NOTAS

Mammalogy Notes ISSN 2382-3704
https://doi.org/10.47603/mano.v12n2.572

Correspondencia

Un largo camino para entender la historia evolutiva del complejo *Leopardus tigrinus*

Alejandra Bonilla-Sánchez*[1,2,3], Catalina Sánchez-Lalinde[3, 4], Juan Camilo Cepeda-Duque[3,4,], Paola Pulido-Santacruz[5], Camilo Fernandez-Rodríguez[3,6], Katherine Pérez-Gómez[3,6], Felipe Vélez-García[3], Héctor E. Ramírez-Chaves[7]

1 Corporación Mamíferos de Alta Montaña, Medellín, Antioquia, Colombia.
2 Grupo Mastozoología Universidad de Antioquia y Colección Teriológica (CTUA), Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
3 Tiger Cats Conservation Initiative (TCCI), São Luís, Brasil
4 Wildlife Conservation and Ecology Lab – Lab-CEVS. Universidade Estadual do Maranhão (UEMA), Campus Paulo VI, Av. Lourenço Vieira da Silva 1000, Jardim São Cristóvão, São Luís, Maranhão 65055-310, Brasil.
5 Escuela de Ciencias e Ingeniería, Universidad del Rosario, Bogotá 111221, Colombia.
6 Fundación Galictis, Gestión y Monitoreo de la Biodiversidad, Tunja, Boyacá
7 Departamento de Ciencias Biológicas y Centro de Museos, Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, Colombia.
***** **Correspondencia:** alejabonilla.sanchez@gmail.com

Resumen

El género *Leopardus*, el más diverso de la familia Felidae, presenta una historia evolutiva compleja, caracterizada por eventos de hibridación e introgresión que han dificultado la delimitación de varias especies. Este es el caso del complejo *L. tigrinus*, distribuido desde Centroamérica hasta el sur de Brasil. A partir de evidencia filogenómica, genética, morfológica y ecológica, estudios recientes han demostrado la no monofilia del complejo, identificando al menos tres especies válidas: *L. pardinoides*, restringida a ecosistemas montanos en Costa Rica y Panamá hasta los Andes de Colombia y Ecuador, *L. tigrinus*, distribuida principalmente en el noreste brasileño y el Escudo Guayanés y *L. guttulus* endémico de la Mata Atlántica. Toda la información recopilada alrededor de este complejo de especies ha permitido comprender mejor su historia evolutiva. Por ello, actualmente se reconocen las poblaciones del complejo *L. tigrinus* distribuidas en ambientes montanos (e.g., Centroamérica y los Andes de Colombia y Ecuador) bajo el nombre *L. pardinoides*. Este cambio además invita a evaluar su categoría de amenaza a nivel global, para direccionar apropiadamente esfuerzos de conservación y mitigación de amenazas.

Palabras clave: Andes, Especiación críptica, Felidae, *Leopardus pardinoides*, Neotrópico, Taxonomía

Abstract

The genus *Leopardus*, the most diverse in the family Felidae, presents a complex evolutionary history, characterized by hybridization and introgression events challenging species delimitation. This is the case of the *L. tigrinus* complex, distributed from Central America to southern Brazil. Based on phylogenomic, genetic, morphological, and ecological evidence, recent studies have demonstrated the non-monophyly of the complex, identifying at least three valid species: *L.*

pardinoides, restricted to montane ecosystems in Costa Rica and Panama to the Andes of Colombia and Ecuador; *L. tigrinus*, distributed mainly in northeastern Brazil and the Guiana Shield; and *L. guttulus*, endemic to the Atlantic Forest. All the information gathered on this species complex has allowed us to better understand its evolutionary history. Therefore, populations of the *L. tigrinus* complex distributed in montane environments (e.g., Central America and the Andes of Colombia and Ecuador) are now recognized under the name *L. pardinoides*. This change also encourages an assessment of its threat status at the global level, in order to appropriately direct conservation and threat mitigation efforts.

