

# Therya

Volumen 5

Número 1

Abril 2014



[www.mastozoologiamexicana.org](http://www.mastozoologiamexicana.org)  
**AMMAC**

### **La Portada**

Se incluyen en la portada, una imagen de una zorra gris de Sudamérica (*Lycalopex griseus*) tomada en el parque nacional de Torres del Paine en Chile. (foto: Sergio Ticul Álvarez-Castañeda). Esta especie se distribuye en gran parte de Argentina y las tierras bajas de Chile, incluyendo Tierra del Fuego y en sitios aislados de Perú y Bolivia. Es de hábitos omnívoros y se considera abundante.

### **Nuestro logo "Ozomatli"**

El nombre de "Ozomatli" proviene del náhuatl se refiere al símbolo astrológico del mono en el calendario azteca, así como al dios de la danza y del fuego. Se relaciona con la alegría, la danza, el canto, las habilidades. Al signo decimoprimeros en la cosmogonía mexicana. "Ozomatli" es una representación pictórica de los mono arañas (*Ateles geoffroyi*). La especie de primate de más amplia distribución en México.

"Es habitante de los bosques, sobre todo de los que están por donde sale el sol en Anáhuac. Tiene el dorso pequeño, es barrigudo y su cola, que a veces se enrosca, es larga. Sus manos y sus pies parecen de hombre; también sus uñas. Los Ozomatlin gritan y silban y hacen visajes a la gente. Arrojan piedras y palos. Su cara es casi como la de una persona, pero tienen mucho pelo."

# Therya

Volumen 5, número 1

Abril 2014

## Contenido

|  |     |
|--|-----|
| <b>Editorial: Mastozoología Sudamericana, por Mastozoólogos Sudamericanos</b><br><i>Robert D. Owen</i>   | 1   |
| <b>Micromamíferos, cambio climático e impacto antrópico: ¿Cuánto han cambiado las comunidades del sur de América del Sur en los últimos 500 años?</b><br><i>Pablo Teta, Anahí Formoso, Mauro Tammone, Daniela C. de Tommaso, Fernando J. Fernández, Julio Torres y Ulyses F. J. Pardiñas</i> | 7   |
| <b>Diversidad de mamíferos y participación local en la conservación en el Gran Chaco Boliviano</b><br><i>Erika Cuéllar y Andrew J. Noss</i>  | 39  |
| <b>Rango de Hogar y uso de Hábitat de Carpinchos en Pastizales recién invadido en el Chaco Seco de Paraguay</b><br><i>Juan M. Campos-Krauer, Samantha M. Wisely, Ivan K. Benitez, Victor Robles and Richard T. Golightly</i>   | 61  |
| <b>Breeding and age-structure seasonality in <i>Carollia brevicauda</i> and other frugivorous bats (Phyllostomidae) in cloud forests in the Venezuelan Andes</b><br><i>Jesús Molinari and Pascual J. Soriano</i>   | 81  |
| <b>Marsupiales (Didelphimorphia: Didelphidae) de Iquitos y sus alrededores (Loreto, Perú)</b><br><i>M. Mónica Díaz</i>   | 111 |
| <b>Sobre las <i>Thrichomys</i> (Hysticognathi: Echimyidae) paraguayas: la distinción de <i>Thrichomys fosteri</i> Thomas, 1903</b><br><i>Guillermo D'Elía and Philip Myers</i>   | 153 |
| <b>Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera)</b><br><i>Sergio Solari, y Víctor Martínez-Arias</i>  | 167 |
| <b>Murciélagos del Ecuador: un análisis de sus patrones de riqueza, distribución y aspectos de conservación</b><br><i>Santiago F. Burneo y Diego G. Tirira</i>   | 197 |
| <b>Emballonurid bats from Colombia: Annotated checklist, distribution, and biogeography</b><br><i>Hugo Mantilla-Meluk, Héctor E. Ramírez-Chaves, Alex M. Jiménez-Ortega, Miguel E. Rodríguez-Posada y Robert D. Bradley</i>  | 229 |
| Artículos<br><b>El tamaño del ámbito hogareño y el uso de hábitat de la zorra gris (<i>Urocyon cinereoargenteus</i>) en un bosque templado de Durango, México</b><br><i>Jorge Servín, Alejandro Bejarano, Nicolás Alonso-Pérez y Elías Chacón</i>  | 257 |

|   |     |
|---|-----|
| <b>Registro Notable del Puercoespín Arborícola <i>Sphiggurus mexicanus</i> (Rodentia: Erethizontidae) en la Sierra Madre Oriental, México</b><br><i>Iván Lira-Torres, Gerardo Sanchez-Rojas, Deyanira Ojeda-Ramírez y Fabián R. Gómez de Anda</i> | 271 |
| <b>Distribución geográfica y ecológica de la nutria de río neotropical (<i>Lontra longicaudis</i>) en Michoacán, México</b><br><i>Tiberio C. Monterrubio-Rico y Juan F. Charre-Medellín</i>   | 277 |
| <b>Forrajeo de <i>Didelphis pernigra</i> (Mammalia: Didelphidae) en un área suburbana de la Sabana de Bogotá, Colombia</b><br><i>Viviana Barrera-Niño y Francisco Sánchez</i>   | 289 |
| <b>Crecimiento postnatal y desarrollo del vuelo en el murciélago <i>Leptonycteris yerbabuena</i> en Chiapas, México</b><br><i>Matías Martínez-Coronel, Fernando A. Cervantes y Yolanda Hortelano-Moncada</i>                                      | 303 |
| <b>Presencia de la rata invasora <i>Rattus rattus</i> (Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional Sangay, Ecuador</b><br><i>Jorge Brito y Reed Ojala-Barbour</i>  | 323 |
| <b>Distribución potencial del coatí (<i>Nasua narica</i>) en el noreste de México: implicaciones para su conservación</b><br><i>Claudia R. Espinoza-García, Jesús M. Martínez-Calderas, Jorge Palacio-Núñez y Anuar D. Hernández-SaintMartín</i>  | 331 |
| <b>Nuevos registros de pulgas de tlacuaches <i>Didelphis virginiana</i> (Kerr 1792) en Querétaro, México</b><br><i>Norma Hernández-Camacho, Santiago Vergara-Pineda, Roxana Acosta-Gutiérrez y Robert W. Jones</i>                                | 347 |
| <b>Dieta de la zorra gris <i>Urocyon cinereoargenteus</i> y su contribución a la dispersión de semillas en la costa de Oaxaca, México</b><br><i>Alejandra Villalobos Escalante, Alejandra Buenrostro-Silva y Guillermo Sánchez-de la Vega</i>     | 355 |
| <b>Resolución del Consejo editorial de la revista THERYA</b>  | 365 |

fascículo 13 [http://www.mastozoologiamexicana.org/doi/10.12933/therya-5\\_1/therya-5\\_1](http://www.mastozoologiamexicana.org/doi/10.12933/therya-5_1/therya-5_1)

DERECHOS DE AUTOR Y DERECHOS CONEXOS, año 5, No. 13, enero-abril de 2014, es una publicación cuatrimestral editada por la Asociación Mexicana de Mastozoología A. C., Moneda 14, Colonia Centro, Delegación Cuauhtémoc, C.P. 06060, tel. (612) 123-8486, [www.mastozoologiamexicana.org](http://www.mastozoologiamexicana.org), [therya@cibnor.mx](mailto:therya@cibnor.mx). Editor responsable: Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda. Reservas de Derechos al Uso Exclusivo No. 04-2009-112812171700-102, ISSN: 2007-3364 ambos otorgados por el Instituto Nacional de Derechos de Autor. Responsable de la última actualización de este número, Unidad de informática de la Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda, Instituto Politécnico Nacional 195, La Paz, Baja California Sur, C. P. 23096, Tel 612 123 8486, fecha de la última modificación 28 abril 2014.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación. Queda prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C.

THERYA agradece de manera especial la colaboración de Lic. Gerardo R. Hernández García en la edición gráfica editorial para esta revista.

# Therya

El objetivo y la intención de Therya es ser una revista científica para la publicación de artículos sobre los mamíferos. Estudios de investigación original, editoriales, artículos de revisión y notas científicas son bienvenidas.

**Sergio Ticul Álvarez Castañeda.** Editor general. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Instituto Politécnico Nacional 195. La Paz, Baja California Sur, 23096. México. E-mail: sticul@cibnor.mx.

**Guillermo D'Elía.** Editor asociado. Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. E-mail: guille.delia@gmail.com.

**Juan Pablo Gallo Reynoso.** Editor asociado. Centro de Investigación en Alimentos y Desarrollo. Laboratorio de Ecofisiología. Carretera a Varadero Nacional km 6.6. Col. Las Playitas. Guaymas, Sonora 85480. México. E-mail: jpgallo@ciad.mx.

**William Z. Lidicker, Jr.** Editor asociado. Museum of Vertebrate Zoology. University of California. Berkeley, CA 94720. Estados Unidos de Norte América. E-mail: wlidicker@berkeley.edu.

**Consuelo Lorenzo Monterrubio.** Editor asociado. El Colegio de la Frontera Sur. Área Conservación de la Biodiversidad. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas 29290. México. E-mail: clorenzo@ecosur.mx.

**Cristina MacSwiney González.** Editor asociado. Universidad Veracruzana. Casco de la Ex Hacienda Lucas Martín. Privada de Araucarias. Xalapa, Veracruz 91019. México. E-mail: cmacswiney@uv.mx.

**Jesús E. Maldonado.** Editor asociado. Center for Conservation and Evolutionary Genetics. National Zoological Park. National Museum of Natural History. Smithsonian Institution. PO Box 37012 MRC 5503. Washington, D. C. 20013-7012. Estados Unidos de Norte América. E-mail: maldonadoj@si.edu.

**Robert D. Owen.** Editor asociado. Department of Biology. Texas Tech University. Lubbock Texas 79409. Estados Unidos de Norte América. Dr. Raúl Casal 2230 (ex Martín Barrios) c/ Pizarro. C.P. 1371. Barrio Republicano. Asunción, Paraguay. E-mail: rowen@tigo.com.py

**Rafael Reyna Hurtado.** Editor asociado. El Colegio de la Frontera Sur, unidad Campeche. Avenida Rancho s/n, Lerma Campeche, 24500. México. E-mail: rafaelcalakmul@gmail.com

**Sergio Solari.** Editor asociado. Instituto de Biología. Universidad de Antioquia. Calle 67 No53-108 / AA 1226. Medellín, Colombia. E-mail: solari.udea@gmail.com.

## *Consejo Editorial*

**Barbara H. Blake.** Universidad del Norte de Carolina, Greenboro. P. O. Box 26170. Biology Department. Greenboro, North Carolina 27412-6170. Estados Unidos de Norte América.

**Douglas A Kelt.** Universidad de California, campus Davis. 1 Shields Ave, Davis, Clifornia 95616. Estados Unidos de Norte América.

**Víctor Sánchez Cordero.** Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Coyoacán, 04510 Ciudad de México, Distrito Federal, México.

## *Diseño Gráfico y Editorial*

**Gerardo R. Hernández García.** Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Departamento de Extensión y Divulgación Científica. Instituto Politécnico Nacional 195. La Paz, Baja California Sur, 23096. México. E-mail: ggarcia04@cibnor.mx.



# EDITORIAL

## Mastozoología Sudamericana, por Mastozoólogos Sudamericanos

Robert D. Owen<sup>1</sup>

América del Sur está clasificado como un continente de mediano tamaño (más pequeño que América del Norte, más grande que la Antártica), que comprende alrededor del 12% de la superficie terrestre total del mundo, pero incluyendo sólo el 6% de la población humana del mundo. Sin embargo, atraviesa casi 70 grados de latitud, que se extiende desde los trópicos del hemisferio norte (casi 13° N) para el hemisferio sur sub-antárticas (56° S, a unos 20 grados más al sur que el continente africano). En elevación es clasificado de -105m a 6,960m, con una enorme cadena montañosa que se extiende a lo largo del continente. La precipitación anual varía entre 0 mm (algunas estaciones en el Desierto de Atacama) a más de 3,200 mm (varias localidades en la cuenca del Amazonas). Tres grandes cuencas fluviales (Orinoco, Amazonas y La Plata) drenan la mayor parte de la superficie terrestre, formando barreras biogeográficas y áreas de endemismo. Las grandes ecoregiones boscosas incluyen la Selva Amazónica y el complejo de Bosque Atlántico, y el continente es atravesado de noreste a suroeste por una semiárida a árida faja incluyendo los ecorregiones de la Caatinga, Cerrado, Pantanal, Gran Chaco, Pampa, y Patagonia.

Estos altos niveles de diversidad geográfica y climática son reflejados en un alto nivel de diversidad biótica, incluyendo la de los mamíferos. Varios linajes relativamente antiguos (Ej. xenartros, roedores hystricomorph, marsupiales) han sido sometidos a la diversificación generalizada en el continente, ya que tienen algunas apariciones más recientes (roedores muroides, carnívoros). Todos contribuyen a la riqueza de especies de mamíferos y diversidad por la cual América del Sur es reconocida. A pesar de que la fauna mastozoológica de América del Sur ha sido sujeta a observaciones e investigaciones por varios siglos, el patrón histórico ha sido lo que a menudo se ha visto en el sur global - la mayoría de los estudios e informes que se realizaron por naturalistas o biólogos procedentes de Europa y América del Norte, con ejemplares que residen en los museos de esas regiones, y las publicaciones resultantes, rara vez llega a los académicos y otros públicos interesados en los países donde se realizaron los estudios. Sin embargo, desde aproximadamente la mitad del siglo 20, biólogos sudamericanos han comenzado a contribuir más activa y visiblemente al cumulo de conocimientos.

En las últimas décadas del siglo 20 se han visto la formación de sociedades nacionales de mastozoólogos en varios países, convocando a reuniones profesionales.

---

<sup>1</sup>Department of Biological Sciences, Texas Tech University. Lubbock, Texas, USA 79409; and Raúl Casal 2230 c/ Pizarro, Asunción, Paraguay 1371. Email: rowen@tigo.com.py

Además, los departamentos de graduados universitarios y las instalaciones de museos se han fortalecido y se entrena a un número creciente de jóvenes especialistas en mastozoología. Por lo tanto, muchos más biólogos están siendo entrenados en sus propios países o en países vecinos, en lugar de emprender el costoso proceso de formación de postgrado en Europa o América del Norte, por lo general en un idioma extranjero. Es importante destacar que esto hace que este campo de la biología sea más accesible a los estudiantes con recursos personales o familiares limitados.

Actualmente en América del Sur el campo de la mastozoología ha alcanzado un nivel de madurez demográfica. Algunos de los investigadores anteriores han fallecido, un número de la “vieja generación” están a punto de jubilarse, una “generación intermedia” está en el pico de su productividad profesional, y muchos biólogos más jóvenes están empezando lo que promete ser carreras productivas en mastozoología.

La mayoría de los lectores de *Therya* conocen a algunos de estos biólogos de América del Sur, pero yo (como muchos mastozoólogos en México y los EE.UU.) no tenía la idea de la cantidad, diversidad y vitalidad de la mastozoología sudamericana hasta que empecé a trabajar y vivir en América del Sur. Pocos mastozoólogos sudamericanos asisten a reuniones profesionales en América del Norte y viceversa. De ahí que las conexiones entre colegas mastozoólogos y sus comunidades de las dos Américas no son tan numerosas o fuertes como desearíamos que fueran.

Cuando me pidieron editar esta Sección Especial de *Therya*, rápidamente se me ocurrió que esta era una oportunidad para poner unos pocos ejemplos actuales de la mastozoología de América del Sur en manos de colegas norteamericanos. Varias ideas básicas me guiaron en la determinación de a quién invitar. Cada autor invitado es originario de América del Sur, y vive y trabaja en América del Sur. En otras palabras, no se invitó a ningún inmigrante como yo, ni a emigrantes. Buscando la diversidad geográfica en todo el continente, invité al menos a un especialista en mamíferos de cada país de América del Sur (excepto Guyana y Surinam) a contribuir con un manuscrito. En varios casos, el autor/a vive y trabaja en un país distinto al de su origen, contribuyendo así al cruzamiento de ideas. En numerosos casos, el artículo reporta sobre trabajo realizado en un país distinto del de origen o residencia del autor, lo que refleja la movilidad y el deseo de aprender y trabajar en una variedad de ambientes, demostrado por muchos mastozoólogos sudamericanos.

Los autores invitados tuvieron la libertad de incluir a coautores, ya sea sudamericano o no. Mientras escribo esto, con ocho manuscritos aceptados para la Sección Especial, uno tiene un solo autor, y el resto tiene uno o más coautores; de aproximadamente 16 coautores en total, tres no son sudamericanos. Siguiendo la política editorial de *Therya*, los manuscritos serían aceptados en español o inglés, por lo que se excluyeron algunas lenguas oficiales de los países de América del Sur: portugués (Brasil), guaraní (Paraguay), el aymara y el quechua (Perú) y más de 35 idiomas no europeos reconocidos como oficial en Bolivia.

Quería una diversidad de etapas de carrera representados entre los autores. La mayoría de los autores invitados están bien establecidos y con muy activas y productivas carreras, y unos pocos de ellos son probablemente mejor descrito como “viejos respetados” (voy a dejar que el lector decida a quienes me refiero). Me complace señalar que entre los autores también contamos con biólogos jóvenes (algunos aún en



programas de postgrado) y para-biólogos (que carecen de entrenamiento formal, pero muy valiosos en muchos proyectos)

No hubo restricciones en el tema de investigación, aparte de que la atención debe centrarse en los mamíferos de América del Sur. Sin embargo, se esperaba una diversidad de taxones y de áreas de investigación representadas entre los artículos y los autores seleccionados a ser invitados, basado en parte en sus publicaciones y de lo que conocía que los mismos estaban trabajando en la actualidad. Tres de estos artículos son sobre los murciélagos, tres sobre roedores, uno sobre marsupiales y uno incluye ambos roedores y marsupiales; tres son trabajos en sistemática (incluyendo la descripción de una nueva especie), dos son sobre ecología o comportamiento, uno en conservación, y uno o dos son revisiones generales; la mayoría son estudios sobre mamíferos Recientes, y uno compara la fauna de pequeños mamíferos Holocénicos y Recientes. En definitiva, este conjunto de artículos representa una diversidad de áreas de investigación activas en biología de los mamíferos de América del Sur.

Hay un gran número de buenos científicos que trabajan de manera activa y productiva en mastozoología de América del Sur, y animo a los lectores de este número de *Therya* a mirar a través de la Literatura Citada secciones de estos artículos, para hacerse una idea de la cantidad de trabajos que existen en América del Sur, y la cantidad, amplitud y profundidad de las publicaciones procedentes de América del Sur que están contribuyendo ampliamente al creciente conocimiento sobre la fauna de mamíferos de América del Sur.

Más allá de traer a su atención al trabajo de los especialistas en mamíferos de América del Sur, espero que la publicación de estos artículos en *Therya* dé lugar a relaciones de trabajo más fuertes y numerosas entre colegas mastozoólogos sudamericanos y norteamericanos, en particular entre los más jóvenes «cohortes» de nuestra profesión – estudiantes graduados y en las primeras etapas de sus carreras. Al inicio de mi carrera, me beneficié enormemente ampliando mis horizontes trabajando con numerosos colegas de México, muchos de los cuales ahora los cuento entre mis mejores amigos. Más recientemente, he continuado creciendo profesionalmente y llegando a ser un mejor mastozoólogo (y mejor persona, espero) a través de la colaboración y la amistad de los colegas de toda América del Sur, varios de los cuales están entre los autores de estos artículos. Espero que la lectura de uno o más de los artículos de esta Sección Especial será tan interesante y valioso para usted, como lo fue para mí la coordinación y edición de los mismos.

## **Agradecimientos**

Agradezco muy especialmente a Mike Kennedy y a Gary Schnell, quienes fueron los primeros en llevarme a realizar trabajos de campo en México, donde fui cautivado por la mastozoología de campo y por el Neotrópico y donde fui sumergido en la cultura de América Latina. Esto cambió mi vida para siempre. Durante los años que trabajé en México, Cornelio Sánchez-Hernández y María de Lourdes Romero-Almaraz siempre me dieron un hogar in Ciudad de México y Chamela, así también lo hizo Ricardo López-Wilchis y su familia en Ciudad de México y Cuauhtémoc. Este proyecto editorial fue parcialmente apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-Paraguay), a través del Programa Nacional de Incentivos a Investigadores (PRONII). Lucy

Aquino, Cesar Balbuena, Maggie Mieres y Paul Smith me ayudaron a organizar y a expresar mis ideas, en inglés y español. Finalmente, agradezco a Sergio Ticul Álvarez Castañeda por su invitación y estímulo para la realización de esta Sección Especial de *Therya*.

## EDITORIAL

### South American Mammalogy, by South American Mammalogists

South America is in the middle of the continents when ranked by size (smaller than North America, larger than Antarctica), comprising around 12% of the world's total landmass, but including only 6% of the world's human population. However, it traverses nearly 70 degrees of latitude, extending from the northern hemisphere tropics (almost 13° N) to the southern hemisphere sub-antarctic (56° S, about 20 degrees farther south than the African continent). In elevation it ranges from -105 m to 6,960 m, with an enormous mountain range extending the length of the continent. Average annual precipitation varies from essentially 0 mm (some stations in the Atacama Desert) to over 3,200 mm (several localities in the Amazon Basin). Three large river basins (Orinoco, Amazon, and La Plata) drain the majority of the land area, forming both biogeographic barriers and areas of endemism. Large forested ecoregions include the Amazon Forest and the Atlantic Forest complex, and the continent is traversed from northeast to southwest by a semiarid to arid band including the Caatinga, Cerrado, Pantanal, Gran Chaco, Pampas, and Patagonian ecoregions.

These high levels of geographic and climatic diversity are reflected in high levels of biotic diversity, including that of mammals. Several relatively old lineages (e.g., xenarthrans, hystricomorph rodents, marsupials) have undergone widespread diversification on the continent, as have some more recent arrivals (muroid rodents, carnivores), all contributing to the mammalian species richness and diversity that South America is renowned for. Although the South American mammalian fauna has been the subject of observations and investigations for several centuries, the historical pattern has been that seen often in the global south--a majority of the studies and reports were done by naturalists or biologists from Europe and North America, with specimens residing in museums of those regions, and resulting publications seldom reaching the academics and other interested audiences in the countries where the studies were made.

However, since roughly the middle of the 20th century, South American biologists have begun contributing more vigorously and visibly to the accumulation of knowledge. The latter decades of the 20th century have seen the formation of national societies of mammalogists in several countries, holding professional meetings. Moreover, university graduate departments and museum facilities have been strengthened, and are training a growing number of younger mammalogists. Thus, many more new biologists are now being trained in their own or neighboring countries, rather than undertaking the expensive process of graduate training in Europe or North America, generally in a foreign language. Importantly, this makes the field more accessible to students with limited personal or family resources.

Currently in South America the field of mammalogy has achieved a level of demographic maturity. Some of the earlier workers have passed on, a number of “older generation” are nearing retirement, a “middle generation” is at the peak of their productivity, and many younger biologists are beginning what promise to be productive careers in mammalogy.

Most of the readers of *Therya* know a few of these South American biologists, but I (like many mammalogists in Mexico and the US) was unaware of the extent, diversity, and vitality of South American mammalogy until I began working extensively, and then living, in South America. Few South American mammalogists attend professional meetings in North America, and vice versa. Thus the collegial connections between the mammalogists and their communities of the two Americas are not as numerous or strong as we might wish them to be. When I was asked to edit this Special Section of an issue of *Therya*, it quickly occurred to me that this was an opportunity to place a few examples of current South American mammalogy in the hands of their North American colleagues.

Several basic ideas guided me in determining whom to invite. Each invited author is originally from South America, and is living and working in South America. In other words, no immigrants like myself were invited, nor were any emigrants. Seeking geographic diversity across the continent, I invited at least one mammalogist from each South American country (except Guyana and Suriname) to contribute a manuscript. In several cases, the author is living and working in a country other than that of his/her origin, thus contributing to the cross-fertilization of ideas. In a number of cases, the article reports on work done in a country other than the author’s origin or residence, reflecting the mobility and the desire to learn and work in a variety of environments, shown by many South American mammalogists.

The invited authors were free to invite coauthors, whether South American or not. As I write this, with eight manuscripts accepted for inclusion in this Special Section, one is single-authored and the remainder have one or more coauthors; of approximately 16 coauthors in total, three are non-South Americans. Following *Therya* editorial policy, manuscripts would be accepted in Spanish or English; thus some official languages of South American countries were excluded: Portuguese (Brazil), Guarani (Paraguay), Aymara and Quechua (Peru) and over 35 non-European languages recognized as official in Bolivia.

I wanted a diversity of career stages represented among the authors. The majority of invited authors are well established and in very active and productive careers, and a couple are probably best described as “respected elders” (I’ll let the reader decide which those are). I am pleased to note that a number of the author lines also include younger biologists (some still in graduate programs) and parabiologists (lacking formal training, but invaluable in many projects).

There was no restriction on research topic, other than that the focus should be on South American mammals. Nevertheless, I hoped a diversity of taxa and of research areas would be represented among the articles, and selected authors to be invited based in part on their publication record and what I knew them to be working on currently. Three of these articles are about bats, three about rodents, one about marsupials, and one includes both rodents and marsupials; three are systematic papers (including description of a new species), two are ecology or behavior, one is conservation, and one or two are general reviews; most are studies of Recent mammals, and one compares Holocene and

Recent small mammal faunae. In short, this assemblage of articles does represent a diversity of active research areas in South American mammalogy.

There are a great many good scientists working actively and productively in South American mammalogy, and I encourage readers of this issue of *Therya* to look through the Literature Cited sections of these articles, to gain an impression of how many South American workers there are, and the quantity, breadth, and depth of publications from South America which are contributing extensively to the growing body of knowledge on the South American mammal fauna.

Beyond bringing the work of South American mammalogists to your attention, I hope that publication of these articles in *Therya* will result in stronger and more numerous collegial and working relationships between South American and North American mammalogists, in particular among the younger “cohorts” of our profession--current graduate students and recently graduated professionals in the early stages of their careers. In the early stages of my career, I profited greatly from expanding my horizons in working with a number of colleagues in Mexico, several of whom I now count among my best friends. More recently, I have continued to grow and become a better mammalogist (and better person, I hope) through the collaboration and friendship of colleagues throughout South America, several of whom are among the authors of these articles. I hope that reading one or more of the articles in this Special Section will be as interesting and valuable to you, as my coordination and editing of them has been for me.

---

## Acknowledgements

I especially thank Mike Kennedy and Gary Schnell, who first took me to do field work in Mexico, where I was captured by field-based mammalogy and by the Neotropics, and was introduced to Latin America. This changed my life, for the better. During the years I worked in Mexico, Cornelio Sánchez-Hernández and María de Lourdes Romero-Almaraz always gave me a home in Mexico City and Chamela, as did Ricardo López-Wilchis and his family in Mexico City and Cuauhtémoc. This editorial project was partially supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-Paraguay), through the Programa Nacional de Incentivo a Investigadores (PRONII). Lucy Aquino, Cesar Balbuena, Maggie Mieres, and Paul Smith all helped me to organize and express my thoughts, in both English and Spanish. Finally, I thank Sergio Ticul Álvarez Castañeda for his invitation and encouragement for this Special Section of *Therya*.

# Micromamíferos, cambio climático e impacto antrópico: ¿Cuánto han cambiado las comunidades del sur de América del Sur en los últimos 500 años?

Pablo Teta<sup>1\*</sup>, Anahí Formoso<sup>1</sup>, Mauro Tammone<sup>1</sup>, Daniela C. de Tommaso<sup>1</sup>,  
Fernando J. Fernández<sup>2</sup>, Julio Torres<sup>1</sup> y Ulyses F. J. Pardiñas<sup>1</sup>

**Introduction:** The last 500 years of the historical era, an interval that corresponds to the concerted dispersal of European explorers, traders, and colonists around the globe, has witnessed the global disappearance of ~90 mammal species. Besides the known cases of biological extinctions, this time period was also characterized by the regional extirpations of specialized taxa and by the expansion and population growth of some opportunistic species. Several lines of evidence suggest that the current configuration of small mammal communities -i. e. richness (number of species) and diversity (distribution of species abundance)- in southern South America would have been generated in the period after the arrival of Europeans ca. 1500 AD. In this study, we reviewed the fossil record for small rodents and marsupials during the last 500 years, with emphasis on the Pampean and Patagonian regions. Based on these findings, we offer some considerations concerning the biogeography and conservation of these species.

**Methods:** Micromammals from archaeological and paleontological sites have provided considerable information on environmental conditions during the Quaternary in South America. In this work, we reviewed several micromammal fossil samples, mostly generated by the trophic activity of owls. The use of this kind of data involves some extrinsic and intrinsic biases that must be considered at the time to study the diversity of past communities, such as the bird involved on the accumulations, its hunting techniques, the time of the year, the size and behavior of the prey species, etc. For this work, we compared the fossil samples with more than 700 owl pellet assemblages of the same geographical areas.

**Results:** Richness and diversity of small mammal communities was higher prior to the deepest human impact (> 0.5 ka), showing a pronounced drop in both parameters to the present. The regional extinction of some cricetid rodents and small marsupials was recorded, both in the Pampean (e. g. *Bibimys torresi*, *Pseudoryzomys simplex*) and in the Patagonian regions (e. g. *Euneomys mordax*, *Lestodelphys halli*, *Tympanoctomys kirchnerorum*), as well as the biological extinctions of the bat *Desmodus* cf. *D. draculae* and the cavy *Galea tixiensis* in the Pampas. At this same time, opportunistic species (e. g. *Calomys* spp., *Oligoryzomys longicaudatus*) showed a dramatic increase of their populations, especially in the most extensively disturbed areas.

**Discussion and conclusions:** In the last 500 years, significant variations occurred in the micromammal assemblages of southern South America. These changes included the dispersion and increase (in some cases extensive) of some specialized species and the regional extinctions of others, involving hundreds to thousands of kilometers of distributional extent. We suggest that the changes produced by livestock and agriculture have caused extensive habitat uniformity which was beneficial for some opportunistic taxa (e. g. *Calomys* spp., *Oligoryzomys longicaudatus*), facilitating their dispersion and allowing the increase of their

<sup>1</sup>Unidad de Investigación Diversidad, Sistemática y Evolución, Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut, Argentina. E-mail: anthea@yahoo.com.ar (PT); formoso@cenpat.edu.ar (AF); mtammone@gmail.com (MT); danieladetommaso@yahoo.com.ar (DDT); juliomystorres@gmail.com (JT); ulyses@cenpat.edu.ar (UFJP).

<sup>2</sup>Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Cátedra de Anatomía Comparada, La Plata. Buenos Aires, Argentina. E-mail: fernandezf77@yahoo.com.ar.

\*Corresponding author

populations. Anthropogenic disturbances also include the extensive use of fire, urbanization, and introduction of exotic forbs and grasses. Of about 46 species rodents considered as Least Concern by the IUCN and with fossil record for the last 500 years, 23 (50 %) have experienced drastic reductions in their range or abundance during the Late Holocene. At least nine taxa are completely extinct, including one marsupial, one bat and seven rodents. Similar phenomena are recorded in other areas of the Southern Hemisphere, both in continental and island contexts. This evaluation of the fossil record highlights the need to evaluate more carefully the status of some species with supposedly stable populations, but which are likely to be affected by future extensive changes in their environments (e. g. mining, expansion of the agricultural frontier).

**Key words:** Argentina, Didelphimorphia, extinctions, small mammals, Rodentia, Sigmodontinae.

## Resumen

Diversas evidencias sugieren que la actual configuración de las comunidades -i. e. riqueza (número de especies) y diversidad (distribución de la abundancia de especies)- de micromamíferos en el sur de América del Sur se habría generado en el período posterior a la llegada de los europeos hacia 1500 AD. En este trabajo se revisa principalmente el registro fósil para pequeños roedores y marsupiales en los últimos 500 años, con énfasis en aquellos de la región Pampeana y la Patagonia. Esta evidencia se comparó con registros actuales correspondientes a más de 700 muestras de egagrópilas de estos mismos sectores geográficos. En una primera aproximación, se destaca que la riqueza y diversidad de las comunidades de micromamíferos fue mayor en la etapa previa al impacto antrópico más profundo, con una abrupta caída de ambos parámetros hacia el presente. Se sugiere que las transformaciones producidas por la ganadería y agricultura extensivas habrían provocado una uniformidad de hábitat beneficiosa para algunos taxones oportunistas, facilitando su dispersión y permitiendo el incremento, en algunos casos drástico, de sus poblaciones. En los últimos 500 años se registran variaciones significativas en la distribución de otros taxones, que en algunos casos implican extinciones locales involucrando cientos o miles de kilómetros. Sobre 46 especies de roedores consideradas como Preocupación Menor por la UICN y con registro fósil para este segmento temporal, 23 (50%) han experimentado retracciones en sus rangos de distribución o reducciones drásticas de su abundancia. Al menos nueve taxones se habrían extinguido completamente en América del Sur, incluyendo un marsupial, un quiróptero y siete roedores. Fenómenos similares se registran en otras áreas del Hemisferio Sur, tanto en contextos continentales como insulares. Este panorama pone de manifiesto la necesidad de evaluar más cuidadosamente la situación de algunas especies con poblaciones consideradas como estables, pero susceptibles de verse afectadas frente a nuevos cambios extensivos en los ambientes (e. g. megaminería, expansión de la frontera agrícola), a juzgar por lo que indica el registro fósil.

**Palabras clave:** Argentina, Didelphimorphia, extinciones, pequeños mamíferos, Rodentia, Sigmodontinae.

## Introducción

Hacia finales del Pleistoceno y principios del Holoceno (15-8 ka [1 ka = 1000 años]) se produjo la extinción masiva de numerosas especies de vertebrados, principalmente mamíferos, muchas de las cuales superaban la media tonelada de peso (Haynes

2009). Las causas de este fenómeno permanecen todavía poco comprendidas, aunque las principales hipótesis otorgan un papel preponderante a los cambios climáticos posteriores al Último Máximo Glacial y al impacto de la expansión del hombre (e. g. Cione *et al.* 2003; Borrero 2007; Haynes 2009; Barnosky y Lindsey 2010). Durante el Holoceno, las poblaciones humanas cambiaron dramáticamente los patrones regionales de biodiversidad a través de la sobreexplotación de recursos, la alteración de los hábitat originales y la introducción de especies (e. g. Steadman y Martin 2003; Turvey *et al.* 2011).

Una de las consecuencias inmediatas de esta situación ha sido la extinción sostenida y generalizada de plantas y animales. Para algunos autores, esta extinción representaría la continuidad del proceso iniciado a finales del Pleistoceno y cuyos efectos han sido más acusados desde el año 1500 AD (e. g. MacPhee y Flemming 1999; Turvey 2009). Según las compilaciones más recientes disponibles, durante los últimos 10 ka se habrían extinguido al menos 255 especies de mamíferos, de las cuales 90 desaparecieron en los últimos cinco siglos (MacPhee y Flemming 1999; Turvey *et al.* 2011). La mayoría de las especies desaparecidas eran habitantes de islas (> 70%) y, más de la mitad, roedores menores a un kilogramo de peso (MacPhee y Flemming 1999; Turvey 2009).

Hacia finales del siglo XV se produce el arribo definitivo de los europeos al Nuevo Mundo, producto de la continua exploración del Océano Atlántico con fines comerciales (Céspedes del Castillo 2009). En los dos siglos posteriores ocurre el establecimiento de las colonias, expansión y consolidación de las potencias mercantilistas europeas en Sudamérica (Founier 1998; Céspedes del Castillo 2009). Esto marcó el inicio de una serie de transformaciones económicas, tecnológicas, socioculturales y ambientales, que se profundizaron con el advenimiento de la Revolución Industrial, entre los siglos XVIII y XIX (Galeano 1971). El aumento demográfico sostenido y la necesidad creciente de materias primas que trajo aparejada esta situación, actuó como disparador de cambios sustanciales en los sistemas de cultivo, ganadería y estructura de la propiedad de la tierra, que conjuntamente con el empleo de maquinarias, permitieron un aumento en la productividad agropecuaria (Ghera *et al.* 1998). El ingreso de Argentina en este mercado ocurrió hacia la segunda mitad del siglo XIX y coincidió con una importante oleada inmigratoria de colonos que ocuparon progresivamente el interior del país (Ghera *et al.* 1998). A nivel global, los últimos 500 años fueron escenario de cambios climáticos significativos, incluyendo el período final de la Pequeña Edad de Hielo (PEH [siglos XIV a XIX]) y, más recientemente, del sostenido aumento de las temperaturas medias como consecuencia de la acumulación de gases de invernadero (e. g. Vimeaux *et al.* 2009). El impacto de estos cambios sobre la biota es bien conocido, especialmente para aves (Fraga 2003; Di Giacomo y Di Giacomo 2004; Codesido *et al.* 2011, 2012), mamíferos mayores (Galliari *et al.* 1991; Medan *et al.* 2011) y la vegetación (Rapoport 1996). Evidencias acumuladas en las últimas dos décadas sugieren que las comunidades de micromamíferos también cargan con el sello de estas modificaciones, acusando cambios profundos en su estructura (e. g. Pardiñas 1998, 1999a, b; Teta *et al.* 2005; UdrizarSauthier 2009; Fernández 2012; Pardiñas *et al.* 2012; Pardiñas y Teta 2013).

En este trabajo se revisaron algunas secuencias estratigráficas con fósiles de micromamíferos de yacimientos ubicados en el cono sur de América del Sur, con énfasis en aquellos de las regiones Pampeana y Patagónica de Argentina y en el segmento temporal

de los últimos 500 años. Los depósitos estudiados presentan acumulaciones de restos de roedores cricétidos y caviomorfos y, en menor medida, marsupiales y quirópteros y fueron generados básicamente por la actividad depredadora de búhos y lechuzas. En una primera aproximación, se compararon las estructuras de las comunidades actuales (*i. e.* los últimos 30 años) contra aquellas correspondientes al Holoceno más tardío (*i. e.* < 1 ka) a través de dos parámetros sencillos: riqueza específica (*i. e.* número de especies presentes en una muestra) y diversidad específica (*i. e.*, distribución de la abundancia de especies). Se puso especial atención en documentar retracciones distribucionales significativas (en el orden de los cientos de kilómetros) y los casos conocidos de extinciones biológicas.

En segundo lugar, se discutió el efecto que habrían tenido las modificaciones de los ambientes en el contexto de las condiciones climáticas registradas para los últimos 500 años. Finalmente, se destacan las implicancias de los hallazgos realizados en términos biogeográficos y de conservación y se contextualizan las evidencias con registros similares para otras regiones del Hemisferio Sur.

### **Muestras estudiadas: naturaleza y limitaciones**

Las muestras de restos fósiles estudiadas en este trabajo tienen un origen mayoritario en la actividad depredadora de rapaces nocturnas; estas aves consumen cantidades significativas de pequeños mamíferos y luego expelen sus dientes, huesos y demás restos no digeridos conformando acumulaciones al pie de nidos y posaderos (Andrews 1990). Este origen implica sesgos que deben ser discutidos antes de utilizar esta fuente de evidencias como una aproximación a la riqueza y diversidad de micromamíferos en el pasado. Parte de este ejercicio consiste en asumir que tanto los hábitos de los depredadores como aquellos de las presas no han variado sustancialmente durante los últimos cientos de años, incluyendo aspectos tales como las técnicas de caza, áreas de acción o tiempos de actividad. En segundo lugar, hay que aceptar que las conclusiones obtenidas a partir de una muestra son de carácter local y que no necesariamente pueden extrapolarse regionalmente. Finalmente, debe admitirse que cada conjunto ha sido probablemente el resultado de más de un evento de depredación, involucrando desde algunos años hasta décadas. Esta última premisa permite suponer una dilución de las tendencias anuales particulares y/o catastróficas (*e. g.* un incremento desmedido de la abundancia de alguna especie por algún factor circunstancial), favoreciendo la emergencia de tendencias generales representativas de la comunidad depredada (*e. g.* Avery 1982; Andrews 1990; Stahl 1996; Pardiñas 1999a). Los alcances y limitaciones de esta metodología han sido discutidos por distintos autores (*e. g.* Avery 1982; Andrews 1990; Pardiñas 1999a; Fernández 2012).

Los estudios tafonómicos de algunas de las muestras fósiles consideradas en este trabajo indican que el principal agente acumulador de restos de micromamíferos en cuevas y aleros en el sur de América del Sur ha sido la lechuza de campanario, *Tyto alba* (*e. g.* Pearson y Pearson 1993; Saavedra y Simonetti 1998; Pardiñas 2000; Fernández 2012). Esta rapaz tiene un tamaño mediano (280-450 g) y habita en diversos ambientes, incluyendo zonas antropizadas y urbanas, pero con mayor frecuencia en áreas abiertas de estepa o pastizal (*e. g.* Taylor 1994). Usualmente, hace sus nidos en cuevas, grietas en rocas y también en construcciones humanas y, dependiendo de la disponibilidad



de presas, su territorio de caza oscila entre 3 y 5 km<sup>2</sup> (Taylor 1994). *Tyto alba* es una lechuza de hábitos crepusculares y nocturnos, que captura a sus presas principalmente en ambientes abiertos; sus hábitos dietarios son oportunistas, alimentándose principalmente de micromamíferos y otros pequeños vertebrados, cuyo tamaño promedio varía entre 10 y 360 g (Taylor 1994 ; Bellocq 2000). Las acumulaciones de elementos óseos y dentarios que genera esta lechuza exhiben una baja modificación por corrosión digestiva y fractura y una elevada representación de casi todas las piezas anatómicas (Andrews 1990). De estas características pueden deducirse varios sesgos, que van desde la escala local de sus conjuntos (por su radio de acción limitado) y la sub-representación de roedores diurnos y/o grandes en tamaño corporal (> 250 g) hasta la sobre-representación de especies pequeñas, solitarias y nocturnas y que ocupan ambientes abiertos y con elevada exposición a la depredación (Pardiñas 2000). En América del Sur, sus principales presas son los roedores sigmodontinos, algunos roedores caviomorfos y marsupiales pequeños (Bellocq 2000; Pardiñas y Cirignoli 2002; Bó et al. 2007 y la literatura allí citada).

Al menos parcialmente, muchos de los sesgos indicados en el párrafo precedente, pueden ser controlados si se comparan muestras fósiles y actuales producidas por las mismas aves. Así, partiendo de la premisa de una invariancia de las conductas de depredadores y presas durante el Holoceno (*i. e.* ni las lechuzas han cambiado sus principales hábitos tróficos, ni los pequeños mamíferos han cambiado sus principales pautas de conducta durante los últimos miles de años), los contrastes entre las acumulaciones pretéritas y recientes pueden interpretarse confiablemente como reflejo de variaciones ambientales.

### **Comunidades de micromamíferos durante el Holoceno más tardío: casos de estudio**

De las dos regiones focales de esta contribución se han seleccionado algunos yacimientos con restos de micromamíferos que, con su correspondiente contraparte actual, permiten visualizar la evolución de la riqueza y diversidad específicas durante los últimos 500 años (Figs. 1-4). Esta selección de localidades no es caprichosa sino operativa, ya que se trata de aquellas mejor conocidas y más robustas por control cronológico (en número y calidad de dataciones radiocarbónicas) y tamaño de muestra (a la hora de evitar los sesgos derivados del análisis de muestras pequeñas).

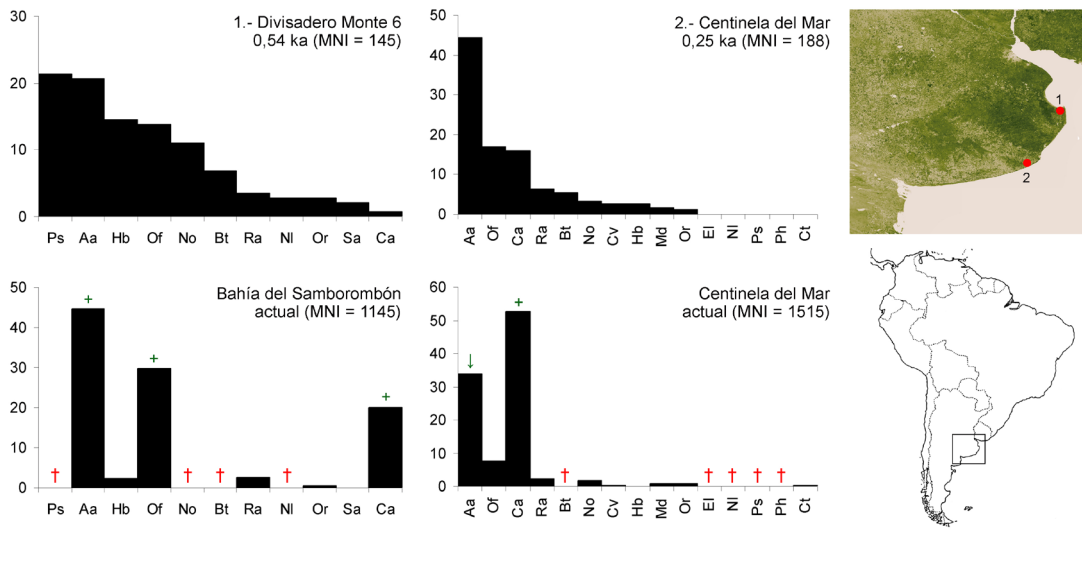
*Región Pampeana, sudeste de Buenos Aires.* La evidencia disponible para esta región incluye dos tipos de registro: yacimientos arqueológicos (Cueva Tixi y Divisadero Monte 6) y paleontológicos (Centinela del Mar; Fig. 1). En ambos casos, los estudios tafonómicos sugieren que los restos de micromamíferos fueron ingresados básicamente por la acción trófica de aves rapaces, aunque en Divisadero Monte 6 algunos roedores > 100 g (*e. g.* *Ctenomys*, Caviidae) podrían haber sido incorporados para consumo humano (Silveira et al. 2010).

El ensamble aquí considerado para Cueva Tixi corresponde a los restos de micromamíferos recuperados en el "Estrato B" según los datos de NISP brindados por Quintana (2001a: tabla 1). Este autor indica la presencia de dos marsupiales, ocho cricétidos y tres caviomorfos para este nivel estratigráfico, con una cronología de 170 ± 60 ar AP (años radiocarbónicos antes del presente). Para Divisadero Monte 6 el detalle del material estudiado corresponde a Teta et al. (2013: tabla 1), quienes indican un

ensamble conformado por 11 cricétidos con una edad de  $540 \pm 60$  ar AP. A estos deben agregarse un marsupial y dos caviomorfos de acuerdo a Silveira *et al.* (2010).

Para la región de Centinela del Mar consideramos dos depósitos, cuyos detalles más significativos se anotan en Pardiñas (1999a; véase también Pardiñas y Tonni 2000).

El depósito cronológicamente más antiguo corresponde al relleno de una oquedad formada a expensas de sedimentitas del tope de la secuencia estratigráfica; una datación efectuada mediante acelerador de partículas sobre hemimandíbulas seleccionadas de *Reithrodon auritus* brindó un fechado de  $565 \pm 50$  años ar AP (AA30465), con edades calibradas ( $\pm 1$  sigma) en años calendario entre 526-632. Otra muestra corresponde a una plataforma de erosión con relleno estratificado, que fue excavada en tres niveles artificiales de tres cm de espesor cada uno. Un fechado por acelerador de partículas sobre hemimandíbulas de *R. auritus* brindó  $250 \pm 65$  años ar AP (AA30466), con un rango 0-314 en años calendarios ( $\pm 1$  sigma; Pardiñas 1999a). Ambos ensambles son ricos en roedores cricétidos y, en menor medida, caviomorfos y marsupiales.



En los ensambles estudiados hay que distinguir tres situaciones ambientales: 1) Aquellos emplazados en el ambiente serrano del sistema de Tandilia (Cueva Tixi). 2) Aquellos en el ambiente costero del sudeste (Centinela del Mar), y 3) Aquellos emplazados en el ambiente costero cercano a la Bahía de Samborombón (Divisadero Monte 6). Esta diferenciación no es menor, ya que pueden existir características particulares dependientes de estas situaciones ambientales (cf. Pardiñas *et al.* 2010a).

Globalmente, cualquiera de los ensambles del Holoceno tardío del sudeste bonaerense se caracteriza por ser más rico en número de especies que sus contrapartes actuales. Se registran varios casos de cricétidos extintos regionalmente: *Bibimys torresi*, *Pseudoryzomys simplex*, *Phyllotis* sp., *Eligmodontia* sp. y *Necromys lasiurus* (Pardiñas 1995, 1999a, b). A estos se suman otros taxones que podrían estar representando extinciones biológicas (e. g. el quiróptero *Desmodus* cf. *D. draculae* y el caviomorfo *Galea tixiensis*; Pardiñas y Tonni 2000; Quintana 2001a). Por otra parte, al menos *Calomys* spp. muestra un incremento dramático -también verificado en otras regiones de la Pampasia (e. g. Pardiñas 1999a; Pardiñas *et al.* 2010a, b; González-Fischer *et al.*

2012; Fig. 1)- mientras que parece ocurrir algo similar, aunque a menor escala, con *Oligoryzomys flavescens* en el ámbito serrano (Pardiñas 2000; Pardiñas et al. 2010a).

*Patagonia noroccidental.* El registro fósil para esta región corresponde casi por completo a contextos arqueológicos. Por lo menos dos de éstos, las cuevas Trafal I (CTI) y Epullán Grande (LL), contienen secuencias razonablemente continuas para los últimos 10 ka (Pardiñas y Teta 2013). Estos depósitos, además, están emplazados en el Distrito Subandino (CTI) y el Distrito Occidental en un área de interdigitación con el Distrito Oriental y el Ecotono Rionegrino del Monte austral (LL; para la definición de las unidades fitogeográficas véase León et al. 1998; Fig. 2), y por lo tanto, podrían ser ambientalmente representativos de dos unidades florísticas mayores (Fig. 2). En otros yacimientos (e. g. Cueva y Paredón Loncomán, Cuevas Sarita I, II y IV, Casa de Piedra de Ortega) las evidencias disponibles están limitadas al Holoceno tardío (e. g. Pardiñas 1999a; Pardiñas et al. 2005; Teta et al. 2005). En su mayoría se trata de acumulaciones generadas por aves rapaces, aunque con un importante componente antrópico para los roedores de mayor porte, especialmente Caviidae y Ctenomyidae (Pardiñas 1999a; Teta et al. 2005).

Las secuencias de CTI y LL muestran que el conjunto de especies prácticamente no cambió, tanto en términos de riqueza como diversidad, durante los últimos 10 ka, contrastando en forma drástica con la estructura actual de los ensamblajes (véase abajo).

Dos hipótesis alternativas, aunque no necesariamente excluyentes, podrían explicar esta situación de estabilidad comunitaria durante la mayor parte del Holoceno. Por un lado, podría suponerse que los cambios climáticos ocurridos no tuvieron la magnitud suficiente para provocar reorganizaciones significativas en las comunidades. Por el otro, que las especies de pequeños mamíferos fueron resilientes, pese a la ocurrencia de cambios ambientales, independientemente de la intensidad de los mismos (Pardiñas 1999a; Pardiñas y Teta 2013). En contraste con lo observado para el Holoceno, las muestras actuales indican una reestructuración comunitaria profunda, que se traduce en una acusada disminución de la diversidad, dada por la dominancia de unos pocos taxones oportunistas y una pérdida general de sigmodontinos de tamaño mediano a grande (Teta et al. 2005; Pardiñas y Teta 2013). En efecto, la riqueza varió de  $S = 14$  (CTI) o  $13$  (LL) taxones hacia  $0,5$  ka a  $S = 8$  y  $12$  para muestras actuales de esas mismas regiones, respectivamente (Pardiñas y Teta 2013; Fig. 2). Los ensamblajes recientes están signados por frecuencias elevadas de *Abrothrix longipilis*, *A. olivacea* y *Oligoryzomys longicaudatus* en los ambientes arbustivos y ecotonales del oeste y por *Eligmodontia* spp. hacia las estepas semiarbustivas orientales (Teta et al. 2005; Pardiñas y Teta 2013).

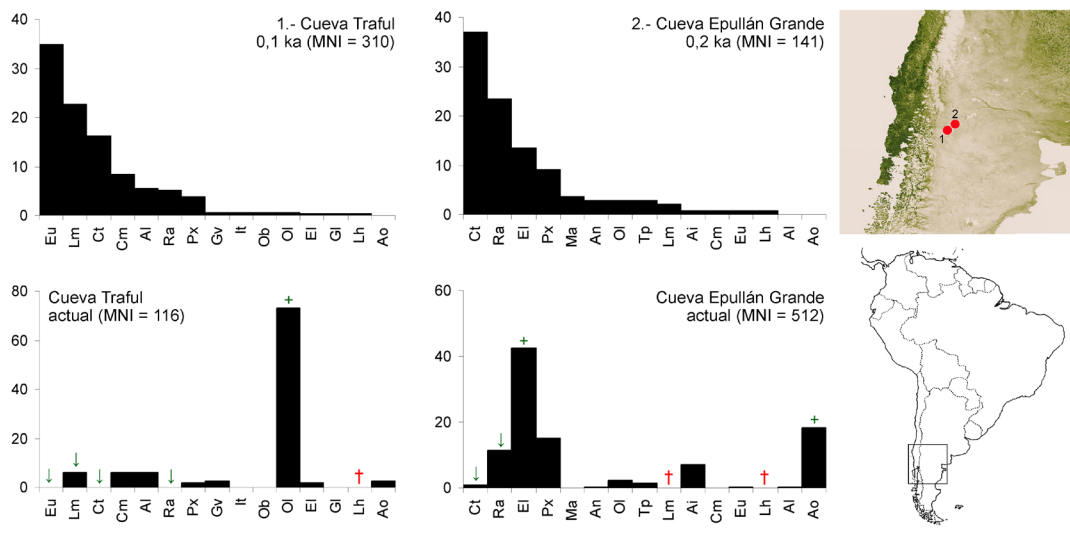
En algunos sectores, la suma de estos taxones supera el 70% del total de la comunidad (Fig. 2). Al menos el marsupial *Lestodelphys halli* y el sigmodontino *Euneomys mordax* han desaparecido local o regionalmente, contra sus registros durante buena parte del Holoceno. Otras especies acusan disminuciones moderadas a drásticas en su representación (e. g. *Ctenomys sociabilis*, *Euneomys chinchilloides*, *Reithrodon auritus*; Fig. 2).

*Patagonia central, valle del río Chubut.* Para este sector se cuenta con registros para dos sitios paleontológicos, ambos ubicados en el área de influencia del río Chubut: Lle Cul

y Alero Las Plumas (Pardiñas *et al.* 2000, Udrizar Sauthier 2009; Pardiñas *et al.* 2012; Fig. 3). Ambos sitios fueron generados por la actividad depredadora de aves rapaces, mayoritariamente *T. alba*.

Lle Cul se encuentra en el valle inferior del río Chubut; los restos estudiados formaban parte del relleno de una grieta, sellada cuspidalmente por yeso. Una datación radiocarbónica sobre el material postcraniano brindó una edad de  $1830 \pm 70$  ar AP. El ensamble de micromamíferos estaba integrado por seis roedores sigmodontinos, dos caviomorfos, dos quirópteros y dos marsupiales, destacándose por sus abundancias *Calomys musculus* (35,2%) y *Eligmodontia* sp. (33,4%). Pardiñas *et al.* (2000) incluyen una comparación con una muestra actual de egagrópilas de *T. alba* procedente de la misma localidad y representativa de un año de muestreo (García Esponda *et al.* 1998).

Entre la muestra fósil y la actual se observa una drástica caída de la diversidad específica, con una dominancia cercana al 95% para *Calomys musculus* y la extinción regional del marsupial *Lestodelphys halli* (Fig. 3).



**Figura 2.** Muestras fósiles (arriba) y actuales (abajo) seleccionadas para la Patagonia noroccidental, indicando cambios en la abundancia de micromamíferos (expresada como porcentaje del número mínimo de individuos [MNI]). Las cruces señalan extinciones; la flecha hacia abajo declinaciones en la abundancia y el signo + un aumento en la representación. Para una referencia de las abreviaturas, véase el Apéndice 1.

Alero Las Plumas se ubica hacia el valle medio del río Chubut, habiendo sido recuperados los restos a partir de un depósito unicomponente de 20 cm de espesor datado en  $410 \pm 80$  ar AP. El ensamble estuvo integrado por 13 especies, con dominancia de *Eligmodontia* sp. (56,6%) y *Ctenomys* sp. (17,9%). Las muestras actuales revelaron valores de riqueza específica más bajos que en la muestra fósil: al menos cuatro sigmodontinos, *Abrothrix longipilis*, *Loxodontomys micropus*, *Notiomys edwardsii* y *Oligoryzomys longicaudatus* y 1 caviomorfo, *Tympanoctomys kirchnerorum*, se extinguieron localmente (Pardiñas *et al.* 2012; Fig. 3). En líneas generales, la retracción de estos taxones parece tener una componente oeste-noroeste, hacia contextos ambientales actualmente más fríos y húmedos.

*Patagonia sudoccidental.* Dos yacimientos ubicados en el noroeste de la provincia de Santa Cruz cuentan con secuencias arqueológicas que se extienden hasta el Holoceno medio. Alero Destacamento Guardaparque (ADG) es un sitio bajo roca que se emplaza dentro del Parque Nacional Perito Moreno, hacia un área de estepa. Su secuencia

estratigráfica incluye siete capas, de las cuales la 4(1a) ha sido fechada en  $890 \pm 70$  ar AP [LP-288], estimándose el tope en 0,3 ka. Cerro Casa de Piedra 5 (CCP5) se ubica algo al oeste de ADG, en una matriz que incluye elementos boscosos y ecotonales (Fig. 4). La cronología para este sitio, donde también se reconocieron siete capas, se extiende entre  $6780 \pm 110$  años ar AP (capa 7) y  $2550 \pm 90$  años  $^{14}\text{C}$  AP (capa 1b). Para este trabajo, se consideraron las capas que suprayacen a la 1b, referibles al Holoceno más tardío (Pardiñas 1998, 1999a).

Las muestras más recientes para ambos yacimientos indican una riqueza de 10 a 11 especies, incluyendo 9-10 sigmodontinos y un caviomorfo. Si bien este número no cambia para los conjuntos actuales, existen algunas diferencias significativas cuando se consideran las frecuencias para cada especie (Pardiñas 1998, 1999a). El ensamble del Holoceno tardío en ADG está dominado por *Ctenomys* cf. *C. magellanicus* (36,5%) y *Reithrodon auritus* (14,9%). En fuerte contraste, las muestras de egagrópilas actuales para este sitio señalan una dominancia de *Abrothrix olivacea*, con una participación superior al 50%. Además, desaparece localmente *Loxodontomys micropus* y se verifica una fuerte caída en la frecuencia de *R. auritus* (Pardiñas 1999a). A diferencia de lo indicado para la Patagonia noroccidental, los valores para *Euneomys chinchilloides* no muestran alteraciones a lo largo del Holoceno, incluyendo el momento actual (Fig. 4). El conjunto para CCP5, si bien es menos aplicable al segmento discutido en esta contribución en términos cronológicos, muestra una situación comparable a ADG, con un incremento reciente y dramático de *A. olivacea* y una caída en *L. micropus*. Para este último sigmodontino, su frecuencia en las muestras actuales es casi 4 veces menor que en las muestras arqueológicas (Pardiñas 1998, 1999a; Fig. 4).

En CCP5, hacia los 2,5 ka se registra el sigmodontino *Abrothrix lanosa*. Si bien esta especie no se detecta en los ensambles del Holoceno más tardío, existe al menos un registro obtenido por trampeo para finales del siglo XIX en el valle del río Tucu Tucu, ~70 km S del Parque Nacional Perito Moreno (Allen 1905). Muestreos recientes realizados en esta región y el análisis de numerosas muestras de egagrópilas del noroeste de Santa Cruz (Formoso 2013) han fallado en detectar a esta especie, que podría considerarse como localmente extinta.

#### *Patagonia Austral*

Los restos de roedores estudiados para este sector provienen de tres yacimientos, dos arqueológicos (Orejas de Burro 1, Cóndor 1) y uno paleontológico (Puesto Pali Aike), emplazados hacia el extremo sudoriental de la provincia de Santa Cruz. Como parámetro actual, se utilizaron cuatro muestras de egagrópilas que cubren esta misma región (Pardiñas et al. 2011).

En las comunidades fósiles se registran 11 especies de roedores, pero sólo ocho en las actuales. Tres especies, exclusivas de los ensambles holocénicos, hacen esta diferencia, incluyendo a *Abrothrix lanosa*, *Chelemys macronyx* y *Loxodontomys micropus*. En tanto se trata de taxones vinculados con ambientes forestados y ecotonales, parece más probable que su presencia extra-litoral se vincule con un pulso frío y húmedo, tal como ha sido discutido por Pardiñas et al. (2011). En la actualidad, el ambiente está dominado por una estepa gramínea semiárida, que acusa los efectos de más de 100 años de altas cargas ovinas. Llamativamente, tanto las muestras fósiles como actuales

están dominadas por las mismas especies, *Abrothrix olivacea*, *Euneomys chinchilloides* y *Reithrodon auritus* (Pardiñas *et al.* 2011). Es decir, no parece haber habido cambios sustanciales en las relaciones de dominancia, más allá del evidente impacto antrópico, una situación que contrasta con la evolución de las comunidades en otras áreas de Patagonia (véase arriba).

## Discusión

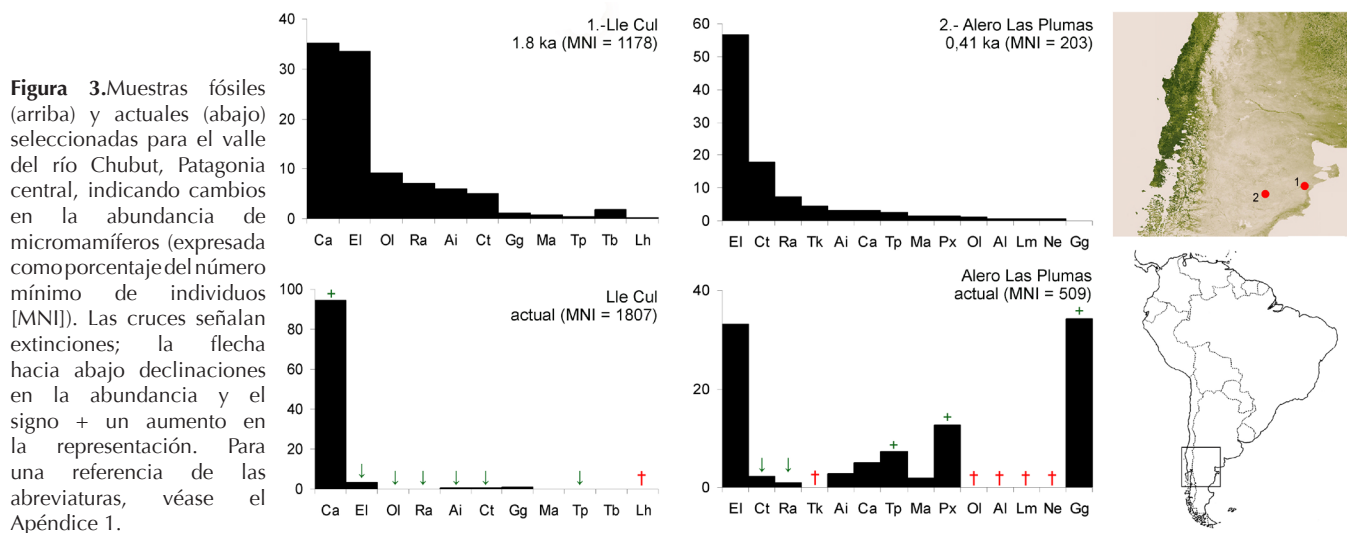
*Declinación y extinción en tiempo reciente.* A juzgar por el registro fósil, la extinción regional de pequeños mamíferos involucró retracciones sobre áreas más extensas en la región Pampeana que en la Patagonia (e. g. Pardiñas 1999a, b; Pardiñas *et al.* 2010b; Pardiñas *et al.* 2012; Fig. 5). En esta última, por el contrario, los cambios se tradujeron más bien en una disminución de la diversidad antes que de la riqueza (véase arriba). Sin embargo, en algunos sectores geográficos se registraron extinciones regionales, como es el caso del curso medio del río Chubut, en la Patagonia central (Pardiñas *et al.*, 2012) o el sudoeste del Neuquén (Pardiñas y Teta 2013; Fig. 6). Para este último sector, la extinción local de *Ctenomys sociabilis* se ha vinculado, además, con una disminución de su diversidad génica (Chan *et al.* 2005, Chan y Hadly 2011).

Tanto en Pampa como en Patagonia, con unas pocas excepciones, la mayoría de las extinciones de micromamíferos ocurrieron sobre poblaciones periféricas, un fenómeno también advertido para los octodóntidos en Chile central (Saavedra y Simonetti 2003). Si bien esta situación es esperable, dado que los márgenes de la distribución de una especie se asocian con tamaños de población reducidos y hábitats sub-óptimos (Brown 1984), existen estudios con otros mamíferos que contradicen esta idea. Lomolino y Channell (1995), con ejemplos de distintas partes del mundo, indicaron que el colapso en el área de distribución de 23 de 31 especies de mamíferos de tamaño pequeño a grande ocurrió desde el centro hacia la periferia. Si se aplica este escenario al caso pampeano, esta bien podría ser la situación de las especies de *Necromys* (*N. lasiurus* [Fig. 5] y *N. obscurus*) o de *Monodelphis dimidiata*, cuyas poblaciones actuales persisten en áreas que resultan marginales a sus distribuciones históricas.

Para otras especies, si bien sus rangos de distribución han variado escasa o nulamente, no puede decirse lo mismo de su abundancia. Un caso que ejemplifica esta aseveración es el de *Euneomys chinchilloides* en el noroeste de la Patagonia. Durante más de 20 ka -esto es, desde el pico del Último Máximo Glacial- esta rata fue dominante en las comunidades (Pearson 1987; Pearson y Pearson 1993; Pardiñas y Teta 2013; Tammone *et al.* enviado), para casi desaparecer durante el Holoceno más tardío. Las causas de este fenómeno, que preliminarmente podrían vincularse con el impacto antrópico en la región, han sido discutidas por varios autores (e. g. Pearson 1987; Monjeau 1989; Rebane 2002; Pardiñas y Teta 2013), aunque sus detalles distan de ser claros. Situaciones menos dramáticas, pero igualmente notorias, son la disminución en la abundancia de *Reithrodon auritus* en algunos sectores de Pampa y Patagonia y de *Necromys* spp. en Pampa (e. g. Pardiñas 1999a; Galliari y Pardiñas 2000; Teta *et al.* 2005; Pardiñas y Teta 2013).

Turvey (2009) listó cinco especies de mamíferos que se habrían extinguido durante el Holoceno más tardío en América del Sur continental, incluyendo un marsupial (*Cryptonanus ignitus* [extinto hacia 1962]), un quiróptero (*Desmodus* cf. *D. draculae*

[pre-1820]) y tres roedores (*Cuscomys oblativus* [pre-1532], *Lagostomus crassus* [pre-1910] y *Juscelinomys candango* [~1960]). Sin embargo, este autor omitió otros cuatro taxones que no tienen registros desde hace al menos 50 años, que son los roedores *Galea tixiensis* (~1862; cf. Quintana 2001b), *Gyldenstolpia fronto chacoensis* (~1896; cf. Pardiñas et al. 2008), *Necromys punctulatus* (~1913; cf. Voss 1991) y *Octodon pacificus* (~1959; cf. Hutterer 1993). Esta situación pone a América del Sur a la cabeza de las extinciones continentales durante el Holoceno más tardío (Fig. 6), quedando apenas por debajo de contextos insulares como el de Australia, con casi 20 especies desaparecidas desde 1500 AD (Turvey 2009). Este no es un dato menor, si se tiene en cuenta que en compilaciones previas no se indicaban pérdidas de mamíferos para los últimos 500 años en este mismo sector (cf. MacPhee y Flemming 1999). Si a esto se suman los más de 40 taxones extinguidos en islas (e. g. Galápagos, Indias Occidentales, Malvinas; MacPhee et al. 1999; Turvey 2009), la situación para el Neotrópico resulta por mucho más crítica que en otras partes del globo.



*El auge de los oportunistas.* Uno de los sellos distintivos de las comunidades actuales de micromamíferos en las regiones Pampeana y Patagónica es que están dominadas por una o dos especies de roedores sigmodontinos (e. g. Pardiñas 1999a; Teta et al. 2010, González-Fischer et al. 2012). Hay un número definido de síntomas que caracterizan a las situaciones de disturbio en los ecosistemas -y que se reflejan en la composición de los ensamblajes- de los cuales los mejor documentados son la reducción en la riqueza, reducción en el tamaño medio de los individuos y dominancia de especies oportunistas (e. g. Gray 1989). Por lo general, la riqueza se reduce a expensas de la desaparición de aquellos taxones más especializados y que no son capaces de adaptarse rápidamente a los ambientes cambiantes (e. g. McKinney y Lockwood 1999, Devictor et al. 2008). Bajo estas circunstancias, por el contrario, las especies oportunistas suelen verse favorecidas, ya que encuentran condiciones propicias para aumentar sus poblaciones y expandirse. Por lo general, las formas oportunistas tienen un tamaño pequeño y un elevado potencial de reproducción, que les permiten transformarse rápidamente en elementos dominantes (Gray 1989; McKinney y Lockwood 1999; Devictor et al. 2008).

La situación del género *Calomys* durante el Holoceno en Pampa y Patagonia constituye un ejemplo paradigmático de lo previamente reseñado (Figs. 1 y 2). Estos roedores – incluyendo las dos especies más australes, *C. laucha* y *C. musculinus*– tienen un tamaño pequeño (<25g) y un período reproductivo extendido, al menos en la Región Pampeana (Mills *et al.* 1992). Distintos autores han vinculado el aumento en las poblaciones de *Calomys* con la conversión de los pastizales en agroecosistemas y la consecuente homogenización de los ambientes (e. g. Pardiñas 1999a; Pardiñas *et al.* 2010a, b; Bilenca *et al.* 2012; González-Fischer *et al.* 2012). Para ambas especies la expansión reciente de su distribución en la Región Pampeana se ve reflejada en la estructura genética de sus poblaciones (Chiappero *et al.* 2002a, b) y en información ecológica (Bilenca y Kravetz 1995). A una escala menor, *C. musculinus* se ha convertido en la especie dominante en algunos valles fluviales de varios ríos patagónicos, donde el paisaje original fue mayormente sustituido por pasturas para el ganado y campos de cultivo (Pardiñas *et al.* 2000; de Tommaso *et al.* en prensa).

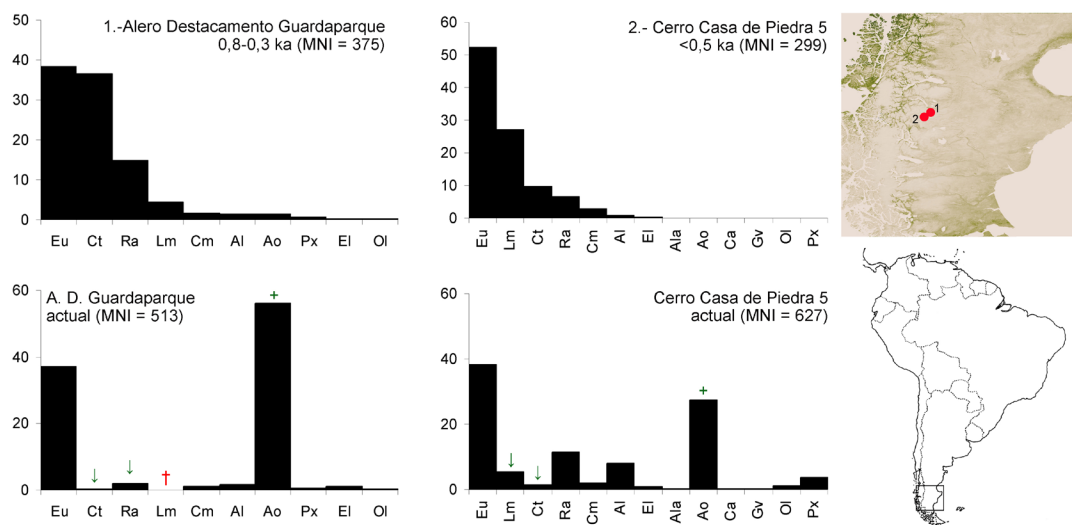
En la Región Patagónica, la generalización de prácticas ganaderas extensivas y el consecuente sobrepastoreo se han traducido en una progresiva arbustización y en una disminución de la cobertura herbácea y aumento del suelo desnudo (León y Aguiar 1985; Ares *et al.* 1995; Perelman *et al.* 1997; Bertiller y Bisigato 1998). Esta transformación del paisaje natural durante la última centuria parece haber disparado incrementos en la frecuencia de ciertos taxones. Tales son los casos de *Abrothrix olivacea* en los ambientes ecotonales occidentales y de *Eligmodontia* spp. en las estepas arbustivas orientales (e. g. Monjeau 1989; Pardiñas 1999a; Teta *et al.* 2005). La dominancia en los conjuntos actuales de *A. olivacea* también ha sido verificada en las estepas arbustivas y herbáceas del sudoeste de Mendoza, donde este roedor aumentó considerablemente su participación en los ensamblajes con respecto a su devenir holocénico (Fernández 2012). Del mismo modo, *Eligmodontia* se ha convertido en el taxón más común en muestras actuales del noroeste argentino, en áreas modificadas por la ganadería ovina y caprina (Ortiz 2001; Ortiz *et al.* 2011). Un fenómeno similar ocurre con *Oligoryzomys longicaudatus*, que al menos localmente parece haber incrementado drásticamente su abundancia en sectores dominados por la exótica rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*), un arbusto en el que encuentra refugio y alimento (Pardiñas y Teta 2013). Al igual que en el caso de *Calomys* spp., los sigmodontinos aquí discutidos son también de tamaño pequeño y elevado potencial reproductivo (e. g. Pearson *et al.* 1987; Guthmann *et al.* 1997).

