en el dorso de la pata: esparcidos y cortos (0); o ligeramente densos y largos (1); o densos y largos (2). En *M. crenulatum longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. koepckeae* y *M. c. keenani* los pelos del dorso de la pata son densos y largos (Fig. 6a); en tanto que en *M. c. crenulatum*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* los pelos son ligeramente densos y largos; en el subgénero *Mimon*, *Phyllostomus discolor* y *Lophostoma occidentale* los pelos son esparcidos y cortos (Fig. 6b). Usado por Velazco (2005: carácter 15).

Carácter 43. Presencia de peine de pelos en el uropatagio: ausente (0); o con pelos esparcidos y cortos (1); o exhibe peine bien definido de pelos largos (2). El peine de pelos es ausente en las poblaciones de *M. crenulatum keenani*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*; *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” y *M. koepckeae* presentan pelos esparcidos y cortos. En *M. crenulatum* “Sur” el

peine de pelos está compuesto por pelos largos regularmente dispuestos. Usado por Lim (1993: carácter 13), Wetterer *et al.* (2000: carácter 10) y Velazco (2005: carácter 17).

Craneodentales

Carácter 44. Forma de los nostriles: en forma de V (0); o en forma de U (1); o en forma de omega (ω) con bordes rectos hasta encía (2); o sin depresión, es decir, borde anterior de los nasales recto (3). El nostril corresponde a los bordes anteriores de los nasales, el cual varía en forma. En *M. koepckeae* tienen forma de V (Fig. 7a). *Mimon crenulatum keenani*, *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* tienen forma de omega (Fig. 7b). Son rectos en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor* (Fig. 7c y d). En *Lophostoma occidentale* tienen forma de U. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 45. Forma del perfil del rostro: plano (0); o ligeramente curvado (1); o muy curvado (2). La forma de la parte dorsal más anterior del rostro, en vista lateral, da al perfil una forma aplanada cuando no presenta elevación; o curvada dependiendo del grado de elevación de la parte anterior. En *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae* y *Trachops cirrhosus* el perfil es ligeramente curvado (Fig. 8a y b). En todas las poblaciones de *M. c. keenani* el perfil es muy curvado, debido a que el borde anterior es muy elevado. En el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* el perfil es plano (Fig. 8c y d). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 46. Longitud de los nasales: cortos (0); o largos (1). Los nasales son cortos cuando son menores a la mitad de la longitud del rostro y largo cuando son mayores a la mitad de la longitud rostral. Son cortos en

todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, así como en *Phylloderma stenops*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 7a y b); en el subgénero *Mimon*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Micronycteris megalotis* los nasales son largos (Fig. 7c y d). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

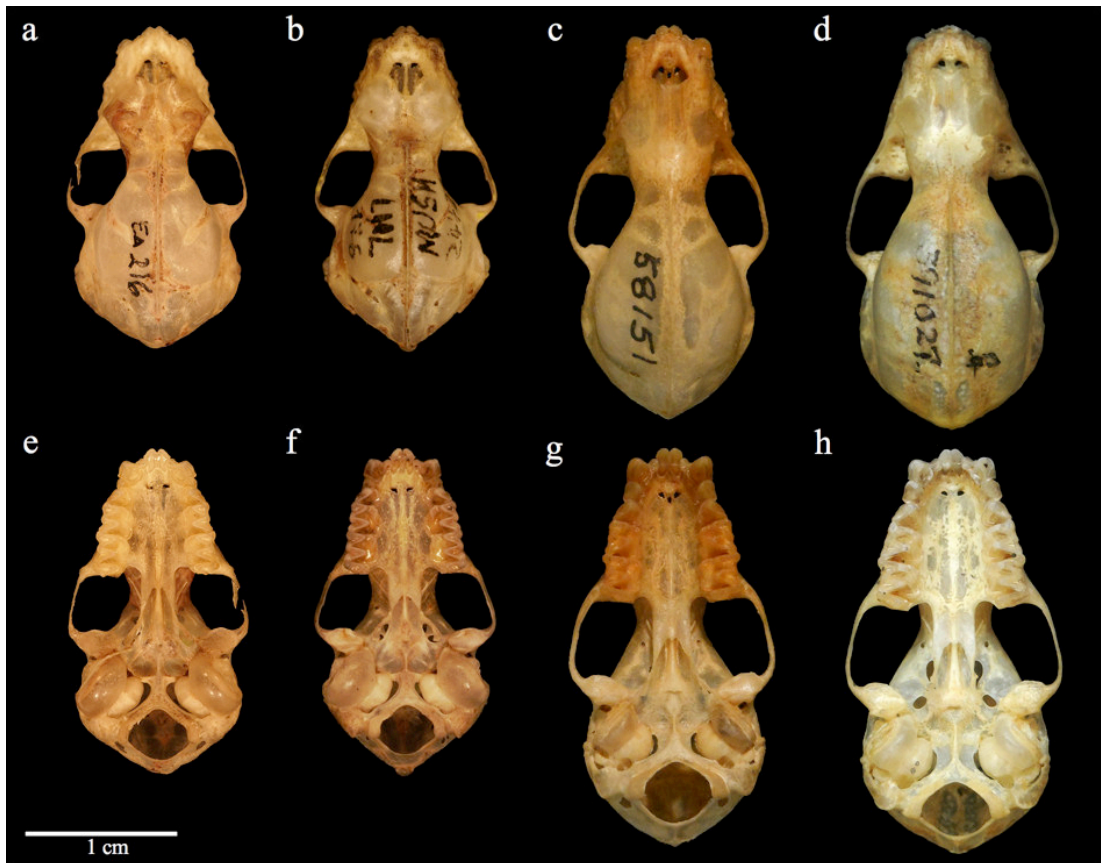


Figura 7. Vista dorsal y ventral los cráneos de *Mimon koepckeae* (a y e), *M. crenulatum* (b y f), *M. bennettii* (c y g) y *M. cozumelae* (d y h).

Carácter 47. Disposición de las crestas de los incisivos: crestas casi paralelas (0); o crestas diagonales no convergentes en la base (1); o crestas diagonales convergentes en la base (2). Dorsalmente el cráneo exhibe crestas en la encía donde se insertan los incisivos superiores. Estas crestas varían en disposición, siendo casi paralelas en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. c. keenani* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 7a y b). En *M. koepckeae* y *Tonatia saurophila* las crestas son convergentes en la base. En el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*,

Lophostoma occidentale y *Micronycteris megalotis* las crestas son diagonales pero no convergentes en la base (Fig. 7c y d). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 48. Depresión media rostral: ausente (0); o ligeramente profunda (1); o profunda (2). La depresión media rostral corresponde a una concavidad distinguible en el centro de la frente. La depresión media rostral es notablemente profunda en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía” y *M. crenulatum* “Guayanas”. Es ligeramente profunda en todas las poblaciones de *M. c. keenani*. La depresión media rostral no está presente en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 49. Forma de la raíz maxilar del cigoma: plana (0); o ligeramente inflamada (1); o muy inflamada (2). Las raíces del cigoma son planas en el subgénero *Mimon*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophilas*. En *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* las raíces son ligeramente inflamadas. En *M. koepckeeae*, *M. c. keenani* y *Phylloderma stenops* las raíces son muy inflamadas. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 50. Perfil de la caja craneana: inflamada anteriormente (0); o no inflamada anteriormente (1). En vista lateral, la caja craneana exhibe una inflamación en la zona frontal de *M. crenulatum* “Sur”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*; por otra parte *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeeae*, *M. c. keenani*, el subgénero *Mimon*, *Lophostoma occidentale* y *Trachops cirrhosus* exhiben la frente no inflamada. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 51. Forma del borde posterior de la caja craneana: redondeada (0); o con vértice por la presencia de proceso poco desarrollado (1); o vértice afilado por presencia de proceso muy desarrollado (2). El borde posterior de la caja craneana presentan una proyección desarrollada en *M. crenulatum* “Sur”, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*; esta proyección es menos protuberante pero distinguible en *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. c. keenani*, *Phyllostomus discolor*, en *M. koepckeeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops* y *Micronycteris megalotis* el borde posterior es redondeado. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 52. Desarrollo de la cresta sagital: poco desarrollada (0); o medianamente desarrollada (1); o muy desarrollada (2). La cresta sagital es una proyección dorsal vertical del cráneo, que varía en altura y extensión. Es poco desarrollada en *M. crenulatum keenani* “Tumbes”, *M. koepckeeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 8a, c y d); medianamente desarrollada en *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 8b); y muy desarrollada en *M. crenulatum* “Amazonía” y *Lophostoma occidentalis*. Los datos para los demás taxones estuvieron ausentes por lo que fue codificado como “?”. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 53. Longitud relativa de la caja craneana: de longitud igual que el rostro (0); más grande que el rostro (1); o dos veces la longitud del rostro (2). La caja craneana es de igual longitud que el rostro en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” y *M. koepckeeae*. Es más grande que el rostro en *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur”, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Es dos veces o más la longitud del rostro en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris megalotis*. Usado por Simmons y Conway (2001: Carácter 9), comparan el largo del rostro respecto al largo total del cráneo.

Carácter 54. Longitud del cráneo: menor a 22.5 mm (0); o mayor a 25 mm (1). Es la longitud medida desde la inserción de los incisivos hasta del borde posterior de la caja craneana. La longitud es menor a 22.5 mm en todos los integrantes del subgénero anteriormente llamado "*Anthorhina*" y *Micronycteris megalotis*. Es mayor a 25 mm en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 55. Forma del jugal: cilíndrico y angosto (0); o aplanado, ancho y frágil (1); o aplanado, ancho y robusto (2). El jugal es cilíndrico y angosto en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops* y *Lophostoma occidentale*. Es aplanado, ancho y frágil en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* "Sur", *M. crenulatum* "Amazonía", *M. koepckeeae* y *Phyllostomus discolor*. Es aplanado, ancho y robusto en *M. c. keenani*, *M. crenulatum* "Guayanas", *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 56. Amplitud de la constricción post-orbital: más ancha que el espacio entre los caninos (0); o más angosta que el espacio entre los caninos (1). La constricción post orbital es más ancha que el espacio entre los caninos en *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*. Es más angosta que el espacio entre los caninos en el subgénero anteriormente llamado "*Anthorhina*", el subgénero *Mimon*, *Lophostoma occidentale* y *Trachops cirrhosus*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 57. Amplitud relativa del paladar: igual o más ancho que la región post-orbital (0); o menos ancho que la región post-orbital (1). El paladar es igual o más ancho que la región post-orbital en *M. koepckeeae*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Es menos ancho en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* "Sur", *M.*

crenulatum “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 58. Forma del piso del paladar: cóncavo (0); o ligeramente cóncavo (1); o plano (2). El piso del paladar es ligeramente cóncavo en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Lophostoma occidentalis*, *Phyllostomus discolor*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Es cóncavo en *M. koepckeae*, *M. c. keenani* y *Tonatia saurophila*. Es plano en *Phylloderma stenops*. Usado por Pacheco y Patterson (1991: carácter 13).

Carácter 59. Ubicación de la pre-maxila en el paladar: al mismo nivel de la maxila (0); o por debajo de la maxila (1). En vista ventral, el piso del paladar en la pre-maxila puede estar por debajo o no del piso de la maxila. Todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” presentan la pre-maxila por debajo del nivel de la maxila al igual que en *Phylloderma stenops*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*; la maxila y la pre-maxila se encuentran en el mismo plano en el subgénero *Mimon*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentalis* y *Trachops cirrhosus*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 60. Forma del borde posterior de la pre-maxila: exhibe una muesca extendida hacia la maxila en forma de V (0); o exhibe una muesca corta y redondeada dirigida hacia la maxila (1); o exhibe borde sin muesca (2). *Mimon crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae* y *Micronycteris megalotis* presentan una muesca en forma de V. *Mimon c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur” y *Tonatia saurophila* exhiben muesca corta y redondeada. El subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentalis* y *Trachops cirrhosus* no exhiben ningún tipo de muesca. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 61. Amplitud del tabique medio del proceso palatino en la pre-maxila: angosto (0); o ancho (1). El tabique medio del proceso palatino - mfpp (Giannini y Simmons 2007) corresponde a la estructura ósea ubicada entre los forámenes incisivos. En *M. crenulatum crenulatum*, *M. crenulatum* "Amazonía", *M. crenulatum* "Guayanas", *M. bennettii*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* el mlpp es angosto. En *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. c.* "Sur", *M. koepckeeae*, *M. cozumelae* y *Tonatia saurophila* el mfpp es ancho. Owen (1987: carácter 8) se refiere a esta estructura como el septo que separa los forámenes incisivos, los estados se refieren a la presencia y al número de tabiques de esta estructura.