Key words: Andes, Cryptic speciation, Felidae, *Leopardus pardinoides*, Neotropics, Taxonomy.

El género *Leopardus,* endémico del Neotrópico, representa el linaje más diverso de la familia Felidae, con cerca de 14 especies reconocidas (Mammal Diversity Database 2025), de las cuales *L. tigrinus* y *L. colocola* han sido identificadas como complejos de especies (Nascimento et al. 2020; Lescroart et al. 2023). Esta gran diversidad refleja una historia evolutiva compleja, influenciada por procesos de hibridación e introgresión (Trigo et al. 2008; Trigo et al. 2013; Lescroart et al. 2023). No obstante, la naturaleza de estos procesos varía entre ambos complejos. Mientras que el complejo *L. colocola* incluye unidades taxonómicas monofiléticas, distribuidas alopátricamente y con características morfológicas claramente diferenciables (Nascimento et al. 2021), el complejo *L. tigrinus* está conformado por unidades no monofiléticas, con distribución parapátrica y alopátrica, y alta similitud morfológica (Trindade et al. 2021; Lescroart et al. 2023; de Oliveira et al. 2024). Por ello se ha empleado un enfoque integrativo y multidisciplinario para esclarecer su historia evolutiva y límites entre especies, el cual se ha desarrollado progresivamente durante las últimas tres décadas (Trigo et al. 2008; Trigo et al. 2013; Trindade et al. 2021; Lescroart et al. 2023; de Oliveira et al. 2024).

Originalmente descrita por Schreber (1775) a partir de una ilustración de un ejemplar de la Guyana Francesa, la especie *L. tigrinus* fue posteriormente subdividida en cuatro subespecies (Wozencraft 2005): (i) *L. t. oncilla* en Centro América, (ii) *L. t. pardinoides* en la región Andina de Colombia, Ecuador y Perú, (iii) *L. t. tigrinus* en el Escudo Guayanés y noreste brasileño, y (iv) *L. t. guttulus* en el centro y sur de Brasil. Sin embargo, estudios iniciales con ADN mitocondrial (mtDNA) presentaron evidencia de que la divergencia entre *L. t. oncilla* y *L. t. guttulus* era comparable a la distancia genética entre otras especies del género (Johnson et al. 1999). Investigaciones posteriores, utilizando microsatélites, mtDNA y marcadores sexuales (Chr X y Chr Y) conllevaron a dos conclusiones fundamentales para la comprensión de la historia evolutiva del género: (1) no existe flujo génico entre *L. t. tigrinus* y *L. t. guttulus,* lo que llevó al reconocimiento de *L. guttulus* como una especie diferente, y (2) la introgresión de mtDNA de *L. colocola* en *L. t. tigrinus*, lo que explica la proximidad evolutiva de esta subespecie con *L. colocola* en las reconstrucciones filogenéticas (Trigo et al. 2013).

A partir de estos resultados, el *Cat Specialist Group* (Kitchener et al. 2017) validó el reconocimiento de *L. guttulus* como una especie diferente, mientras que para *L. tigrinus* se redujeron las subespecies a dos: *L. t. oncilla* en Centroamérica y *L. t. tigrinus* en Suramérica (Kitchener et al. 2017). El mismo año, un análisis morfológico propuso dividir *L. tigrinus* en dos especies: *L. tigrinus* (Centroamérica, Andes y Escudo Guayanés) y *L. emiliae* (centro y noreste de Brasil; Nascimento & Feijó 2017). Esta propuesta fue respaldada posteriormente por estudios genómicos utilizando SNPs (*Single Nucleotide Polymorphisms*), los cuales mostraron que el complejo *L. tigrinus* no es monofilético. Las

poblaciones del noreste brasileño resultaron ser grupo hermano de *L. guttulus,* mientras que un individuo de Costa Rica se recuperó como el taxón más externo del subgénero *Oncifelis* (clado que incluye *L. tigrinus* del noreste brasileño, *L. guttulus, L. guigna* y *L. geoffroyi*) (Trindade et al. 2021). Sin embargo, la validez de *L. emiliae* sigue siendo controvertida, ya que análisis recientes de tipo ecológico y fenotípico no respaldan su separación como especie plena, y la agrupan con *L. tigrinus* (Oliveira et al. 2024). La falta de muestras genéticas del Escudo Guayanés, limitan la comprensión de la relación filogenética de estas poblaciones con el resto del complejo *L. tigrinus.*