*¿Impacto antrópico o cambio climático?* Distintos autores han vinculado los procesos de extinción y declinación de micromamíferos en el sur de América del Sur en tiempos históricos con el impacto de actividades de origen antrópico. Entre estas, las más relevantes -por su extensión y potencial capacidad modificadora- fueron la introducción de ganado, la quema de pastizales, la extracción de leña, la diseminación de malezas, la conversión de los pastizales en agroecosistemas y la urbanización creciente (e. g. Soriano *et al.* 1992; Ghera *et al.* 1998; Morello *et al.* 2000). Las poblaciones de vacas (*Bos taurus*) y caballos (*Equus caballus*) cimarrones se volvieron muy abundantes en los campos de la Región Pampeana poco después de sus introducciones hacia mediados del siglo XVI (Giberti 1986), ejerciendo efectos negativos sobre el suelo y la vegetación



(Rapoport 1996; Ghera et al. 1998). Sin embargo, los cambios estructurales más significativos ocurrieron hacia finales del Siglo XIX y primeros años del Siglo XX, con la conversión extensiva de los pastizales naturales a cultivos de cereales y oleaginosas (Ghera et al. 1998). El impacto de estos cambios sobre la fauna ha sido repetidamente destacado, incluyendo la virtual extinción de varios ungulados nativos y carnívoros tope (Galliari et al. 1991). Teta et al. (2013) plantearon que el empleo de fuego, cuya frecuencia se intensificó hacia la etapa ecuestre, habría sido un elemento determinante en la reorganización de los ensamblajes, al menos en la Región Pampeana. La quema de pastizales en este sector fue una constante durante los siglos XVII y XVIII, tal como lo indican los relatos de viajeros y naturalistas (e. g. F. de Azara, C. Darwin). Aunque poco sabemos experimentalmente sobre el potencial impacto de los incendios sobre las comunidades de micromamíferos pampeanos, los datos disponibles indican un efecto negativo, especialmente sobre la riqueza y la densidad de individuos (Comparatore et al. 1996). En ambientes sucesionales post-fuego en arbustales de Entre Ríos, *Calomys* parece ser uno de los primeros colonizadores (Marconi 1988). Luego de incendios en jarillales del monte en el nordeste del Chubut, *Eligmodontia* ha mostrado picos de frecuencia (Osorio 2003) y una situación similar se ha planteado para el Monte de Mendoza (Ojeda 1989).

**Figura 4.** Muestras fósiles (arriba) y actuales (abajo) seleccionadas para la Patagonia sudoccidental, indicando cambios en la abundancia de micromamíferos (expresada como porcentaje del número mínimo de individuos [MNI]). Las cruces señalan extinciones; la flecha hacia abajo declinaciones en la abundancia y el signo + un aumento en la representación. Para una referencia de las abreviaturas, véase el Apéndice 1.



Para la Región Patagónica, el mayor impacto se produjo a partir de las grandes concentraciones de ganado ovino que tuvieron su acmé en la década de 1950 (Aagesen 2000) y, más localmente, en el desarrollo de oasis agrícolas en los valles fluviales (e. g. Williams 1975). El efecto de las ovejas no sólo se reflejó en el sobrepastoreo y consecuente desertización, sino también en la compactación de los suelos, que podría haber afectado la viabilidad de las poblaciones de algunos roedores subterráneos (e. g. *Ctenomys* spp., cf. Osgood 1943; *Tympanoctomys kirchnerorum*, cf. Udrizar Sauthier et al. 2009, Pardiñas et al. 2012).

El crecimiento de las áreas urbanas, especialmente durante el último siglo, añade un factor antrópico más de modificación de los ecosistemas naturales. Este proceso, que suele ocurrir lentamente, se caracteriza por su irreversibilidad y por producir una

considerable reducción de los servicios ecológicos (Morello *et al.* 2000). El efecto de la urbanización sobre las comunidades de micromamíferos ha sido poco estudiado en América del Sur, pero la evidencia disponible indica que produciría un reemplazo prácticamente total de las especies nativas por roedores comensales exóticos, como *Rattus spp.* y *Mus musculus*, al menos en aquellos sectores más profundamente modificados (Cavia *et al.* 2008; Teta *et al.* 2013). En el estudio de los ensamblajes de roedores en un gradiente urbano-rural, Herculini (2007) indicó que los mayores valores de diversidad se registraban hacia contextos intermedios, en áreas suburbanas (véase también Teta *et al.* 2013). Esta situación estaba dada por la dominancia de uno o dos taxones en los extremos y una participación más equitativa de las mismas especies en áreas de transición (Herculini 2007).

Más en general, en la mayoría de los casos no hay evidencias conclusivas que sugieran que las comunidades actuales de micromamíferos hayan sido afectadas, al menos significativamente, por eventos climáticos recientes. Se han documentado situaciones ambientales que podrían vincularse con la Anomalía Climática Medieval (ACM [siglos IX-XIII]) o la PEH, en particular sequías, como aquellas que asolaron la Región Pampeana en los siglos XVIII y XIX (cf. Deschamps *et al.* 2003) o que generaron bajos niveles en lagos de la Patagonia (Stine y Stine 1990). Sin embargo, tales situaciones parecen haber tenido poco impacto en la dinámica específica de las comunidades de micromamíferos, al menos a juzgar por la estabilidad que se registra en los conjuntos fósiles (e. g. Pardiñas y Teta 2013). No obstante, es posible que algunos de estos pulsos climáticos hayan impactado de forma negativa, en asociación con el escenario general de disturbio. Por ejemplo, Teta *et al.* (2012) han conjeturado que la disminución de los parches húmedos de pastizal que indican las crónicas del siglo XVIII -por efecto de las sequías y de la predilección del ganado por estos lugares (Montoya 1984)- bien podría haber jugado un papel importante en la retracción de *Bibimys torresi* o *Pseudoryzomys simplex*, que plausiblemente ocupaban esos sectores. Contra lo expresado previamente, existen al menos algunos casos donde el efecto del clima pudo haber mostrado un papel central en los eventos de expansión y retracción distribucional. Un ejemplo de esta aseveración es el caso de la distribución holocénica del roedor anfibio *Holochilus brasiliensis* en latitudes medias de Argentina. Este orizomino de stirpe subtropical se habría visto favorecido por las condiciones más cálidas y benignas asociadas a la ACM y colonizado, durante el Holoceno tardío, las sierras centrales de Córdoba y los grandes ríos del norte de la Patagonia. Su posterior retracción parece vincularse con el advenimiento de las condiciones más frías y secas que caracterizaron a la PEH (Teta *et al.* 2005; Pardiñas y Teta 2011).

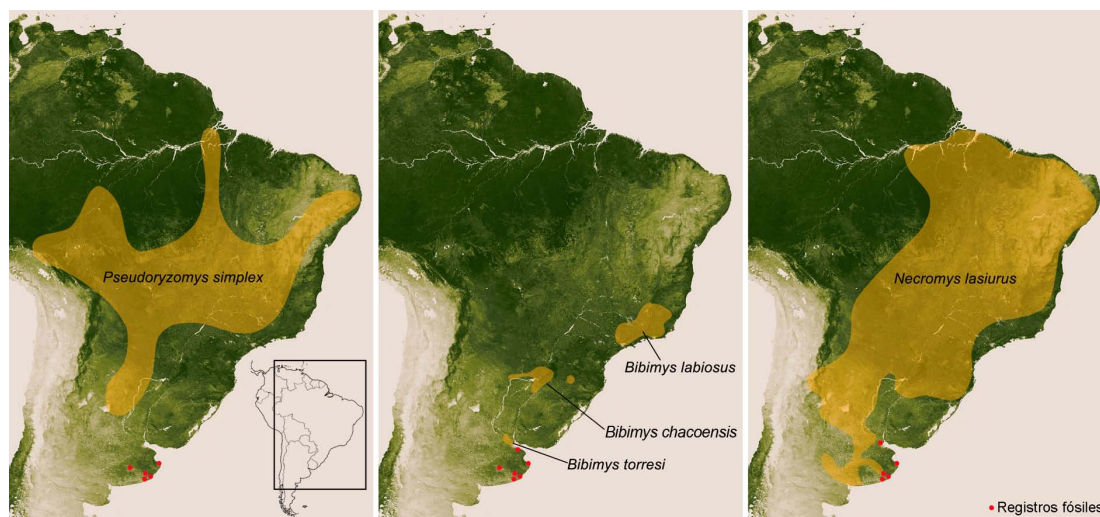
*El impacto sobre los esquemas taxonómicos y zoogeográficos.* Un aspecto poco explorado de la situación expuesta previamente es el potencial impacto de las extinciones regionales recientes en la elaboración de hipótesis taxonómicas y esquemas zoogeográficos. El género *Bibimys* constituye un buen ejemplo para discutir esta aseveración. Este akodontino tiene un área de distribución que incluye tres núcleos disjuntos, uno en el sudeste de Brasil, otro en el nordeste de Argentina y este de Paraguay y un tercero en el centro-este de Argentina, circunscripto al denominado Delta del río Paraná (Massoia 1979; Pardiñas 1996; D'Elía *et al.* 2005; Fig. 5). Desde una perspectiva

histórica, la discontinuidad entre poblaciones, involucrando en todos los casos distancias de cientos de kilómetros, apoyó -explícita o tácitamente- la hipótesis de que se trataba de especies distintas (Pardiñas 1996). De esta forma se han mantenido los taxones *B. labiosus* (Brasil), *B. chacoensis* (Argentina norte y Paraguay) y *B. torresi* (Argentina central). Sin embargo, las evidencias moleculares y morfológicas sugieren que *Bibimys* sería monotípico (D'Elía et al. 2005). El registro de este roedor en distintos sitios del Holoceno tardío de la provincia de Buenos Aires (Fig. 5) y los bajos niveles de divergencia génica entre individuos de Argentina, Paraguay y Brasil no contradicen la hipótesis de una retracción reciente, sugiriendo que las discontinuidades geográficas podrían ser el resultado de extinciones regionales ocurridas en los últimos cientos de años (Pardiñas 1996, 1999a; Teta et al. 2004). De las tres especies reconocidas actualmente, la de extensión más austral es *B. torresi*, que es a su vez la de mayor tamaño, quizás reflejando cierta variación clinal. Para este taxón se han consignado capturas en ceibales, pastizales periselváticos, espadañales y pajonales altos en terrenos inundables (Massoia 1979; Pardiñas et al. 2010b). Su registro para el Holoceno tardío en sectores centrales de la Región Pampeana sugiere que también habría ocupado pastizales en terrenos más altos, incluso en áreas serranas, probablemente en la cercanía de cursos o cuerpos de agua (Pardiñas 1999a; Scheifler et al. 2012).

El caso de *Pseudoryzomys simplex* repite parcialmente la situación de *B. torresi*. *Pseudoryzomys simplex* es considerado como un elemento típicamente chaqueño, al menos en la porción austral de su geonemia (Voss y Myers 1991). Su distribución conocida en Argentina se restringe al Chaco Húmedo de las provincias de Formosa, Chaco y Santa Fe (Pardiñas et al. 2004). Sin embargo, hasta hace menos de 200 años este orizomino alcanzaba el sudeste de la provincia de Buenos Aires, donde incluso llegó a ser dominante en algunas comunidades (Teta et al. 2013; Fig. 5). En este contexto, no sería descabellado suponer que *Pseudoryzomys* habría sido una forma chaco-pampeana, al menos en su expresión austral. En otras palabras, su apreciación como estrictamente chaqueña, para los esquemas zoogeográficos, sería un artefacto producto de su extinción reciente en la Pampasia.

Para Patagonia, el caso de *Abrothrix olivacea* ilustra una situación análoga a las comentadas. Esta especie, usualmente tipificada como de la estepa patagónica y áreas boscosas adyacentes (Pearson 1995), posee varios registros aislados en el desierto del Monte (Pardiñas et al. 2003). Algunas de estas referencias tienen más de ocho décadas y fueron omitidas en la literatura posterior (e. g. Laguna del Barro, Rawson [Thomas 1929]) y otras corresponden a ejemplares depositados en colecciones, en todos los casos capturados hace más de treinta años (e. g. Choele Choel [1928], Puerto Madryn [1979]). El caso de este roedor resulta paradójico, ya que si bien por un lado desapareció del Monte austral, su frecuencia aumentó considerablemente en la Patagonia occidental (e. g. Pardiñas 1998; Pardiñas y Teta 2013). En este contexto, una hipótesis de trabajo es que ambos procesos -retracción en un ambiente y expansión en otro- hubieran estado disparados por el impacto antrópico actuando negativa y positivamente en dos contextos ambientales contrastantes. Alternativamente, su retracción y consecuente extirpación regional en el Monte podría vincularse con causales climáticas, en particular con una paulatina tendencia durante el Holoceno tardío hacia la aridificación de la Patagonia norte (Manzini et al. 2008).

En suma, la extinción regional y reciente de algunos taxones supone ciertos sesgos que deberían ser considerados a la hora de elaborar esquemas taxonómicos y zoogeográficos. El impacto de esta omisión no ha sido mensurado, pero a juzgar por los ejemplos antes expuestos podría ser importante. Pardiñas *et al.* (2010a), en un análisis biogeográfico de las comunidades de roedores sigmodontinos pampeanos, han argumentado que las aproximaciones zoogeográficas efectuadas a partir de estos ensambles “artefactuales” podrían traducirse en una dilución de las barreras o en relaciones espurias entre distintas unidades. En el ejemplo de la Región Pampeana, la reputada pobreza de especies de esta unidad florística ha sido usualmente atribuida a su situación ecotonal entre dos grandes bloques faunísticos (Ringuelet 1960). Sin embargo, en realidad, bien podría responder al deterioro profundo, extensivo y reciente de los ecosistemas y la consecuente homogeneización de su biota (Rapoport 1996).



**Figura 5.** Distribuciones recientes (sombreado anaranjado) y fósiles durante el Holoceno tardío (puntos rojos) para algunos taxones de Sigmodontinae en América del Sur (compilado de varias fuentes, véase el texto para más detalle).

*Implicancias sobre la conservación.* La evidencia presentada previamente indica que incluso especies ampliamente distribuidas, cuyo estatus oficial a nivel global por parte de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) es de Preocupación Menor (LC), han sufrido retracciones recientes (*i. e.* últimos siglos) que involucran de cientos a miles de kilómetros. A juzgar por el registro fósil, estos procesos parecen haber ocurrido en forma más o menos rápida, en un lapso quizás no mayor a 100-200 años. Por regla general, las estimaciones de la UICN no consideran en su evaluación más de 10 años o tres generaciones hacia el pasado, dejando de lado eventos relativamente recientes y significativos en la supervivencia de las especies. De hecho, sobre 46 especies de roedores del Cono Sur de América del Sur consideradas como LC por la UICN y con registro fósil para los últimos 500 años, 23 (50%) han experimentado retracciones en sus áreas de distribución o reducciones drásticas de su abundancia durante el Holoceno más tardío (Tabla 1). Esta situación obliga a ser cautelosos en categorizaciones futuras, abriendo la posibilidad de considerar un segmento más amplio de la historia de los taxones, que destaque sus respuestas previas frente a cambios ambientales excepcionales.

Amori *et al.* (2013) han sugerido que en América del Sur las especies de roedores más amenazadas son especialistas de pastizales, matorrales o selvas. El registro fósil

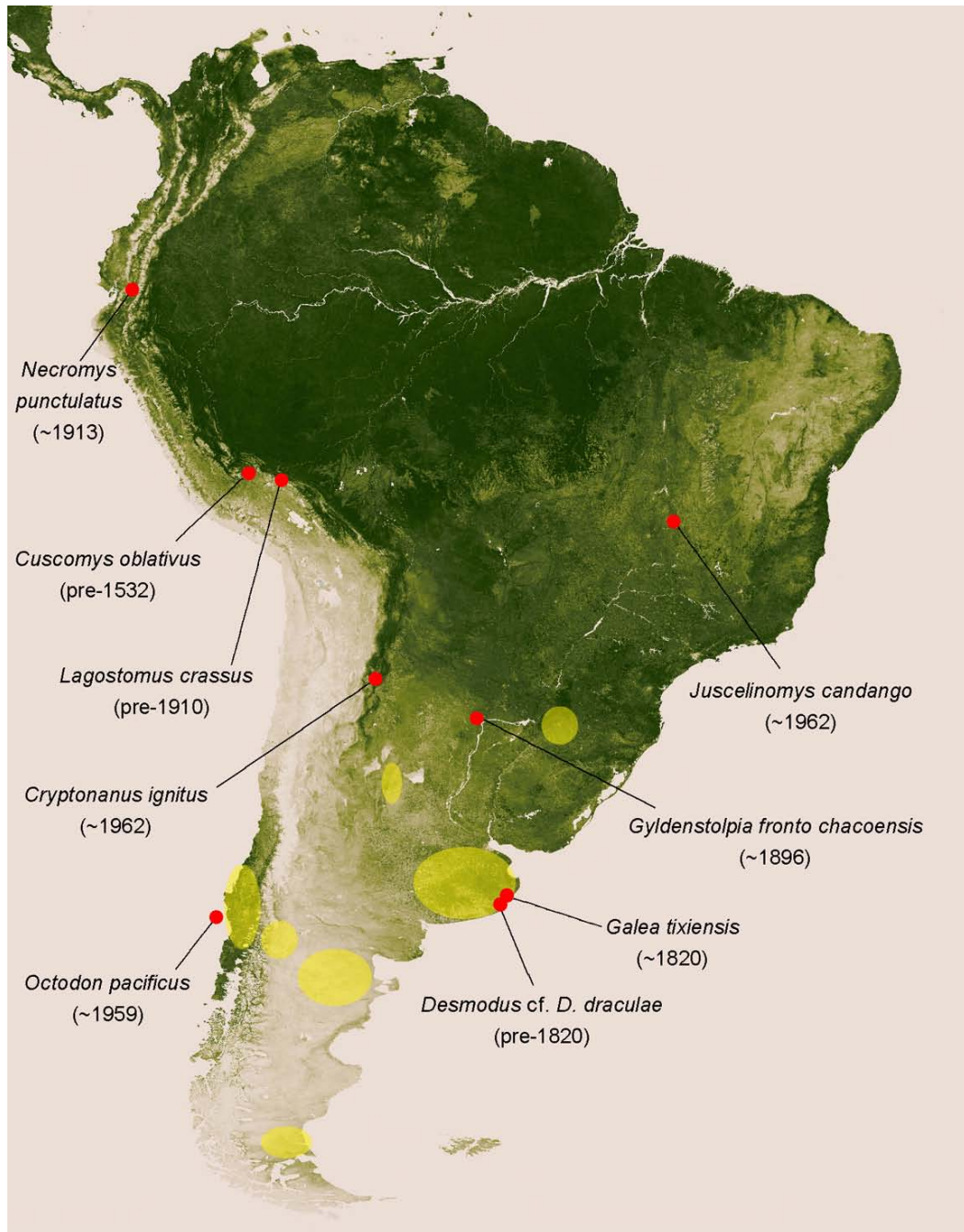
de la Región Pampeana es consistente con esta hipótesis, desde que en este bioma se han perdido hasta seis especies en algunas localidades en los últimos 0,5 ka (e. g. Pardiñas 1999a, 2000; Teta et al. 2013; Fig. 1, 5 y 6). En suma, la situación destacada por Amori et al. (2013) y este trabajo plantean la necesidad de enfocar las estrategias de conservación hacia áreas de pastizal y matorral o a los mosaicos entre estos ambientes y áreas forestadas (véase también Emmons 2009).

Para muchas especies supuestamente extintas, se requieren nuevos trabajos de campo que permitan confirmar o descartar esa hipótesis. Además, son necesarias aproximaciones novedosas que contribuyan a despejar la incertidumbre taxonómica que rodea a algunos de estos taxones. Por ejemplo, *Galea tixiensis* se erige como una especie extinta propia del sistema serrano de Tandilia, en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Quintana 2001b). Aparentemente, este cávido habría mantenido poblaciones importantes durante todo el Holoceno, a juzgar por la secuencia del sitio Cueva Tixi, para declinar y desaparecer con un último registro hace ~170 ar AP. En su lugar hoy día habita la región -y extensivamente en la Argentina- *Galea leucoblephara*. Sin embargo, son necesarios nuevos estudios que permitan, por un lado, discutir si los rasgos morfológicos propuestos como diagnósticos de *G. tixiensis* son definitorios de estatus específico o si son simplemente variaciones dentro de *G. leucoblephara*. Por el otro, también sería conveniente un relevamiento extensivo de las sierras de Tandilia destinado a la detección de potenciales poblaciones relictuales de *G. tixiensis*. Una situación similar se plantea con respecto a *Cryptonanus ignutus*, que para algunos autores podría constituir un sinónimo de *C. chacoensis* (Voss et al. 2005).

La extinción biológica de una especie representa el punto final de una larga secuencia de declinaciones poblacionales y extinciones locales (Collen et al. 2011). Por lo tanto, comprender las causas que guían estos procesos constituye un paso imprescindible en la elaboración de planes adecuados de manejo y conservación. Por ejemplo, desconocemos cuantas especies están pagando todavía su “deuda de extinción” (e. g. Jackson y Sax 2010; Kuussaari et al. 2010; Hylander y Ehrlén 2013), especialmente en ambientes que han sido profundamente alterados. Del mismo modo, tampoco sabemos cómo pudo haber influido en este proceso la regulación “desde arriba” que ejercían depredadores mayores, como el puma o el yaguararé, sobre los depredadores medianos o menores, como zorros o zorrinos. El relajamiento de los niveles medios de las cadenas tróficas -ante la ausencia de grandes depredadores- pudo haber influido negativamente sobre las poblaciones de roedores, tal como ha sido demostrado a escala ecológica (e. g. Johnson et al. 2006 para Australia). A esto debe sumarse la presencia de perros cimarrones (*Canis familiaris*), cuya abundancia durante los siglos XVIII y XIX fue destacada por distintos autores (e. g. Gibson 1908; MacCann 1939) y que seguramente hayan ejercido un efecto negativo sobre la fauna. La perspectiva que ofrecen los estudios de conjuntos fósiles y arqueológicos resulta promisorio en este sentido, aportando evidencias en un rango temporal más extenso que los usualmente considerados (e. g. Terry 2010). El hallazgo y estudio de nuevos yacimientos es indispensable para seguir sumando elementos, a la vez que es necesario un conocimiento más completo de las comunidades actuales.

Estudios realizados en Australia sugieren que numerosas especies de micromamíferos no sólo han sufrido declinaciones severas en su distribución y abundancia, sino que también se habría contraído el nicho que ocupaban. En efecto, hay taxones que

en la etapa previa a la llegada de los europeos habitaban una mayor diversidad de ambientes y regiones (Bilney *et al.* 2010). Al menos conjeturalmente, no se puede dejar de pensar en cierto paralelismo entre el ejemplo australiano y la situación de especies como *P. simplex* o *B. torresi*, que desaparecieron por completo de los pastizales de la Pampasia. Sin embargo, este es otro aspecto que permanece inexplorado y a la espera de aproximaciones detalladas.



**Figura 6.** Extinciones recientes (últimos 500 años) de mamíferos en América del Sur y su cronología (compilado de varias fuentes, véase el texto para más detalle). Las áreas sombreadas de amarillo en el cono sur señalan sectores en los que se han detectado una o más extinciones locales de especies.

*Declinación de micromamíferos en el Hemisferio Sur.* La declinación y extinción de especies durante el segmento más tardío del Holoceno es un fenómeno generalizado en el Hemisferio Sur. En Sudáfrica, Avery (1992) vinculó la dominancia de especies

oportunistas y una declinación de la diversidad con el impacto de actividades agropecuarias, aunque reconociendo diferencias locales y una mayor o menor influencia del clima con variación regional. De acuerdo con esta autora, la influencia antrópica comienza tempranamente, a través del establecimiento de poblaciones de pastores en áreas abiertas de pastizal hacia 1-2 ka y recrudece en los últimos 100-150 años, con la agricultura y ganadería extensiva realizada por los colonos europeos. Para Avery (1987, 1992, 1997), las retracciones recientes (< 200 años) y significativas en la distribución de algunos taxones se vincularían con ciertas tendencias climáticas y/o la introducción de ganado ovino y la consecuente reducción de los parches de pastizal. Avery (1981) sugiere incluso que la distribución fragmentaria de algunas especies podría relacionarse con el efecto reciente del sobrepastoreo. A su vez, indica que el establecimiento regional de granjeros y pastores favoreció la expansión de formas comensales como aquellas de los géneros *Mus* y *Rattus*.

En Chile, Simonetti (1994) planteó una situación similar, relacionando la desaparición de algunas especies de octodóntidos con la extracción de leña realizada por las comunidades aborígenes hacia 1.7 ka. Otros empobrecimientos menos explorados -pero igualmente profundos- parecen haber tenido lugar en sectores norandinos de Ecuador. Los cricétidos del Holoceno tardío en la localidad de La Calera componían una comunidad diversa incluyendo un taxón de afinidades inciertas, *Copemyodon*, hoy día aparentemente extinto. Los trampeos en las mismas áreas revelan ensamblajes pauperizados, quizás en consonancia con un largo proceso de impacto antrópico pre- y posthispanico (Fejfar *et al.* 1993, 1996). Los ejemplos mencionados sugieren que si bien el impacto antrópico ha sido más acusado en los últimos 500 años, ya en etapas anteriores se podría haber hecho sentir la influencia de la presencia humana, al menos localmente. En general, la naturaleza y extensión del impacto humano prehistórico (> 500 años) sobre las comunidades contemporáneas ha sido ignorado, quizá por no tener la magnitud de los cambios ocurridos en los últimos cientos de años.

En Australia, por su condición insular, la situación ha sido más crítica. Casi la mitad de los mamíferos que se extinguieron durante los últimos 200 años eran endémicos de esa isla. En efecto, de 250 mamíferos nativos, al menos 24 pueden considerarse extintos y otros 26 se sostienen en áreas que representan no más del 20% de su distribución original (Short y Smith 1994). En su mayoría, se trata de roedores y marsupiales de tamaño pequeño a mediano, con pesos entre 30 y 5,500 g. La extirpación regional de especies ha sido más acusada en el interior árido, en áreas transformadas extensivamente al cultivo de cereales y la ganadería ovina (Short y Smith 1994). En las áreas forestadas del sudeste australiano, de 28 especies detectadas en muestras fósiles (0.4-0.1 ka) generadas por la lechuza *Tyto tenebricosa*, sólo 10 se registran en la dieta actual de esta misma rapaz (Bilney *et al.* 2010). La introducción de depredadores exóticos de tamaño mediano parece haber jugado un papel central en estos procesos, por su fuerte presión sobre las comunidades de pequeños mamíferos (Jonson *et al.* 2006). A esto se sumaría la alteración de los regímenes naturales de fuego, especialmente en extensión e intensidad.

## **Conclusiones**

Esta contribución revela que durante los últimos 500 años se produjeron cambios significativos en los ensamblajes de micromamíferos del sur de América del Sur. Estos

cambios han incluido desde el aumento, muchas veces dramático, de especies oportunistas, hasta la extinción regional de otros taxones. Sin embargo, las causales de estos procesos -de componente antrópico mayoritario- no resultan por el momento claras ni, quizás, dependientes de un único factor. Del mismo modo, tampoco tenemos un conocimiento detallado de la cronología de estos sucesos, más allá de coincidir laxamente en que se habrían producido en forma posterior a la llegada de los europeos.

Por otro lado, varias especies que presentan marcadas retracciones parecen estar respondiendo a un proceso de cambio climático, en particular en Patagonia, a escala milenaria y que habría favorecido la expansión de elementos orientales en detrimento de aquellos occidentales (e. g. Pardiñas *et al.* 2012). Superpuesto a este proceso se verifican situaciones más puntuales de impacto antrópico de gran magnitud (*i. e.* sobrepastoreo, desertificación), que parecen haber disparado reestructuraciones locales profundas en los ensambles, con reducciones significativas de la riqueza y diversidad de especies.

En suma, tanto en el caso de América del Sur como de otras áreas del Hemisferio Sur, las comunidades de micromamíferos parecen haber sido profundamente afectadas en su estructura en la etapa inmediatamente posterior a la llegada de los europeos. Si bien existen esperables diferencias locales, las actividades que parecen haber contribuido más con estos cambios son la ganadería extensiva, los cambios en los regímenes de fuego y la transformación de los ambientes naturales en agroecosistemas. Para algunos taxones, nuestro entendimiento de su verdadero nicho y potencial ecológico es todavía limitado. Fenómenos como los indicados más arriba (e. g. declinaciones, extinciones locales) podrían resultar en interrupciones severas de las funciones ecosistémicas, cuyas consecuencias a gran escala son desconocidas. En este sentido, la necesidad de establecer planes de manejo y conservación de pequeños mamíferos resulta crucial si lo que se pretende es mantener las funciones provistas por estos animales.

## Agradecimientos

Esta contribución es el resultado de más de una década de estudios, que incluyeron la participación, tanto en el campo como en el gabinete, de numerosas personas. Entre aquellas que han estado más largamente vinculadas con las tareas deseamos agradecer a A. Bernardis, D. Podestá, D. Udrizar-Sauthier y P. Wallace. Hacemos extensivo nuestro reconocimiento a R. Owen (y a través de él, a S. T. Álvarez), por invitarnos a participar de este volumen especial y por sus comentarios, que junto con los de tres evaluadores anónimos, contribuyeron a mejorar este manuscrito. El soporte económico fue provisto por los proyectos de investigación PIP (CONICET) 6179, Grant 7813-05 (National Geographic Society) y PICT 2008, #0547 (ANPCyT).

## Literatura citada

- AAGESEN, D.** 2000. Crisis and conservation at the end of the world: sheep ranching in Argentine Patagonia. *Environmental Conservation* 27:208–215.
- ALLEN, J. A.** 1905. I. The Mammalia of Southern Patagonia. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Volume 3, Zoölogy, Princeton, EE.UU.



- AMORI, G., F. CHIOZZA, B. D. PATTERSON, C. RONDININI, J. SCHIPPER Y L. LUISSELLI.** 2013. Species richness and distribution of Neotropical rodents, with conservation implications. *Mammalia* 77:1-19.
- ANDREWS, P.** 1990. Owls, caves and fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene Cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. Chicago, University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- ARES, J., A. M. BEESKOW, M. BERTILLER, M. ROSTAGNO, M. IRUSARRI, J. ANCHORENA, G. DEFOSSE, Y C. MERINO.** 1995. Structural and Dynamic characteristics of overgrazed lands of northern Patagonia, Argentina. Pp. 149–175 en *Managed Grasslands* (Breymer, A., ed.). Elsevier Science Publishers B. V. Amsterdam, Holanda.
- AVERY, D. M.** 1981. Holocene micromammalian faunas from the northern Cape Province, South Africa. *South African Journal of Science* 77:265–273.
- AVERY, D. M.** 1982. Micromammal as palaeoenvironmental indicators and an interpretation of the late Quaternary in the southern Cape Province, South Africa. *Annals of the South African Museum* 85:183–374.
- AVERY, D. M.** 1987. Micromammalian evidence for natural vegetation and the introduction of farming during the Holocene in the Magaliesberg, Transvaal. *South African Journal of Science* 83:221–225.
- AVERY, D. M.** 1992. Micromammals and the environment of early pastoralists at Spoeg river, western Cape Province, South Africa. *South African Archaeological Bulletin* 47:116–121
- AVERY, D. M.** 1997. Micromammals and the Holocene environment of Rose Cottage Cave. *South African Journal of Science* 93:445–448.
- BARNOSKY, A. D., Y E. L. LINDSEY.** 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International* 217:10–29.
- BELLOCQ, M. I.** 2000. A review of the trophic ecology of the barn owl in Argentina. *Journal of Raptor Research* 34:108–119.
- BILENCA, D., Y F. KRÁVETZ.** 1995. Patrones de abundancia relativa en ensambles de pequeños roedores de la región pampeana. *Ecología Austral* 5:21–30.
- BILENCA, D., M. CODESIDO, C. GONZÁLEZ FISCHER, L. PÉREZ CARUSI, E. ZUFIAURRE, Y A. ABBA.** 2012. Impactos de la transformación agropecuaria sobre la biodiversidad en la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s. 14:189-198.
- BILNEY, R. J., R. COOKE, Y J. G. WHITE.** 2010. Underestimated and severe: Small mammal decline from the forests of south-eastern Australia since European settlement, as revealed by a top-order predator. *Biological Conservation* 143:52–59.
- BERTILLER, M. B., Y A. BISIGATO.** 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. Pp. 191–199 en *Ecosistemas patagónicos* (Oesterheld, M., M. R. Aguiar, y J. M. Paruelo, eds.). *Ecología Austral* 8:75–308.
- BÓ, M. S., A. V. BALADRÓN, Y L. M. BIONDI.** 2007. Ecología trófica de Falconiformes y Strigiformes: tiempo de síntesis. *Hornero* 22:97–115.

- BORRERO, L. A.** 2007. Extinction of Pleistocene megamammals in South America: The lost evidence. *Quaternary International* 185:69-74.
- BROWN, J. H.** 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- CAVIA, R., G. R. CUETO, Y O. V. SUÁREZ.** 2008. Changes in rodent communities according to the landscape structure in an urban ecosystem. *Landscape and Urban Planning* 90:11–19.
- CÉSPEDES DEL CASTILLO, G.** 2009. *América Hispánica, 1492–1898*. Marcial Pons, Ediciones de Historia. Barcelona, España.
- CHAN, Y. L., E. A. LACEY, O. P. PEARSON, Y E. A. HADLY.** 2005. Ancient DNA reveals Holocene loss of genetic diversity in a South American rodent. *Biology Letters* 1:423–426.
- CHAN, Y. L., Y E. A. HADLY.** 2011. Genetic variation over 10,000 years in *Ctenomys*: comparative phylochronology provides a temporal perspective on rarity, environmental change and demography. *Molecular Ecology* 20:4592–4605.
- CHIAPPERO, M. B., M. S. SABATTINI, A. BLANCO, G. E. CALDERÓN, Y C. N. GARDENAL.** 2002a. Gene flow among *Calomys musculinus* (Rodentia, Muridae) populations in Argentina. *Genetica* 114:63–72.
- CHIAPPERO, M. B., A. BLANCO, G. E. CALDERÓN, M. S. SABATTINI, Y C. N. GARDENAL.** 2002b. Genetic structure of populations of *Calomys laucha* (Muridae, Sigmodontinae) from Central Argentina. *Biochemical Systematics and Ecology* 30:1023–1036.
- CIONE, A. L., E. P. TONNI, Y L. SOIBELZON.** 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5:1-19.
- CODESIDO, M., C. GONZALEZ-FISHER, Y D. N. BILENCA.** 2011. Distributional changes of landbird species in agroecosystems of Central Argentina. *The Condor* 113:266–273.
- CODESIDO, M., C. GONZALEZ-FISHER, Y D. N. BILENCA.** 2012. Agricultural land-use, avian nesting and rarity in the Pampas of central Argentina. *Emu* 112:46–54.
- COLLEN, B., L. MCRAE, S. DEINET, A. DE PALMA, T. CARRANZA, N. COOPER, J. LOH, Y J. E. M. BAILLIE.** 2011. Predicting how populations decline to extinction. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 366:2577–2586.
- COMPARATORE, V. M., M. M. MARTÍNEZ, A. I. VASALLO, M. BARG, Y J. P. ISACCH.** 1996. Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (Paja Colorada) manejados con fuego (Prov. de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 21:228–237.
- D'ELÍA, G., U. F. J. PARDIÑAS, Y P. MYERS.** 2005. An introduction to the genus *Bibimys* (Rodentia: Sigmodontinae): Phylogenetic position and alpha taxonomy. Pp. 211–246 en *Mammalian diversification: from Chromosomes to Phylogeography* (A Celebration of the Career of James L. Patton) (Lacey, E., y P. Myers, eds.). University of California Publication in Zoology. Berkeley, EE.UU.
- DESCHAMPS, J., O. OTERO, Y E. P. TONNI.** 2003. Cambio climático en la pampa bonaerense: las precipitaciones desde los siglos XVIII al XX:1–18. Documento de Trabajo N° 109, Universidad de Belgrano. Disponible en la red: [http://www.ub.edu.ar/investigaciones/dt\\_nuevos/109\\_deschamps.pdf](http://www.ub.edu.ar/investigaciones/dt_nuevos/109_deschamps.pdf)

- DE TOMMASO, D. C., A. E. FORMOSO, P. TETA, D. E. UDRIZAR SAUTHIER, Y U. F. J. PARDIÑAS. En prensa. Distribución geográfica de *Calomys musculinus* (Rodentia, Sigmodontinae) en Patagonia. *Mastozoología Neotropical*.
- DEVICTOR, V., R. JULLIARD, Y F. JIGUET. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117:507–514.
- DI GIACOMO, A. S., Y A. G. DI GIACOMO. 2004. Extinción, historia natural y conservación de las Poblaciones del Yetapá de Collar (*Alectrurus risora*) en la Argentina. *Ornitología Neotropical* 15:145–157.
- EMMONS L. H. 2009. Long-term variation in small mammal abundance in forest and savanna of Bolivian Cerrado. *Biotropica* 41:493–502.
- FEJFAR, O., A. BLASETTI, G. CALDERONI, M. COLTORTI, G. FICCARELLI, F. MASINI, L. ROOK, Y D. TORRE. 1993. New fossil finds of Cricetids in Northern Ecuador. *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon* 125:151–167.
- FEJFAR, O., G. FICCARELLI, C. MEZZABOTTA, M. MORENO ESPINOSA, L. ROOK, Y D. TORRE. 1996. First record of a Copemyne-Peromyscine form in South America. Hypotheses on its ancestry in Palearctic. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38:137–145.
- FERNÁNDEZ, F. J. 2012. Microvertebrados del Holoceno de sitios arqueológicos en el sur de Mendoza (República Argentina): Aspectos tafonómicos y sus implicancias en la subsistencia humana. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de la Plata. Buenos Aires, Argentina.
- FORMOSO, A. E. 2013. Ensamblajes de micromamíferos y variables ambientales en Patagonia continental extra-andina argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de la Plata. Buenos Aires, Argentina.
- FRAGA, R. M. 2003. Distribution, natural history and conservation of the Black-and-white Monjita (*Heteroxolmis dominicana*) in Argentina, a species vulnerable to extinction. *Ornitología Neotropical* 14:145–156.
- GALEANO, E. 1971. Las venas abiertas de América Latina. Editorial Siglo XXI. Buenos Aires, Argentina.
- GALLIARI, C. A, W. D. BERMAN, Y F. J. GOIN. 1991. Mamíferos. Situación Ambiental de la provincia de Buenos Aires. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental. *Comisión Investigaciones Científicas* 1:1–35. La Plata, Argentina.
- GALLIARI, C. A., Y U. F. J. PARDIÑAS. 2000. Taxonomy and distribution of the sigmodontine rodents of genus *Necromys* in central Argentina and Uruguay. *Acta Theriologica* 45:211–232.
- GARCÍA ESPONDA, C. M., L. J. M. DE SANTIS, J. I. NORIEGA, G. O. PAGNONI, G. J. MOREIRA, Y M. N. BERTELLOTTI. 1998. The diet of *Tyto alba* (Strigiformes: Tytonidae) in the lower Chubut valley river (Argentina). *Neotrópica* 44:57–63.
- GIBERTI, H. C. E. 1986. Historia económica de la ganadería argentina. Biblioteca argentina de historia y política. Hyspamérica Ediciones Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- GIBSON, H. 1908. La Evolución Ganadera. Pp. 57-99 en Censo Agropecuario Nacional, 1908, Tomo III. Buenos Aires, Argentina.

- GHERSA, C. M., M. A. MARTINEZ-GHERZA, Y R. J. C. LEON.** 1998. Cambios en el paisaje pampeano y sus efectos sobre los sistemas de soporte de la vida. Pp. 38–71 en *Hacia una agricultura productiva y sostenible en la pampa* (Solbrig, O. T., y L. Vainesman, comp.). Harvard University Press y Consejo Profesional de Ingeniería Agronómica. Buenos Aires, Argentina.
- GONZÁLEZ FISCHER, C. M., G. BALDI, M. CODESIDO, Y D. BILENCA.** 2012. Seasonal variations in small mammal-landscape associations in temperate agroecosystems: a study case in Buenos Aires province, central Argentina. *Mammalia* 76:339–406.
- GRAY, J. S.** 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 37:19–32.
- GUTHMANN, N., M. LOZADA, J. A. MONJEAU, Y K. M. HEINEMANN.** 1997. Population dynamics of five sigmodontine rodents of northwestern Patagonia. *Acta Theriologica* 42:43–152.
- HAYNES, G.** 2009. *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- HERCOLINI, C.** 2007. Efectos de la urbanización sobre las comunidades de pequeños roedores del Área Metropolitana de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
- HYLANDER, K., Y J. EHLÉN.** 2013. The mechanisms causing extinction debts. *Trends in Ecology and Evolution* 28:341–346.
- JACKSON, S. T., Y D. F. SAX.** 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution* 24:153–160.
- JOHNSON, C. N., J. L. ISAAC, Y D. O. FISHER.** 2007. Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia. *Proceedings of the Royal Society B* 274:341–346.
- KUUSSAARI, M., R. BOMMARCO, R. K. HEIKKINEN, A. HELM, J. KRAUSS, R. LINDBORG, E. OCKINGER, M. PARTEL, J. PINO, F. RODA, C. STEFANESCU, T. TEDER, M. ZOBEL, Y I. STEFFAN-DEWENTER.** 2010. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24:564–571.
- LEÓN, R. J. C., Y M. R. AGUIAR.** 1985. El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenología* 13:181–196.
- LEÓN, R. J. C., D. BRAN, M. COLLANTES, J. M. PARUELO Y A. SORIANO.** 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extraandina. Pp. 75–308 en *Ecosistemas patagónicos* (Oesterheld, M., M.R. Aguiar, y J.M. Paruelo, eds.). *Ecología Austral* 8.
- LOMOLINO, M. V., Y R. CHANNELL.** 1995. Splendid isolation: patterns of geographic range collapse in endangered mammals. *Journal of Mammalogy* 76:335–347.
- MACCANN, W.** 1939. Viaje a caballo por las provincias argentinas. *Dimensión Argentina*, Solar/Hacette.
- MACPHEE, R. D. E., C. FLEMMING, Y D. P. LUNDE.** 1999. “Last occurrence” of the Antillean insectivorous Nesophontes: new radiometric dates and their interpretation. *American Museum Novitates* 3261:1–20.

- MACPHEE, R. D. E., Y C. FLEMMING.** 1999. Requiem Æternam. The last five hundred years of mammalian. Species extinctions. Pp. 333–371 en *Extinctions in near time* (MacPhee, R. D. E., ed.). Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, EE.UU.
- MANZINI, M. V., A. R. PRIETO, M. M. PAEZ, Y F. SCHABITZ.** 2008. Late quaternary vegetation and climate of Patagonia. Pp. 351–368 en *The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego* (Rabassa, J. ed.). *Developments in Quaternary Sciences*, 11. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
- MARCONI, P. N.** 1988. Efecto de las perturbaciones intensas sobre la estructura de las comunidades de roedores. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
- MASSOIA, E.** 1979. Descripción de un género y especie nuevos: *Bibimys torresi* (Mammalia- Rodentia- Cricetidae- Sigmodontinae- Scapteromyini). *Historia Natural* 2:57–63.
- MCKINNEY, M. L., Y J. L. LOCKWOOD.** 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450c453.
- MEDAN, D., J. P. TORRETTA, K. HODARA, E. B. DE LA FUENTE, Y N. H. MONTALDO.** 2011. Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and Conservation* 20:3077–3100.
- MILLS, J. N., B. A. ELLIS, K. T. MCKEE, J. I. MAIZTEGUI, Y J. E. CHILDS.** 1992. Reproductive characteristics of rodent assemblages in cultivated regions of central Argentina. *Journal of Mammalogy* 73:515–526.
- MONJEAU, J. A.** 1989. Ecología y distribución geográfica de los pequeños mamíferos del Parque Nacional Nahuel Huapi y áreas adyacentes. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina.
- MONTOYA, A. J.** 1984. Cómo evolucionó la ganadería en la época del virreinato. Contribución de Manuel José de Lavardén a su desarrollo y mejoramiento. Editorial Plus Ultra. Buenos Aires, Argentina.
- MORELLO, J., G. D. BUZAI, C. A. BAXENDALE, A. F. RODRÍGUEZ, S. D. MATTEUCCI, R. E. GODAGNONE, Y R. R. CASAS.** 2000. Urbanización y consumo de alta fertilidad. El caso del Gran Buenos Aires en la Pampa Ondulada argentina. *Ciencia Hoy* 10:50–61.
- OJEDA, R. A.** 1989. Small mammal responses to fire in the Monte desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 70:416–420.
- ORTIZ, P. E.** 2001. Roedores del Pleistoceno superior del Valle de Tafí (provincia de Tucumán). Implicancias paleoambientales y paleobiogeográficas. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán. San Miguel de Tucumán, Argentina.
- ORTIZ, P. E., J. P. JAYAT, Y U. F. J. PARDIÑAS.** 2011. Fossil sigmodontine rodents of Northwestern Argentina: taxonomy and paleoenvironmental meaning. Pp. 301–316 en *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina* (Salfity, J. A., y R. A. Marquillas, eds.), SCS Publisher. Salta, Argentina.

- OSORIO, M. V.** 2003. Respuesta de micromamíferos al fuego en Península Valdés, analizada a través de la dieta de *Speotyto cunicularia* (Aves: Strigidae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Puerto Madryn, Argentina.
- PARDIÑAS, U. F. J.** 1995. Los roedores cricétidos. Pp. 229–256 en: Evolución climática y biológica de los últimos cinco millones de años en la región pampeana. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental (Alberdi, M. T., G. Leone, y E. P. Tonni, eds.). Monografías Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid, España.
- PARDIÑAS, U. F. J.** 1996. El registro fósil de *Bibimys* Massoia, 1979 (Rodentia). Consideraciones sobre los Scapteromyini (Cricetidae, Sigmodontinae) y su distribución durante el Plioceno-Holoceno en la región pampeana. Mastozoología Neotropical 3:15–38.
- PARDIÑAS, U. F. J.** 1998. Roedores holocénicos del sitio Cerro Casa de Piedra 5 (Santa Cruz, Argentina): tafonomía y paleoambientes. Palimpsesto 5:66–90.
- PARDIÑAS, U. F. J.** 1999a. Los roedores muroideos del pleistoceno tardio-holoceno en la región pampeana (sector este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Buenos Aires, Argentina.
- PARDIÑAS, U. F. J.** 1999b. Fossil murids: Taxonomy, Paleoecology, and Paleoenvironments. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12:225–254.
- PARDIÑAS, U. F. J.** 2000. Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia (Argentina). Arqueología 9:265–340.
- PARDIÑAS, U. F. J., y S. CIRIGNOLI.** 2002. Bibliografía comentada sobre los análisis de egagrópilas de aves rapaces en Argentina. Ornitología Neotropical 13:31-59.
- PARDIÑAS, U. F. J., y P. TETA.** 2011. Fossil history of the marsh rats of the genus *Holochilus* and *Lundomys* (Cricetidae, Sigmodontinae) in southern South America. Estudios Geológicos 67:111–129.
- PARDIÑAS, U. F. J., y P. TETA.** 2013. Holocene stability and recent dramatic changes in micromammalian communities of northwestern Patagonia. Quaternary International 305:127–140.
- PARDIÑAS, U. F. J., y E. P. TONNI.** 2000. A giant vampire (Mammalia, Chiroptera) in the Late Holocene from the Argentinean pampas: paleoenvironmental significance. Palaeo 160:213–221.
- PARDIÑAS, U. F. J., G. MOREIRA, C. GARCÍA-ESPONDA, y L. J. M. DE SANTIS.** 2000. Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). Revista Chilena de Historia Natural 73:9–21.
- PARDIÑAS, U. F. J., P. TETA, S. CIRIGNOLI, y D. PODESTÁ.** 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. Mastozoología Neotropical 10:69–113.
- PARDIÑAS, U. F. J., S. CIRIGNOLI, y C. GALLIARI.** 2004. Distribution of *Pseudoryzomys simplex* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. Mastozoología Neotropical 11:105–108.

- PARDIÑAS, U. F. J., D. E. UDRIZAR SAUTHIER, A. ANDRADE, Y P. TETA.** 2005. Paleoambientes del Holoceno tardío en Patagonia norte extra-andina (Argentina): los micromamíferos como evidencia. Pp. 8 en: Actas del XVI Congreso Geológico Argentino. CD-ROM, Artículo N°804. (Cabaleri, N., C. A. Cingolani, E. Linares, M. G. López de Luchi, H. A. Osters, y H. O. Panarello, eds.). La Plata. Buenos Aires, Argentina.
- PARDIÑAS, U. F. J., G. D'ELÍA, Y P. TETA.** 2008. Una introducción a los mayores sigmodontinos vivos: revisión de *Kunsia* Hershkovitz, 1966 y descripción de un nuevo género (Rodentia: Cricetidae). Archivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro 66:509–594.
- PARDIÑAS, U. F. J., P. TETA, Y D. N. BILENCA.** 2010a. Roedores Sigmodontinos de la Región Pampeana: una introducción zoogeográfica. Pp. 37–57 en Biología y ecología de pequeños roedores en la Región Pampeana de Argentina: enfoques y perspectivas (Polop J. J., y M. Busch, eds.). Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- PARDIÑAS, U. F. J., P. TETA, Y G. D'ELÍA.** 2010b. Roedores sigmodontinos de la región pampeana: historia evolutiva, sistemática y taxonomía. Pp. 9–36 en Biología y ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina: enfoques y perspectivas (Polop, J. J., y M. Busch, eds.). Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- PARDIÑAS, U. F. J., P. TETA., G. D'ELÍA, Y E. P. LESSA.** 2011. The evolutionary history of sigmodontine rodents in Patagonia and Tierra del Fuego. Biological Journal of the Linnean Society 103:495–513.
- PARDIÑAS, U. F. J., D. E. UDRIZAR SAUTHIER, Y P. TETA.** 2012. Micromammal diversity loss in central-eastern Patagonia over the last 400 years. Journal of Arid Environments 85:71–75.
- PEARSON, O. P.** 1987. Mice and the postglacial history of the traful valley of Argentina. Journal of Mammalogy 68:469–478.
- PEARSON, O. P.** 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanín National Park, southern Argentina. Mastozoología Neotropical 2:99–148.
- PEARSON, O. P., Y A. K. PEARSON.** 1993. La fauna de mamíferos pequeños cerca de Cueva Traful I, Argentina: pasado y presente. Præhistoria 1:73–89.
- PEARSON, O. P., S. MARTIN, Y J. BELLATI.** 1987. Demography and reproduction of the silky desert mouse (*Eligmodontia*) in Argentina. Fieldiana, Zoology 39:433–446.
- PERELMAN, S. B., R. J. C. LEÓN, Y J. P. BUSSACCA.** 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. Ecography 20:400–406.
- QUINTANA, C.** 2001a. *Galea* (Rodentia, Caviidae) del Pleistoceno Superior y Holoceno de las sierras de Tandilia Oriental, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Ameghiniana 38:399–408.
- QUINTANA, C.** 2001b. Composición y cambios en la secuencia faunística. Pp. 37–64 en Cueva Tixi: cazadores y recolectores de las sierras de Tandilia Oriental (Mazzanti, D., y C. Quintana, eds.). 1 Geología, Paleontología y Zooarqueología. Publicación Especial del Laboratorio de Arqueología. Universidad Nacional de Mar del Plata. Buenos Aires, Argentina.
- RAPOPORT, E. H.** 1996. The flora of Buenos Aires: low richness or mass extinction? International Journal of Ecology and Environmental Sciences 22:217–242.

- REBANE, K.** 2002. The effects of historic climatic change and anthropogenic disturbance on rodent communities in Patagonia, Argentina. Stanford University. Stanford, EE.UU.
- RINGUELET, R. A.** 1960. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22:151–170.
- SAAVEDRA, B., Y J. SIMONETTI.** 1998. Small mammal taphonomy: intraspecific bone assemblage comparison between South and North American barn owl, *Tyto alba*, populations. *Journal of Archaeological Science* 25:165-170.
- SAAVEDRA, B. Y J. SIMONETTI.** 2003. Holocene distribution of Octodontid rodents in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:383–389.
- SAAVEDRA, B., D. QUIROZ, Y J. IRIARTE.** 2003. Past and present small mammals of Isla Mocha (south central Chile). *Mammalian Biology* 68:1–7.
- SCHEIFLER, N. A., P. TETA, Y U. F. J. PARDIÑAS.** 2012. Small mammals (Didelphimorphia and Rodentia) of the archaeological site Calera (Pampean region, Buenos Aires province, Argentina): taphonomic history and Late Holocene environments. *Quaternary International* 278:32–44.
- SHORT, J., Y A. P. SMITH.** 1994. Mammal decline and recovery in Australia. *Journal of Mammalogy* 75:288–297.
- SILVEIRA, M., P. TETA, V. ALDABAL, Y E. EUGENIO.** 2010. La fauna menor en la subsistencia de los cazadores recolectores del sitio “El Divisadero Monte 6” (partido de General Lavalle, provincia de Buenos Aires). Pp. 575–581 en *Zoarqueología a principios del siglo XXI. Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio* (Gutiérrez, M., M. De Nigris, P. Fernández, M. Giardina, A. Gil, A. Izeta, G. Neme, y H. Jacobaccio, eds.). Ediciones del Espinillo. Argentina.
- SIMONETTI, J. A.** 1994. Impoverishment and nestedness in caviomorph assemblages. *Journal of Mammalogy* 75: 979–984.
- SORIANO, A., R. J. C. LEÓN, O. E. SALA, R. S. LAVADO, V. A. DEREGIBUS, M. A. CAHUEPÉ, O. A. SCAGLIA, C. A. VELAZQUEZ, Y J. H. LEMCOFF.** 1992. Río de la Plata grasslands. Pp. 367–407 en *Ecosystems of the world. Natural grasslands* (Coupland, R. T., ed). Elsevier. New York, EE.UU.
- STAHL, P. W.** 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *Journal of Archaeological Method and Theory* 3:31–75.
- STEADMAN, D. W., Y P. S. MARTIN.** 2003. The late Quaternary extinction and future resurrection of birds on Pacific islands. *Earth-Science Reviews* 61:133–147.
- STINE, S. Y M. STINE.** 1990. A record from Lake Cardiel of climate change in southern South America. *Nature* 345:705–708.
- TAYLOR, I.** 1994. Barn Owls. Predator-prey relationships and conservation. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- TERRY, R. C.** 2010. The dead don't lie: using skeletal remains for rapid assessment of historical small-mammal community baselines. *Proceedings of the Royal Society B* 277:1193–1201.
- TETA, P., D. LOPONTE, Y A. ACOSTA.** 2004. Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) del Holoceno tardío del nordeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 11:69–80.



- TETA, P., A. ANDRADE, Y U. F. J. PARDIÑAS.** 2005. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) y paleoambientes del Holoceno tardío en la Patagonia noroccidental extra-andina (Argentina). *Archaeofauna* 14:183–197.
- TETA, P., C. M. GONZÁLEZ-FISCHER, M. CODESIDO, Y D. N. BILENCA.** 2010. A contribution from Barn Owl pellets analysis to known micromammalian distributions in Buenos Aires province, Argentina. *Mammalia* 74:97–103.
- TETA, P., U. F. J. PARDIÑAS, M. SILVEIRA, V. ALDAZABAL Y E. EUGENIO.** 2013. Roedores sigmodontinos del sitio arqueológico “El Divisadero Monte6” (Holoceno tardío, Buenos Aires, Argentina): taxonomía y reconstrucción ambiental. *Mastozoología Neotropical* 20: 171–177.
- TETA, P., U. F. J. PARDIÑAS, D. E. UDRIZAR SAUTHIER, Y M. H. GALLARDO.** 2014. A new species of the tetraploid vizcacha rat *Tympanoctomys* (Caviomorpha, Octodontidae) from Central Patagonia, Argentina. *Journal of Mammalogy* 95:60-71.
- TURVEY, S. T.** (ed.). 2009. *Holocene Extinctions*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- TURVEY, S. T., Y S. A. FRITZ.** 2011. The ghosts of mammals past: biological and geographical patterns of global mammalian extinction across the Holocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 366:2564-2576.
- UDRIZAR SAUTHIER, D. E.** 2009. Los micromamíferos y la evolución ambiental durante el Holoceno en el río Chubut (Chubut, Argentina). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Buenos Aires, Argentina.
- UDRIZAR SAUTHIER, D. E., U. F. J. PARDIÑAS, Y E. P. TONNI.** 2009. *Tympanoctomys* (Mammalia: Rodentia) en el Holoceno de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 46:203-207.
- VIMEAUX, F., F. SYLVESTRE, Y M. KHODRI (EDS.).** 2009. *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions*. Springer. CIUDAD, PAÍS
- VOSS, R. S.** 1991. On the identity of “*Zygodontomys punctulatus* (Rodentia: Muroidea). *American Museum Novitates* 3026:1-8.
- VOSS, R.S., Y P. MYERS.** 1991. *Pseudoryzomys simplex* (Rodentia: Muridae) and the significance of Lund’s collections from the caves of Lagoa Santa, Brazil. *Bulletin American Museum of Natural History* 206:414–432.
- VOSS, R. S., D. P. LUNDE, Y S. A. JANSA.** 2005. On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid marsupials. *American Museum Novitates* 3482:1–34.
- WILLIAMS, G.** 1975. *The desert and the dream: a study of welsh colonization in Chubut 1865-1915*. University of Wales Press. Cardiff, Gales.

---

Sometido: 6 de enero de 2014

Revisado: 31 de marzo de 2014

Aceptado: 12 de abril de 2014

Editor asociado: Robert Owen

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández

## Apéndice 1

Abreviaturas utilizadas en las Figs. 1-4:

Aa = *Akodon azarae*; Ai = *Akodon iniscatus*; Al = *Abrothrix longipilis*; Ala = *Abrothrix lanosa*; An = *Akodon neocenus*; Ao = *Abrothrix olivacea*; Bt = *Bibimys torresi*; Ca = *Calomys* spp.; Cm = *Chelemys macronyx*; Ct = *Ctenomys* spp.; El = *Eligmodontia* spp.; Eu = *Euneomys* spp.; Gg = *Graomys griseoflavus*; Gl = *Galea leucoblephara*; Gv = *Geoxus valdivianus*; Hb = *Holochilus brasiliensis*; It = *Irenomys tarsalis*; Lh = *Lestodelphys halli*; Lm = *Loxodontomys micropus*; Ma = *Microcavia australis*; Md = *Monodelphis dimidiata*; Ne = *Notiomys edwardsii*; Nl = *Necromys lasiurus*; No = *Necromys obscurus*; Ob = *Octodon bridgesii*; Of = *Oligoryzomys flavescens*; Ol = *Oligoryzomys longicaudatus*; Or = *Oxymycterus rufus*; Ph = *Phyllotis* sp.; Ps = *Pseudoryzomys simplex*; Px = *Phyllotis xanthopygus*; Ra = *Reithrodon auritus*; Sa = *Scapteromys aquaticus*; Tb = *Tadarida brasiliensis*; Tk = *Tympanoctomys kirchnerorum*; Tp = *Thylamys pallidior*

|                                    | Categorización UICN | Retracción/ declinación | Expansión/aumento de frecuencia | Referencia                           |
|------------------------------------|---------------------|-------------------------|---------------------------------|--------------------------------------|
| <b><i>Abrothrix longipilis</i></b> | LC                  | si                      | -                               | Pardiñas et al. 2012                 |
| <i>Abrothrix andina</i>            | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <b><i>Abrothrix lanosa</i></b>     | LC                  | si                      | -                               | Pardiñas et al. 2011                 |
| <b><i>Abrothrix olivacea</i></b>   | LC                  | si                      | si                              | Pardiñas 1998                        |
| <b><i>Aconaemys fuscus</i></b>     | LC                  | si                      | -                               | Saavedra y Simonetti 2003            |
| <i>Aconaemys porteri</i>           | DD                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Aconaemys sagei</i>             | DD                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Akodon albiventer</i>           | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Akodon azarae</i>               | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Akodon caenosus</i>             | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Akodon neocenus</i>             | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <b><i>Akodon iniscatus</i></b>     | LC                  | si                      | -                               | Pardiñas et al. 2000, 2012           |
| <i>Akodon simulator</i>            | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <b><i>Akodon spegazzini</i></b>    | LC                  | si                      | -                               | Ortiz et al. 2011                    |
| <b><i>Andinomys edax</i></b>       | LC                  | si                      | -                               | Ortiz et al. 2011                    |
| <i>Aulyscomys sublimis</i>         | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Bibimys torresi</i>             | NT                  | si                      | -                               | Pardiñas 1999a; Teta et al. 2013     |
| <i>Calomys boliviae</i>            | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Calomys lepidus</i>             | LC                  | -                       | -                               | -                                    |
| <i>Calomys musculus</i>            | LC                  | -                       | si                              | Pardiñas 1999a; Pardiñas et al. 2000 |
| <i>Calomys</i> spp.                | -                   | -                       | si                              | Pardiñas 1999a                       |
| <i>Cavia aperea</i>                | LC                  | -                       | -                               | -                                    |

**Tabla 1.** Taxones con registro fósil para el Holoceno más tardío en el sur de América del Sur; en negrita se indican aquellos que tienen una categoría de Preocupación menor de acuerdo a la UICN, pero que han sufrido retracciones recientes y/o declinaciones severas en sus poblaciones en los últimos 500 años. En cada caso se indica al menos una referencia relevante. Abreviaturas para las categorías de conservación: CR = en peligro crítico; EN = en peligro; EX = extinto; DD = datos deficientes; LC = preocupación menor; NE = no evaluado; NT = cercano a la amenaza; VU = vulnerable.

Continúa...

Continúa...

|   |    |    |    |   |
|---|----|----|----|---|
| <b><i>Cavia tschudii</i></b>            | LC | si | -  | Ortiz et al. 2011                             |
| <b><i>Chelemys macronyx</i></b>         | LC | si | -  | Pardiñas et al. 2011                          |
| <i>Ctenomys magellanicus</i>            | VU | si | -  | Pardiñas et al. 2011                          |
| <i>Ctenomys sociabilis</i>              | EN | si | -  | Pardiñas y Teta 2013                          |
| <i>Ctenomys</i> spp.                    | -  | si | -  | Pardiñas et al. 2012,<br>Pardiñas y Teta 2013 |
| <b><i>Ctenomys talarum</i></b>          | LC | si | -  | Teta et al. 2005                              |
| <i>Eligmodontia</i> cf. <i>puerulus</i> | LC | -  | si | Ortiz et al. 2011                             |
| <i>Eligmodontia</i> spp.                | -  | -  | si | Teta et al. 2005                              |
| <b><i>Euneomys chinchilloides</i></b>   | LC | si | -  | Pardiñas y Teta 2013                          |
| <b><i>Euneomys mordax</i></b>           | LC | si | -  | Tammone en prep.                              |
| <i>Galea leucoblephara</i>              | LC | -  | -  | -   |
| <i>Galea tixiensis</i>                  | EX | -  | -  | Quintana 2001b                                |
| <b><i>Geoxus valdivianus</i></b>        | LC | si | -  | Pardiñas et al. 2005                          |
| <b><i>Graomys griseoflavus</i></b>      | LC | si | -  | Pardiñas et al. 2012                          |
| <i>Cyldenstolpia fronto chacoensis</i>  | EN | si | -  | Pardiñas et al. 2008                          |
| <b><i>Holochilus brasiliensis</i></b>   | LC | si | -  | Pardiñas y Teta 2011                          |
| <b><i>Holochilus chacarius</i></b>      | LC | si | -  | Pardiñas y Teta 2011                          |
| <i>Irenomys tarsalis</i>                | LC | -  | -  | -   |
| <b><i>Lestodelphys halli</i></b>        | LC | si | -  | Formoso en prep.                              |
| <b><i>Loxodontomys micropus</i></b>     | LC | si | -  | Pardiñas et al. 2012                          |
| <i>Microcavia australis</i>             | LC | -  | -  | -   |
| <b><i>Monodelphis dimidiata</i></b>     | LC | si | -  | Teta et al. 2013                              |
| <b><i>Necromys lasiurus</i></b>         | LC | si | -  | Teta et al. 2013                              |
| <i>Necromys obscurus</i>                | NT | si | -  | Teta et al. 2013                              |
| <b><i>Neotomys ebriosus</i></b>         | LC | si | -  | Pardiñas et al. 2012                          |
| <b><i>Notiomys edwardsii</i></b>        | LC | si | -  | Pardiñas et al. 2012                          |
| <i>Octodon bridgesii</i>                | VU | si | -  | Saavedra y Simonetti 2003                     |
| <b><i>Octodon degus</i></b>             | LC | si | -  | Saavedra y Simonetti 2003                     |
| <i>Octodon lunatus</i>                  | NT | si | -  | Saavedra y Simonetti 2003                     |
| <i>Octodon pacificus</i>                | CR | si | -  | Saavedra et al. 2003                          |
| <i>Oligoryzomys brendae</i>             | DD | -  | -  | -   |
| <i>Oligoryzomys flavescens</i>          | LC | -  | si | Pardiñas et al. 2010a                         |
| <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>       | LC | -  | si | Pardiñas y Teta 2013                          |
| <i>Oxymycterus rufus</i>                | LC | -  | -  | -   |
| <i>Phyllotis</i> sp.                    | NE | si | -  | Pardiñas 1999a                                |
| <i>Phyllotis xanthopygus</i>            | LC | -  | -  | -   |
| <b><i>Reithrodon auritus</i></b>        | LC | si | -  | Pardiñas 1999a, Pardiñas y<br>Teta 2013       |

Continúa...

|                                   |           |           |    |                             |
|-----------------------------------|-----------|-----------|----|-----------------------------|
| <i>Scapteromys aquaticus</i>      | LC        | -         | -  | -                           |
| <b><i>Spalacopus cyanus</i></b>   | <b>LC</b> | <b>si</b> | -  | Saavedra y Simonetti 2003   |
| <i>Thylamys pallidior</i>         | LC        | -         | si | Pardiñas <i>et al.</i> 2012 |
| <i>Tympanoctomys kirchnerorum</i> | NE        | si        | -  | Teta <i>et al.</i> 2014     |

# Diversidad de mamíferos y participación local en la conservación en el Gran Chaco Boliviano

Erika Cuéllar<sup>1\*</sup> y Andrew J. Noss<sup>2</sup>

**Introduction:** Local participation, be it passive or active, has had variable degrees of success in long-term conservation processes. We describe an alliance in the Bolivian Gran Chaco between indigenous people—seeking land and resource rights, and improved livelihoods—and a conservation organization—pursuing biodiversity and wildlife conservation—that successfully proposed, and subsequently managed, a vast national park comprising one of the best preserved and most extensive areas of tropical dry forest in the world. We explain the geographical, political / social and biological contexts (relative to mammals) of this partnership in order to encourage collaboration elsewhere in Latin America.

The Gran Chaco's varied habitats support a diversity of unique species, but like other tropical dry forests, it is suffering severe pressure from the expansion of industrial agriculture and hunting. Created in 1996, the Kaa-Iya National Park covers 34,000 km<sup>2</sup> in Bolivia. Extensive and participatory ecological and socio-economic studies, combined with an intense consultation process, resulted in a zonification that provides areas for agriculture and resource exploitation by private land-owners and by indigenous peoples—Ayoreode, Chiquitano, and Ioseño-Guaraní—neighboring the park. Subsequent participatory research and training in the park and on neighboring indigenous communal lands established a cadre of indigenous “parabiologists.”

**Methodology:** Research by joint parabiologist-biologist teams on mammals included efforts to document the status of the Chacoan guanaco *Lama guanicoe*; research on the ecology of the jaguar *Panthera onca* and its prey; conservation and use of landscape species (including the endemic Chacoan peccary *Catagonus wagneri*); resolution of conflicts between humans and wildlife; a fire ecology study to understand the structural changes in the landscape; and a binational Bolivia-Paraguay effort to survey mammals.

**Results:** Ioseño-Guaraní communities, in response to the findings on guanacos and Chacoan peccaries, proposed and adopted a ban on hunting these two endangered species. With respect to game species, hundreds of hunters participated in a multi-year self-monitoring program. After analyzing the data, the communities adopted temporary hunting bans on lowland tapirs *Tapirus terrestris* and white-lipped peccaries *Tayassu pecari*, management plans for the sustainable commercial utilization (skins) of collared peccary *Pecari tajacu*, and defined communal reserves with no hunting. The fire ecology study found that traditional fire management by indigenous communities maintained the most diverse savanna habitats.

**Discussion and conclusions:** A successful partnership must recognize that the interests or general objectives of the actors may vary, explicitly identify common ground, and collaborate to promote objectives that coincide or that complement each other. Through participatory research and formal training activities (including an 8 month, 13 module certification program), the parabiologists developed their own research projects, analyzed data they had collected, presented the results to their communities and wider audiences, and worked with the communities to manage and conserve wildlife resources and communal lands. Several have become leaders of their communities and directed local development projects. The benefits of participatory conservation and alliances between indigenous peoples and conservation organizations therefore far exceed the immediate outcomes of databases and publications on wildlife, providing technical and human resources as well as personal trust and institutional collaboration mechanisms as a base for long-term landscape conservation. Nevertheless continuity depends on action and financial support, and

<sup>1</sup>Fundación Gente y Conservación, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. E-mail erika.cuellar71@gmail.com (EC)

<sup>2</sup>Department of Geography, 3141 Turlington Hall, P.O. Box 117315, Gainesville, Florida 32611. Estados Unidos de Norte America. E-mail andrew.noss@yahoo.com (AJN)

\*Corresponding author

partners must strive to develop new allies that include in the Kaa-Iya case local and national government entities, private landowners, and business such as the natural gas industry.

**Key words:** Bolivia, Gran Chaco, indigenous people, tropical dry forest, parabiologist.

## Resumen

La participación local en los procesos de conservación, sea esta pasiva o activa, ha tenido resultados de éxito variables. Está claro que una alianza exitosa entre actores depende principalmente en reconocer que los intereses u objetivos generales pueden variar. A manera de ilustrar este enfoque de alianzas entre actores locales y conservacionistas presentamos la experiencia en una parte del Gran Chaco boliviano. Explicamos los contextos geográfico, político/social, y biológico (referido a mamíferos) de esta alianza de trabajo entre un pueblo indígena y un grupo conservacionista que proponía la protección del área de bosque seco tropical mejor conservado y más extenso del mundo.

La estructura de trabajo dentro del contexto del estudio de los mamíferos incluyó esfuerzos para documentar la situación del guanaco chaqueño *Lama guanicoe*; investigación sobre ecología del jaguar *Panthera onca* y sus presas; conservación y uso de especies paisaje (incluyendo el endémico pecarí chaqueño *Catagonus wagneri*); resolución de conflictos entre humanos y vida silvestre; esfuerzos para entender los cambios estructurales en el paisaje realizando estudios en ecología del fuego; y finalmente el desarrollo de esfuerzos binacionales (Bolivia-Paraguay) para el relevamiento de mamíferos y el entrenamiento de parabiólogos.

**Palabras clave:** Bolivia, bosque tropical seco, Gran Chaco, parabiólogo, pueblo indígena.

## Introducción

La participación local en los procesos de conservación y desarrollo se ha caracterizado por ser pasiva o llevada a una “auto-movilización” de los actores locales (Pimbert y Pretty 1994). Está claro que en los procesos de conservación se han intentado muchas formas de alianza entre diferentes actores locales; dichos intentos han tenido resultados de éxito variables. Aparentemente, una alianza exitosa entre actores depende principalmente en reconocer que los intereses u objetivos generales pueden variar. Sin embargo, se pueden encontrar áreas de solapamiento para colaborar entre diferentes actores y así generar ciertos beneficios comunes (Redford y Fearn 2007). A manera de ilustrar este enfoque de alianzas entre actores locales y conservacionistas (Castillo *et al.* 2006), se resume a continuación los hechos en tres grandes temas (contexto geográfico, contexto político/social, contexto biológico) de la experiencia de trabajo entre un pueblo indígena cuyo objetivo era consolidar su territorio ancestral, protegiendo la fuente de sus recursos de caza y pesca, y un grupo conservacionista que proponía la protección del área de bosque seco tropical mejor conservado y más extenso del mundo.

Los tres contextos mencionados se pueden resumir en una combinación de factores que describiremos en este trabajo. Sugerimos tomar en cuenta esta experiencia dado que la misma podría ser adaptada y aplicada en diferentes países de América latina, para lograr objetivos de integración de actores locales y conservación de los recursos naturales a largo plazo.