Carácter 62. Posición del foramen accesorio medio: ubicado en la parte media anterior de los forámenes incisivos (0); o en la parte media o posterior de los forámenes incisivos (1); o ausente (2). El foramen accesorio medio - afo (Giannini y Simmons 2007) es un orificio ubicado en la pre-maxila a nivel del tabique medio del proceso palatino. El foramen accesorio medio está ubicado en la parte anterior en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* "Sur", *M. crenulatum* "Amazonía", *M. crenulatum* "Guayanas", *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor*. Se ubica en la parte central o posterior en *M. c. keenani*, *M. cozumelae*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. *Mimon koepckeeae*, *M. bennettii* y *Lophostoma occidentale* no exhiben foramen accesorio medio. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 63. Par de cavidades detrás de los incisivos: ausente (0); o presente (1). Corresponde a dos pequeñas cavidades, ubicadas en la pre-maxila inmediatamente detrás de los incisivos. Están ausentes en el subgénero anteriormente llamado "Anthorhina", *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Están presentes en el subgénero *Mimon* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 64. Amplitud de los bordes laterales del paladar: ligeramente amplios (0); o moderadamente amplios (1); o marcadamente amplios (2). El borde posterior del paladar está dividido por el interpterygoideo. Los bordes laterales son ligeramente amplios en *M. crenulatum keenani* “Ecuador”, *M. c. keenani* “Venezuela”, *M. c. keenani* “Panamá” y *Micronycteris megalotis*. Son moderadamente amplios en *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. c. keenani* “Tumbes”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Trachops cirrhosus*. Son marcadamente amplios en *M. koepckeeae*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 65. Presencia del proceso posterior del paladar: ausente (0); o presente (1). El proceso del paladar está presente en *M. koepckeeae*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Es ausente en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. c. keenani*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila*. Este carácter fue incluido de manera combinada por Owen (1987: carácter 10) y Lim (1993: carácter 4). Fue usado con el mismo criterio por Simmons y Conway (2001: carácter 13).

Carácter 66. Alcance de la fosa mesopterygoidea: sobrepasa la mitad del interpterygoideo (0); o no sobrepasa la mitad del interpterygoideo (1). La fosa mesopterygoidea sobrepasa el punto medio del interpterygoideo en *M. koepckeeae*, *Trachops cirrhosus* y *Phyllostomus discolor*. No sobrepasa el punto medio en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*. Owen (1987: carácter 9), la extensión es expresada respecto al borde anterior de las órbitas. Lim (1993: carácter 4) hace referencia a la extensión del paladar respecto al interpterygoideo sin punto de referencia. Wetterer *et al.* (2000: carácter 44) describen los estados respecto al espacio interpterygoideo y molares.

Carácter 67. Forma de la fosa mesopterigoidea: en forma de V (0); o en forma de U (1). La fosa mesopterigoidea presenta forma de V invertida en los representantes de *M. koepckeae*, *M. cozumelae*, *Phyllostomus discolor*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentalis*, *Trachops cirrhosus*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 7e y g). Exhibe forma de U invertida en los representantes de *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” y *M. bennettii* (Fig. 7f y h). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 68. Forma de la bullas timpánicas: muy angostas y cortas (0); o angostas y altas (1); o ancha y alta (2); o muy ancha y alta (3). Las bullas son muy angostas y cortas en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Lophostoma occidentalis* (Fig. 7g y h). Son angostas y altas en *M. koepckeae*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 7e). Son anchas y altas en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” (Fig. 7f). Son muy anchas y altas en *M. crenulatum* “Sur”. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 69. Tamaño de la apertura del meato auditivo: grande (0); o pequeño (1). El meato auditivo es grande cuando ocupa casi la mitad del área del anillo auditivo, este carácter es exhibido en los representantes de *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. cozumelae*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. La apertura del meato auditivo abarca menos de la mitad del área del anillo auditivo en los representantes de *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. bennettii*, *Lophostoma occidentalis* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 70. Amplitud del basioccipital a la altura de las cócleas: ancho (0); o angosto (1). El basioccipital es muy amplio en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M.*

crenulatum “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Micronycteris megalotis*. Es angosto en *M. crenulatum* “Sur”, *M. koepckeeae*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Usado por Simmons y Conway (2001: carácter 25).

Carácter 71. Posición de las proyecciones laterales del basiesfenoides: distinguibles y perpendiculares al tabique del basiesfenoides (0); o distinguibles y convergentes hacia el tabique del basiesfenoides (1); o poco desarrolladas pero distinguibles y ligeramente convergentes (2). Las proyecciones del basiesfenoides son perpendiculares en *M. koepckeeae*. Son distinguibles y convergentes hacia el tabique del basiesfenoides en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía” y *M. crenulatum* “Guayanas”. Son poco desarrolladas pero distinguibles y ligeramente convergentes en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 72. Profundidad de la cavidades del basiesfenoides: muy profundas (0); o moderadamente profundas (1); o poco profundas casi planas (2). Las cavidades son muy profundas en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” y *Phyllostomus discolor* (Fig. 7f). Son moderadamente profundas en *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. koepckeeae*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 7e). Son poco profundas a planas en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 7g y h). Owen (1987: carácter 13), además de los estados propuestos en el presente estudio, considera la ausencia de estas fosas como el estado más ancestral.

Carácter 73. Forma del tabique del basiesfenoides: alto y de borde romo (0); o alto y de borde afilado (1); o poco desarrollado de borde romo (2). El tabique del basiesfenoides es alto y de borde romo en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Sur”,

el subgénero *Mimon*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. El tabique es alto y de borde afilado en *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae*, *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris megalotis*. *Phylloderma stenops* y *Lophostoma occidentale* exhiben el tabique poco desarrollado y romo. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 74. Desarrollo del proceso paraoccipital: pobremente desarrollado casi imperceptible (0); moderadamente desarrollado (1); o bien desarrollado (2). El paraoccipital es pobremente desarrollado en *M. koepckeae* y *Micronycteris megalotis*. Es moderadamente desarrollado en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Es bien desarrollado en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Lophostoma occidentale*. Owen (1987: carácter 12), compara el desarrollo del proceso paraoccipital respecto al proceso mastoideo, considera ancestral la ausencia de la estructura, y un estado derivado a las fosas extremadamente profundas. Usado por Velazco (2005: carácter 20).

Carácter 75. Cúspides accesorias del canino superior: ausentes (0); poco desarrolladas (1); o desarrolladas (2). Las cúspides del canino superior están ausentes en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Se encuentran poco desarrolladas en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” y *Lophostoma occidentale*. Se encuentran muy bien desarrolladas en *M. koepckeae*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 76. Presencia de un surco profundo entre el hipocono y paracono del M1 y M2: ausente (0); o presente (1). Un surco profundo y muy bien definido entre el hipocono y el paracono de los molares M1 y M2 es exhibido en los representantes de *M. crenulatum keenani*, *M. koepckeae*, *Lophostoma occidentale*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*; el

surco es ausente en los representantes de *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Tonatia saurophila*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 77. Cíngulo lingual del segundo molar superior M2: ausente (0); o poco desarrollado (1); o desarrollado (2). El cíngulo del M2 es ausente en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani* “Venezuela”, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, el subgénero *Mimon*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus*. Es poco desarrollado en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani* “Panamá”, *M. c. keenani* “Ecuador”, *M. c. keenani* “Tumbes”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Phylloderma stenops* y *Micronycteris megalotis*. En *M. crenulatum* “Sur” el cíngulo es notablemente más desarrollado. Velazco (2005: carácter 41) codificó dos estados para este carácter: ausente y presente.

Carácter 78. Forma de la cresta anterior del proceso coronoide: curva (0); o recta (1). El borde anterior del proceso coronoide de la mandíbula es de forma curva en los representantes de *M. crenulatum* “Sur”, *M. c. keenani* “Tumbes”, *M. cozumelae*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila* (Fig. 8b y c). El borde anterior exhibe forma recta en los representantes de *M. koepckeeae*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. bennettii*, *Phylloderma stenops*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 8a y d). No hubieron datos para *M. c. crenulatum*, *M. c. keenani* “Panamá”, *M. c. keenani* “Venezuela”, *M. c. keenani* “Ecuador” y *M. crenulatum* “Guayanas”, por lo que fue codificado como “?”. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 79. Posición del proceso condiloide de la mandíbula: sobrepasa el alto de la encía (0); o no sobrepasa el alto de la encía (1). Corresponde a la posición del proceso condiloide, respecto al borde superior de la encía entre la hilera molar y el proceso coronoide. El proceso

condiloide sobrepasa a la encía en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. En *M. koepckeae* y *M. c. keenani* el proceso no sobrepasa el alto de la encía. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

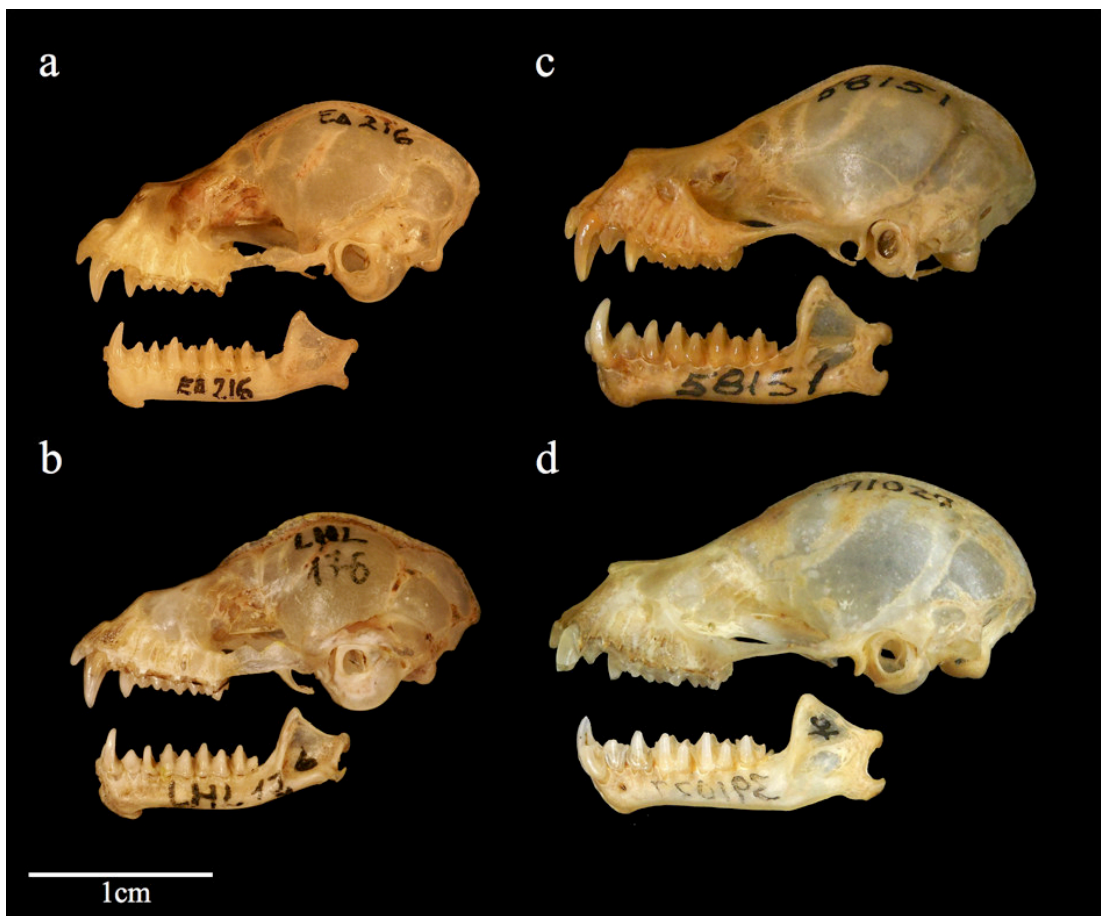


Figura 8. Vista lateral del cráneo y mandíbula de *Mimon koepckeae* (a), *M. crenulatum* (b), *M. . bennettii* (c) y *M cozumelae* (d).