Sobre esta base, un estudio posterior (i.e., Lescroart et al. 2023) amplió la información filogenética con la inclusión de dos muestras provenientes de Colombia y soportada con una reconstrucción filogenómica que identificó la proximidad evolutiva de los individuos de *L. tigrinus* de Costa Rica y Colombia. Así mismo, dicho análisis identificó divergencia entre sus historias demográficas hace 120.000 años aproximadamente, manteniendo la no monofila identificada previamente (Lescroart et al. 2023). Estos resultados se complementaron con evidencia morfológica y ecológica que respalda la separación entre las poblaciones de tierras altas en Centroamérica y los Andes con las poblaciones del Escudo Guayanés y noreste brasileño (de Oliveira et al. 2024). Algunas barreras geográficas y ambientales explican esta diferenciación; las más relevantes son el Amazonas y los llanos de la Orinoquía de Colombia y Venezuela. Estas regiones limitan la dispersión de poblaciones adaptadas a regiones altas hacia el oriente del continente, así como la dispersión de poblaciones adaptadas a ambientes secos como la Caatinga hacia el occidente de Sudamérica (Bonilla-Sánchez et al. 2024).

Las 14 especies dentro del género *Leopardus* reconocidas (Mammal Diversity Database 2025), incluyen a *L. narinensis* (Ruiz-García et al. 2023; Ruiz-García et al. 2025), descrita a partir de una piel procedente del departamento de Nariño, en el suroccidente de Colombia. Sin embargo, análisis comparativos de mitogenomas completos, genes mitocondriales y estudios de estructura genómica poblacional no evidencian diferenciación respecto a *L. pardinoides,* y sugieren que se trata de una variación fenotípica de *L. pardinoides*, o artefactos de la preservación de la piel. Por estas razones, *L. narinensis* es considerada un sinónimo reciente de *L. pardinoides* (Astorquiza et al. 2023; Bonilla-Sánchez 2025; Marín-Puerta et al. 2025). Por lo tanto, se considera que la diversidad total del género se mantiene en 13 especies.

Con estos cambios, la distribución de *L. pardinoides* incluye a Costa Rica en elevaciones comprendidas entre los 1.520 y 3.820 m (Ramírez-Fernández et al. 2024), Panamá entre 1.450 y 3.400 m (Rodgers & Kapheim 2017; Méndez-Carvajal et al. 2024), Colombia entre 1.100 y 4.800 (Ramírez-Chaves et al. 2024), y Ecuador entre 70 y 3.300, siendo más común desde los 1.000 m (Núñez-Guzmán 2025). En particular, en Colombia es común encontrar a *L. pardinoides* entre los 2000 – 3000 m (Cepeda-Duque et al. 2023) en los departamentos de Antioquia, Boyacá, Caldas, Cauca, Cesar, Chocó, Cundinamarca Huila, Nariño, Putumayo, Risaralda, Santander, Tolima, Quindío y Valle del Cauca (Payán & González-Maya 2011, Calvo-Roa & Muñoz-Saba 2019, Vásquez-Palacios et al. 2019, Ramírez-Chaves et al. 2024). Aunque se han sugerido algunos registros de *L. pardinoides* en zonas bajas (González-Maya et al. 2022), estos aún requieren de validación ya que pueden tratarse de otra especie presente en la región, *L. wiedii*. Esta última especie presenta un fenotipo general similar a *L. pardinoides*, lo que favorece confusiones en las identificaciones, especialmente en evaluaciones basadas en evidencia fotográfica. La síntesis de la investigación con el complejo *L. tigrinus,* para el caso particular de Colombia, permite actualizar la información

taxonómica de la especie presente en el país (*L. pardinoides*) en la lista nacional de mamíferos (Ramírez-Chaves et al. 2024) y mantener a *L. narinensis* como su sinónimo reciente (Marín-Puerta et al. 2025).