*Contexto geográfico.* Los bosques tropicales secos forman uno de los biomas más amenazados del mundo (Redford *et al.* 1990; Janzen 2002). El Gran Chaco Americano es una región que abarca más de 1.000.000 de km<sup>2</sup> en el centro de América del Sur y se extiende en territorios de cuatro países: Argentina (62,19%), Paraguay (25,43%), Bolivia (11,61%) y Brasil (0,77%). Posee un amplio gradiente climático y características geológicas únicas que generan una gran diversidad de ambientes: extensas llanuras, sabanas secas e inundables, esteros, bañados, salitrales, y una gran extensión y diversidad de bosques primarios y secundarios. Todo esto se traduce en una alta diversidad de especies que hacen del Chaco un área clave para la conservación (Morello y Saravia-Toledo 1959). Sin embargo, grandes extensiones de bosque chaqueño han sido destruidos o degradados como consecuencia a las presiones económicas, especialmente en Argentina y Paraguay (Morello y Saravia-Toledo 1959; Morello y Hottt 1985; Schofield y Bucher 1986; Hansen *et al.* 2013).

Afortunadamente y gracias a la alianza entre actores locales (Capitanía del Alto y Bajo Isoso, CABI) y conservacionistas (Wildlife Conservation Society, WCS) se logró la creación del Parque Nacional Kaa-lyá cuya área es de 34.000 km<sup>2</sup>. Con el decreto promulgado se protegió el 22% del Chaco boliviano, y una de las representaciones de bosque tropical seco más grandes del mundo. Además, contiene una alta diversidad biológica incluyendo especies endémicas. A su vez, este área protegida es fuente de recursos para tres grupos étnicos autóctonos: Guarani-Isoceños, Chiquitanos y Ayoreodes; es parte de las jurisdicciones de cuatro municipios; y colinda con la frontera norte del Paraguay (Taber *et al.* 1997). Con una población humana casi inexistente que incluye apenas un grupo de Ayoreodes en aislamiento voluntario y unos pocos puestos ganaderos y militares, virtualmente sin caminos de acceso, el Kaa-lyá es una de las últimas grandes áreas silvestres del mundo (Noss *et al.* 2002).

La declaración original del parque incluye un área de protección estricta y tres áreas de manejo integrado, este / norte / oeste, anticipados como áreas de aprovechamiento de parte de los pueblos indígenas presentes en la zona. Sin embargo, en base a las extensas investigaciones ecológicas y socio-económicas en el campo y la amplia participación, el Plan de Manejo del Parque Nacional Kaa-lyá describe y demarca una zonificación actual que permite varios niveles de uso de recursos naturales en diferentes porciones del área protegida (Navarro y Fuentes 1999; Castillo *et al.* 2006); siguiendo las zonificaciones previas del Proyecto Kaa-lyá/SERNAP (2000, 2001): 1) Zonas de amortiguamiento externas: para absorber impactos en secciones frágiles del área protegida. 2) Zonas de uso intensivo extractivo: actividades productivas consistentes con el desarrollo sostenible, sujetos a un control y reglamentación estricto; investigación científica (ecología del fuego, forrajes naturales, hidrología, limnología, acuíferos, evaluación de recursos de fauna); ganadería extensiva sostenible, mejoramiento de forrajes naturales; cacería, pesca y recolecta de subsistencia; monitoreo; uso público con ecoturismo y educación ambiental. 3) Zonas de uso extensivo extractivo: aprovechamiento y manejo de recursos naturales, a través de la extracción y recolecta regulada de productos naturales (madera de construcción, postes, leña, cacería y pesca de subsistencia por parte de pueblos indígenas); investigación científica aplicada al manejo y monitoreo de recursos naturales; ecoturismo de bajo volumen y educación ambiental. 4) Zonas de

uso extensivo no-extractivo: protección del ambiente natural con un mínimo de impacto humano, con actividades limitadas a la investigación científica, monitoreo y ecoturismo controlado.

*Contexto institucional.* Durante los años 1980, cuando los gobiernos de Bolivia y Alemania acordaron diseñar e implementar un Plan de Protección de Recursos Naturales para el departamento de Santa Cruz, la organización líder CABI, representando al pueblo indígena mayoritario, demandó la tenencia de territorio en el Gran Chaco, bajo la propuesta de creación de un área protegida respondiendo a la visión de que este área aseguraría la sobrevivencia de los pueblos originarios del Chaco. La propuesta fue basada en la idea de promover alternativas a las actividades productivas que dominaban la economía regional como la agricultura y la ganadería extensiva (Arellano 2003).

La idea de las actividades alternativas estuvo basada en el desarrollo económico, el mismo que preveía dos preocupaciones principales (Winer 2003): 1) que el crecimiento económico sea equitativo; 2) que el crecimiento económico no acarreará un alto costo medioambiental, definido como deforestación, degradación de suelos, destrucción de hábitats de especies clave. Finalmente en 1997 la demanda de territorio fue aprobada bajo la propuesta de la creación del Parque Nacional Kaa-Iya. El parque fue declarado el primer área protegida en las Américas co-gestionado entre el gobierno central y un pueblo indígena (Taber *et al.* 1997). La coadministración del área protegida por la CABI tuvo un periodo de duración de 10 años. Además, en el contexto de gobernanza e institucionalidad, la participación activa de los pueblos en la administración de las áreas protegidas en Bolivia se lleva a cabo mediante la activación del Comité de Gestión del área protegida. El comité de gestión es el órgano representativo de la población local que participa en la planificación y coadyuva en la fiscalización de la gestión del área protegida (el Parque Kaa-Iya en este caso).

El reto luego de la creación del área protegida fue dar trascendencia a un logro puramente político, para darle un manejo científico y administrativo. Este objetivo culminó en la elaboración del "Proyecto Kaa-Iya", conjuntamente implementado desde 1997 hasta 2003 por CABI y WCS con el apoyo monetario de la United States Agency for International Development (USAID/Bolivia). Uno de los objetivos fundamentales de la CABI, en el contexto del Proyecto Kaa-Iya, fue promover la formación técnica de pobladores locales en las diferentes áreas (recursos naturales, educación ambiental, fortalecimiento institucional) de trabajo de dicho proyecto. Esto se tradujo en la idea de contar con "parabiólogos" (dentro del área de recursos naturales) modificando la idea de Daniel Janzen en Costa Rica con los "para-taxónomos" (Janzen 2004). Los parabiólogos en este caso son indígenas de la región del Chaco, elegidos por sus comunidades.

Son conocedores de la realidad local (biológica y social) de sus zonas de vida. Siendo usuarios de los recursos naturales, mayormente cazadores y pescadores, los parabiólogos son personas óptimas para recibir entrenamiento en técnicas específicas en la colecta de datos científicos dado el conocimiento nato sobre historia natural y su rol dentro de la sociedad que representan. Dentro de este enfoque de conservación, investigación y participación local, la alianza CABI/WCS ha trabajado activamente en el Chaco cruceño por más de una década, y durante este tiempo logró:



Formar a más de 20 técnicos locales en investigación/manejo de recursos naturales y en educación ambiental. Este entrenamiento desencadenó en que más de 700 cazadores, 2.700 niños de escuelas y sus maestros, además 5.000 mujeres quedaron involucradas en el programa a través de la asociación de mujeres guaraníes.

Asistir en la preparación e implementación del plan de manejo para el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Kaa-lyá del Gran Chaco, proveyendo apoyo técnico y científico.

Guiar en el proceso de fortalecimiento institucional de su CABI, con el fin de fortalecer el brazo técnico administrativo, capaz de asumir los retos del co-manejo del Parque Kaa-lyá y la Tierra Comunitaria de Origen (TCO) Isozo, además de involucrarse en la propuesta de zonificación y manejo para la TCO.

*Contexto biológico (enfocado en mamíferos).* La esencia del trabajo de WCS en el paisaje del Gran Chaco se enfocó principalmente en la conservación de especies endémicas y en peligro de los bosques secos, así como también en el estudio de especies de caza (Noss *et al.* 2004a) importantes en la dieta de los grupos étnicos de la zona. El Gran Chaco cuenta con una gran diversidad de especies, entre ellas al menos 10 especies de mamíferos endémicos. El Gran Chaco también fue escenario de la cacería comercial de gatos silvestres, zorros, pecaríes, entre otros, durante las décadas 1970 y 1980, lo cual indica una explotación histórica no muy bien documentada de cacería. Esto último tuvo impactos severos sobre las poblaciones de mamíferos en el Chaco boliviano (Taber 1991).

La estructura de trabajo dentro del contexto del estudio de los mamíferos incluyó esfuerzos para documentar la situación del guanaco chaqueño (Cuéllar *et al.* 2005); investigación sobre la ecología del jaguar y sus presas (Maffei *et al.* 2004); la conservación y uso de especies paisaje (Noss y Cuéllar 2008) (incluyendo el endémico pecarí chaqueño); la resolución de conflictos entre humanos y vida silvestre; esfuerzos para entender los cambios estructurales en el paisaje realizando estudios en ecología del fuego (Navarro 2002); y finalmente el desarrollo de esfuerzos binacionales (Bolivia-Paraguay) para el relevamiento de mamíferos (Romero-Muñoz *et al.* 2010) y el entrenamiento de parabiólogos (Hesse y Cuéllar 2008).

Tomando en cuenta los tres contextos arriba mencionados, en este trabajo resumiremos lo referente a las investigaciones sobre mamíferos logradas en un marco de inclusión y colaboración directa con los actores locales y parabiólogos. Finalmente haremos un recuento de los logros obtenidos por la alianza CABI/WCS y las perspectivas de continuación de los esfuerzos de conservación netamente locales.

## **Desarrollo del programa de estudio y conservación de los mamíferos del Chaco**

*Estudios sobre especies amenazadas.* Entre los mamíferos, las especies amenazadas según criterios internacionales de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN 2010) y nacionales de Bolivia (Aguirre *et al.* 2009) incluyen el guanaco chaqueño *Lama guanicoe*, el jaguar *Panthera onca*, el solitario o pecarí chaqueño *Catagonus wagneri*, y el pejiichi o armadillo gigante *Priodontes maximus*. A

nivel local, se acordó una veda indefinida desde 2005 para dos especies en peligro de extinción, el guanaco y el solitario (Barrientos y Cuéllar 2009).

a. Guanaco, *Lama guanicoe*

El guanaco es el ungulado más grande y la especie de mamífero más amenazada en el paisaje Kaa-lya. El conocimiento sobre esta especie es limitado, sin embargo la información que hemos podido acumular a lo largo de una década sobre la biología y ecología de la especie es actualmente lo que se conoce a nivel nacional.

El guanaco fue denominado “En peligro”, debido a la reducción de sus poblaciones y su área de distribución; luego “Extinto” refiriéndose a las poblaciones de las tierras altas de Bolivia; y actualmente “En peligro crítico” debido a que las poblaciones presentes son relictuales y aisladas, además de estar amenazadas por la cacería y pérdida del hábitat (Cuéllar y Núñez 2009).

La distribución conocida del guanaco en el Chaco boliviano es de 61,250 hectáreas (uniendo los puntos extremos de observaciones). Estas observaciones fueron hechas durante cuatro censos aéreos entre 1999 y 2011, y luego confirmadas por 484 observaciones directas en muestreos desde tierra (Cuéllar 2011). Además de las observaciones directas obtuvimos indicios de presencia de la especie mediante el monitoreo sistemático de revolcaderos, letrinas, y huellas. Adicionalmente, obtuvimos registros fotográficos mediante trampas cámara utilizadas para el monitoreo de jaguares (Cuéllar 2011). El primer muestreo sistemático con trampas cámara confirmó la presencia de guanacos dentro del Parque Nacional Kaa-lya, registrando dos individuos nuevos que las observaciones directas en el campo no habían identificado previamente.

En cuanto a la estructura de la población identificamos tres formas de organización social: grupos de adultos solamente, grupos familiares (con crías), e individuos solitarios (tanto hembras como machos). El tamaño de grupo promedio fue de 2.8 individuos. Los solitarios (siendo estos adultos o juveniles, así como hembras y machos) fueron encontrados más frecuentemente que grupos con más de dos individuos. Las pariciones y la expulsión de juveniles de los grupos familiares fueron concentrados en la época lluviosa (Cuéllar 2011).

Nuestras observaciones se concentraron entre las 6:00 y las 18:00 hrs. De un total de 210 observaciones, 166 fueron de animales comiendo o caminando (94% de las observaciones de animales comiendo fueron registradas en lugares abiertos con vegetación baja, principalmente con presencia de gramíneas) mientras que 44 fueron de animales descansando alrededor del medio día (en 77% de las observaciones registramos animales protegiéndose del sol bajo la sombra de uno o varios árboles).

Los parabiólogos adoptaron el método de reconocimiento por marcas y características externas de los animales de cada grupo, dado que no pudimos utilizar ningún método invasivo para monitorear a la población. Utilizando el método de reconocimiento de individuos estimamos el área promedio de acción de seis grupos monitoreados que fue de 24 km<sup>2</sup> ( $\pm$  14 SD) con un rango de entre 13 – 51 km<sup>2</sup>.

Realizamos un estudio de dieta comparativo (guanaco-vaca) siguiendo el procedimiento de preparación de muestras fecales (Williams 1962) para luego ser sometidas a un análisis microhistológico de identificación (Baumgartner y Martin 1939). Encontramos que el guanaco consumió 53 de las 57 especies de plantas consumidas

por la vaca, aunque solo algunas especies fueron encontradas con mayor frecuencia que otras. Mediante un análisis de similaridad (ANOSIM) basado en la frecuencia de especies notamos una separación muy clara a nivel de las especies consumidas ( $r = 0.52$ ,  $P = < 0.0001$ ), así como también a nivel de grupos ecológicos (gramíneas, suculentas, herbáceas, trepadoras, y arbóreas) ( $r = 0.3312$ ,  $P = < 0.001$ ). Las especies consumidas por guanacos (29 muestras) fueron principalmente: *Urvillea chacoensis* (trepadora; 100%), *Ximenia americana* (arbórea; 86%) y *Celtis chichape* (arbórea), *Angelphyton pseudosilphioides* (herbácea), y *Aristida mendocina* (gramínea; 83%) cuya distribución de esta última se ha reducido en un 95% en los últimos 40 años (Pinto 2005). Por otro lado, las especies consumidas por vacas (25 muestras) fueron principalmente: *Chloris castilloniana* (gramínea; 100%), seguida por la especie arbórea colonizadora de las áreas abiertas *Pithecellobium chacoense* (96%), y luego *Agonandra* sp., *A. pseudosilphioides*, y *U. chacoensis* (las tres especies 80%).

Basados en un periodo de 10 años sugerimos que ha habido una retracción en la distribución del guanaco y esto ha venido ocurriendo en los últimos años debido probablemente a la pérdida de hábitat, traducido a pérdida de zonas abiertas dominadas principalmente por la gramínea *A. mendocina*. Adicionalmente, la cacería furtiva ha sido otro de los factores que podrían haber causado la reducción de la población. Sin embargo, en el año 2001 y gracias a la presencia casi permanente de parabiólogos en la zona, y de su comunicación constante con los dueños y encargados de estancias, logramos proteger la población de guanacos de la presión por parte de cazadores furtivos.

La única población de guanacos en Bolivia se encuentra vinculada con la recientemente confirmada población Paraguaya de guanacos (Villalba 2004). Ambas poblaciones son pequeñas y fragmentadas, y por lo tanto altamente vulnerables. Es por esto último que desde el año 2001 y hasta el presente intentamos fortalecer los vínculos con las instituciones y profesionales socios en Paraguay. Además, empezamos a trabajar con ganaderos para asegurar que sus alambrados no aislaran a los grupos entre sí, o que no impidieran los desplazamientos estacionales o dispersión de juveniles, manteniendo corredores viables. Sin embargo, el mantenimiento de alambrados es vital para contener al ganado en potreros y evitar que el ganado utilice zonas dentro del parque. Los parabiólogos Ioseño-Guaraní fueron clave para el éxito en el Paraguay: ellos lideraron los trabajos de campo en Bolivia, y dado que hablan el mismo idioma que en las comunidades indígenas paraguayas tuvieron una excelente aceptación en la porción paraguaya de la distribución del guanaco. Los parabiólogos han identificado las amenazas principales y desarrollado respuestas prioritarias a esas amenazas. Fueron parte fundamental en el programa de conservación del guanaco en la porción boliviana, habiendo también compartido sus esfuerzos y éxitos en congresos regionales e internacionales de manejo de fauna (Segundo 2007). Además, los dirigentes Ioseños y la comunidad Ioseña más cercana al área de distribución del guanaco (Isiporenda) han manifestado reiteradas veces su intención de crear una reserva comunitaria para proteger a los guanacos, una vez completada la titulación de las tierras comunales y privadas colindando el área protegida en el 2005. Esto último aún no se ha concretado, sin embargo siguen las negociaciones cada vez que cambian las autoridades en el municipio al cual pertenecen las comunidades de Iso (Cuéllar *et al.* 2005).

### b. Jaguar *Panthera onca*

El jaguar es una especie carismática que figura en muchos cuentos isoseño-guaraníes, y es una especie bandera para el Parque Nacional Kaa-Iya. Al mismo tiempo es perseguido por los ganaderos de la región quienes se encuentran en todo el Chaco fuera del parque, aunque también hay algunos puestos ganaderos al interior del área protegida. Por daños reales o imaginados, en cuatro años se cazaron 347 jaguares en 85 puestos ganaderos del Chaco, Chiquitanía, y Pantanal del Departamento de Santa Cruz (Arispe *et al.* 2009). Sin embargo, existe un interés compartido entre estos actores para definir cómo asegurar la ganadería y al mismo tiempo la conservación del jaguar en el paisaje.

La principal metodología que utilizamos para el estudio de jaguares en el Parque Nacional Kaa-Iya ha sido el muestreo sistemático mediante trampas-cámara, según el protocolo detallado preparado por WCS (Silver 2004). Los individuos de jaguar fotografiados en las trampas-cámara se identifican por sus patrones únicos de manchas.

La densidad poblacional se estima aprovechando de manera explícita la información de las capturas y recapturas en combinación con la ubicación espacial de las capturas (Borchers y Efford 2008). Realizamos en total 13 muestreos sistemáticos con trampas-cámaras en seis zonas de investigación: Tucavaca, Palmar de las Islas, Ravelo, Cerro, Guanaco y Estación Ioso, dentro del paisaje Kaa-Iya entre 2001-2007. Uno de los muestreos fue la combinación entre dos sitios Palmar de las Islas y Ravelo. Los muestreos de Palmar de las Islas y Palmar-Ravelo agregaron 2-3 estaciones en una propiedad ganadera privada en Paraguay. Tucavaca, Ravelo, y Palmar de las Islas se ubican en bosques transicionales Chaco-Chiquitanos, con precipitaciones anuales decreciendo de 800 mm en Tucavaca, a 650 mm en Palmar de las Islas-Ravelo. Estación Ioso se ubica en el bosque transicional Chaco-Amazonía (650 mm de precipitación anual). Cerro se encuentra en un bosque chaqueño seco (500 mm), mientras que Guanacos presenta una combinación de bosque seco chaqueño y pampas chaqueñas (400 mm). Los muestreos abarcaron polígonos de cámaras de 48 a 434 km<sup>2</sup>, con estaciones de cámaras (un promedio de 30 pares) distantes entre sí por 1 a 4 km, y duraron entre dos y tres meses.

El trabajo estuvo supervisado por biólogos y parabiólogos, quienes implementaron los muestreos, la instalación y revisión de cámaras, análisis de datos y la presentación de resultados en congresos. A pesar de las limitaciones logísticas y de acceso, los muestreos nos permitieron estimar una densidad poblacional entre 0,4-2,5 individuos/100 km<sup>2</sup> en todos los sitios.

En el parque se estima una población de jaguares en unos cientos de individuos. Los muestreos en Palmar de las Islas nos permitieron confirmar además desplazamientos de jaguares entre Paraguay y Bolivia, aparentemente con áreas de acción que abarcan porciones de los dos países. Es un hecho sin duda común, pero pocas veces documentada (Romero-Muñoz *et al.* 2007).

Por otro lado, la combinación de trampas-cámara y observaciones directas de jaguares en Estación Ioso nos permitieron confirmar la presencia de una hembra (Kaaiyana y sus crías) a lo largo de más de seis años, con crías tanto en 2006 como en 2011 (Cuéllar *et al.* 2012). El acceso al derecho de vía del gasoducto, el mismo que abarca unos 130 km al norte del PN Kaa-Iya, está controlado por personal del gasoducto y por guardaparques para evitar cualquier intento de cacería o colonización. El tráfico vehicular se limita

estrictamente en cuanto número y tipo de vehículo y número de pasajeros; y se limita a horas diurnas y condiciones secas. Los registros consecutivos de jaguares hacen suponer que estos se han adaptado a la presencia de la estación de compresión y las actividades humanas asociadas con ella. El trabajo de monitoreo coordinado entre los guardaparques en el PN Kaa-Iya, en colaboración con WCS y la Fundación Kaa-Iya, permitirá a futuro la promoción del ecoturismo.

Finalmente, según las entrevistas realizadas a representantes de 28 propiedades en el Chaco, estas abarcan una extensión entre 300 - 20.000 ha con hatos de entre 80 - 1000 cabezas de ganado (Arispe *et al.* 2009). La ganadería en la zona es extensiva, con animales sueltos aprovechando la vegetación natural y con la provisión de agua solo en los sitios y las épocas más secas. Las prácticas de manejo como ser la rotación de potreros, control de la reproducción, y medidas veterinarias más allá de la vacunación son pocas o inexistentes. Se mantienen pocos registros sobre mortalidad y productividad. La mitad de los ganaderos reporta pérdidas por jaguares, aunque las consideran aceptables dadas su prácticas de manejo la mayoría a su vez indica que el método preferido para responder a este tema es matar el jaguar o ahuyentarlo (Arispe *et al.* 2009). WCS promovió un taller en 2006 con ganaderos del Departamento para discutir y promover alternativas de manejo para reducir conflictos entre jaguares y ganado, y produjo materiales para que los puesteros identificaran las causas de la mortalidad del ganado (Cuéllar y Combès 2002; Arispe *et al.* 2005).

#### c. Solitario *Catagonus wagneri*

Promediando unos 35 kg y 57 cm de alto a la cruz (Eisenberg y Redford 1999), este es el más grande de los pecaríes y se creía extinto hasta su re-descubrimiento en Paraguay en el 1972 (Wetzel *et al.* 1975). Subsecuentemente se confirmó su endemismo en las regiones chaqueñas secas de Bolivia y Argentina. Sin embargo, la cacería, la conversión de hábitat, y posiblemente las enfermedades han reducido su área de distribución (Taber 1991). La población global se estima en menos de 5000 individuos, y la especie se considera amenazada según la UICN (Altrichter *et al.* 2008) y la Lista Roja de Bolivia (Aliaga-Rossel *et al.* 2009). De hecho, la presencia de esta especie amenazada y endémica en el Chaco boliviano fue uno de los justificativos para la creación del enorme Parque Nacional Kaa-Iya (Taber *et al.* 1997). Forman manadas muy pequeñas (por eso el nombre local en Bolivia de “solitario”) en comparación con las otras dos especies de pecaríes, promediando 3 individuos por grupo (Cuéllar y Noss 2003).

Hasta el 2005, los únicos registros dentro del paisaje Kaa-Iya fueron de cazadores, reportando 22 animales cazados entre 1997 y 2007 en el Isoso. Sin embargo, con las fotos obtenidas con trampas-cámara desde el 2005 ampliamos los lugares con registros de esta especie: en el campamento de guardaparques del PN Kaa-Iya en Charata; en los Bañados de Isoso (bosque chaqueño estacionalmente inundado); en la Estación Isoso (bosque transicional Chaco-Chiquitano); en Palmar de las Islas (sabanas con palmeras estacionalmente inundadas); y Guanacos (pampas o pastizales sobre suelos sueltos arenosos). Gracias a la participación activa de los guardaparques y parabiólogos, con base en el campamento Charata, se obtuvo información valiosa sobre esta especie en este sitio (Banegas y Maffei 2007). Por otro lado, como producto de la información generada por cazadores y parabiólogos sobre la especie, las comunidades adoptaron

una medida de conservación prohibiendo la cacería de esta especie (Noss y Cuéllar 2001; Banegas y Maffei 2007).

*d. Pejichi Priodontes maximus*

Aparentemente limitados por niveles de precipitación, la distribución de *P. maximus* ocupa las porciones boreales y orientales del Parque Kaa-Iya (Cuéllar y Noss 2003; Tarifa 2009; Noss *et al.* 2010a). A pesar de su tamaño, 30 kg o más, y aunque deja cuevas enormes abandonadas como evidencia de su presencia, sigue siendo una especie difícil de observar y por ello se considera una especie rara. Esto se debe también a la combinación de sus hábitos nocturnos y fosoriales.

Luego de haber observado indicios de la presencia de esta especie (huellas y cuevas activas) recién en el 2001 obtuvimos los primeros registros fotográficos mediante la utilización de trampas-cámara. Con un esfuerzo de más de 27.500 trampas-noches en cinco sitios, obtuvimos 34 registros de 24 individuos de pejichi dentro del paisaje Kaa-Iya, pero solo en Tucavaca, Estación Iroso, y Ravelo. Como lo habían indicado los cazadores y la ausencia de indicios, no registramos ningún registro fotográfico en Cerro Cortado o en Guanacos. Los patrones únicos de escamas permiten la identificación de individuos, así como la línea divisora entre escamas oscuras y claras en el caparazón y en la pata trasera fue especialmente útil, tal como fué el número de escamas por fila desde el borde inferior del caparazón hasta la línea divisora. En base a esas diferencias, identificamos 18 individuos en Tucavaca (8 machos, 1 hembra, y 9 sin sexo identificado). Según los modelos de captura-recaptura espacialmente explícitos, la densidad poblacional de pejichis en Tucavaca podría alcanzar los 5 individuos/100 km<sup>2</sup> (Noss *et al.* 2004b).

*Estudios sobre especies importantes para el consumo local.* Estas especies son prioridad más del lado comunitario—de las comunidades isoseñas y de la CABI—por sus aportes de subsistencia y comercial. El interés comunitario compartido con los conservacionistas es el de asegurar el uso sostenible a largo plazo de este recurso. Entre los mamíferos, las especies más importantes incluyen los ungulados (la urina -*Mazama gouazoubira*, el taitetú o pecarí de collar *Pecari tajacu*, el tropero o pecarí de labios blancos *Tayassu pecari*, y el anta o tapir *Tapirus terrestris*) y los armadillos (el tatú mula o tatú de nueve bandas *Dasyus novemcinctus*, el peji o armadillo de seis bandas *Euphractus sexcinctus*, el tatú pecho amarillo *Chaetophractus villosus*, el tatú llorón *C. vellerosus*, y el corechi o tatú bola *Tolypeutes matacus*) (Cuéllar 2000b).

El programa de investigación y manejo comunitario de fauna en la zona de Iroso se inició en el 1996 con la participación de cazadores y un equipo de parabiólogos Irosoños.

Con el fin de generar información sobre las poblaciones de fauna en la zona y sobre la cacería de subsistencia y comercial, se aplicaron las siguientes metodologías: el auto-monitoreo de cacería, análisis de datos de cacería, el monitoreo de fauna por transectas, el monitoreo de fauna mediante registro de huellas en parcelas, y conteos mediante batidas y muestreos sistemáticos con trampas-cámara. Estos datos se analizaron a través de modelos para evaluar la sostenibilidad de la cacería de subsistencia, y se discutió en las comunidades los resultados técnicos en relación a sus creencias y conocimientos tradicionales para generar y aplicar propuestas y medidas de manejo con el fin de

asegurar el uso sostenible de la fauna. Los parabiólogos lideraron varios aspectos del programa: el trabajo con los cazadores de sus respectivas comunidades, la toma de datos en transectas, el análisis de datos, actividades de educación ambiental, y las discusiones tomadas con las comunidades (Noss *et al.* 2005).

En el auto-monitoreo de cacería participaron en total más de 700 cazadores (entre 100 y 350 cada año) y 33 puestos ganaderos aportando datos sobre especies cazadas (sexo, peso, estado reproductivo, y edad aproximada), lugares de cacería, esfuerzo (horas o días, con qué arma, con o sin perros). En total se cazan 29 especies de mamíferos, pero las más importantes en biomasa y número de presas son las cuatro especies de ungulados y las cinco especies de armadillos mencionados arriba. Solo entre 2002-2007 los registros suman más de 7.000 ungulados y armadillos (Noss 1998, 1999; Cuéllar 2000a; Noss 2000; Noss *et al.* 2003a).

Adicionalmente, registramos de forma mensual la actividad de los cazadores “potenciales” (jóvenes y hombres adultos) para definir la proporción de cazadores activos participando en el programa de auto-monitoreo, y así extrapolar la cosecha total en Isoso según los datos reportados por los cazadores voluntarios. A través de los mismos datos se estimó un índice de “capturas por unidad de esfuerzo” (catch per unit effort - CPUE), dividiendo el total de capturas por especie entre el número de cazadores-meses. Estimamos que 2/3 de los cazadores activos participaron en el sistema de auto-monitoreo (Noss *et al.* 2003a; Cuéllar *et al.* 2004; Noss *et al.* 2004a; Noss *et al.* 2005; Noss *et al.* 2008). Además los cazadores aportaron cráneos, muestras estomacales y tractos reproductivos para describir la estructura poblacional, dieta, y reproducción de algunos mamíferos respectivamente. En el caso de los ungulados, especímenes de cráneos permitieron determinar la edad de los animales cazados en base al desgaste dental (Maffei 2000, 2001, 2003, 2004; Rojas-Suárez y Maffei 2004), generar claves de desgaste dental para urina, taitetú, tropero y anta; establecer la relación entre el desgaste observado y la edad según los anillos dentales; y analizar cráneos provenientes de la cacería en Isoso para detectar si hubo cambios en la distribución de edades.

La urina y el taitetú fueron los ungulados más cazados, pero el número de animales cazados se mantiene en el tiempo y se los encuentra cerca de las comunidades. En general los datos de abundancia (según batidas, trampas cámara, y huellas) coinciden, sugiriendo un uso sostenible de las mismas. Las antas y los troperos, por su lado, son presas menos comunes, y no se encuentran durante todo el año, además son menos abundantes en áreas con cacería (Cuéllar y Noss 1997; Noss y Cuéllar 2000; Noss *et al.* 2003a; Noss *et al.* 2006). Los modelos estándares para evaluar la sostenibilidad de la cacería, comparando el estado de las poblaciones de fauna (su abundancia y productividad en su hábitat natural) con el uso de las mismas especies por parte de pobladores locales, también indican que la cacería de urinas y de taitetús en Isoso es sostenible. Los mismos modelos y las observaciones de los cazadores Iloseños sugieren una sobre-explotación de anta y de tropero en Isoso (Noss 2000; Noss y Cuellar 2008).

El uso actual para fines de subsistencia aparentemente es sostenible para las cinco especies de armadillos, con la excepción de *T. matacus* y, posiblemente, *C. vellerosus*. Dentro de las cinco especies de armadillos reportadas, *T. matacus* es la especie cazada con mayor frecuencia. Esto último sumado a que tiene la productividad más baja de todos los armadillos (una cría por gestación), y una estrategia de defensa que puede ser

efectiva contra jaguares y zorros (*Pseudalopex gymnocercus* y *Cerdocyon thous*) pero no contra cazadores humanos, aumenta su vulnerabilidad en zonas con presión de cacería.

Los armadillos diurnos, el peji y el pecho amarillo, son menos vulnerables a cazadores Iloseños porque los cazadores y sus perros evitan las horas más calientes del día. El tatú mula tiene una productividad relativamente alta (cuatro crías idénticas por gestación) y resiste mejor la presión de cacería (Noss 2000; Noss y Cuellar 2008).

Como parte de las estrategias de conservación adoptadas por los actores locales, las comunidades y autoridades de Isoso han desarrollado y adoptado un reglamento de cacería que incluye vedas temporales (para tropero y anta) entre otras medidas; una zonificación interna creando reservas comunales sin cacería; y planes de manejo para el uso comercial sostenible de taitetú (Noss *et al.* 2010b). En esta región, el único mamífero sujeto a la cacería comercial hoy en día es el taitetú, por la venta de su cuero.

Los estudios anteriores de cacería y de abundancia sirvieron de base técnica para una propuesta de manejo comercial de la especie. El "Plan de manejo para el comercio de cueros de taitetú (*Tayassu tajacu*) producto de la cacería de subsistencia de las comunidades del Isoso" (Cuéllar y Noss 2002) fue aprobado por parte de la Dirección General de la Biodiversidad a partir de 2006 (con extensiones válidas hasta 2011) e implementado por la Asociación de Cazadores y Comercializadores de Cueros de Peni y Taitetú en el Isoso. Este plan de manejo implica un compromiso serio por parte de los pobladores Iloseños para dar cumplimiento a las normas establecidas en el plan: estudios de mercado, muestreo sistemático y constante de la población de cada especie, establecimiento y control de cuotas anuales por especie, conformación de un comité de gestión, y capacitación de técnicos y cazadores (Noss *et al.* 2003b; Rumiz 2004).

*Estudios sobre recuperación de hábitats.* Dado que más de la tercera parte de los tres millones de hectáreas que conforman el parque Kaa-lyá han sido afectadas más o menos recientemente por el fuego, este tema fue motivo de estudios de cara a la elaboración del plan de manejo del área protegida en el 2001. Conformamos un equipo multidisciplinario con el objetivo de crear una línea base de información que nos permitiese entender la dinámica de los ecosistemas influenciados por el fuego con relación a la diversidad actual (Navarro 2002). Este estudio de ecología del fuego evaluó la diversidad biológica en zonas afectadas, así como la capacidad de producción ganadera en estas áreas, tomando en cuenta el fuego como potencial herramienta de manejo. Con relación a mamíferos, el rol del fuego estuvo relacionado directamente al área de distribución del guanaco. Según las encuestas realizadas los cazadores indígenas usaban históricamente el fuego en el Chaco para mantener formaciones de sabanas y facilitar la cacería. Los ganaderos utilizan el fuego para promover el crecimiento y rebrote de pastos para el ganado. Sin embargo, tanto comunidades indígenas como ganaderos están perdiendo su conocimiento tradicional del uso del fuego para manejar ecosistemas y aumentar su biodiversidad y productividad. El estudio de la ecología del fuego busca recuperar prácticas tradicionales, optimizar la producción de ganado, entender las respuestas de la fauna y de los ecosistemas chaqueños al fuego, en particular las relaciones entre el fuego y la conservación de guanacos, para así generar propuestas de conservación y monitoreo a largo plazo.



El fuego incrementa la heterogeneidad del hábitat, pero disminuye la diversidad del hábitat en una escala de paisaje (Navarro 2002). El fuego también reduce la diversidad estructural en todos los tipos de vegetación con la excepción de las sabanas de Isiporenda. En estas parece que el uso continuo y sistemático del fuego, en combinación con la ausencia actual de ganado, han generado una adaptación de la estructura vegetal al fuego con una abundancia excepcionalmente alta de plantas resistentes al fuego como son *Acacia aroma*, *Arachis batizocoi*, *Caesalpinia stuckertii*, *Rhynchosia burkartii*, y *Senna chloroclada* (Fabaceae), *Abutilon herzogianum* (Malvaceae), *Annona nutans* (Annonaceae), *Gymnocalycium marsoneri* (Cactaceae), y *Schinopsis cornuta* (Anacardiaceae).

Entre los mamíferos grandes, algunas especies son más abundantes en áreas alteradas por el fuego tanto en el sur-oeste como en el este del parque: el taitetú, la urina, el zorro patas amarillas *Pseudalopex gymnocercus*, el peji, el corechi, y el conejo *Sylvilagus brasiliensis*. El guanaco es la especie bandera de las sabanas al sur-oeste del parque Kaa-lya. Las especies de mamíferos raros o ausentes en las áreas abiertas o con mayor incidencia de fuego son el ocelote *Leopardus pardalis*, el anta, y los primates. Entre los mamíferos pequeños, los marsupiales son más abundantes en hábitats de bosque, mientras que los roedores son más abundantes en hábitats alterados por el fuego. Por ejemplo el ratón del Chaco de Pearson *Andalgalomys pearsoni* es endémico de las pampas chaqueñas (Olds *et al.* 1987).

En general, los incendios se originan principalmente en los puestos ganaderos, afectan áreas pequeñas, y se desplazan gracias a vientos del norte o del sur. En el suroeste del PNKI los incendios datan del siglo 18 y la introducción del ganado a la zona por los españoles, pero en el este los incendios son mucho más recientes, post-1970. Es entonces difícil separar los efectos del fuego de los del ganado. El fuego no-manejado, intermitente y ocasional genera estructuras de vegetación con menos capacidad forrajera (biomasa viva y muerta) para el ganado y la fauna. Esta condición se agudiza con la sobre-carga por falta de manejo del ganado. Por otro lado, un régimen de fuego manejado con cargas ganaderas consistentes con la capacidad de carga del área genera estructuras productivas de vegetación de pampas como las encontradas en Isiporenda con una diversidad sorprendentemente alta de paisajes, estructuras de vegetación, y fauna (Navarro 2002).

*Capacitación de parabiólogos en el estudio de mamíferos.* El proyecto Kaa-lya tuvo un fuerte componente de capacitación de recursos humanos. El objetivo específico de capacitación local en el área de investigación aplicada se enfocó en la formación de parabiólogos como parte del establecimiento de un programa de investigación, el cual debería garantizar sitios estratégicos de estudio y la colecta continua de datos sobre población y ecología de especies silvestres clave. Estos estudios específicos deberían de proveer una línea de investigación enfocada a contribuir en la implementación de los planes comunitarios de manejo y conservación en la región. Para este propósito el programa desarrolló diferentes áreas de trabajo: 1) investigación aplicada, 2) investigación participativa sobre población y ecología de animales silvestres, y la definición de prácticas de manejo de vida silvestre; y 3) obtención e interpretación de datos para el manejo de recursos naturales con la colaboración activa de el componente "educación

ambiental" del proyecto. Este último punto tuvo el objetivo de difundir las actividades de investigación/conservación llevadas a cabo por los parabiólogos y con esto crear vínculos con actores y organizaciones gubernamentales locales.

Los parabiólogos también participaron activamente del esfuerzo transfronterizo de conservación entre Paraguay y Bolivia a través de CABI/WCS y Fundación DesdelChaco.

Este acuerdo resultó en: a) la producción de un mapa de vegetación para la región abarcando estos dos países (Navarro 2002); b) un acuerdo para complementar estudios socioeconómicos comparativos; c) estudios complementarios y comparativos para el guanaco; y d) la creación de un área protegida contigua al Parque Kaa-lyá en Paraguay.

Una prueba de éxito del periodo de capacitación de parabiólogos fue el hecho de la participación activa en congresos internacionales presentando los resultados de sus propias investigaciones. Esto aseguró el sentimiento de apropiación en el proceso de investigación y conservación realizado.

Como parte de sus responsabilidades de investigadores, los parabiólogos y monitores tuvieron un papel importante en la difusión de las actividades desarrolladas en las comunidades, principalmente como facilitadores en talleres comunitarios. En el 2002, como iniciativa propia, los mismos parabiólogos establecieron un programa de visitas por estudiantes y docentes del Ioso al campamento Cerro Colorado, donde los parabiólogos presentaban su trabajo directamente a miembros de las comunidades.

En resumen se cumplieron los objetivos planteados por el proyecto Kaa-lyá en términos de investigación; producción y difusión de información biológica/ecológica (Cuéllar y Noss 2003); entrenamiento de gente local en la colección de datos y su interpretación; así como también el fortalecimiento de vínculos con las comunidades y las organizaciones gubernamentales. Sin embargo, cuando los fondos destinados a este proyecto llegaron a su fin, los parabiólogos no fueron incorporados como técnicos de apoyo en una institución pública y el equipo de trabajo se desintegró. Por lo tanto, en el periodo de ejecución del proyecto, no se logró el reconocimiento formal del parabiólogo como un técnico local capacitado ni se logró su inserción en organismos locales públicos para la continuación de sus funciones.

Con el objetivo de formalizar la capacidad del parabiólogo como técnico reconocido por el ministerio de educación de Bolivia, desarrollamos el primer curso intensivo para la formalización de parabiólogos luego de 12 años de trabajo de campo y formación por la CABI y WCS. Este curso fue financiado por el Fondo Whitley para la Naturaleza, a través de un premio donado por Sting y Trudie Styler, y entregado a Erika Cuéllar en 2007. Como resultado del entrenamiento formal, 17 parabiólogos originarios (Ioseños, Chiquitanos, y Ayoreodes) del Chaco boliviano, luego de 8 meses con más de 800 horas de instrucción estructuradas en 13 módulos, proveídos por 20 instructores, obtuvieron sus certificados. Los módulos fueron los siguientes: Diseño de investigaciones de campo; Biología, ecología y taxonomía; Introducción a la ornitología; Mastozoología; Introducción a la herpetología; Entomología; Introducción a la ictiología; Introducción a la ecología botánica; Uso de GPS y aplicación básica de SIG; Introducción a la medicina veterinaria y su aplicación con la fauna silvestre; Introducción a las matemáticas; Análisis descriptivo, presentación y difusión y Primeros auxilios.

Además el curso incluyó 30 horas de sobrevuelos realizando censos aéreos en el área de distribución de la población del guanaco chaqueño *Lama guanicoe*.

La experiencia de formación e inclusión de parabiólogos en un proyecto exitoso de investigación/conservación/manejo podría ser la base para la expansión de esta experiencia en otras áreas con cualidades biológicas y sociales similares. El objetivo de la participación activa de los parabiólogos es que las comunidades locales tomen la responsabilidad y hagan valer su autoridad para conservar la biodiversidad con un respaldo técnico apropiado. Por otro lado, el proceso de conservación necesita sumar capacidades locales que contribuyan al complejo proceso de integración de actores para beneficiar la conservación de especies/sitios focales. La conservación a largo plazo depende de la información robusta sobre las especies/sitios focales; del mantenimiento del interés de los actores locales con la conservación; de que los usuarios de los recursos naturales sientan que la conservación es aliado en lugar de ser competencia y que se sientan representados en los procesos de toma de decisiones acerca del destino de las zonas “fuente” de recursos. En este sentido el aporte que los parabiólogos podrían hacer para nutrir las bases de datos globales y mantener el vínculo entre la comunidad y la conservación sería muy valioso.

Sin embargo, el problema principal es la sostenibilidad de la inserción de parabiólogos en el sistema de investigación, conservación y monitoreo. Desafortunadamente, el éxito post entrenamiento de esta iniciativa depende de la combinación de muchos factores que no siempre se alinean, como ser el interés de las instituciones correspondientes en apoyar e invertir seriamente en este proceso a largo plazo. La capacitación sin la garantía de continuación es una inversión a corto plazo. Por lo tanto, lo que se busca con la capacitación y posterior inserción de parabiólogos es fortalecer el paso inicial de este proceso y arraigarlo en un programa específico de conservación, para luego encaminar el proceso hacia la transferencia de la responsabilidad a organismos locales como áreas protegidas, organizaciones comunitarias, municipios y gobiernos departamentales en todo el país.

## **Conclusiones**

El proceso histórico y situación actual del Pueblo Guaraní-Isoceño es especial y muy relevante para los otros Pueblos Indígenas de las Tierras Bajas de Bolivia. El Parque Nacional Kaa-lyá fue en su momento la única área protegida en las Américas establecida como el resultado de las iniciativas de una organización indígena y la única que tuvo la responsabilidad administrativa primaria de la misma (Winer 2003). Esta aproximación, basada en principios de conservación y manejo sostenible de los recursos naturales - contrastante a otros casos en Bolivia, donde las demandas por territorio para grupos indígenas y para áreas protegidas se superponían y eran fuente de conflictos basados en formas de competencia por la tenencia de tierra - dio a CABI la oportunidad de manejar 53.000 km<sup>2</sup> en el Chaco Boliviano. Adicionalmente, CABI ha logrado articular consistentemente la superposición de jurisdicciones administrativas y de gestión ambiental y social, de acuerdo con disposiciones legales vigentes. En el mismo espacio están la Tierra Comunitaria de Origen (TCO) Isoso; el Distrito Municipal Indígena Isoceño; y el Área Protegida (Winer 2003).

Es evidente que los logros como producto de la colaboración de diferentes actores han sobrepasado enormemente la importancia de los compromisos que cada organización ha hecho en promover sus visiones y misiones respectivas. Esta perspectiva ha sido ratificada

por una serie de reconocimientos internacionales importantes que han incrementado los incentivos para que sigan colaborando. Logros compartidos han contribuido a la confianza que cada uno tiene con el otro, y la voluntad de cada uno de hacer el esfuerzo adicional para buscar ese terreno compartido, basado en el reconocimiento de que cada institución logrará mucho más en cuanto el avance de sus respectivos objetivos a largo plazo a través de la colaboración, y no trabajando individualmente (Arellano 2003; Arambiza y Painter 2006; Castillo *et al.* 2006; Redford y Painter 2006; Castillo *et al.* 2007; Painter 2009; Painter *et al.* 2011).

Si bien la capacitación de parabiólogos fue enfocada en temas de biología metodológicos y analíticos, el contexto del entrenamiento fue basado en el respeto a sus capacidades, su cultura e intereses con relación a su medio ambiente. La metodología de trabajo con parabiólogos fue la del trabajo en equipo, promoviendo un aprendizaje mutuo. Complementario a esto último, durante las clases dentro del curso formal se promovió la discusión en grupos de culturas mixtas y las aptitudes individuales. Los parabiólogos fueron capacitados en el desarrollo de diseños de proyectos de investigación; en la colecta, el análisis e interpretación de datos; en la presentación de los resultados de sus investigaciones en diferentes versiones; y en la aplicación de los resultados en los procesos de manejo de sus recursos naturales. De hecho, algunos guardaparques han sido parabiólogos o actualmente tienen el liderazgo, ejecutando proyectos de desarrollo en sus comunidades. La combinación del conocimiento nato sobre historia natural, la pertenencia a una sociedad que utiliza los recursos naturales en forma directa, y el apoyo de la misma al desarrollo de esta formación técnica, hace de los parabiólogos pilares insustituibles en el proceso de apropiación de herramientas de conservación y manejo de recursos naturales.

El legado de la cooperación entre WCS y la CABI fue la formación de bolivianos y extranjeros en el estudio de los recursos naturales y su conservación. Actualmente varios de los parabiólogos formados durante esta alianza trabajan como guardaparques y los otros son líderes en sus comunidades ejecutando proyectos de desarrollo comunal.

Además, el plan de manejo elaborado durante este periodo de colaboración es la base del plan de manejo comunitario que está siendo llevado a cabo por técnicos de la CABI, luego de ganar un financiamiento del Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD) para dicho propósito.

Los resultados obtenidos con relación a los mamíferos del Chaco han profundizado el conocimiento sobre: la historia natural, la situación de especies amenazadas e importantes para el consumo local, la distribución y densidad de algunas de las especies de mamíferos y la recuperación del hábitat para dichas especies. Esto último ha sido la base para generar propuestas de conservación y monitoreo a largo plazo, actualmente llevado a cabo por las mismas comunidades bajo la coordinación de la CABI.

Si bien es cierto que las bases de datos se nutrieron con el trabajo de tantos años de los que formamos parte de esta alianza, los beneficios a largo plazo van más allá de los informes técnicos, las publicaciones científicas o el mejor conocimiento de nuestra vida silvestre. Nos referimos a que la contribución mayor de esta alianza es el empuje de actores locales, concretando su visión y prioridades, para continuar con un proyecto mayor de conservación e integración a largo plazo.

## Agradecimientos

A.J. Ayala, H. Azurduy, Z. Barahona, O. Castillo, R. Leny Cuéllar, S. Deem, P. Feinsinger, C. Fiorello, J. Guerrero, A. Hesse, T. Hibbitts, P. Hutchison, A. Jahn, L. Maffei, A. M. Mamani, R. Miserendino, R. Montaña, G. Navarro, H. Noss, M. Painter, C. Pinto, P. Rebolledo, A. Romero-Muñoz, D. Rumiz y L. Siles. Este trabajo se realizó como parte del programa de WCS-Bolivia para la conservación del paisaje Kaa-lya. En parte se realizó gracias al apoyo de la United States Agency for International Development (USAID/Bolivia Cooperative Agreement No. 511-A-00-01-00005). Las opiniones expresadas representan a los autores y no necesariamente reflejan los criterios de USAID. Agradecemos a la Capitanía del Alto y Bajo Isono y a la Dirección General de Biodiversidad por autorizar y apoyar el programa. Agradecemos a las autoridades de Isono, comunarios, cazadores, parabiólogos y monitores de cacería de Isono por su apoyo y participación permanente.

## Literatura citada

- AGUIRRE, L. F., R. AGUAYO, J. BALDERRAMA, C. CORTÉZ, y T. TARIFA (eds.).** 2009. Libro Rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. Ministerio de Medio Ambiente y Agua de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- ALIAGA-ROSSEL, E., A. J. NOSS, y L. MAFFEI.** 2009. *Catagonus wagneri* (Rusconi, 1930): Artiodactyla - Tayassuidae. Pp. 477-478 en Libro Rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia (Aguirre, L. F., R. Aguayo, J. Balderrama, C. Cortéz, y T. Tarifa, eds.). Ministerio de Medio Ambiente y Agua. La Paz, Bolivia.
- ALTRICHTER, M., A. TABER, A. J. NOSS, y L. MAFFEI.** 2008. *Catagonus wagneri*. Lista roja de especies amenazadas. UICN.
- ARAMBIZA, E., y M. PAINTER.** 2006. Biodiversity conservation and the quality of life of indigenous people in the Bolivian Chaco. *Human Organization* 65:20-34.
- ARELLANO, S.** 2003. Bolivia: soluciones a conflictos de tierra. Estudio de caso: la Capitanía de Alto & Bajo Izozog (CABI). Chemonics Internacional Inc. Washington, EE.UU.
- ARISPE, R., E. CUÉLLAR, y I. COMBÈS.** 2005. Jaguares y pumas, el problema de la depredación del ganado: guía informativa. Wildlife Conservation Society. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- ARISPE, R., D. I. RUMIZ, C. VENEGAS, y A. J. NOSS.** 2009. El conflicto de la depredación de ganado por el jaguar *Panthera onca* en Santa Cruz, Bolivia. Manejo de Fauna en Latinoamérica. Pp. 1-23
- BANEGAS, J., y L. MAFFEI.** 2007. Estudio del pecarí del Chaco o solitario *Catagonus wagneri* en el Parque Nacional Kaa-lya. Wildlife Conservation Society. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- BARRIENTOS, J., y R. L. CUÉLLAR.** 2009. Iniciativas de manejo de fauna silvestre mediante reglamentos de cacería en las comunidades de Isono del Gran Chaco. *Revista Electrónica Manejo de Fauna Silvestre en Latinoamérica* 2: Pp.1-9
- BAUMGARTNER, L. L., y A. C. MARTIN.** 1939. Plant histology as an aid in squirrel food-habit studies. *Journal of Wildlife Management* 3:266-268.
- BORCHERS, D. L., y M. G. EFFORD.** 2008. Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics* 64:377-385.

- CASTILLO, O., Z. BARAHONA, D. MENDÍA, A. NOSS, A. HESSE, A. BURBANO, y J. C. CHIVÉ.** 2007. Sistemas de gestión integrada & gobernanza en Áreas Protegidas de Bolivia, Ecuador & Perú: desde la visión de sus comités de gestión. p. 280. WCS & Tinker Foundation. Santa Cruz de la Sierra.
- CASTILLO, O., C. CLARK, P. COPPOLILLO, H. KRETZER, R. McNAB, A. NOSS, H. QUIEROZ, Y. TESSEMA, A. VEDDER, R. WALLACE, J. WALSTON, y D. WILKIE.** 2006. Casting for Conservation actors: people, partnerships and wildlife. Working paper No. 28. Wildlife Conservation Society. New York, EE.UU.
- CUÉLLAR, E.** 2000a. Automonitoreo de la cacería de armadillos en el Izozog, Gran Chaco Boliviano. Pp. 113-118 en Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica (Cabrera, E., C. Mercolli, y R. Resquin, eds.). CITES Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida. Asunción, Paraguay.
- CUÉLLAR, E.** 2011. Ecology and conservation of the guanaco *Lama guanicoe* in the Bolivian Chaco: habitat selection within a vegetation succession. PhD Dissertation. University of Oxford. Oxford, EE.UU.
- CUÉLLAR, E., y I. COMBÈS.** 2002. Jaguares, pumas y ganado: guía informativa. Wildlife Conservation Society. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- CUÉLLAR, E., y A. NOSS.** 1997. Conteo de huellas en brechas barridas: un índice de abundancia para mamíferos. *Ecología en Bolivia* 30:55-67.
- CUÉLLAR, E., y A. J. NOSS.** 2003. Mamíferos del Chaco y de la Chiquitanía. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- CUÉLLAR, E., y A. NÚÑEZ.** 2009. *Lama guanicoe* (Müller, 1776): Artiodactyla-Camelidae. Pp. 454-456 en Libro Rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia (Aguirre, L. F., R. Aguayo, J. Balderrama, C. Cortéz, y T. Tarifa, eds.). Ministerio de Medio Ambiente y Agua de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- CUÉLLAR, E., J. SEGUNDO, G. CASTRO, A. SEGUNDO, y A. NOSS.** 2005. Current status of the Guanaco *Lama guanicoe voglii* in the Bolivian Chaco. Annual report to Shared Earth Foundation and Wildlife Conservation Society. WCS-Bolivia, Santa Cruz.
- CUÉLLAR, R. L.** 2000b. Uso de los animales silvestres por pobladores Izoceños. Pp. 471-484 en Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica (Cabrera, E., C. Mercolli, y R. Resquin, eds.). CITES Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida. Asunción, Paraguay.
- CUÉLLAR, R. L., D. ALARCÓN, F. PEÑA, C. MÉNDEZ, A. ROMERO-MUÑOZ, L. MAFFEI, D. I. RUMIZ, y A. J. NOSS.** 2012. Kaaiyana: a jaguar with cubs in the Kaa-lyá del Gran Chaco National Park, Bolivia. *Cat News* 57: 4-6.
- CUÉLLAR, R. L., y A. J. NOSS.** 2002. Plan de manejo para el uso comercial del taitetú *Tayassu tajacu* en el Izozog. Proyecto Kaa-lyá, CABI y Wildlife Conservation Society. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- CUÉLLAR, R. L., A. J. NOSS, y A. ARAMBIZA.** 2004. El registro de la cacería como base para el monitoreo y manejo de fauna en Isozo. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 16:29-40.
- EISENBERG, J. F., y K. H. REDFORD.** 1999. Mammals of Neotropics - the Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.

- HANSEN, M. C., P. V. POTAPOV, R. MOORE, M. HANCHER, S. A. TURUBANOVA, A. TYUKAVINA, D. THAU, S. V. STEHMAN, S. J. GOETZ, T. R. LOVELAND, A. KOMMAREDDY, A. EGOROV, L. CHINI, C. O. JUSTICE, y J. R. G. TOWNSHEND. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850-853.
- HESSE, A. J., y E. CUÉLLAR. (eds.). 2008. Manuales técnicos, 1er curso de capacitación para la formación de Parabiólogos. Whitley Fund for Nature and Wildlife Conservation Society. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- JANZEN, D. H. 2002. Tropical dry forest: Area de Conservacion Guanacaste, northwestern Costa Rica. *Handbook of Ecological Restoration* 2:559-583.
- JANZEN, D. H. 2004. Setting up tropical biodiversity for conservation through non-damaging use: participation by parataxonomists. *Journal of Applied Ecology* 41:181-187.
- MAFFEI, L. 2000. Estructura de edades de la urina *Mazama gouazoubira* en el Chaco Boliviano. Pp. 373-376 en Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica (Cabrera, E., C. Mercolli, y R. Resquin, eds.). CITES Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida. Asunción, Paraguay.
- MAFFEI, L. 2001. Estructura de edades de la urina *Mazama gouazoubira* en el Chaco boliviano. *Mastozoología Neotropical* 8:149-155.
- MAFFEI, L. 2003. The age structure of tapirs *Tapirus terrestris* in the Chaco. *Tapir Conservation* 12:18-19.
- MAFFEI, L. 2004. Age structure of two hunted peccary species in the Bolivian Chaco *Tayassu tajacu* and *T. pecari*. *Mammalia* 67:575-578.
- MAFFEI, L., E. CUÉLLAR, y A. NOSS. 2004. One thousand jaguars *Panthera onca* in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of Zoology* 262:295-304.
- MORELLO, J., y G. HORTT. 1985. Changes in the area extent of arable farming, stock raising and forestry in the South American Chaco. *Applay to Geographycal Development* 25:109-127.
- MORELLO, J., y C. SARAVIA-TOLEDO. 1959. The Chaco Argentina forest: cattle raising and forests in eastern Salta. *Revista de Agronomia del Noroeste Argentino* 3:209-258.
- NAVARRO, G. 2002. Ecología estructural y dinámica de áreas quemadas en el PN-ANMI Kaa-Iya del Gran Chaco. Pp. 17-90 en Ecología del fuego en el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Kaa-Iya del Gran Chaco (Guerrero, J., ed.). Proyecto Kaa-Iya. Santa Cruz, Bolivia.
- NAVARRO, G., y A. FUENTES. 1999. Geobotánica y sistemas ecológicos de paisaje en el Gran Chaco de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología* 5:25-50.
- NOSS, A. 1998. El monitoreo comunitario de cacería en el Izozog: datos preliminares. *Ecología en Bolivia* 31:53-66.
- NOSS, A. 1999. Manejo de fauna comunitario en el Gran Chaco. Pp. 109-116 en Manejo y conservación de fauna silvestre en América Latina (Fang, T. G., O. L. Montenegro, y R. E. Bodmer, eds.). Instituto de Ecología. La Paz, Bolivia.
- NOSS, A., E. CUÉLLAR, H. GÓMEZ, T. TARIFA, y E. ALIAGA-ROSSEL. 2010a. Dasypodidae. Pp. 173-212 en Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia (Wallace, H. G. R. B., Z. R. Porcel, y D. I. Rumiz, eds.). Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.

- Noss, A. J.** 2000. La sostenibilidad de la cacería de subsistencia Izoceña. Pp. 535-544 en Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica (Cabrera, E., C. Mercolli, y R. Resquin, eds.). CITES Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida. Asunción, Paraguay.
- Noss, A. J., y E. CUÉLLAR.** 2000. Índices de abundancia para fauna terrestre en el Chaco boliviano: huellas en parcelas y en brechas barridas. Pp. 73-82 en Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica (Cabrera, E., C. Mercolli y R. Resquin, eds.). CITES Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida. Asunción, Paraguay.
- Noss, A. J., E. CUÉLLAR, y R. L. CUÉLLAR.** 2004a. An evaluation of hunter self-monitoring in the Bolivian Chaco. *Human Ecology* 32:685-702.
- Noss, A. J., E. CUÉLLAR, y R. L. CUÉLLAR.** 2003a. Hunter self-monitoring as a basis for biological research: data from the Bolivian Chaco. *Mastozoología Neotropical* 10:49-67.
- Noss, A. J., y R. L. CUÉLLAR.** 2008. The sustainability of hunting *Tapirus terrestris* and *Tayassu pecari* in the Isono indigenous communal land: the unified harvest model. *Mastozoología Neotropical* 15:241-252.
- Noss, A. J., y R. L. CUÉLLAR.** 2001. Community attitudes towards wildlife management in the Bolivian Chaco. *Oryx* 35:292-300.
- Noss, A. J., R. L. CUÉLLAR, A. ARAMBIZA, y J. BARRIENTOS.** 2010b. Sostenibilidad de la cacería en el Chaco: 12 años de manejo de fauna silvestre en la Tierra Comunitaria de Origen Isono. Pp. 1-36 en Experiencias de manejo de fauna silvestre en Bolivia (Gómez, H., y A. Llobet, eds.). Fundación Amigos de la Naturaleza. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Noss, A. J., R. L. CUÉLLAR, y J. AYALA.** 2006. Drive counts for grey brocket deer in the Bolivian Chaco. *Mammalia* 70:64-69.
- Noss, A. J., R. L. CUÉLLAR, y E. CUÉLLAR.** 2008. Exploitation of xenarthrans by the Guaraní-Isoño indigenous people of the Bolivian Chaco: comparisons with hunting by other indigenous groups in Latin America, and implications for conservation. Pp. 244-254 en *The biology of the Xenarthra* (Vizcaino, S. F., y W. J. Loughry, eds.). University of Florida Press. Gainesville, Florida.
- Noss, A. J., J. GUERRERO, R. L. CUÉLLAR, y Z. BARAHONA.** 2003b. El uso comercial de recursos naturales mediante el manejo comunitario: la experiencia del pueblo izoceleño en Bolivia. Pp. 287-314 en *Fauna socializada: tendencias en el manejo participativo de la fauna en América Latina* (Campos-Rozo, C., y A. Ulloa, eds.). Fundación Natura. Bogotá, Colombia.
- Noss, A. J., M. A. MARES, y M. M. DÍAZ.** 2002. The Chaco. Pp. 164-173 en *Wilderness: earth's last wild places* (Mittermeier, R. A., C. G. Mittermeier, P. R. Gil, J. Pilgrim, G. Fonseca, T. Brooks, y W. R. Konstant, eds.). CEMEX, Conservation International, and Sierra Madre. Washington, EE.UU.
- Noss, A. J., I. OETTING, y R. L. CUÉLLAR.** 2005. Hunter self-monitoring by the Isoño-Guaraní in the Bolivian Chaco. *Biodiversity and Conservation* 14:2679-2693.
- Noss, A. J., R. PEÑA, y D. I. RUMIZ.** 2004b. Camera trapping *Priodontes maximus* in the dry forests of Santa Cruz, Bolivia. *Endangered Species Update* 21:43-52.



- OLDS, N., S. ANDERSON, y T. L. YATES.** 1987. Notes on Bolivian mammals 3. A revised diagnosis of *Andalgalomys* (Rodentia, Muridae) and the Description of a New Subspecies. *American Museum Novitates*: 1-17.
- PAINTER, M.** 2009. Rights-based conservation and the quality of life of indigenous people in the Bolivian Chaco. Pp. 163-184 en *Rights-based approaches, exploring issues and opportunities for conservation* (Campese, J., T. Sunderland, T. Greiber, y G. Oviedo, eds.). IUCN & CIFOR. Bogor, Indonesia.
- PAINTER, R. L. E., A. DURAN, y E. MIRO.** 2011. Indigenous Alliances for Conservation in Bolivia. *Conservation Biology* 25:1084-1086.
- PIMBERT, M. P., y J. N. PRETTY (eds.).** 1994. *Participation, People and the Management of National Parks and Protected Areas: Past Failures and Future Promise*. Ginebra, Suiza.
- PINTO, C.** 2005. Análisis multitemporal de cambios de vegetación de la pampa chaqueña, en la zona de los arenales de Yanahigua, oeste del Parque Nacional Kaa-lya. Technical report 87. Proyecto Kaa-lya. Santa Cruz, Bolivia.
- REDFORD, K. H., y E. FEARN.** 2007. Protected areas and human displacement: a conservation perspective. Working paper No. 29. Wildlife Conservation Society. New York, EE.UU.
- REDFORD, K. H., y M. PAINTER.** 2006. Natural alliances between conservationists and indigenous peoples. Technical Report 25. Wildlife Conservation Society. New York, EE.UU.
- REDFORD, K. H., A. TABER, y J. A. SIMONETTI.** 1990. There is more to biodiversity than the tropical rain-forests. *Conservation Biology* 4:328-330.
- ROJAS-SUÁREZ, C. R., y L. MAFFEI.** 2004. Estructura de edades de la hurina *Mazama guazoubira*, taitetú *Tayassu tajacu*, tropero *Tayassu pecari* y anta *Tapirus terrestris*. Pp. 261-264 en *Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonía y Latinoamérica*. www.revistafauna.com.pe/memo.htm. Iquitos, Perú.
- ROMERO-MUÑOZ, A., L. MAFFEI, E. CUÉLLAR, y A. J. NOSS.** 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 26:303-311.
- ROMERO-MUÑOZ, A., A. J. NOSS, L. MAFFEI, y R. R. MONTAÑO.** 2007. Binational population of jaguars confirmed by camera-trapping in the American Gran Chaco. *Cat News* 46:24-25.
- RUMIZ, D.** 2004. Elementos básicos para la preparación y evaluación de planes de manejo de fauna. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 16:99-104.
- SCHOFIELD, C. J., y E. H. BUCHER.** 1986. Industrial contributions to desertification in South America. *Trends in Ecology and Evolution* 1:78-80.
- SEGUNDO, J.** 2007. Conociendo la población de guanacos en el Chaco Boliviano. Pp. 22. Wildlife Conservation Society. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- SILVER, S.** 2004. Assessing jaguar abundance using remotely triggered cameras. Wildlife Conservation Society.
- TABER, A., G. NAVARRO, y M. A. ARRIBAS.** 1997. A new park in the Bolivian Gran Chaco - An advance in tropical dry forest conservation and community-based management. *Oryx* 31:189-198.

- TABER, A. B.** 1991. The status and conservation of the Chacoan peccary in Paraguay. *Oryx* 25:147-155.
- TARIFA, T.** 2009. *Priodontes maximus* (Kerr, 1792): Cingulata - Dasypodidae. Pp. 496-498 en Libro Rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia (Aguirre, L. F., R. Aguayo, J. Balderrama, C. Cortéz, y T. Tarifa, eds.). Ministerio de Medio Ambiente y Agua, Bolivia, La Paz, Bolivia.
- UICN.** 2010. Lista Roja de Especies Amenazadas. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- VILLALBA, L.** 2004. Monitoreo de la población de *Lama guanicoe voglii*. DesdelChaco Foundation. Loma Plata, Paraguay.
- WETZEL, R. M., R. E. DUBOIS, R. L. MARTIN, Y P. MYERS.** 1975. *Catagonus*, an 'extinct' peccary, alive in Paraguay. *Science* 189:379-381.
- WILLIAMS, O. B.** 1962. A technique for studying microtine food habits. *Journal of Mammalogy* 43:365-368.
- WINER, N.** 2003. Review and strategic planning consultancy Kaa-lya del Gran Chaco project. Wildlife Conservation Society. Santa Cruz, Bolivia.

---

*Sometido: 21 de enero de 2014*  
*Revisado: 10 de abril de 2014*  
*Aceptado: 14 de abril de 2014*  
*Editor asociado: Robert Owen*  
*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

# Rango de Hogar y uso de Hábitat de Carpinchos en Pastizales recién invadido en el Chaco Seco de Paraguay

Juan M. Campos-Krauer<sup>1\*</sup>, Samantha M. Wisely<sup>2</sup>, Ivan K. Benitez<sup>1</sup>,  
Victor Robles<sup>1</sup> and Richard T. Golightly<sup>3</sup>

**Introduction:** Deforestation is one of the primary causes of species decline worldwide. Some species, however, can take advantage of change and expand their distribution, putting endemic species in danger of extinction, changing the composition of biotic communities, and altering ecosystems.

**Methods:** From June 2005 to July 2007, using radiotelemetry collars and implants we investigated home range, habitat use and body temperature dynamics of six capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). The study took place in a deforested area of the Central Dry Chaco region of Paraguay recently invaded by the species.

**Results:** The results show that the average home range of capybaras was 183 ha, similar to reported home ranges of capybaras in the Brazilian Pantanal. Within the study area, capybaras used and selected water significantly more than Chaco forest and pasture land, and had lower than expected use of shrub forest. Overall, capybaras were located 95% of the time < 500 m from permanent water, with the greatest distances from water occurring at 3:00 and 5:00 AM. Average year round body temperature was 36.15 °C. There was a significant positive correlation between body temperature and distance from water, and a significant negative correlation between distance from water and Chaco ambient temperature.

**Discussion:** These findings suggest that capybaras use water to thermoregulate. The results show how anthropogenic habitat modification has allowed capybaras to thrive in a harsh xeric environment, and assists us in understanding how capybaras can expand into deforested areas. This study provides valuable information for the future management of the species in the Dry Chaco region of Paraguay.

**Key words:** Capybara, Chaco region, habitat use, home range, invasive species, thermoregulation.

<sup>1</sup>Proyecto Taguá- Centro Chaqueño para la Conservación e Investigación. Fortín Toledo. Paraguay. E-mail: jmcampos@cccipy.org (JMCK), ibenitez@cccipy.org (IKB), vrobles@cccipy.org (VR)

<sup>2</sup>Department of Wildlife Ecology and Conservation. University of Florida. Gainesville, Florida 32611, EE.UU. E-mail: wisely@ufl.edu (SMW)

<sup>3</sup>Department of Wildlife. Humboldt State University. Arcata, California, 95518, EE UU. (RTG)

\*Corresponding author

## Resumen

La deforestación es una de las principales causas de la desaparición de especies en todo el mundo. Algunas especies, sin embargo, pueden aprovechar los cambios y ampliar su distribución, poniendo a las especies endémicas en peligro de extinción, cambiando la composición de las comunidades bióticas y alterando los ecosistemas. Entre junio de 2005 y julio de 2007 se determinó el rango de hogar, el uso del hábitat y la temperatura corporal de seis carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*), a través de collares e implantes de radiotelemedría en una área deforestada de la región del Chaco Central del Paraguay invadida recientemente por carpinchos. Nuestros resultados muestran que el rango de hogar promedio de los carpinchos fue de 183 ha, similares a los descritos en el Pantanal brasileño. Dentro del área de estudio los carpinchos utilizaban el agua significativamente más que su disponibilidad, seguido del bosque chaqueño y tierras de pastoreo, y utilizaban en un rango menor de lo esperado los malezales. En general, los carpinchos se encontraban el 95% del tiempo a < 500 m de fuentes permanentes de agua, con las mayores distancias del agua a las 3:00 y las 5:00 hs. El promedio anual de la temperatura corporal fue de 36.15 °C. Se encontró una correlación positiva significativa entre la temperatura corporal y la distancia de la fuente de agua, y una correlación negativa significativa entre la distancia del agua y la temperatura ambiente del Chaco. Estos hallazgos sugieren que el carpincho efectivamente utiliza el agua para regular su temperatura. Nuestros resultados muestran cómo la modificación del hábitat por el hombre ha permitido al carpincho prosperar, y nos ayudan a entender cómo pudieron invadir y utilizar las áreas deforestadas. Este estudio proporciona información valiosa para el manejo futuro de la especie en la región del Chaco Seco de Paraguay.

**Palabras clave:** Carpincho, Chaco, especies invasoras, hábitat, rango de hogar, termorregulación.

## Introduction

Anthropogenic habitat destruction and land fragmentation are the main causes of biodiversity loss worldwide (National Research Council 2001; Fahrig 2003), followed by the introduction and expansion of exotic species placing endemic species at risk of extinction (Aguirre and Tabor 2008), changes in the composition of biotic communities, and altered ecosystem services (Vitousek *et al.* 1997; Lockwood *et al.* 2007). However, not only can exotic species benefit from land use change, native species can take advantage and expand into ecosystems where they historically did not occur. The expansion of native species has been driven by land use and land management changes such as agriculture, game exploitation, predator and poaching controls (Acevedo *et al.* 2006). For example, coyotes (*Canis latrans*) were historically restricted to central North America, but have expanded and colonized most of the North American continent in less than two centuries (Fener *et al.* 2005). Many more native species are known to have taken advantage of anthropogenic land modification and expanded their range (coypu, Guichón *et al.* 2003; Steven *et al.* 2004).

Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) is the world's largest living rodent with an average weight of 50 kg (Mones and Ojasti 1986; Nowak 1991). They are semi-aquatic

mammals, extensively distributed throughout most of South America, from Colombia south into central Argentina, Paraguay and Uruguay (Redford *et al.* 1990; Ojasti and Robinson 1991). Capybaras inhabit open flooded grasslands as well as densely vegetated areas around permanent water sources such as ponds, rivers, marshes, and swamps.

Although closely associated with aquatic environments, capybaras use water primarily as a place of refuge, and most normal activity is on land (Schaller 1976). Nevertheless, year-round water is essential for capybaras to be present in an area. Capybaras live in herds ranging from a pair to complex groups of several adults of both sexes and their offspring (Azcarate 1980; Schaller and Crawshaw 1981; Mones and Ojasti 1986; Herrera 1992). These giant rodents are efficient grazing herbivores, feeding primarily on aquatic plants and grasses that grow in or near water (Gonzalez and Parra 1972; Macdonald 1981; Lord and Lord 1988; Quintana and Malvarez 1994, 1998; Barreto and Herrera 1998). Capybaras have been documented to share grazing areas with livestock and it is not uncommon for populations of capybaras to benefit from pasture management, predator control and provisioning of water by ranchers (Mones and Ojasti 1986; Ojasti and Robinson 1991; Quintana 2003). In certain regions of Brazil, capybaras have become an agricultural pest due to changes in habitat as a result of ranching and agriculture (Paschoaletto *et al.* 2003).

Capybara ecology, home range and habitat use have been previously studied throughout the core of their distribution, in habitats such as tropical forest and seasonally flooded plains where the species is locally abundant (Cordero and Ojasti 1977, 1981; Alho *et al.* 1987; Herrera and Macdonald 1989; Lord 1991; Herrera 1992; Quintana and Malvarez 1994; Barreto and Herrera 1998; Quintana 2002, 2003). By contrast, our study area is in the central Gran Chaco ecosystem of Paraguay at the periphery of its historical distribution. Recent deforestation in this region has facilitated the expansion of this species from more mesic habitat into the central Chaco (Campos-Krauer and Wisely 2011), where populations densities are low (Brooks 1998).