Carácter 80. Tamaño del proceso angular de la mandíbula: corto (0); o largo (1). El tamaño del proceso angular es corto cuando, en vista dorsal, es cubierto por el proceso condiloide y largo cuando sobresale del proceso condiloide. Es corto en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus*

discolor, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Es largo en *M. c. longifolium*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 81. Forma de la base posterior de la mandíbula: angular (0); o diagonal (1); o recto (2). El perfil posterior e inferior de la mandíbula es angular en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía” y *M. crenulatum* “Guayanas” (Fig. 8b). Es diagonal en *M. koepckeae*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 8a). Es recto en el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor* (Fig. 8c y d). Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 82. Presencia del incisivo inferior externo i2: ausente (0); o presente (1). El incisivo inferior externo i2 es ausente en todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, el subgénero *Mimon*, *Lophostoma occidentale* y *Tonatia saurophila*. Está presente en *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Pacheco y Patterson (1991: carácter 2) indican que la presencia de i2 es la condición primitiva del estado. Wetterer *et al.* (2000, carácter 54), usaron codificación inversa.

Carácter 83. Número de lóbulos de los incisivos inferiores internos (i1): bilobados (0); o trilobados (1). Los incisivos inferiores internos (i1) son bilobados en *M. koepckeae*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*. Son trilobados en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Trachops cirrhosus*. Usado por Pacheco y Patterson (1991: carácter 3), no codificaron los incisivos exteriores, porque estos tienden a desgastarse a temprana edad. Simmons y Conway (2001: carácter 34), codificaron este carácter para los incisivos externos como un carácter independiente.

Carácter 84. Presencia del premolar inferior p3: ausente (0); o presente (1). El premolar inferior p3 está ausente en todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, el subgénero *Mimon* y *Phylloderma discolor*. Está presente en *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentalis*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 58), quienes tomaron en cuenta los estados del tamaño proporcional de p3 respecto a los otros premolares.

Carácter 85. Presencia de la cúspide accesoria secundaria en el premolar superior P4: ausente (0); o presente (1). La cúspide accesoria distal secundaria en el premolar superior P4 es ausente en todos los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Phylloderma stenops*, *Phylloderma discolor*, *Lophostoma occidentalis* y *Tonatia saurophila*. Está presente en el subgénero *Mimon*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 57), quienes adicionalmente consideran un estado ambiguo.

Carácter 86. Compresión de los caninos inferiores: comprimidos, forma de vela náutica (0); o no comprimidos, forma piramidal (1). Los caninos inferiores están comprimidos en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. c. keenani* “Panamá”, *M. c. keenani* “Venezuela”, *M. c. keenani* “Ecuador”, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentalis* y *Trachops cirrhosus*. No están comprimidos en *M. koepckeeae*, *M. c. keenani* “Tumbes”, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma discolor*, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Carácter 87. Compresión del cuarto premolar inferior - p4: Comprimido posteriormente, forma de vela náutica (0); o no comprimido, forma piramidal (1). El cuarto premolar inferior - p4 está comprimido en *M. crenulatum keenani*. No está comprimido en *M. c. crenulatum*, *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Sur”, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas”, *M. koepckeeae*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*,

Phyllostomus discolor, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. Carácter usado por primera vez en una filogenia.

Post-craneales

Carácter 88. Arreglo del tercer y quinto metacarpal: longitud del tercer metacarpal mayor que el quinto (0); o longitud de los metacarpales similar (1); o longitud del tercer metacarpal menor al quinto (2). La longitud del tercer metacarpal es menor al quinto en *M. koepckeae*, *M. crenulatum keenani*, el subgénero *Mimon*, *Phylloderma stenops*, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila*, *Trachops cirrhosus* y *Micronycteris megalotis*. La longitud de los metacarpales III y V es similar en *M. crenulatum* “Sur” y *M. c. longifolium*. En *M. c. crenulatum*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Guayanas” y *Phyllostomus discolor* el tercer metacarpal es más largo que el quinto. Usado por Velazco (2005: carácter 59) y Wetterer *et al.* (2000, carácter 84).

Carácter 89. Longitud relativa del calcar: igual o mayor a la longitud de la tibia (0); o menor a la longitud de la tibia pero más largo que la pata (1); o menor a la longitud de la tibia y de la pata (2). El calcar es de mayor longitud que la tibia en *M. crenulatum crenulatum*, *M. c. keenani*, *M. crenulatum* “Amazonía”, *M. crenulatum* “Sur”, *M. koepckeae* y *Micronycteris megalotis*. El calcar es de menor longitud que la tibia pero mayor que la pata en *M. c. longifolium*, *M. crenulatum* “Guayanas”, *Lophostoma occidentale*, *Tonatia saurophila* y el subgénero *Mimon*. El calcar es menor que la longitud de la tibia y la pata en *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor* y *Trachops cirrhosus*. En Wetterer *et al.* (2000, carácter 87) hacen referencia a la longitud relativa del calcar sólo respecto a la pata.

Carácter 90. Punto de inserción del plagiopatagio: en el tobillo (0); o en el primer metatarsal (1). El plagiopatagio se inserta en el primer metatarsal de todos los representantes del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*”, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus discolor*, *Lophostoma*

occidentalis, *Tonatia saurophila* y *Micronycteris megalotis* (Fig. 6a). En contraste el plagiopatagio se inserta en el tobillo en el subgénero *Mimon* y *Trachops cirrhosus* (Fig. 6b). Owen (1987: carácter 6) indica la inserción del plagiopatagio en la región de la tibia, del tarso y del metatarso (multiestado). Wetterer *et al.* (2000, carácter 88), además de la inserción en la pierna (tibia) hacen referencia a los diferentes puntos en el tarso donde se inserta el plagiopatagio, incluyendo el calcar. Velazco (2005: carácter 60) codifica dos estados para la inserción del plagiopatagio: en la región del tobillo y en el primer metatarsal. No estamos de acuerdo con Wetterer *et al.* (2000) respecto al punto de inserción del plagiopatagio en *M. bennettii*; éste se ubica indiscutiblemente en el tobillo.

Carácter 91. Longitud relativa de la cola: corta (0); o larga (1). Corresponden a la longitud relativa de la cola respecto a la longitud de la pata. La cola es larga, mayor a la longitud de la pata, en el subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” y *Micronycteris megalotis*. El resto de taxones exhiben colas cortas, menores a la longitud de la pata. Usado por Wetterer *et al.* (2000, carácter 89).

5. RESULTADOS

Como resultado de la búsqueda exhaustiva se obtuvo un único árbol más parsimonioso de 305 pasos (IC= 0.427 e IR= 0.624), con 16 nodos soportados con el índice de Bremer; asimismo, en el árbol el valor promedio de *Bootstrap* es 54.7% y de *Jackknife* 56.1% (Fig. 9, no se muestran los valores menores a 50%). El árbol enraizado con *Micronycteris megalotis*, muestra dos nodos muy bien diferenciados. El primero agrupa a los otros miembros del grupo externo y al subgénero *Mimon* (*Bootstrap*=67% y *Jackknife*=73%). El segundo nodo está conformado por los miembros del subgénero anteriormente llamado “*Anthorhina*” solamente (*Bootstrap*=94% y *Jackknife*=96), apoyando la monofilia del taxón (Fig. 9, rectángulo).

El árbol muestra que el género *Mimon* no es monofilético. Los representantes del subgénero monofilético *Mimon sensu stricto* se encuentran en el nodo 30 (*Bootstrap*=99% y *Jackknife*=99%), teniendo como grupo hermano al nodo 35 conformado por *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor* (*Bootstrap*=56% y *Jackknife*=56%).

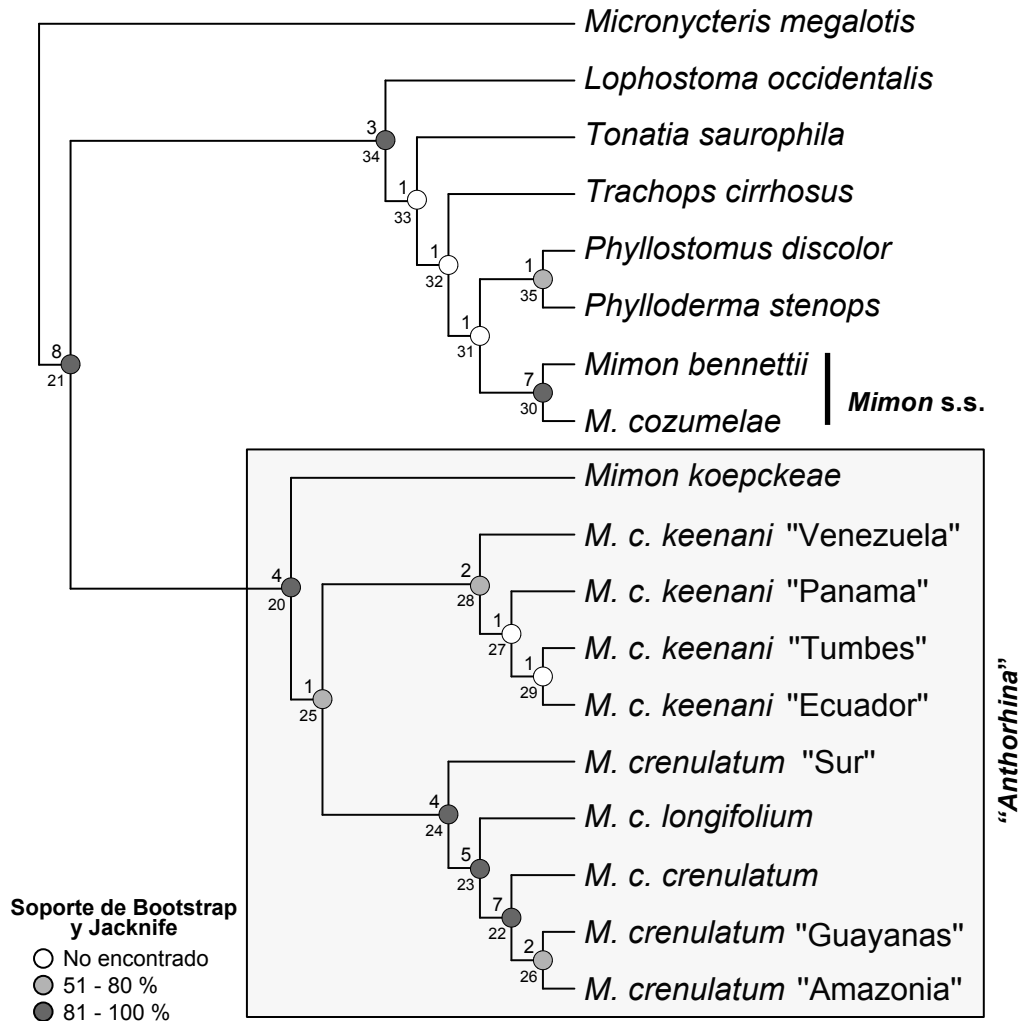


Figura 9. Árbol único más parsimonioso obtenido del análisis de caracteres no ordenados (305 pasos, IC=0.427, IR=0.624). El número de nodo se encuentra al lado izquierdo y debajo del nodo, por encima el valor de soporte de Bremer y un círculo que varía en tonos de gris para los valores de *Bootstrap* y *Jackknife*.