Finalmente, la inclusión de muestras de Colombia y la relación evolutiva identificada con las otras especies del género a partir de análisis filogenómicos (Lescroart et al. 2023), junto con la evidencia ecológica (Bonilla-Sánchez et al. 2024; de Oliveira et al. 2024) y morfológica (Nascimento & Feijó 2017), proporcionan evidencia suficiente para reconocer *L. pardinoides* (Figura 1) como una especie diferente de las poblaciones del Escudo Guayanés y noreste de Brasil. Con este cambio *L. pardinoides* cuenta además con dos subespecies: (1). *L. p. oncilla,* distribuida en Centroamérica (antes considerada como *L. t. oncilla*), y (2) *L. p. pardinoides,* distribuida exclusivamente en Suramérica. Este ajuste taxonómico tiene implicaciones significativas, no solo en el entendimiento de la historia evolutiva del género, sino en su estado de conservación. El cambio de una especie ampliamente distribuida a una especie restringida a ambientes andinos en Suramérica, y de montaña en Centro América, impacta la evaluación de su categoría de amenaza, así como la orientación de acciones de conservación a nivel global. Particularmente en Colombia y Costa Rica, se ha documentado la sensibilidad de *L. pardinoides* a presiones antropogénicas sobre su hábitat (Cepeda-Duque et al. *2023;* Ramírez-Fernández et al. *2024).*



Figura 1. *Leopardus pardinoides* en bosque de niebla en Antioquia, Colombia

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las colecciones biológicas —la Colección de Tejidos y Colección de Mamíferos del Instituto Alexander von Humboldt; la Colección de Mamíferos de la Universidad de Caldas y a las corporaciones autónomas regionales de Colombia y Zoológicos que han contribuido con información clave para el

esclarecimiento de las historias evolutivas de los pequeños felinos del país. También extendemos nuestro agradecimiento a Camilo Botero por permitir el uso de la fotografía de la Figura 1.

REFERENCIAS

Astorquiza JM, Noguera-Urbano EA, Cabrera-Ojeda C, Cepeda-Quilindo B, González-Maya JF, Eizirik E, Bonilla-Sánchez A, Buitrago DL, Pulido-Santacruz P, Ramírez-Chaves HE. 2023. Distribution of the northern pampas cat, Leopardus garleppi, in northern South America, confirmation of its presence in Colombia and genetic analysis of a controversial record from the country. Mammalia. 87(6):606–614. https://doi.org/10.1515/mammalia-2022-0114.

Bonilla-Sánchez A, Sartor CC, Fox-Rosales LA, Feijó A, Ramírez-Fernández JD, Brenes-Mora E, Mooring MS, Blankenship SR, Sánchez-Lalinde C, Nascimento FO do, et al. 2024. Ecological niche modeling of the Leopardus tigrinus complex sheds light on its elusive evolutionary history. Journal of Mammalogy. 5(105):953–964. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyae074.

Cepeda-Duque J. C., Montes-Rojas, A., Andrade-Ponce, G., Rendón-Jaramillo, U., López-Velasco, V., Arango-Correa, E., López-Barrera, A., Mazariegos, L., Lizcano, D., Link, A., de Oliveira, T. G. 2023. Assessing microhabitat, landscape features and intraguild relationships in the occupancy of the enigmatic and threatened Andean tiger cat (Leopardus tigrinus pardinoides) in the cloud forests of northwestern Colombia. PLoS ONE. e0288247. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0288247

González-Maya JF, Zárrate-Charry DA, Arias-Alzate A, Lemus-Mejía L, Hurtado-Moreno AP, Vargas-Gómez MG, Cárdenas TA, Mallarino V, Schipper J. 2022. Spotting what's important: Priority areas, connectivity, and conservation of the Northern Tiger Cat (Leopardus tigrinus) in Colombia. PLOS ONE. 17(9):e0273750. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273750.