The central Chaco is dominated by thick tropical xeric thorn forest characterized by the trees Quebracho Blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) and Guaimipire (*Ruprechtia triflora*), cacti and bromeliads (Holdridge 1969; Gorham 1973; Bucher 1982; Redford *et al.* 1990; Glatzle 1999; Mereles 2013). It experiences large variations in temperature between summer and winter with temperature during the summer reaching highs of 47 °C, and below freezing during winter; with an annual mean temperature of 24 °C to 25.5 °C (Savaria-Toledo 1993). Annual precipitation ranges between 600 and 1000 mm y (Gorham 1973, Adámoli *et al.* 1990). As much as 80% of the annual precipitation occurs from November to May (Eidt 1968). Precipitation and standing water diminish greatly or even disappear completely during the colder dry season that extends from June to October (Hueck 1966; Gorham 1973)

Due to these harsh characteristics of the Paraguayan Chaco ecosystem, it has remained mostly undeveloped and immune to modern anthropogenic land modification until recent years. The rate of deforestation has dramatically increased since the 1970s (Benirschke *et al.* 1989). Currently, approximately 1,000 ha of native forest are cleared daily and transformed into pastureland, with an estimated 3.5 M hectares cleared in the last decade (Huang *et al.* 2009; Caldas *et al.* 2013). To support a growing cattle population, approximately one pond is constructed for every 100 ha of pasture to

maintain year-round water. The conversion of dense xeric thorn forest to pasturelands and the availability of year-round water supply have greatly altered the resource potential of the ecosystem.

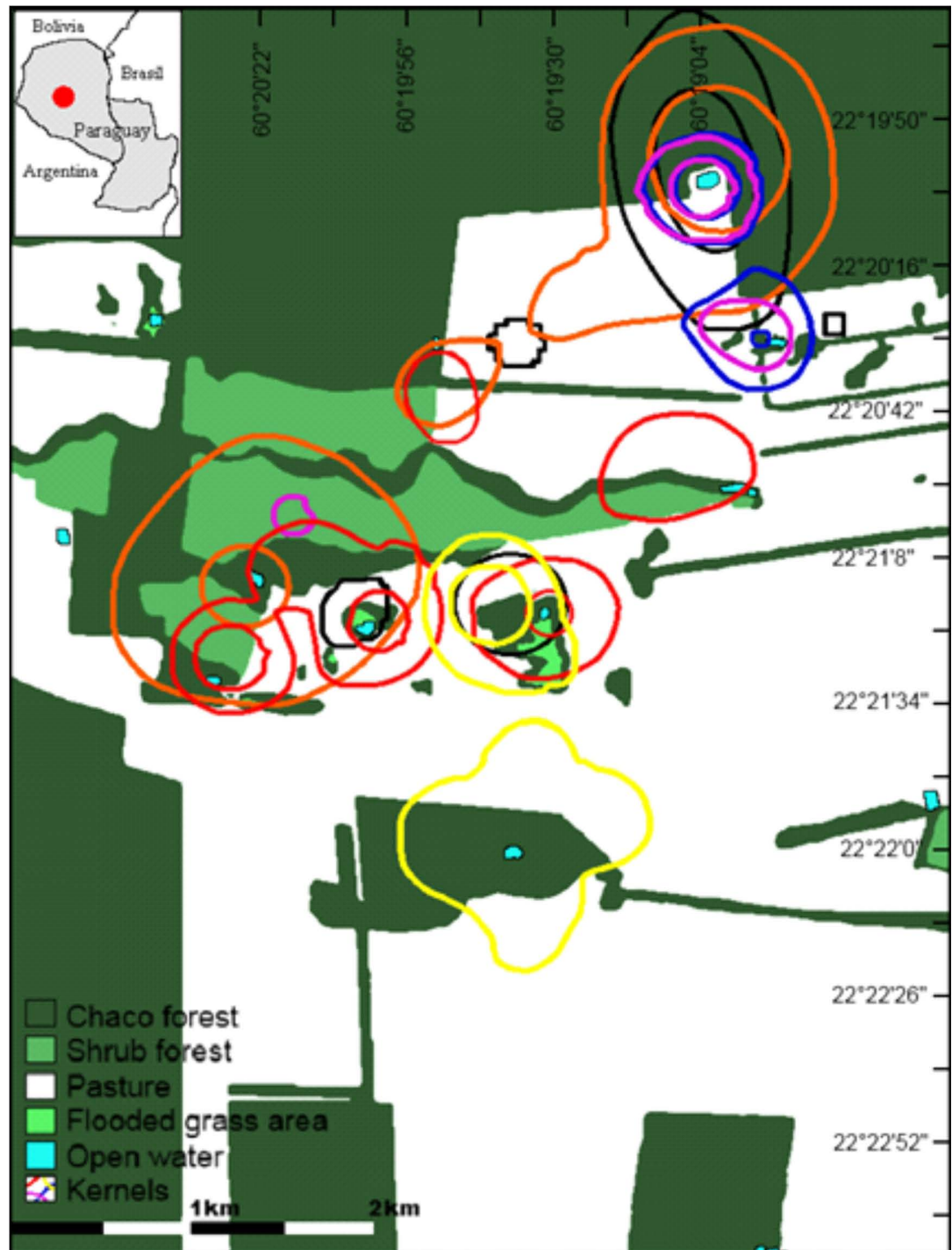
The Chaco region is an area in which capybaras have been present for thousands of years. However, much of the best habitat for capybaras is located in the southern Humid Chaco region along the shorelines of rivers and in marshes. It is clear that capybaras are taking advantage of land use change to expand their range to the central Chaco region (Campos-Krauer and Wisely 2011). Understanding the factors and mechanisms that have allowed this expansion requires a detailed understanding of how capybaras colonize areas on a fine scale. To this end, we examined movement patterns, habitat use, and thermal ecology in several groups of capybaras in the central Chaco region to better understand the ecological drivers of the species' range expansion. In this paper, we describe and compare home range and habitat use of capybaras in the Chaco and compare our results with observations in other studied regions. This information will be valuable to forecasting future distributions and vulnerabilities in light of human activities.

## Material and Methods

*Study area.* The research was carried out from June 2005 to October 2007, at Fortín Toledo, Boquerón Dept., Paraguay (-22°21'05" N, -60°19'35" W; Fig. 1). The study was carried out in and around a biological reserve of approximately 180 ha surrounded by private ranches which add up to a total area of 3,500 ha. Land cover in the study area consisted primarily of open water plus four vegetation types: 1) Chaco forest is virgin tropical xeric thorn forest characterized by thick understory vegetation with an abundance of bromeliads (*Bromelia* spp. and *Dyckia* spp.). Trees are less than 15 m tall with many spines, dominated by tree species such as quebracho (*Schinopsis quebracho-colorado*), bottle tree (*Chorisia insignis*), palo santo (*Bulnesia sarmientoi*), mistol (*Zizyphus mistol*) and verde olivo (*Cercidium praecox*). This habitat is distributed across the landscape as remnant forest islands surrounded by pasture or secondary growth. 2) Shrub Chaco forest consists of secondary forest regrown from 25 year-old, introduced pastures. This habitat is characterized by a wide variety of thorny shrubs, dominated by *Mimosa* spp., *Acacia* spp. *Prosopis alba*, and *P. nigra*. Cacti are also diverse and abundant, with taxa such as *Opuntia*, *Cleistocactus* and several tree cacti such as *Cereus* spp. Within this habitat there is little to no understory vegetation, due mostly to soil compaction. 3) Exotic pasture is cleared forest characterized by non-native grasses dominated by gatton panic (*Panicum maximum*) and to a lesser extent star grass (*Cynodon dactylon*). These areas have few trees remaining and are divided into large paddocks in which cattle are maintained year-round with a water source. 4) Seasonally flooded grassy areas, small wetlands which occur as natural depressions, which will hold water during the rainy season, but dry out during the dry season. These areas have a mix of introduced and native grass species (*Cynodon* spp.) together with palm trees (*Copernicia alba*). In addition to natural wetlands, areas surrounding man-made ponds had a high abundance of grass.

Areas of open water from man-made ponds were present in each pasture paddock in the study area. Each reservoir was at least 625 m<sup>2</sup> and 1.5 m in depth and many were covered by aquatic plants such as *Eichhornia crassipes* and *Pistia stratiotes*. Ponds were

generally built without modifying the surrounding forest, which was left to prevent eolic sand deposits and to provide shade for cattle. These forest patches and ponds remained as islands most of the time surrounded by pasture. During the dry season, standing water was found only in these man made ponds.



**Figure 1.** In the insert, the red dot indicates our study area, located in the central Dry Chaco region of Paraguay. Background color represents habitat types, as indicated. Colored lines represent overall 95 and 50% Kernels for six capybara; each color represents an individual; black for capybara 1 ♂, orange for 2 ♀, red for 45 ♂, blue for 41 ♂, pink for 43 ♂ and yellow for 50 ♀.

*Capture and radiotelemetry.* From June 2005 to August 2007, we located and monitored a total of 6 capybaras during different lengths of time (Table 1). Radio collars (Telonics, Inc., Mesa, Arizona 85202, USA) were placed on four capybaras (2 adult males, 2 adult

females) and intra-abdominal implants with temperature sensors (Telonics, Inc) were placed in two capybaras (1 adult male and 1 juvenile male). The small sample size reflects the low density and difficulty of capture of capybaras in this study area and is representative of the patchily distributed populations within this region.

Animals were trapped with box-style live traps and chemically immobilized using a combination of Ketamine HCl (Ketalar, 4.7 mg/kg), and Tiletamine HCl/Zolazepam HCl (Telazole, 1.17 mg/kg; Kreeger *et al.* 2002). Drugs were delivered intramuscularly by a blowgun (Telinject, U.S.A., Inc., Agua Dulce, CA) using 3 cc plastic darts (Telinject) or a standard 3 cc pole syringe. Animals were considered fully immobilized when they did not respond to external stimulus. Each animal was sexed, weighed and marked with ear-tags. All captured animals received a general examination to evaluate body condition, external parasites and possible wounds. Individuals were classified as juvenile (less than one year old) if < 25 kg, and animals > 25 kg were considered to be at least one year old, and classified as young adults or adults (Ojasti 1971). Each transmitter was equipped with a mortality sensor which activated when animals had not moved for > 6 hours. All procedures were in compliance with the Secretaría del Ambiente, Paraguay; Kansas State University Institutional Animal Care and Use Committee (Protocol No. 2362); and guidelines approved by the American Society of Mammalogists (Gannon *et al.* 2007).

Independent telemetry locations (White and Garrott 1990) were estimated using triangulation with a minimum of three vectors per location. We marked and georeferenced > 50 fixed reference locations every 500 m in the study area from which a vector bearing was collected. Vehicles were used to move between reference locations to reduce triangulation time. Three element folding yagi antenna (Advanced Telemetry Systems, Inc., Isanti, Minnesota), attached to a 3 m long aluminum pipe were used to maximize signal reception. Locations were estimated using a minimum of three vectors by using the maximum likelihood estimation option (Lenth 1981) in program LOAS (LOAS™ 2005, Ecological Software Solutions LLC). We calculated an average location error from reference collars placed in random locations approximately 1 m from the ground. Animals were located at six hour intervals with the location time moving ahead one hour daily to cover a 24 hour period every 12 days. Readings were taken from capture until the animal was no longer located or died (Table 1).

Observers were able to detect animal movement due to differences in signal strength during data collection at a single vector. We recorded movement patterns from two capybaras (capy 41 and 43) with internal implants using this approach. Direct observations ( $n = 193$ ) and patterns of signal reception other than a consistent pulse intensity were considered to be an moving animal. These data reflected the time of day during which animals were moving. Movement patterns were analyzed as the number of individuals active per hour of day over the total number of locations for each hour of the day.

*Home range analysis.* We determined individual home range size using 95%, 75% and 50% fixed Kernel home ranges (Worton 1989), using the Animal Movement Analysis extension to ArcView, version 3.2 (ESRI, Environmental Systems Research Institute, Table 2). All animals had > 70 locations and a minimum of two months of data (Table 1); however, of six animals, only three survived or retained their radio tag covering a period



of time that included parts or the total wet and dry season, allowing us to estimate wet and dry season home ranges. We compared average home range size during the wet and dry season and compared the average of our home range estimates to other published estimates of home range for capybaras using a Student's *t*-test (Zar 1996). We calculated the distance from the estimated location to the nearest permanent water source using ArcView.

**Table 1.** First column: name of capybara trapped, column 1 and 2 period of time during which it was monitored, 3 sex, 4 weight, 5 group to which it belonged, 6 transmitter type, 7 total location points, 8 final report of the animal.

| Name    | 1          | 2          | 3      | 4     | 5 | 6       | 7   |                  |
|---------|------------|------------|--------|-------|---|---------|-----|------------------|
| capy 1  | 07/03/2005 | 14/10/2005 | Male   | 82 kg | 1 | Collar  | 71  | Collar destroyed |
| capy 2  | 21/09/2005 | 13/12/2005 | Female | 56 kg | 1 | Collar  | 185 | Disappeared      |
| capy 45 | 03/02/2006 | 09/08/2006 | Male   | 52 kg | 3 | Collar  | 405 | Disappeared      |
| capy 43 | 06/02/2006 | 28/2/2007  | Male   | 17 kg | 2 | Implant | 435 | Disappeared      |
| capy 41 | 28/06/2006 | 10/10/2007 | Male   | 64 kg | 2 | Implant | 600 | Killed by puma   |
| capy 50 | 06/10/2007 | 28/8/2007  | Female | 56 kg | 3 | Collar  | 85  | Disappeared      |

*Habitat use analysis.* We compared utilized to available habitat to determine which habitats were preferred or avoided. Habitat types were identified and delimited from high resolution satellite images (eMap International, Boulder Colorado, USA). We created polygon shape files by hand corresponding to the 5 land cover types by using Geographic Information System (GIS). We delimited the study area as a 5 x 7 km rectangle (3,500 ha) which incorporated the six minimum convex polygon (MCP) home range estimations (Mohr 1947) of our six study animals (Fig. 1). We carried out a compositional analysis to identify proportion of utilized and available habitat types, and evaluated whether they were used significantly more or less than expected by chance at two scales of use (Aebischer *et al.* 1993). First, we compared the proportion of habitat in the study area (the available habitat) with the proportion of habitat in each MCP home range (the used habitat). Second, we carried out a finer scale analysis by comparing the estimated proportion of habitat found in each MCP home range (the available habitat) to the proportions of observed animal locations within each habitat type (the used habitat) using ArcView, version 3.2 (Environmental Systems Research Institute). When no locations were recorded in a particular habitat type, a value of 0.01% replaced the zero as suggested by Aebischer *et al.* (1993).

To test the null hypothesis of random use, we calculated the difference in log-ratios between matching pairs of used and available habitats. This hypothesis was tested by a multivariate analysis of variance (MANOVA). If the hypothesis of random use was rejected, we then ranked the habitat types in order of relative use. For this analysis, we calculated the mean log-ratio difference for all possible pairs of habitat types, and compared them to zero using a *t*-test (Aebischer *et al.* 1993). Compositional analysis makes it possible to rank habitat types in order of relative use, although in our case, seasonal (dry and wet) sample sizes were too small to produce clear patterns of significant differences between ranks. Statistical tests were carried out with program SAS 9.1 (SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina).

*Body temperature analysis.* Two capybaras received internal radio-implants with temperature sensitive pulse rates. The temperature sensor monitored body temperature in the proximity of the implant. Special circuitry provided approximately 0.1 °C resolution; a self calibration pulse interval eliminated calibration drifts due to aging and battery voltage changes over time. Transmitters were calibrated at the factory and retested at the field station to maximize accuracy. Temperature data were recorded as the number of pulses per minute. We also collected ambient temperature, humidity and wind direction for each triangulation animal for the two animals with implants. We assessed the relationship of body temperature with distance from water, ambient temperature, time of day and season using a multivariate analysis of variance (MANOVA) and conducting posterior univariate linear regressions implemented by program JMP-IN 4.0.4 (SAS 2001, SAS Institute Inc., Cary, North Carolina).

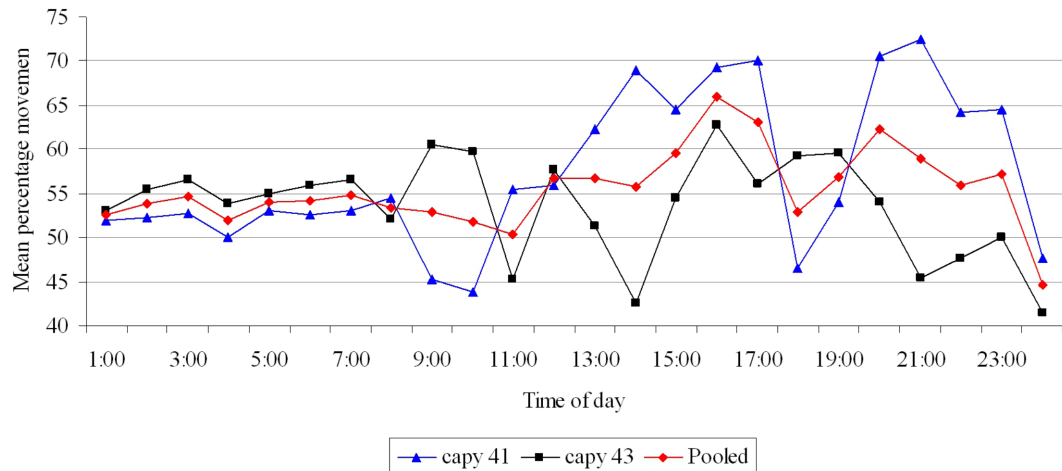
## Results

*Home range analysis.* Over the study period we collected total of 1,781 locations with a minimum of 71 and a maximum of 600 locations per animal; with an estimated mean location error rate of  $(41 \pm 12 \text{ m}, n = 9)$ ; Table 2). We found that there were patterns of spatial overlapping among individual capybara location points, between capybaras 95% kernel home range (Table 3). We were only able to estimate temporal overlap among four capybaras. We found 82% temporal and similar spatial overlap between capybaras 43 and 41 demonstrating that they were in the same group. We found zero temporal overlap between capybaras 43 and 41 with capybaras 50 and 45. Thus, we infer that capybaras 50 and 45 were from a separate group. Between capybaras 50 and 45, we were not able to estimate temporal overlap because they were radiomarked at different times during the study; however, we did find a spatial overlap of 19% and 80%, which suggests that these animals were likely from the same group. Similarly, we were not able to estimate temporal overlap between capybaras 1 and 2, because contact with them was lost before other animals were radiomarked.

Based on our spatial and temporal overlap data and confirmed by direct observation we were able to confirm that two capybaras (43 and 41) were in the same group. From observational data we found the group was formed by one adult male (41), one untagged adult female, and four juveniles including 43. We found that capybaras 1 (adult male) and 2 (adult female) had a high percent of spatial overlap between them, as did capybaras 43 and 41. These data suggest that capybaras 1 and 2 were possibly part of the same group, but that they either dispersed, or were depredated. We further infer that their home range was reoccupied by the group dominated by capybara 41. On the other hand, capybara 45 (adult male) had little overlap with any other capybara during the tracking period. This male was observed most of the time alone. However, on a few occasions it was observed together with a second capybara but with no juveniles. Home range analysis indicated that he was not part of the previously described group. This animal disappeared before capybara 50 (adult female) was trapped, which made it impossible to corroborate any temporal overlap between them. However, these animals had high spatial overlap, which suggests that this female may have been the one observed with capybara 45.

In general, the great majority of capybaras were observed ( $n = 304$  direct observations) near or on the shore of permanent ponds singly or in small groups, up to a maximum of six animals  $2.4 (\pm SD 1.4, n = 304)$ . Capybaras were often observed resting in the shade or walking near the ponds. Activity patterns of two capybaras revealed that daytime activity was higher than at night, with peaks of activity at 16:00 and 20:00 hrs (Fig. 2).

**Figure 2.** Long-term mean percentage activity by time of day for capybaras 41 and 43 individually and pooled in the Central Dry Chaco region (based on  $n = 1035$  locations).



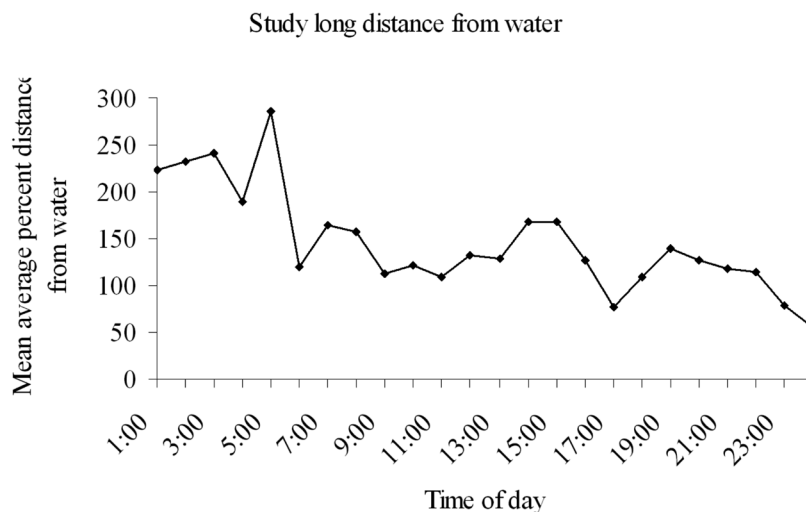
Using measures of adaptive kernels, the average 95% kernel home range size was 183 ( $\pm SD 54$  ha,  $n = 6$ ), the 75% kernel = 64 ha,  $\pm SD 22$  ha, and the 50% kernel =  $28 \pm SD 9$  ha (Table 2). We found no significant difference in home range size between seasons. Across seasons, the mean distance from water for all capybaras was 126 ( $\pm SD 4$  m,  $n = 1,781$ ), with the distance from water increasing from 1:00 to 6:00 AM ( $t = 2.01, P < 0.01$ ; mean 1 = 214, Mean 2 = 132 (Fig 3). We found that 95 % of the locations were  $< 500$  m from a permanent water source, 84 % were  $< 250$  m, 64 % were  $< 100$  m and 46 % were  $< 50$  m from water.

**Table 2.** Overall capybara home range estimates.

| Name    | MCP    | 95% Kernel | 75% Kernel | 50% Kernel |
|---------|--------|------------|------------|------------|
| capy 1  | 437    | 193        | 75         | 42         |
| capy 2  | 492    | 421        | 168        | 67         |
| capy 45 | 737    | 198        | 58         | 24         |
| capy 43 | 484    | 52         | 17         | 10         |
| capy 41 | 997    | 62         | 27         | 10         |
| capy 50 | 352    | 176        | 40         | 16         |
| Mean    | 583 ha | 183 ha     | 64 ha      | 28 ha      |

*Habitat use analysis.* The average MCP home range size for all capybaras was 583 ( $\pm SD 97$  ha,  $n = 6$ ). Using our five land cover classifications (Chaco forest, shrub Chaco forest, introduced pasture, seasonally flood wetland and open water), we compared habitat use at two scales: the overall study area and within the MCP home range. Our results suggest that capybara did not establish home ranges at random ( $\Lambda = 0.023, \chi^2 = 74.16, P < 0.0001$ ). We assigned a ranking of a maximum of 4 for the habitat that was used most significantly and a minimum of 0 for the habitat that was significantly least used (Table 4). At the study

area scale habitat types were used in the following hierarchical sequence; Chaco forest > introduced pasture > seasonally flood wetland > open water > shrub Chaco forest (Table 4A). Shrub Chaco forest was used significantly less than available, followed by water and flooded grass area which were used significantly less in proportion to their availability. It is important to clarify that water surface and flooded grass area made up a comparatively small proportion of the overall study area. The two highest-ranked habitats, Chaco forest and introduced pasture, were used significantly more than their availability within the study area, and Chaco forest was selected over pasture. On the smaller scale of home range, overall use of the five habitat types based on proportion of radio locations in each habitat type differed significantly from the proportion of habitat available within the MCP home ranges ( $\Lambda = 0.037$ ,  $\chi^2 = 44.31$ ,  $P < 0.0001$ ). The ranking matrix indicated that the following habitat type followed sequence; open water > Chaco forest > pasture > flooded grass area > shrub forest (Table 4B). Within the home range, water was the most highly preferred habitat. Chaco forest and pasture had no detectable difference in use from availability. On the other hand, flooded grass area was significantly less used than available and finally; shrub forest was used less than its availability, suggesting that capybaras were avoiding this habitat type.



**Figure 3.** Long-term capybara average percent distance from water in the Central Dry Chaco region of Paraguay. Based on six capybaras and  $n = 1781$  locations.

*Body temperature analysis.* The mean ambient temperature during the study was  $28^{\circ}\text{C}$ , with an average day time temperature during dry season of  $27.26^{\circ}\text{C}$  ( $\pm$  SD  $7.04^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 359$ ) and night  $24.64^{\circ}\text{C}$  ( $\pm$  SD  $5.66^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 173$ ). The mean daytime wet season temperature was of  $31.88^{\circ}\text{C}$  ( $\pm$  SD  $6.10^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 316$ ) and night  $29.52^{\circ}\text{C}$  ( $\pm$  SD  $4.50^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 165$ ). We found no significant difference between wet and dry day time ambient temperatures ( $P = 1.96$ ; DF 673).

The mean body temperature for capybaras was  $36.15^{\circ}\text{C}$  ( $\pm$  SD  $0.27^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 1021$ ), with no significant difference between dry and wet season. We found a significant positive correlation between body temperature and distance of the animal from water ( $r^2 = 0.004$ ,  $P = 0.02$ ;  $F = 4.51$ , DF = 1008). Likewise, we found significant negative correlation between ambient temperature and distance in which the animal was located from water ( $r^2 = 0.02$ ,  $P < 0.0001$ ;  $F = 29.01$ , DF = 1017; Fig. 4).

## Discussion

The study was conducted in a newly invaded area in which capybara population densities were low, thus our sample size was representative of the population at the leading edge of this newly occupied area (Brooks 1998; Campos-Krauer and Wisely 2009). Based on our direct observations and overlapping home range data, we confirmed that we were observing three groups of capybara. All groups were small, ranging from a pair to a family group of six. Each group had two to three ponds within their home ranges, near which they remained the majority of the time. Individuals within a group moved together to feed, rest or hide in surrounding habitats and always maintained the pond as the focal point. We found some spatial overlap but little temporal overlap between individuals from different groups. The exception was capybara two (female) who had high spatial overlap with two groups, and made occasional short solo trips to a neighboring pond.

**Table 3.** Asymmetrical matrix of percent data point spatial overlap between six capybaras monitored in the study area; columns correspond to percent overlap of corresponding capybara with different capybara.

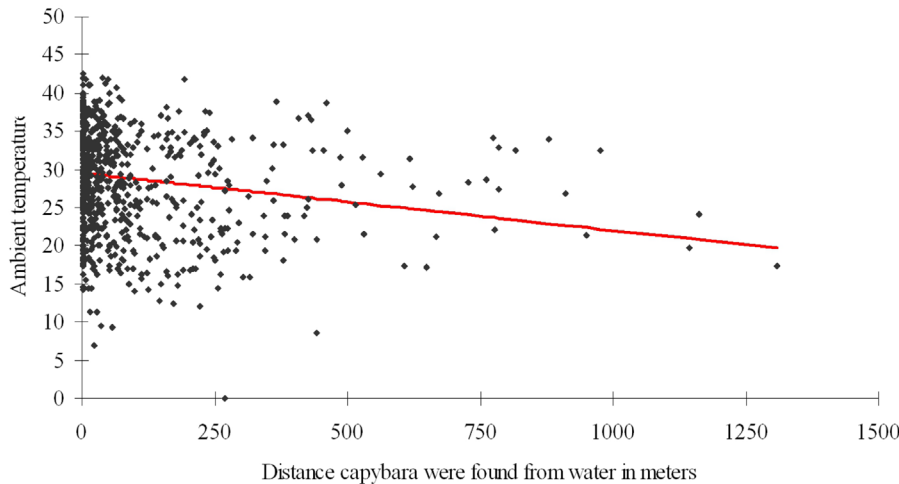
|         | capy 1 | capy 2 | capy 45 | capy 43 | capy 41 | capy 50 |
|---------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|
| capy 1  |        | 66     | 1       | 49      | 49      | 6       |
| capy 2  | 56     |        | 20      | 29      | 29      | 0       |
| capy 45 | 38     | 79     |         | 0       | 0       | 19      |
| capy 43 | 83     | 90     | 12      |         | 84      | 1       |
| capy 41 | 78     | 94     | 9       | 86      |         | 2       |
| capy 50 | 0      | 1      | 80      | 0       | 0       |         |

Activity patterns were similar to those of other populations in Venezuela (Herrera and Macdonald 1989) and Brazil (Alho *et al.* 1987). We found the highest activity of capybaras during the crepuscular hours with little movement during the middle of the day or at night. During the height of their movement, distance from water was less than 150 m indicating that movement was mostly in habitat directly surrounding or in ponds (Fig. 3). On the other hand, movement activity diminished during the night and distance from water increased. Groups moved during late afternoon and early night away from water ponds, occasionally moving to a different water pond or more commonly to a bedding area in the dense Chaco forest where they would spend the night. It appears that capybaras are using the cover of the darkness and the dense Chaco forest as protection during the night, moving closer to water the next morning (Fig. 3).

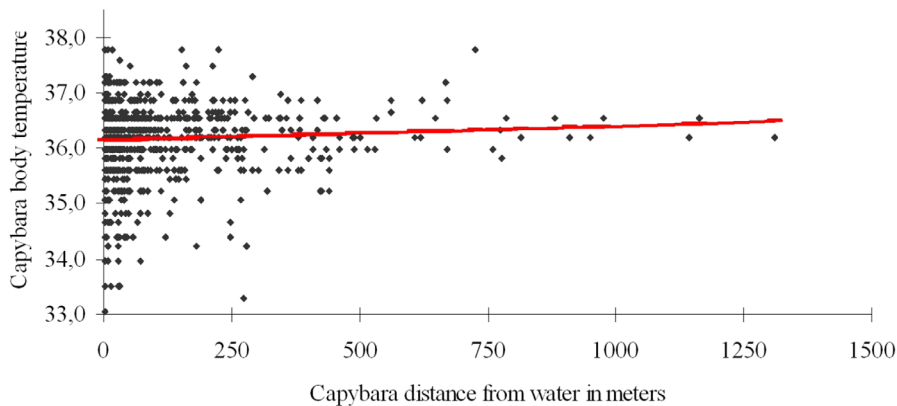
Capybara populations in the study area were not intensely persecuted by humans; occasional poaching was possible but rare. However, capybaras remained cautious of humans and as soon as human presence was detected, they would silently move toward the nearest ponds. Only when an animal was surprised by a human or a predator would they loudly jump in the water. Interestingly, capybaras remained in the water only for a few minutes where they would hide under aquatic vegetation. Shortly after entering the water, they would emerge and escape into the dense Chaco forest using it as the final hiding spot.

Predators such as jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) were common in the region and study area. One radiocollared capybara was confirmed to have been killed by a puma at the shore of a pond. Tracks and signs of predators were not uncommon surrounding the ponds. Similarly, the great majority of ponds in the study area had caiman (*Caiman yacare*) that are known to depredate juvenile and subadult capybara (Lord 2009). Their presence and the small size of some of the ponds in our study area could explain why capybaras tended to bed down in forested areas during the night, and use water as an escape mechanism for only a short while.

A. Ambient temperature vs capybara distance from water



B. Capybara body temperature vs distance from water



**Figure 4.** **A)** Scatterplot and linear regression of ambient temperature vs. capybara distance from water ( $y = 29.4909 - 0.0072 (x)$ ,  $R^2 = 0.02$ ,  $P < 0.001$ ). **B)** Scatterplot and linear regression of capybara body temperature vs. distance from water ( $y = 36.1138 + 0.003 (x)$ ,  $R^2 = 0.004$ ,  $P = 0.02$ ).

The overall average estimated 95% Kernels of 183 ha were similar to the estimates of home range for populations of capybara in the Brazilian Pantanal, with ranges of 200 ha (Schaller and Crawshaw 1981) and 196 ha (Alho *et al.* 1987, 1989). These home range sizes were considerably larger than those found in Venezuela by Herrera and Macdonald (1987) with home ranges of 10 to 16 ha with much higher population densities. Smaller home ranges and higher densities in the llanos of Venezuela could be due to the higher productivity of the grasslands than in the Pantanal or the Gran Chaco (Herrera and Macdonald 1989).

In general, capybaras were found close to man made ponds. In the Gran Chaco, capybara presence and survival directly depends on the availability of permanent water sources and introduced pastureland (Campos-Krauer and Wisely 2011). Natural permanent water sources in the region are scarce, and the great majority dry out during the dry season. Man made ponds are reliable year round sources of water that are regularly distributed throughout pasturelands. As a result, capybara home ranges in the central dry Chaco include two or three ponds separated by approximately 1 km, that are typically used by multiple groups, but only by one group at any given time. Despite the considerable distance covered by capybara, 95 % of all location points were < 500 m from a permanent water source demonstrating the importance of these ponds for capybara. A tight association with water is in agreement with previous reports (Barreto and Herrera 1998; Azcarate 1980; Cordero and Ojasti 1981; Murphey et al. 1985; Mones and Ojasti 1986; Herrera and McDonalds 1989; Lord 1991; Quintana and Malvarez 1994, 1998). Although we found no significant difference between wet and dry season home ranges when we considered all animals, two capybaras which were members of a group of six had larger home ranges during the dry season than during the wet season. Expansion during the dry season could be due to a need for additional food resources to support the group as productivity declined during the dry season. The dry season home ranges of solitary or paired capybaras were smaller than those of a larger group.

Considering that the capybara is a semi-aquatic rodent, it was not unexpected that open water surface was a preferred habitat type. Also preferred, however, was the Chaco forest. Chaco forest surrounded the great majority of ponds in the study area; we believe that the dense vegetation of the forest plays a significant role for capybara survival in the region. The forest likely serves as a cool shaded area during the hot summer and provides shelter from the cold south winds during winter, as well as suitable protection from predators. Introduced pastureland was also greatly preferentially used, providing extensive high quality forage year round for capybaras. Without pasturelands, capybara foraging habitat would be confined to small, periodically flooded natural pasture, or the vegetation immediately surrounding man made ponds. Interestingly, capybaras avoided shrub Chaco forest. The lack of understory vegetation provided few food resources and little protection against extreme climatic conditions and predators, making this habitat risky for capybaras.

Average body temperature of capybaras in our study (36.15 °C) was similar to body temperatures (36.0 to 36.6 °C) found by López-Barbella (1982). Body temperature was positively correlated with distance from water. These findings suggest that capybaras use water to thermoregulate as well as for predator avoidance. Our interpretation is further supported by the fact that capybaras ventured further away from water only when ambient temperatures were low (Fig. 4A, B). Although capybaras have been anecdotally reported to use water for thermoregulation, this is the first study providing evidence for this phenomenon through the use of internal temperature sensors. Other semi aquatic rodents such as the European beaver (*Castor fiber*), American beaver (*Castor canadensis*), and the Australian water rat (*Hydromys chrysogaster*) also use water as a thermoregulatory tool and have developed physiological adaptations to optimize the benefits of water high cooling capacity (Steen and Steen 1965; Hart 1971; Fanning and Dawson 1980).

Similarly, the capybara has evolved skin and hair that enhances the ability of water to regulate body temperature. Capybara epidermis is covered in folds of tissue which creates a larger surface area; additionally, the hair emerges at an acute angle and is clumped in groups of three or four follicles with the clumps spaced relatively sparsely which speeds the drying and body cooling process consequently reducing the body temperature (Pereira *et al.* 1980).

**A**

|                    | Open water | Flooded grass area | Pasture | Shrub forest | Chaco forest | Rank |
|--------------------|------------|--------------------|---------|--------------|--------------|------|
| Open water         |            | -                  | ---     | +            | ---          | 1    |
| Flooded grass area | +          |                    | -       | +            | -            | 2    |
| Pasture            | +++        | +                  |         | +++          | ---          | 3    |
| Shrub forest       | -          | -                  | ---     |              | ---          | 0    |
| Chaco forest       | +++        | +                  | +++     | +++          |              | 4    |

ChF > P > FGA > W > ShF

**B**

|                    | Open water | Flooded grass area | Pasture | Shrub forest | Chaco forest | Rank |
|--------------------|------------|--------------------|---------|--------------|--------------|------|
| Open water         |            | +++                | +++     | +++          | +++          | 4    |
| Flooded grass area | ---        |                    | -       | +            | -            | 1    |
| Pasture            | ---        | +                  |         | +++          | -            | 2    |
| Shrub forest       | ---        | -                  | ---     |              | ---          | 0    |
| Chaco forest       | ---        | +                  | +       | +++          |              | 3    |

W > ChF > P > FGA > ShF

**Table 4.** A. Ranking matrices for the overall comparison of habitat type use from minimum convex polygon home range versus habitat availability in the entire study area. B. Ranking matrices for capybara based on comparing proportion of radio locations for each animal in each habitat type within MCP home ranges per season. Each average element in the matrix was replaced by its sign. Sing represents level of significant deviation from random at  $P < 0.05$ . A value of 4 corresponds to the highest significantly used habitat, a value of 0 correspond to the lowest significant used habitat type.

Worldwide, anthropogenic land use change and fragmentation are implicated in the establishment of invasive species and expansion of native ones (Lockwood *et al.* 2007; Peterson and Vieglais 2001). Capybaras expanded their range to the Central Dry Chaco after large-scale deforestation occurred for ranching (Campos-Krauer and Wisely 2011).

It appears that ample forage and suitable cover were created when Chaco forest was fragmented. Perhaps more important to the expansion of capybaras into this region was the creation of regularly distributed, permanent water sources in this otherwise xeric habitat. As a taxon, rodents are highly successful invaders. They exhibit demographic traits necessary for expansion and invasion such as high fecundity, short generation time and opportunistic breeding which can provide advantages over local fauna. Rodents cause losses to harvest and can serve as vectors and host for diseases, and are the most significant crop pests (Singleton *et al.* 1999, Chu *et al.* 2003). Where they have invaded they often further alter habitat, examples being the American beaver (*Castor canadensis*; Fasanella *et al.* 2010) and the coypu (*Myocastor coypus*; Guichon *et al.* 2003). With



voracious appetites and high reproductive rates, these species are of great concern world wide.

The capybara also appears to be a species capable of taking advantage of anthropogenic land management and transformation. Large scale land cover change from Chaco forest to a patchwork of pasture and forest appears to be a critical factor allowing the capybara to expand its distribution to these regions. The central dry Chaco region has been intensively transformed during the last 70 years. This habitat transformation has drastically changed the structure and distribution of Chaco forest, creating conditions which have allowed the capybara to expand its range into an area previously inhospitable to it. Establishment in this region, however, is driven by the artificial provision of water.

The expansion of the capybara into the central dry Chaco is a clear consequence of the great land transformation that is affecting the area and its appearance should alert those responsible that the Gran Chaco ecosystem is being irreparably altered. Expanding species can outcompete native species and alter ecosystem services. Indeed, the presence of capybaras in the central Chaco may already be altering the epizootiological landscape of the region. Capybaras are reservoir hosts of *Trypanosoma evansi*, a protozoan parasitic infection that infects both domestic and wild mammals (Franke et al. 1994). At present, capybara population numbers are still small and have not been linked to any agricultural damage or disease reservoir in the central dry Chaco, but as livestock and capybara densities increase in this region (Campos-Krauer and Wisely 2011), the potential for disease outbreak will also augment. This study increases our understanding of the extent of the spatial distribution and ecological requirements of capybara which will be essential for effective management of this newly established species.

## Acknowledgments

Special thanks to the owners of Estancia Edito for their immense hospitality and for allowing us access to their land. Thanks to E. Gomez for her valuable help and support from the Secretaria del Medio Ambiente, Paraguay (SEAM). Special thanks to D. Meritt and R. Klemm for their support and guide. Thank you to the three anonymous reviewers for their insightful comments. Financial support for this study came from a Fulbright Scholarship to JMCK, Academic and Professional Program for the Americas (LASPAU), and the Division of Biology, Kansas State University. Logistic support came from Proyecto Taguá, Toledo, Paraguay. All collecting was carried out under Paraguay permit numbers 1/05, 1/06, 1/07, RNVS 0183 under KSU Institutional Animal Care and Use Committee protocol number 2362.

## References

- ACEVEDO, P., M. A. ESCUDERO, R. MUNOZ, AND C. GORTAZAR. 2006. Factors affecting wild boar abundance across an environmental gradient in Spain. *Acta Theriologica* 51:327-336.
- ADÁMOLI, J., E. SENHAUSER, J. ACERO, AND RESCIA, A. 1990. Stress and disturbance: Vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17:491-500.
- AEBISCHER, N. J., P. A. ROBERTSON, AND R. E. KENWARD. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radiotracking data. *Ecology* 74:1313-1325.

- AGUIRRE, A. A., AND G. M. TABOR.** 2008. Global Factors Driving Emerging Infectious Diseases Impact on Wildlife Populations. *Animal Biodiversity and Emerging Diseases: Prediction and Prevention* 1149:1-3.
- ALHO, C. J. R., Z. M. CAMPOS, AND H. C. GONCALVES.** 1987. Ecología de capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal: I. Habitats, densidades e tamanho de grupo. *Revista Brasileira de Biologia* 47:88-97.
- AZCARATE, T.** 1980. Sociobiología y manejo del capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Doñana Acta Vertebrata 7:1-228.
- BARRETO, G. R., AND E. A. HERRERA.** 1998. Foraging patterns of capybara in a seasonally flooded savanna of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 14:87-98.
- BENIRSCHKE, K., M. L. BYRD, AND R. J. LOWE.** 1989. The Chaco region of Paraguay: peccaries and Mennonites. *Interdisciplinary Scientific Review* 14:144-147.
- BROOKS, D. M.** 1998. Habitat variability as a predictor of rarity in large Chacoan mammals. *Vida Silvestre Neotropical* 7:115-120.
- CALDAS, M. M., D. GOODIN, S. SHERWOOD, J. M. CAMPOS KRAUER, AND S. M. WISELY.** 2013. Land-cover change in the Paraguayan Chaco: 2000–2011. *Journal of Land Use Science* 8:1-18.
- CAMPOS-KRAUER, J. M., AND S. M. WISELY.** 2011. Deforestation and cattle ranching drive rapid range expansion of capybara in the Gran Chaco ecosystem. *Global Change Biology* 17:206-218.
- CORDERO, G. A., AND J. OJASTI.** 1977. Comparative study of capybara populations (*Hydrochoerus hydrochaeris*) of forest and savannah. *Acta Científica Venezolana* 28:42-42.
- CORDERO, G. A., AND J. OJASTI.** 1981. Comparison of Capybara Populations of Open and Forested Habitats. *Journal of Wildlife Management* 45:267-271.
- CHU, Y. K., R. D. OWEN, L. M. GONZALEZ, AND C. B. JONSSON.** 2003. The complex ecology of hantavirus in Paraguay. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 69:263-268.
- EIDT, R. C.** 1968. The climatology of South America. *Biogeography and ecology of South America. Monographiae Biologicae* 18:54-81.
- FAHRIG, L.** 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:487-515.
- FANNING, F. D., AND T. J. DAWSON.** 1980. Body Temperature Variability in the Australian Water Rat, *Hydromys chrysogaster*, in Air and Water. *Australian Journal of Zoology* 28:229-238.
- FASANELLA, M., S. POLJAK, AND M. S. LIZARRALDE.** 2010. Invasive North American Beaver (*Castor canadensis*): The Distribution of Mitochondrial Variation Across the Archipelago of Tierra del Fuego. *Mastozoología Neotropical* 17:43-52.
- FENER, H. M., J. R. GINSBERG, E. W. SANDERSON, AND M. E. GOMPPER.** 2005. Chronology of Range Expansion of the Coyote, *Canis latrans*, in New York. *Canadian Field Naturalist* 119:1-5.
- FRANKE, C. R., M. GREINER, AND D. MEHLITZ.** 1994. Investigations on Naturally-Occurring *Trypanosoma Evansi* Infections in Horses, Cattle, Dogs and Capybara (*Hydrochaeris-Hydrochaeris*) in Pantanal de Pocone (Mato-Grosso, Brazil). *Acta Tropica* 58:159-169.

- GANNON, W. L., R. S. SIKES, AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS.** 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 88:809-823.
- GLATZLE, A.** 1999. Compendio para el Manejo de Pasturas en el Chaco. Edición El Lector. Asunción, Paraguay.
- GONZALEZ, E., AND R. PARRA.** 1972. Digestive Physiology of Capybara (*Hydrochoerus Hydrochaeris*). 2. Kinetics of Nutrients in Digestive Tract. *Acta Científica Venezolana* 23:28-&.
- GORHAM, J. R.** 1973. The Paraguayan Chaco and its rainfall, Paraguay: ecological essays. Gainesville, Florida, Academy of Art and Science. *Scientific America* 4:39-60.
- GUICHÓN, M. L., C. P. DONCASTER., AND CASSINI, M. H.** 2003. Population structure of coypus (*Myocastor coypus*) in their region of origin and comparison with introduced populations. *Journal of Zoology* 3:261-265.
- HART, J. S.** 1971. Rodents. pp. 1-149 in *Comparative Physiology of Thermoregulation*, volumen 111. Mammals (Whittow, G. C.. ed.). Academic Press. New York, EE.UU.
- HERRERA, E. A.** 1992. Growth and Dispersal of Capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*) in the Llanos of Venezuela. *Journal of Zoology* 228:307-316.
- HERRERA, E. A., AND D. W. MACDONALD.** 1989. Resource Utilization and Territoriality in Group-Living Capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Journal of Animal Ecology* 58:667-679.
- HOLDRIDGE, L. R.** 1969. Estudio Ecológico del los Bosques de la Región Oriental del Paraguay. Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación FAO: SF/PAR 15.
- HUANG, C., S. KIM, K. SONG, J. TOWNSHEND, P. DAVIS, A. ALTSTATT, O. RODAS, A. YANOSKY, R. CLAY, AND C. TUCKER.** 2009. Assessment of Paraguay's forest cover change using Landsat observations. *Global and Planetary Change* 67:1-12.
- HUECK, K.** 1966. Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Vegetationsmonographien der einzelnen Grossräume, Stuttgart, G Fischer Verlag: 422.
- KREEGER, T. J., J. M. ARNEMO, AND J. P. RAATH.** 2002. Handbook of Chemical Immobilization. International Edition. Published by Wildlife Pharmaceuticals, inc. Fort Collins, EE.UU.
- LENTH, R.V.** 1981. On finding the source of a signal. *Technometrics* 23:149-154.
- LOAS™.** 2005. Ecological Software Solutions LLC. Hegymagas, Hungary. Version 4.0.2.2.
- LOCKWOOD, J. L., M. F. HOOPES, AND M. P. MARCHETTI.** 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing. Oxford, United Kindom.
- LORD, R. D.** 1991. 24-Hour Activity and Coprophagy by Capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 26:113-120.
- LORD, R. D.** 2009. *Capybaras: a Natural History of the Worlds Largest Rodent*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- LORD, R. D., AND V. R. LORD.** 1988. Cross Checking Censuses and a Model of the Annual Cycle of Mortality and Reproduction in Capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23:213-224.

- LÓPEZ-BARBELLA, S.** 1982. Una contribucion al estudio de la fisiologia reproductiva del chiguire (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en cautiverio. 1. Ciclo estral. Acta Científica Venezolana 33:487-501
- MACDONALD, D. W.** 1981. Feeding Associations between Capybaras *Hydrochoerus hydrochaeris* and Some Bird Species. Ibis 123:364-366.
- MOHR, C. O.** 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. American Midland Naturalist 37:223-249.
- MONES, A., AND J. OJASTI.** 1986. *Hydrochoerus hydrochaeris*. Mammalian Species 264:1-7.
- MERELES, M. F.** 2013. Acerca de las Extenciones de Cerrados y Cerradones en el Paraguay. Paraquaria Natural 1:63-38.
- MURPHEY, R. M., J. S. MARIANO, AND F. A. M. DUARTE.** 1985. Behavioral Observations in a Capybara Colony (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Applied Animal Behavior Science 14:89-98.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL.** 2001. *Grand Challenges in Environmental Sciences*. The National Academies Press. Washington, USA.
- NOWAK, R. M.** 1991. Walker's Mammals of the World. Quinta edicion. Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- OJASTI, J.** 1971. El Chigüire. Defensa de la Naturaleza 3:1-25.
- OJASTI, J., AND ROBINSON.** 1991. Human exploitation of capybara. Neotropical wildlife use and conservation. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- PASCHOALETTO, K., M. FERRAZ, M. LECHEVALIER, M. ZARATE DO COUTO, AND H. MARTINS.** 2003. Damage caused by capybaras in a corn field. Scientia Agrícolas 60:191-194.
- PEREIRA, J. N., D. M. JENKINSON, AND E. FINLEY.** 1980. The structure of the skin of the capybara. Acta Científica Venezolana 31:361-364.
- PETERSON, A. T., AND D. A. VIEGLAIS.** 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. BioScience 51:363-371.
- QUINTANA, R. D.** 2002. Influence of livestock grazing on the capybara's trophic niche and forage preferences. Acta Theriologica 47:175-183.
- QUINTANA, R. D.** 2003. Seasonal effects on overlap trophic niche between capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) and livestock, and on trophic niche breadths in a rangeland of Central Entre Rios, Argentina. Mammalia 67:33-40.
- QUINTANA, R. D. M., AND S. MALVAREZ.** 1994. Feeding-Habits of Capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) in Afforestation Areas of the Lower Delta of the Paraná River, Argentina. Mammalia 58:569-580.
- QUINTANA, R. D. M., AND S. MALVAREZ.** 1998a. Feeding patterns of capybara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia, Hydrochaeridae) and cattle in the non-insular area of the lower Delta of the Paraná River, Argentina. Mammalia 62:37-52.
- REDFORD, K. H., A. TABER, AND J. A. SIMONETTI.** 1990. Biodiversity: there is more to biodiversity than the tropical rain forest. Conservation Biology 4: 328-330.
- SCHALLER, G. B.** 1976. The mouse that barks. Internal Wildlife 6:12-16.
- SCHALLER, G. B., AND P. G. CRAWSHAW.** 1981. Social organization in a capybara population. Sougetierk Mitt 29:3-16.

- SINGLETON, G., HINDS, L., LEIRS, H., AND Z. B. ZHANG.** 1999. Ecologically-Based Management of Rodent Pests. Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia.
- STEEN, I., AND J. B. STEEN.** 1965. Thermoregulatory importance of the beaver's tail, Compared. *Biochemic and Physiology* 15:267-70.
- STEVEN, A., C. A. RAMOTNIK, AND C. G. SCHMITT.** 2004. Collared peccary range expansion in northwestern New Mexico. *Southwestern Naturalist* 49:524-528.
- VITOUSEK, P. M., A. M. HAROLD, J. LUBCHENCO, AND J. M. MELILLO.** 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- WHITE, G. C., AND R. A. GARROTT.** 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, New York.
- WORTON, B. J.** 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164-168.
- ZAR, J. H.** 1996. Biostatistical analysis. Tercera edición. Prentice Hall, Inc. Upper Saddle River, USA.

---

*Sometido: 3 de enero de 2014*

*Revisado: 1 de abril de 2014*

*Aceptado: 8 de abril de 2014*

*Editor asociado: Robert Owen*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*



# Breeding and age-structure seasonality in *Carollia brevicauda* and other frugivorous bats (Phyllostomidae) in cloud forests in the Venezuelan Andes

Jesús Molinari<sup>1\*</sup> and Pascual J. Soriano<sup>1</sup>

## Abstract

The most universal adaptations of tropical frugivores to the seasonal rhythms of fruiting involve their annual breeding cycles. In bats, these cycles typically follow a pattern termed bimodal polyestry, consisting in the production of one offspring per female twice during the breeding season. We use data gathered along 29 years to show that, in cloud forests in the Venezuelan Andes, the breeding cycles of *Carollia brevicauda* and other frugivorous phyllostomid bats (eight species of the genera *Sturnira*, *Artibeus*, *Dermanura*, *Enchisthenes*, and *Platyrrhinus*) conform to bimodal polyestry, with a high interspecific synchronization and a low interannual variability. We analyze the adaptive significance of this pattern in terms of three hypothetical variables: demand, consumption, and supply of food sources, explicitly concluding that the seasonality of fruit production, resulting from the average rainfall regime, is the ultimate factor causing bimodal polyestry. The constancy in the seasonal schedule of breeding and concomitant fluctuation of age proportions, both in the bat populations studied under natural conditions, and in captive *Carollia* colonies maintained under year-round uniform conditions, suggests presence of an endogenous component in the annual breeding cycles of frugivorous phyllostomids. To conclude, we argue that the seasonality of fruiting is also likely to be the proximate environmental factor modulating these cycles, irrespective of whether it does so indirectly as a time cue entraining endogenous rhythms, or directly as a limiting factor determining whether bat breeding and population growth are possible.

**Key words:** *Artibeus*, bimodal polyestry, circannual rhythms, *Dermanura*, *Enchisthenes*, environmental cues, *Platyrrhinus*, reproductive strategies, *Sturnira*, tropical seasons.

## Resumen

Las adaptaciones más universales de los frugívoros tropicales a los ritmos estacionales de fructificación atañen a sus ciclos anuales de cría. En murciélagos, estos ciclos típicamente se ajustan a un patrón denominado poliestría bimodal, consistente en la producción de un descendiente por hembra dos veces durante la estación de cría. Empleamos datos reunidos durante 29 años para documentar que, en selvas nubladas de los Andes Venezolanos, los ciclos de cría de *Carollia brevicauda* y otros murciélagos filostómidos frugívoros (ocho

<sup>1</sup>Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Mérida 5101. Venezuela. E-mail: molinari@ula.ve (JM), pascual@ula.ve (PJS)

\*Corresponding author

especies de los géneros *Sturnira*, *Artibeus*, *Dermanura*, *Enchisthenes* y *Platyrrhinus*) concuerdan con la poliestría bimodal, con elevada sincronía interespecífica y baja variabilidad interanual. Analizamos el significado adaptativo de este patrón en términos de tres variables hipotéticas: demanda, consumo y suministro de recursos, concluyendo explícitamente que la estacionalidad de la fructificación, resultante del régimen promedio de precipitaciones, es el factor selectivo último causante de la poliestría bimodal. La constancia en la estacionalidad de la cría y concomitante fluctuación de proporciones etarias, tanto en las poblaciones de murciélagos estudiadas bajo condiciones naturales, como en colonias cautivas de *Carollia* mantenidas bajo condiciones uniformes todo el año, sugiere presencia de un componente endógeno en los ciclos de cría de los filostómidos frugívoros. Para concluir, argumentamos que la estacionalidad de la fructificación probablemente también es el factor próximo ambiental modulador de estos ciclos, independientemente si lo hace indirectamente como factor sincronizador de ritmos endógenos, o directamente como un factor limitante que determina si la actividad de cría y el crecimiento poblacional de los murciélagos son posibles.

**Palabras clave:** *Artibeus*, *Dermanura*, *Enchisthenes*, estaciones tropicales, estímulos ambientales, estrategias reproductivas, *Platyrrhinus*, poliestría bimodal, ritmos circanuales, *Sturnira*.

## Introduction

In tropical forests, the availability of ripe fruit to frugivorous vertebrates is often concentrated between the middle of the dry season and the first half or first two-thirds of the wet season (Medway 1972; Frankie *et al.* 1974; Croat 1975; Hilty 1980; Opler *et al.* 1980; Alexandre 1980; Jackson 1981; Lieberman 1982; Terborgh 1983; Gautier-Hion *et al.* 1985; Schaik 1986; Koptur *et al.* 1988; Heideman 1989a; Peres 1994; Estrada and Coates-Estrada 2001; Hugaasen and Peres 2005; Bentos *et al.* 2008). To cope with the resulting shortage of fruit during the late wet season and early dry season, frugivores resort to strategies such as: 1) subsisting on stored food or body fat and protein accumulated during the previous time of plenty (McNab 1976; Smythe 1978, 1986; Emmons 1980; Smythe *et al.* 1982; Goldizen *et al.* 1988); 2) increasing foraging time (Leck 1972; Terborgh 1983); 3) living on alternate foods, such as unripe or less-preferred fruit, foliage, and nectar and pollen (Heithaus *et al.* 1975; Foster 1977; Janson *et al.* 1981; Smythe *et al.* 1982; Leighton and Leighton 1983; Terborgh 1983; Feer 1989; Peres 1994); 4) modifying home ranges to increase the chance of encountering fruit (Fleming and Heithaus 1986; Leighton and Leighton 1983); or 5) migrating to other localities in which fruit is more abundant (Nelson 1965; Morton 1977; Marshall and McWilliam 1982; Worthington 1982; Thomas 1983; Wheelwright 1983; Richter and Cumming 2006). However, the most universal adaptations of tropical frugivores to the alternation of seasons of plenty and shortage of fruit concern their annual breeding cycles (Molinari 1993).

The annual breeding cycles of Neotropical frugivorous bats have been studied in southern Mexico and Central America (Fleming 1971; Fleming *et al.* 1972; LaVal and Fitch 1977; Bonaccorso 1979; Dinerstein 1986; Wilson *et al.* 1991; Estrada and Coates-Estrada 2001; Stoner 2001; Chaverri and Kunz 2006; Montiel *et al.* 2011; Durant *et al.* 2013), and in some areas of South America (Taddei 1976; Thomas 1983; Willig 1985; Graham 1987; Bonilla



and Turriago 1988; Cosson and Pascal 1994; Sosa and Ramoni-Perazzi 1995; Bernard 2002; Mello and Fernandez 2000; Mena and Williams de Castro 2002; Mello *et al.* 2004, 2009; Duarte and Talamoni 2010). Wilson (1979) and Racey (1982) provided syntheses of earlier literature. These authors noted that, with few exceptions, breeding in these bats follows a pattern known as bimodal polyestry (Wilson 1973), consisting in the production of two offspring per female, each at a different parturition, during a breeding season beginning late in the dry season and ending toward the mid or late wet season. At tropical latitudes, the same pattern also appears to be the rule among Paleotropical frugivorous bats (Okia 1974a, b, 1987; Mutere 1968; Baranga 1980; Marshall and McWilliam 1982; Thomas and Marshall 1984; Bernard and Cumming 1997; Kofron 1997; Heideman and Powell 1998; Bumrungsri *et al.* 2007; Monadjem and Reside 2012), which are not closely related to their Neotropical counterparts and most likely evolved frugivory independently (Wible and Novacek 1988; Hutcheon *et al.* 2002). Both in Neotropical and Paleotropical frugivorous bats, seasonal monoestry or aseasonal polyestry are the known exceptions to bimodal polyestry (Mutere 1967; Fayenuwo and Halstead 1974; Wilson 1979; Heideman 1988; Penzhorn and Rautenbach 1988; Estrada and Coates-Estrada 2001; Stoner 2001; Haldar and Yadav 2006; Kofron 2007a, b; Duarte and Talamoni 2010; Montiel *et al.* 2011). In Neotropical frugivorous bats, seasonal monoestry has been observed in northwestern Costa Rica (*Artibeus jamaicensis*, *Carollia perspicillata*; Stoner 2001) and in the Brazilian Atlantic forest (*Artibeus lituratus*; Duarte and Talamoni 2010), whereas aseasonal polyestry has been observed in southern Mexico (*A. jamaicensis*, *Carollia brevicauda*, *Sturnira lilium*; Estrada and Coates-Estrada 2001; Montiel *et al.* 2011). Equivalent adaptive strategies, involving breeding cycles in nonflying mammals (e. g. Harrison 1955; Fleming 1973; Charles-Dominique 1977; Heany and Thorington 1978; O'Connell 1979; Charles-Dominique *et al.* 1981; Glanz *et al.* 1982; Smythe *et al.* 1982; Gliwicz 1984; Goldizen *et al.* 1988; Snowdon and Soini 1988; Cerqueira *et al.* 1989; Roosmalen and Klein 1988; Carnegie *et al.* 2011; Heesen *et al.* 2013), and breeding and molting cycles in birds (Moreau 1937; Skutch 1950; Snow 1976; Foster 1975; Worthington 1982), are also found in other frugivorous vertebrates of tropical forests.

Even though there is general agreement that seasonal fluctuations in fruit availability, resulting from the seasonality of rainfall, is the ultimate factor, or selective force, that has shaped the breeding patterns of frugivorous vertebrates in the tropics, the nature of the proximate factors, or mechanistic cause, responsible for the onset and synchrony of each annual cycle remains contentious. For frugivorous birds, some authors (Ward 1969; Fogden 1972; Jones and Ward 1976; Snow 1976; Worthington 1982) have argued the proximate and the ultimate factors to be the same (*i. e.* seasonal fluctuations in the availability of fruit). In the Neotropics, climatic factors, namely rainfall or temperature, have been suggested as possible proximate factors for frugivorous bats and nonflying mammals (Fleming *et al.* 1972; Glanz *et al.* 1982; Willig 1985; Mello *et al.* 2004, 2009). Resource abundance has been proposed as the proximate factor for *Haplonycteris fischeri*, a Paleotropical frugivorous bat (Heideman 1988).

In this study, we report data recorded along 29 years on the annual cycles of breeding and age structure in *Carollia brevicauda* (Phyllostomidae) and eight other species of frugivorous phyllostomids of the genera *Sturnira*, *Artibeus*, *Dermanura*, *Enchisthenes*, and *Platyrrhinus*. Based on these data and on a review of previously published information,

we examine the ultimate and proximate factors of annual breeding cycles in frugivorous phyllostomids.

*Study area.* Main study areas were on the southeast slope of the Sierra de La Culata, near the city of Mérida, Mérida state, Venezuela. The natural vegetation of the areas is cloud forest, which still occupies a large fraction of slopes at elevations of 1,900 - 2,900 m. This cloud forest is diversified into two major kinds differing in floristic composition and vertical structure: lower montane cloud forest below 2,200 m, and higher montane cloud forest above 2,200 m (Ataroff and Sarmiento 2003). Most bats in our sample were captured in cloud forests at four sites: Monte Zerpa (8° 38' N, -71° 10' W), elevations 2040 – 2100 m; Vega de Don Pedro and Monterrey (8° 41' N, -71° 07' W), elevations 2.330 - 2370 m; and Prado Verde (8° 40' N, -71° 06' W), elevation 2,200 m. A small fraction of the bats in our sample were captured in cloud forests at three additional sites: La Mucuy Alta (8° 38' N, -71° 02' W), elevation 2260 m; La Pedregosa Alta (8° 37' N, -71° 11' W), elevation 2000 m; and near Jají (8° 34' N, -71° 19' W), elevation 1,950 m.

Climate data for 27 years (1974 - 2001) are available for the Santa Rosa Meteorological Station (Fig. 1), which is adjacent (8° 37' 39" N, -71° 09' 25" W, elevation 1,950 m) to Monte Zerpa, one of the mist-netting sites. Average yearly temperature is 17.2° C. Average monthly temperatures range from minima of 16.0 – 16.3° C in December and January, to maxima of 17.8 – 18.0° C in May, August, and September (Fig. 1). Though the overall annual temperature pattern is bimodal, monthly variability is proportionally high, to the point that the pattern changes substantially from year to year.

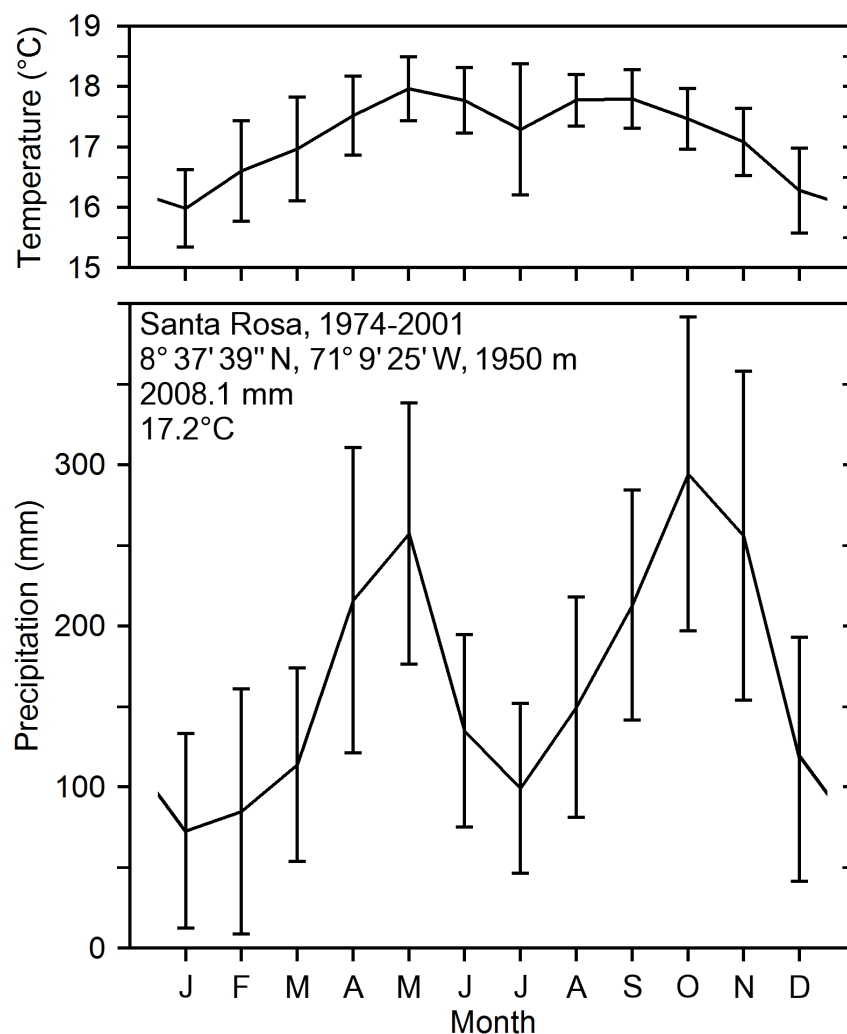
The average rainfall pattern is also bimodal, and thus four seasons can be recognized (Fig. 1), to which hereafter we will refer to as the “long dry season” (December–March), “first wet season” (April–June), “short dry season” (July), and “second wet season” (August–November). Monthly variability in rainfall is substantial, thus such seasons can become barely or not distinguishable in particular years (Fig. 1).

During 1982 and 1983, which were the years in which we sampled bat populations most intensively, and 1981, a year possibly causing time-lag effects on bat reproduction in 1982 and 1983 (Fig. 2), monthly rainfall in the Santa Rosa Meteorological Station deviated considerably from the average annual pattern (Fig. 1): the four-seasons pattern was not clearly discernible in 1981, the short dry season of 1982 was much more severe than the preceding (1981 - 1982) long dry season, the long dry season of 1982 - 1983 was unusually severe and, conversely, the wet seasons were easily recognizable only in 1982, and 1983 (Fig. 2).

Assuming that rainfall/humidity could act as an environmental cue synchronizing the annual breeding cycle of small mammals, such as Neotropical frugivorous bats (Fleming *et al.* 1972; Glanz *et al.* 1982; Willig 1985), the time scale of physiological relevance would likely be much shorter than a monthly one. Therefore, we also grouped the 1981, 1982, and 1983 rainfall data for the Santa Rosa Meteorological Station into semimonthly and weekly intervals (Fig. 2). Shortening of the time scale makes the seasonal pattern of wet and dry seasons much less evident: only the first wet and short dry seasons of 1982, and the long dry season of 1982-1983, remain distinguishable at a weekly scale (Fig. 2).

## Materials and Methods

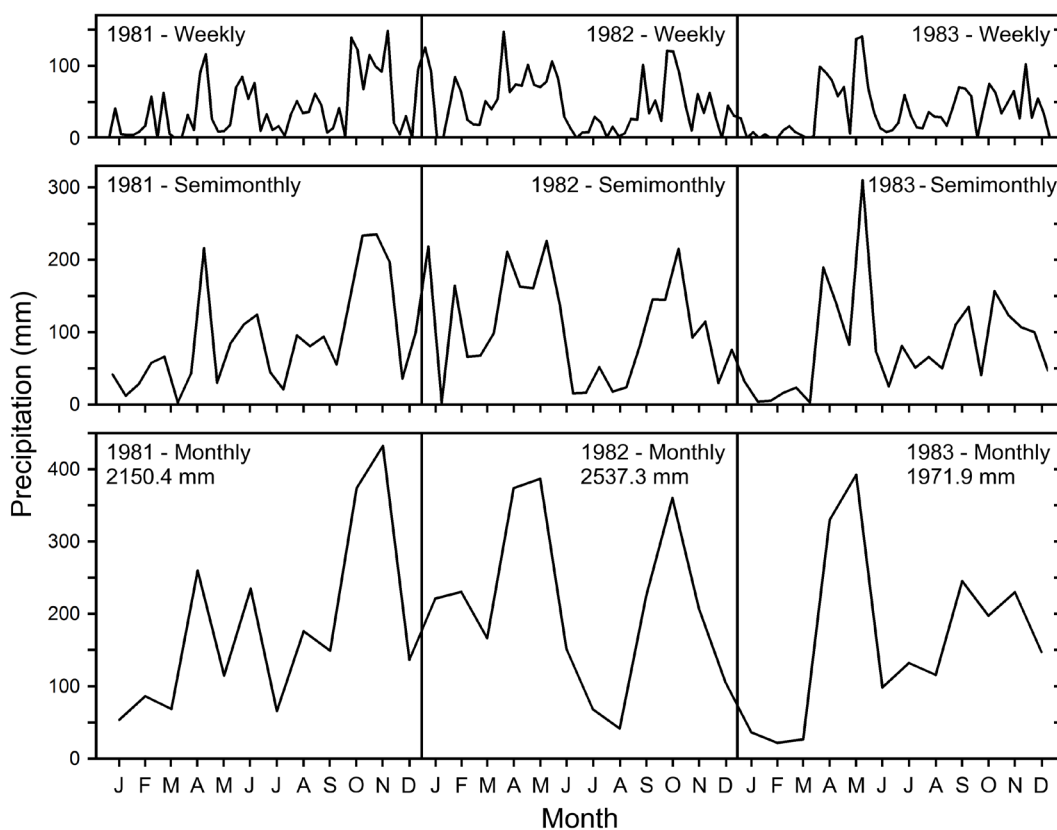
*Field work.* From September 1979 through January 2007, we mist-netted across trails within cloud forest used by bats as flyways. From October 1981 through March 1984, we also mist- and hand-netted in roosts used as diurnal retreats by *Carollia brevicauda*. This increased sample size for this species, and allowed obtaining data on non-volant infant bats of the species. Immediately after capture, we placed each bat individually in a cloth bag, in which we held it for 30 - 60 min before processing to make certain that any food remains present in its digestive tract would be defecated prior to data taking and subsequent release. We band-marked a large fraction of released bats either by making a small incision in the propatagium and slipping a lipped aluminum band through it and around the forearm, or by means of a plastic necklace carrying a numbered aluminum band (Bonaccorso *et al.* 1976; Gannon 1994).



**Fig. 1.** Average monthly temperature and rainfall in the Santa Rosa Meteorological Station, Estado Mérida, Venezuela. Vertical bars represent  $\pm 1$  standard deviation.

Employing a standard data sheet, we recorded at least the following data from each captured bat: identification number, date and site of capture, species, sex, breeding status, age parameters (dentition, pelage, finger epiphyses), body mass, and forearm length. We assessed breeding status in females by observing the condition of mammae (minute and hidden in pelage, naked and milkless, with milk) and noting if pregnancy was externally

evident. Breeding categories of individuals recognized on the basis of these criteria are presented in Results. We classed dentitions as deciduous, mixed, or permanent; and pelages as juvenile, intermediate, or adult. To determine the stage of ossification of the metacarpal and phalangeal epiphyses, the wings of each bat were transilluminated with a handheld flashlight. Individual bats were noted as having one of three stages of ossification: stage 1, implying entirely nonossified (cartilaginous) epiphyses; stage 2, in which the epiphyses are only partly cartilaginous owing to a distal center of ossification being present; and stage 3, implying entirely ossified epiphyses. These same stages were distinguished and carefully illustrated by Kunz and Anthony (1982). We also palpated epiphyses to supplement observations on transilluminated wings. Epiphyseal regions felt evenly tapered and protuberant in bats with ossification of stage 1, compact and angular in bats with ossification of stage 3, and intermediate in bats with ossification of stage 2. Age classes recognized on the basis of these criteria are presented in Results. For *C. brevicauda*, we estimated the approximate range of ages for each age class by employing recapture records of individuals for which an approximate date of birth was known or could be estimated.



**Fig. 2.** Monthly, semimonthly, and weekly rainfall during 1981, 1982, and 1983 in the Santa Rosa Meteorological Station, Estado Mérida, Venezuela.

*Data analyses.* Based on field data, each adult female was assigned to one of seven breeding categories: 1) no external signals of pregnancy + no indication of present or past lactating activity; 2) pregnant (medium pregnancy); 3) pregnant (advanced pregnancy); 4) lactating; 5) postlactating; 6) pregnant (medium pregnancy) + lactating; 7) pregnant (medium pregnancy) + postlactating. Similarly, each bat of any sex was assigned to one of four age categories: 1) adult; 2) subadult; 3) juvenile; 4) infant. Ranges of body masses and measurements, discrete characters, and absolute age estimations of individuals of *Carollia brevicauda* belonging to these breeding and age categories are reported in Results.