El nodo 20 representa la monofilia muy bien respaldada del taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*” (*Bootstrap*=94% y *Jackknife*= 96%), conformada por *Mimon koepckeae* y el nodo 25 (*Bootstrap*=54% y *Jackknife*=55%). Este último está conformado por dos nodos: el nodo 28 (*Bootstrap*=77% y *Jackknife*=74%) que agrupa a *M. crenulatum keenani* “Venezuela”, *M. crenulatum keenani* “Panamá”, *M. crenulatum keenani* “Tumbes” y *M. crenulatum keenani* “Ecuador”; y el nodo 24 (*Bootstrap*=82% y *Jackknife*=88%), conformado por *M. crenulatum* “Sur” y el nodo 23 (*Bootstrap*=86% y *Jackknife*=88%) conformado por *M. c. longifolium* y el nodo 22 (*Bootstrap*=86% y *Jackknife*=90%) que a la vez agrupa a *M. c. crenulatum* y el nodo 26 (*Bootstrap*=69% y *Jackknife*=73%) conformado por *M. crenulatum* “Amazonia” y *M. crenulatum* “Guayanas”.

6. DISCUSIÓN

6.1. Relaciones filogenéticas

La inclusión de todas la especies reconocidas dentro de *Mimon* ha permitido resolver las relaciones filogenéticas del género y mejorar la resolución de las relaciones dentro de Phyllostomidae. El taxón anteriormente llamado *Anthorhina* no es grupo hermano de *Phyllostomus* (Patton y Baker 1978; Baker *et al.* 2003), *Phylloderma* (Baker *et al.* 2000), el subgénero *Mimon* (Wetterer *et al.* 2000), ni *Phyllostomus* + *Phylloderma* (Dávalos *et al.* 2012); por otro lado, *Mimon* s.s. presenta relaciones filogenéticas sólidas con *Phylloderma*, *Phyllostomus*, *Lophostoma*, *Tonatia* y *Trachops*, en contraste con la ubicación *incertae sedis* (Dávalos *et al.* 2012). En este sentido, nuestras aproximaciones filogenéticas respaldan contundentemente que el género *Mimon* es polifiletico (Fig. 9). Posición que contradice a Wetterer *et al.* (2000) en cuanto a la monofilia de *Mimon* y complementa los resultados de Dávalos *et al.* (2012).

La obra de Miller (1907: p. 129 – 130) lista a *Mimon* y “*Anthorhina*” como géneros, y describe que las características dentales y craneales de “*Anthorhina*” difieren de *Mimon* en cuanto a la presencia de un surco medio

en el rostro (carácter 48), cavidades del basiesfenoides profundas (carácter 72) y bullas grandes (carácter 68). Miller (1907) no sugiere el tratamiento de los taxa como subgéneros o sinónimos. No obstante, Simpson (1945: p. 57) incluye a “*Anthorhina*” dentro de *Mimon* sin proveer información. Más adelante Handley (1960: p. 460) consideró que los caracteres que difieren entre el género anteriormente llamado “*Anthorhina*” y *Mimon* como el tamaño de los premolares superiores, incisivos inferiores, bullas (carácter 68) y orejas (carácter 30), la forma del arco cigomático (carácter 55), la densidad y tamaño del pelaje (caracteres 4 y 6) y presencia de pelos en la hoja nasal (carácter 11), no eran suficientes para distinguirlos siquiera como subgéneros, tal posición fue compartida por Wetterer *et al.* (2000: p. 141), quienes soportaron la monofilia de *Mimon s. l.* basados en dos únicas sinapomorfías, como la presencia de dos vibrisas interramales (carácter 9) y la ausencia del incisivo inferior i2 (carácter 82) y un débil soporte del nodo, a pesar de contar con caracteres que respaldan las diferencias entre *Mimon s.s.* y “*Anthorhina*”. Consecuentemente, en la síntesis de Williams y Genoways (2008b: p. 281 – 282) se reconoce sólo al género *Mimon s. l.* caracterizado por presentar un solo incisivo y dos premolares en la mandíbula, cola que se extiende hasta la mitad del uropatagio y calcar más largo que la pata, combinación de caracteres que en nuestra opinión pueden ser exhibidos por otros taxa, como *Phylloderma* o *Trachops*.

Goodwin y Greehall (1961: p. 236) consideraron que los caracteres que desestimó Handley (1960) eran suficientemente robustos para reconocer a “*Anthorhina*” y *Mimon* como subgéneros. Esta propuesta fue adoptada por Koopman (1994: p. 76), quien además diferenció “*Anthorhina*” y *Mimon* por el punto de inserción del plagiopatagio en la pata (carácter 90). Si bien Simmons (2005: p.408 – 409) reconoce que *Mimon s. l.* está conformado por dos subgéneros, no brinda mayor información para la diferenciación de éstos. Por otra parte, Husson (1962) consideró, que contrariamente a lo propuesto por Handley (1960), los caracteres que distinguen a “*Anthorhina*” de *Mimon* son de relevancia para reconocerlos como géneros.

Los caracteres evaluados en este estudio, que incluyen los propuestos por Wetterer *et al.* (2000), muestran que el taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*” exhibe características opuestas a la descripción original de *Mimon* s. s. (Gray 1847) como: la inserción del plagiopatagio en el metatarsal (carácter 90); patas más cortas que la cola (carácter 91) y densamente cubiertas por pelos largos (carácter 42); orejas cortas (carácter 30) y sin proyecciones laterales (carácter 31); y mentón sin protuberancias laterales (carácter 17) y sin surco profundo (carácter 18). Aproximación que respalda la propuesta de Hurtado *et al.* (2014). Por lo que, basados en la evidencia de las relaciones interespecíficas y la monofilia del taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*” (Nodo 20) fuertemente respaldadas (Fig. 9), así como las sinapomorfías de este nodo (Anexo 2), consideramos a *Mimon* y el taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*” como géneros plenos, coincidiendo con lo propuesto por Miller (1907) y Husson (1962).

Respecto a las relaciones interespecíficas dentro del taxón anteriormente llamado “*Anthorhina*”, observamos que éste diverge en dos nodos, el primero correspondiente a *Mimon koepckeeae* (Nodo 19) reforzando la evidencia que este taxón es una especie válida (Simmons y Voss 1998; Simmons 2005; Hurtado *et al.* 2014). El segundo (Nodo 24) corresponde a los taxa dentro del grupo *Mimon crenulatum* (Fig. 2), que hasta el momento son considerados sub-especies o sinónimos de *M. crenulatum* (Koopman 1993; 1994; Simmons y Voss 1998; Simmons 2005; Williams y Genoways 2008b). Basados en las sinapomorfías y el respaldo filogenético del nodo 28, sugerimos que *M. crenulatum keenani* sea elevado a nivel de especie. Un mayor sustento incluyendo estadísticas estándar y análisis multivariados es tema de una próxima publicación. De otro lado, *M. c. longifolium* y *M. c. crenulatum* no presentan mayor evidencia morfológica para ser consideradas especies plenas, por lo cual deberían ser tratadas como sinónimos de *M. crenulatum*, tal como lo propuso Handley (1962), de igual manera las poblaciones de la “Amazonía” y “Guayanas” corresponden a *M. crenulatum* s. s. Tomando en cuenta el soporte filogenético y evidencia morfológica sugerimos profundizar el estudio de las poblaciones “Sur”,

distribuidas desde el sur de Cusco (Perú) hasta el norte de Bolivia, ya que podrían ser consideradas como una especie nueva.

Biogeográficamente, la posición basal de *M. koepckeae* se respalda con la influencia de los Andes en la especiación de mamíferos sudamericanos (Patterson *et al.* 2012), esta especie probablemente se aisló con el levantamiento de los Andes en el Mioceno tardío (Van der Hammen 2000; Van der Hammen y Hooghiemstra 2000), dejando al ancestro del nodo conformado por *M. crenulatum keenani* y *M. c. crenulatum* ampliamente distribuido hasta el levantamiento de los Andes septentrionales en el Pleistoceno (Van der Hammen 2000) que aisló a *M. c. keenani* hacia el oeste (Cadenillas 2010). Paralelamente al levantamiento de los Andes septentrionales ocurría el levantamiento del Arco de Fitzcarraldo entre el Plioceno tardío y el Pleistoceno temprano (Espurt *et al.* 2010), el cual podría explicar la divergencia entre *M. c. longifolium* y *M. crenulatum* “Sur”. Finalmente la formación de la Amazonia en el Pleistoceno medio y tardío (Nores 1999; Van der Hammen y Hooghiemstra 2000), explicaría la divergencia de *M. c. crenulatum*.

Finalmente, debido a que la denominación “*Anthorhina*” no es válida para este taxón (Gardner y Ferrel 1990; Simmons 2005; Williams y Genoways 2008b), el mismo que es monofilético y tiene la jerarquía de género (el presente estudio), se sugiere dar un nombre válido (Hurtado y Pacheco, sometido a Therya).

6.2. Diagnósis taxonómica

Brindamos diagnósis completas de los nodos anteriormente incluidos dentro del género *Mimon*, basados en las optimizaciones a partir de nuestros datos. Las condiciones derivadas no ambiguas que representan sinapomorfias están mostradas en letras cursivas. Los caracteres diagnósticos se encuentran resaltados con letra negrita. Las condiciones ambiguas se encuentran en letras estándar.

Familia Phyllostomidae Gray, 1825
Sub-familia Phyllostominae Gray, 1825
Género *Mimon* Gray, 1847

Contenido: *Mimon bennettii* y *Mimon cozumelae*.

Diagnosis corregida: Individuos de tamaño corporal grande. *La banda de contraste del pelaje dorsal es tricolorada.* Línea dorsal ausente. La longitud del pelaje dorsal supera los 8 milímetros. El patrón de bandas de contraste ventral es unicolorado. El pelaje es laxo. El hocico exhibe pelos densos y de longitudes variables. **Exhibe 9 vibrisas a cada lado de la hoja nasal.** Presenta dos vibrisas interramales. **Las vibrisas laterales a la hoja nasal se hayan dispuestas en dos columnas por lado.** Los pelos en el contorno del limbo de la hoja nasal están ausentes. La rama principal del trago exhibe pelos densos y largos. Los parches auriculares son blanquecinos e inconspicuos. La banda de pelos en los hombros puede estar presente o ausente. El pulgar es desnudo. El primer tercio del antebrazo está cubierto de pelos. El mentón es protuberante. El mentón exhibe un surco medio muy profundo. Las ornamentaciones en el mentón se hayan presentes. Las papilas submentales son dos por lado y de forma alargada. Las almohadillas de la vibrisas son ligeramente globosas. La longitud de la hoja nasal es mayor a la amplitud. La hoja nasal es acorazonada, ancha en la parte media. Los bordes de la hoja nasal no presentan crenulaciones. *Hoja nasal no pigmentada.* El borde anterior de la herradura no exhibe proyecciones de piel libre. La punta de la rama principal del trago es aguda. La rama intermedia del trago es plana y delgada. La rama inferior del trago es suave. La longitud de la oreja supera los 30 milímetros. **Las orejas son de forma lanceolada con las puntas divergentes hacia el exterior.** Los pliegues de la oreja son muy bien definidos. La pigmentación de la oreja es completa. La textura de la oreja es suave y translúcida. Los bordes externos de la oreja son delgados y lisos. Las protuberancias internas del lóbulo interno de la oreja son esparcidas y poco desarrolladas. El lóbulo interno de la oreja es poco