Johnson WE, Slattery JP, Eizirik E, Kim JH, Raymond MM, Bonacic C, Cambre R, Crawshaw P, Nunes A, Seuánez HN, et al. 1999. Disparate phylogeographic patterns of molecular genetic variation in four closely related South American small cat species. In: Molecular Ecology. Vol. 8. Blackwell Publishing Ltd. p. S79–S94.

Kitchener AC, Breitenmoser-Würsten Ch, Eizirik E, Gentry A, Werdelin L, Wilting A, Yamaguchi N, Abramov A V., Christiansen P, Driscoll C, et al. 2017. A revised taxonomy of the Felidae. CatNews. 11(Special Issue).

Lescroart J, Bonilla-Sánchez A, Napolitano C, Buitrago-Torres DL, Ramírez-Chaves HE, Pulido-Santacruz P, Murphy WJ, Svardal H, Eizirik E. 2023. Extensive Phylogenomic Discordance and the Complex Evolutionary History of the Neotropical Cat Genus Leopardus. Molecular Biology and Evolution. 40(12). https://doi.org/10.1093/molbev/msad255.

Mammal Diversity Database. 2025. Mammal Diversity Database of the American Society of Mammalogists (ASM).

Marín-Puerta S, Morales-Martínez DM, Pulido Santacruz P, Ramírez-Chaves HE. 2025. Leopardus narinensis Ruiz-García, Pinedo-Castro & Shostell, 2023 (Mammalia, Carnivora, Felidae) is a junior synonym of Leopardus pardinoides (Gray, 1867): the need for good practices in nomenclatural and taxonomic proposals. Zoosystematics and Evolution. 101(3):1297–1307. https://doi.org/10.3897/zse.101.152765.

Méndez-Carvajal P, Moreno R, Gutiérrez-Pineda KM. 2024. Diversidad de mamíferos en la Reserva Natural Privada Cerro Chucantí, Darién, Panamá. Tecnociencia. 26(1):129–150. https://doi.org/10.48204/j.tecno.v26n1.a4654.

Muñoz-Saba, Y., Calvo-Roa, N., Gómez-Sandoval, P. A., Casallas-Pabón, D., Douglas Lynch, J., Barrientos, L. S., & Gómez-Sánchez, D. A. (2019). Guía de campo de los mamíferos, anfibios y reptiles de Santa María, Boyacá (Colombia).

Nascimento FDO, Cheng J, Feijó A. 2020. Taxonomic revision of the pampas cat Leopardus colocola complex (Carnivora: Felidae): An integrative approach. Zoological Journal of the Linnean Society. 191(2):575–611. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa043.

Nascimento FO Do, Cheng J, Feijó A. 2021. Taxonomic revision of the pampas cat Leopardus colocola complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach. Zoological Journal of the Linnean Society. 191:575–611.

Nascimento FO Do, Feijó A. 2017. Taxonomic revision of the tigrina Leopardus tigrinus (Schreber, 1775) species group (carnivora, felidae). Papeis Avulsos de Zoologia. 57(19):231–264. https://doi.org/10.11606/0031-1049.2017.57.19.

Nascimento FO, Feijó A. 2017. Taxonomic revision of the tigrina *Leopardus tigrinus* (Schreber, 1775) species group (Carnivora, Felidae). Papéis Avulsos de Zoologia. 57(19). https://doi.org/10.11606/0031-1049.