For each of the nine bat species, we grouped data regardless of year of collection (1979 - 2007) in 1.5-month intervals (Fig. 3, Table A1). This procedure led to what we feel is the minimum number of intervals (8) needed to portray with sufficient detail the temporal succession of breeding and age-structure categories. Only in the case of *C. brevicauda*, sample sizes were large enough for subdividing data (maintaining the same 1.5-month intervals) to allow statistical comparisons involving different years, or groups of years. Therefore, for this species we had four data sets: 1) all years combined (1979 - 2007); 2) multiyear (1979 - 2007, excluding 1982 and 1983); 3) single year 1 (1982); and 4) single year 2 (1983). In the case of other species, smaller sample sizes required a different procedure, namely lumping data to allow statistical comparisons among monophyletic supraspecific groups (clade names according to Wetterer *et al.* 2000), as follows: Sturnirini (*Sturnira bidens* + *S. bogotensis* + *S. erythromos* + *S. ludovici*); Stenodermatini (*Artibeus lituratus* + *Dermanura bogotensis* + *Enchisthenes hartii* + *Platyrrhinus umbratus*); Stenodermatinae (Sturnirini + Stenodermatini).

**Table 1.** Results of Kolmogorov-Smirnov 2-sample goodness-of-fit tests (Z) comparing distributions along 1.5-month intervals of individuals belonging to each female-breeding or age category.

| Data sets compared ( <i>Carollia</i> vs. Stenodermatinae) | Cells     | Z     | p-value (2-tailed)* |
|---|-----------|-------|---------------------|
| Pregnant females  | 8 vs. 8   | 0.250 | 1.000               |
| Lactating females   | 8 vs. 8   | 0.500 | > 0.964             |
| Postlactating females                                     | 8 vs. 8   | 0.750 | > 0.627             |
| Adults  | 8 vs. 8   | 0.500 | > 0.964             |
| Subadults   | 8 vs. 8   | 0.500 | > 0.964             |
| Juveniles   | 8 vs. 8   | 0.500 | > 0.964             |
| All above categories consecutively                        | 48 vs. 48 | 0.816 | > 0.518             |

\*All Z values non-significant. See Methods for further explanation.

For statistical tests, we used SPSS for Windows, version 11. We used the Kolmogorov-Smirnov 2-sample goodness-of-fit tests to compare, for *C. brevicauda* (1979–2007) versus the Stenodermatinae (1979–2007), the distributions along the 1.5-month intervals of individuals belonging to each female breeding category, and each age category (Table 1); *i. e.*, we conducted a test separately for each female breeding category and each age category.

These tests were aimed at detecting significant differences in the seasonal distribution of the proportions of female-breeding and age categories between both data sets. Before carrying out the tests, we equalized the size of the larger sample to the size of the smaller sample of the same 1.5-month interval without altering the proportional abundance of each female breeding or age category. For example, in the case of the 16 April–31 May interval, sample size for *C. brevicauda* ( $n = 149$ ) was larger than sample size for the Stenodermatinae ( $n = 96$ ). The ratio between these sample sizes is  $96/149 = 0.6443$ . Therefore, we reduced the sample size of *C. brevicauda* for this interval to 96 by multiplying the numbers of adults (81), subadults (18), and juveniles (50) by 0.6443, thus obtaining an “equalized” sample consisting of 52 adults, 12 subadults, and 32 juveniles. Once this was done, we used a test to compare the abundances of the adults along the eight intervals, another test to compare the abundances of the subadults along the eight intervals, and so on.

To gauge the intraspecific, interspecific, and interannual synchronization among the nine species of bats considered in the study with regard to the seasonal schedule of female-breeding and age structure changes, we calculated Pearson ( $r$ ) and Spearman correlation

( $\rho$ ) coefficients, and their significances. Because Pearson and Spearman correlation coefficients were very similar in magnitude (as typical, Spearman values were a little lower) and significance, we report only Pearson coefficients (Table 2). We tested all possible non-redundant pairs involving *C. brevicauda* (1979 - 2007, multiyear, 1982, 1983) and supraspecific (Sturnirini, Stenodermatini, Stenodermatinae) data sets. In contrast with the previous procedure (Table 1), we considered together, as a single data row, all categories in each data set, *i.e.*, we calculated correlations by considering simultaneously female (non breeding, pregnant without distinction between medium and advanced pregnancies, and lactating) and age (juveniles, subadults, and adults) categories, and by pairing proportions of such categories belonging to the same 1.5-month intervals of the two data sets (Table A1). To preclude variation in sample size from affecting correlations (Bates *et al.* 1996), we considered proportions of individuals in categories, as opposed to numbers of individuals in categories. In our case, there is no risk of spurious correlations owing to the use of proportions because transformations, whose only effect is to equalize samples to a common size ( $n = 100$ ), do not involve shared divisors or multipliers that might act as confounding factors, or lurking variables, *i.e.*, each sample was internally standardized with no influence of other samples. However, we note that correlation coefficients obtained using numbers instead of proportions of individuals are moderately lower and similarly significant to those that we report (Table 2). This can be verified by repeating our calculations using data supplied in the Appendix. Because we calculated the significances of multiple correlation coefficients, we applied the Bonferroni correction to them. This correction is the simplest and most conservative method to control the probability of obtaining false positives (at the expense of increasing the proportion of false negatives) as a result of testing numerous hypotheses (*e. g.* Curtin and Schulz 1998).

## Results

*Female-breeding categories and age classes.* We distinguish four female-breeding categories:

A) Non-breeding. Females that do not belong to the pregnant, lactating, or postlactating categories.

B) Pregnant. Operationally defined as females that show externally visible pregnancies. In Table A1, we subdivide this category into females with medium pregnancies, and females with advanced pregnancies.

C) Lactating. Females with mammae from which milk can be extruded. This category includes females lacking externally visible pregnancies and females with medium pregnancies, but excludes females with advanced pregnancies, which initiate colostrum or milk production shortly before parturition.

D) Postlactating. Females that have ceased to suckle their offspring recently. These females are recognizable for their milkless but naked and enlarged mammae. This category includes females lacking externally visible pregnancies and females with medium pregnancies.

Though we used only three of them in the analyses, we distinguish four age classes:

A) Infants. Having non-ossified epiphyses (stage 1, see Methods), juvenile pelage, totally or partially deciduous dentition, and no or limited flying capacity (thus they

were captured only within a roost, or while being carried by the mother). In *Carollia brevicauda*, members of this age class are aged from 0 to approximately 25 days, have body masses ranging from 5.0 to 10.5 g (mean = 7.7, SD = 1.5,  $n = 20$ ), and forearm lengths ranging from 26.9 to 37.2 mm (mean = 31.5, SD = 3.7,  $n = 21$ ).

B) Juveniles. Having non-ossified epiphyses (stage 1), and juvenile pelage. Differ from members of the previous age class in having complete permanent dentition and in being volant. In *C. brevicauda*, members of this age class are aged from slightly less than one month to approximately two months, have body mass ranging between 10.5 and 16.0 g (mean = 13.4, SD = 1.3,  $n = 67$ ), and forearm lengths ranging between 37.0 and 41.9 mm (mean = 40.1, SD = 1.0,  $n = 66$ ).

C) Subadults. Differ from members of the previous age class in having partially ossified epiphyses (stage 2), and adult or close-to-adult pelage. In *C. brevicauda*, members of this age class are approximately aged two to three months, have body masses ranging from 14.0 to 20.0 g (mean = 16.2, SD = 1.1,  $n = 91$ ), and forearm lengths ranging from 38.2 to 43.0 mm (mean = 40.7, SD = 0.5,  $n = 86$ ).

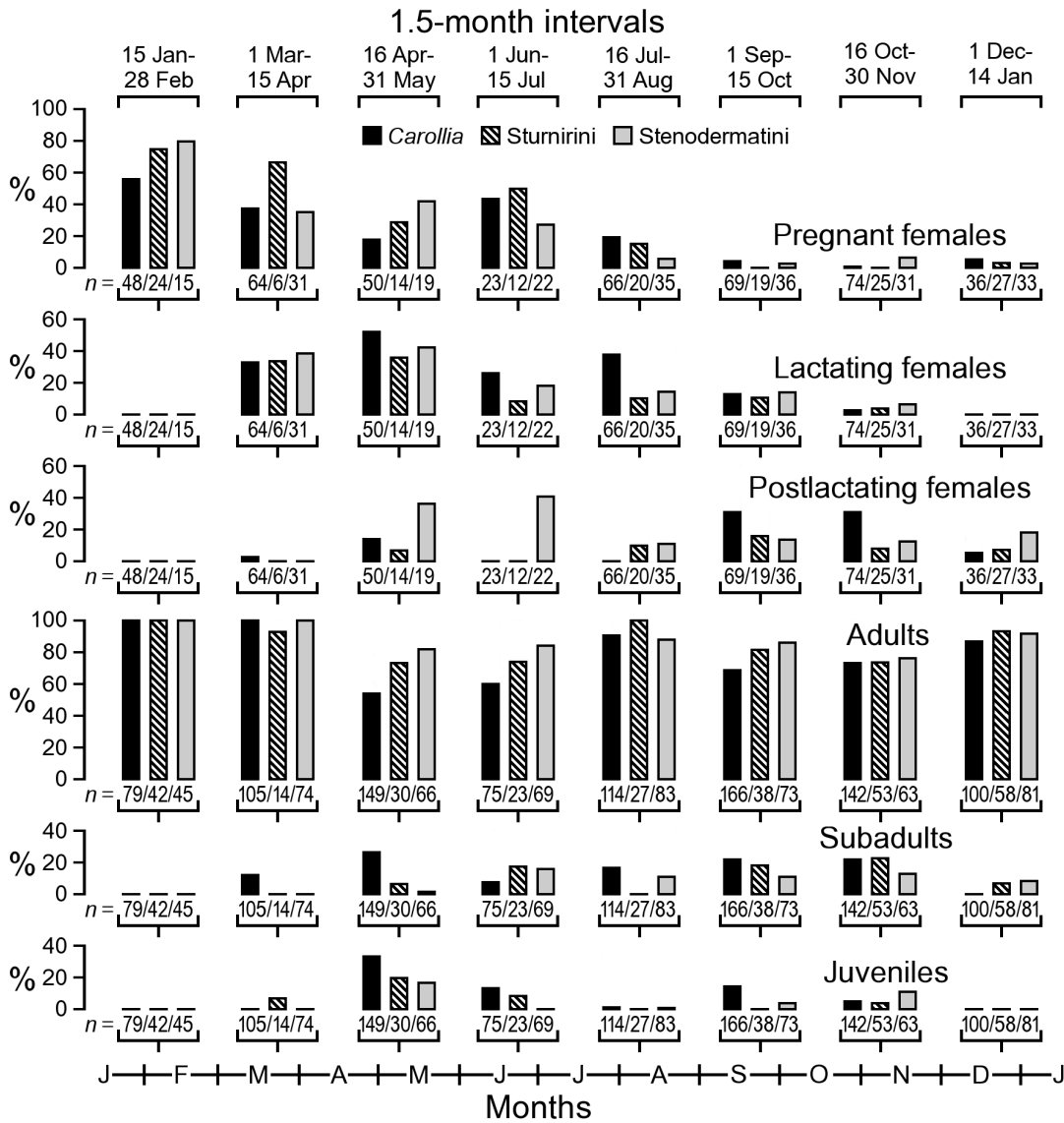
D) Adults. Differ from members of the previous age class in having completely ossified epiphyses (stage 3), and, presumably, in being reproductively mature (referentially, females of the frugivorous phyllostomid, *Dermanura watsoni*, are known to reach sexual maturity when aged three to six months; Chaverri and Kunz 2006). In *C. brevicauda*, members of this age class are aged approximately four months or older, have body masses ranging from 15.0 to 21.5 g (mean = 18.1, SD = 1.3,  $n = 230$ ) in males, and from 15.0 to 21.0 g (mean = 17.7, SD = 1.5,  $n = 273$ ) in females, and have forearm lengths ranging from 38.2 to 43.0 mm (mean = 40.6, SD = 0.9,  $n = 225$ ) in males, and from 38.5 and 44.2 mm (mean = 40.9, SD = 1.0,  $n = 339$ ) in females.

*Breeding and age-structure seasonality.* In the 15 January–28 February and 1 March–15 April intervals, corresponding to the last half of the long dry season and onset of the first wet season (Fig. 1), indications (lactating and postlactating females, juveniles, subadults) of the preceding annual breeding cycle have disappeared (Fig. 3, Table A1). Because females with medium pregnancies predominate during 15 January–28 February, and females with advanced pregnancies and lactating females predominate during 1 March–15 April, a well-synchronized start of a communal breeding season occurs, with a first annual birth-pulse beginning towards the onset of the first wet season.

As a consequence of a first annual birth-pulse having begun during the preceding interval, there is a substantial appearance of juveniles and subadults in the 16 April–31 May, 1 June–15 July, and 16 July–31 August intervals, which comprise the interlude from the first wet season through the beginning of the second wet season (Fig. 3, Table A1). As expected, juveniles predominate over subadults during 16 April–31 May, and subadults over juveniles thereafter. In contrast with the preceding interval of 1 March–15 April, females with medium pregnancies predominate over females with advanced pregnancies, indicating not only that the first annual birth-pulse is ending, but also that a second annual birth-pulse is either approaching or, as suggested by the presence of lactating females, initiating. The presence of simultaneously pregnant (medium pregnancies) and either lactating or postlactating females during the breeding season (Table A1) is additional evidence supporting the notion of a second annual birth-pulse

per female, or bimodal polyestry. The second annual birth-pulse appears less marked and, especially, less synchronized than the first.

During the 1 September-15 October interval, corresponding to the second wet season, the persistence of juveniles and subadults reflects the second annual birth-pulse having been initiated in the preceding intervals. However, because during this interval pregnant females are few and lactating and especially postlactating females are abundant, and because subadults predominate over juveniles, we conclude that the second annual birth-pulse, and therefore the communal breeding season, is about to end.



**Fig. 3.** Breeding (adult females) and age structure (both sexes) seasonality for one specific (*Carollia brevicauda*) and two supraspecific (Sturnirini, Stenodermatini) bat groups. Data were obtained from 1979 through 2007, and grouped in 1.5-month intervals. Sample sizes are indicated below diagrams. The correct position of diagrams in a continuous yearly scale is indicated by means of the centered vertical line below each horizontal bracket.

During the 1 December-14 January interval, corresponding to the initial half of the long dry season, non-breeding females and adults markedly predominate in the samples of all species (Table A1), making this the interval in which the intra and interspecific synchrony is most notable. Postlactating females and subadults are present, indicating that a birth-pulse occurred earlier. Nevertheless, no lactating females or juveniles were detected, indicating that the birth-pulse did not extend into the immediate past. Because pregnant females are few, and exhibit only medium pregnancies, it also appears that a birth-pulse is not to be



expected in the immediate future (this is supported by the absence of lactating females and low proportion of females with advanced pregnancies during the following interval of 15 January-28 February). Therefore, there is a communal non-breeding phase coinciding with the latter part of the second wet season and onset of the long dry season.

In summary, pregnant females show two well-defined annual peaks of proportional abundance, a first one during the later part of the long dry season, and a second one coinciding with the short dry season. Lactating females show an equivalent but delayed pattern, with peaks approximately coinciding with the first wet season, and initial half of the second wet season. Postlactating females show two frequency peaks following those of lactating females. The two peaks in postlactating females are followed by peaks in the proportional abundance of juveniles, which coincide with the final half of the first wet season, and second wet season. Likewise, the proportional abundance of subadults shows peaks near and during the short dry season, and final half of the second wet season and beginning of the long dry season. Finally, adults show frequency fluctuations resulting from the appearance of young age classes, and attain their maximal proportional abundance in the middle of the long dry season as a consequence of the conclusion of the breeding season three to four months earlier. Therefore, although data for several species are insufficient during some intervals (Table A1), the overall trend shown by all species is clearly consistent with bimodal polyestry, with a high degree of intra and interspecific synchrony.

*Statistical significance of the pattern.* In a broad comparison of *Carollia brevicauda* with the Stenodermatinae as a whole, we could not find significant differences in the seasonal distribution of the frequencies of three female breeding and three age categories, either considered separately from other categories, or collectively (Table 1). Therefore, we could not detect differences (which could result from discrepant interannual variabilities, growth rates, lengths of gestation and lactation periods, or responses to environmental cycles) in the timing of the breeding season between *C. brevicauda* and the Stenodermatinae.

On the contrary, there is statistical support for the notion that all bat species considered in our study are reproductively synchronized (Table 2). In spite of ample differences from year to year in the quantity and seasonal distribution of rainfall (Figs. 1 and 2), we found very high and significant correlations between every possible pair of non-redundant data sets involving different bat species and year combinations (Table 2). Therefore, we conclude that: 1) breeding and age structure fluctuate in parallel in all bat species being considered; and 2) seasonal breeding shows a remarkably low interannual variability.

## Discussion

*Ultimate factors: assumptions.* The analysis of the ultimate factors of seasonal breeding offered here is based on the explicit distinctions among “demand”, “consumption”, and “supply”, and on postulates concerning the mutual relationships of these terms. Demand refers to the minimal fruit-crop within the joint home range of a population of frugivores required for all individuals to succeed in locating enough food to satisfy their vital needs.

Consumption refers to the portion of a fruit-crop actually depleted by a population of frugivores. That a demand was exerted can be inferred a priori, *i.e.* without the need of subsequent data, by merely detecting that a population of frugivores existed. Demand increases with population growth and as the proportional representation of critical,

higher-demanding groups of individuals (females with advanced pregnancies, lactating females, juveniles, subadults) increases within the population. That a demand has been at least partially satisfied, and hence that consumption occurred, can be inferred a posteriori, *i. e.* with the aid of subsequent data, by detecting that a previously existing population of frugivores survived, and by observing that individuals belonging to the population successfully completed reproductive and age transitions (from nonpregnant to lactating female, from juvenile to adult). During a given period of the year, consumption should rarely equal and never exceed demand, because: 1) at times, fruit may become so scarce that starving occurs within the population of frugivores. When this happens, consumption is below the vital needs of the population and demand is not completely satisfied (demand exceeds consumption); and 2) demand has an “inflated” component owing to inefficiencies in the foraging of individual frugivores. For example, juveniles and subadults, owing to their inexperience, probably are the least efficient foragers within a population, and thus may demand that an abundant supply of fruit exists, of which they will consume only a small fraction, to be successful in locating meals often enough to survive. The third term needing clarification is “supply”, here defined as the size of the fruit-crop available to a population of frugivores within its home range during a given period. Whenever demand exceeds supply, competition for fruit can be expected to occur among frugivores, and whenever supply exceeds consumption, competition for seed dispersal by frugivores can be expected to occur among plants. If plant-frugivore interactions were the only factor affecting demand, consumption, and supply, populations of frugivores should be selected to adjust both their demand and consumption to supply, and plant populations should be selected to adjust their supply to consumption.

| Data sets compared  | Sample sizes ( <i>n</i> ) | <i>r</i> | Bonferroni-corrected <i>p</i> -value* |
|---|---------------------------|----------|---------------------------------------|
| <i>Carollia</i> 1982 vs. <i>Carollia</i> 1983                         | 309 vs. 368               | 0.92     | $< 3.7 \times 10^{-17}$               |
| <i>Carollia</i> 1982 vs. <i>Carollia</i> multiyear <sup>1</sup>       | 309 vs. 253               | 0.91     | $< 2.5 \times 10^{-16}$               |
| <i>Carollia</i> 1983 vs. <i>Carollia</i> multiyear <sup>1</sup>       | 368 vs. 253               | 0.90     | $< 8.6 \times 10^{-15}$               |
| <i>Carollia</i> 1979–2007 vs. <i>Sturnirini</i> <sup>2</sup>          | 930 vs. 285               | 0.94     | $< 8.5 \times 10^{-27}$               |
| <i>Carollia</i> 1979–2007 vs. <i>Stenodermatini</i> <sup>3</sup>      | 930 vs. 554               | 0.92     | $< 2.6 \times 10^{-22}$               |
| <i>Carollia</i> 1979–2007 vs. <i>Stenodermatinae</i> <sup>4</sup>     | 930 vs. 839               | 0.94     | $< 4.3 \times 10^{-26}$               |
| <i>Sturnirini</i> <sup>2</sup> vs. <i>Stenodermatini</i> <sup>3</sup> | 285 vs. 554               | 0.95     | $< 1.2 \times 10^{-27}$               |

**Table 2.** Pearson correlation coefficients and their *p*-values for seasonal changes in population composition between data sets involving *Carollia breviceauda* (full data, and three year/multiyear combinations), *Sturnira* species combined (full data), and stenodermatines including *Sturnira* (full data).<sup>a</sup>

\*All correlations highly significant. <sup>1</sup>Data obtained during 1979–1981 + 1984–2007. <sup>2</sup>*Sturnira bidens*, *S. bogotensis*, *S. erythromos*, and *S. ludovici* combined (1979–2007). <sup>3</sup>*Artibeus lituratus*, *Dermanura bogotensis*, *Enchisthenes hartii*, and *Platyrrhinus umbratus* combined (1979–2007). <sup>4</sup>*Sturnirini* and *Stenodermatini* combined. For each data set, all breeding and age categories are considered collectively. See Methods for further explanation.

Ignorance of the specific metabolic requirements and foraging efficiencies of individuals belonging to each breeding category and age class precludes a quantitative estimate of the seasonal fluctuations in the amount of food demanded and consumed by the bat populations studied as a function of their phenologies. However, information available on insectivorous bats and other mammals (e. g. Migula 1969; Studier *et al.* 1973; Kunz 1974; Randolph

*et al.* 1977; Racey and Speakman 1987; Heesen *et al.* 2013), that can be generalized to frugivorous bats, suggests that there are three critical groups:

A) Females with advanced pregnancies. Rapid growth of the fetus during late pregnancy can be expected to impose an important metabolic burden on these females. Moreover, considerable enlargement of the abdomen and increased body mass noticeably hinder their flight, suggesting that locomotion in these females is especially costly in energetic terms.

B) Lactating females. Unlike the former, these females are not obligated to carry their progeny with them permanently. However, because of the larger size and higher rate of absolute growth of newborn offspring, which increases energetic and nutritional requirements, and because translocation of energy and nutrients from mother to offspring through milk is less efficient than translocation through the placenta, lactating females should be the individuals supporting the highest metabolic burden.

C) Juveniles and subadults. They must attain adulthood leading an independent life. This should not imply a markedly different metabolic burden, especially energetic, with respect to adults. However, juveniles and subadults are inexperienced and can be expected to be less efficient foragers. To survive, they need a noncompetitive environment supplying easy to find, abundant food. Teaching and continued feeding by the mother, as reported for some bats (Kunz 1974; Schmidt and Manske 1973; Brigham and Brigham 1989), may ameliorate the necessity of easily obtained food.

*Ultimate factors: inferences based on the preceding assumptions.* With the previous definitions in mind, and recognizing females with advanced pregnancies, lactating females, and juveniles and subadults as critical groups, it becomes clear that marked fluctuations in both demand and consumption occur during the breeding season as a consequence of the female-breeding and age structure phenologies (Fig. 3, Table A1), and potential to double initial population size (assuming that females are 50% of the population, and that each female produces one young twice a year), of the bat populations studied. Such fluctuations in demand and consumption during a successfully completed breeding season can be inferred to be the outcome of the following three main components:

A) Two peaks of demand, and two of consumption, resulting from the two peaks of abundance exhibited by the combination of females either showing advanced pregnancies or nursing their offspring.

B) Two peaks of inexperience-induced demand originating in the two peaks of abundance exhibited by the combination of juveniles and subadults (the second of these peaks partly extends beyond the breeding season, but its most intense portion occurs within its boundaries).

C) Two successive increases, in a stepwise fashion, in both demand and consumption caused by the two pulses of population growth.

Because the relative contribution of each of these three components cannot be quantified at present, the shape of the fluctuations in demand and consumption during the breeding season cannot be characterized with precision. However, it can be predicted that successfully completed breeding seasons, as those recorded in the present study, will generate demand and consumption curves showing some degree of bimodality owing to components "A" and "B", and a net growth owing to component "C". It is clear that the demand curve cannot grow in this manner if the supply curve does not equal or exceed demand during the breeding season. Support for this notion

of a coupling of demand to supply comes from the consumption curve, for its inferable bimodality and growth during successful breeding seasons implies that, in general, supply was at least sufficient to satisfy demand. Therefore, it can be concluded that the breeding seasons that occurred during the study (Fig. 3, Table A1) were also seasons of a relatively plentiful supply of food.

The results may also be interpreted as indicating that the season of short supply of food for the bat populations begins toward the last half of the second wet season. Evidence that may imply this includes: 1) termination of breeding during the first half of the second wet season. This may be viewed as a demand-reducing strategy that would be adaptively meaningless unless supply has plummeted, or is to plummet soon and predictably, to well below the level of the demand exerted by bat populations; and 2) the diminished intensity of the second annual birth-pulse with respect to the first annual birth-pulse (Fig. 3). This diminishment may have a component due to recruitment into the adult age class of females born during the first annual birth-pulse of the same year, for which what remains of the breeding season is insufficient to breed. However, the diminishment is so marked that it cannot be fully explained by such recruitment. Therefore, it must also include another component due to females born in the preceding years skipping the second annual pregnancy more often than the first. This propensity of females to omit the second annual pregnancy is probably caused by the proximity of a seasonal short supply of food implying, as reported for other frugivorous mammals (e. g. Charles-Dominique *et al.* 1981), reduced survival probabilities for offspring born late in the breeding season. Four conclusions emerge from the preceding discussion:

First, marked seasonal fluctuations occur both in the demand exerted by the populations of frugivorous bats studied, and in the supply made available to such populations by food plants. These fluctuations cause supply to exceed consumption and demand during the breeding season, and demand to exceed supply during the nonbreeding season. When supply exceeds demand, competition for the seed-dispersal services provided by the bats should occur within and among the plant populations, with the bats wasting fruit and the plants wasting seeds. When demand exceeds supply, competition for fruit should occur within and among the bat populations, with the bats wasting individuals and the plants wasting seed dispersers. Therefore, the efficiency of the bat-plant mutualism suffers a reduction.

Second, the seasonal fluctuations in demand and supply implicate the presence of one or more distorting factors which, although extrinsic to bat-plant interactions, do affect the seasonal component of these interactions, for in the absence of such factors the evolutionary tendency of demand and consumption to adjust to supply, and of supply to adjust to consumption, would maximize the efficiency of the bat-plant mutualism by suppressing seasonal fluctuations of demand, supply, and consumption.

Third, hypothetically, extrinsic factors distorting bat-plant interactions could act upon the bats (in which case the seasonality of supply would have evolved in response to the seasonality of consumption), or upon the plants (in which case the seasonality of demand would have evolved in response to the seasonality of supply). Evidence supporting the first alternative is lacking. On the contrary, because a good number of both observational (e. g. Daubenmire 1972; Alexandre 1980; Opler *et al.* 1980; Foster 1982; Koptur *et al.* 1988) and manipulative (e. g. Opler *et al.* 1976; Augspurger 1982; Garwood 1982; Borchert 1983,

1994) studies have concluded that the rainfall markedly affects the phenology of tropical forest plants, the most plausible option is to propose that the extrinsic factor distorting bat-plant interactions, and thus causing bimodal polyestry, is the average seasonal regime of rainfall, and that it affects such interactions by acting upon the plants.

Fourth, assuming that the seasonal peaks of supply track rainfall, seasonal breeding, with peaks of demand coinciding with peaks of supply, has a clear adaptive value for populations of frugivorous phyllostomids (coincidentally, it also benefits plant populations). Therefore, analogously to other authors (e. g. Fleming *et al.* 1972; Wilson 1979; Thomas and Marshall 1984; Dinerstein 1986), albeit more explicitly, we conclude that seasonal fluctuations in the availability of fruit, resulting from the seasonality of rainfall, appear to be the main selective force, or ultimate factor, that has led to the seasonal breeding pattern observed in frugivorous phyllostomid bats.

Another point needing discussion concerns the bimodality of bat breeding. Because the rainfall regime and annual temperature cycle of the study area are also bimodal (Fig. 1), it would be tempting to look for an ultimate or proximate cause-and-effect relationship (Mello *et al.* 2004, 2009). However, the observation that frugivorous phyllostomids inhabiting regions with unimodal rainfall also exhibit bimodal polyestry (e. g. LaVal and Fitch 1977; Bonaccorso 1979) suggests that there are other factors, common to unimodal and bimodal rainfall regimes, that alone are capable of inducing and maintaining bimodal polyestry. For example, giving birth a first time early and a second time late in the season of relatively plentiful supply, thus generating the two synchronous birth-pulses characteristic of bimodal polyestry, is perhaps the only way in which a majority of the females could accommodate two parturitions within the span of this season.

*Proximate factors: questions.* There are two ways in which a biological cycle synchronous with an environmental cycle could have arisen: *a)* endogenously, as a response to some physiological oscillator, internal to the organisms, whose period is synchronized with the period in the environment by means of an entraining time cue; or *b)* exogenously, as a direct response to some cyclic change in the environment (e. g. Brady 1979). Therefore, two broad questions may be posed concerning proximate factors. First, do the annual breeding cycles observed possess an endogenous component? Second, which is the environmental factor (either an entraining time cue, or a cyclic change with a direct effect) responsible for the onset and synchrony of each annual cycle? An exploration of these questions follows.

*Arguments for an endogenous component.* The low interannual variability and high degree of intra- and interspecific synchrony in the seasonal breeding cycles that we observed (Fig. 3, Table A1) suggest an endogenous control, unless synchrony owes to a shared exogenous factor lacking interannual variability (such as photoperiod). As emphasized by authors such as Immelmann (1971) and Gwinner (1975), the rigorous demonstration of an endogenous component in an annual cycle would require: *a)* removing a sample of the relevant organisms out of their natural environment; *b)* depriving these organisms of seasonal information by holding them under artificial constant conditions; and *c)* demonstrating the persistence of a circannual cycle, similar to the natural one, but with a periodicity shorter or longer than the natural one (if a circannual cycle has a period indistinguishable from 12 months,

the possibility of an uncontrolled cyclic variable having affected the outcome cannot be conclusively excluded). To our knowledge, nobody has deliberately attempted to establish whether there is an endogenous component in the breeding seasonality of frugivorous phyllostomids by applying this procedure, though experiments in captivity have led to conclude that a nectarivorous phyllostomid, *Anoura geoffroyi*, does possess an endogenous component in its seasonally monoestrous breeding cycle (Heideman *et al.* 1992; Heideman and Bronson 1994). Nevertheless, four studies (Kleiman and Davis 1979; Kürten 1983; Porter 1979; Bonilla and Turriago 1986) contain information, relevant to frugivorous phyllostomids, concerning the periodicity of breeding in captive colonies of *Carollia perspicillata* maintained under artificial year-round uniform conditions (Table 3).

| Origin of colony                    | Initial size of colony | Place where colony was maintained | Photoperiod                      | Temperature | Relative humidity | Diet                              | Duration of observations | Reproductive pattern           | Source |
|-------------------------------------|------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|-------------|-------------------|-----------------------------------|--------------------------|--------------------------------|--------|
| Canal Zone, Panamá (9°N, 79°W)      | 10 ♀♀<br>6 ♂♂          | Saint Louis, MO, USA (39°N, 90°W) | 12 h light<br>12 h dark inverted | 23–28°C     | 60–90%            | Artificial, constant <sup>a</sup> | 3 years                  | Bimodal polyestry <sup>b</sup> | 1      |
| Trinidad, West Indies (10°N, 61°W)  | 11 ♀♀<br>6 ♂♂          | Washington, DC, USA (39°N, 77°W)  | 12 h light<br>12 h dark inverted | 27–31°C     | 50–80%            | Artificial, constant <sup>a</sup> | 1 year                   | Three consecutive birth-pulses | 2      |
| Guanacaste, Costa Rica (10°N, 85°W) | 11 ♀♀<br>12 ♂♂         | Bonn, Germany (51°N, 7°E)         | 12 h light<br>12 h dark inverted | 25°C        | 80%               | Artificial, constant <sup>a</sup> | 1 year                   | Bimodal polyestry <sup>b</sup> | 3, 4   |
| Villavicencio, Colombia (4°N, 73°W) | 15 ♀♀<br>3 ♂♂          | Bogotá, Colombia (4°N, 74°W)      | 9 h light<br>15 h dark inverted  | 18–22°C     | 55–75%            | Artificial, constant <sup>a</sup> | 2 years                  | Bimodal polyestry <sup>b</sup> | 5      |

**Table 3.** Breeding in four captive colonies of *Carollia perspicillata* maintained under year-round uniform conditions.

<sup>a</sup>Diluted fruit-pulp mixed with protein, minerals, and vitamins; <sup>b</sup>the birth-pulses were well-synchronized and at same time as in the original wild populations. <sup>1</sup>Porter (1978, 1979); <sup>2</sup>Kleiman and Davis (1979); <sup>3</sup>Kürten (1983); <sup>4</sup>Laska (1990); <sup>5</sup>Bonilla and Turriago (1986).

The overall maintenance conditions of the four colonies were similar, and would appear unlikely to lead to divergent outcomes. The most tangible differences among the four studies involve the founder populations originating the colonies, which inhabit mutually distant areas, and the latitudes at which the colonies were maintained, which comprise a remarkably wide range. Results of two kinds were obtained: a) bimodal polyestry, with its characteristic nonbreeding phase intervening between pairs of birth-pulses, during six years of observations (Porter 1979; Kürten 1983; Bonilla and Turriago 1986); and b) three consecutive birth-pulses, with absence of a nonbreeding phase owing to most females giving birth thrice, during one year of observations (Kleiman and Davis 1979).

Because only Porter’s (1979) information suggests a circannual breeding cycle with a period slightly differing from 12 months, and because even in this study such a trend was not sufficiently clear, it cannot be conclusively established whether an endogenous component was involved in the breeding of any of the colonies. Nevertheless, the most plausible explanation for the occurrence of bimodal polyestry in three of the colonies (Bonilla and Turriago 1986; Kürten 1983; Porter 1979) involves the contribution of some endogenous mechanism (as also suggested for a captive colony of *Artibeus jamaicensis*, see Keast Taft

and Handley 1991), because an explanation directly involving exogenous time cues would require intervention of some environmental factor of a subtle and uncontrolled nature, such as an annual geophysical cycle or the seasonality of barometric pressure, unavoidably penetrating captive conditions and capable of initiating and synchronizing the circannual breeding cycles. This seems unlikely owing to four reasons. First, the geographical separation between the original wild populations and the Saint Louis and Bonn colonies is considerable (Table 3), requiring the hypothesized environmental factor to act similarly in such mutually distant regions as tropical America, temperate North America, and Europe. Second, if the environmental factor penetrated the captive conditions and led to bimodal polyestry in the Saint Louis and Bonn colonies (Kürten 1983; Porter 1979), it would be difficult to explain why it failed to do the same to the Washington colony (Kleiman and Davis 1979), which is intermediate in latitude (Table 3). Third, the synchrony initially observed in the Bonn colony (Kürten 1983) faded after four years (Laska 1990; for a similar result involving a captive colony of *Artibeus jamaicensis*, see Keast Taft and Handley 1991), so the environmental factor should also have faded. Fourth, if we assume, as we argue below, that food supply acts as the environmental regulator of the annual breeding cycles of frugivorous phyllostomids, the instances of bimodal polyestry observed in captive *C. perspicillata* occurred without cyclic fluctuations in such regulator. Therefore, based on this evidence, it would seem that there is at least some degree of endogenous predetermination in the annual breeding cycles of frugivorous phyllostomids.

On the other hand, assuming that the presence of a third annual birth-pulse in the Washington colony was not an artifact created by captive conditions, the Trinidadian population of *C. perspicillata* originating this colony could be aseasonally polyestrous, as proposed for frugivorous phyllostomids in some localities (Estrada and Coates-Estrada 2001; Montiel *et al.* 2011), or the annual breeding cycle of this population might owe to a differently timed endogenous component.

*Arguments against an endogenous component.* Frugivorous and insectivorous phyllostomids, and frugivorous pteropids, are known to have a postpartum oestrus (e. g. Ramakrishna 1947; Fleming 1971; Laska 1990; Kofron 1997, 2007a, b; Dechmann *et al.* 2005), and delayed development of the fetus (e. g. Bradshaw 1962; Fleming 1971; Burns and Easley 1977; Heideman 1989b; Kofron 1997, 2007a, b; Badwaik and Rasweiler 2001; Meenakumari and Krishna 2005). Accordingly, a possible and most general explanation for the regulation of the annual breeding cycles of frugivorous phyllostomids (and pteropids) would involve a complete absence of an endogenous component (and therefore no need of an entraining time cue), with reproductively mature females being pregnant all year round. As a direct physiological response to limiting energetic and nutritional budgets, during the food shortage season females would carry barely developed fetuses (thus not showing externally evident pregnancies) implying a minimal metabolic burden. As a direct physiological response of a highly favorable energetic and nutritional budget, during the food abundance season females would carry quickly growing fetuses (thus showing externally evident pregnancies) implying a high metabolic burden. This process would result in a majority of mature females showing externally evident pregnancies during certain parts of the year, generating the patterns that have been described as bimodal polyestry, seasonal polyestry, or aseasonal polyestry when the fruiting season is long (e. g. Wilson 1979; Estrada and Coates-Estrada 2001; Montiel *et al.*

2011; this study), or seasonal monoestry when the fruiting season is short (e.g. Stoner 2001; Duarte and Talamoni 2010). In this context, the remarkably high interspecific synchrony and low interannual variability in the annual breeding cycles of nine sympatric species of frugivorous phyllostomids in cloud forests of the Venezuelan Andes (Fig. 2; Table A1) would be a simple and direct consequence of similar fruiting phenologies, both within and among years, of all bat species specific, or bat guild specific, food plant assemblages involved. Likewise, absence of interspecific synchrony in the annual breeding cycles of sympatric species of frugivorous phyllostomids reported in other studies (e.g. Estrada and Coates-Estrada 2001; Montiel *et al.* 2011) would reflect intra-annual differences in the fruiting phenologies of the food plant assemblages involved.

*Nature of time cues.* Here, we discuss the possible nature of the exogenous time cues of the annual breeding cycles of frugivorous phyllostomids mainly under the hypothesis that such cycles possess some degree of endogenous predetermination.

At a given latitude, potential entraining time cues belong to two fundamental types: those with a fixed seasonal schedule and lacking local variability, typified by photoperiod; and those showing interannual and local variability, such as rainfall, temperature, and fruiting phenology. There are two natural situations that would lead to discard potential entraining time cues of the first type. These are:

A) One or more pairs of populations of the same species living so close geographically that latitude and genetic factors do not differ significantly between them, yet start their breeding seasons at different times of the year. This situation was exemplified by Fleming *et al.* (1972), who reported frugivorous phyllostomids (*Carollia perspicillata*, *Artibeus jamaicensis*) from two localities in the Panama Canal Zone to initiate their breeding season about one month later than conspecifics from a Costa Rican locality. Fleming *et al.* (1972) argued that the breeding seasons correlated better with the rainfall regimes, locally variable, than with photoperiod, almost identical in the three localities, and therefore proposed rainfall as the proximate factor, or entraining time cue, for these cycles.

B) Breeding seasons showing interannual variation in their seasonal schedule in a single locality, either relatively, *i. e.*, sequential order in which several species initiate breeding, or absolutely, *i. e.*, exact time of the year in which a given species initiates breeding. Our study is relevant to this situation, but does not exemplify it because we did not detect differences among years (Table 2). Therefore, our results would be consistent with photoperiod, or any other variable with a fixed seasonal schedule at our latitude, being potential entraining time cues, a possibility that is negated by the findings of Fleming *et al.* (1972). We should note that, owing to its highly reduced oscillations at low latitudes, photoperiod is thought to be unimportant as an entraining time cue in the annual cycles of tropical animals (Immelmann 1971). Moreover, it has been concluded that seasonal breeding in *Anoura geoffroyi*, a nectarivorous phyllostomid, is not affected by photoperiod (Heideman *et al.* 1992; Heideman and Bronson 1994). On the other hand, our finding of a low interannual variability in the seasonal schedule of breeding (Table 2) in spite of a marked interannual variation in the rainfall pattern (Figs. 1 and 2) is not consistent with rainfall being a potential entraining time cue, as proposed by Fleming *et al.* (1972).

Based on the above reasoning, we disregard photoperiod, or any other variable with a similar fixed seasonal schedule, and rainfall, or anything dependent on it in a direct and



simple manner, as potential entraining time cues. Thus, potential entraining time cues left to consider are seasonal fluctuations in temperature, as proposed by Mello *et al.* (2004, 2009) for neotropical bats, and availability of fruit, as proposed by Heideman (1988) for paleotropical frugivorous bats. We also disregard the possibility of temperature being a potential entraining time cue on the following grounds: 1) interannual variability in the monthly pattern of temperature fluctuations is just as large, proportionally, as in the case of rainfall (Fig. 1), and this did not translate into differences that we could detect among breeding seasons of different years (Table 2); 2) in general, temperature is thought to be unimportant as an entraining time cue in the annual cycles of homeotherms, including those inhabiting temperate zones (Gwinner 1975; Brady 1979), in which maximum and minimum average monthly temperature differs much more than in the tropics (in our study area this difference reaches only 2° C; Figure 1); 3) in major mountain ranges, such as the Venezuelan Andes, foraging along a sharp altitudinal gradient or shifting refuges at various elevations by the bats would disrupt the physiologically perceived seasonal change of temperature, with unpredictable effects on reproductive synchronization; and 4) because cave temperatures often are comparatively stable, cave-dwelling frugivorous bats might have a reduced opportunity to depend on monthly oscillations in temperature as an entraining time cue for their annual breeding cycles.

On the other hand, seasonal fluctuations in the availability of fruit, the only variable left in our list, would seem to have good potential to act as the entraining time cue that we are trying to identify owing to four reasons. First, throughout the tropics, frugivorous bats generally concentrate breeding in the months during which, in the average year, rainfall tends to be more intense (e. g. Bonaccorso 1979; Thomas and Marshall 1984; Dinerstein 1986; Heideman 1988; Kofron 1997; Bumrungsri *et al.* 2007; Duarte and Talamoni 2010; Durant *et al.* 2013), this being an indication of the entraining time cue being related to rainfall, though, as we have said, not in a direct or simple manner. Second, plant phenology, including fruiting phenology, is well-known to respond to the seasonality of rainfall with an attenuated monthly and interannual variation owing to rainwater stored in the subsoil and in plant structural components buffering such seasonality (Borchert 1994; Bohlman *et al.* 1995; Meinzer *et al.* 1999). Third, there can be no doubt that fruiting phenology is capable of affecting directly and strongly the populations of frugivorous bats. Fourth, seasonal fluctuation in the availability of fruit has been proposed to act as the entraining time cue for other tropical frugivorous vertebrates (Ward 1969; Fogden 1972; Jones and Ward 1976; Snow 1976; Worthington 1982; Heideman 1988). Therefore, we conclude that the seasonality of fruit production is likely to be the environmental factor modulating the annual breeding cycles of frugivorous phyllostomid bats, irrespective of whether it does so indirectly as a time cue entraining endogenous rhythms (under the assumption that breeding cycles do possess an endogenous component), or directly as a limiting environmental factor seasonally allowing or impeding bat breeding and population growth (under the assumption that breeding cycles do not possess an endogenous component).

## Acknowledgments

Thanks are due to D. E. Wilson for reading an early version of the manuscript and formulating valuable comments.

---

## References

- ALEXANDRE, D. Y.** 1980. Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 34:335–359.
- ATAROFF, M., AND L. SARMIENTO.** 2003. Diversidad en los Andes de Venezuela. I. Mapa de unidades ecológicas del estado Mérida. Ediciones del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- AUGSPURGER, C. K.** 1982. A cue for synchronous flowering. Pp. 133–150 in the ecology of a tropical forest – seasonal rhythms and long-term changes (Leigh, E. G. Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA.
- BADWAIK, N. K., AND J. J. RASWEILER IV.** 2001. Altered trophoblastic differentiation and increased trophoblastic invasiveness during delayed development in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. *Placenta* 22:124–144.
- BARANGA, J.** 1980. The adrenal weight changes of a tropical fruit bat, *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffroy. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 45:321–336.
- BATES, B. T., S. ZHANG, J. S. DUFEEK, AND F. C. CHEN.** 1996. The effects of sample size and variability on the correlation coefficient. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 28:386–391.
- BENTOS, T. V., R. C. MESQUITA, AND G. B. WILLIAMSON.** 2008. Reproductive phenology of central Amazon pioneer trees. *Tropical Conservation Science* 1:186–203.
- BERNARD, E.** 2002. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia, Chiroptera) in Central Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19:173–188.
- BERNARD, R. T. F., AND G. S. CUMMING.** 1997. African bats: evolution of reproductive patterns and delays. *Quarterly Review of Biology* 72:253–274.
- BONACCORSO, F. J.** 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History, Biological Sciences* 24:359–408.
- BONACCORSO, F. J., N. SMYTHE, AND S. R. HUMPHREY.** 1976. Improved techniques for marking bats. *Journal of Mammalogy* 57:181–182.
- BOHLMAN, S. A., T. J. MATELSON, AND N. M. NADKARNI.** 1995. Moisture and temperature patterns of canopy humus and forest floor soil of a montane cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 27:13–19.
- BONILLA, H. DE, AND G. TURRIAGO.** 1986. Reproducción y comportamiento de una colonia de murciélagos *Carollia perspicillata* en cautividad. *Acta Biológica Colombiana* 1:99–110.
- BONILLA, H. DE, AND G. TURRIAGO.** 1988. Ciclo reproductivo del murciélago *Carollia perspicillata* en el campo. *Acta Biológica Colombiana* 1:49–61.
- BORCHERT, R.** 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15:81–89.
- BORCHERT, R.** 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437–1449.
- BRADY, J.** 1979. *Biological Clocks*. Edward Arnold. London, UK.
- BRADSHAW, G. V.** 1962. Reproductive cycle of the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. *Science* 136:645–646.
- BRIGHAM, R. M., AND A. C. BRIGHAM.** 1989. Evidence for association between a mother bat and its young during and after foraging. *American Midland Naturalist* 121:205–207.

- BUMRUNGSRI, S., W. BUMRUNGSRI, AND P. A. RACEY.** 2007. Reproduction in the short-nosed fruit bat in relation to environmental factors. *Journal of Zoology* 272:73–81.
- BURNS, J. M., AND R. G. EASLEY, R. G.** 1977. Hormonal control of delayed development in the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*: III. Changes in plasma progesterone during pregnancy. *General and Comparative Endocrinology* 32:163–166.
- CARNEGIE, S. D., L. M. FEDIGAN, AND A. D. MELIN.** 2011. Reproductive seasonality in female capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa (Área de Conservación Guanacaste), Costa Rica. *International Journal of Primatology* 32:1076–1090.
- CERQUEIRA, R., M. V. VIEIRA, AND L. O. SALLES.** 1989. Habitat and reproduction of *Rhipidomys cearanus* at São Benedito, Ceará (Rodentia, Cricetidae). *Ciência e Cultura, São Paulo* 41:1009–1003.
- CHAVERRI, G., AND T. H. KUNZ.** 2006. Reproductive biology and postnatal development in the tent-making bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 270:650–656.
- CHARLES-DOMINIQUE, P.** 1977. Ecology and behavior of nocturnal primates. Duckworth. London, UK.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., M. ATRAMENTOWICZ, M. CHARLES-DOMINIQUE, H. GÉRARD, HLADIK, A., HLADIK, C. M., AND M. F. PRÉVOST.** 1981. Les mammifères arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 35:341–435.
- COSSON, J. F., AND M. PASCAL.** 1994. Stratégie de reproduction de *Carollia perspicillata* (L., 1758) (Chiroptera, Phyllostomidae) en Guyane Française. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 49:117–137.
- CROAT, T. B.** 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7:270–277.
- CURTIN, F., AND P. SCHULZ.** 1998. Multiple correlations and Bonferroni's correction. *Biological Psychiatry* 44:775–777.
- DAUBENMIRE, R.** 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *Journal of Ecology* 60:147–170.
- DECHMANN, D. K., E. K. KALKO, B. KÖNIG, AND G. KERTH.** 2005. Mating system of a Neotropical roost-making bat: the white-throated, round-eared bat, *Lophostoma silvicolum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:316–325.
- DINERSTEIN, E.** 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18:307–318.
- DUARTE, A. P. G., AND S. A. TALAMONI.** 2010. Reproduction of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Brazilian Atlantic forest area. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 75:320–325.
- DURANT, K. A., R. W. HALL, L. M. CISNEROS, R. M. HYLAND, AND M. R. WILLIG.** 2013. Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy* 94:1438–1448.
- EMMONS, L. H.** 1980. Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monographs* 50:31–54.
- ESTRADA, A., AND R. COATES-ESTRADA.** 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 17:627–646.

- FAYENUWO, J. O., AND L. B. HALSTEAD. 1974. Breeding cycle of the straw-colored fruit bat, *Eidolon helvum*, at Ile-Ife, Nigeria. *Journal of Mammalogy* 55:453–454.
- FEER, F. 1989. Comparaison des régimes alimentaires de *Cephalophus callipygus* et *C. dorsalis*, Bovidés sympatriques de la forêt sempervirente africaine. *Mammalia* 53:563–604.
- FLEMING, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a Neotropical bat. *Science* 171:402–404.
- FLEMING, T. H. 1973. The reproductive cycles of three species of opossums and other mammals in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy* 54:439–455.
- FLEMING, T. H., AND E. R. HEITHAUS. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 67:660–671.
- FLEMING, T. H., E. T. HOOPER, AND D. E. WILSON. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555–569.
- FOGDEN, M. P. L. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114:307–343.
- FOSTER, M. S. 1975. The overlap of molting and breeding seasons in some tropical birds. *Condor* 77:304–314.
- FOSTER, M. S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology* 58:73–85.
- FOSTER, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp. 151–172 en *The ecology of a tropical forest – seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, E. G. Jr., Rand, A. S., and D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, AND P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167–188.
- GANNON, M. R. 1994. A new method for marking bats. *Bat Research News* 34:88–89.
- GARWOOD, N. C. 1982. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest. Pp. 173–185 en *The ecology of a tropical forest – seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, E. G. Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA.
- GAUTIER-HION, A., J.-M. DUPLANTIER, L. EMMONS, F. FEER, P. HECKESTWEILER, A. MOUNGAZI, R. QURIS, AND C. SOURD. 1985. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon: mythe ou réalité. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 40:405–434.
- GLANZ, W. E., R. W. THORINGTON, JR., J. GIACALONE-MADDEN, AND L. R. HEANY. 1982. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. Pp. 239–252 in *The ecology of a tropical forest – seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, E. G. Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA.
- GLIWICZ, J. 1984. Population dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island (Panama). *Biotropica* 16:73–78.
- GOLDIZEN, A. W., J. TERBORGH, F. CORNEJO, D. T. PORRAS, AND R. EVANS. 1988. Seasonal food shortage, weight loss, and the timing of births in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Journal of Animal Ecology* 57:893–901.

- GRAHAM, G. L.** 1987. Seasonality of reproduction in Peruvian bats. *Fieldiana Zoology (New Series)* 39:173–186.
- GWINNER, E.** 1975. Circadian and circannual rhythms in birds. Pp. 221–228 en: *Avian biology* (Farner, D. S., and J. R. King Eds.). Academic Press. New York, EE.UU.
- HALDAR, C., AND R. YADAV.** 2006. Annual reproductive synchronization in ovary and pineal gland function of female short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 144:395–400.
- HARRISON, J. L.** 1955. Data on the reproduction of some Malayan mammals. *Proceedings of the Zoological Society of London* 125:445–460.
- HAUGAASEN, T., AND C. A. PERES.** 2005. Tree phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded Forests. *Biotropica* 37:620–630.
- HEANY, L. R., AND R. W. THORINGTON, JR.** 1978. Ecology of Neotropical red-tailed squirrels *Sciurus granatensis*, in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy* 59:846–851.
- HEESEN, M., S. ROGAHN, J. OSTNER, AND O. SCHÜLKE.** 2013. Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female Assamese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:1053–1066.
- HEIDEMAN, P. D.** 1988. The timing of reproduction in the fruit bat *Haplonycteris fischeri* (Pteropodidae): geographic variation and delayed development. *Journal of Zoology* 215:577–595.
- HEIDEMAN, P. D.** 1989a. Delayed development in Fischer's pygmy fruit bat, *Haplonycteris fischeri*, in the Philippines. *Journal of reproduction and Fertility* 85:363–382.
- HEIDEMAN, P. D.** 1989b. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77:1059–1079.
- HEIDEMAN, P. D., AND F. H. BRONSON.** 1994. An endogenous circannual rhythm of reproduction in a tropical bat, *Anoura geoffroyi*, is not entrained by photoperiod. *Biology of Reproduction* 50:607–614.
- HEIDEMAN, P. D., DEORAJ, P., AND F. H. BRONSON.** 1992. Seasonal reproduction of a tropical bat, *Anoura geoffroyi*, in relation to photoperiod. *Journal of Reproduction and Fertility* 96:765–773.
- HEIDEMAN, P. D., AND K. S. POWELL.** 1998. Age specific reproductive strategies and delayed embryonic development in an old world fruit bat, *Ptenochirus jagori*. *Journal of Mammalogy* 79:295–311.
- HEITHAUS, E. R., T. H. FLEMING, AND P. A. OPLER.** 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841–854.
- HILTY, S. L.** 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest of Pacific Colombia. *Biotropica* 12:292–306.
- HUTCHEON, J. M., J. A. KIRSCH, AND T. GARLAND JR.** 2002. A comparative analysis of brain size in relation to foraging ecology and phylogeny in the Chiroptera. *Brain, Behavior and Evolution* 60:165–180.
- IMMELMANN, K.** 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. Pp. 341–389 in *Avian biology*, Vol. 1 (Farner, D. S., and J. R. King, eds.). Academic Press. New York, EE.UU.
- JACKSON, J. F.** 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a Neotropical forest. *Biotropica* 13:121–130.
- JANSON, C. H., TERBORGH, J., AND L. H. EMMONS.** 1981. Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazonian forest. *Biotropica* 13(Supplement):1–6.

- JONES, P. J., AND P. WARD.** 1976. The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch-size in the red-billed quelea *Quelea quelea*. *Ibis* 118:547–574.
- KEAST TAFT, L., AND C. O. HANDLEY, JR.** 1991. Reproduction in a captive colony. Pp. 19–41 en demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama (Handley, C. O., Jr., Wilson, D. E., and A. L. Gardner, eds.). *Smithsonian Contributions to Zoology* 511, Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- KLEIMAN, D. G., AND T. M. DAVIS.** 1979. Ontogeny and maternal care. *Special publications, The Museum, Texas Tech University* 16:387–402.
- KOFRON, C. P.** 1997. Reproduction of two species of congeneric fruit bats (*Cynopterus*) in Brunei, Borneo. *Journal of Zoology* 243:485–506.
- KOFRON, C. P.** 2007a. Reproduction of the dusky fruit bat *Penthetor lucasi* (Pteropodidae) in Brunei, Borneo. *Mammalia* 71:166–171.
- KOFRON, C. P.** 2007b. Reproduction of the spotted-winged fruit bat *Balionycteris maculata* (Thomas 1893) in Brunei, Borneo (Megachiroptera Pteropodidae). *Tropical Zoology* 20:187–195.
- KOPTUR, S., W. A. HABER, G. W. FRANKIE, AND H. G. BAKER.** 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4:323–346.
- KUNZ, T. H.** 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* 55:693–711.
- KUNZ, T. H., AND E. L. P. ANTHONY.** 1982. Age estimation and post-natal growth in the bat *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 63:23–32.
- KÜRTEEN, L.** 1983. Haltung un Zucht der neotropischen Fledermaus *Carollia perspicillata*. *Zeitschrift des Kölner Zoo* 26:53–57.
- LASKA, M.** 1990. Gestation period and between-birth intervals in *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae, Chiroptera). *Journal of Zoology* 222:697–702.
- LAVAL, R. K., AND H. S. FITCH.** 1977. Structure, movements, and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 69:1–28.
- LECK, C. F.** 1972. Seasonal changes in feeding pressures of fruit- and nectar-feeding birds in Panama. *Condor* 74:54–60.
- LEIGHTON, M., AND D. R. LEIGHTON.** 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Pp. 181–196 en *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (Sutton, S. L., Whitmore, T. C., and A. C. Chadwick, eds.). Blackwell. Oxford, Rino Unido.
- LIEBERMAN, D.** 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70:791–806.
- MARSHALL, A. G., AND A.N. McWILLIAM.** 1982. Ecological observations on epomorphine fruit-bats (Megachiroptera) in West African savanna woodland. *Journal of Zoology* 198:53–67.
- McNAB, B. K.** 1976. Seasonal fat reserves of bats in two tropical environments. *Ecology* 57:332–338.

- MEDWAY, L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society* 4:117–146.
- MEENAKUMARI, K. J., AND A. KRISHNA. 2005. Delayed embryonic development in the Indian short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Zoology* 108:131–140.
- MEINZER, F. C., J. L. ANDRADE, G. GOLDSTEIN, N. M. HOLBROOK, J. CAVELIER, AND S. J. WRIGHT. 1999. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* 121:293–301.
- MELLO, M. A. R., AND F. A. S. FERNANDEZ. 2000. Reproductive ecology of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a fragment of the Brazilian Atlantic coastal forest. *Mammalian Biology. Zeitschrift für Säugetierkunde* 65:340–349.
- MELLO, M. A. R., E. K. V. KALKO, AND W. R. SILVA. 2009. Ambient temperature is more important than food availability in explaining reproductive timing of the bat *Sturnira lilium* (Mammalia: Chiroptera) in a montane Atlantic Forest. *Canadian Journal of Zoology* 87:239–245.
- MELLO, M. A. R., G. M. SCHITTINI, P. SELIG, AND H. G. BERGALLO. 2004. A test of the effects of climate and fruiting of *Piper* species (Piperaceae) on reproductive patterns of the bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 6:309–318.
- MENA, J. L., AND M. WILLIAMS DE CASTRO. 2002. Diversidad y patrones reproductivos de quirópteros en una área urbana de Lima, Perú. *Ecología Aplicada* 1:1–8.
- MIGULA, P. 1969. Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common vole. *Acta Theriologica* 14:167–179.
- MOLINARI, J. 1993. El mutualismo entre frugívoros y plantas en las selvas tropicales: aspectos paleobiológicos, autoecologías, papel comunitario. *Acta Biologica Venezuelica* 14:1–44.
- MONADJEM, A., AND A. E. RESIDE. 2012. Breeding season of *Epomophorus walhbergi* in the Lowveld of Swaziland. *African Zoology* 47:321–325.
- MONTIEL, S., A. ESTRADA, AND P. LEÓN. 2011. Reproductive seasonality of fruit-eating bats in northwestern Yucatan, Mexico. *Acta Chiropterologica* 13:139–145.
- MOREAU, R. E. 1937. Breeding seasons of birds in East African evergreen forest. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1936:631–653.
- MORTON, E. S. 1977. Intra-tropical migration in the yellow-green vireo and piratic flycatcher. *Auk* 94:97–106.
- MUTERE, F. A. 1967. The breeding biology of equatorial vertebrates: reproduction in the fruit bat *Eidolon helvum*, at latitude 0°20'S. *Journal of Zoology* 153:153–161.
- MUTERE, F. A. 1968. The breeding biology of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffroy living at 0°22'S. *Acta Tropica* 25:97–108.
- NELSON, J. E. 1965. Movements of Australian flying foxes (Pteropodidae: Megachiroptera). *Australian Journal of Zoology* 13:53–73.
- O'CONNELL, M. A. 1979. Ecology of didelphid marsupials from northern Venezuela. Pp. 73–87 en *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics* (Eisenberg, J. F., ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- OKIA, N. O. 1974a. The breeding pattern of the eastern epauletted bat, *Epomophorus anurus* Heuglin, in Uganda. *Journal of Reproduction and Fertility* 37:27–31.
- OKIA, N. O. 1974b. Breeding in Franquet's bat, *Epomophorus franqueti* (Tomes), in Uganda. *Journal of Mammalogy* 55:462–465.

- OKIA, N. O.** 1987. Reproductive cycles of East African bats. *Journal of Mammalogy* 68:138–141.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE, AND H. G. BAKER.** 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231–236.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE, AND H. G. BAKER.** 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167–188.
- PENZHORN, B. L., AND I. L. RAUTENBACH.** 1988. Reproduction of the Egyptian fruit bat *Rousettus aegyptiacus* in the southern tropics. *South African Journal of Wildlife Research* 18:88–92.
- PERES, C. A.** 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26:98–112.
- PORTER, F. L.** 1978. Roosting patterns and social behavior in captive *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 59:627–630.
- PORTER, F. L.** 1979. Social behavior in the leaf-nosed bat, *Carollia perspicillata*. I. Social organization. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49:406–417.
- RACEY, P. A.** 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57–104 en *Ecology of Bats* (Kunz, T. H., ed.). Plenum. New York, EE.UU.
- RACEY, P. A., AND J. R. SPEAKMAN.** 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symposia of the Zoological Society of London* 57:107–125.
- RAMAKRISHNA, P. A.** 1947. Post-partum oestrus in the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Current Science* 16:186.
- RANDOLPH, P. A., J. C. RANDOLPH, K. MATTINGLY, AND M. M. FOSTER.** 1977. Energy costs of reproduction in the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Ecology* 58:31–45.
- RICHTER, H. V., AND CUMMING, G. S.** 2006. Food availability and annual migration of the straw-colored fruit bat (*Eidolon helvum*). *Journal of Zoology* 268:35–44.
- ROOSMALEN, M. G. M. VAN, AND L. L. KLEIN.** 1988. The spider monkeys, genus *Ateles*. Pp. 455–537 in *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* (Mittermeier, R. A., A. Coimbra-Filho, and A.B. Fonseca, eds.). World Wildlife Fund. Washington, EE.UU.
- SCHAIK, C. P. VAN.** 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 2:327–347.
- SCHMIDT, U., AND U. MANSKE.** 1973. Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 38:14–33.
- SKUTCH, A. F.** 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis* 92:185–222.
- SMYTHE, N.** 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology* 257:1–52.
- SMYTHE, N.** 1986. Competition and resource partitioning in the guild of Neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:169–188.
- SMYTHE, N., W. E. GLANZ, AND E. G. LEIGH, JR.** 1982. Population regulation in some terrestrial frugivores. Pp. 227–238 en *The ecology of a tropical forest – seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, E. G. Jr., Rand, A. S., and D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.



- SNOW, D. W. 1976. The relationship between climate and annual cycles in the Cotingidae. *Ibis* 118:366–401.
- SNOWDON, C. T., AND P. SOINI. 1988. The tamarins, genus *Saguinus*. Pp. 223–298 in *Ecology and behavior of neotropical primates* (Mittermeier, R. A., A. Coimbra-Filho, and A. B. Fonseca, eds.). World Wildlife Fund. Washington, EE.UU.
- SOSA, M., AND P. R. RAMONI-PERAZZI. 1995. Reproductive pattern of *Artibeus jamaicensis* Leach, 1821 and *A. lituratus* (Olfers, 1818) (Chiroptera: Phyllostomidae), in an arid zone of Venezuelan Andes. *Revista Brasileira de Biologia* 55:705-713.
- STONER, K. E. 2001. Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology* 79:1626–1633.
- STUDIER, E. H., V. L. LYSENGEN, AND M. J. O'FARRELL. 1973. Biology of *Myotis thysanodes* (Chiroptera: Vespertilionidae) – II. Bioenergetics of pregnancy and lactation. *Comparative biochemistry and physiology A* 44:467–471.
- TADDEI, V. A. 1976. The reproduction of some Phyllostomidae (Chiroptera) from the northwestern region of the State of São Paulo. *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo* 1:313–330.
- TERBORGH, J. 1983. *Five New World primates – a study in comparative ecology*. Princeton University Press. Princeton, EE.UU.
- THOMAS, D. W. 1983. The annual migrations of three species of West African fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae). *Canadian Journal of Zoology* 61:2266–2272.
- THOMAS, D. W., AND A. G. MARSHALL. 1984. Reproduction and growth in three species of West African fruit bats. *Journal of Zoology* 202:265–281.
- WARD, P. 1969. The annual cycle of the yellow-vented bulbul *Pycnonotus goiavier* in humid equatorial environment. *Journal of Zoology* 157:25–45.
- WETTERER, A. L., M. V. ROCKMAN, AND N. B. SIMMONS. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 248:1–200.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1983. Fruits and the ecology of resplendent quetzals. *Auk* 100:286–301.
- WIBLE, J. R., AND M. J. NOVACEK. 1988. Cranial evidence for the monophyletic origin of bats. *American Museum Novitates* 2911:1–19.
- WILLIG, M. R. 1985. Reproductive patterns of bats from the Caatingas and Cerrado biomes in northeast Brazil. *Journal of Mammalogy* 66:668–681.
- WILSON, D. E. 1973. Reproduction in Neotropical bats. *Periodicum Biologorum* 75:215–217.
- WILSON, D. E. 1979. Reproductive patterns. *Special Publications, the Museum, Texas Tech University* 317–378.
- WILSON, D. E., C. O., HANDLEY, JR., AND A. L. GARDNER. 1991. Reproduction on Barro Colorado Island. Pp. 43–52 in *Demography and natural history of the common fruit bat, Artibeus jamaicensis, on Barro Colorado Island, Panama* (Handley, C. O., Jr., Wilson, D. E., and A. L. Gardner, eds.). *Smithsonian Contributions to Zoology* 511, Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.

**WORTHINGTON, A.** 1982. Population sizes and breeding rhythms of two species of manakins in relation to food supply. Pp. 213–225 en *The ecology of a tropical forest – seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, E. G. Jr., Rand, A. S., and D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.

*Sometido: 17 de diciembre de 2013*

*Revisado: 4 de marzo de 2014*

*Aceptado: 22 de marzo de 2014*

*Editor asociado: Robert Owen*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

## Appendix 1

### Appendix: detailed data on female breeding and age structure phenologies

This appendix provides separate counts for each bat species included in the study, separate counts for females with medium and advanced pregnancies, and counts of females that were detected to be simultaneously pregnant and lactating/postlactating. These counts can be used for verification of our statistical tests, for further statistical analyses, for integration with data from other studies, or as a source of information on the breeding seasonality in particular bat species.

**Table A1.** Numbers of adult females in five reproductive categories and numbers of individuals in three age categories for nine species of frugivorous bats from cloud forests in the Venezuelan Andes. Data were obtained from 1979 through 2007, and are grouped in 1.5-month intervals. AF = adult females. MP = females with medium pregnancies (abdomen moderately distended and rounded owing to the presence of a smaller fetus). AP = females with advanced pregnancies (abdomen markedly distended and irregularly shaped owing to the presence of a larger fetus). LC = lactating females. PL = postlactating females. AD = adults. SA = subadults. JV = juveniles.

| Bat species                  | AF                     | MP        | AP        | LC       | PL       | AD         | SA       | JV       | AF               | MP       | AP        | LC        | PL       | AD         | SA       | JV       |
|------------------------------|------------------------|-----------|-----------|----------|----------|------------|----------|----------|------------------|----------|-----------|-----------|----------|------------|----------|----------|
|                              | 15 January–28 February |           |           |          |          |            |          |          | 1 March–15 April |          |           |           |          |            |          |          |
| <i>Carollia brevicauda</i>   | 48                     | 21        | 6         | 0        | 0        | 79         | 0        | 0        | 64               | 5        | 19        | 21        | 2        | 105        | 0        | 0        |
| <i>Sturnira bidens</i>       | 6                      | 6         | 0         | 0        | 0        | 8          | 0        | 0        | 2                | 1        | 0         | 1         | 0        | 3          | 0        | 0        |
| <i>Sturnira bogotensis</i>   | 7                      | 4         | 0         | 0        | 0        | 13         | 0        | 0        | 0                | 0        | 0         | 0         | 0        | 1          | 0        | 0        |
| <i>Sturnira erythromos</i>   | 6                      | 3         | 3         | 0        | 0        | 14         | 0        | 0        | 1                | 0        | 0         | 1         | 0        | 4          | 0        | 1        |
| <i>Sturnira ludovici</i>     | 5                      | 1         | 1         | 0        | 0        | 7          | 0        | 0        | 3                | 2        | 1         | 0         | 0        | 5          | 0        | 0        |
| <i>Artibeus lituratus</i>    | 3                      | 1         | 2         | 0        | 0        | 10         | 0        | 0        | 4                | 0        | 2         | 2         | 0        | 11         | 0        | 0        |
| <i>Dermanura bogotensis</i>  | 6                      | 4         | 0         | 0        | 0        | 9          | 0        | 0        | 8                | 1        | 6         | 1         | 0        | 20         | 0        | 0        |
| <i>Enchisthenes hartii</i>   | 1                      | 1         | 0         | 0        | 0        | 4          | 0        | 0        | 1                | 0        | 0         | 1         | 0        | 10         | 0        | 0        |
| <i>Platyrrhinus umbratus</i> | 5                      | 4         | 0         | 0        | 0        | 22         | 0        | 0        | 18               | 0        | 2         | 8         | 0        | 33         | 0        | 0        |
| <b>TOTAL</b>                 | <b>87</b>              | <b>45</b> | <b>12</b> | <b>0</b> | <b>0</b> | <b>166</b> | <b>0</b> | <b>0</b> | <b>101</b>       | <b>9</b> | <b>30</b> | <b>35</b> | <b>2</b> | <b>192</b> | <b>0</b> | <b>1</b> |

| Bat species                  | AF                     | MP        | AP       | LC        | PL        | AD         | SA        | JV        | AF                     | MP        | AP       | LC        | PL        | AD         | SA        | JV        |
|------------------------------|------------------------|-----------|----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|------------------------|-----------|----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|
|                              | 16 April–31 May        |           |          |           |           |            |           |           | 1 June–15 July         |           |          |           |           |            |           |           |
| <i>Carollia brevicauda</i>   | 50                     | 6         | 3        | 26        | 7         | 81         | 18        | 50        | 23                     | 5         | 5        | 6         | 0         | 45         | 20        | 10        |
| <i>Sturnira bidens</i>       | 0                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 0          | 0         | 0         | 2                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 2          | 2         | 1         |
| <i>Sturnira bogotensis</i>   | 2                      | 0         | 0        | 2         | 0         | 2          | 0         | 0         | 1                      | 1         | 0        | 0         | 0         | 1          | 1         | 1         |
| <i>Sturnira erythromos</i>   | 9                      | 4         | 0        | 2         | 1         | 14         | 2         | 4         | 7                      | 3         | 0        | 1         | 0         | 10         | 0         | 0         |
| <i>Sturnira ludovici</i>     | 3                      | 0         | 0        | 1         | 0         | 6          | 0         | 2         | 2                      | 0         | 2        | 0         | 0         | 4          | 1         | 0         |
| <i>Artibeus lituratus</i>    | 6                      | 1         | 0        | 5         | 0         | 15         | 0         | 3         | 1                      | 0         | 0        | 1         | 0         | 11         | 2         | 0         |
| <i>Dermanura bogotensis</i>  | 5                      | 2         | 1        | 1         | 3         | 11         | 0         | 0         | 9                      | 2         | 1        | 1         | 5         | 21         | 4         | 0         |
| <i>Enchisthenes hartii</i>   | 2                      | 0         | 1        | 0         | 1         | 4          | 0         | 0         | 4                      | 1         | 0        | 0         | 2         | 7          | 1         | 0         |
| <i>Platyrrhinus umbratus</i> | 6                      | 3         | 0        | 2         | 3         | 24         | 1         | 8         | 8                      | 2         | 0        | 2         | 2         | 19         | 4         | 0         |
| <b>TOTAL</b>                 | <b>83</b>              | <b>16</b> | <b>5</b> | <b>39</b> | <b>15</b> | <b>157</b> | <b>21</b> | <b>67</b> | <b>57</b>              | <b>14</b> | <b>8</b> | <b>11</b> | <b>9</b>  | <b>120</b> | <b>35</b> | <b>12</b> |
|                              | 16 July–31 August      |           |          |           |           |            |           |           | 1 September–15 October |           |          |           |           |            |           |           |
| <i>Carollia brevicauda</i>   | 66                     | 9         | 4        | 25        | 0         | 103        | 9         | 2         | 69                     | 1         | 2        | 9         | 17        | 114        | 28        | 24        |
| <i>Sturnira bidens</i>       | 5                      | 1         | 1        | 0         | 0         | 5          | 0         | 0         | 5                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 5          | 2         | 0         |
| <i>Sturnira bogotensis</i>   | 3                      | 0         | 0        | 2         | 1         | 4          | 0         | 0         | 1                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 4          | 0         | 0         |
| <i>Sturnira erythromos</i>   | 8                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 13         | 0         | 0         | 8                      | 0         | 0        | 1         | 0         | 15         | 5         | 0         |
| <i>Sturnira ludovici</i>     | 4                      | 1         | 0        | 0         | 1         | 5          | 0         | 0         | 5                      | 0         | 0        | 1         | 3         | 7          | 0         | 0         |
| <i>Artibeus lituratus</i>    | 1                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 3          | 0         | 0         | 1                      | 0         | 0        | 1         | 0         | 1          | 0         | 1         |
| <i>Dermanura bogotensis</i>  | 11                     | 1         | 1        | 2         | 0         | 23         | 3         | 1         | 15                     | 1         | 0        | 4         | 3         | 23         | 2         | 0         |
| <i>Enchisthenes hartii</i>   | 1                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 1          | 1         | 0         | 6                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 11         | 0         | 0         |
| <i>Platyrrhinus umbratus</i> | 22                     | 0         | 0        | 3         | 4         | 46         | 5         | 0         | 14                     | 0         | 0        | 0         | 2         | 28         | 6         | 1         |
| <b>TOTAL</b>                 | <b>121</b>             | <b>12</b> | <b>6</b> | <b>32</b> | <b>6</b>  | <b>203</b> | <b>18</b> | <b>3</b>  | <b>124</b>             | <b>2</b>  | <b>2</b> | <b>16</b> | <b>25</b> | <b>208</b> | <b>43</b> | <b>26</b> |
|                              | 16 October–30 November |           |          |           |           |            |           |           | 1 December–14 January  |           |          |           |           |            |           |           |
| <i>Carollia brevicauda</i>   | 74                     | 0         | 1        | 2         | 23        | 104        | 31        | 7         | 36                     | 2         | 0        | 0         | 2         | 87         | 13        | 0         |
| <i>Sturnira bidens</i>       | 7                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 7          | 3         | 0         | 6                      | 1         | 0        | 0         | 0         | 6          | 0         | 0         |
| <i>Sturnira bogotensis</i>   | 0                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 1          | 2         | 0         | 2                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 10         | 0         | 0         |
| <i>Sturnira erythromos</i>   | 15                     | 0         | 0        | 1         | 0         | 27         | 3         | 1         | 14                     | 0         | 0        | 0         | 1         | 27         | 1         | 0         |
| <i>Sturnira ludovici</i>     | 3                      | 0         | 0        | 0         | 2         | 4          | 4         | 1         | 5                      | 0         | 0        | 0         | 1         | 11         | 3         | 0         |
| <i>Artibeus lituratus</i>    | 1                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 3          | 0         | 1         | 1                      | 0         | 0        | 0         | 1         | 3          | 0         | 0         |
| <i>Dermanura bogotensis</i>  | 9                      | 0         | 0        | 2         | 3         | 15         | 2         | 3         | 9                      | 0         | 0        | 0         | 2         | 26         | 5         | 0         |
| <i>Enchisthenes hartii</i>   | 5                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 7          | 0         | 0         | 2                      | 0         | 0        | 0         | 0         | 11         | 0         | 0         |
| <i>Platyrrhinus umbratus</i> | 16                     | 0         | 2        | 0         | 1         | 23         | 6         | 3         | 21                     | 1         | 0        | 0         | 3         | 34         | 2         | 0         |
| <b>TOTAL</b>                 | <b>130</b>             | <b>0</b>  | <b>3</b> | <b>5</b>  | <b>29</b> | <b>191</b> | <b>51</b> | <b>16</b> | <b>96</b>              | <b>4</b>  | <b>0</b> | <b>0</b>  | <b>10</b> | <b>215</b> | <b>24</b> | <b>0</b>  |

Simultaneously pregnant (medium pregnancy) and lactating females detected in samples were: *C. brevicauda*, 2 (1 June–15 July); *S. erythromos*, 1 (16 April–31 May); *A. lituratus*, 1 (16 April–31 May); and *P. umbratus*, 1 (16 April–31 May). Simultaneously pregnant (medium pregnancy) and postlactating females detected in samples were: *C. brevicauda*, 2 (16 April–31 May); *D. bogotensis*, 2 (16 April–31 May); *E. hartii*, 1 (1 June–15 July); and *P. umbratus*, 3 (1 in 16 April–31 May, 2 in 1 June–15 July).