desarrollado. El pliegue de la base exterior de la oreja es muy desarrollado. La glándula gular es ausente. *Puntas de las alas despigmentadas. Planta de la pata no pigmentada.* Los pelos en el dorso de la pata son esparcidos y cortos. El peine de pelos en el uropatagio es ausente. *No presenta depresión nasal.* La premaxila no exhibe el borde anterior dorsal elevado. Los nasales son largos. Las crestas de los incisivos superiores son convergentes pero sin unirse. La depresión media rostral es ausente. **La raíz maxilar del cigoma es plana.** La caja craneana es inflamada anteriormente. El borde posterior de la caja craneana es redondeada. La cresta sagital es poco desarrollada. El largo relativo del rostro equivale a un tercio de la longitud del cráneo. La longitud del cráneo es mayor a 25 milímetros. El arco cigomático es delgado y angosto. La amplitud de la constricción post-orbital es más angosta que el espacio entre los caninos. El paladar es más angosto que la región postorbital. La superficie del paladar es siempre ligeramente cóncava. La premaxila se encuentra en el mismo plano del paladar. El borde posterior de la premaxila no exhibe muescas. El borde medio del proceso palatino en la premaxila puede ser angosto o ancho. El foramen accesorio medio puede estar presente o ausente. Un par de forámenes accesorios detrás de los incisivos es exhibido siempre. El borde de los lados externos del paladar es moderadamente amplio. El proceso posterior del paladar está siempre ausente. Borde anterior de la fosa mesopterigoidea no sobrepasa la mitad del mesopterigoideo. La fosa mesopterigoidea exhibe forma de U y V. *Bullas timpánicas muy cortas y muy angostas.* La apertura del meato auditivo es grande o pequeña. El basioccipital es angosto a la altura de las cócleas. Los tabiques laterales del basiesfenoides son poco desarrolladas pero distinguibles. Las cavidades del basiesfenoides son poco profundas, casi planas. El tabique medio del basiesfenoides es poco desarrollado y de borde romo. El paraoccipital está siempre bien desarrollado. Los caninos superiores no exhiben cúspides accesorias. El surco medio entre el hipocono y el paracono de los molares M1 y M2 está siempre ausente. El molar M2 no exhibe cíngulo lingual. La cresta anterior del proceso coronoide puede ser recta o curvada. El proceso condiloide no sobrepasa el borde superior de la encía. El proceso angular de la mandíbula es corto. *Perfil posterior de la mandíbula plana.* Incisivo

externo de la mandíbula está siempre ausente. Los incisivos inferiores son siempre trilobados. El tercer premolar está siempre ausente. **La cúspide secundaria del cuarto premolar está siempre presente.** Los caninos inferiores y los premolares p4 no exhiben compresión, son de forma piramidal. La longitud del tercer metacarpal es menor a la del quinto. La longitud del calcar es menor a la longitud de la tibia, pero mayor a la de pata. **El plagiopatagio se halla inserto a la altura de la tibia, en la base del pie.** La longitud de la cola es más corta que la pata.

Distribución: *Mimon* se encuentra distribuido desde la costa Atlántica al sur de México hasta el sur de Brasil (el presente estudio; Williams y Genoways 2008b). *Mimon bennettii* se restringe a Sudamérica, presentando dos poblaciones que podrían conformar taxa diferentes (Williams y Genoways 2008b; P. M. Velazco comm. per.), una de ellas al norte del rango de distribución en ecosistemas de Orinoquia, tierras altas y bajas de las Guayanas, y parte norte de la Amazonia, y otra al sur en ecosistemas de Cerrado y Bosques del Atlántico (*sensu* Josse *et al.* 2003; Sayre 2008). Por otro lado, *M. cozumelae* se restringe a América central desde el sur de México hasta el centro de Panamá, en los ecosistemas mesoamericanos húmedos (*sensu* Josse *et al.* 2003; Sayre 2008).

Género nuevo

Phyllostoma E´. Geoffroy St.-Hilaire, 1803:61; especie tipo *Phyllostoma crenulata*

Mimon [(*Anthorhina*)]: Cabrera, 1958:66; primera combinación errónea.

Anthorhina: Husson, 1962:94; asignación errónea.

Especie tipo: (*Mimon*) *koepckeae* Gardner y Patton (1972)

Contenido: (*Mimon*) *koepckeae*, y (*M.*) *crenulatum*.

Diagnosis: Individuos de tamaño corporal pequeño, no sobrepasan los 90 mm de longitud cabeza cuerpo. La banda de contraste del pelaje dorsal es unicoloreada o bicolorada. La línea dorsal es polimórfica, puede

estar ausente, ser tenue o muy marcada. *Pelaje dorsal de longitud mediana entre 6.5 y 7.5 milímetros.* La banda de contraste del pelaje ventral es bicoloreada o tricoloreada. El pelaje corporal es denso o laxo. *Hocico con escasos pelos cortos y blanquecinos, dando la apariencia de piel desnuda.* Exhibe de 6 a 7 vibrisas a cada lado de la hoja nasal. Presenta dos vibrisas interramales. Las vibrisas laterales a la hoja nasal se hayan dispuestas en una sola columna por lado. *Pelos largos distribuidos en todo el contorno del limbo de la hoja nasal.* La rama principal del trago exhibe pelos escasos y cortos o densos y largos. Los parches auriculares son polimórficos, varían de blanquecinos e inconspicuos a amarillentos y muy conspicuos. **La banda de pelos en los hombros está siempre ausente. El pulgar siempre está cubierto de pelos. El primer tercio del antebrazo está siempre desnudo.** El mentón es no protuberante. El mentón exhibe un surco medio medianamente profundo o profundo. **Las ornamentaciones en el mentón están siempre ausentes.** Las papilas submentales son circulares, dos centrales y cinco o seis por cada lado dispuesta de manera oblicua. Las almohadillas de las vibrisas son ligeramente globosas o globosas. La longitud de la hoja nasal equivale a dos veces o más el ancho de ésta. **La hoja nasal es angosta y lanceolada. Los bordes de la hoja nasal exhiben siempre crenulaciones.** La hoja nasal puede estar pigmentada o no. *Borde anterior de la herradura de la hoja nasal desarrollado y libre, a manera de un ribete de piel.* La punta de la rama principal del trago tiene forma aguda o redondeada. *La rama intermedia del trago es globosa y engrosada.* La rama inferior del trago es pronunciada o muy pronunciada. *Oreja de longitud mediana entre 23 y 26 milímetros.* Las orejas son de forma lanceolada con las puntas paralelas sin proyecciones. Los pliegues de la oreja son ligeramente definidos. *La oreja exhibe la mitad externa pigmentada y la mitad interna no pigmentada.* **Las orejas son carnosas.** Los bordes externos de la oreja son engrosados o delgados y lisos. Las protuberancias internas del lóbulo interno de la oreja son conglomeradas y desarrolladas o esparcidas y poco desarrolladas. El lóbulo interno de la oreja es poco desarrollado o desarrollado. El pliegue de la base exterior de la oreja es escasamente desarrollado. La glándula gular está siempre presente. Puntas de las alas pigmentadas o despigmentadas. **Planta de la**

pata siempre pigmentada. *Los pelos en el dorso de las patas son densos y largos.* El peine de pelos en el uropatagio es polimórfico puede estar ausente o ser corto o abundantes. La depresión nasal puede ser en forma de omega o V. *Borde anterior dorsal de la premaxila ligeramente elevado.*

Los huesos nasales son siempre cortos. Las crestas de los incisivos superiores son convergentes, en algunos casos éstas se unen en la base. La depresión media rostral puede estar ausente o presente. La raíz maxilar del cigoma es ligeramente inflamada o muy inflamada. La caja craneana es no inflamada anteriormente. El borde posterior de la caja craneana es redondeado o anguloso. La cresta sagital es polimórfica varia de poco desarrollada a muy desarrollada. El largo relativo del rostro equivale a un cuarto o un tercio la longitud del cráneo. La longitud del cráneo es menor a 22.5 milímetros. El arco cigomático es aplanado lateralmente. La amplitud de la constricción post-orbital es más angosta que el espacio entre los caninos. El paladar es más angosto o más ancho que la región postorbital. El paladar exhibe superficie cóncava o ligeramente cóncava. **La premaxila se encuentra por debajo del plano del paladar.** El borde posterior de la premaxila siempre exhibe muescas. El borde medio del proceso palatino de la premaxila puede ser angosto o ancho. El foramen accesorio medio, puede estar presente o ausente. Un par de forámenes accesorios detrás de los incisivos es exhibido siempre. El borde de los lados externos del paladar es moderadamente amplio. El proceso posterior del paladar está ausente o presente. Borde anterior de la fosa mesopterigoidea sobrepasa o no sobrepasa la mitad del mesopterigoideo. La fosa mesopterigoidea exhibe forma de U y V. Bullas timpánicas siempre altas y de angostas a anchas. La apertura del meato auditivo es grande o pequeña. El basioccipital puede ser angosto o ancho a la altura de las cócleas. **Los tabiques laterales del basiesfenoides son siempre desarrollados.** Las cavidades del basiesfenoides son muy profundas o moderadamente profundas. El tabique medio del basiesfenoides es alto y de borde romo o afilado. El paraoccipital está siempre de poco a moderadamente desarrollado. **Los caninos superiores exhiben cúspides accesorias.** El surco medio entre el hipocono y el paracono de los molares M1 y M2 puede estar ausente o presente. El cíngulo lingual de molar M2 puede estar de ausente a

desarrollado. La cresta anterior del proceso coronoide puede ser recta o curvada. El proceso condiloide puede sobrepasar o no el borde superior de la encía. El proceso angular de la mandíbula es corto o largo. Perfil posterior de la mandíbula de forma de talón o diagonal. Incisivo externo de la mandíbula está siempre ausente. Los incisivos inferiores son bilobados o trilobados. El tercer premolar está siempre ausente. **La cúspide secundaria del cuarto premolar está siempre ausente.** Los caninos inferiores y los premolares p4 pueden estar comprimidos o no. La longitud del tercer metacarpal puede ser menor, igual o mayor a la del quinto. La longitud del calcar es igual o mayor a la longitud de la tibia. El plagiopatagio se halla inserto en el tarso. **La longitud de la cola es más larga que la pata.**

Distribución: Este taxón es un género sudamericano, ampliamente distribuido desde el sur de Panamá hasta el sur de Brasil (el presente estudio; Williams y Genoways 2008b). *(Mimon) crenulatum crenulatum* se distribuye desde el noreste de Sudamérica hasta el sur de Brasil (el presente estudio; Handley 1960; Husson 1962; Simmons 2005; Williams y Genoways 2008b), en los ecosistemas de Orinoquia, Guayanas, Amazonia, Cerrado y Bosque Atlántico (*sensu* Josse *et al.* 2003; Sayre 2008); *(Mimon) crenulatum longifolium* se distribuye en los bosques premontanos de la vertiente nororiental de Perú (el presente estudio; Koopman 1978); y *(Mimon) crenulatum* “Sur” distribuida en los bosques premontanos de la vertiente suroriental de Perú hasta el norte de los Bosques montanos de Bolivia (el presente estudio). *(Mimon) crenulatum keenani* se restringe al noroeste de Sudamérica, desde el sur de Panamá hasta el norte de Perú (el presente estudio; Handley 1962), en los Bosques Secos y Lluviosos del Pacífico (*sensu* Josse *et al.* 2003; Sayre 2008). *(Mimon) koepckeae* está restringida a los Bosques Montanos del centro de la vertiente oriental Peruana (Hurtado *et al.* 2014).