Núñez-Guzmán G. 2025. *Leopardus pardinoides*. In: Brito J, Camacho MA, Romero V, Vallejo AF, editors. Mamíferos del Ecuador. Vol. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

de Oliveira TG, Fox-Rosales LA, Ramírez-Fernández JD, Cepeda-Duque JC, Zug R, Sanchez-Lalinde C, Oliveira MJR, Marinho PHD, Bonilla-Sánchez A, Marques MC, et al. 2024. Ecological modeling, biogeography, and phenotypic analyses setting the tiger cats' hyperdimensional niches reveal a new species. Scientific Reports. 14(1). https://doi.org/10.1038/s41598-024-52379-8.

Ramírez-Chaves H, Leuro Robles NG, Castaño Rivera A, Morales-Martínez DM, Suárez Castro AF, Rodríguez-Posada ME, Zurc D, Concha Osbahr DC, Trujillo A, Noguera Urbano EA, et al. 2024. Mamíferos de Colombia. v1.14. https://ipt.biodiversidad.co/sib/resource?r=mamiferos_col&request_locale=es#anchor-citation.

Ramírez-Fernández JD, Fox-Rosales LA, Mooring MS, Delgado-Carazo JC, Blankenship SR, Powell JR, Méndez Y, Acevedo-Loría A, Brenes-Mora E, Sanderson JG, et al. 2024. Distribution and habitat use patterns of the endangered Central American clouded oncilla (Leopardus pardinoides oncilla) in Costa Rica. PLOS ONE. 19(9):e0310562-.

Rodgers TW, Kapheim KM. 2017. A High-Elevation Record of the Little Spotted Cat (Leopardus tigrinus oncilla) from Western Panama. Southwestern Naturalist. 62(3):225–227. https://doi.org/10.1894/SWNAT-D-17-00024.1.

Ruiz-García M, Pinedo-Castro M, Shostell JM. 2023. Morphological and Genetics Support for a Hitherto Undescribed Spotted Cat Species (Genus Leopardus; Felidae, Carnivora) from the Southern Colombian Andes. Genes. 14(6). https://doi.org/10.3390/genes14061266.

Ruiz-García M, Vega J, Pinedo-Castro M, Shostell JM. 2025. The Nariño Cat, the Tigrinas and Their Problematic Systematics and Phylogeography: The Real Story. Animals. 15(13):1891. https://doi.org/10.3390/ani15131891.

Trigo TC, Freitas TRO, Kunzler G, Cardoso L, Silva JCR, Johnson WE, O'Brien SJ, Bonatto SL, Eizirik E. 2008. Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus Leopardus, and evidence for an introgressive hybrid zone between L. geoffroyi and L. tigrinus in southern Brazil. Molecular Ecology. 17(19):4317–4333. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03919.x.

Trigo TC, Schneider A, De Oliveira TG, Lehugeur LM, Silveira L, Freitas TRO, Eizirik E. 2013. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of Neotropical wild cat. Current Biology. 23(24):2528–2533. https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.046.

Trindade FJ, Rodrigues MR, Figueiró H V., Li G, Murphy WJ, Eizirik E. 2021. Genome-Wide SNPs Clarify a Complex Radiation and Support Recognition of an Additional Cat Species. Molecular Biology and Evolution. 38(11):4987–4991. https://doi.org/10.1093/molbev/msab222.

Vásquez-Palacios, S., Chica-Galvis, C. A., Mantilla-Meluk, H., Díaz-Giraldo, V., Botero-Zuluaga, M., & Montilla, S. (2019). Mamíferos en áreas de conservación de la Corporación Autónoma Regional del Quindío, Colombia. Biota colombiana, 20(2), 93-104. https://doi.org/10.21068/c2019.v20n02a07

Wozencraft WC. 2005. Order Carnivora. In: Mammal Species of the World : A Taxonomic and Geographic Reference. Vol. 1. Johns Hopkins University Press. p. 532–628.

Editor: Omar Daniel Leon-Alvarado
Received: 2025-08-29
Reviewed: 2025-09-30
Accepted: 2025-11-08
Published: 2026-08-19