# Marsupiales (Didelphimorphia: Didelphidae) de Iquitos y sus alrededores (Loreto, Perú)

M. Mónica Díaz<sup>1</sup>

**Introduction:** Amazonia has a high diversity of marsupials, and while Emmons and Feer (1990) have cited 14 species for the area, 18 years later this number was increased to 28 by Gardner (2008a), a difference related to descriptions and revalidation of several species in recent years. Northeastern Peru is one of the areas with high biodiversity, a “hotspot”. The high diversity of small mammals can be explained by several factors: latitudinal gradient, size of the area, and lack of seasonal precipitations, among others. In this contribution 19 species are cited for the region of Iquitos, 14 collected through field trips and five recorded from the literature. These results confirm the presence of a species that was not known for the country (*Marmosops neblina*), and two species (*Marmosa regina* and *Marmosops bishopi*) with new records for the area. The results show that the study area is one of the most diverse in South America with respect to marsupials.

**Material and methods:** The specimens were collected between December 2002 and December 2005, at 41 collecting sites along the Iquitos-Nauta Highway. The study was carried out in undisturbed primary and secondary forests, and other rural areas. In total, 18,081 Sherman trap-nights, 19,271 Tomahawk trap-nights, and 591 pitfall trap-nights were recorded. External and cranial morphometric data, body mass, sex, and reproductive condition were recorded for all specimens. A key to species is provided including the confirmed and probable species of the area. Species accumulation curves were calculated and plotted using EstimateS 8.2.0.

**Results:** Three hundred and seventy three records were obtained belonging to 14 out of 27 species cited for the area; eight species were collected outside the Iquitos area. Most specimens were collected in primary and secondary forests (123 and 199 specimens respectively), only 49 were captured in other areas. Pitfall traps were the most successful (1.69% capture success), followed by Tomahawk traps (1.29%), and Sherman traps (0.55%). Arboreal traps were more successful than the ground traps, with 4.18% and 0.89% capture success respectively. The species accumulation curve did not reach stability and the estimates calculated are greater than the recorded species.

**Discussion:** During three years of sampling, 14 species were collected, a number that rises to 19 when literature citations for the specific area of Iquitos are considered (and increases to 27 if the area is extended to a 200 km radius around Iquitos). Some species were very abundant (*P. opossum*, *M. nudicaudatus*, *D. marsupialis*, and *M. regina*), while others were documented by only 1 or 2 records (*G. venusta*, *M. adusta*, and *P. olrogi*). It is evident that the Peruvian Amazon is one of the areas with the highest diversity of marsupials, but further surveys and studies are necessary in order to determine with greater precision the distribution of many species, and to acquire a better understanding of their natural history. More extensive studies of the fauna of the region are required to obtain informational bases that will provide a strong management policy, in order to preserve the species in such a highly fragmented region.

**Key words:** diversity, marsupials, natural history, Peruvian Amazon.

---

<sup>1</sup>CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas); PIDBA (Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina), Universidad Nacional de Tucumán; Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 255, 4000, Tucumán, Argentina, mmdiaz@lillo.org.ar

## Resumen

Se presenta el resultado de un estudio realizado en la localidad de Iquitos y sus alrededores, un área ubicada en la Amazonía del noreste de Perú. Se ofrece una lista de especies de marsupiales registrados mediante colectas realizadas personalmente, información obtenida de la literatura y registros confiables. Para cada especie se mencionan las localidades de colecta y presentan comentarios sobre su sistemática e historia natural. Se citan 19 especies para Iquitos, 14 fueron colectadas en este estudio, de las cuales una se confirma para el país (*Marmosops neblina*). Los resultados muestran que esta zona es una de la más diversa en marsupiales en Sudamérica.

**Palabras claves:** Amazonía Peruana, diversidad, historia natural, marsupiales.

## Introducción

La Amazonia tiene una alta diversidad de marsupiales; Emmons y Feer (1990) citaron 14 especies y Gardner (2008a) alrededor de 28. La diferencia en el número de especies ofrecidas por ambos trabajos está relacionada con la reciente descripción de nuevas especies y la revalidación de varias de ellas en los últimos años (Díaz *et al.* 2002; Lew y Pérez-Hernández 2004; Solari 2004, 2007; Voss *et al.* 2004; Lew *et al.* 2006; Flores *et al.* 2008). El análisis de diferentes localidades en la Amazonia indica que la mayor riqueza de especies se registra en Bajo Urubamba con 16 especies (Solari *et al.* 2001), seguida por Cocha Cashu y Pakitza en el sureste de Perú, con 13 especies (Voss y Emmons 1996; Leite Pitman *et al.* 2003); la Estación Allpahuayo Mishana, noreste de Perú con 12 especies colectadas más seis o siete con alta probabilidad de ocurrencia (Hice 2003; Díaz y Willig 2004; Hice y Velazco 2012), 11 en Balta, Río Curanja, en el este-central de Perú (Voss y Emmons 1996); 10 en la Estación Biológica de Panguana, centro de Perú (Hutterer *et al.* 1995) y del Río Alto Marañón en los pies de los Andes en el noroeste de Perú (Patton *et al.* 1982); y nueve en la Reserva Cusco Amazónico, al sur de Perú (Woodman *et al.* 1991). En la Amazonía, pero fuera de Perú, 13 especies de marsupiales fueron registradas a lo largo del Río Juruá en el oeste de Brasil (Patton *et al.* 2000) y 12 en Paracou, en Guyana Francesa (Voss *et al.* 2001).

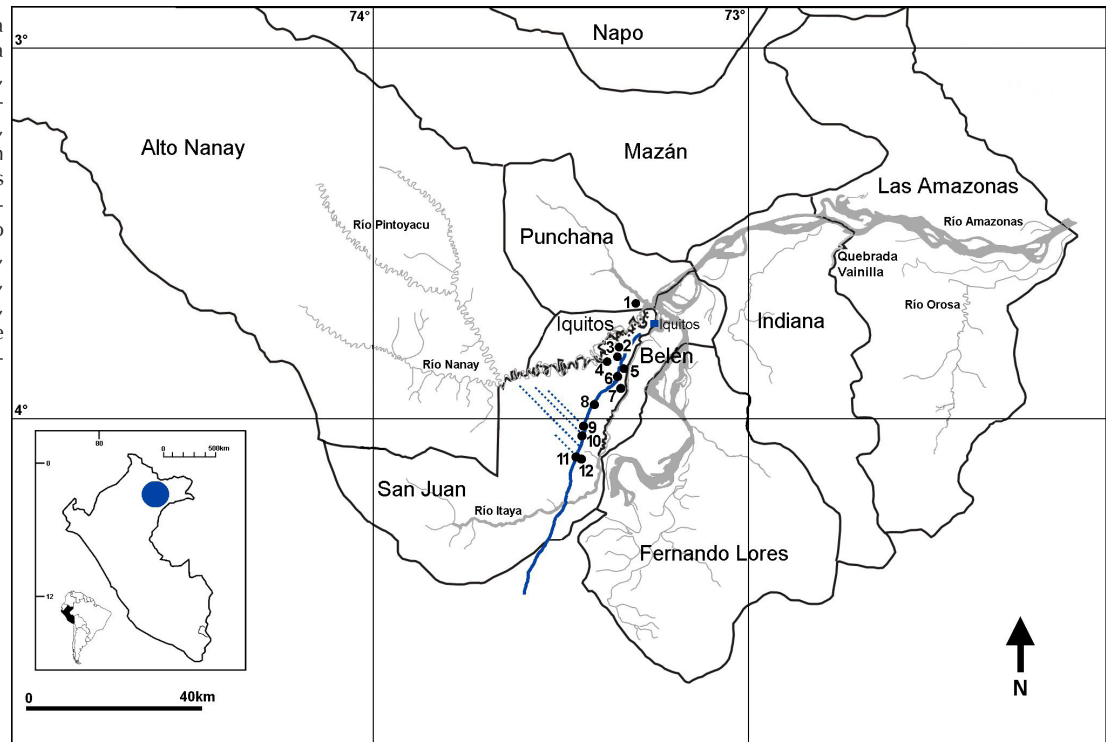
El noreste de Perú está incluido en una de las zonas con mayor diversidad de especies, los denominados "hotspots" (Ceballos y Ehrlich 2006). Esta alta diversidad de pequeños mamíferos puede explicarse por diferentes factores, por el gradiente latitudinal (la diversidad aumenta hacia el ecuador), porque las extensas regiones tropicales proporcionan más oportunidades para grandes áreas de distribución geográfica que cualquier otro bioma (Rosenzweig 1992), y otra posible causa es la ausencia de precipitaciones estacionales en esta región cálida y húmeda (Gentry 1988; Gentry y Ortiz-S. 1993). Muchas especies de mamíferos fueron recientemente incluidas en el área (Hice 2001, 2003; Angulo y Díaz 2004; Díaz y Willig 2004; Hice *et al.* 2004; Voss *et al.* 2009). En este trabajo, se confirman 19 especies de marsupiales para la región de Iquitos, 14 de las cuales fueron registradas durante el muestreo y cinco corresponden a ejemplares depositados en colecciones sistemáticas, citadas en la literatura o comentarios personales de biólogos profesionales. Una de las especies citada para Iquitos en la literatura e incluida en este trabajo (*M. demerarae*) requiere revisión. Además se incluyen ocho especies probables

para el área por su proximidad en la distribución. De las 14 especies colectadas, una se confirma para Perú con registros puntuales (*Marmosops neblina*), otras dos se confirman con nuevos registros para el área (*Marmosa regina* y *Marmosops bishopi*), y un taxón no pudo ser identificado a nivel de especie.

## Material y Métodos

Los especímenes fueron colectados, entre diciembre de 2002 y diciembre de 2005, en 41 puntos de colecta a lo largo de la carretera Iquitos-Nauta, incluyendo diferentes distritos de las provincias de Maynas, Alto Amazonas y Requena, departamento de Loreto (el Apéndice 1 incluye las localidades de colecta y las adicionales, Fig. 1).

**Figura 1.** Mapa del área de estudio en la provincia de Maynas y sus distritos, donde se destaca la carretera Iquitos-Nauta en azul, caminos secundarios en azul con líneas punteadas y localidades de referencia: 1.-Padrecocha, 2.-Santo Tomás, 3.-Zungarococha, 4.-Ninarumi, 5.-Peña Negra, 6.-Varillal, 7.-Moralillo, 8.-El Dorado, 9.-3 de Febrero, 10.-Paujil, 11.-Ex-Petroleros, 12.-San Lucas.



Iquitos se ubica sobre la orilla izquierda del Río Amazonas, entre los ríos Itaya y Nanay, a una altura de 116 m (Villarejo, 1979). El clima de la región presenta una temperatura media anual de 26 °C y una precipitación media anual de 2,700 mm, con una temporada húmeda muy lluviosa desde enero hasta junio con un pico máximo en marzo y abril, y una seca moderada desde julio a septiembre (Tafur Rengifo 2001, Madigosky y Vatnick 2000). El área de estudio se encuentra ubicada dentro del bosque húmedo tropical de selva baja (Brack 1986), conformado en su mayoría por tierras aluviales expuestas a inundaciones anuales de los ríos constituyendo la planicie inundable de la Amazonía peruana. La selva baja se extiende dentro de la llanura amazónica por debajo de los 800 m de altitud e incluyen los bosques inundables, bosques húmedos de terrazas, bosques húmedos de colinas, aguajales y pacales (Brack 2008). Los bosques húmedos de terraza y de colinas, forman los denominados bosques no inundables o de tierra firme, los primeros se ubican en áreas planas o de pendiente ligera, pudiendo encontrarse más o menos lejos del río; presentan un vigor alto, medio y pobre según la altura del dosel superior y diámetro de las copas (Tuomisto 1993). Los bosques húmedos de colinas

ocupan los terrenos colinosos en diferentes altitudes y con diferentes pendientes. La mayoría de los bosques amazónicos ocupan suelos arcillosos, sin embargo también se encuentran bosques en suelos de arena blanca distribuidos en forma dispersa; en la Amazonía peruana estos bosques reciben el nombre de varillales. El área más grande de varillales, conocida en Perú, se encuentra hacia el suroeste de la ciudad de Iquitos y a lo largo de la margen derecha del río Nanay, donde se encuentran diferentes tipos de este bosque: varillal alto seco, varillal alto húmedo, varillal bajo seco, varillal bajo húmedo y Chamizal (herbazal; García Villacorta *et al.* 2003). En la zona de Iquitos también se registran los aguajales formaciones dominadas por la palmera aguaje (*Mauritia flexuosa*) que se desarrollan en suelos permanentemente inundados (Fig. 2D).



**Figura 2.** Diferentes hábitats relevados durante el estudio: A) Bosque primario, B) Bosque secundario, C) Área de cultivo, D) Aguajales. Fotos: M.M. Díaz.

El estudio se desarrolló en bosque primario, bosque secundario y otras áreas que incluyen zonas de cultivo, frutales y otros hábitats con algún grado de perturbación (Fig. 2). Cabe destacar que la selva primaria como tal en el área de Iquitos prácticamente no existe, son áreas en recuperación de la actividad humana, y se considera dentro de esta categoría zonas en recuperación por más de 50 años (ver Hice y Velazco 2012). En cada área se hicieron transectas de 500 m con dos trampas (una Sherman y una Tomahawk) por estación, con las estaciones colocadas en intervalos de 10 m, y cada localidad era muestreada durante siete días. Las trampas eran colocadas en el suelo, cerca de árboles, troncos caídos, entre hojas secas, en el interior de troncos huecos y sobre lianas o troncos; cebadas con diferentes tipos de frutas (e. g. plátano, piña, papaya, manzana) o una mezcla de avena y manteca de maní, eran chequeadas diariamente por la mañana y recebadas por la tarde.



Las trampas arbóreas (entre 4 - 10 trampas por sitio) consistían en una trampa Sherman atada sobre una Tomahawk, y a veces unida a una plataforma de madera o directamente atada a una rama de un árbol (Fig. 3A). Se colocaban sobre troncos a diferentes alturas entre 6 y 19 m siguiendo la transecta del suelo, y el cebo (avena con manteca de maní) se colocaba en un trozo de tela para prevenir que las hormigas lo removieran. Todas estas trampas eran chequeadas diariamente, en la mañana, con binoculares.

Las trampas de caída ("pitfall traps"), colocadas principalmente en bosque primario, consistían en nueve baldes (seis de 20 litros y tres de 40 litros, con la base perforada) separados uno de otro por 5 m. Para las divisorias se usaron plásticos sostenidos con estacas cada 2 m (Fig. 3B). Todas las trampas permanecían abiertas siete noches consecutivas por mes, colocadas de manera simultánea a las trampas Sherman y Tomahawk.

En total se colocaron 18,081 trampas-noches con Sherman, 19,271 trampas-noches con Tomahawk y 591 trampas-noches con pitfall. Solo 287 trampas-noches correspondieron a trampas arbóreas. El éxito de colecta fue calculado dividiendo el número total de especímenes colectados por el número total de trampas-noches x 100

La curva de acumulación de especies se calculó usando el EstimateS 8.2.0 (Colwell, 2009) sobre la base del presente estudio excluyendo los datos de la literatura y especies no colectadas (*i. e.* *Chironectes minimus*). La curva fue calculada usando los estimadores Chao1 usando las abundancias, y Chao2 y Jackknife 1 y 2 considerando presencia y ausencia (Colwell *et al.* 2004) con reordenamiento aleatorio repetido (100 repeticiones), 95% de intervalo de confianza. La función de riqueza fue calculada como función de acumulación de especies a través del total de meses de relevamiento ( $n = 37$ ).



**Figura 3.** A) Trampas colocada en altura, Sherman atada sobre una Tomahawk, montadas en una base de madera en Ex Petroleros, 300 m O km 39.8 de la carretera Iquitos-Nauta. B) Transecta de trampas de caída (pitfall) en San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta. Fotos: M. M. Díaz.

Para cada uno de los especímenes se registraron datos morfométricos, peso, sexo y condición reproductiva siguiendo a Díaz *et al.* (1998). Además se preservaron muestras de sangre y tejidos, y se colectaron ejemplares de referencia preparados en piel y esqueleto o conservados en alcohol. Los ejemplares fueron identificados usando literatura específica (Patton *et al.* 2000; Voss *et al.* 2001, 2004, 2009, Rossi 2005, Gutiérrez *et al.* 2010) y por comparación con ejemplares de museos y colecciones sistemáticas. La taxonomía sigue las últimas revisiones realizadas en cada uno de los géneros (Solari 2004, 2007, Voss y Jansa 2009, Gutiérrez *et al.* 2010). Los especímenes (algunos en

proceso de catalogado) se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos (MUSM), Lima, Perú, y en la Colección Mamíferos Lillo (CML), Tucumán, Argentina. Los acrónimos usados en el texto son: AMNH (American Museum of Natural History), New York; FMNH (Field Museum of Natural History), Chicago; y MMD (catálogo personal de María Mónica Díaz). Las colectas siguieron las recomendaciones de Animal Care and Use Committees de la Texas Tech University, Lubbock, EE.UU. y la University of California, San Diego, EE.UU., y fueron aprobadas por el Ministerio del Interior de Perú.

Las medidas externas registradas de los especímenes colectados fueron las siguientes: longitud total (LT), longitud de la cola (LC), longitud de la pata trasera (LP), longitud de la oreja (LO) y peso (P) en gramos. Las medidas craneales, tomadas con calibre digital con una precisión de 0.05 mm, fueron las descritas en Patton *et al.* (2000): longitud cóndilo-incisivo (LCI), ancho zigomático (AZ), ancho caja craneana (ACC), ancho del mastoideo (AM), ancho menor interorbital (AMI), ancho menor interorbital 2 (AMI2), longitud del rostro (LR), longitud de los huesos nasales (LN), longitud de la hilera maxilar de dientes (C-M4), longitud del paladar (LP); otras medidas que se incluyeron fueron: ancho a través de los caninos superiores (C-C), distancia medida entre los bordes externos de los caninos superiores; ancho a través de los molares superiores (M-M), distancia medida entre los bordes externos de los cuartos molares superiores; longitud de la mandíbula (LM), distancia entre el extremo anterior sin incluir los incisivos y el extremo posterior de la mandíbula, ya sea el proceso angular o el cóndilo; longitud de la hilera de dientes mandibulares (c-m4), distancia medida desde la cara anterior de los caninos hasta el margen posterior de cuarto molar inferior. Las medidas están incluidas en la Tabla 1. Se ofrece además una clave a nivel de especies que incluye a las especies confirmadas y las probables.

El tratamiento de las especies incluye a aquellas colectadas en este trabajo y las registradas en otros estudios en un radio de 200 km de Iquitos. Se decidió este radio ya que quedan incluidas localidades amazónicas muy bien muestreadas (e. g. Jenaro Herrera), con características similares al área de estudio y especies compartidas (e. g. *Hyladelphys kalinowskii*, *Metachirus nudicaudatus*, *Philander opossum*, entre otras, ver Solari 2007) lo que eleva significativamente el número de taxones probables para el área. Para cada especie se indica distribución, especímenes examinados, localidad específica, cantidad de ejemplares por sexo y número de los especímenes (número de campo del colector o de colección); también se ofrecen registros adicionales de citas de la literatura o material depositado en colecciones y no examinado; y comentarios generales, preferentemente relacionados con las colectas de campo, sistemática, observaciones de distribución, historia natural y hábitat.

**Tabla 1.** Medidas externas y craneales (ver acrónimos en Materiales y Métodos): se indican las medidas o intervalo menor y mayor de cada medida y el número de ejemplares examinados. Solo se incluyen ejemplares adultos.

|      | <i>Caluromys lanatus</i> | <i>Glironia venusta</i> | <i>Didelphis marsupialis</i> | <i>Marmosa sp.</i> | <i>Marmosa regina</i> | <i>Marmosops bishopi</i> | <i>Marmosops impavidus</i> |
|------|--------------------------|-------------------------|------------------------------|--------------------|-----------------------|--------------------------|----------------------------|
| LT   | 669.3                    | 402                     | 840                          | 377                | 428.2                 | 244.3                    | 279.8                      |
|      | 591-709                  | ---                     | 805-903                      | ---                | 389-462               | 196-261                  | 269-290                    |
| LC   | 4                        | 1                       | 4                            | 1                  | 22                    | 8                        | 5                          |
|      | 406.3                    | 201                     | 412                          | 233                | 247.9                 | 141.6                    | 157.4                      |
| LP   | 368-439                  | ---                     | 390-428                      | ---                | 218-312               | 117-150                  | 149-165                    |
|      | 4                        | 1                       | 4                            | 1                  | 22                    | 8                        | 15                         |
| LO   | 42                       | 30                      | 61.3                         | 20                 | 26.6                  | 16.8                     | 18.8                       |
|      | 40-46                    | ---                     | 58-66                        | ---                | 23-30                 | 16-18                    | 17-20                      |
| P    | 4                        | 1                       | 4                            | 1                  | 22                    | 8                        | 5                          |
|      | 33.8                     | 26                      | 50.8                         | 25                 | 23.6                  | 21.3                     | 19.2                       |
| LCI  | 31-37                    | ---                     | 50-52                        | ---                | 22-25                 | 19-23                    | 18-20                      |
|      | 4                        | 1                       | 4                            | 1                  | 22                    | 7                        | 5                          |
| AZ   | 370                      | 130                     | 1155                         | 57                 | 113.1                 | 25.7                     | 36                         |
|      | 300-420                  | ---                     | 1030-1350                    | ---                | 76-164                | 11.5-31.0                | 32.0-40.0                  |
| ACC  | 4                        | 1                       | 4                            | 1                  | 21                    | 8                        | 4                          |
|      | 58.7                     | 43.0                    | 92.1                         | 37.4               | 42.1                  | 27.4                     | 32.2                       |
| AMI  | 57.3-60.0                | ---                     | 89.2-96.6                    | ---                | 40.8-43.7             | 23.5-29.3                | 31.1-33.1                  |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
| AMI2 | 35.1                     | 25.4                    | 48.1                         | 20.9               | 24.6                  | 14.3                     | 17.3                       |
|      | 34.7-35.2                | ---                     | 45.6-50.5                    | ---                | 23.5-25.2             | 12.4-15.1                | 16.9-17.7                  |
| AM   | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
|      | 22.0                     | 16.7                    | 28.0                         | 14.0               | 15.2                  | 10.6                     | 12.4                       |
| LR   | 20.6-23.1                | ---                     | 27.2-28.7                    | ---                | 14.3-15.7             | 9.8-11.3                 | 12.1-13.1                  |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
| LN   | 22.2                     | 16.9                    | 28.7                         | 12.2               | 15.1                  | 10.0                     | 11.9                       |
|      | 22.0-22.4                | ---                     | 28.2-29.2                    | ---                | 13.0-16.3             | 9.1-10.7                 | 11.6-12.4                  |
| C-M4 | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
|      | 10.9                     | 7.6                     | 19.7                         | 6.2                | 7.9                   | 5.5                      | 6.0                        |
| LM   | 10.4-11.6                | ---                     | 19.1-20.2                    | ---                | 7.7-8.3               | 5.1-5.7                  | 5.9-6.2                    |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
| c-m4 | 8.5                      | ----                    | 13.9                         | 6.1                | ---                   | 5.4                      | 6.2                        |
|      | 8.3-8.8                  | ----                    | 11.5-16.3                    | ---                | ---                   | 5.1-5.7                  | 6.2-6.3                    |
| M-M  | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | ---                   | 4                        | 5                          |
|      | 28.1                     | ----                    | 38.2                         | 14.6               | 16.6                  | 11.8                     | 13.5                       |
| C-C  | 27.1-28.8                | ----                    | 36.4-39.9                    | ---                | 15.3-17.5             | 10.6-12.5                | 13.3-13.7                  |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 3                        | 3                          |
| LM   | 24.7                     | 19.1                    | 45.3                         | 17.0               | 19.7                  | 12.2                     | 16.2                       |
|      | 24.0-25.2                | ---                     | 44.0-46.7                    | ---                | 19.2-20.2             | 11.4-13.1                | 16.0-16.3                  |
| C-M4 | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 10                    | 3                        | 3                          |
|      | 20.9                     | 18.1                    | 41.5                         | 16.0               | 17.3                  | 11.4                     | 13.5                       |
| LP   | 20.4-21.3                | ---                     | 40.6-42.5                    | ---                | 16.8-18.1             | 10.4-11.8                | 13.1-14.1                  |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
| C-C  | 29.9                     | 23.7                    | 55.6                         | 20.6               | 22.8                  | 14.5                     | 17.6                       |
|      | 29.2-30.3                | ---                     | 55.3-55.9                    | ---                | 22.2-23.6             | 12.3-15.4                | 17.1-17.9                  |
| M-M  | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
|      | 12.3                     | 7.3                     | 17.1                         | 6.4                | 7.9                   | 4.2                      | 5.3                        |
| LM   | 11.8-12.6                | ---                     | 16.3-17.9                    | ---                | 7.6-8.3               | 3.7-4.7                  | 5.2-5.4                    |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
| c-m4 | 17.1                     | 12.2                    | 31.7                         | 12.7               | 14.2                  | 8.7                      | 10.4                       |
|      | 16.6-17.7                | ---                     | 29.4-33.9                    | ---                | 13.8-14.6             | 8.5-8.9                  | 10.2-10.6                  |
| LM   | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
|      | 42.4                     | 33.1                    | 75.4                         | 28.5               | 32.1                  | 20.4                     | 23.9                       |
| c-m4 | 41.7-43.1                | ---                     | 75.2-75.5                    | ---                | 30.7-33.4             | 17.7-21.9                | 23.1-24.7                  |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |
| c-m4 | 23.3                     | 18.3                    | 44.5                         | 16.1               | 17.8                  | 11.8                     | 13.7                       |
|      | 23.0-23.8                | ---                     | 44.5-44.5                    | ---                | 17.0-18.9             | 11.2-12.3                | 13.2-14.5                  |
|      | 3                        | 1                       | 2                            | 1                  | 11                    | 4                        | 5                          |

Continúa Tabla 1...

|      | <i>Marmosops neblina</i> | <i>Marmosops noctivagus</i> | <i>Metachirus nudicaudatus</i> | <i>Monodelphis adusta</i> | <i>Philander andersoni</i> | <i>Philander olrogi</i> | <i>Philander opossum</i> |
|------|--------------------------|-----------------------------|--------------------------------|---------------------------|----------------------------|-------------------------|--------------------------|
| LT   | 298<br>---<br>1          | 335.8<br>290-380<br>46      | 576.2<br>534-601<br>16         | 164.5<br>162-167<br>2     | 584.4<br>517-625<br>5      | 562<br>---<br>1         | 553.4<br>483-612<br>87   |
| LC   | 165<br>---<br>1          | 190.9<br>174-217<br>46      | 317.4<br>289-336<br>16         | 56<br>52-60<br>2          | 302.2<br>261-325<br>5      | 271<br>---<br>1         | 274.3<br>226-321<br>87   |
| LP   | 17<br>16-18<br>2         | 19.4<br>13-23<br>46         | 42.9<br>39-46<br>17            | 15.5<br>15-16<br>2        | 40.6<br>36-43<br>5         | 44<br>---<br>1          | 43.3<br>33-59<br>89      |
| LO   | 20<br>19-21<br>2         | 23.3<br>20-26<br>46         | 36.1<br>32-54<br>17            | 13.5<br>12-15<br>2        | 36.4<br>35-37<br>5         | 33<br>---<br>1          | 32.8<br>28-36<br>87      |
| P    | 34.8<br>29.5-40.0<br>2   | 56.2<br>37-77<br>46         | 353.1<br>284-470<br>17         | 26.8<br>26-27.5<br>2      | 417.6<br>268-540<br>5      | 550<br>---<br>1         | 433.3<br>280-610<br>89   |
| LCI  | 32.2<br>30.8-33.6<br>2   | 37.7<br>33.9-40.9<br>26     | 57.5<br>56.8-58.4<br>6         | 27.6<br>27.1-28.1<br>2    | 72.3<br>64.1-80.0<br>5     | 73.6<br>---<br>1        | 69.8<br>63.2-74.8<br>34  |
| AZ   | 17.2<br>16.8-17.6<br>2   | 19.6<br>17.8-21.6<br>26     | 28.4<br>27.8-29.4<br>6         | 14.9<br>14.8-15.0<br>2    | 36.3<br>31.6-40.9<br>5     | 39.1<br>---<br>1        | 35.2<br>31.0-40.1<br>34  |
| ACC  | 12.4<br>12.1-12.8<br>2   | 13.4<br>12.7-14.5<br>26     | 17.4<br>17.3-17.5<br>6         | 10.2<br>9.8-10.5<br>2     | 20.5<br>18.4-23.2<br>5     | 20.7<br>---<br>1        | 20.0<br>18.0-22.5<br>34  |
| AM   | 11.9<br>11.2-12.5<br>2   | 13.0<br>11.4-14.1<br>26     | 16.9<br>16.7-17.1<br>6         | 11.3<br>10.9-11.8<br>2    | 21.1<br>17.5-23.9<br>5     | 20.4<br>---<br>1        | 21.1<br>19.1-24.3<br>34  |
| AMI  | 5.9<br>5.7-6.1<br>2      | 6.8<br>5.9-8.1<br>26        | 12.3<br>11.5-13.3<br>6         | 5.6<br>5.4-5.7<br>2       | 13.4<br>11.0-15.7<br>5     | 14.1<br>---<br>1        | 11.9<br>10.7-13.2<br>34  |
| AMI2 | 6.2<br>6.2-6.3<br>2      | 6.3<br>5.8-6.9<br>26        | ---                            | 5.5<br>5.3-5.7<br>2       | 8.9<br>8.2-9.3<br>5        | 8.7<br>---<br>1         | 8.9<br>8.1-9.5<br>34     |
| LR   | 13.4<br>---<br>1         | 15.9<br>14.0-18.3<br>26     | 25.3<br>25.0-25.7<br>6         | 13.9<br>13.8-14.0<br>2    | 29.3<br>26.7-32.0<br>5     | 30.1<br>---<br>1        | 28.4<br>23.4-38.5<br>33  |
| LN   | 16.2<br>16.2-16.2<br>2   | 18.1<br>15.7-20.2<br>26     | 28.5<br>28.3-28.6<br>6         | 12.5<br>12.5-12.5<br>2    | 35.6<br>31.9-42.9<br>5     | 33.5<br>---<br>1        | 33.3<br>28.9-36.7<br>33  |
| C-M4 | 13.5<br>12.9-13.9<br>2   | 16.0<br>14.9-17.8<br>26     | 24.5<br>24.1-24.8<br>6         | 11.1<br>10.9-11.2<br>2    | 29.8<br>27.5-30.7<br>5     | 30.9<br>---<br>1        | 30.1<br>28.1-31.9<br>34  |
| LP   | 17.3<br>16.7-17.9<br>2   | 20.8<br>18.6-23.2<br>26     | 32.4<br>31.9-32.7<br>6         | 14.5<br>14.3-14.7<br>2    | 42.4<br>38.4-46.4<br>5     | 44.5<br>---<br>1        | 42.2<br>39.0-46.1<br>34  |
| C-C  | 5.2<br>4.8-5.7<br>2      | 6.3<br>5.4-7.0<br>26        | 9.6<br>9.2-10.2<br>6           | 4.7<br>4.7-4.7<br>2       | 11.6<br>9.1-13.7<br>5      | 12.2<br>---<br>1        | 10.6<br>9.4-12.0<br>31   |
| M-M  | 10.4<br>10.1-10.8<br>2   | 11.9<br>11.1-12.7<br>26     | 18.2<br>17.9-18.6<br>6         | 9.1<br>9.1-9.1<br>2       | 20.8<br>19.3-21.6<br>5     | 21.5<br>---<br>1        | 20.2<br>18.2-21.5<br>34  |
| LM   | 23.4<br>22.5-24.2<br>2   | 28.4<br>25.3-31.1<br>26     | 44.7<br>44.0-45.4<br>6         | 20.9<br>20.7-21.0<br>2    | 57.3<br>50.3-64.1<br>5     | 60.2<br>---<br>1        | 55.6<br>50.6-60.6<br>34  |
| c-m4 | 13.6<br>13.3-14.0<br>2   | 16.2<br>13.3-17.7<br>26     | 24.8<br>24.1-25.6<br>6         | 11.3<br>11.2-11.3<br>2    | 31.3<br>29.4-33.1<br>5     | 31.6<br>---<br>1        | 31.2<br>22.7-32.9<br>34  |

## Resultados

### *Tratamiento de las especies*

ORDEN DIDELPHIMORPHIA Gill 1872

Familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Caluromyinae Kirsch, 1977

*Caluromys lanatus* (Olfers 1818)

*Distribución:* Se encuentra en Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Argentina (solo en Misiones) y Brasil (Cáceres y Carminotto 2006, Gardner 2008b).

*Especímenes examinados* ( $n = 9$ ): Provincia de Maynas, Distrito de Belén: Mazanillo, 1 macho (MMD 4508). Distrito de Punchana: Padrecocha, 1 hembra (MMD 2973); Padrecocha, Amazon Camp, 2 machos (MMD 4983, 4988). Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 1 hembra (MMD 4602); 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 1 macho (CML 7574); Ex Petroleros, 300 m O km 39.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (CML 7573); km 27 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 4416); San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 3810).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de Iquitos: Iquitos (AMNH M-98657, M-98660, M-98661, M-99305, no examinados; Gardner 2008b). Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell *et al.* 2000; Hice 2003; Hice y Velazco 2012); Santo Tomás, 6 km al O del km 1 de la carretera Iquitos-Nauta (V. Linares, comentario personal).

*Comentarios:* Se capturaron tres hembras jóvenes (2 de marzo, 28 de abril y 3 de noviembre), y una hembra adulta lactando el 21 de febrero. Los machos capturados fueron un ejemplar muy joven con muda del pelaje colectado el 3 de abril, un joven y un subadulto en septiembre y dos adultos en marzo y junio.

El ejemplar CML 7574 resultó positivo para leptospirosis en riñones y cultivo de orina (J. M. Vinetz, comentario personal); y se extrajo *Aspidodera* sp. (Nematoda: Aspidoderidae) y *Heterakis spumosa* (Nematoda: Physalopteridae) del intestino grueso (N. Sánchez, comentario personal). Además se registraron una ninfa de *Amblyomma* sp. y un adulto de *Ixodes luciae* (Acari: Ixodidae) sobre el ejemplar MMD 4508 (Díaz *et al.* 2007, 2009).

Los ejemplares fueron colectados en tres tipos de ambientes, bosque primario, bosque secundario y zonas cultivadas, y un ejemplar fue encontrado en la ruta en las cercanías de la Estación Biológica Allpahuayo (MMD 4416). Dos especímenes fueron colectados sobre árboles de guaba (*Inga edulis* Mart, Fabaceae) con trampas Tomahawk, una colocada a 6 m de altura en bosque secundario y otra a 17 m en un área cultivada. Otro ejemplar fue colectado sobre una liana a 2 m, y un individuo fue observado en una uvilla (*Pourouma cecropiaefolia* Mart., Cecropiaceae) en Santo Tomás a las 20:30 hs el 15 de junio de 2004.

*Caluromysiops irrupta* Sanborn 1951

*Distribución:* Esta especie se encuentra desde el sureste de Colombia y área adyacente de Perú, hasta el sudeste de Perú y oeste de Brasil (Emmons 2008).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de Iquitos: Iquitos, Ecuador (seguramente Perú) (Izor y Pine 1987); Iquitos (AMNH M-208101, no examinado).

*Comentarios:* Izor y Pine (1987) mencionan que el ejemplar citado por ellos había sido colectado por traficantes en un patio en las afueras de Iquitos. De acuerdo a Emmons (2008), Pekka Soini capturó tres ejemplares, uno de los cuales fue exportado vivo a Estados Unidos y los otros dos se perdieron, siendo la localidad citada "Loreto, lower Río Nanay". Patterson y Solari (2008) consideran que los ejemplares de Iquitos probablemente corresponden a individuos introducidos, y directamente no incluyen a esta especie en el noreste Perú. El individuo depositado en el AMNH corresponde a una hembra colectada el 1 de enero de 1963.

*Glironia venusta* Thomas 1912

*Distribución:* Se distribuye en las tierras bajas del Amazonas de Brasil, Perú, Ecuador, Bolivia y Colombia (Barkley 2008).

*Especímenes examinados (1):* Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Zungarococha, 6.5 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 607).

*Comentarios:* El ejemplar, una hembra adulta lactando, fue colectado el 9 de diciembre de 2002 con una trampa Tomahawk colocada sobre un tronco caído en bosque secundario (Díaz y Willig 2004). Las hembras de esta especie no poseen marsupio, cuentan con cuatro mamas abdominales; el ejemplar colectado seguramente tuvo crías poco tiempo antes de su captura debido a la evidencia de lactación, que se manifiesta en el área que rodea a las mamas de coloración canela clara y zonas desnudas a ambos lados de la cadera (un signo que la cría estuvo aferrada a la madre). Recientemente se publicaron detalles del esqueleto de esta especie en base a este ejemplar (Flores y Díaz 2009). Otras especies de marsupiales colectadas con *G. venusta* fueron *Marmosops noctivagus* y *Philander opossum*. También se colectaron varios taxones de roedores como *Proechimys*, *Mesomys* (Echimyidae), *Hylaeamys*, *Neacomys* (Cricetidae) y *Microsciurus flaviventris* (Sciuridae) y un primate, *Saguinus fuscicollis*, este último capturado en la misma estación de trampeo y luego liberado.

Subfamilia Didelphinae Gray 1821

*Chironectes minimus* (Zimmermann 1780)

*Distribución:* Esta especie en Sudamérica posee una distribución disyunta, la población norte se encuentra en Colombia, Ecuador, Venezuela, las Guayanas, central-sudeste de Perú, norte de Brasil y Bolivia; y la población del sur se encuentra desde Paraguay,

sureste de Brasil y noreste de Argentina; además ocurre en Centro América y sur de México (Stein y Patton 2008, ver mapa 5 página 15).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de Iquitos: Iquitos (AMNH 169949, no examinado); Río Nanay, en las cercanías de la ciudad de Iquitos (W. Lamar, comentario personal, Fig. 4).

*Comentarios:* El ejemplar de Iquitos fue colectado por H. Bassler, pero la fecha y el sexo del ejemplar no están indicados. El ejemplar procedente del Río Nanay corresponde a una piel propiedad del dueño de un restaurante en Iquitos (Fig. 4). Guardaparques de la Reserva Allpahuayo Mishana observaron un ejemplar nadando en una quebrada, pero ningún individuo fue colectado.

*Didelphis marsupialis* Linnaeus 1758

*Distribución:* Esta especie está ampliamente distribuida desde México a Bolivia y Brasil (Cerqueira y Tribe 2008).

*Especímenes examinados* (29): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 1 hembra (MMD 4653) y 1 macho (MMD 4627); 13 de Febrero, Fundo Nemith, E km 33 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 3745); 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 1 hembra (MMD 4796); app. 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 4491) y 1 macho (MMD 4486); Camino a El Paujil, 1,8 km al O del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 3476, 3519) y 1 macho (MMD 3485); El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 500 m al E, 1 macho (CML 7575); km 19 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 1843); km 20 de la Carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 2146); Los Delfines, km 9 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 3311, 3313); Ninarumi, 7.4 km al O y 500 m al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 2841); Ninarumi, 7.4 km al O y 1 km al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (CML 7576); Paujil, O km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 machos (MMD 3822, 3844); Peña Negra, 200 m al E del km 10.7 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 2579); Peña Negra, 600 m al O del km 10 de la carretera Iquitos-Nauta, 4 machos (MMD 1247, 1260, 1263, 2565); Peña Negra, 800 m al E del km 11 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 2588) y 1 macho (CML 7577); San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 3771) y 2 machos (MMD 3786, 3806); Zungarococha, 5.2 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 589).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de Iquitos: Iquitos (AMNH M-98577, M98650, M-98819, M-169954, M-169955; no examinados); Iquitos, 106 m (Brown 2004). Distrito de San Juan: km 17.6 de la carretera Iquitos-Nauta (ejemplar observado cruzando la carretera); km 23.5 de la carretera Iquitos-Nauta (ejemplar observado cruzando la carretera); Estación Biológica Allpahuayo (Hice 2003; Hice y Velazco 2012); Quistococha, 110 m (Brown 2004).

*Comentarios:* El 75% de los ejemplares colectados (22) presentaban fase negra, los siete individuos con fase blanca corresponden a ejemplares juveniles o subadultos. Ambas fases fueron registradas en los tres hábitats de muestreo. Con el objetivo de determinar si las fases de color dependen del tipo de hábitat, y debido a lo pequeña de la muestra, se aplicó el Fisher Exact Probability Test, cuyo resultado fue  $P = 0.64$ , indicando que no hay correlación entre la fase de color y el ambiente.



**Figura 4.** *Chironectes minimus*, espécimen colectado en el Río Nanay. Foto: W. Lamar.

Una cría (dp3 presente, M1 apenas erupcionando) fue colectada en noviembre, jóvenes con dp3 y M1 presentes se registraron en marzo, octubre, noviembre y diciembre; jóvenes con dp3, M1 y M2 presentes en marzo, mayo, junio, julio y noviembre, y subadultos en febrero, mayo, abril, julio, septiembre y octubre. Hembras lactando fueron colectadas en mayo y julio, una hembra preñada en mayo y una hembra con crías en febrero. En esta última se registró dentadura de subadulto (Díaz y Flores 2008). Se capturaron ejemplares con muda en el pelaje en febrero, marzo, abril, mayo, julio y noviembre. Todos los ejemplares fueron colectados con trampas Tomahawk cebadas con frutas, y dos fueron colectados con la mano durante la noche cruzando la ruta; nueve se capturaron en bosque primario, 14 en bosque secundario y cuatro en áreas de cultivo. Dos ejemplares fueron observados cruzando la carretera Iquitos-Nauta, uno en el km 23.5 y otro en el km 17.6.



Respecto a los registros que señalaban la presencia de otra especie del género, *D. albiventris*, de acuerdo a Lemos y Cerqueira (2002) y Cerqueira y Tribe (2008), la especie presente en el noreste de Perú corresponde a *D. marsupialis*, por lo que el ejemplar reportado por Brown (2004) de Río Samiria (Departamento de Loreto) necesita ser revisado. Díaz y Willig (2004) citaron a *D. albiventris* para esta zona, en base a un individuo joven (MMD 2841) con orejas de base negra y extremo blanco que caracterizan a esta especie, pero aparentemente la coloración de las orejas cambia con la edad, el ejemplar es aquí re-identificado como *D. marsupialis*, sobre la base del arco cigomático (yugal envuelve al escamosal dorsal y ventralmente, ver clave de identificación en este trabajo), de esta manera se confirma la re-identificación de Pacheco *et al.* (2009) sobre la base en características externas.

Se registraron garrapatas (*Ixodes luciae*) en el ejemplar MMD 3844 (Díaz *et al.* 2007, 2009) y nemátodos en el intestino y estómago del espécimen MMD 4653 (N. Sánchez, comentario personal).

*Gracilinanus emiliae* (Thomas 1909)

*Distribución:* Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guayana, Perú, Surinam y Venezuela (Voss *et al.* 2009).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Requena, Distrito de Yaquerana: Nuevo San Juan, Río Gálvez (Voss *et al.* 2009).

*Comentarios:* Esta especie fue incluida en Perú a través del registro de Nuevo San Juan (Voss *et al.* 2009), aproximadamente 160 km al sur de Iquitos, único registro conocido hasta el momento. Un ejemplar, probablemente perteneciente a esta especie, fue fotografiado en el 2004 en Nauta Caño, tributario del río Marañón, Reserva Nacional Natural Pacaya Samiria (W. Lamar y S. Yanoviak, comentario personal, ver Fig. 5), aproximadamente 180 km al sudoeste de Iquitos. El espécimen coincide con los caracteres aportados en los trabajos de Voss *et al.* (2001, 2009), solo podría confundirse con *H. kalinowskii*, pero se diferencian claramente porque en *G. emiliae* el anillo periorcular no alcanza la base de la oreja.

*Hyladelphys kalinowskii* (Hershkovitz 1992)

*Distribución:* Esta especie se encuentra desde el norte de la Guayana Francesa, sur de Guyana, Amazonia de Brasil y este de Perú (Gardner 2008c).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: “Estación Biológica Allpahuayo, approximately 25 km southwest of Iquitos in the Peruvian department of Loreto” (Hice 2003; Jansa y Voss 2005; Hice y Velazco 2012). Provincia de Requena, Distrito de Requena: Centro de Investigaciones Jenaro Herrera (AMNH M-276725, no examinado).

*Comentarios:* Según Jansa y Voss (2005), la divergencia molecular encontrada entre los especímenes de la Guyana Francesa y Perú sugeriría la existencia de dos especies diferentes.

*Marmosa (Marmosa) lepida* (Thomas 1888)

*Distribución:* *Marmosa lepida* se distribuye en Surinam, Guyana Francesa, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Creighton y Gardner 2008).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Alto Amazonas, Distrito de Santa Cruz: Santa Cruz (Creighton y Gardner 2008). Provincia de Requena, Distrito de Yaquerana: Nuevo San Juan, Río Gálvez (AMNH M-273186, no examinado).



**Figura 5.** *Gracilinanus* cf. *emiliae*, espécimen fotografiado en 2004 en Nauta Caño, tributario del río Marañón, Reserva Nacional Natural Pacaya Samiria. Foto: S. Yanoviak.

*Comentarios:* De acuerdo a la distribución mencionada por Creighton y Gardner (2008) no hay citas de esta especie en el área de estudio, siendo los datos más cercanos los mencionados en registros adicionales, ambas localidades se ubican al sur de Iquitos.

*Marmosa (Marmosa) macrotarsus* (Wagner 1842)

*Distribución:* Presente en Bolivia, Brasil y Perú (Rossi 2005; Gutiérrez *et al.* 2010).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Requena, Distrito de Yaquerana: Nuevo San Juan, Río Gálvez (Rossi 2005).

*Comentarios:* Rossi (2005) y Gutiérrez *et al.* (2010) consideran a ésta como una especie válida y diferente de *M. murina*, por lo que es importante revisar el material incluido dentro de esta última especie en Perú, para confirmar su identidad, ya que *M. murina* no se distribuye en ese país.

Si bien anteriormente la localidad más cercana a Iquitos, con registros para esta especie, era Orosa, a 140 km al E de Iquitos por el río Napo (AMNH 73855, 73853), citada por Rossi (2005), los ejemplares fueron posteriormente re-identificados por Gutiérrez *et al.* (2010) como *M. waterhousei*. En consecuencia el sitio más próximo corresponde efectivamente a Nuevo San Juan, Río Gálvez, con ejemplares depositados en el AMNH (272816, 272870) identificados originalmente como *M. murina* y re-identificados por Rossi (2005) como *M. macrotarsus*.

*Marmosa (Marmosa) rubra* Tate 1931

*Distribución:* Esta especie es conocida en las tierras bajas del este de Ecuador y Perú (Creighton y Gardner 2008).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Comentarios:* Aunque la localidad tipo de *M. rubra* ("mouth of Rio Curaray", Loreto) está ubicada aproximadamente 200 km NO de la ciudad de Iquitos, ningún ejemplar fue registrado en el área. Hice (2003) la consideró probable para la Reserva Allpahuayo Mishana.

*Marmosa (Marmosa) waterhousei* (Tomes 1860)

*Distribución:* Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Brasil (Rossi 2005; Gutiérrez *et al.* 2011).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito Las Amazonas: Orosa; Quebrada de Orán (Gutiérrez *et al.* 2010). Distrito de Mazán: Lago Miraño, Río Napo (Rossi 2005). Distrito de San Juan: 25 km S Iquitos (Hice 2003 como *M. murina*; Hice y Velazco 2012).

*Comentarios:* Esta especie, al igual que la anterior, era incluida como sinónimo de *M. murina*. Los ejemplares citados por Hice (2003) para 25 km S Iquitos (= Estación Biológica Allpahuayo) como *M. murina* también corresponden, de acuerdo a Gutiérrez *et*

*al.* (2010) y Hice y Velazco (2012), a esta especie. En los meses de octubre y noviembre se registraron hembras lactando (Hice 2003).

*Marmosa (Marmosa) sp.*

*Especímenes examinados* (2): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Paujil, 0 km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (CML 7590, MMD 3851).

*Comentarios:* Durante tres años de intensos muestreos en el área de Iquitos, se colectaron más de 100 *Marmosops*, 26 de *Marmosa (Micoureus)*, y solo dos especímenes de *Marmosa (Marmosa)* ambos en la misma localidad. Esto es un indicativo de que o *Marmosa* es difícil de colectar o su abundancia es muy baja. Los ejemplares se encuentran en estudio para determinar su identidad, ya que no coinciden con ninguna de las especies del género descriptas.

El ejemplar capturado CML 7590 era una hembra adulta con cinco mamas desarrolladas y lactando. El espécimen MMD 3851 era una hembra subadulta colectada con una trampa de caída ("pit fall trap"). Ambos ejemplares fueron capturados en un área de bosque primario, los días 14 y 17 de noviembre de 2004, respectivamente. El área de colecta bordea una granja de peces y está contenida por dos caminos, perpendiculares a la carretera principal, separados uno de otro por aproximadamente 2,5 km y se extiende con mayor o menor degradación hasta el río Nanay.

*Marmosa (Micoureus) demerarae* Thomas 1905

*Distribución:* Según Gardner y Creighton (2008a), esta especie se encuentra en Colombia, Venezuela, las Guayanas, Brasil, Bolivia, y sureste de Perú, aunque otros autores lo incluyen también en el noreste de Perú (Emmons y Feer 1997; Hice 2003; Patton *et al.* 2000; Gutiérrez *et al.* 2010; Hice y Velazco 2012).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell *et al.* 2000; Hice 2003; Hice y Velazco 2012). Provincia de Requena, Distrito de Yaquerana: Nuevo San Juan, Río Gálvez (Gutiérrez *et al.* 2010).

*Comentarios:* En este trabajo se sigue a Voss y Jansa (2009) y se considera a *Micoureus* subgénero de *Marmosa*. Hice (2003) y Hice y Velazco (2012) reportaron cinco ejemplares de Allpahuayo, pero el análisis de las fotos del cráneo presentadas por los autores son similares a *M. regina*, con una constricción interorbital (IOC2) ancha, típica de esa especie y las medidas reportadas son también más similares a las de *M. regina* que a *M. demerarae*. La utilización de un índice entre el ancho zigomático/IOC2 permite separar fácilmente a las dos especies; siendo mayor a 4 en *M. demerarae* y menor a 4 en *M. regina*. De confirmarse que los ejemplares citados por Hice (2003) y Hice y Velazco (2012) corresponden a *M. regina*, el registro más cercano a Iquitos de *M. demerarae* correspondería a Nuevo San Juan.

*Marmosa (Micoureus) regina* Thomas 1898

*Distribución:* Esta especie se distribuye en Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia (Gardner y Creighton 2008a).

*Especímenes examinados* (26): Provincia de Maynas, Distrito de Punchana: Padrecocha, 2 machos (MMD 4754, 4755). Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 3 hembras (MMD 4614, 4617, 4709) and 1 macho (MMD 4646); 13 de Febrero, km 33.6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 4319); 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 2 machos (MMD 4756, 4805); app. 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 4461); Moralillo, 1.5 km E 400 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 2199) y 2 machos (MMD 2203, 2206); Moralillo, 1.5 km E 500 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 machos (MMD 2195, 2210); Ninarumi, 7.4 km al O y 1 km al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 2843); Peña Negra, 600 m al O del km 10 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 2590) y 3 machos (MMD 1252, 2584, 2586); Santo Tomás, 6 km al O del km 1 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 3397, 3458); Zungarococha, 5.2 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 1984) y 3 machos (MMD 556, 613, 1983).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Hice 2003, como *Micoureus germana*; Hice y Velazco 2012).

*Comentarios:* Hice (2003) considera que esta especie está presente en el área, pero la cita como *M. germana*, la que fue incluida por Gardner y Creighton (2008a) como subespecie de *M. regina*. Patton *et al.* (2000) consideran que la forma *regina* en las tierras bajas del Amazonas es diferente y el nombre aplicable podría ser *germana* Thomas 1904. *Marmosa phaeus*, registrada como sinónimo de *M. regina* por Gardner (1993) y Brown (2004), es ahora considerada como especie válida, separada de *M. regina* (Gardner 2005; Gardner y Creighton 2008a; Voss y Jansa 2009). *Marmosa phaeus* difiere de *M. regina*, de acuerdo a los autores antes mencionados, por su pelaje más corto, presencia de fenestras palatinas pequeñas y menor tamaño, pero el holotipo no posee pelaje corto como fue mencionado por Tate (1933) y el holotipo de *regina* presenta fenestras palatinas (BMNH 98.5.15.8). En base a lo expresado anteriormente es importante realizar estudios que incluyeran una mayor cantidad de ejemplares re-analizados utilizando los caracteres ofrecidos para diferenciarlas.

En este estudio se colectaron juveniles en abril y mayo; subadultos en febrero, mayo, junio y noviembre; hembras lactando en marzo, abril, junio, septiembre y noviembre, y una hembra con crías (7 crías, CR = 21 mm) en marzo. Seis ejemplares fueron capturados en bosque primario, 13 en crecimiento secundario y cuatro en área de cultivo; uno fue encontrado muerto en la ruta y para dos individuos el hábitat no fue registrado.

Trece especímenes fueron colectados con trampas Sherman, ocho con Tomahawk, tres fueron extraídos directamente de los refugios (una palmera de pijuayo, *Bactris gasipaes* Kunth, Arecaceae), uno fue colectado en una red de niebla (MMD 3458), probablemente debido a que intentaba atrapar un murciélago enganchado en la red y uno se encontró atropellado. Uno de los ejemplares fue colectado aproximadamente a 13 m de altura

(MMD 4756), otro sobre un tronco a 2 m (MMD 4461), otro sobre una liana a 2 m (MMD 4617), y el resto en trampas colocadas en el suelo. Otros estudios realizados con 355 trampas arbóreas (Woodman *et al.* 1995) indicaron que *M. regina* tiende a ser colectada por encima del metro de altura (93% de los ejemplares).

El ejemplar MMD 4756 estaba parasitado por dos larvas tentativamente consideradas como *Ixodes luciae* (Díaz *et al.* 2007, 2009 como *Micoureus* sp.). El ejemplar MMD 4461 estaba infectado por un endoparásito del género *Pterygodermatites* (Nematoda: Rictulariidae) y una ninfa de Pentastomida, y para ambos endoparásitos esta especie representa un nuevo huésped, además se registró el nemátodo *Aspidodera* sp. (Tantalean *et al.* 2010).

*Marmosops bishopi* (Pine 1981)

*Distribución:* Esta especie se distribuye en Brasil, Colombia, Perú y Bolivia (Gardner y Creighton 2008b; Díaz-N, 2012).

*Especímenes examinados* (10): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 1 macho (MMD 4764); Camino a El Paujil, 1,8 km al O del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta, 4 machos (MMD 3470, 3471, 3501, 3515); Paujil, O km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 3825); Peña Negra, 600 m al O del km 10 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (CML 7572); San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (CML 7564); Varillal, 2 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 1020). Provincia de Requena, Distrito de Requena: Callao, caserío del río Tapiche, margen derecha, 1 macho (CML 7565).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell *et al.* 2000; Hice 2003).

*Comentarios:* Gardner y Creighton (2008b) mencionan esta especie para el centro y sur de Perú, omitiendo las citas de Bunnell *et al.* (2000) y Hice (2003) para la Estación Biológica Allpahuayo, al noreste de Perú. En este trabajo se ofrecen más localidades de colecta y se incluye a la especie en la provincia de Requena. Los registros extienden la distribución establecida por Gardner y Creighton (2008b) aproximadamente 665 km al norte.

Todos los ejemplares colectados fueron machos. Se registró un juvenil en mayo y un subadulto en noviembre. Siete ejemplares fueron colectados en trampas de caída, uno capturado con la mano y dos en trampas Sherman colocadas en el suelo, todos en el bosque de crecimiento secundario, excepto uno colectado en el bosque primario.

*Marmosops impavidus* (Tschudi, 1845)

*Distribución:* Gardner y Creighton (2008b) registran esta especie en Sudamérica para Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia.

*Especímenes examinados* (8): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Moralillo, 1.5 km E 400 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 797, 2188) y

1 macho (CML 7570); Moralillo, 1.5 km E 500 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 2172) y 2 machos (MMD 803, 834); Peña Negra, 200 m al E del km 10.7 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (CML 7569, 7571).

*Comentarios:* Esta especie es muy similar a *M. neblina*, pero la principal diferencia es la ausencia, en *M. impavidus*, de una cúspide labial accesoria entre el paracono y el metacono del segundo y tercer molar superior, siendo el ectoflexo marcado.

Dos ejemplares fueron colectados en bosque primario, cuatro en bosque secundario y dos en área cultivada; en todos los casos se capturaron con trampas Sherman. En mayo se colectó una hembra con el área de las mamas color naranja y una hembra lactando en septiembre. Se registraron ejemplares juveniles en enero, mayo y septiembre.

En un macho adulto (MMD 834) se registraron garrapatas, *Ixodes luciae* (citado en Díaz *et al.* 2007, 2009 como *Marmosops* sp.).

#### *Marmosops neblina* Gardner 1990

*Distribución:* Gardner y Creighton (2008b) citan a esta especie para el sur de Venezuela, oeste de Brasil, cerca del límite con Perú, y este de Ecuador. En este trabajo se confirma su presencia en Perú.

*Especímenes examinados* (6): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Moralillo, 1.5 km E 400 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 3 hembras (CML 7567, MMD 769, 771) y 2 machos (CML 7568, MMD 804); Zungarococha, 5.2 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (CML 7566).

*Comentarios:* Si bien Pacheco *et al.* (2009) incluyeron a *M. neblina* en una lista de especies presentes en Perú para las Yungas y la Selva Baja, no indican registros específicos. De manera que los datos aportados en este trabajo representan los primeros registros concretos para *M. neblina* en Perú. Tirira (2010) mencionó que los ejemplares de Ecuador, citados por Mustrangi y Patton (1997), presentan diferencias morfológicas con las de Venezuela y Brasil, pero los análisis del citocromo *b* muestran que están cercanamente relacionados.

Todos los ejemplares en este estudio fueron colectados en bosque secundario, usando trampas Sherman. En enero se registró una hembra con la zona de las mamas de color naranja, y en enero y diciembre se colectaron ejemplares juveniles.

Entre los ejemplares colectados hay una serie conservada en alcohol de la localidad Moralillo (MMD 800, 805, 826, 836, 837, 838) que necesita revisión, y aunque originalmente fueron identificados como *M. neblina* podrían pertenecer a *M. impavidus* o confirmarse como *M. neblina*.

#### *Marmosops noctivagus* (Tschudi 1844)

*Distribución:* Se encuentra desde el oeste de la cuenca Amazónica al este de Ecuador, Perú, Bolivia y en Brasil al sur del Río Amazonas (Gardner y Creighton 2008b).

*Especímenes examinados* (73): Provincia de Maynas, Distrito de Punchana: Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (bosque primario), 1 hembra (MMD 3161);

Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (bosque secundario), 2 machos (MMD 3167, 3177). Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 12 hembras (MMD 4608, 4619, 4637, 4643, 4645, 4647, 4651, 4656, 4658, 4663, 4667, 4729) y 4 machos (MMD 4638, 4642, 4644, 4665); 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 3 hembras (MMD 4762, 4775, 4806) y 4 machos (MMD 4776, 4789, 4794, 4802); app. 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 7 hembras (MMD 4450, 4451, 4462, 4468, 4472, 4476, 4478) y 11 machos (MMD 4452, 4454, 4458, 4482, 4487, 4489, 4494, 4501, 4503, 4504, 4592); Camino a El Paujil, 1,8 km al O del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta, 3 hembras (MMD 3474, 3503, 3508) y 2 machos (MMD 3520, 3526); El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 1.5 km al E, 1 hembra (MMD 1654); Moralillo, 1.5 km E 400 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 machos (MMD 2201, 2213); Moralillo, 1.5 km E 500 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 3 hembras (MMD 728, 743, 762) y 1 macho (MMD 761); Ninarumi, 7.4 km al O y 1 km al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 2833) y 2 machos (MMD 2821, 2826); Paujil, O km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 3814); Peña Negra, 600 m al O del km 10 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 1302, 1308); Santo Tomás, 6 km al O del km 1 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 3376, 3389); Varillal, 1.8 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta, 3 hembras (MMD 1018, 1039, 1040) y 2 machos (MMD 1021, 1022); Varillal, 2 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 1034); Zungarococha, 5.2 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 592); Zungarococha, 6.5 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 560, 572).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell *et al.* 2000; Hice 2003; Hice y Velazco 2012).

*Comentarios:* Se registraron juveniles en enero y desde marzo a julio; subadultos en enero, marzo, mayo, junio, julio y noviembre. En enero, marzo, mayo, junio y julio se colectaron ejemplares con muda en el pelaje. Hembras con mamas desarrolladas se registraron en enero, de marzo a julio y en diciembre; hembras lactando en enero, marzo, mayo y junio; y una hembra preñada con dos fetos (CR = 25mm) en junio.

Solo dos especímenes se colectaron en áreas fuera de los bosques (uno en una zona de cultivo y otro en un área perturbada cercana a un camino), y el resto fueron capturados en bosque secundario (33) y en bosque primario (38). Se colectaron tanto en trampas Sherman (56) como Tomahawk (15), y dos ejemplares fueron colectados con la mano mientras trepaban un árbol durante el día. Tres ejemplares fueron colectados sobre troncos, uno a 50 cm, otro a 1 m y el tercero a 1,5 m.

En el intestino del ejemplar MMD 4503 se encontraron endoparásitos *Aspidodera* sp., *Trichuris* sp. (Nematoda) y *Giganthorhynchus ortizi* (Acanthocephala: Giganthorhynchidae); y en el ejemplar MMD 4451 se registró *Viannaia* sp. (Nematoda) (Tantalean *et al.* 2010).



*Metachirus nudicaudatus* (É. Geoffroy St.-Hilaire 1803)

*Distribución:* Esta especie se distribuye desde México hasta el norte de Argentina (Gardner y Dagosto 2008).

*Especímenes examinados* (33): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 2 hembras (MMD 4635, 4648); 13 de Febrero, Fundo Nemith, E km 33 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 3754) y 1 macho (MMD 3743); 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 2 hembras (MMD 4760, 4799) y 2 machos (CML 7581, MMD 4778); app. 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 4466, 4481); Camino a El Paujil, 1.8 km al O del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 3497) y 3 machos (MMD 3496, 3502, 3514); El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 1.5 km al E, 2 hembras (CML 7578, MMD 1666); Ex Petroleros, 300 m O km 39.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 4316); Moralillo, 1.5 km E 400 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 801); Moralillo, 1.5 km E 500 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 785, 2150) y 2 machos (CML 7579, MMD 2209); Paujil, O km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 3821, 3854) y 3 machos (MMD 3824, 3843, 3861); Peña Negra, 800 m al E del km 11 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (CML 7580, MMD 1240) y 3 machos (MMD 1273, 1283, 2553); San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 3782).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de Iquitos: Iquitos, Río Marañón (Brown 2004). Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell *et al.* 2000; Hice 2003; Hice y Velazco 2012).

*Comentarios:* Se registraron hembras lactando en los meses de enero, febrero, marzo, mayo, junio y octubre. Con excepción de las colectadas en enero, todas tenían crías, y dos correspondían a hembras subadultas con crías (camadas de 9 crías de CR = 20 a 21 mm). Este el primer caso en el que se reporta reproducción temprana en esta especie (ver Díaz y Flores 2008). Juveniles fueron colectados en mayo, junio, julio, septiembre, octubre y noviembre; y subadultos en junio y noviembre.

Catorce ejemplares fueron colectados en bosque primario y 19 en bosque secundario, dos en trampas Sherman y 31 en Tomahawk, todas colocadas en el suelo.

El ejemplar MMD 3782 resultó positivo para leptospirosis en el cultivo de riñones y de orina (J. M. Vinetz, comentario personal). Se reportó la presencia de *Ixodes luciae* en el ejemplar MMD 4778 (Díaz *et al.* 2007, 2009) y ácaros no identificados en al menos 10 ejemplares. Con respecto a los endoparásitos se registraron *Gigantorhynchus ortizi* (Acanthocephala: Gigantorhynchidae, MMD 3502), ninfas de Pentastomida (MMD 785, 3782, 3821), y los nemátodos *Aspidodera* sp. (Aspidoderidae, MMD 4316, 4799), *Physaloptera mirandai* (Physalopteridae, MMD 4778, 4799), *Viannaia* sp. (Viannaiidae, MMD 4799) y *Cruzia tentaculata* (Kathlaniidae, MMD 4316) (Tantalean *et al.* 2010).

*Monodelphis adusta* (Thomas 1897)

*Distribución:* Esta especie se ha registrado en elevaciones bajas y medias en los Andes

desde Panamá, Colombia y oeste de Venezuela hasta el norte de Bolivia (Pine y Handley 2008). Aunque de acuerdo a Solari (2007) *M. adusta* no se encuentra al sur del Río Amazonas, por lo que dicha especie no se encuentra en el sur Perú ni en toda Bolivia.

*Especímenes examinados* (2): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 1 macho (MMD 4599); Ex Petroleros, 300m O km 39,8 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 4305).

*Registros adicionales*: Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell *et al.* 2000; Hice 2003; Hice y Velazco 2012); Estación Biológica Allpahuayo, 110–180 m (Solari 2004 como *M. a. adusta*).

*Comentarios*: La distribución reportada por Pine y Handley (2008) no incluye el noreste de Perú, a pesar de que existen citas para el área de Iquitos. Durante este estudio sólo dos especímenes fueron colectados, uno en bosque primario y otro en bosque secundario, ambos en trampas de caída. En el ejemplar MMD 4599 se registró una larva de *Ixodes pararicinus* (Acari: Ixodidae) (Díaz *et al.* 2007), y se extrajo un endoparásito, *Podospalthium pedatum* (Trematoda: Diplostomatidae) del estómago del espécimen MMD 4305 (Tantalean *et al.* 2010).

*Monodelphis emiliae* (Thomas 1912)

*Distribución*: Esta especie se distribuye en Perú, Brasil y Bolivia (Pine y Handley 2008).

*Especímenes examinados*: Ninguno.

*Registros adicionales*: Provincia de Maynas, Distrito de Fernando Loes: Quebrada Aucayo (Pine y Handley 1984). Provincia de Requena, Distrito de Yaquerana: Nuevo San Juan, Río Gálvez (Jansa y Voss 2000).

*Comentarios*: La Quebrada Aucayo se ubica aproximadamente a 54 km al sudeste de Iquitos, corresponde a la localidad con registro de la especie más cercana al área de estudio; el ejemplar (FMNH 58955) fue colectado en dicha localidad en 1972 por P. Soini.

*Monodelphis handleyi* Solari 2007

*Distribución*: Esta especie es solo conocida de la localidad tipo en Perú (Solari 2007).

*Especímenes examinados*: Ninguno.

*Registros adicionales*: Provincia de Requena, Distrito de Requena: Centro de Investigaciones Jenaro Herrera (Solari 2007).

*Comentarios*: Esta especie, recientemente descrita, es similar a *M. adusta*, la localidad de colecta se ubica a 145 km al sudoeste de Iquitos.

*Monodelphis peruviana* (Osgood 1913)

*Distribución:* Presente solo en Perú y Bolivia (Solari 2007).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Requena, Distrito de Yaquerana: Nuevo San Juan, Río Gálvez (Solari 2007).

*Comentarios:* Esta especie fue aceptada como válida y diferente de *M. adusta* por Solari (2007). Fue colectada en simpatria con *M. emiliae* (Jansa y Voss 2000, Solari 2007).

*Philander andersoni* (Osgood 1913)

*Distribución:* Se distribuye en Venezuela, Brasil, Colombia, este de Ecuador, y noreste Perú en los valles de la falda oriental de los Andes hasta el departamento de Ucayali (Patton y Astua de Moraes 2008; Patton y da Silva 2008).

*Especímenes examinados* (10): Provincia de Maynas, Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 1 hembra (CML 7593) y 1 macho (MMD 4621); 13 de Febrero, Fundo Nemith, E km 33 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 3744); 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 2 machos (CML 7594, MMD 4810); app. 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 4453); Camino a El Paujil, 1,8 km al O del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (CML 7588) y 1 macho (CML 7589); San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 3768, 3775).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de Iquitos: Iquitos (AMNH M-98663, no examinado; Brown 2004; Thomas 1928); Rio Amazonas near Iquitos (Patton y da Silva 1997). Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell *et al.* 2000; Hice 2003; Hice y Velazco 2012); Quistococha (Brown 2004).

*Comentarios:* Una hembra juvenil y una lactando fueron registradas en octubre, tres hembras con crías fueron colectadas en marzo, mayo y julio, dos con cuatro crías (CR = 11 y 29 mm respectivamente), y una con dos (CR = 35mm). Estas hembras representan la primera cita de reproducción temprana en esta especie (Díaz y Flores 2008), habiéndose reportado una hembra juvenil y una subadulta con crías. Machos juveniles fueron capturados en junio y julio.

Dos de los ejemplares colectados en este estudio tenían la mitad de sus orejas de color blanco, un adulto y un ejemplar muy joven.

Los ejemplares fueron colectados en bosque maduro (siete especímenes) y bosque secundario (tres especímenes), todos en trampas Tomahawk colocadas en el suelo y cebadas con frutas.

Tres ejemplares resultaron positivos para leptospirosis, dos por cultivos de riñón y uno por cultivo de orina y riñón (Bharti *et al.* 2003). En cuatro ejemplares (CML 7594; MMD 3775, 4453, 4810) se registraron garrapatas (*Ixodes luciae*; Díaz *et al.* 2007, 2009). En el intestino de un ejemplar (CML 7594) se encontró *Trichuris* sp. (Tantalean *et al.* 2010).

*Philander mcilhennyi* Gardner y Patton 1972

*Distribución:* Esta especie solo se conoce en la cuenca Amazónica de Perú y Brasil (Patton y da Silva 2008).

*Especímenes examinados:* Ninguno.

*Registros adicionales:* Provincia de Requena, Distrito de Yaquerana: Nuevo San Juan, Río Gálvez (Patton y da Silva 2008).