7. CONCLUSIONES

- El género *Mimon* s.l. no es un grupo monofilético, sino que corresponde a un grupo polifilético conformado por los subgéneros *Mimon* s.s. y el taxón anteriormente llamado "*Anthorhina*".
- Las sinapomorfías y los soportes de rama presentados en este estudio, respaldan la monofilia del taxón anteriormente llamado "*Anthorhina*".
- La parafilia de *Mimon* s.l. y la evidencia morfológica descritas en este estudio respaldan que los subgéneros que lo conforman sean elevados a nivel género.
- Dado que no existe nomenclatura válida ni disponible para el género anteriormente llamado "*Anthorhina*" se dará un nuevo nombre a este taxón.
- El taxón *Mimon* s.s. está conformado por dos especies *M. bennettii* y *M. cozumelae*, y es grupo hermano de *Phylloderma stenops* y *Phyllostomus discolor*.
- El género anteriormente llamado "*Anthorhina*" está conformado por (*Mimon*) *koepckeae*, (*Mimon*) *crenulatum crenulatum* y (*Mimon*) *c. keenani*.

8. RECOMENDACIONES

- Los estudios de Sistemática Clásica, basada en caracteres morfológicos, deben ser promovidos entre jóvenes investigadores sudamericanos en formación. Si bien actualmente las técnicas moleculares predominan en las publicaciones de Sistemática de vertebrados, sus resultados pierden relevancia sin el soporte morfológico.
- La inclusión de una muestra taxonómica amplia (todos los taxa sujeto de estudio y poblaciones) debe ser fundamental para abordar estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos.
- Se recomienda realizar estudios más profundos, incluyendo morfometría y secuencias de genes mitocondriales y nucleares para resolver la composición del género anteriormente llamado “*Anthorhina*”, ya que la población (*Mimon*) *crenulatum* “Sur” podría conformar una especie nueva. Además, estos datos podrían resolver su posición dentro de Phyllostomidae.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, R. J., S. R. Hofer, C. A. Porter, y R. A. Van den Bussche. 2003. Diversification among New World leaf-nosed bats: an evolutionary hypothesis and classification inferred from digenomic congruence of DNA sequence. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 230:1–32.
- Baker, R. J., C. A. Porter, J. C. Patton, y R. A. Van den Bussche. 2000. Systematics of bats of the family Phyllostomidae based on RAG2 DNA sequences. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 202:1–16.
- Brunet-Rossini, A. K., y G. S. Wilkinson. 2009. Methods for age estimation and the study of senescence in bats. Pp. 315–325 in *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T. H., y S. Parsons, eds.). Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- Cabrera, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur I. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciencias Zoológicas* 4:1–308.
- Cadenillas, R. 2010. Diversidad, ecología y análisis biogeográfico de los murciélagos del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes Perú. Tesis para optar el grado de Magíster, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Dávalos, L. M., A. L. Cirranello, J. H. Geisler y N. B. Simmons. 2012. Understanding phylogenetic incongruence: lessons from phyllostomid bats. *Biological Reviews* 87:991–1024.
- Eisenberg, J. F. & K. H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics*, vol.3. Chicago: University of Chicago Press. 609p.

- Espurt, N., P. Baby, S. Brusset, M. Roddaz, W. Hermoza, y J. Barbarand. 2010. The Nazca Ridge and uplift of the Fitzcarrald Arch: implications for regional geology in northern South America. Pp. 89–100 in *A look into the past* (Hoorn, C., y F. P. Wesselingh, eds.). Wiley-Blackwell Press. West Sussex, U.K.
- Gardner, A. L. 2008a. Family Phyllostomidae. Pp. 207–208 in *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- Gardner, A. L. 2008b. Order Chiroptera. Pp. 187–188 in *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- Gardner, A. L., y J. L. Patton. 1972. New species of *Philander* (Marsupialia: Didelphidae) and *Mimon* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Peru. *Occasional Papers of the Museum of Zoology of Louisiana State University* 43:1–12.
- Gardner, A. L., y C. S. Ferrel. 1990. Comments on the nomenclature of some neotropical bats (Mammalia: Chiroptera). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103:501–508.
- Giannini, N. P., y N. B. Simmons. 2007. The Chiropteran Premaxilla: A Reanalysis of Morphological Variation and its Phylogenetic Interpretation. *American Museum Novitates* 3585:1–44.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic análisis. *Cladistics* 24:774–786.

- Goodwin, G. G., & A. M. Greenhall. 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago: descriptions, rabies infection, and ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122:187–302.
- Gray, J. E. 1847. Characters of six new genera of bats not hitherto distinguished. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1847:14–16.
- Gregorin, R., G. L. Capusso, y V. R. Furtado. 2008. Geographic distribution and morphological variation in *Mimon bennettii* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Iheringia, Série Zoologia* 98:404–411.
- Handley, C. O. 1960. Descriptions of new bats from Panamá. *Proceedings of the United States National Museum* 112:459–479.
- Hurtado, N., E. Arias y V. Pacheco. 2014. Redescription of *Mimon koepckeae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Zoologia* 31:377–388.
- Husson, A. M. 1962. The bats of Suriname. *Zoologische Verhandelingen, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie* 58:1–282.
- Hutson, A.M., Mickleburgh, S.P., and Racey, P.A. (comp.). 2001. Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. x + 258 pp.
- Jones, J. K., Jr., y D. C. Carter. 1976. Annotated checklist with keys to subfamilies and genera. Pp. 7–38 in *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae Part I* (Baker, R. J., J. K. Jones, Jr., y D. C. Carter, eds.). *Special Publications of the Museum of Texas Tech University* 10:1–218.
- Josse, C., G. Navarro, P. Comer, R. Evans, D. Faber-Langendoen, M. Fellows, G. Kittel, S. Menard, M. Pyne, M. Reid, K. Schulz, K. Snow, y

- J. Teague. 2003. Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems. NatureServe. Arlington, EE.UU.
- Koopman, K. F. 1976. Zoogeography. Pp. 39–47 in Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae Part I (Baker, R. J., J. K. Jones, Jr., y D. C. Carter, eds.). Special Publications of The Museum of Texas Tech University 10:1–218.
- Koopman, K. F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. American Museum Novitates 2651:1–33.
- Koopman, K. F. 1993. Order Chiroptera. Pp. 137–241 in Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference, 2nd ed. (Wilson, D. E., y D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. EE.UU.
- Koopman, K. F. 1994. Chiropteran systematics. Volume 8, Part 60. Pp. 1–217 en Handbuch der Zoologie (Niethammer, J., H. Schliemann, y D. Starck, eds.). Walter de Gruyter Press. Berlin, Alemania.
- Lim, B. K. 1993. Cladistic reappraisal of neotropical Stenodermatine bat phylogeny. Cladistics 9:147–165.
- Miller, G. S. 1907. The families and genera of bats. Bulletin of the United Stated National Museum 57:1–282.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. Journal of Biogeography 26: 475–485.
- Nowak, R.M. 1999. Walkers Mammals of the World. 6a ed. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press. 1936p.

- Ortega, J., y H. T. Arita. 1997. *Mimon bennettii*. Mammalian Species 549:1–4.
- Owen, R. D. 1987. Phylogenetic analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). Special Publications of The Museum of Texas Tech University 26:1–65.
- Pacheco, V., y B. D. Patterson. 1991. Phylogenetic relationships of the New World bat genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 206:101–121.
- Pacheco, V., y B. D. Patterson. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. Pp. 57–81 en Biogeografía, ecología y conservación del bosque montano en el Perú (Young, K. R., y N. Valencia, eds.). Editorial de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.
- Patterson, B. D., S. Solari, y P. M. Velazco. 2012. The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals. Pp. 351–378 en Bones, clones, and biomes: the history and geography of Recent Neotropical mammals (Patterson, B. D., y L. P. Costa, eds.). University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- Patton, J. C., y R. J. Baker. 1978. Chromosomal homology and evolution of Phyllostomatoid bats. Systematic Zoology 27: 449–462.
- Sayre, R., J. Bow, C. Josse, L. Sotomayor, y J. Touval. 2008. Chapter 9: Terrestrial Ecosystems of South America. Pp. 131–152 en North America land cover Summit (Smith, J. H., ed.). Association of American Geographers Press. Washington D.C., EE.UU.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529 en Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference, Third Edition,

Volume 1 (Wilson, D. E. y D. M Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.

Simmons, N. B. y T. M. Conway. 1997. Microchiroptera. Echolocating Bats. Version 01 January 1997. <http://tolweb.org/Microchiroptera/16085/1997.01.01> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>

Simmons, N. B., y T. M. Conway. 2001. Phylogenetic Relationships of Mormoopid bats (Chiroptera: Mormoopidae) based on morphological data. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 258:1–97.

Simmons, N. B., y R. S. Voss. 1998. Bats of Paracou. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237:1–219.

Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85:1–350.

Van den Bussche, R. A. 1989. Systematic study of the genera of the New World leaf-nosed bat family Phyllostomidae: Cladistical análisis of site variation in the ribosomal DNA cistron. Dissertation in Zoology submitted to the Graduate Faculty of Texas Tech University in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Doctor of Philosophy.

Van der Hammen, T. 2000. Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 24:231–245.

Van der Hammen, T., y H. Hooghiemstra. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews* 19:725–742.

- Velazco, P. M. 2005. Morphological phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana Zoology* 105:1–53.
- Wiens, J. J. 2000. Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., EE.UU.
- Williams S. L., y H. H. Genoways. 2008a. Subfamily Phyllostominae. Pp. 255–299 en *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- Williams S. L., y H. H. Genoways. 2008b. Genus *Mimon*. Pp. 281–286 en *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- Wetterer, A. L., M. V. Rockman, y N. B. Simmons. 2000. Phylogeny of Phyllostomid Bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of American Museum of Natural History* 248:1–200.

ANEXO 1

Especímenes examinados. Los especímenes están depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), American Museum of Natural History (AMNH), Field Museum of Natural History (FMNH) y National Museum of Natural History (NMNH).

Mimon bennettii. **BRASIL:** Minas Gerais: Sete Lagoas (19°27'00"S, 44°14'00"W, NMNH 391027). SAO PAULO: Bairro do Matodentro, Caverna Tiraprosa (23°26'00"S, 46°39'00"W, AMNH 256294). **COLOMBIA:** CORDOBA: Tierralta: Socorre, cabecera Río Sinu (07°51'00"N, 76°17'00"W, FMNH 69425–69427).

Mimon cozumelae. **BELIZE:** CAYO DISTRICT: 05 m West Augustine, un cueva a lo largo del Río Frío (16°58'00"N, 88°59'27"W, FMNH 58152–58153). Carretera Oeste de Barton Creek (17°12'00"N, 88°57'00"W, FMNH 58155–58156, FMNH 108764–108766). Churchyard, granja Glenwood (17°17'00"N, 88°34'00"W, FMNH 58154). Listowel School (Baking Pot) por el Río Belize (17°12'11"N, 89°01'43"W, FMNH 58157). **ORANGE WALK DISTRICT:** Gallon Jug (17°33'00"N, 89°01'00"W, AMNH 274575). Lamanai (17°45'50"N, 88°39'00"W, AMNH 277692). **TOLEDO DISTRICT:** Aguacate, por Creek (16°10'12"N, 89°05'24"W, FMNH 108767). Crique Negro (15°58'00"N, 89°06'00"W, NMNH 506467). Pueblo Viejo (16°12'19"N, 89°08'30"W, FMNH 58150–58151). **GUATEMALA:** PETEN: Parque Nacional Tikal (17°15'00"N, 89°39'00"W, FMNH 58567). **PANAMÁ:** Bocas del toro: Almirante: Changuinola (09°26'00"N, 82°31'00"W, NMNH 315220). **MÉXICO:** CHIAPAS: Palenque: Palenque (17°30'33"N, 91°58'56"W, FMNH 150630–150631). OAXACA: Itsmo: Juchitan, 20 millas al norte de Matías Romero (17°03'03"N, 95°01'00"W, AMNH 185862–185872). YUCATAN: Mérida: Buenavista, Xbac (21°15'00"N, 88°49'30"W, FMNH 5845).

Mimon koepckeeae. **PERÚ:** AYACUCHO: La Mar: Huanhuachayo (12°44'00"S, 73°47'00"W; LSUMZ 15676). Estera Ruana (12°43'00"S,

73°49'00"W; AMNH 233222). JUNIN: Chanchamayo: Santuario Nacional Pampa Hermosa, Podocarpus (10°59'49.2"S, 75°25'57.1"W; MUSM 41327).

Mimon crenulatum keenani. **ECUADOR:** MANABI: Sucre: Bahía de Caraquez (00°36'00"S, 80°26'00"W, AMNH 64537–64541). **PANAMÁ:** Bocas del Toro: Guabito: Sibube (09°36'00"N, 82°49'00"W, NMNH 335121). Cusapin: Península Valiente (09°08'00"N, 81°55'00"W, NMNH 57846). **GUATEMALA:** PETEN: Parque Nacional Tikal (17°15'00"N, 89°39'00"W, FMNH 58568–58569). **PERÚ:** TUMBES: Tumbes: Pampas de Hospital: Quebrada Angostura (03°45'33"S, 80°22'56"W, MUSM 19346–19347). Zarumilla: Matapalo: Quebrada Naranjos (03°50'31"S, 80°12'08"W, MUSM 19190, 19348). Río Zarumilla, Carrizalillo (03°44'38"S, 80°11'25"W, MUSM 22172). Río Zarumilla, Carrizalillo 2 (03°44'38"S, 80°11'32"W, MUSM 22173). **VENEZUELA:** FALCON: Bolívar: Río Tocuyo (10°16'00"N, 69°56'00"W, AMNH 130687–130699, 130724, 131085–131086).

Mimon crenulatum longifolium. **PERÚ:** Amazonas: Condorcanqui: El Cenepa: Condorcanqui, P.V. 22 (Falso Paquisha) Cordillera el Cóndor (04°01'01"S, 78°24'00"W, MUSM 351). HUÁNUCO: Puerto Inca: Río Lullapichis, tributario del Río Pachitea (09°37'00"S, 74°08'00"W, AMNH 236001). Monte Alegre (09°21'38"S, 75°19'33"W, AMNH 67230–67231). PASCO: Oxapampa: Palcazu: Cerro Chontiya, 5Km Oeste Shiringamazu, carretera a Iscosazin (10°15'00"S, 75°10'59"W, MUSM 10250–10251). Cerro Jonatan, 5km E Lontananza (10°21'57"S, 75°11'23"W, MUSM 10252). Hacienda Roca-Lux, Lontananza, Río Mucñis, afluente del Río Iscosazin (10°15'00"S, 75°11'00"W, MUSM 10253). Iscozacin (10°11'05"S, 75°08'43"W, MUSM 720). Río Pescado (10°22'48"S, 75°14'24"W, MUSM 24198). San Juan (10°30'00"S, 74°53'00"W, NMNH 364271). San Pablo (10°27'00"S, 74°52'00"W, AMNH 230130–230131, 230133–230136). SAN MARTIN: Rioja: Yaracyacu: Aguajal Río mayo (05°57'00"S, 77°11'00"W, MUSM 35204–35206).

Mimon crenulatum crenulatum. **BRASIL:** AMAZONAS: Borba: Santo Antonio da Uayara, Río Madeira (06°42'00"S, 69°52'00"W, AMNH 92223-

92226, 92387-92388). Manaus: Igarape Cacao Pereira, Río Negro (03°09'00"S, 60°07'00"W, AMNH 79526). São Gabriel do Cachoeira: Taua, Río Vaupes (03°36'00"N, 69°12'00"W, AMNH 78651–78658, 78832–78833). PARA: Belem: Mocambo-Embrapa (01°45'00"S, 48°48'20"W, FMNH 126211-126212).

Mimon crenulatum "Amazonía". **COLOMBIA:** Vaupes: Río Vaupes (AMNH 78652, 78655–78656, 78832–78833). **PERÚ:** LORETO: Alto Amazonas: Nuevo San Juan, Río Gálvez (05°15'00"S, 73°10'00"W, AMNH 272769–272770, 272834). Mariscal Ramón Castilla: Río Yavari Mirim, San Vicente (04°21'49"S, 72°29'30"W, FMNH 89038–89040). Maynas: Alto Nanay: Quebrada Agua Blanca (02°55'26"S, 74°49'01"W, MUSM 24423). Boca del río Curaray (02°22'00"S, 74°05'00"W, AMNH 71690). Fernando Loes: Estación Biológica Quebrada Blanco 2 (04°21'00"S, 73°09'00"W, MUSM 21198). Indiana: Indiana Chacra de Clayder (03°29'39"S, 73°02'21"W, MUSM 32080–32081). Mazan: Sucusari, Quebrada Grande (03°15'26"S, 72°55'03"W, MUSM 21199). Punchana: Barrio Orosa Estación MadreSelva II, río Amazonas (03°37'40"S, 72°14'24"W, MUSM 32052-32053, 32055). Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (03°42'31"S, 73°18'04"W, MUSM 28593). Iquitos Picuro Yacu (Purma) (03°37'05"S, 73°16'06"W, MUSM 32082). Padrecocha (03°41'29"S, 73°17'07"W, MUSM 28602). San Juan Bautista: 13 de Febrero, Fundo Nemith, E km 33 de la carretera Iquitos-Nauta (04°01'31"S, 73°25'47"W, MUSM 28591). 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (03°59'14"S, 73°24'55"W, MUSM 28622). Cahuide km 61 carretera Iquitos-Nauta (04°15'46"S, 73°30'05"W, MUSM 32060). Camino a El Paujil, 1,8 km al W del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta (04°01'13"S, 73°26'47"W, MUSM 28592). Caserio Cahuide Km 59 carretera Iquitos-Nauta (04°14'32"S, 73°29'31"W, MUSM 32061–32065). Caserio Cahuide Km 60.4 carretera Iquitos-Nauta, O del camino (04°14'54"S, 73°29'58"W, MUSM 32066). Cerca Allpahuayo, km 28 SO carretera a Nauta (03°59'00"S, 73°24'51"W, MUSM 32067). Cerca de la Aldea, km 18 SO carretera a Nauta (03°54'16"S, 73°22'14"W, MUSM 32068–32069). El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 1.5 km al E (03°58'00"S, 73°23'37"W, MUSM 28594). El

Triunfo Km 48 carretera Iquitos-Nauta (04°09'02"S, 73°28'03"W, MUSM 32070). Fundo Mery Rojas Km 19.7 carretera Iquitos-Nauta, 10 min. NO (03°54'48"S, 73°22'58"W, MUSM 32072–32073). Habanillo Km 53 carretera Iquitos-Nauta (04°11'30"S, 73°28'45"W, MUSM 32074–32079). La Habana Km 52 carretera Iquitos-Nauta (04°10'52"S, 73°28'52"W, MUSM 32083–32085). Moralillo, 1.5 km E 500 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta (03°54'23"S, 73°20'37"W, MUSM 28595, 28597). Ninarumi, 7.4 km al W del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (03°50'30"S, 73°22'51"W, MUSM 28598). Ninarumi, 7.4 km al W y 1 km al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (03°50'59"S, 73°22'26"W, MUSM 28599). Ninarumi, 7.4 km al W y 500 m al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (03°50'44"S, 73°22'49"W, MUSM 28601). Paujil, W km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta (04°03'32"S, 73°26'32"W, MUSM 28603–28606). Peña Negra, 600 m al W del km 10 de la carretera Iquitos-Nauta (03°51'19"S, 73°20'42"W, MUSM 28607, 28609). Peña Negra, 800 m al E del km 11 de la carretera Iquitos-Nauta (03°52'24"S, 73°20'08"W, MUSM 28610, 28612–28616). Peña Negra, Km 10 carretera Iquitos-Nauta (03°51'14"S, 73°20'48"W, MUSM 32095–32096). Puerto Almendra Arboretum de CEIFOR (03°50'20"S, 73°22'28"W, MUSM 32097). Quistococha Km 5 carretera Iquitos-Nauta, 1 km O del camino, Fundo Quistococha (03°49'03"S, 73°19'55"W, MUSM 32101). San Juan, Avenida de la Participación (03°46'43"S, 73°16'44"W, MUSM 32102). San Lucas, W km 43 de la carretera Iquitos-Nauta (04°06'15"S, 73°27'48"W, MUSM 28617–28618). Trece de febrero Km 31.5 carretera Iquitos-Nauta, Estación de campo UNAP (03°59'59"S, 73°26'31"W, MUSM 32103). Santo Tomás, 6 km al W del km 1 de la carretera Iquitos-Nauta (03°48'35"S, 73°20'17"W, MUSM 28619). Varillal, 400 m W 200 m N del km 14 de la carretera Iquitos-Nauta (03°52'57"S, 73°21'17"W, MUSM 28621). Torres Causana: Río Lagartococha, Campamento Catalino (00°31'42"S, 75°15'35"W, MUSM 21200). Requena: Jenaro Herrera: Jenaro Herrera (04°54'17"S, 73°40'22"W, MUSM 870, 5914). Requena, C.I. Jenaro Herrera (04°55'01"S, 73°45'00"W, MUSM 869). Ucayali: Contamana: Sierra de Contamana, Cerros de Canchaguaya, Aguas Calientes (07°11'20"S, 74°56'54"W, MUSM 17959). UCAYALI: Coronel Portillo: Yarinacocha (08°18'00"S, 74°36'00"W,

FMNH 62120). Padre Abad: Irazola: Padre Abad, B.N. Von Humboldt (08°46'59"S, 75°07'59"W, MUSM 8473). Purus: Purus: Rio Curanja, Balta (10°08'00"S, 71°13'00"W, MUSM 1145). **VENEZUELA:** AMAZONAS: Atabapo: Mount Duida, Middle Camp (03°25'00"N, 65°40'00"W, AMNH 77524).

Mimon crenulatum "Guayanas". **GUYANA FRANCESA:** CAYENNE: Sinnamary: Paracou (04°56'00"N, 52°20'00"W, AMNH 267109, 267111–267115, 267437, 267880–267881, 267883–267884, 267886–267889). **SURINAME:** SIPALIWINI: Coeroeni: Kayser Gebergte Airstrip, East of Zuid River (03°07'00"N, 56°27'00"W, FMNH 93208). **TRINIDAD Y TOBAGO:** TRINIDAD: Nariva County: Bush Bush Forest, Nariva Swamp (10°23'00"N, 61°02'00"W, AMNH 119420–119421). Saint George County: Blanchisseuse, Las Cuevas (10°47'00"N, 61°23'00"W, AMNH 256308). Port of Spain, Belmont (10°40'00"N, 61°30'00"W, AMNH 175586). Port of Spain (10°39'00"N, 61°31'00"W, AMNH 207063).

Mimon crenulatum "Sur". **BOLIVIA:** BENI: Mamore: Boca del Río Baures (12°30'00"S, 64°18'00"W, AMNH 209323). **PERÚ:** CUSCO: La Convención: Echarate: Camisea (11°53'00"S, 72°39'00"W, NMNH 582790). La Convención, Camisea, Armihuari (11°51'51"S, 72°46'46"W, MUSM 13738–13739). La Convención, Camisea, San Martín (11°47'00"S, 72°42'00"W, MUSM 13740–13741). La Convención, Camisea, Segakiato (11°50'42"S, 72°35'59"W, MUSM 14771). MADRE DE DIOS: Manu: Madre de Dios: Alto Rio Madre de Dios, Hacienda Amazonia (12°52'38"S, 71°23'11"W, MUSM 9826). Trocha 2° Mirador-Otorongo (12°33'38"S, 70°05'50"W, MUSM 26131). Manu: Manu, Pakitza (11°56'47"S, 71°17'00"W, MUSM 479, 6791, 6792).

ANEXO 2

Listado de sinapomorfías a partir de optimizaciones. Las diagnósis se presentan de la siguiente manera: nombre del taxón o el número de nodo, carácter (número de carácter), número de estado → número de estado (indica que el estado de la izquierda cambió al estado de la derecha).

Micronycteris megalotis: Sin autapomorfías.

Nodo 21: Sin sinapomorfías.