*Comentarios:* *Philander mcilhennyi* fue registrado en Nuevo San Juan, aproximadamente a 160 km al sur de Iquitos. La presencia de la especie en el área de estudio es altamente probable.

*Philander olrogi* Flores, Barquez y Díaz 2008

*Distribución:* Esta especie es solo conocida para Bolivia y Perú (Flores *et al.* 2008).

*Especímenes examinados* (2): Provincia de Maynas: Distrito de San Juan: Paujil, 0 km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 machos (MMD 3480, 3865).

*Comentarios:* El ejemplar MMD 3865 fue capturado en bosque secundario con una trampa Tomahawk colocada cerca de un embalse artificial donde se crían peces, y el individuo MMD 3480 en una zona de ecotono entre bosque primario y un área abierta. Pacheco *et al.* (2009) consideran que el ejemplar aquí citado (MMD 3865) corresponde a *P. opossum* sobre la base un análisis bivariado que no es presentado en la publicación.

Por otro lado, la diagnosis de *P. olrogi* se basa en caracteres morfológicos (e.g. ausencia de pelos amarillos detrás de la oreja, forma de los nasales y de los arcos cigomáticos) que no son discutido por Pacheco *et al.* (2009) basando su decisión solo en la morfometría.

*Philander opossum* (Linnaeus 1758)

*Distribución:* Esta especie se distribuye desde el noreste de México hacia el sur a través de las tierras bajas del trópico de América Central y del Sur hasta Bolivia y centro sur de Brasil (Patton y da Silva 2008).

*Especímenes examinados* (154): Provincia de Maynas, Distrito de Belén: Comunidad Puerto Alegría, Río Itaya, 2 machos (MMD 5109, 5110). Distrito de Punchana: Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (área de cultivo y frutales), 1 macho (MMD 3182); Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (bosque maduro), 1 macho (MMD 3179); Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (bosque secundario), 1 macho (MMD 3159); Padrecocha, 2 hembras (MMD 2971, 2972) y 4 machos (MMD 2967, 2969, 2970, 2977); Padrecocha, Amazon Camp, 1 hembra (MMD 4985) y 3 machos (MMD 4984, 4986, 4987). Distrito de San Juan: 1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín), 3 machos (MMD 4613, 4628, 4634); 13 de Febrero, Fundo Nemith, E km 33 de la carretera Iquitos-Nauta, 5 hembras (MMD 3735, 3738, 3739, 3750, 3761) y 5 machos (MMD 3737, 3741, 3751, 3757, 3760); 2.9

km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco), 2 machos (MMD 4791, 4811); app. 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 4479, 4490) y 1 macho (MMD 4470); Camino a El Paujil, 1,8 km al O del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta, 6 hembras (MMD 3491, 3494, 3495, 3507, 3522, 3528) y 6 machos (MMD 3481, 3483, 3486, 3511, 3523, 3525); Caserío Santa Sofía, 500 m O, 1 hembra (MMD 4956) y 1 macho (MMD 4950); Corrientillo, km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 4.5 km O camino a Zungarococha, 1 macho (MMD 1995); El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 400 m al E, 1 macho (MMD 1650); El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 500 m al E, 1 hembra (MMD 1667); Ex Petroleros, 300 m O km 39,8 de la carretera Iquitos-Nauta, 7 hembras (MMD 4285, 4287, 4291, 4293, 4304, 4315, 1 liberada) y 7 machos (MMD 4281, 4282, 4284, 4290, 4294, 4302, 4303); km 22,7 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 hembras (MMD 2676, 2677) y 3 machos (MMD 2678, 2679, 2680); Los Delfines, km 9 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 3314); Moralillo, 1.5 km E 400 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 7 hembras (MMD 820, 823, 824, 825, 2167, 2214, 2215) y 6 machos (MMD 821, 822, 2178, 2181, 2218, 2221); Moralillo, 1.5 km E 500 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 835); Paujil, O km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta, 5 hembras (MMD 3830, 3835, 3839, 3868, 3869) y 8 machos (MMD 3829, 3836, 3848, 3862, 3864, 3866, 3867, 3870); Peña Negra, 200 m al E del km 10,7 de la carretera Iquitos-Nauta, 3 hembras (MMD 1312, 2559, 2587) y 8 machos (MMD 1255, 1288, 1289, 2558, 2569, 2570, 2577, 2578); Peña Negra, 600 m al O del km 10 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 2575) y 4 machos (MMD 1251, 2572, 2574, 2583); Peña Negra, 800 m al E del km 11 de la carretera Iquitos-Nauta, 2 machos (MMD 1242, 2571); San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta, 4 hembras (MMD 3769, 3773, 3774, 3792) y 3 machos (MMD 3772, 3784, 3801); Santo Tomás, 6 km al O del km 1 de la carretera Iquitos-Nauta, 7 hembras (MMD 3375, 3379, 3381, 3382, 3384, 3391, 3396) y 6 machos (MMD 3377, 3387, 3388, 3392, 3395, 3398); Varillal, 1.6 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 1033) y 1 macho (MMD 1041); Varillal, 2 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta, 3 hembras (MMD 1042, 1043, 1046) y 2 machos (MMD 1044, 1045); Varillal, 400 m O 200 m N del km 14 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 1016); Zungarococha, 5.2 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 macho (MMD 581); Zungarococha, 5.4 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 3 hembras (MMD 1939, 1973, 1974) y 3 machos (MMD 1988, 1992, 1993); Zungarococha, 6.5 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 1 hembra (MMD 550) y 3 machos (MMD 585, 593, 1940).

*Registros adicionales:* Provincia de Maynas, Distrito de Iquitos: Iquitos, left bank Río Marañon-Itaya (Brown 2004); Iquitos, Río Marañon 3° 46' S 73° 15' W, 106 m (Hershkovitz 1997, como *P. o. quica*). Distrito de San Juan: Estación Biológica Allpahuayo (Bunnell et al. 2000; Hice 2003; Hice y Velazco 2012).

*Comentarios:* Durante este trabajo se registraron juveniles desde febrero a noviembre y subadultos en febrero, marzo, desde mayo a agosto y desde octubre a diciembre. Hembras lactando se registraron en febrero, marzo, junio, julio, septiembre, octubre y noviembre; hembras preñadas en marzo, junio, septiembre, octubre y diciembre;

y hembras con crías en enero, febrero, marzo, junio, julio, septiembre, octubre y noviembre. Se registraron hembras con dos a cinco crías. Esta especie se reproduce a lo largo de todo el año con algunas hembras jóvenes y subadultas maduras sexualmente (ver Díaz y Flores 2008). Ejemplares con muda del pelaje fueron registrados en enero, febrero, mayo, junio, julio octubre y diciembre.

Seis ejemplares jóvenes fueron colectados con trampas Sherman y el resto con Tomahawk. Del total de ejemplares 31 fueron colectados en bosque primario, 94 en bosque secundario (1 liberado), 22 en áreas de cultivo o frutales, cinco en un ecotono entre área cultivada y bosque secundario y dos en un gramalotal (pastizal inundable). Seis ejemplares fueron colectados cerca del agua, en áreas inundables o aguas estancadas, ocho sobre troncos, dos en trampas a 2 m de altura y dos a medio metro de altura. Esta especie es la más abundante de todas las registradas en el área de estudio, representa más del 40% de las colectas y supera en más del doble a la que le sigue en abundancia que es *Marmosops noctivagus*, la que no alcanza el 20% de la muestra total.

Ocho ejemplares resultaron positivos para leptospirosis por cultivo de riñones, orina o ambos (Bharti *et al.* 2003; J. M. Vinetz comentario personal). En 16 ejemplares se registraron *Ixodes luciae* y en dos *Amblyomma* sp. (Díaz *et al.* 2007, 2009). Los endoparásitos registrados fueron *Podospalthium pedatum* (Trematoda: Diplostomatidae, MMD 3528), ninfas de Pentastomida en la pared del útero (MMD 3792), y cuatro nemátodos *Physaloptera* sp. (Physalopteridae, MMD 4479), *Aspidodera* sp. (Aspidoderidae, MMD 4291), y los trichúridos *Turgida turgida* (MMD 3769) y *Trichuris* sp. (MMD 4291) (Tantalean *et al.* 2010). El registro de *T. turgida* es la primera cita de esa especie para Perú.

#### Otras consideraciones

Los relevamientos para este estudio se realizaron entre diciembre de 2002 y diciembre de 2005, completando un total de 157 días de muestreo con un registro de 373 ejemplares (371 colectados y dos observados) de 14 especies. Del total de taxones incluidos en el tratamiento de especies (27), ocho (*Gracilinanus emiliae*, *Marmosa lepida*, *Marmosa macrotarsus*, *Marmosa rubra*, *Monodelphis emiliae*, *Monodelphis handleyi*, *Monodelphis peruviana* y *Philander mcilhennyi*) fueron registrados fuera del área de Iquitos y una de ellas (*M. demerarae*) necesita ser revisada para confirmar su presencia. De los 371 ejemplares colectados, 337 fueron capturados en el suelo y 12 en trampas arbóreas (100 en trampas Sherman y 249 en Tomahawk), 10 en trampas de caída (pitfall traps), nueve con la mano, uno en una red de niebla, dos especímenes fueron encontrados atropellados en la ruta (Tabla 2). Las trampas de caída fueron las más exitosas (1.69% éxito de captura), seguidas por las trampas Tomahawk 1.29% y Sherman 0.55%. Las trampas arbóreas fueron más exitosas que las del suelo, ya que en 287 trampas-noches se colectaron 12 ejemplares, mientras que en el suelo con 37,656 trampas-noches se capturaron 337 ejemplares, representando un 4.18 y un 0.89% de éxito de captura respectivamente. Por lo tanto, el éxito de captura en el suelo fue bajo mientras que en los árboles el valor puede considerarse de normal a alto si se compara con otros trabajos realizados en la Amazonía (Santos-Filho *et al.* 2012, Graipel 2003). El total de ejemplares colectados (371) fue alcanzado en 157 días de relevamiento y 37,949 noches-trampas (Figs. 5b, d).

Respecto al número de especies colectadas, ocho fueron capturadas en los primeros 25 días de muestreo alcanzando las 14 especies a los 150 días de relevamiento (Fig. 6a), siendo el número máximo de especies en el área de 27 (18 específicamente en Iquitos, si se considera a *M. demerarae* ausente en el área), esto significa que con mayor esfuerzo de muestreo o usando métodos alternativos (e.g. trampeo en el dosel) más especies pueden registrarse. En cuanto al número de trampas colocadas, siete especies se registraron en 5,000 noches-trampas llegando a las 14 con 34,542 noches-trampas (Fig. 6c).

**Tabla 2.** Cantidad de ejemplares colectados por cada método de colecta, los métodos convencionales incluyen trampas tipo Sherman y Tomahawk colocadas en el suelo.

| Especies                                  | Método de colecta |         |          |         |                |
|---|-------------------|---------|----------|---------|----------------|
|   | En el suelo       | Arbóreo | Por mano | Pitfall | Otros          |
| <i>Caluromys lanatus</i>                  | 3                 | 4       | 1        | 0       | 1 <sup>a</sup> |
| <i>Didelphis marsupialis</i> <sup>b</sup> | 27                | 0       | 2        | 0       | 0              |
| <i>Glironia venusta</i>                   | 1                 | 0       | 0        | 0       | 0              |
| <i>Marmosa (Micoureus) regina</i>         | 18                | 3       | 3        | 0       | 2 <sup>c</sup> |
| <i>Marmosa (Marmosa) sp.</i>              | 1                 | 0       | 0        | 1       | 0              |
| <i>Marmosops bishopi</i>                  | 2                 | 0       | 1        | 7       | 0              |
| <i>Marmosops impavidus</i>                | 8                 | 0       | 0        | 0       | 0              |
| <i>Marmosops neblina</i>                  | 6                 | 0       | 0        | 0       | 0              |
| <i>Marmosops noctivagus</i>               | 68                | 3       | 2        | 0       | 0              |
| <i>Marmosops sp.*</i>                     | 6                 | 0       | 0        | 0       | 0              |
| <i>Metachirus nudicaudatus</i>            | 33                | 0       | 0        | 0       | 0              |
| <i>Monodelphis adusta</i>                 | 0                 | 0       | 0        | 2       | 0              |
| <i>Philander andersoni</i>                | 10                | 0       | 0        | 0       | 0              |
| <i>Philander olrogi</i>                   | 2                 | 0       | 0        | 0       | 0              |
| <i>Philander opossum</i>                  | 152               | 2       | 0        | 0       | 0              |
| Total                                     | 337               | 12      | 9        | 10      | 3              |

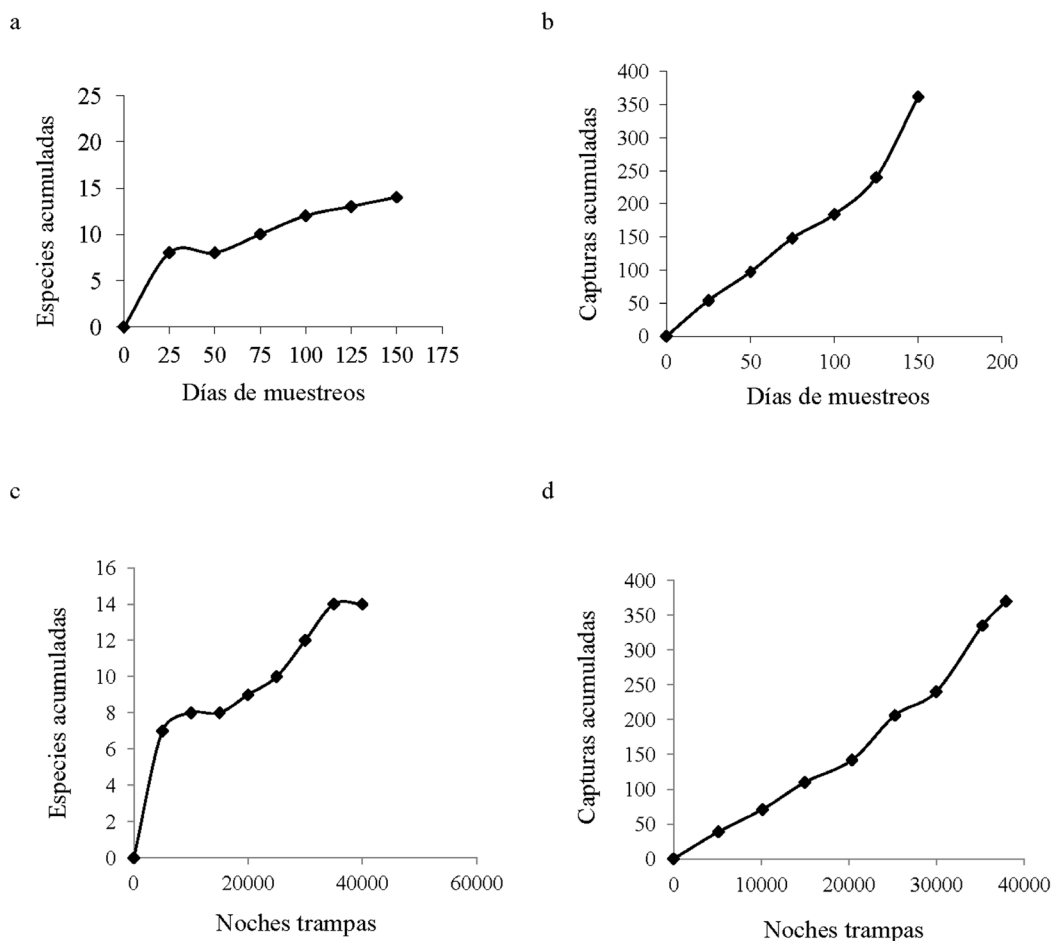
a. Especimen atropellado.  
b. Dos ejemplares fueron observados cruzando la carretera; no se consideran en la suma total. c. Un espécimen atrapado en una red de niebla y otro atropellado. \*Ejemplares conservados en alcohol que requieren confirmación, podrían pertenecer a *M. neblina* o *M. impavidus*.

La curva de acumulación de especies no alcanzó estabilidad, en el caso del cálculo con valores de abundancia el límite máximo del Chao 1 con un intervalo de confianza del 95% sugiere que se ha completado el muestreo en un 88.6%, y usando la incidencia los resultados fueron Chao 2: 14.24, Jackknife 1: 15.95 y Jackknife 2: 15.08, sugiriendo que el muestreo en el área de Iquitos se ha completado en un 98.3, 87.7 y 88.6% respectivamente; pero el límite máximo del Chao 2 con un intervalo de confianza del 95% señala que la representatividad es del 74.7% (Fig. 7), lo que indica que cuatro o cinco especies no fueron colectadas, aproximándose a valores reales si se consideran las citas de la literatura. Una especie (*Glironia venusta*) fue registrada solo por un individuo y tres especies (*Marmosa sp.*, *Monodelphis adusta* y *Philander olrogi*) fueron registradas por dos ejemplares.

La mayoría de los especímenes fueron colectados en bosque primario y bosque secundario (123 y 199 ejemplares respectivamente), solo 42 fueron capturados en otro tipo de hábitats con algún grado de perturbación, en su mayoría zonas de cultivo (29 de una especie, *Philander opossum*); y para siete ejemplares el hábitat no fue registrado o fueron colectados en el borde la carretera. Tres especies fueron colectadas más comúnmente en el bosque primario que en el bosque secundario, *Marmosops bishopi*, *Marmosops noctivagus* y *Philander andersoni* (Tabla 3).

## Discusión

De acuerdo a Voss y Emmons (1996) el mayor número de especies de marsupiales registrados en cualquier localidad específica de la Cuenca Amazónica es 12 (e. g. Cosha Cashu y Paskitza, sur de Perú). Pero desde 1996 han ocurrido muchos cambios taxonómicos y se han realizado numerosos relevamientos en la región, por lo que la diversidad conocida ha incrementado notablemente. Este trabajo, con tres años de muestreos, ha permitido registrar en un punto 14 especies, número que se incrementa a 19 confirmadas si se consideran las citas de la literatura en el área específica de Iquitos y a 27 si se extiende al área de influencia unos 200 km alrededor de Iquitos. Cabe destacar que los ejemplares de *M. demerarae* procedentes de Iquitos requieren confirmación. Algunas especies fueron muy abundantes (*P. opossum*, *M. nudicaudatus*, *D. marsupialis* y *M. regina*), mientras que otras solo fueron registradas por uno o dos ejemplares (*G. venusta*, *M. adusta* y *P. olrogii*).



**Figura 6.** Acumulación de especies y capturas por días de muestreos y noches trampas en el área de Iquitos (Perú). a) Número de especies acumuladas vs días de muestreos; b) Cantidad de individuos capturados acumulados vs días de muestreos; c) Número de especies acumuladas vs noches trampas; d) Cantidad de individuos capturados acumulados vs noches trampas.

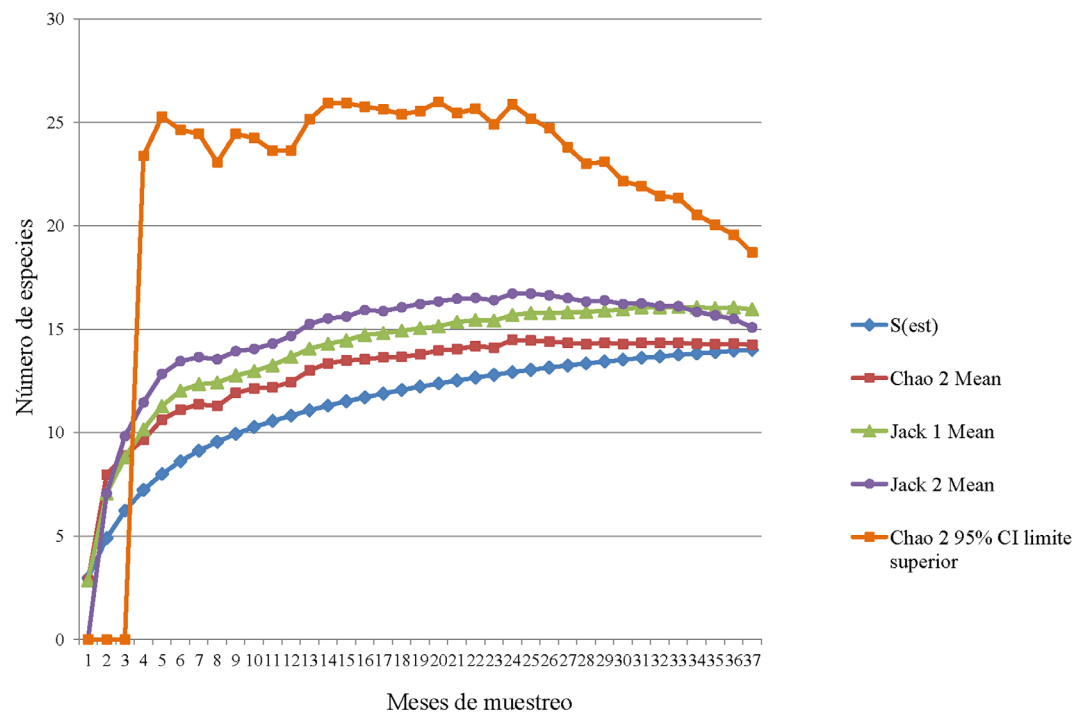
Los resultados de este estudio evidencian que la Amazonia Peruana es una de las áreas con mayor diversidad de marsupiales, aunque un incremento en los relevamientos, incorporando mayor cantidad de trampas en altura, permitirá agregar algunas especies o modificar las proporciones detectadas. Un serio problema en el área es que ha



**Tabla 3.** Cantidad de especímenes por área de colecta, bajo el subtítulo “otros” se consideran aquellos ejemplares colectados donde no se registró el hábitat específico o fueron colectados en el borde de la carretera.

| Especies                          | Hábitat         |                   |                 |      | Total por especie |
|-----------------------------------|-----------------|-------------------|-----------------|------|-------------------|
|                                   | Bosque primario | Bosque secundario | Área perturbada | Otro |                   |
| <i>Caluromys lanatus</i>          | 3               | 4                 | 1               | 1    | 9                 |
| <i>Didelphis marsupialis</i> *    | 9               | 14                | 4               | 2    | 29                |
| <i>Glironia venusta</i>           | 1               | 0                 | 0               | 0    | 1                 |
| <i>Marmosa (Micoureus) regina</i> | 6               | 13                | 4               | 3    | 26                |
| <i>Marmosa (Marmosa) sp.</i>      | 2               | 0                 | 0               | 0    | 2                 |
| <i>Marmosops bishopi</i>          | 9               | 1                 | 0               | 0    | 10                |
| <i>Marmosops impavidus</i>        | 2               | 4                 | 2               | 0    | 8                 |
| <i>Marmosops neblina</i>          | 0               | 5                 | 1               | 0    | 6                 |
| <i>Marmosops noctivagus</i>       | 38              | 33                | 1               | 1    | 73                |
| <i>Marmosops sp.**</i>            | 0               | 6                 | 0               | 0    | 6                 |
| <i>Metachirus nudicaudatus</i>    | 14              | 19                | 0               | 0    | 33                |
| <i>Monodelphis adusta</i>         | 1               | 1                 | 0               | 0    | 2                 |
| <i>Philander andersoni</i>        | 7               | 3                 | 0               | 0    | 10                |
| <i>Philander ologi</i>            | 0               | 2                 | 0               | 0    | 2                 |
| <i>Philander opossum</i>          | 31              | 94                | 29              | 0    | 154               |
| Total                             | 123             | 199               | 42              | 7    | 371               |

\* Dos ejemplares fueron observados cruzando la carretera no se consideraban en la suma total.  
 \*\*Ejemplares conservados en alcohol que requieren confirmación, podrían pertenecer a *M. neblina* o *M. impavidus*.



**Figura 7.** Curva de acumulación de especies usando diferentes estimadores.

sucumbido a las más altas tasas de deforestación tropical y degradación de los bosques, con una acelerada expansión de las fronteras y construcción de carreteras, lo que se suma a la inmigración espontánea o subsidiada por el gobierno (Peres *et al.* 2010). Es necesario realizar estudios profundos de la fauna de la región para obtener información que sirva de base para proveer fuertes políticas de manejo capaces de preservar las especies en esta región altamente fragmentada.

## Clave de identificación para las especies

(con un asterisco se indican aquellas especies probables para el área)

1. Longitud de la cola menor que la longitud de cabeza y cuerpo.....*Monodelphis*...2  
 1'. Longitud de la cola igual o mayor que la longitud de cabeza y cuerpo.....5
2. Tamaño mayor, cabeza y cuerpo mayor a 125 mm; pata 18 a 21 mm; cabeza y cadera rojizas.....*Monodelphis emiliae*\*  
 2'. Tamaño pequeño, cabeza y cuerpo menor a 125 mm; pata 13 a 18 mm; pelaje anteaado a marrón claro, sin áreas rojizas.....3
- 3 Longitud de la cola mayor a 65 mm.....*Monodelphis handleyi*\*  
 3'. Longitud de la cola menor a 60 mm.....4
4. Pelaje dorsal corto (3 mm); coloración amarronada con una débil área negruzca sobre las caderas; longitud cabeza y cuerpo mayor a 100 mm, longitud de la mandíbula igual o mayor a 6 mm.....*Monodelphis adusta*  
 4'. Pelaje dorsal más largo (4 mm); coloración marrón chocolate sin área negruzca sobre las caderas; longitud cabeza y cuerpo menor a 100 mm, longitud de la mandíbula menor a 6 mm.....*Monodelphis peruviana*\*
5. Patas posteriores con membranas interdigitales; patrón de coloración del pelaje dorsal con barras transversas pálidas y grises oscuras alternadas.....  
 .....*Chironectes minimus*  
 5'. Patas posteriores sin membranas interdigitales; pelaje dorsal sin el patrón de coloración descrito arriba.....6
6. Pelaje con largos pelos hirsutos.....*Didelphis*...7  
 6'. Pelaje sin largos pelos hirsutos.....8
7. Orejas completamente negras en adultos, negra en la base y punta blanca o rosada pálida en ejemplares jóvenes o subadultos; yugal del arco zigomático envuelve al escamoso por arriba y por abajo.....*Didelphis marsupialis*  
 7'. Orejas con base negra y punta blanca; yugal del arco zigomático no cubre al escamoso por arriba.....*Didelphis albiventris*
8. Manchas claras supraorbitales del pelaje presentes.....9  
 8'. Manchas claras supraorbitales del pelaje ausentes.....13
9. Manchas claras supraorbitales del pelaje blancas; dorso de coloración uniformemente oscura o grisácea; cráneo con procesos supraorbitales evidentes.....*Philander*...10

- 9'. Manchas claras supraorbitales del pelaje amarillentas; dorso de coloración parduzca; cráneo con procesos supraorbitales ausentes, región interorbital suavemente redondeada.....*Metachirus nudicaudatus*
10. Dorso gris parduzco, línea media dorsal negruzca ausente o pobremente definida; cola unicolor ó 3/5 distales sin pigmento.....11
- 10' Dorso con una línea media dorsal negruzca bien definida; cola bicolor, 1/2 o 4/5 distal sin pigmento.....12
11. Rostro corto y ancho; 3/4 anteriores de los nasales cortos y anchos; proceso timpánico dorsal delgado.....*Philander olrogi*
- 11' Rostro y nasales más largos y estrechos; proceso timpánico dorsal ancho.....  
.....*Philander opossum*
12. Pelaje a lo largo de la mitad de la espalda relativamente corto aproximadamente 10 mm; base de pelos de la cola se extiende cerca del 18% de la longitud de la cola; manchas crema en la base media de la oreja presente .....  
*Philander andersoni*
- 12' Pelaje a lo largo de la mitad de la espalda largo aproximadamente 18 mm; base de pelos de la cola se extiende cerca del 23% de la longitud de la cola, manchas crema en la base media de la oreja ausentes.....*Philander mcilhennyi*\*
13. Tamaño grande de aspecto robusto, longitud total mayor a 400 mm.....14
- 13' Tamaño mediano a pequeño, longitud total menor a 400 mm.....16
14. Dos bandas negras anchas se extienden desde el antebrazo sobre los hombros y bajan a cada lado de la espalda.....*Caluromysiops irrupta*
- 14' Bandas sobre los hombros y espalda ausentes.....15
15. Cola completamente peluda hasta el extremo; crestas supraorbitales anchas y elongadas se extienden desde el extremo posterior de los nasales hasta la sutura fronto-parietal.....*Glironia venusta*
- 15' Cola con pelos 1/10 de la mitad proximal de su longitud; crestas supraorbitales grandes y proyectadas.....*Caluromys lanatus*
16. Pelaje largo, denso y lanoso; garras grandes y fuertes; almohadillas anterior y posterior de los miembros posteriores unidas.....*Marmosa (Micoureus)*...17
- 16' Pelaje corto y aterciopelado; garras más pequeñas; almohadillas anterior y posterior de los miembros posteriores separados.....18
17. Pelaje largo (12 mm); base de la cola con pelos que se extienden entre 30 a 50 mm; constricción postorbital menor a 7 mm; hilera superior de dientes más larga, mayor a 9 mm; AZ/IOC2 menor a 4.....*Marmosa (Micoureus) regina*

- 17' Pelaje más corto (10 mm); pelos en la base de la cola se extienden menos de 30 mm; constricción postorbital mayor a 7 mm; hilera superior de dientes más corta, menor a 9 mm; AZ/IOC2 mayor a 4.....*Marmosa (Micoureus) demerarae*
18. Miembros anteriores mesaxónicos; almohadilla entre el tercer y cuarto dedo de los miembros posteriores más pequeños comparados con los que se ubican entre el segundo y tercer dígito; el pelo central del triplete de cada escama caudal peciolado, grueso, y más fuertemente pigmentado que los laterales; proceso supraorbital romo; caninos inferiores cortos y rectangulares (premolariformes)...  
*Marmosops*...19
- 18' Miembros anteriores paraxónicos; almohadillas en la base de los dedos (2-3 y 3-4) subiguales; pelos de las escamas caudales no como se describe arriba; procesos supraorbital terminados en punta; caninos inferiores más largos que los premolares y puntiagudos.....22
19. Tamaño grande, longitud total generalmente mayor a 320 mm; longitud cóndilo-incisivo mayor a 37 mm; región abdominal blanco o crema, a veces con una banda lateral estrecha con la base de los pelos grises; borde supraorbital marcado usualmente presente.....*Marmosops noctivagus*
- 19' Menor tamaño, longitud total generalmente menor a 320 mm; longitud cóndilo-incisivo menor a 37 mm; blanco de la región abdominal reducido por una banda de pelos con bases grises; borde suprarorbital ausente.....20
20. Vacuidades palatales ausentes; cúspide accesoria de los caninos superiores presente; macho con un tubérculo lateral carpal grande con forma de hoja de bisturí.....*Marmosops bishopi*
- 20' Vacuidades palatales presentes; cúspide accesoria de los caninos superiores ausente; macho con un tubérculo lateral carpal como una protuberancia.....21
21. Banda marginal de pelos de bases grises ancha en la región abdominal; caninos superiores anterior-posteriormente largo; indentación labial en M2 y M3 superficial.....*Marmosops neblina*
- 21' Banda marginal de pelos de bases grises estrecha en la región abdominal; caninos superiores anterior-posteriormente cortos; indentación labial en M2 y M3 profunda.....*Marmosops impavidus*
22. Vacuidades reducidas, paladar relativamente no fenestrado; mamas abdominales.....*Marmosa (Marmosa)*...23
- 22' Vacuidades grandes, paladar fenestrado; mamas abdominales y pectorales.....26
23. Tamaño pequeño, longitud de cabeza y cuerpo menor a 120 mm; abdomen blanco crema.....*Marmosa (Marmosa) lepida\**
- 23' Tamaño mayor, longitud de cabeza y cuerpo mayor a 120 mm; abdomen entre salmón a amarillo o naranja, pero nunca blanco crema.....24

24. Vientre de color claro entre salmón y amarillo; procesos supraorbitales grandes y puntiagudos.....25
- 24' Vientre naranja; procesos supraorbitales no expandidos.....*Marmosa (Marmosa) rubra\**
25. Glándula gular ausente; caninos superiores con margen anterior y posterior basales paralelos, curvándose en la mitad o 2/3 distales, confiriéndole al diente un aspecto rectilíneo.....*Marmosa (Marmosa) macrotarsus\**
- 25' Glándula gular presente; caninos superiores con margen anterior y posterior basales no paralelos, curvatura en el margen posterior basal le confiere al dientes un aspecto curvo.....*Marmosa (Marmosa) waterhousei*
26. Dos pares de mamas abdominales inguinales; escamas caudales grandes; premolar superior deciduo muy pequeño y no molariforme; órbitas grandes y caja craneana expandida.....*Hyladelphys kalinowskii*
- 26' Más de dos pares de mamas; escamas caudales más pequeñas; premolar superior deciduo de mayor tamaño y molariforme; órbitas más pequeñas y caja craneal menos expandida.....*Gracilinanus emiliae\**

## Agradecimientos

Un inmenso agradecimiento a V. Linares, S. Mananita, H. Portocarrero, C. Ahuanari, R. Angulo, y los estudiantes de la Universidad Nacional de San Marcos, por su colaboración tanto en el campo como en el laboratorio. El trabajo de campo fue subsidiado por United States Public Health Service National Institute of Allergy and Infectious Diseases, Estados Unidos de América (becas R01TW005860, D43TW007120 y K24AI068903). Un especial agradecimiento a J. M. Vinetz el investigador principal de las becas que subsidiaron el trabajo de campo por su apoyo constante durante los cuatro años que se desarrolló este proyecto. Y al Instituto Nacional de Recursos Naturales (INRENA), Ministerio de Agricultura of Perú por los permisos de captura y colecta de los ejemplares aquí citados. Finalmente a R. M. Barquez por la revisión del manuscrito original y por sus aportes, al editor asociado y los revisores cuyas valiosas sugerencias ayudaron a mejorar el trabajo.

## Literatura citada

- ANGULO, S. R., y M. M. DÍAZ. 2004. Nuevos registros de *Sphaeronycteris toxophyllum* para la cuenca Amazónica de Perú. *Mastozoología Neotropical* 11:233-236.
- BARKLEY, L. J. 2008. Género *Glironia* Thomas, 1912. Pp. 12–14 en *Mammals of South America*. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- BHARTI, A., J. E. NALLY, M. A. MATTHIAS, J. N. RICARDI, M. M. DÍAZ, M. A. LOVETT, P. N. LEVETT, R. H. GILMAN, M. R. WILLIG, E. GOTUZZO, y J. M. VINETZ. 2003. Leptospirosis: A Zoonotic Disease of Global Importance. *THE LANCET Infectious Diseases*, Gran Bretaña 3:757–71.

- BRACK, A.** 1986. Ecología de un país complejo. Pp. 177-319 en La Gran Geografía del Perú: Naturaleza y Hombre. (Mejía Baca, J. ed.). Tomo 2. Editorial Manfer-Mejía Baca. Barcelona, España.
- BRACK, A.** 2008. Perú país de bosques. Editorial Graph & Consult. Lima, Perú.
- BROWN, B. E.** 2004. Atlas of New World Marsupials. Field Museum of Natural History. Fieldiana Zoology, Chicago, EE.UU., New Series 102.
- BUNNELL, J. B., C. L. HICE, D. M. WATTS, V. MONTRUEIL, R. B. TESH, Y J. M. VINETZ.** 2000. Detection of pathogenic *Leptospira* spp. infections among mammals captured in the Peruvian Amazon basin region. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 63:255-258.
- CÁCERES, N. C., Y A. P. CARMINOTTO.** 2006. *Caluromys lanatus*. Mammalian Species 803:1-6.
- CEBALLOS, G., Y P. R. EHRLICH.** 2006. Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences 103:19374-19379.
- CERQUEIRA, R., Y C. J. TRIBE.** 2008. Género *Didelphis* Linnaeus, 1758. Pp. 17–25 en Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats (Gardner, A. L. ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- COLWELL, R. K.** 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2.
- COLWELL, R. K., C. X. MAO, Y J. CHANG.** 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. Ecology 85:2717–2727.
- CREIGHTON, G. K., Y A. L. GARDNER.** 2008. Género *Marmosa* Gray, 1821. Pp. 51–61 en Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats (Gardner, A. L. ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- DÍAZ, M. M., Y D. A. FLORES.** 2008. Early reproduction onset in four species of Didelphimorphia in the Peruvian Amazonia. Mammalia 72:126–130.
- DÍAZ, M. M., Y M. R. WILLIG.** 2004. Nuevos registros de *Glironia venusta* y *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia) para Perú. Mastozoología Neotropical 11:185–192.
- DÍAZ, M. M., D. A. FLORES, Y R. M. BARQUEZ.** 1998. Instrucciones para la preparación y conservación de mamíferos. PIDBA (Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina), Publicaciones Especiales 1. Tucumán, Argentina.
- DÍAZ, M. M., D. A. FLORES, Y R. M. BARQUEZ.** 2002. A new species of gracile mouse opossum, genus *Gracilinanus* (Didelphimorphia: Didelphidae), from Argentina. Journal of Mammalogy 83:824–833.
- DÍAZ, M. M., S. NAVA, Y A. A. GUGLIEMONE.** 2009. Some aspects of the ecology of *Ixodes luciae* Sénevet, 1940 (Acari: Ixodidae) in Peruvian Amazon. Acta Amazonica 34:995–1000.
- DÍAZ, M. M., S. NAVA, J. M. VENZAL, N. SÁNCHEZ, Y A. A. GUGLIEMONE.** 2007. A tick collection from Peruvian Amazon with new host records for species of *Ixodes* Latreille, 1795 (Acari: Ixodidae) and *Ornithodoros* Koch, 1844 (Acari: Argasidae). Systematic and Applied Acarology 12:127–133.
- DÍAZ-N, J. F.** 2012. New records of *Marmosops noctivagus* (Tschudi, 1845) (Didelphimorphia: Didelphidae) and first record of *Marmosops bishopi* (Pine, 1981) for Colombia. Check List 8:805-809.

- EMMONS, L. H.** 2008. Género *Caluromysiops*. Pp. 11–12 en Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- EMMONS, L. H., y F. FEER.** 1990. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide. The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- EMMONS, L. H., y F. FEER.** 1997. Neotropical Rainforest Mammals, a Field Guide. 2da edición. The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- FLORES, D. A., y M. M. DÍAZ.** 2009. Postcranial skeleton of *Glironia venusta*: a comparison with *Caluromys* and *Caluromysiops*. *Zoosystematic and Evolution* 85:311–339.
- FLORES, D. A., R. M. BARQUEZ, y M. M. DÍAZ.** 2008. A new species of *Philander* Tiedemann, 1808 (Didelphimorphia, Didelphidae) from Bolivia and Peru. *Mammalian Biology* 73:14–24.
- GARCÍA VILLACORTA, R., M. AHUITE REÁTEGUI, y M. OLÓRTEGUI ZUMAETA.** 2003. Clasificación de Bosques sobre Arena Blanca de la Zona Reservada Allpahuayo-Mishana. *Folia Amazónica* 14:17–33.
- GARDNER, A. L.** 1993. Orden Didelphimorphia. Pp. 15–23 en Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference (Wilson, D. E., y D. M. Reeder, eds.). 2nd edition. Smithsonian Institution Press. American Society of Mammalogists. Washington, EE.UU.
- GARDNER, A. L.** 2005. Orden Didelphimorphia. Pp. 3–18 en Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference (Wilson, D. E., y D.M. Reeder, eds.). 3<sup>rd</sup> Edition. The Johns Hopkins University Press. Maryland, EE.UU.
- GARDNER, A. L.** 2008a. Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- GARDNER, A. L.** 2008b. Cohorte Marsupialia. Pp. 1–11 en 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.** 2008c. Género *Hyladelphys*. Pp. 50 en 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 G. K. CREIGHTON.** 2008a. Género *Micoureus*. Pp. 61–74 en 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 G. K. CREIGHTON.** 2008b. Género *Marmosops*. Pp. 61–74 en 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 M. DAGOSTO.** 2008. Tribu Metachirini. Pp. 35–39 en Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- GENTRY, A. H.** 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85:156–159.
- GENTRY, A. H., y R. ORTIZ-S.** 1993. Patrones de composición florística en la Amazonia peruana. Pp. 155–166 en Amazonia peruana vegetación húmeda subtropical en el llano subandino (Kalliola, R., Puhakka M., y W. Danjoy, eds.). Proyecto

- Amazonia Universidad de Turku (PAUT) and Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ONERN). Jyväskylä, Finlandia.
- GRAIPEL, M.** 2003. Simple ground-based method for trapping small mammals in the forest canopy. *Mastozoología Neotropical* 10:177-181.
- GUTIÉRREZ, E. E., S. JANSA, Y R. VOSS.** 2010. Molecular systematic of mouse opossums (Didelphidae: *Marmosa*): assessing species limits using mitochondrial DNA sequences, with comments on phylogenetic relationships and biogeography. *American Museum Novitates* 3692:1-22.
- GUTIERREZ, E. E., P. J. SORIANO, R. V. ROSSI, J. J. MURILLO, J. OCHOA-G, Y M. AGUILERA.** 2011. Occurrence of *Marmosa waterhousei* in the Venezuelan Andes, with comments on its biogeographic significance. *Mammalia* 75:381-386.
- HERSHKOVITZ, P.** 1997. Composition of the family Didelphidae Gray, 1821 (Didelphoidea: Marsupialia), with a review of the morphology and behavior of the included four-eyed opossums of the genus *Philander* Tiedemann, 1808. *Fieldiana Zoology* 86:1-103.
- HICE, C. L.** 2001. Records of a few rare mammals from northeastern Peru. *Mammalia Biology* 66:317-319.
- HICE, C. L.** 2003. The non-volant mammals on the Estación Biológica Allpahuayo assessment of the natural history and community ecology of a proposed reserve. Doctoral Dissertation Thesis. Faculty of Texas Tech University. Lubbock, EE:UU.
- HICE, C. L., Y P. M. VELAZCO.** 2012. The non-volant mammals of the Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, Loreto, Perú. *Special Publication of Texas Tech University* 60:1-135.
- HICE, C. L., P. M. VELAZCO, Y M. R. WILLIG.** 2004. Bats of the Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, northeastern Peru, with notes on community structure. *Acta Chiropterologica* 6:319-334.
- HUTTERER, R., M. VERHAAGH, J. DILLER, Y R. PODLOUCKY.** 1995. An inventory of mammals observed at Panguana Biological Station, Amazonian Peru. *Ecotropica* 1:3-20.
- IZOR, R. J., Y R. H. PINE.** 1987. Notes on the black-shouldered opossum, *Caluromysiops irrupta*. Pp. 117-124 en *Studies in Neotropical mammalogy, essays in honor of Philips Hershkovitz (Patterson, B. D., y R. M. Timm, eds.)*. *Fieldiana Zoology*. Chicago, EE.UU.
- JANSA, S. A., Y R. S. VOSS.** 2000. Phylogenetics studies on didelphid marsupials I. Introduction and preliminary results from nuclear IRBP gene sequences. *Journal of Mammalian Evolution* 7:43-77.
- JANSA, S. A., Y R. S. VOSS.** 2005. Phylogenetic relationships of the marsupial genus *Hyladelphys* based on nuclear gene sequences and morphology. *Journal of Mammalogy* 86:853-865.
- LEITE PITMAN, M. R. P., H. BECK Y P. M. VELAZCO.** 2003. Mamíferos terrestres y arbóreos de la selva baja del Amazonia Peruana: entre los ríos Manu y Alto Purús. Pp. 109-122, 330-334 en *Alto Purús: Biodiversidad, Conservación y Manejo* (Leite Pitman, M. R. P. N. C. A. Pitman, y P. C. Alvarez, eds.). Center for Tropical Conservation, Duke University. Durham, EE.UU.



- LEMOS, B., Y R. CERQUEIRA. 2002. Morphological and morphometric differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae, *Didelphis*). *Journal of Mammalogy* 83:354–69.
- LEW, D., Y R. PÉREZ-HERNÁNDEZ. 2004. Una nueva especie del género *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) de la sierra de Lema, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 159-160:7–25.
- LEW, D., R. PÉREZ-HERNÁNDEZ, Y J. VENTURA. 2006. Two new species of *Philander* (Didelphimorphia, Didelphidae) from northern South America. *Journal of Mammalogy* 87:224–237.
- MADIGOSKY, S.R. Y I. VATNICK. 2000. Microclimatic characteristics of primary tropical Amazonian rain forest, ACEER, Iquitos, Perú. *Selbyana* 21:165-172.
- MUSTRANGI, M. A., Y J. L. PATTON. 1997. Phylogeography and systematics of the slender mouse opossum *Marmosops* (Marsupialia, Didelphidae). *University of California Publications Zoology* 130:1–86.
- PACHECO, V., R. CADENILLAS, E. SALAS, C. TELLO, Y H. ZEBALLOS. 2009. Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista Peruana de Biología* 16:5–32.
- PATTERSON, B. Y S. SOLARI. 2008. *Caluromysiops irrupta*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 06 December 2013.
- PATTON, J. L., Y D. ASTUA DE MORAES. 2008. *Philander andersoni*. En: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 03 December 2013.
- PATTON, J. L., Y M. N. F. DA SILVA. 1997. Definition of species of pouched four-eyed opossums (Didelphidae, *Philander*). *Journal of Mammalogy* 78:90–102.
- PATTON, J. L., Y M. N. F. DA SILVA. 2008. Género *Philander*. Pp. 27–35 en *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- PATTON, J. L., B. BERLIN, Y E. A. BERLIN. 1982. Aboriginal perspectives of a mammal community in Amazonian Peru: knowledge and utilization patterns among the Aguaruna Jivaro. Pp. 111–128 en *Mammalian Biology in South America* (Mares, M. A., y H. H. Genoways, eds.). Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology. University of Pittsburgh. Pittsburgh, EE.UU.
- PATTON, J. L., M. N. F. DA SILVA, Y J. R. MALCOLM. 2000. Mammals of the Rio Juruá: Evolutionary and ecological diversification within Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244:1–306.
- PERES, C. A., T. A. GARDNER, J. BARLOW, J. ZUANON, F. MICHALSKI, A. C. LEES, I. C. G. VIEIRA, F. M. S. MOREIRA, Y K. J. FEELEY. 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biological Conservation* 143:2314-2327.
- PINE, R. H., Y C. O. HANDLEY JR. 1984. A review of Amazonian short-tailed opossum *Monodelphis emiliae* (Thomas). *Mammalia* 48:239–245.
- PINE, R. H. Y C. O. HANDLEY JR. 2008. Género *Monodelphis*. Pp. 82–107 en *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.

- ROSSI, R. V.** 2005. Revisão taxonômica de *Marmosa* Gray, 1821 (Didelphimorphia, Didelphidae), Tesis doctoral no publicada. Universidade de São Pablo, 2 volúmenes.
- ROSENZWEIG, M. L.** 1992. Species diversity gradients: We know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy* 73:715-730.
- SANTOS-FILHO, M., C. A. PERES, D. J. DA SILVA Y T. M. SANAIOTTI.** 2012. Habitat patch and matrix effects on small-mammal persistence in Amazonian forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 21:1127-1147.
- SOLARI, S.** 2004. A new species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from southeastern Peru. *Mammalian Biology* 69:145-152.
- SOLARI, S.** 2007. New species of *Monodelphis* (Didelphimorphia:Didelphidae) from Peru, with notes on *M. adusta* (Thomas, 1897). *Journal of Mammalogy* 88:319-329.
- SOLARI, S., E. VIVAR, P. M. VELAZCO, J. J. RODRÍGUEZ, D. E. WILSON, R. J. BAKER Y J. L. MENA.** 2001. The small mammal community of the Lower Urubamba Region, Peru. Pp. 171-181 en *Urubamba: The biodiversity of a Peruvian rainforest* (Alonso, A., F. Dallmeier y P. Campbell, eds.). *SI/MAB Series 7*. Washington, EE.UU.
- STEIN, B. R., Y J. L. PATTON.** 2008. Subfamilia Didelphinae. Tribu Didelphini. Género *Chironectes*. Pp. 14-17 en *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- TAFUR RENGIFO, L.** 2001. Distrito Iquitos, Capital Iquitos. Pp. 131-152. Kanatoari, Iquitos.
- TANTALEAN, M., M. M. DÍAZ, N. SÁNCHEZ, Y H. PORTOCARRERO.** 2010. Endoparásitos de micromamíferos del noroeste de Perú. 1. Helmintos de marsupiales. *Revista Peruana de Biología* 17:207-213.
- TATE, G. H. H.** 1933. A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*, with a discussion of the adaptive radiation of the murine opossums (*Marmosa*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 66:1-250.
- THOMAS, O.** 1928. The Godman-Thomas expedition to Peru.-VII. On mammals obtained by Mr. Hendeel at Pebas and Iquitos, Upper Amazons. *Annals and Magazine of Natural History* 2:285-294.
- TIRIRA, D.G.** 2010. Mamíferos del Ecuador: diversidad. Versión 3.1. Ediciones Murciélagos Blanco. Quito. <http://www.mamiferosdeecuador.com/diversidad/didelphimorphia/didelphidae/174-marmosops-neblina-gardner-1990.html> (accessed January 2014).
- TUOMISTO, H.** 1993. Clasificación de vegetación en la selva baja peruana. Pp- 103-112 en: *Amazonia Peruana – vegetación húmeda tropical en el llano subandino* (R. Kalliola, M. Puhakka, y W. Dajoy, eds.). Proyecto Amazonía. Universidad de Turku-ONERN. Finlandia.
- VILLAREJO, A.** 1979. Así es la selva. Publicaciones CETA, Iquitos, Perú.
- VOSS, R. S., Y L. H. EMMONS.** 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230:1-115.

- Voss, R. S., y S. A. JANSÁ.** 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 322:1–177.
- Voss, R. S., A. L. GARDNER, y S. A. JANSÁ.** 2004. On the relationships of “*Marmosa formosa*” Shamel, 1930 (Marsupialia: Didelphidae), a phylogenetic puzzle from Chaco of Northern Argentina. *American Museum Novitates* 3442:1–18.
- Voss, R. S., D. P. LUNDE, y N. B. SIMMONS.** 2001. Mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 263:1–236.
- Voss, R. S., D. W. FLECK, y S. A. JANSÁ.** 2009. On the diagnostic characters, ecogeographic distribution, and phylogenetic relationships of *Gracilinanus emiliae* (Didelphimorphia: Didelphidae: Thylamyini). *Mastozoología Neotropical* 16:433–443.
- WOODMAN, N., N. A. SLADE, R. M. TIMM, y C. A. SCHMIDT.** 1995. Mammalian community structure in lowland tropical Peru, as determined by removal trapping. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113:1–20.
- WOODMAN, N., R. M. TIMM, R. ARANA-C., V. PACHECO, C. A. SCHMIDT, E. D. HOOPER, y C. PACHECO-A.** 1991. Annotated checklist of the mammals of Cuzco Amazónico, Peru. *Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas* 145:1–12.

---

*Sometido: 17 de diciembre de 2013*

*Revisado: 27 de febrero de 2014*

*Aceptado: 25 de marzo de 2014*

*Editor asociado: Robert Owen*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

## **Apéndice 1**

Lista de localidades en orden alfabético por provincias, los distritos se indican entre paréntesis y coordenadas geográficas.

### PROVINCIA DE MAYNAS

1 km E km 25.3 de la carretera Iquitos-Nauta (Fundo San Martín) (Distrito de San Juan) -3.96590000 -73.40431667. 13 de Febrero, Fundo Nemith, E km 33 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -4.02540000 -73.42960000. 13 de Febrero, km 33.6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -4.02708333 -73.43408333. 2.9 km E del km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (caserío Palo Seco) (Distrito de San Juan) -3.99581667 -73.40598333. 25 km S Iquitos (Distrito de San Juan) -3.94466389 -73.60375278. app. 500 m E km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San

Juan) -3.98711667 -73.41533333. Camino a El Paujil, 1.8 km al O del km 35 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -4.02028333 -73.44645000. Caserío Santa Sofía, 500 m O (Distrito de San Juan) -3.77736667 -73.35860000. Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (Distrito de Punchana) -3.70990000 -73.30283333 (Bosque primario). Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (Distrito de Punchana) -3.70853333 -73.30103333 (Bosque secundario). Comunidad de Manacamiri, Río Nanay, Fundo Morropón (Distrito de Punchana) -3.70678333 -73.29885000 (Área de cultivo y frutales). Comunidad Puerto Alegría, Río Itaya (Distrito de Belén) -3.83553333 -73.30605000. Corrientillo, km 6 de la carretera Iquitos-Nauta, 4.5 km O camino a Zungarococha (Distrito de San Juan) -3.83258333 -73.36250000. El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 1.5 km al E (Distrito de San Juan) -3.96683333 -73.39366667. El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 400 m al E (Distrito de San Juan) -3.96023333 -73.41645000. El Dorado, km 25 de la carretera Iquitos-Nauta, app. 500 m al E (Distrito de San Juan) -3.96165000 -73.39906667. Estación Biológica Allpahuayo (Distrito de San Juan) -3.94466389 -73.60375278. Estación Biológica Allpahuayo, 110–180 m (Distrito de San Juan) -3.94466389 -73.60375278. Estación Biológica Allpahuayo, approximately 25 km southwest of Iquitos in the Peruvian department of Loreto (Distrito de San Juan) -3.94466389 -73.60375278. Ex Petroleros, 300 m O km 39.8 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -4.07900000 -73.45300000. Iquitos (Distrito de Iquitos) -3.74972222 -73.25000000. Iquitos, 106 m (Distrito de Iquitos) -3.74972222 -73.25000000. Iquitos, left bank Río Marañon-Itaya (Distrito de Iquitos) -3.75000000 -73.20000000. Iquitos, Río Marañon (Distrito de Iquitos) -3.76666667 -73.25000000. Iquitos, Río Marañon, 106 m (Distrito de Iquitos) -3.76666667 -73.25000000. km 17.6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.91683333 -73.36536389. km 19 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.92381667 -73.37508333. km 20 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.92410000 -73.37640000. km 22.7 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.93951667 -73.39516667. km 23.5 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.94521111 -73.39958333. km 27 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.97008333 -73.41863333. Lago Miraño, Río Napo (Distrito de Mazán) -3.41666667 -73.06666667. Los Delfines, km 9 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.84748333 -73.33973333. Mazanillo (Distrito de Belén) -3.82808333 -73.21951667. Moralillo, 1.5 km E 400 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.90905000 -73.34306667. Moralillo, 1.5 km E 500 m S del km 15.2 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.90631667 -73.34361667. Mouth of Rio Curaray (Distrito Napo) -2.36666667 -74.08333333. Ninarumi, 7.4 km al O y 1 km al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.84983333 -73.37393333. Ninarumi, 7.4 km al O y 500 m al SE del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.84391667 -73.38165000. Orosa (Distrito Las Amazonas) -3.43333333 -72.11666667. Padrecocha (Distrito de Punchana) -3.69150000 -73.28533333. Padrecocha, Amazon Camp (Distrito de Punchana) -3.68945000 -73.28315000. Paujil, O km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -4.05878333 -73.44225000. Peña Negra, 200 m al E del km 10.7 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.86615000 -73.33295000. Peña Negra, 600 m al O del km 10 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan)

-3.85536667 -73.34515000. Peña Negra, 800 m al E del km 11 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.87326667 -73.33555000. Quebrada Aucayo 54.3 km al SE de Iquitos (Distrito de Fernando Loes) -3.83333333 -73.08333333. Quebrada de Orán (Distrito Las Amazonas) -3.41666667 -72.58333333. Quistococha (Distrito de San Juan) -3.81666667 -73.31666667. Quistococha, 110 m (Distrito de San Juan) -3.81666667 -73.31666667. Río Amazonas near Iquitos (Distrito de Iquitos) sin localidad específica. Río Nanay sin localidad específica. San Lucas, O km 43 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -4.10411667 -73.46318333. Santo Tomás, 6 km al O del km 1 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.80968333 -73.33813333. Varillal, 1.6 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.87430000 -73.35895000. Varillal, 1.8 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.87716667 -73.36290000. Varillal, 2 km O del km 13.6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.88003333 -73.36685000. Varillal, 400 m O 200 m N del km 14 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.88248333 -73.35480000. Zona Reservada Pucacuro (Distrito de Alto Nanay) -2.49330000 -74.98350000. Zungarococha, 5.2 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.83456667 -73.36828333. Zungarococha, 5.4 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.83041667 -73.37146667. Zungarococha, 6.5 km al O del km 6 de la carretera Iquitos-Nauta (Distrito de San Juan) -3.83398333 -73.37721667.

#### PROVINCIA DE REQUENA

Callao, caserío del río Tapiche, margen derecha (Distrito de Requena) -5.49209444 -73.85191389. Nuevo San Juan, Río Gálvez, 150 m (Distrito de Yaquerana) -5.25000000 -73.16666667. Centro de Investigaciones Jenaro Herrera (Distrito de Requena) -4.91666667 -73.75000000.

#### PROVINCIA DE ALTO AMAZONAS

Santa Cruz (Distrito de Santa Cruz) -5.55000000 -75.80000000. Santa Cruz, near Yurimaguas, Río Huallaga, 150 m (Distrito de Santa Cruz) -5.55000000 -75.80000000.



# On Paraguayan *Thrichomys* (Hystricognathi: Echimyidae): the distinctiveness of *Thrichomys fosteri* Thomas, 1903

Guillermo D'Elía<sup>1\*</sup>, and Philip Myers<sup>2</sup>

**Introduction:** *Thrichomys* is a genus of cursorial rodents of the family Echimyidae that is distributed across open tropical ecoregions in central and eastern South America. The understanding of species boundaries within the genus has changed dramatically during the last decade with the widespread usage of chromosomal and molecular data, resulting in an unstable taxonomy. One of the issues recently raised, on the basis of a study of specimens from south central Brazil (Mato Grosso do Sul State), is the distinctiveness at the species level of *T. fosteri* (with type locality in Paraguay), usually considered a synonym of *T. pachyurus*. Here we provide the first morphologic, karyotypic and molecular data for a series of Paraguayan specimens of *Thrichomys* aimed to resolve this taxonomic conundrum.

**Methodology:** Thirty one specimens collected at five Paraguayan localities were morphologically assessed. Descriptive statistics for 20 cranial measurements were calculated for a subset of specimens considered juveniles and for a subset of specimens considered to be adults. Seven specimens of *Thrichomys* from three Paraguayan localities were karyotyped using standard chromosome techniques. The genetic (*p*-distance) and phylogenetic (Bayesian inference) analyses were based on the first 801 base pairs of the cytochrome *b* gene of 15 Paraguayan specimens collected at one locality and 71 Brazilian specimens of *Thrichomys* that belong to about eight forms of species level.

**Results:** Paraguayan specimens examined closely match Thomas's (1903) description of *Thrichomys fosteri* in size and qualitative characters. All specimens have  $2n = 34$ ,  $FN = 64$ . The Paraguayan sample used for the genetic analysis shows no variation. Observed genetic variation between the Paraguayan haplotype and haplotypes from other populations ranges from 0.5 % to 8.5 %. The phylogenetic analysis show that Paraguayan haplotype falls within the clade ( $PP = 1$ ) formed by haplotypes of specimens from Mato Grosso do Sul, Brazil and referred by Nascimento *et al.* (2013) to *Thrichomys fosteri*.

**Discussion and conclusions:** Our data indicate that in fact Paraguayan populations of *Thrichomys* belong, together with those of the neighbouring Brazilian state of Mato Grosso do Sul, to a distinct species of *Thrichomys* to which the name *T. fosteri* applies. We expect that these data will contribute to a much needed comprehensive revision of the genus.

**Key words:** Eumysopinae, Hystricognathi, Octodontoidea, Paraguay, taxonomy

## Resumen

*Thrichomys* es un género de roedores cursoriales de la familia Echimyidae distribuido en las ecorregiones tropicales abiertas del centro y este de América del Sur. La comprensión de los límites de especies al interior de éste género ha cambiado radicalmente en la última

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. Campus Isla Teja s/n, Valdivia, Chile. E-mail: guille.delia@gmail.com.

<sup>2</sup> University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor. 1109 Geddes Av. MI 48109, USA. E-mail: pmyers@umich.edu.

\* Corresponding author

década con el uso intenso de datos cromosómicos y moleculares, lo que ha resultado en una taxonomía actual inestable. Uno de los temas recientemente cuestionados, en base al estudio de especímenes del centro sur de Brasil (estado de Mato Grosso de Sul) es la distinción a nivel de especie de *T. fosteri* (localidad típica en Paraguay), la que ha sido generalmente considerada como un sinónimo de *T. pachyurus*. En este estudio proveemos los primeros datos morfológicos, cariotípicos y moleculares de una serie de especímenes paraguayos de *Thrichomys* con el objetivo de poner a prueba dicha propuesta taxonómica. Los datos indican que las poblaciones paraguayas de *Thrichomys*, junto con aquellas del vecino estado brasilero de Mato Grosso do Sul, pertenecen a una especie distinta de *Thrichomys* a la que le corresponde el nombre *T. fosteri*. Esperamos que estos datos contribuyan a una necesaria revisión integral del género.

**Palabras clave:** Eumysopinae, Hystricognathi, Octodontoidea, Paraguay, taxonomía

## Introduction

The family Echimyidae is the most diverse family of New World hystricognaths. Echimyids are not only diverse taxonomically, but also in their life histories and ecomorphology; most forms are arboreal, but others are scansorial, fossorial, or semiaquatic (Emmons *et al.* in press). The taxonomic history of the family is complex and the classification of these forms is still unstable (Emmons *et al.* in press). Unresolved issues range from the number and limits of subfamilies (e.g., the monophyly of Echimyinae and Eumysopinae), to relationships among genera (some authors have suggested that the echimyid radiation was explosive and provides a putative example of adaptive radiation; e. g., Lara *et al.* 1996; Leite and Patton 2002), to species boundaries. In this last regard, the genus *Thrichomys* Trouessart, 1880 is no exception.

*Thrichomys* occurs in open vegetation biomes of tropical South America, including the Caatinga, Cerrado, Chaco, and Pantanal ecoregions of Bolivia, Brazil, and Paraguay. This genus has a complex nomenclatorial and taxonomic history. For example, its type species was designated just one decade ago (dos Reis and Pessôa 2004). Furthermore, *Thrichomys* was incorrectly associated by Thomas (1912) with *Cercomys* F. Cuvier and relegated to that genus for most of the 20<sup>th</sup> century. Further, despite the publication of several recent taxonomically oriented studies, the number and identity of the species of *Thrichomys* remains unclear.

Until the last decade, the genus was envisioned to comprise a single species, *T. apereoides* (Lund, 1839), with *Echimys inermis* Pictet, 1843, *Isothrix pachyura* Wagner, 1845, *Thrichomys Fosteri* Thomas, 1903, and *Thrichomys laurentius* Thomas, 1904, considered either as full synonyms or as subspecies of *apereoides* (e. g. Moojen 1952; Cabrera 1961). However, studies published in the 1990s showed that the genus demonstrates considerable geographic structure in its morphological, karyotypic and genetic variation. As a result, Leal-Mesquita *et al.* (1993) and Lara *et al.* (1996) suggested that *Thrichomys* was composed of more than one species. This trend of findings continued during this century (e. g., Bandouk and dos Reis 1995; Bonvicino *et al.* 2002; dos Reis *et al.* 2002; Pessôa *et al.* 2004; Braggio and Bonvicino 2004; Borodin *et al.* 2006; Neves and Pessôa 2011; Nascimento *et al.* 2013) as available names were applied to groups of populations that showed distinct morphologies and/or karyotypes. Most recently,



Pessôa *et al.* (in press) recognized four species of *Thrichomys*: *T. apereoides*, *T. inermis*, *T. pachyurus* (including *fosteri*), and *T. laurentius*, but suggested that the relationship between *T. pachyurus* and *fosteri* required further elucidation.

Recently, Nascimento *et al.* (2013), in an extensive phylogeographic study based on cytochrome *b* gene sequences, found that haplotypes recovered from *Thrichomys* specimens collected in state of Mato Grosso do Sul, in south-central Brazil, form a clade at the same level as 7 other lineages already recognized at the species level, for which at least three have no available name. In addition, they reported that topotypes of *T. pachyurus* showed a diploid complement of  $2n = 30$ ,  $FN = 56$  that is distinct from the  $2n = 34$ ,  $FN = 64$  of specimens from Mato Grosso de Sul; the authors also mentioned that specimens collected 35 km north of the type locality of *T. fosteri* in neighbouring Paraguay have  $2n = 34$ . As a result, Nascimento *et al.* (2013) recognized a fifth species of *Thrichomys* distributed in Mato Grosso do Sul, Brazil and Paraguay, removing the taxon *Thrichomys fosteri* (type locality Sapucay, Paraguay; Thomas, 1903) from the synonymy of *T. pachyurus* and applying this name to the form from Mato Grosso do Sul and Paraguay. However, while karyotypes were available, no Paraguayan specimen was sequenced. The main goal of this study is to assess the genetic differentiation of Paraguayan specimens of *Thrichomys* from specimens of Brazilian populations of the genus; in particular those collected in the state of Mato Grosso do Sul. We aim to determine if the name *fosteri* applies to populations from Paraguay and Mato Grosso do Sul, Brazil as suggested by Nascimento *et al.* (2013). In addition, we provide morphological data for a large series of Paraguayan specimens of *Thrichomys*, including the first available set of measurements, with the expectation that these data will contribute to a much needed synthetic revision of the genus.

## Material and Methods

Paraguayan specimens of *Thrichomys* analyzed in this study (Appendix 1; Fig. 1) are housed at the following collections: University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Ann Arbor, USA and Colección de Mamíferos, Universidad Austral de Chile (UACH), Valdivia, Chile.

Thirty one specimens collected at five Paraguayan localities (Appendix 1) were measured. Sex, external measurements, and weight were taken from specimen labels. The following 17 cranial measurements were recorded with a digital calliper, following Myers *et al.* (1990):

CIL, condylobasal length: distance from anterior edge of upper incisors to posterior face of occipital condyles.

IFL, incisive foramen length: greatest length of the incisive foramen.

MTRL, maxillary toothrow length: greatest length of the upper tooth row taken at the alveolus.

AW, alveolar width: width of the palate measured across the labial margins of the alveoli of right and left M1s.

DL, diastema length: from the posterior margin of the upper incisors to the anterior margin (root) of M1.

BOL, basioccipital length: length of basioccipital along the ventral midline of the cranium.

ZB, zygomatic breadth: greatest distance between the outside margins of the zygomatic arches.

IOC, interorbital constriction: least distance across the interorbital region.

MB, mastoid breadth: breadth of the braincase measured across the mastoid processes.

BB, breadth of braincase: greatest breadth of the braincase at a point just superior to the zygomatic root of the squamosal.

OCW, occipital condyle width: width between the lateral borders of the occipital condyles.

OL, orbital length: the greatest longitudinal distance across the inside of the orbit.

NL, length of the nasals: measured at the midline.

RL, length of the rostrum: diagonal distance from the anterior margin of the orbit to the anterior tip of the nasals.

RW1, rostral width: breadth of the rostrum across the nasolacrimal capsules.

RW2, mid rostral width: breadth of the rostrum measured at the top of the arc formed by the roots of the incisors as they pass posteriorly. This arc is visible as a raised curve along the rostral walls.

CD, cranial depth: depth of skull, measured by placing the skull on a glass slide, measuring the distance from the bottom of the slide to the top of the cranial vault, and subtracting the thickness of the slide.

In addition, we recorded the following three measurements:

BIF, breadth across incisive foramina: from the labial margin of the right foramen to the labial margin of the left.

GLS, greatest length of skull: from the posterior-most point of the occipital region to the tip of the nasals.

LPB, length of palatal bridge: distance from the posterior end of the incisive foramina to the anterior-most border of the mesopterygoid fossa.

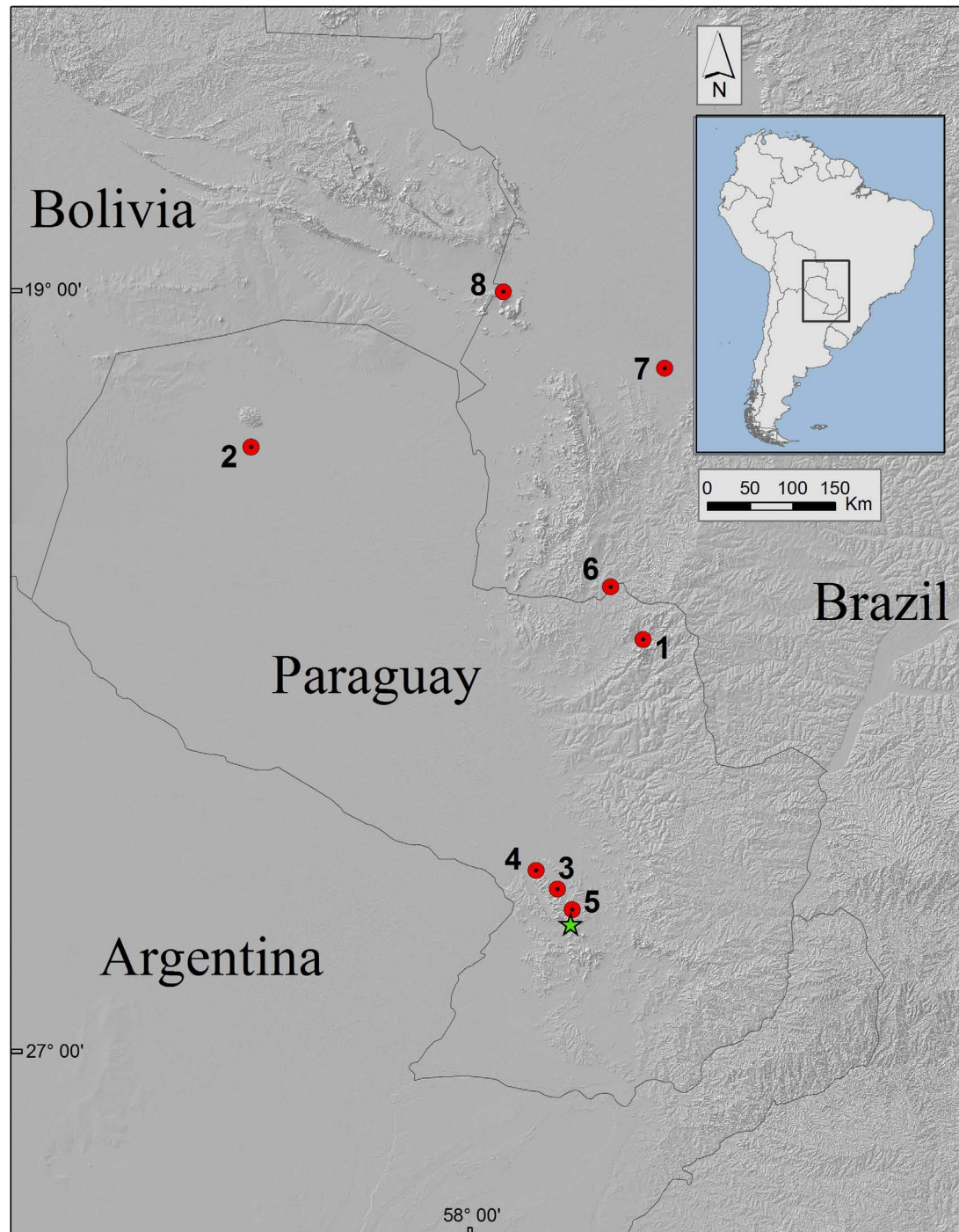
Descriptive statistics were calculated for a subset of specimens considered juveniles and for a subset of specimens considered to be adults (i.e, those with molars completely erupted and showing at least some wear).

Seven specimens of *Thrichomys* from three Paraguayan localities (1, Amambay: UMMZ 125551 female; 2, Chaco: UMMZ 125552 male, UMMZ 125618 female; 3, Cordillera: UMMZ 126046 male, UMMZ 126049 female, UMMZ 126050 female, UMMZ 126285 female; Fig. 1) were karyotyped using standard chromosome techniques.

The genetic and phylogenetic analyses were based on the first 801 base pairs of the cytochrome *b* gene. DNA sequences of 15 Paraguayan specimens collected at a single locality (Appendix 1) were gathered using the laboratory procedures outlined by Cañon *et al.* (2010) with primers MVZ 05 and MVZ 16, which delimit a fragment of 801 base pairs.