Nodo 34: Longitud de la hoja nasal (22): 2 → 1; Forma de la hoja nasal (23): 0 → 1; Forma del borde posterior de la caja craneana (51): 0 → 2; Longitud del cráneo (54): 0 → 1; Forma del borde posterior de la pre-maxila (60): 0 → 2; Presencia de cíngulo lingual en el M2 (77): 1 → 0; Longitud relativa del calcar (89): 0 → 1; Longitud relativa de la cola (91): 1 → 0.

Lophostoma occidentalis: Patrón de bandas de contraste del pelaje dorsal (2): 1 → 2; Surco central del mentón (18): 1 → 0; Forma de las almohadillas al lado de la hoja nasal (21): 0 → 2; Grosor de la oreja (34): 0 → 1; Pliegue en la base exterior de la oreja (38): 0 → 1; Arreglo de pelos en el dorso de la pata (42): 1 → 0; Forma de los nostriles (44): 2 → 1; Forma del jugal (55): 2 → 0; Forma de la bullas timpánicas (68): 1 → 0; Compresión de los caninos inferiores (86): 1 → 0.

Nodo 33: Tamaño corporal (1): 1 → 0; Presencia de pelos en el antebrazo (16): 0 → 1; Forma del mentón (17): 1 → 0; Forma de la rama intermedia del trago (28): 0 → 1; Pigmentación en la punta de la alas (40): 1 → 0; Tamaño de la abertura del meato auditivo (69): 0 → 1; Forma del tabique del basiesfenoides (73): 1 → 0.

Tonatia saurophila: Arreglo de pelos en el trago (12): 1 → 0; Longitud de la hoja nasal (22): 1 → 0; Forma de la rama principal del trago (27): 0 → 1; Protuberancias en el lóbulo interno de la oreja (36): 0 → 1; Disposición de

las crestas de los incisivos (47): 1 → 2; Perfil de la caja craneana (50): 1 → 0; Amplitud de la constricción post-orbital (56): 1 → 0; Forma del piso del paladar (58): 1 → 0; Forma del borde posterior de la pre-maxila (60): 2 → 1; Amplitud del tabique medio en la pre-maxila (61): 0 → 1.

Nodo 32: Forma de las almohadillas al lado de la hoja nasal (21): 0 → 1; Pigmentación en la hoja nasal (25): 1 → 0; Pigmentación de la planta de la pata (41): 1 → 0; Amplitud de los bordes laterales del paladar (64): 2 → 1; Número de lóbulos de los incisivos inferiores internos (i1) (83): 0 → 1; Presencia de glándula accesoria y cuerpo blanco masculinos (129) – Carácter 130 de Wetterer *et al.* (2000): 1 → 0.

Trachops cirrhosus: Densidad de los pelos en el hocico (7): 1 → 0; Pigmentación de la oreja (33): 1 → 0; Forma del perfil del rostro (45): 0 → 1; Disposición de las crestas de los incisivos (47): 1 → 0; Forma de la raíz maxilar del cigoma (49): 0 → 1; Presencia del proceso posterior del paladar (65): 0 → 1; Alcance de la fosa mesopterigoidea (66): 1 → 0; Compresión de los caninos inferiores (86): 1 → 0.

Nodo 31: Patrón de bandas de contraste del pelaje dorsal (2): 1 → 2; Surco central del mentón (18): 1 → 2; Desarrollo del lóbulo interno de la oreja (37): 0 → 1; Forma de los nostriles (44): 2 → 3; Forma del borde posterior de la caja craneana (51): 2 → 0; Forma del jugal (55): 2 → 0; Forma de la bullas timpánicas (68): 1 → 0; Forma de la base posterior de la mandíbula (81): 1 → 2.

Nodo 35: Longitud del pelaje dorsal (4): 0 → 2; Presencia de pelos en el antebrazo (16): 1 → 0; Tamaño de la oreja (30): 2 → 0; Forma del borde de la oreja (35): 1 → 0; Perfil de la caja craneana (50): 1 → 0; Longitud relativa de la caja craneana (53): 1 → 0; Amplitud de la constricción post-orbital (56): 1 → 0; Posición del foramen accesorio medio (62): 1 → 0; Forma del tabique del basiesfenoides (73): 0 → 1.

Phyllostomus discolor: Forma del mentón (17): 0 → 1; Pigmentación en la hoja nasal (25): 0 → 1; Forma del borde inferior de la herradura (26): 1 → 0; Forma de la rama principal del trago (27): 0 → 1; Forma de la rama intermedia del trago (28): 1 → 2; Pliegues paralelos de la oreja (32): 1 → 0; Pigmentación en la punta de la alas (40): 0 → 1; Pigmentación de la planta de la pata (41): 0 → 1; Forma de borde posterior de la caja craneana (51): 0 → 1; Forma del jugal (55): 0 → 1; Alcance de la fosa mesopterygoidea (66): 1 → 0; Profundidad de las cavidades del basiesfenoides (72): 2 → 0; Arreglo del tercer y quinto metacarpal (88): 2 → 0; Tipo de cobertura con papilas en la región faríngea de la lengua (113) – Carácter 111 de Wetterer *et al.* (2000): 1 → 0.

Phylloderma stenops: Densidad del pelaje corporal (6): 1 → 0; Número de vibrisas interramales (9): 0 → 2; Ornamentaciones de pelos en el mentón (19): 1 → 0; Forma de la raíz maxilar del cigoma (49): 0 → 2; Forma del piso del paladar (58): 1 → 2; Ubicación de la pre-maxila en el paladar (59): 0 → 1; Presencia de cíngulo lingual en el M2 (77): 0 → 1; Compresión de los caninos inferiores (86): 1 → 0.

Nodo 30: Número de vibrisas laterales a la hoja nasal (8): 1, o 2 → 3; Arreglo de vibrisas laterales a la hoja nasal (10): 1 → 0; Disposición de papilas sub-mentales (20): 0 → 1; Forma de la rama intermedia del trago (28): 1 → 0; Forma de la rama interior del trago (29): 1, o 2 → 0; Grosor de la oreja (34): 0 → 1; Protuberancias en el lóbulo interno de la oreja (36): 0 → 1; Pliegue en la base exterior de la oreja (38): 0 → 1; Tamaño relativo del paladar (57): 0 → 1; Presencia de par de cavidades detrás de los incisivos (63): 0 → 1.

Mimon bennettii: Posición del foramen accesorio medio (62): 1 → 2; Forma de la fosa mesoterygoidea (67): 0 → 1; Tamaño de la abertura del meato auditivo (69): 1 → 0.

Mimon cozumelae: Amplitud del tabique medio en la pre-maxila (61): 0 → 1.

Nodo 20: Densidad de los pelos en el hocico (7): 1 → 0; Longitud de los pelos al contorno de la hoja nasal (11): 0 → 3; Surco central del mentón (18): 1 → 2; Ornamentaciones de pelos en el mentón (19): 1 → 0; Forma del borde inferior de la herradura (26): 1 → 0; Forma de la rama intermedia del trago (28): 0 → 2; Pigmentación de la oreja (33): 1 → 0; Protuberancias en el lóbulo interno de la oreja (36): 0 → 1; Arreglo de pelos en el dorso de la pata (42): 1 → 2; Forma del perfil del rostro (45): 0 → 1. Amplitud del tabique medio en la pre-maxila (61): 0 → 1; Presencia del premolar inferior p3 (84): 1 → 0; Número de papilas centrales callosas (123) – Carácter 124 de Wetterer *et al.* (2000): 0 → 1.

(*Mimon*) *koepckeeae*: Forma de los nostriles (44): 2 → 0; Longitud relativa de la caja craneana (53): 1 → 0; Alcance de la fosa mesopterigoidea (66): 1 → 0; Amplitud del basioccipital a la altura de las cocleas (70): 0 → 1.

Nodo 25: Forma de borde posterior de la caja craneana (51): 0 → 1; Forma del borde posterior de la pre-maxila (60): 0 → 1; Forma de la fosa mesoterygoidea (67): 0 → 1; Forma de la bullas timpánicas (68): 1 → 3; Forma del tabique del basiesfenoides (73): 1 → 0; Forma de la base posterior de la mandíbula (81): 1 → 0; Número de lóbulos de los incisivos inferiores internos (i1) (83): 0 → 1.

Nodo 28: Forma de las almohadillas al lado de la hoja nasal (21): 0 → 1; Pigmentación en la punta de la alas (40): 1 → 0; Forma del perfil del rostro (45): 1 → 2; Compresión del premolar cuatro inferior p4 (87): 1 → 0.

(*Mimon*) *crenulatum keenani* “Venezuela”: Surco central del mentón (18): 2 → 1.

Nodo 27: Arreglo de pelos en el trago (12): 1 → 0.

(*Mimon*) *crenulatum keenani* “Panamá”: Sin autapomorfias.

Nodo 29: Pigmentación en la hoja nasal (25): 1 → 0.

(*Mimon*) *crenulatum keenani* “Tumbes”: Forma de las almohadillas al lado de la hoja nasal (21): 1 → 0; Profundidad de la cavidades del basiesfenoides (72): 1 → 0.

(*Mimon*) *crenulatum keenani* “Ecuador”: Número de vibrisas laterales a la hoja nasal (8): 2 → 1; Longitud de los pelos al contorno de la hoja nasal (11): 3 → 2; Compresión de los caninos inferiores (86): 1 → 0.

Nodo 24: Patrón de bandas de contraste del pelaje dorsal (2): 1 → 0; Longitud de los pelos al contorno de la hoja nasal (11): 3 → 2; Longitud de la hoja nasal (22): 2 → 3; Forma del borde de la oreja (35): 1 → 0; Desarrollo de la cresta sagital (52): 0 → 1; Surco entre el hipocono y paracono del M1 y M2 (76): 1 → 0; Compresión de los caninos inferiores (86): 1 → 0; Arreglo del tercer y quinto metacarpal (88): 2 → 1.

(*Mimon*) *crenulatum* “Sur”: Pigmentación en la hoja nasal (25): 1 → 0; Perfil de la caja craneana (50): 1 → 0; Forma de borde posterior de la caja craneana (51): 1 → 2; Amplitud del basioccipital a la altura de las cócleas (70): 0 → 1.

Nodo 23: Arreglo de pelos en el trago (12): 1 → 0; Forma de la rama principal del trago (27): 0 → 1; Tamaño de la oreja (30): 1 → 0; Longitud relativa de la caja craneana (53): 1 → 0; Forma de la bullas timpánicas (68): 3 → 2; Profundidad de la cavidades del basiesfenoides (72): 1 → 0.

(*Mimon*) *crenulatum longifolium*: Longitud de los pelos al contorno de la hoja nasal (11): 2 → 1; Crenulaciones al borde de la hoja nasal (24): 3 → 2; Forma del tabique del basiesfenoides (73): 0 → 1; Longitud del proceso angular de la mandíbula (80): 0 → 1; Longitud relativa del calcar (89): 0 → 1.

Nodo 22: Longitud del pelaje dorsal (4): 1 → 2; Número de vibrisas laterales a la hoja nasal (8): 2 → 1; Surco central del mentón (18): 2 → 1;

Forma de la rama intermedia del trago (28): 2 → 1; Protuberancias en el lóbulo interno de la oreja (36): 1 → 0; Amplitud del tabique medio en la pre-maxila (61): 1 → 0; Arreglo del tercer y quinto metacarpal (88): 1 → 0.

(Mimon) crenulatum crenulatum: Sin autapomorfias.

Nodo 26: Arreglo de pelos en el dorso de la pata (42): 2 → 1; Forma del borde posterior de la pre-maxila (60): 1 → 0.

(Mimon) crenulatum “Amazonia”: Forma de la rama principal del trago (27): 1 → 0; Tamaño de la abertura del meato auditivo (69): 0 → 1.

(Mimon) crenulatum “Guayanas”: Longitud de los pelos al contorno de la hoja nasal (11): 2 → 1; Forma del tabique del basiesfenoides (73): 0 → 1.