Amplicons were purified and sequenced at Macrogen (Seoul, Korea). Newly generated sequences were submitted to GenBank (accession numbers: KJ551913 - KJ551927). Paraguayan sequences were integrated with 71 *cyt b* sequences of *Thrichomys* that by November 15, 2013 were available in GenBank and that belong to about eight forms of species level (see Nascimento *et al.* 2013). Only one sequence of each haplotypic class ( $n = 57$ ) found in the *Thrichomys* sample was used in the phylogenetic analysis (Fig. 2). In addition, one sequence of each of the other living genera that together with

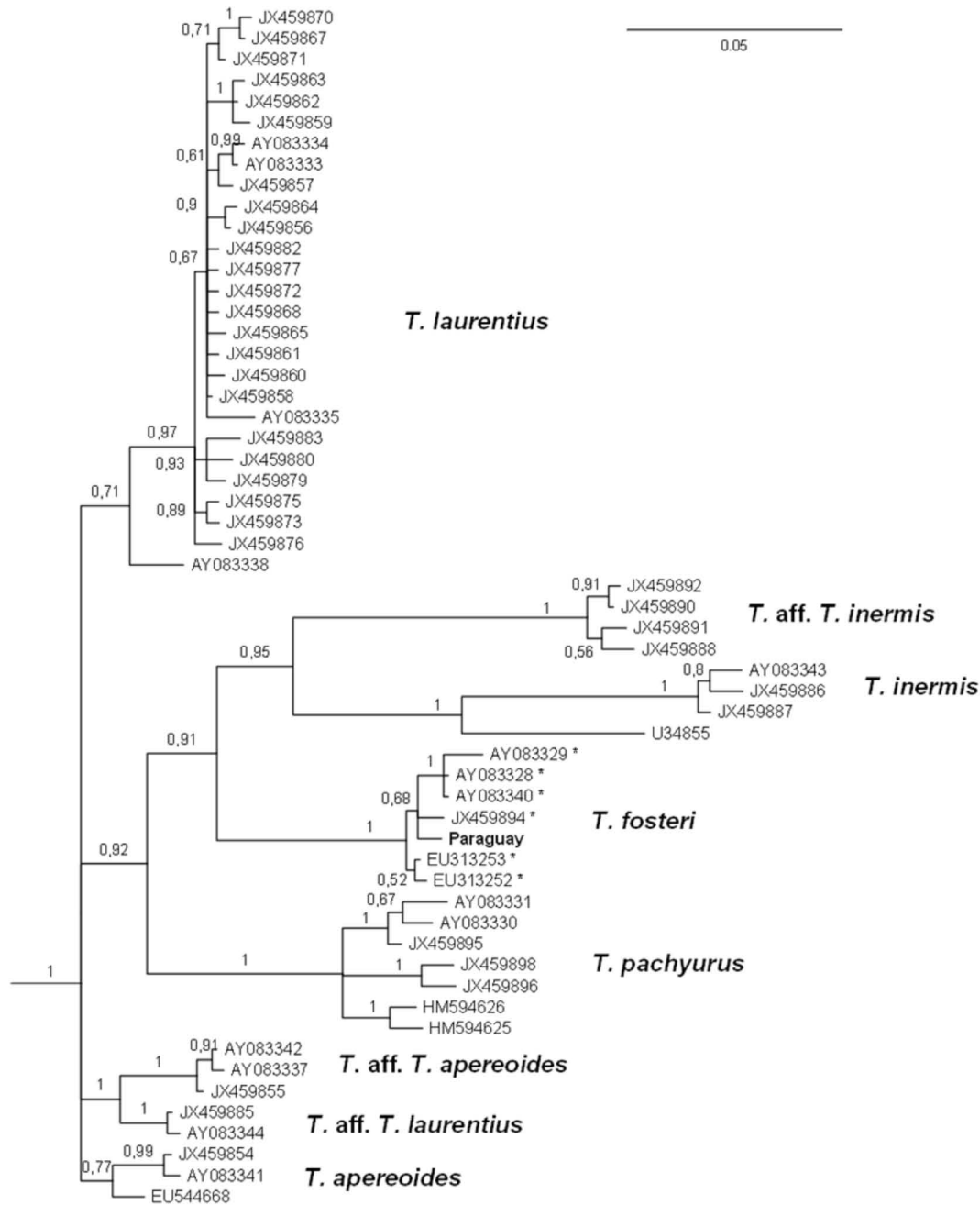
*Thrichomys* compose the echimyid subfamily Eumysopinae (see current delimitation of the subfamily in Patton and Emmons in press) were downloaded, when available, from GenBank (no DNA sequence of *Carterodon* was available) to compose the outgroup.



**Figure 1.** Map showing the collecting localities of the specimens of *Thrichomys fosteri* Thomas 1903 analyzed in the present study. Details of the Paraguayan localities (1-5) are provided in Appendix I. Localities from Mato Grosso do Sul, Brazil are: 6) Bela Vista, 7) Fazenda Taboco, and 8) Corumbá (see Nascimento et al. 2013). The star indicates the type locality of *Thrichomys fosteri*.

When possible, eumysopine sequences were gathered from specimens belonging to the type species of each genus: *Clyomys laticeps* (AF422918), *Euryzygomatomys spinosus* (JF297804), *Hoplomys gymnurus* (AF422922), *Lonchothrix emiliae* (AF422921), *Mesomys hispidus* (KF590696), *Proechimys simonsi* (U35414; no sequence of *P. trinitatis* was available), and *Trinomys albispinus* (EU313251). Sequence alignment was done with

Clustal X (Thompson *et al.* 1997) using the default values for all alignment parameters; no adjustment by eye was needed. MEGA 5 (Tamura *et al.* 2011) was used to calculate observed sequence divergence percentages (using the whole matrix; i.e., 86 sequences of *Thrichomys*) and to find the substitution model that best fits the data (HKY + G + I).



**Figure 2.** Majority-rule consensus resulting from the Bayesian analysis based on the first 801 bases of the cyt b gene of *Thrichomys*. Numbers indicate posterior probability values of the nodes at their right. Terminal labels refer to GenBank accession numbers; those haplotypes of specimens from the Brazilian state of Mato Grosso do Sul are indicated by an \*. The Paraguayan haplotype is labelled Paraguay.

The phylogenetic reconstruction was done with Bayesian inference (Huelsenbeck 2001) implemented in MrBayes 3 (Ronquist and Huelsenbeck 2003) using two independent runs with three heated and one cold Markov chain each. With the exception of base composition and HKY parameters, which assumed a Dirichlet process prior, uniform interval priors were assumed for all parameters. Chains were run for 10 million generations and trees were sampled every 1000 generations per chain. Log-likelihood

values were plotted against generation time for each run in order to check for stable log-likelihood value convergence. The first 25% of the trees were discarded as burn-in; the remaining ones were used to compute a 50% majority rule tree.

## Results

Descriptive statistics for the sample of juveniles and for a subset of adult specimens are provided in Table 1. The skull of one of these specimens is shown in Figure 3. The specimens examined closely match Thomas's (1903) description of *Thrichomys fosteri* in size and qualitative characters. They are also a good match for the description of *T. pachyurus* (including *fosteri*) given by Pessôa *et al.* (in press).

**Table 1.** Descriptive statistics for external and cranial measurements for two samples (juvenile: ages 1 and 2; adult: ages 3 and 4) of Paraguayan *Thrichomys* (see text for variable definitions and details of age classes). Sample sizes are given in parentheses. Measurements are in millimeters and mass in grams.

|              | Juveniles   |       |             | Adults      |       |           |
|--------------|-------------|-------|-------------|-------------|-------|-----------|
|              | Mean        | SD    | range       | Mean        | SD    | range     |
| Total length | 350.25 (16) | 64.82 | 237-467     | 438.00 (13) | 24.11 | 404-468   |
| Tail length  | 159.19 (16) | 34.60 | 83-210      | 201.15 (13) | 16.11 | 176-226   |
| Hind foot    | 41.94 (16)  | 4.45  | 34-49       | 47.43 (13)  | 2.56  | 43-53     |
| Ear          | 21.81 (16)  | 2.17  | 19-26       | 24.00 (13)  | 1.18  | 22-27     |
| Mass         | 178.20 (15) | 84.04 | 61-326      | 320.07 (13) | 82.13 | 204-500   |
| GLS          | 46.93 (14)  | 4.53  | 38.5-54.9   | 54.91 (15)  | 2.69  | 50.0-59.6 |
| CIL          | 40.58 (13)  | 3.38  | 34.2-46.9   | 47.29 (15)  | 2.52  | 42.7-51.7 |
| IFL          | 4.88 (16)   | 0.74  | 3.4-6.1     | 6.08 (15)   | 0.49  | 5.3-6.9   |
| BIF          | 3.84 (16)   | 0.55  | 2.7-5       | 4.76 (15)   | 0.41  | 3.8-5.4   |
| MTRL         | 8.36 (16)   | 1.17  | 5.4-9.6     | 9.63 (15)   | 0.33  | 8.8-10.1  |
| AW           | 7.74 (16)   | 0.42  | 6.9-8.5     | 8.91 (15)   | 0.43  | 8.1-9.8   |
| LPB          | 8.11 (16)   | 0.96  | 6.3-9.6     | 9.39 (15)   | 0.78  | 8.4-11.3  |
| DL           | 8.84 (16)   | 0.97  | 7.3-10.5    | 10.69 (15)  | 0.62  | 9.5-11.6  |
| BOL          | 6.92 (15)   | 0.66  | 5.8-8.2     | 8.05 (15)   | 0.62  | 7.3-9.5   |
| ZB           | 24.38 (14)  | 1.08  | 22.5-27     | 27.71 (15)  | 1.21  | 25.4-29.3 |
| IOC          | 11.23 (15)  | 0.96  | 9.7-13.2    | 13.17 (15)  | 0.73  | 11.9-14.9 |
| MB           | 19.03 (14)  | 2.84  | 10-21.6     | 21.51 (15)  | 0.68  | 20.5-22.4 |
| BB           | 20.16 (16)  | 0.86  | 18.7-22     | 21.36 (15)  | 0.75  | 20.2-22.5 |
| OCW          | 9.03 (15)   | 0.52  | 7.7-9.7     | 9.69 (15)   | 0.34  | 9.2-10.3  |
| OL           | 12.88 (15)  | 0.80  | 11.1-13.9   | 14.21 (15)  | 0.77  | 12.9-15.8 |
| NL           | 14.93 (16)  | 2.16  | 11.3-18.9   | 18.53 (14)  | 0.96  | 17.2-20.0 |
| RL           | 16.75 (15)  | 2.13  | 13.6-20.8   | 20.69 (15)  | 1.26  | 18.9-23.0 |
| RW1          | 7.79 (16)   | 0.80  | 6.7-9.5     | 9.19 (15)   | 0.63  | 7.8-10.2  |
| RW2          | 6.69 (16)   | 0.63  | 5.6-8.0     | 8.03 (15)   | 0.71  | 6.9-9.7   |
| CD           | 16.76 (13)  | 0.71  | 15.54-17.94 | 18.34 (15)  | 0.74  | 16.9-19.6 |

All specimens karyotyped have  $2n = 34$ ,  $FN = 64$ . The karyotype includes 12 pairs of metacentric chromosomes, four pairs of small submetacentric, and a large subtelocentric X chromosome; poor quality material precluded determining the morphology of the Y chromosome.

The Paraguayan sample used for the genetic analysis ( $n = 15$ ) shows no variation; all specimens had the same haplotype. Observed genetic variation between the Paraguayan haplotype and haplotypes from other populations ranges from 0.5 % (comparison with

haplotype EU313253 of *T. fosteri*) to 8.5 % (comparison with haplotype JX459886 of *T. inermis*). The phylogenetic analysis of cyt b DNA sequences (Fig. 2) recovered a strongly supported (PP = 1) genus *Thrichomys*. At the base of the *Thrichomys* clade is a polytomy involving four main lineages: 1. *T. laurentius*; 2. (((*T. inermis*, *T. aff. T. inermis*) *T. fosteri*) *T. pachyurus*); 3. (*T. aff. T. apereoides*, *T. aff. T. laurentius*); and 4. *T. apereoides*. The Paraguayan haplotype falls within the clade (PP = 1) formed by haplotypes of specimens from Mato Grosso do Sul, Brazil and referred by Nascimento *et al.* (2013) to *Thrichomys fosteri*. Average p-distance value between haplotype pairs of *Thrichomys fosteri* is 0.4 % (Table 2).

|                                  | intraspecific | <i>T. pachyurus</i> | <i>T. aff. T. inermis</i> | <i>T. inermis</i> | <i>T. aff. T. laurentius</i> | <i>T. laurentius</i> | <i>T. apereoides</i> | <i>T. aff. T. apereoides</i> |
|----------------------------------|---------------|---------------------|---------------------------|-------------------|------------------------------|----------------------|----------------------|------------------------------|
| <i>T. pachyurus</i> (9)          | 0.022         |                     |                           |                   |                              |                      |                      |                              |
| <i>T. aff. T. inermis</i> (6)    | 0.007         | 0.092               |                           |                   |                              |                      |                      |                              |
| <i>T. inermis</i> (4)            | 0.037         | 0.086               | 0.095                     |                   |                              |                      |                      |                              |
| <i>T. aff. T. laurentius</i> (2) | 0.001         | 0.064               | 0.070                     | 0.087             |                              |                      |                      |                              |
| <i>T. laurentius</i> (34)        | 0.006         | 0.067               | 0.081                     | 0.090             | 0.033                        |                      |                      |                              |
| <i>T. apereoides</i> (5)         | 0.006         | 0.064               | 0.075                     | 0.090             | 0.024                        | 0.034                |                      |                              |
| <i>T. aff. T. apereoides</i> (5) | 0.001         | 0.062               | 0.081                     | 0.092             | 0.022                        | 0.042                | 0.029                |                              |
| <i>T. fosteri</i> (21)           | 0.004         | 0.075               | 0.072                     | 0.082             | 0.057                        | 0.065                | 0.057                | 0.062                        |

**Table 2.** Observed variation (*p*-distance) of the cytochrome b gene within and among eight putative species of *Thrichomys*. Numbers in parentheses refer to the number of sequences studied for each species (see Fig. 2 for details of the analyzed sequences).

## Discussion

The Paraguayan mammal fauna is diverse, both in terms of species numbers as well as phylogenetically. With continuing additions to the list of species recorded for Paraguay (e. g., D'Elía *et al.* 2008; de la Sancha *et al.* 2009, 2012; Smith *et al.* 2011), these numbers are expected to grow. In general, the mammal biota of the country is far from being adequately known; for most species of mammals, available knowledge covers little more than distributional data. Further, for those few species that occur in Paraguay and whose general biology has been studied, Paraguayan populations have seldom been included in the investigations.

Among the least studied groups of Paraguayan mammals are those of the family Echimyidae. Six species of Echimyidae (*sensu* Emmons *et al.* in press) are known to occur in Paraguay: *Clyomys laticeps* (Thomas 1909), *Euryzygomatomys spinosus* (G. Fischer 1814), *Kannabateomys amblyonyx* (Wagner 1845), *Myocastor coypus* (G. I. Molina 1782), *Proechimys longicaudatus* (Rengger 1830), and one species of *Thrichomys*.

The taxonomic history of the latter is complex. A few years after its description by Trouessart, (1880), *Thrichomys* was placed under *Cercomys* by Thomas (1912) and as a result Paraguayan populations were regarded for several years as *C. fosteri* (e. g. Tate,

1935, but see Bertoni, 1914, 1935 who continued using *T. fosteri*). Later, Ellerman (1941) referred *C. fosteri* to the synonymy of *Cercomys cunicularis* (F. Cuvier 1829).



**Figure 3.** Dorsal, ventral and lateral view of the skull and lateral view of the right jaw of *Thrichomys fosteri* (UMMZ 125551) from Paraguay (details of collection locality in Appendix 1).

*Thrichomys* was later resurrected from *Cercomys* (see Petter 1973) with *T. apereoides* as its single species (e. g. Woods 1993). In the last decade, as a result of investigations based on karyotypes and phylogenetic analyses (Bonvicino *et al.*, 2002; Braggio and Bonvicino, 2004; Pessôa *et al.* 2004), *T. pachyurus* was removed from the synonymy of

*T. apereoides* and Paraguayan populations were referred to it (e. g. Woods and Kilpatrick 2005). Additional evidence led Nascimento *et al.* (2013) to argue that populations from Mato Grosso do Sul, south-central Brazil and Paraguay should be recognized as a species (*T. fosteri*) distinct from *T. pachyurus*.

Our study is the first to analyze DNA sequence data from Paraguayan *Thrichomys*. The single Paraguayan haplotype found is not only similar to haplotypes found in Mato Grosso do Sul, but it is deeply nested within the clade that includes these haplotypes from Mato Grosso do Sul populations and excludes those of other Brazilian populations (Fig. 2). This agrees with the hypothesis that Mato Grosso de Sul and Paraguayan populations belong to the same species of *Thrichomys*. This clade is sister to a clade formed by haplotypes of *T. inermis* and *T. aff. T. inermis*, from the Brazilian states of Bahia and Tocantins, respectively; the clade from Mato Grosso do Sul and Paraguay differs on average from that of *T. inermis* and *T. aff. T. inermis* by 8.2 and 7.2% (Table 2).

Specimens of *T. inermis* and *T. aff. T. inermis* have  $2n = 26$ ,  $FN = 48$  (Nascimento *et al.* 2013), in contrast to populations from Paraguay and Mato Grosso do Sul, which share  $2n = 34$ ,  $FN = 64$ . Taken together, these data indicate that the species from Mato Grosso do Sul and Paraguay is distinct from all other members of the genus, including *T. pachyurus* ( $2n = 30$ ,  $FN = 56$ ). We have not analyzed sequences from Sapucaí (current spelling of Sapucay), Paraguari, Paraguay, the type locality of *T. fosteri*; Companhia Minas-Cue is about 75 km towards the northwest of Sapucaí, and our closest sample comes from Saltos de Pirareta, ca. 18 km to the north of Sapucaí (Fig. 1). However, our specimens, including those sequenced (Appendix 1), are consistent with the original description of *T. fosteri* (Thomas 1903), including a quantitative comparison (not shown) of the type (an old adult male) of *T. fosteri* and the two males of class 4 available to us. The type of *T. fosteri* has only two measurements that fall outside the range defined by the two old males examined by us; these variables are length of the incisive foramen (type 5.6% larger than the average of our two oldest males) and zygomatic breadth (type 3.2% larger than the average of our two oldest males). Therefore, we agree with Nascimento *et al.* (2013) that the correct name to apply to the species from Mato Grosso do Sul and Paraguay is *T. fosteri*. Future studies are needed to clarify if Bolivian specimens also belong to this form as suggested by Anderson (1997) based on their morphology.

The Paraguayan sample available to us lacks genetic variation in the locus sampled; 15 specimens, collected at a single locality, show the same *cyt b* haplotype. Future studies will clarify how genetic variation is geographically partitioned among Paraguayan populations of *T. fosteri* for this and other loci. However, it is noteworthy that most Paraguayan mammal species so far analyzed also show low levels of genetic variation (e.g., *Akodon paranaensis*, D'Elía *et al.* 2008; *Akodon montensis*, Valdez and D'Elía 2013; *Dasybus novemcinctus*, Frutos and Van Den Bussche 2002; *Marmosa paraguayana*, de la Sancha *et al.* 2012; *Oligoryzomys nigripes*, Francés and D'Elía 2006; *Scapteromys aquaticus*, D'Elía and Pardiñas 2004). Although our sampling of *T. fosteri* is far from adequate to constitute a phylogeographic study, it is of interest that the Paraguayan haplotype discovered is well nested within haplotypes of animals from Mato Grosso do Sul (Fig. 2). This result allows advancing a scenario, which should be further tested, in which variants from Paraguay, and by extension Paraguayan populations, are derived from populations from south-central Brazil. Similar scenarios in which Paraguayan



populations are young (i.e., species would have recently expanded into Paraguay) have been suggested for different mammal species (e. g. D'Elía *et al.* 2008; de la Sancha *et al.* 2012; Valdez and D'Elía 2013). Remarkably, these species show different life histories, *Akodon montensis* is a forest specialist while others (e. g. *Necromys lasiurus*) inhabit open areas; as such, it is difficult to invoke a single scenario accounting for these patterns (but see Valdez and D'Elía 2013).

We expect that the data here provided as well the hypotheses advanced will contribute to a much needed comprehensive revision of the genus *Thrichomys* as well as incrementally improve our knowledge of Paraguayan mammals.

## Acknowledgments

We first express our gratitude to R. D. Owen for inviting us to contribute this work to this special volume of *Therya*. Several people provided valuable assistance during field work in Paraguay including I. Mora, L. Aquino, and R. D. Owen. P. Smith and two anonymous reviewers provided valuable comments on an earlier version of this work. Pablo Jayat made the map of Figure 1. Financial support was provided by FONDECYT 1110737.

## References

- ANDERSON, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 231:1–652.
- BANDOUK, A. C., AND S. F. DOS REIS. 1995. Craniometric variation and subspecific differentiation in *Thrichomys apereoides* in northeastern Brazil (Rodentia: Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 60:176–185.
- BERTONI, A. DE W. 1914. Fauna paraguaya: Catálogos sistemáticos de los vertebrados del Paraguay. Peces, batracios, reptiles, aves y mamíferos conocidos hasta 1913. Pp. 1 - 86, en *Descripción Física y Económica del Paraguay* 59. (Bertoni M.S., ed.). Establecimiento Gráfico M. Brossa. Asunción, Paraguay.
- BERTONI, A. DE W. 1939. Catálogos sistemáticos de los vertebrados del Paraguay. Mamíferos, aves, reptiles y batracios comprobados hasta 1937. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 4: 3-49.
- BONVICINO, C. R., I. B. OTAZU, AND P. S. D'ANDREA. 2002. Karyologic evidence of diversification of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Animal Cytogenetics and Genome Research* 97:200–204.
- BORODIN, P. M., S. C. BARREIROS-GOMEZ, A. I. ZHELEZOVA, C. R. BONVICINO, AND P. S. D'ANDREA. 2006. Reproductive isolation due to genetic incompatibilities between *Thrichomys pachyurus* and two subspecies of *Thrichomys apereoides*. *Genome* 49:159–167.
- BRAGGIO, E., AND C. R. BONVICINO. 2004. Molecular divergence in the genus *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy* 85:316–320.
- CABRERA, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de America del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales Zoología* 4:309–732.
- CAÑÓN C., G. D'ELÍA, U. F. J. PARDIÑAS, AND E. P. LESSA. 2010. Phylogeography of *Loxodontomys micropus* with comment on the alpha taxonomy of *Loxodontomys* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 91:1449–1458.

- DE LA SANCHA, N., G. D'ELÍA, F. NETTO, P. PÉREZ, AND J. SALAZAR-BRAVO. 2009. Discovery of *Juliomys* (Rodentia, Sigmodontinae) in Paraguay, a new genus of Sigmodontinae for the country's Atlantic Forest. *Mammalia* 73:162-167.
- DE LA SANCHA, N., G. D'ELÍA, AND P. TETA. 2012. Systematics of the subgenus of mouse opossums *Marmosa (Micoureus)* (Didelphimorphia, Didelphidae) with noteworthy records from Paraguay. *Mammalian Biology* 77:229-236.
- D'ELÍA, G., AND U. F. J. PARDIÑAS. 2004. Systematics of Argentinean, Paraguayan, and Uruguayan swamp rats of the genus *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 85:897-910.
- D'ELÍA, G., I. MORA, P. MYERS, AND R. D. OWEN. 2008. New and noteworthy records of Rodentia (Erethizontidae, Sciuridae, and Cricetidae) from Paraguay. *Zootaxa* 1784:39-57.
- DOS REIS, S. F., L. C. DUARTE, L. R. MONTEIRO, AND F. J. VON ZUBEN. 2002. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides*: II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. *Journal of Mammalogy* 83:345-353.
- DOS REIS, S. F., AND L. M. PESSÔA. 2004. *Thrichomys apereoides*. *Mammalian Species* 74:1-5.
- HUELSENBECK, J. P. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294:2310-2314.
- EMMONS, L. H., Y. L. R. LEITE, AND J. L. PATTON. In press. Family Echimyidae Gray, 1825. In *Mammals of South America, Volume 2, Rodents* (Patton, J. L., U. F. J. Pardiñas, and G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press. Chicago, USA.
- FRUTOS, S. D., AND R. A. VAN DEN BUSSCHE. 2002. Genetic diversity and gene flow in nine-banded armadills in Paraguay. *Journal of Mammalogy* 83:815-823.
- LARA, M. C., J. L. PATTON, AND DA M. N. SILVA. 1996. The simultaneous diversification of South American echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome b sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5:403-413.
- LEAL-MESQUITA, E. R., V. FAGUNDES, Y. YONENAGA-YASSUDA, AND P. L. B. ROCHA. 1993. Comparative cytogenetic studies of two karyomorphs of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). *Genetics and Molecular Biology* 16:639-651.
- LEITE, Y. L., AND J. L. PATTON. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25:455-464.
- MOOJEN, J. 1952. *Os Roedores do Brasil*. Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Brazil.
- MYERS, P., J. L. PATTON, AND M. F. SMITH. 1990. A review of the *boliviensis* group of *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 177:1-104.
- NASCIMENTO, F. F., A. LAZAR, A. N. MENEZES, A. D. M. DURANS, J. C. MOREIRA, J. SALAZAR-BRAVO, P. S. D'ANDREA, AND C. R. BONVICINO. 2013. The Role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS ONE* 8(4): e61924. doi:10.1371/journal.pone.0061924

- NEVES, A. C. DA S. A., AND L. M. PESSÔA. 2011. Morphological distinction of species of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae) through ontogeny of cranial and dental characters. *Zootaxa* 2804:15–24.
- PATTON, J. L. AND L. H. EMMONS. In press. Subfamily Eumysopinae Rusconi, 1935. In *Mammals of South America, Volume 2, Rodents* (Patton, J. L., U. F. J. Pardiñas, and G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press. Chicago, USA.
- PESSÔA, L. M., M. M. DE OLIVEIRA CORRÊA, J. A. DE OLIVEIRA, AND M. O. G. LOPES. 2004. *Karyological and morphometric variation in the genus Thrichomys (Rodentia: Echimyidae)*. *Mammalian Biology* 69:258–269.
- PESSÔA L. M., W. C. TAVARES, A. C. A. NEVES, AND A. L. G. DA SILVA. In press. Genus *Thrichomys* E.-L. Trouessart, 1880. En *Mammals of South America, Volume 2, Rodents* (Patton, J. L., U. F. J. Pardiñas, and G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press, Chicago, USA.
- PETTER, F. 1973. Les noms de genre *Cercomys*, *Nelomys*, *Trichomys* et *Proechimys* (Rongeurs, Echimyides). *Mammalia* 37:422–426.
- RONQUIST, F. AND J. P. HUELSENBECK. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:572–1574.
- SMITH, P., R. D. OWEN, K. ATKINSON, H. DEL CASTILLO, AND E. NORTHCOTE-SMITH. 2011. First Records of the Southern Naked-Tailed Armadillo *Cabassous unicinctus* (Cingulata: Dasypodidae) in Paraguay. *Edentata* 12:53–57.
- TAMURA, K., D. PETERSON, N. PETERSON, G. STECHER, M. NEI, AND S. KUMAR. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731–2739.
- THOMAS, O. 1903. New species of *Oxymycterus*, *Thrichomys*, and *Ctenomys* from S. America. *Annals and Magazine of Natural History ser.7*, 11:226–229.
- THOMAS, O. 1912. The generic names *Cercomys* and *Proechimys*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 25:115–116.
- THOMPSON, J. D., T. J. GIBSON, F. PLEWNIAK, F. JEANMOUGIN, AND D. G. HIGGINS. 1997. The CLUSTAL X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25:4876–4882.
- TROUESSART, E. L. 1880. Catalogue des mammifères vivants et fossils. *Ordre des rongeurs*. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques d'Angers* 10:58–212.
- VALDEZ, L., AND G. D'ELÍA. 2013. Differentiation in the Atlantic Forest: phylogeography of *Akodon montensis* (Rodentia, Sigmodontinae) and the Carnaval-Moritz model of Pleistocene refugia. *Journal of Mammalogy* 94:911–922.
- WOODS, C. A. 1993. Suborder Hystricognathi. Pp. 771–806 en *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 2nd ed. (Wilson D. E., and D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA.
- WOODS, C. A., AND C. W. KILPATRICK. 2005. Infraorder Hystricognathi. Pp. 1538–1600 en *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 3d ed. (Wilson, D. E., and D. M. Reeder, eds.). The Johns Hopkins Press. Baltimore, USA.

---

*Sometido: 19 de diciembre de 2013*  
*Revisado: 15 de marzo de 2013*  
*Aceptado: 25 de marzo de 2013*  
*Editor asociado: Robert Owen*  
*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

---

## **Appendix 1**

Paraguayan specimens of *Thrichomys fosteri* analyzed in this study. Localities are mapped in Figure 1. Voucher specimens are housed at the following collections: University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Ann Arbor, USA and Colección de Mamíferos, Universidad Austral de Chile (UACH), Valdivia, Chile. Specimens used in the morphometric analysis are indicated by an <sup>m</sup> and those used in the genetic analysis are signalled by an <sup>\*</sup>.

1) Amambay, 4 km by road SW Cerro Cora: UMMZ 125549<sup>m</sup>, UMMZ 125550<sup>m</sup>, UMMZ 125551<sup>m</sup>. 2) Chaco, 50 km WNW Madrejón, Misión Nuevo Tribu: UMMZ 124302<sup>m</sup>, UMMZ 125552<sup>m</sup>. 3) Cordillera, 1.6 km by rd. S Tobati: UMMZ 126044<sup>m</sup>, UMMZ 126045<sup>m</sup>, UMMZ 126046<sup>m</sup>, UMMZ 126047<sup>m</sup>, UMMZ 126048<sup>m</sup>, UMMZ 126049<sup>m</sup>, UMMZ 126050<sup>m</sup>, UMMZ 126092<sup>m</sup>, UMMZ 126093<sup>m</sup>, UMMZ 126094<sup>m</sup>, UMMZ 126095<sup>m</sup>, UMMZ 126096<sup>m</sup>, UMMZ 126097<sup>m</sup>, UMMZ 126098<sup>m</sup>, UMMZ 126099<sup>m</sup>, UMMZ 126100<sup>m</sup>, UMMZ 126101<sup>m</sup>, UMMZ 126102<sup>m</sup>, UMMZ 126103<sup>m</sup>. 4) Cordillera, Compania Minas-Cue, Emboscada, Prop. of Am. Filipinni Mora: UMMZ 174959<sup>m\*</sup>, UMMZ 174960<sup>m\*</sup>, UMMZ 174963<sup>m\*</sup>, UMMZ 174964<sup>m\*</sup>, UMMZ 174966<sup>m\*</sup>, UMMZ 174967<sup>m\*</sup>, UMMZ 175100<sup>\*</sup>, UACH 7264<sup>\*</sup>, UACH 7265<sup>\*</sup>, UACH 7266<sup>\*</sup>, UACH 7267<sup>\*</sup>, UACH 7268<sup>\*</sup>, UACH 7269<sup>\*</sup>, UACH 7270<sup>\*</sup>, UACH 7271<sup>\*</sup>. 5) Paraguari, 17km SE Piribebuy by rd., Saltos de Pirareta: UMMZ 124301<sup>m</sup>.

# Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera)

Sergio Solari<sup>1, 2, 3\*</sup>, y Víctor Martínez-Arias<sup>2</sup>

**Introduction:** Conservation of biodiversity requires an accurate accounting of the entities (taxa) comprising that diversity, the species. In an ideal system, each entity would have a unique and unequivocal name that would integrate information from other disciplines within a universal concept to ease the communication. In spite of being a comparatively well-known group, the number of recognized species of Neotropical bats continues to increase each year, making the organization and management of this knowledge difficult for the non-taxonomist. Here, we review and detail the most recent proposals in regard to the taxonomy of Neotropical bats to make this information more easily accessible to the non-taxonomist.

**Methods:** We used the list of species (and subspecies) recognized in the last edition of “Mammal Species of the World” (2005) as a starting point. From there, we gathered all relevant papers dealing with taxonomy of Neotropical bat species. We delimited the Neotropical region from the lowlands of tropical Mexico to Tierra del Fuego, including the Caribbean. We did not include fossil, extinct or unnamed species.

**Results:** Since 2005, the number of taxonomic changes (Table 1) has resulted in a net increase of 75 species and eight genera, with a regional diversity of 380 species in 98 genera (Table 2). This richness increase includes newly recognized taxa (split from previously valid genera or species, often listed as junior synonyms) as well as previously unknown species, discovered in the field or at museum collections (Figure 2). Whereas some genera have increased their species richness by almost 100%, the average increase is around two species per genus.

**Discussion:** The use of molecular genetics in systematics research, with an emphasis on recognition of reciprocally monophyletic groups, has contributed the most to the increase in new names now recognized. Although these revisions may appear to the non-taxonomist as a sign of taxonomic instability, we emphasize that the goal of these studies is to facilitate the integration of genetic, morphological, and biogeographic data to improve our knowledge of these species. We anticipate that further advances will continue as we increase exploration and research, together with the use of multiple sources of taxonomic information. All these data should enhance confidence and support for these results, and hopefully a broader agreement among Neotropical bat researchers.

**Key words:** taxonomic update, biodiversity, species, genera, nomenclature.

## Resumen

La conservación de la biodiversidad requiere un conocimiento preciso y actualizado de los entes más fundamentales que la constituyen, las especies. En una taxonomía perfecta, cada entidad tendría un nombre único e inequívoco que integrando información de

<sup>1</sup>Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. Calle 70 No. 52-21, Medellín AA 1226 Antioquia, Colombia. Email: solari.udea@gmail.com (SS).

<sup>2</sup>Grupo Mastozoología y Colección Teriológica, Universidad de Antioquia; Medellín, Colombia. Calle 70 No. 52-21, Medellín AA 1226. Antioquia, Colombia. Email: vmartinezarias@gmail.com

<sup>3</sup>Chiroptera Specialist Group, Species Survival Commission, IUCN.

\*Corresponding author

otras disciplinas biológicas, facilitaría una efectiva comunicación. A pesar de ser un grupo relativamente bien estudiado, el número de especies reconocidas de murciélagos (Chiroptera) Neotropicales muestra continuos incrementos que dificultan organizar y manejar este conocimiento. En este trabajo, intentamos consolidar y mostrar las propuestas más recientes en la taxonomía de murciélagos Neotropicales para que esta información sea más accesible a los investigadores que no son taxónomos al momento de plantear nuevos estudios o discutir sus resultados. Nuestra lista actualizada incluye 380 especies en 98 géneros. Tomando como punto de partida las especies del listado del 2005, el número de cambios en estatus taxonómico resulta en un incremento neto de ocho géneros y 75 especies. El método más empleado para reconocer estos géneros y especies adicionales ha sido el criterio de monofilia, el cual supone que cada nombre específico o genérico incluye sólo descendientes de un ancestro único. Aunque estas revisiones pueden interpretarse como ejemplos de la falta de consenso sistemático y la consecuente inestabilidad taxonómica, debemos enfatizar que el objetivo final de estos estudios es facilitar la integración de datos genéticos, morfológicos, y biogeográficos para mejorar el conocimiento global en estas especies.

**Palabras clave:** actualización taxonómica, biodiversidad, especies, géneros, nomenclatura.

## Introducción

La conservación de la biodiversidad requiere un conocimiento preciso y actualizado de los entes más fundamentales que la constituyen, las especies. Ello incluye tomar en cuenta aspectos como la ecología, distribución, y abundancia (o rareza). Sin embargo, en muy pocos casos esta información está disponible, actualizada y precisamente asociada a cada especie. La definición de especies, sus límites y sus relaciones respecto a otras especies es el sujeto de estudio de la disciplina que conocemos como sistemática (Wiley y Lieberman 2011). Bajo dicho sistema, aún imperfecto, pretendemos una taxonomía que refleje el mundo natural tal como lo percibimos, en la que cada entidad tenga un nombre único e inequívoco que integrando información de otras disciplinas biológicas, facilite una comunicación efectiva.

Para el Neotrópico, el número de especies reconocidas de mamíferos, uno de los grupos animales mejor estudiados, continua mostrando incrementos que dificultan organizar este conocimiento (Patterson 2000; Reeder *et al.* 2007; Ceballos y Ehrlich 2009). Nuevas especies son reconocidas como resultado de exploraciones de territorios poco estudiados (Reeder *et al.* 2007) y la aplicación de nuevos paradigmas para delimitar especies (de Queiroz 2007). Entre estos últimos, destaca el concepto filogenético de especie (Cracraft 1983; de Queiroz 1998; Velasco 2009), que ha sido usado especialmente en primates (Groves 2001) y de manera reciente en ungulados (Groves y Grubb 2011).

Si bien algunos autores (Zachos *et al.* 2013) critican el uso y supuesto abuso de este criterio, otros (Baker y Bradley 2006) afirman que esta aproximación permite reconocer filogrupos geográficos que en muchos casos se consideraban taxa distintos desde su descripción original, pero que se han usado como sinónimos menores o subespecies (ver Patterson 2000).

Las principales observaciones hacia este uso del concepto filogenético de especie (Zachos *et al.* 2013) son que la evidencia para distinguir especies utiliza análisis simplistas de la extensión geográfica de variaciones morfológicas, y que esta extensión geográfica es solo cubierta en parte. Igualmente, su aplicación en la delimitación de especies no es estándar entre estudios, y en muchos casos parece arbitraria. Sin embargo, existen casos en los que esta evidencia incluye análisis morfológicos, morfométricos, cariotípicos, y genéticos, que permiten concluir que la diversidad de especies estaba realmente subestimada (Dayrat 2005; Padial *et al.* 2010). En este sentido, resulta claro que estudios robustos tienden a producir respuestas críticas y precisas para entender aspectos como evolución morfológica, reconstrucción biogeográfica, evaluaciones del estado de conservación, e incluso patrones espacio-temporales de diversificación (Barraclough y Nee 2001).

Sin embargo, más allá del respaldo de los datos y sus análisis, estos cambios taxonómicos resultan de difícil aceptación y aplicación para la totalidad de los investigadores, especialmente en el caso de aquéllos que trabajan en el área de la ecología y conservación (Agapow *et al.* 2004). A pesar de la importancia de los murciélagos tanto desde el punto de vista ecológico (Jones *et al.* 2009; Kunz *et al.* 2011) como epidemiológico (Drexler *et al.* 2012; Tong *et al.* 2013), el conocimiento taxonómico de muchas especies, especialmente en el muy diverso Neotrópico, no se mantiene estable. Por ello, cuando tratamos de integrar esta información biológica con los nombres en uso (nomenclatura) para facilitar la comunicación, el problema se magnifica.

Nuestra principal intención en esta nota es consolidar y mostrar las propuestas más recientes en la taxonomía de murciélagos Neotropicales para que los investigadores tengan esta información a mano al momento de plantear nuevos estudios, o discutir sus resultados. Usando ejemplos de estudios recientes (posteriores a 2004, fecha de cierre de la tercera edición de *Mammal Species of the World*; Wilson y Reeder 2005), mostramos que el respaldo de muestreos exhaustivos de especímenes y análisis detallados de su morfología continúan siendo importantes para estudios filogenéticos, evaluaciones taxonómicas y actualización nomenclatural.

## Material y Métodos

Como punto de partida usamos la lista de especies (y subespecies) reconocidas por Simmons (2005). Es importante notar que dicha lista solo incluyó actualizaciones hasta junio 2004. A partir de dicha lista, se hizo una recopilación de literatura relevante en términos de revisiones taxonómicas, descripciones o validaciones de especies, y en menor medida, listas regionales de especies. Nuestra lista de especies excluye especies extintas o fósiles, tanto en el conteo inicial (Simmons 2005) como en el final. El aspecto geográfico solo se consideró para confirmar la presencia de algunos taxa dentro de la región Neotropical (Ortega y Arita 1998).

Nuestra definición de la Región Neotropical es similar a la usada en estudios previos (Ortega y Arita 1998; Patterson 2000; Solari *et al.* 2012), abarcando el territorio desde las tierras bajas tropicales de México hasta Tierra del Fuego, e incluyendo el Caribe e islas asociadas. Debido a que los intervalos de las especies no coinciden exactamente con los límites entre regiones, algunas especies son arbitrariamente incluidas en la Región Neotropical a partir de estas distribuciones marginales.

*Cambios taxonómicos al nivel superior: subórdenes, infraórdenes y superfamilias.* Simmons (2005) discutió pero no siguió la propuesta de Koopman (1984, 1994) que reconocía dos subórdenes, Megachiroptera (para los Pteropodidae) y Microchiroptera. La información disponible en ese momento sugería que las agrupaciones por encima del nivel de familia no eran soportadas en estudios moleculares. Dentro de los Microchiroptera, Koopman (1994) incluyó los infraórdenes Yinochiroptera (pre-maxilas móviles) y Yangochiroptera (pre-maxilas fijas). Para el Neotrópico, los Yinochiroptera incluyen a la superfamilia Emballonuroidea (Emballonuridae), mientras que los Yangochiroptera incluyen a los Noctilionoidea (Mormoopidae, Noctilionidae, Phyllostomidae) y Vespertilionoidea (Thyropteridae, Furipteridae, Natalidae, Molossidae, Vespertilionidae).

Al comprobarse la parafilia de Microchiroptera, Teeling *et al.* (2002) expandió la propuesta de Springer *et al.* (2001), con dos subórdenes: a) Yinpterochiroptera, que incluye a los Pteropodoidea y Rhinolophoidea; y b) Yangochiroptera, que incluye a las superfamilias Emballonuroidea, Noctilionoidea y Vespertilionoidea. Análisis subsecuentes (Teeling *et al.* 2003, 2005; Van Den Bussche y Hooper 2004) afianzaron este ordenamiento, con los Noctilionoidea incluyendo a las familias Thyropteridae, Furipteridae, Noctilionidae, Mormoopidae y Phyllostomidae (además de Myzopodidae y Mystacinidae), y los Vespertilionoidea incluyendo a las familias Natalidae, Molossidae y Vespertilionidae.

*Cambios taxonómicos a los niveles de familia y subfamilia.* Simmons (2005) no consideró las conclusiones de revisiones taxonómicas anteriores para las familias Vespertilionidae (Hooper y Van Den Bussche 2003) y Phyllostomidae (Baker *et al.* 2003). Posteriormente, fueron revisadas las familias Emballonuridae, con énfasis en la tribu Diclidurini (Lim *et al.* 2008b), y Molossidae, con énfasis en la subfamilia Molossinae (Ammerman *et al.* 2012).

Muchos grupos previamente reconocidos de Vespertilionidae fueron drásticamente cambiados por Hooper y Van Den Bussche (2003), incluyendo el reconocimiento de Miniopteridae como una familia distinta, que incluye un único género (*Miniopterus*) cuya distribución se restringe al Viejo Mundo. Otro cambio relevante fue el reconocimiento de *Myotis* como único representante de su propia subfamilia (Myotinae), y separado de Vespertilioninae (*sensu stricto*). Esta última subfamilia incluye los restantes géneros del Neotrópico. Hooper y Van Den Bussche (2003) también incluyeron otras conclusiones, cuyas implicaciones taxonómicas (algunas a nivel genérico, ver más abajo) no han sido completamente implementadas por autores subsecuentes.

La revisión de los Phyllostomidae (Baker *et al.* 2003) fue una nueva aproximación a la filogenia molecular presentada previamente (Baker *et al.* 2000), dadas las grandes diferencias con la revisión por Wetterer *et al.* (2000) usando solo morfología. El resultado más contrastante, y por tanto de difícil aceptación, fue la propuesta de reconocer 11 subfamilias donde sólo seis se reconocían tradicionalmente (Koopman 1994; Simmons 2005). Los cambios taxonómicos mayores propuestos por Baker *et al.* (2003) se deben a la polifilia de: a) los Phyllostominae, al incluir a Macrochinae, Micronycterinae, Lonchorhininae, "Glyphonycterinae" y Phyllostominae (*sensu stricto*); y b) los



Carollinae, dado que *Carollia* no es el grupo hermano de *Rhinophylla* (requiriéndose una nueva subfamilia para ésta). Para las dos nuevas subfamilias, Baker *et al.* (2003) propusieron nombres nuevos, pero estos no fueron descritos según los criterios del ICZN (1999) y por ello no están disponibles. Por otra parte, esta filogenia reforzó la distinción de Lonchophyllinae respecto a Glossophaginae, que incluye a los Brachyphyllinae y Phyllonycterinae de Simmons (2005), mientras que los Desmodontinae y Stenodermatinae no resultaron afectados en cuanto a géneros incluidos.

En el caso de los Emballonuridae, la revisión por Lim *et al.* (2008b) confirma que todos los géneros Neotropicales pertenecen a la tribu Diclidurini (dentro de Emballonurinae), tal como proponían Griffiths y Smith (1991), pero contrario al esquema de Jones y Hood (1993). En esta propuesta, se restringía Diclidurinae solo a *Diclidurus* y *Cyttarops*, mientras que los restantes géneros se consideraban parte de los Emballonurinae. De igual manera, la revisión de la subfamilia Molossinae por Ammerman *et al.* (2012) no cambió significativamente los grupos reconocidos en los Molossidae o la subfamilia, excepto por el soporte a la distinción de *Neoplatymops* como distinto de *Molossops* (ver más abajo).

*Cambios taxonómicos al nivel de género.* La diversidad taxonómica en esta categoría de acuerdo a Simmons (2005) alcanzaba 90 géneros en nueve familias. Desde entonces, tres nuevos nombres han sido introducidos, todos correspondientes a filostómidos nectarívoros: *Xeronycteris vieirai*, descrita a partir de ejemplares del noreste (Caatinga) de Brasil por Gregorin y Ditchfield (2005), *Dryadonycteris capixaba*, a partir de ejemplares del sureste (Bosque Atlántico) de Brasil por Nogueira *et al.* (2012), y *Hsunycteris* por Parlos *et al.* (2014) para tres especies previamente incluidas en *Lonchophylla*. En cuanto a sus relaciones, mientras que *Hsunycteris* es el clado hermano de los restantes Lonchophyllinae, dentro de estos, *Xeronycteris* está más cercanamente emparentado a *Platalina*; de otro lado, *Dryadonycteris* pertenece a la tribu Choeronycterina de los Glossophaginae.

Otros dos nombres genéricos que han sido validados como diferentes son los Stenodermatinos *Vampyriscus* Thomas, 1900, separado de *Vampyressa* (Hooper y Baker 2006), y *Dermanura* Gervais, 1856, separado de *Artibeus* (Hooper *et al.* 2008). *Vampyressa* (*sensu lato*) resultó polifilético, mientras que *Dermanura* constituyó el grupo hermano recíprocamente exclusivo de *Artibeus* (*sensu stricto*). Aunque no existe un patrón general, pues varía entre familias y subfamilias, la justificación para las distinciones genéricas incluye características cualitativas discretas. En el caso de *Artibeus* y *Dermanura*, ambos son distintos a nivel de tamaño, forma y detalles de la dentición (molares).

También validados como distintos son los géneros *Neoplatymops* Peterson, 1965 y *Cabreramops* Ibáñez, 1980, diferenciados morfológicamente de *Molossops* por Eger (2008). Además, el primero fue distinguido filogenéticamente por análisis de secuencias genéticas (Ammerman *et al.* 2012). La misma situación se presenta con los géneros *Baeodon* Miller, 1906, que fue separado de *Rhogeessa*, y *Perimyotis* Menu, 1984, separado de *Pipistrellus*, ambos con base en análisis filogenéticos de secuencias de ADN (Hooper y Van Den Bussche 2003, Hooper *et al.* 2006, Baird *et al.* 2008). Al comprobarse la polifilia del género *Pipistrellus* (Hooper *et al.* 2006), se validó el nombre *Perimyotis* para incluir una única especie neotropical: *P. subflavus*.

Finalmente, con base en un análisis filogenético molecular para casi todas las especies reconocidas en ese momento, Porter *et al.* (2007) describieron dos subgéneros dentro de *Micronycteris*: *Leuconycteris* (*M. brosetti* como única especie); y *Schizonycteris* (para *M. minuta*, *M. sanborni* y *M. schmidtorum*); los cuales se añadieron a los previamente existentes *Micronycteris* y *Xenotenes*.

Otros estudios, tales como la revisión filogenética de Vespertilionidae (Hooper y Van Den Bussche 2003), también aportaron cambios a la taxonomía de algunos géneros. Así, para *Myotis* se encontró que los subgéneros *Leuconoe*, *Selyseus*, y *Myotis*, no son monofiléticos. Sin embargo, las especies podían agruparse en dos clados correspondientes al Nuevo y Viejo Mundo. En esta división, el subgénero *Myotis* debe restringirse al Viejo Mundo, y para las especies Americanas se propuso *Aeorestes* Fitzinger, 1870. Sin embargo, Wilson (2008) indica que este nombre correspondería realmente a un sinónimo de *Lasiurus* debido a que la especie tipo *A. villosissimus* corresponde a un sinónimo de *L. cinereus*. Con respecto a *Lasiurus*, Hooper y Van Den Bussche (2003) no distinguieron a *Dasypterus* como un género distinto, pero reconocen la necesidad de un mayor muestreo taxonómico. Quizás la propuesta más sorprendente fue la inclusión de *Histiotus* como un subgénero de *Eptesicus*, dada su estrecha relación con las especies Neotropicales de este último. Sin embargo, la parafilia de *Eptesicus* podría resolverse restringiendo este nombre a las especies del Neotrópico (*E. fuscus* es la especie tipo del género), y reconociendo a *Histiotus* así como a los grupos del Viejo Mundo como géneros distintos.

Dentro de Emballonuridae, la reciente descripción de una nueva especie de *Peropteryx* (Lim *et al.* 2010) permitió evaluar el soporte del subgénero *Peronymus*, concluyendo que este no tiene validez filogenética (ausencia de sinapomorfías). Finalmente, en *Sturnira* (Phyllostomidae) la validez del subgénero *Corvira* fue descartada al no hallarse soporte en los caracteres morfológicos ni en las relaciones filogenéticas respecto a otras especies del género (Velazco y Patterson 2013).

*Cambios taxonómicos al nivel de especie.* Esta es la categoría en la cual se ha producido el mayor número de cambios. Simmons (2005) incluyó 305 especies, mientras que nuestra revisión lleva este número a 380 para febrero de 2014. Ello significa un incremento promedio mayor a 8 especies/año (75 especies en 9 años), observándose una variación que va de 4 a 11 especies/año. Comparativamente, el incremento durante 1993-2005 fue de 191 especies a nivel mundial, a una tasa de 15.9 especies/año (Solari y Baker 2007).

El mayor incremento en número de especies tuvo lugar en la familia Phyllostomidae (Figura 1), con 46 especies en los últimos nueve años (más de 5 especies/año), superando las 1.58 especies/año del periodo 1993-2005 (ver Solari y Baker 2007). En cuanto a descripciones, la tendencia histórica mostrada por Wetterer *et al.* (2000) indica que el promedio fue de 0.92 especies/año durante 1900-1925, y 0.67 especies/año durante 1975-1993. Nuestros datos indican que para el periodo 2004-2013 este valor alcanza 3.55 especies/año (32 especies en nueve años).

Un total de 35 géneros en siete familias incorporan cambios a nivel de especie (Tabla 1). Mientras que algunos géneros incrementaron su diversidad en 100% o ligeramente menos (*Anoura*, *Platyrrhinus*, *Lonchophylla*), en la mayoría (12 géneros) el incremento

ha sido de sólo una especie. Sin embargo, en géneros que han sido divididos, tales como *Artibeus*, *Vampyressa* o *Molossops*, el número de especies previamente incluidas ha disminuido. Tal como se ha reportado antes (Patterson 1996, 2000), no todo este incremento se refiere a nuevas especies propuestas recientemente. Así, del total de 75 especies adicionales, 30 (40%) representan nombres previamente considerados

**Figura 1.** Distribución taxonómica (por familias) del total de cambios en el número de especies reconocidas en el periodo comprendido entre Simmons (2005) y esta revisión. Phyllostomidae = 63.53%; Vespertilionidae = 12.94%; Molossidae = 9.41%; Natalidae = 7.06%; Mormoopidae = 3.53%; Thyropteridae = 2.35%; Emballonuridae = 1.18%.



subespecies o sinónimos de especies válidas existentes.

Existen grupos particularmente complejos en los cuales ciertos nombres se describen o validan en una primera revisión taxonómica (e. g. *Artibeus triomylus*, *Lophostoma aequatorialis*, *Natalus lanatus*), pero en un trabajo posterior son sinonimizados con un nombre existente debido a que no se verifica su distinción real (ver Larsen *et al.* 2007; Velazco y Cadenillas 2011; López-Wilchis *et al.* 2012, respectivamente). En el caso particular de *L. aequatorialis*, este nuevo nombre se convierte en sinónimo de *L. occidentalis*, descrito en 1978, una vez que los tipos se comparan directamente usando datos morfológicos y moleculares. De manera opuesta, el nombre *Sturnira ludovici* se sinonimizó bajo *S. oporaphilum* por Gardner (2008) pero dicha decisión fue revertida en un análisis más completo del género (Velazco y Patterson 2013). Estos ejemplos muestran lo complicado que resulta tomar una decisión taxonómica, incluso cuando se dispone de información y análisis modernos, lo cual se refleja en variaciones entre años del número total de especies reconocidas.

Una evaluación de los criterios empleados para el reconocimiento de estas especies adicionales nos permite identificar dos criterios principales. El más empleado es el criterio de monofilia, es decir que cada entidad taxonómica (*i. e.* una especie o género) debe incluir sólo descendientes de un único ancestro. Para este criterio, es de interés encontrar evidencia aportada por análisis filogenéticos de datos morfológicos o moleculares que muestren que individuos asociados a un nombre de especie no forman un grupo único en la filogenia. Algunos ejemplos incluyen: a) la distinción de tres grupos a nivel de especie en lo que se anteriormente se denominaba *Platyrrhinus dorsalis* (*sensu lato*), con base en un análisis de caracteres morfológicos (Velazco 2005); y b) la división de *Artibeus jamaicensis* (*sensu lato*) en tres especies con base en el análisis filogenético de secuencias del citocromo *b* (Larsen *et al.* 2007).

Un segundo criterio es el establecimiento de un grado suficiente de diferencia morfológica o morfométrica, es decir que el análisis estadístico de la variación dentro de una entidad taxonómica no revele diferencias significativas entre (sub)grupos. Se incluyen en este caso los análisis de tamaño y forma, que pueden incorporar pruebas multivariadas complejas como en la separación de *Pteronotus paraguayensis* respecto a *P. parnellii* (Gutiérrez y Molinari 2008), o una combinación de diferencias morfométricas y morfológicas discretas, como en la distinción entre *Lonchophylla concava* y *L. mordax* (Albuja y Gardner 2005).

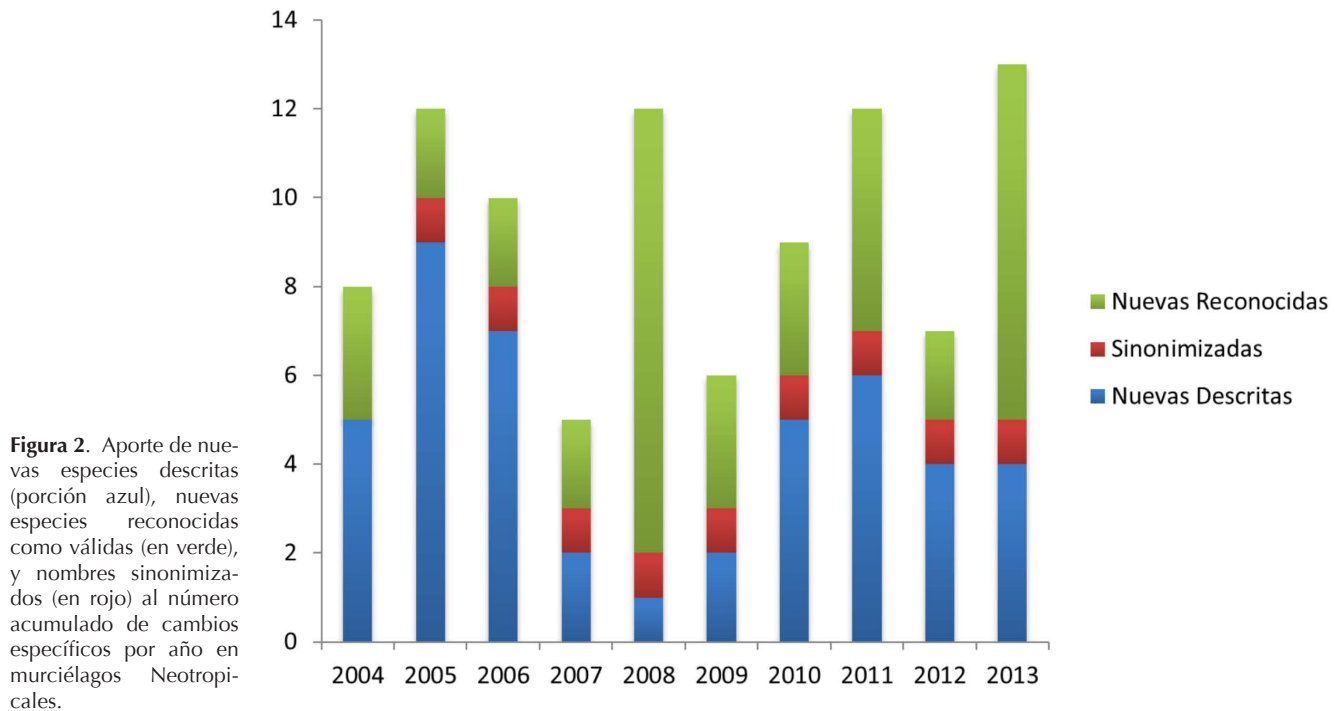
| Género                   | Especies sensu Simmons (2005) | Nuevas descritas | Nuevas reconocidas | Sinonimizadas | Especies Actuales |
|--------------------------|-------------------------------|------------------|--------------------|---------------|-------------------|
| <i>Peropteryx</i>        | 4                             | 1                | 0                  | 0             | 5                 |
| <i>Pteronotus</i>        | 7                             | 0                | 3                  | 0             | 10                |
| <i>Anoura</i>            | 5                             | 3                | 2                  | 0             | 10                |
| <i>Dryadonycteris</i>    | 0                             | 1                | 0                  | 0             | 1                 |
| <i>Hsunnycteris</i> (*)  | 0                             | 0                | 3                  | 0             | 3                 |
| <i>Lichonycteris</i>     | 1                             | 0                | 1                  | 0             | 2                 |
| <i>Lonchophylla</i> (*)  | 7                             | 7                | 1                  | 3             | 12                |
| <i>Xeronycteris</i>      | 0                             | 1                | 0                  | 0             | 1                 |
| <i>Lophostoma</i>        | 5                             | 3                | 1                  | 1             | 8                 |
| <i>Micronycteris</i>     | 9                             | 3                | 0                  | 1             | 11                |
| <i>Carollia</i>          | 6                             | 3                | 0                  | 1             | 8                 |
| <i>Sturnira</i>          | 14                            | 3                | 5                  | 2             | 20                |
| <i>Artibeus</i> (s.s.)   | 9                             | 0                | 4                  | 1             | 12                |
| <i>Dermanura</i> (s.s.)  | 9                             | 0                | 3                  | 1             | 11                |
| <i>Chiroderma</i>        | 5                             | 1                | 0                  | 0             | 6                 |
| <i>Platyrrhinus</i>      | 10                            | 7                | 3                  | 0             | 20                |
| <i>Vampyressa</i> (*)    | 6                             | 0                | 0                  | 3             | 3                 |
| <i>Vampyriscus</i> (*)   | 0                             | 0                | 3                  | 0             | 3                 |
| <i>Vampyrodes</i>        | 1                             | 0                | 1                  | 0             | 2                 |
| <i>Thyroptera</i>        | 3                             | 2                | 0                  | 0             | 5                 |
| <i>Chilonatalus</i>      | 2                             | 0                | 1                  | 0             | 3                 |
| <i>Natalus</i>           | 5                             | 1                | 4                  | 3             | 7                 |
| <i>Cabreramops</i> (*)   | 0                             | 0                | 1                  | 0             | 1                 |
| <i>Cynomops</i>          | 5                             | 0                | 1                  | 0             | 6                 |
| <i>Eumops</i>            | 10                            | 1                | 3                  | 0             | 14                |
| <i>Molossops</i> (*)     | 4                             | 0                | 0                  | 2             | 2                 |
| <i>Molossus</i>          | 8                             | 1                | 1                  | 0             | 10                |
| <i>Neoplatymops</i> (*)  | 0                             | 0                | 1                  | 0             | 1                 |
| <i>Promops</i>           | 2                             | 0                | 1                  | 0             | 3                 |
| <i>Eptesicus</i>         | 8                             | 1                | 0                  | 0             | 9                 |
| <i>Baeodon</i> (*)       | 0                             | 0                | 2                  | 0             | 2                 |
| <i>Myotis</i>            | 20                            | 4                | 3                  | 0             | 27                |
| <i>Perimyotis</i> (**)   | 0                             | 0                | 1                  | 0             | 1                 |
| <i>Pipistrellus</i> (**) | 1                             | 0                | 0                  | 1             | 0                 |
| <i>Rhogeessa</i> (*)     | 10                            | 2                | 1                  | 2             | 11                |
|                          | <b>177</b>                    | <b>45</b>        | <b>50</b>          | <b>21</b>     | <b>250</b>        |

**Tabla 1.** Listado de los 35 géneros actuales en los cuales se presentan cambios taxonómicos resultantes en incrementos en el número de especies reconocidas respecto al número presentado por Simmons (2005).

(\*) Casos particulares en los que un número de especies cambian entre géneros, usualmente al validar uno de ellos como distinto. Este cambio no implica incrementos o disminuciones en la diversidad total, ni en el número de nuevas especies; se cuentan como nuevas reconocidas (en el “nuevo” género) y como sinonimizadas (en el género original).

(\*\*) *Pipistrellus* solo incluía una especie Neotropical; al comprobarse su polifilia (Hooper et al. 2006), se validó el nombre *Perimyotis* para esta única especie *P. subflavus*.

Otros criterios menos comunes para reconocer especies de murciélagos Neotropicales han sido empleados en combinación con los criterios previamente mencionados. Por ejemplo, disyunción geográfica entre poblaciones, asociada a la presencia de caracteres discretos distintivos, como en el caso de *Lichonycteris obscura* y *L. degener* (Griffiths y Gardner 2008), o *Molossus bondae* y *M. currentium* (Eger 2008). Igualmente, la presencia de distintos cariotipos como evidencia de aislamiento reproductivo y genético, como en el caso de *Eumops wilsoni* respecto a *E. glaucinus* y *E. floridanus* (Baker et al. 2009).



Aunque nuestra revisión revela una diversidad de aproximaciones a la resolución taxonómica de los límites entre especies de murciélagos, no deja de ser sorprendente la tasa de incremento en el número de especies reconocidas. Ceballos y Ehrlich (2009) encontraron que el incremento global en la riqueza de especies de murciélagos fue mayor al esperado dentro de los mamíferos, considerando la diversidad del orden. En los nueve años transcurridos desde el cierre de la tercera edición del listado de mamíferos del mundo (Wilson y Reeder 2005), se ha pasado de 305 a 380 especies de murciélagos Neotropicales, lo cual representa un incremento aproximado de 24% respecto al total original (Figura 3). De este incremento, 45 especies (60%; Tabla 1) son especies nuevas, previamente desconocidas. Poco menos de la mitad de ellas (20) corresponden a especies crípticas diferenciadas gracias a avances metodológicos.

## Discusión

El resultado más importante de esta revisión es una lista actualizada de las especies Neotropicales de murciélagos, que incluye 380 especies en 98 géneros (Tabla 2). Obviamente, ésta no pretende ser una lista definitiva, e incluye decisiones nomenclaturales a discreción de los autores que no implican un juicio sobre la validez de algún trabajo en particular. En adición a estas 380 especies, otras cinco han sido identificadas pero no nombradas; una en *Carollia* (Solari y Baker 2006), tres en *Sturnira*

(Velazco y Patterson 2013), y una en *Hsunycteris* (Parlos et al. 2014). Igualmente, podría tenerse en cuenta las especies consideradas extintas por Simmons (2005): *Mormoops magna*, *Pteronotus pristinus*, y *Phyllonycteris major*, o por la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza): *Desmodus draculae*.

| Género                 | Especie               | Autor y año                 | Referencias |
|------------------------|-----------------------|-----------------------------|-------------|
| Familia Emballonuridae |                       |                             |             |
| <i>Balantiopteryx</i>  | <i>infusca</i>        | (Thomas, 1897)              |             |
| <i>Balantiopteryx</i>  | <i>io</i>             | Thomas, 1904                |             |
| <i>Balantiopteryx</i>  | <i>plicata</i>        | W. Peters, 1867             |             |
| <i>Centronycteris</i>  | <i>centralis</i>      | Thomas, 1912                |             |
| <i>Centronycteris</i>  | <i>maximiliani</i>    | (Fischer, 1829)             |             |
| <i>Cormura</i>         | <i>brevirostris</i>   | (Wagner, 1843)              |             |
| <i>Cyttarops</i>       | <i>alecto</i>         | Thomas, 1913                |             |
| <i>Diclidurus</i>      | <i>albus</i>          | Wied-Neuwied, 1820          |             |
| <i>Diclidurus</i>      | <i>ingens</i>         | Hernández-Camacho, 1955     |             |
| <i>Diclidurus</i>      | <i>isabellus</i>      | (Thomas, 1920)              |             |
| <i>Diclidurus</i>      | <i>scutatus</i>       | W. Peters, 1869             |             |
| <i>Peropteryx</i>      | <i>kappleri</i>       | W. Peters, 1867             |             |
| <i>Peropteryx</i>      | <i>leucoptera</i>     | W. Peters, 1867             | 60          |
| <i>Peropteryx</i>      | <i>macrotis</i>       | (Wagner, 1843)              |             |
| <i>Peropteryx</i>      | <i>pallidoptera</i>   | Lim et al., 2010            | 60          |
| <i>Peropteryx</i>      | <i>trinitatis</i>     | Miller, 1899                |             |
| <i>Rhynchonycteris</i> | <i>naso</i>           | (Wied-Neuwied, 1820)        |             |
| <i>Saccopteryx</i>     | <i>antioquensis</i>   | Muñoz & Cuartas-Calle, 2001 |             |
| <i>Saccopteryx</i>     | <i>bilineata</i>      | (Temminck, 1838)            |             |
| <i>Saccopteryx</i>     | <i>canescens</i>      | Thomas, 1901                |             |
| <i>Saccopteryx</i>     | <i>gymnura</i>        | Thomas, 1901                |             |
| <i>Saccopteryx</i>     | <i>leptura</i>        | (Schreber, 1774)            |             |
| Familia Noctilionidae  |                       |                             |             |
| <i>Noctilio</i>        | <i>albiventris</i>    | Desmarest, 1818             |             |
| <i>Noctilio</i>        | <i>leporinus</i>      | (Linnaeus, 1758)            |             |
| Familia Mormoopidae    |                       |                             |             |
| <i>Mormoops</i>        | <i>blainvillei</i>    | Leach, 1821                 |             |
| <i>Mormoops</i>        | <i>megalophylla</i>   | (W. Peters, 1864)           |             |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>davyi</i>          | Gray, 1838                  |             |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>gymnonotus</i>     | (J. A. Wagner, 1843)        |             |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>macleayi</i>       | (Gray, 1839)                |             |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>mesoamericanus</i> | Smith, 1972                 | 14, 20      |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>paraguanensis</i>  | Linares & Ojasti, 1974      | 41          |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>parnellii</i>      | (Gray, 1843)                | 14, 20, 41  |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>personatus</i>     | (J. A. Wagner, 1843)        |             |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>quadridens</i>     | (Gundlach, 1840)            |             |
| <i>Pteronotus</i>      | <i>rubiginosus</i>    | (J. A. Wagner, 1843)        | 20, 41      |

**Tabla 2.** Lista actualizada, hasta el 15 de febrero de 2014, de los géneros y especies de murciélagos Neotropicales. Sólo se incluyen subfamilias para los Phyllostomidae, siguiendo el esquema de Baker et al. (2003). Las referencias (ver códigos en la Bibliografía) son sólo para aquellas especies cuyo estado taxonómico ha cambiado en el periodo evaluado por esta revisión.

continúa...

| Género                     | Especie             | Autor y año                      | Referencias |
|----------------------------|---------------------|----------------------------------|-------------|
| Familia Phyllostomidae     |                     |                                  |             |
| Subfamilia Macrotinae      |                     |                                  | 8           |
| <i>Macrotus</i>            | <i>waterhousii</i>  | Gray, 1843                       |             |
| Subfamilia Micronycterinae |                     |                                  | 8           |
| <i>Lampronnycteris</i>     | <i>brachyotis</i>   | (Dobson, 1879)                   |             |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>brosseti</i>     | Simmons & Voss, 1998             |             |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>buriri</i>       | Larsen et al., 2011              | 56          |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>giovanniae</i>   | Baker & Fonseca, 2007            | 30          |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>hirsuta</i>      | (W. Peters, 1869)                |             |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>matses</i>       | Simmons et al., 2002             |             |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>megalotis</i>    | (Gray, 1842)                     | 56, 83      |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>microtis</i>     | Miller, 1898                     | 83          |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>minuta</i>       | (P. Gervais, 1856)               | 75          |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>sanborni</i>     | Simmons, 1996                    |             |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>schmidtorum</i>  | (Sanborn, 1935)                  |             |
| <i>Micronycteris</i>       | <i>yatesi</i>       | Siles et al. 2013                | 86          |
| Subfamilia Desmodontinae   |                     |                                  |             |
| <i>Desmodus</i>            | <i>rotundus</i>     | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)  |             |
| <i>Diaemus</i>             | <i>youngi</i>       | (Jentink, 1893)                  |             |
| <i>Diphylla</i>            | <i>ecaadata</i>     | Spix, 1823                       |             |
| Subfamilia Lonchorhinae    |                     |                                  | 8           |
| <i>Lonchorhina</i>         | <i>aurita</i>       | Tomes, 1863                      |             |
| <i>Lonchorhina</i>         | <i>fernandezi</i>   | Ochoa & Ibáñez, 1984             |             |
| <i>Lonchorhina</i>         | <i>inusitata</i>    | Handley & Ochoa, 1997            |             |
| <i>Lonchorhina</i>         | <i>marinkellei</i>  | Hernández-Camacho & Cadena, 1978 |             |
| <i>Lonchorhina</i>         | <i>orinocensis</i>  | Linares & Ojasti, 1971           |             |
| Subfamilia Phyllostominae  |                     |                                  | 8           |
| <i>Chrotopterus</i>        | <i>auritus</i>      | (W. Peters, 1856)                |             |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>brasiliense</i>  | W. Peters, 1867                  |             |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>carrikeri</i>    | (J. A. Allen, 1910)              |             |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>evotis</i>       | (Davis & Carter, 1978)           |             |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>kalkoae</i>      | Velazco & Gardner, 2012          | 109         |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>occidentalis</i> | (Davis & Carter, 1978)           | 9, 107      |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>schulzi</i>      | (Genoways & Williams, 1980)      |             |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>silvicolum</i>   | d'Orbigny, 1836                  | 9, 107      |
| <i>Lophostoma</i>          | <i>yasuni</i>       | Fonseca & Pinto, 2004            | 29          |
| <i>Macrophyllum</i>        | <i>macrophyllum</i> | (Schinz, 1821)                   |             |
| <i>Mimon</i>               | <i>bennettii</i>    | (Gray, 1838)                     |             |
| <i>Mimon</i>               | <i>cozumelae</i>    | Goldman, 1914                    |             |
| <i>Mimon</i>               | <i>crenulatum</i>   | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1803)  |             |
| <i>Mimon</i>               | <i>koepckeae</i>    | Gardner & Patton, 1972           |             |
| <i>Phylloderma</i>         | <i>stenops</i>      | W. Peters, 1865                  |             |
| <i>Phyllostomus</i>        | <i>discolor</i>     | (Wagner, 1843)                   |             |

continúa...

| Género                    | Especie             | Autor y año                     | Referencias |
|---------------------------|---------------------|---------------------------------|-------------|
| <i>Phyllostomus</i>       | <i>elongatus</i>    | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810) |             |
| <i>Phyllostomus</i>       | <i>hastatus</i>     | (Pallas, 1767)                  |             |
| <i>Phyllostomus</i>       | <i>latifolius</i>   | (Thomas, 1901)                  |             |
| <i>Tonatia</i>            | <i>bidens</i>       | (Spix, 1823)                    |             |
| <i>Tonatia</i>            | <i>saurophila</i>   | Koopman & Williams, 1951        |             |
| <i>Trachops</i>           | <i>cirrhosus</i>    | (Spix, 1823)                    |             |
| <i>Vampyrum</i>           | <i>spectrum</i>     | (Linnaeus, 1758)                |             |
| Subfamilia Glossophaginae |                     |                                 | 8           |
| <i>Anoura</i>             | <i>aequatoris</i>   | (Lönnberg, 1921)                | 64          |
| <i>Anoura</i>             | <i>cadenai</i>      | Mantilla-Meluk & Baker, 2006    | 64          |
| <i>Anoura</i>             | <i>carishina</i>    | Mantilla-Meluk & Baker, 2010    | 65          |
| <i>Anoura</i>             | <i>caudifer</i>     | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1818) | 64          |
| <i>Anoura</i>             | <i>cultrata</i>     | Handley, 1960                   |             |
| <i>Anoura</i>             | <i>fistulata</i>    | Muchhala et al., 2005           | 72          |
| <i>Anoura</i>             | <i>geoffroyi</i>    | Gray, 1838                      | 65          |
| <i>Anoura</i>             | <i>latidens</i>     | Handley, 1984                   |             |
| <i>Anoura</i>             | <i>luismanueli</i>  | Molinari, 1994                  |             |
| <i>Anoura</i>             | <i>peruana</i>      | (Tschudi, 1844)                 | 65          |
| <i>Brachyphylla</i>       | <i>cavernarum</i>   | Gray, 1834                      |             |
| <i>Brachyphylla</i>       | <i>nana</i>         | Miller, 1902                    |             |
| <i>Choeroniscus</i>       | <i>godmani</i>      | (Thomas, 1903)                  |             |
| <i>Choeroniscus</i>       | <i>minor</i>        | (Peters, 1868)                  |             |
| <i>Choeroniscus</i>       | <i>periosus</i>     | Handley, 1966                   |             |
| <i>Choeronycteris</i>     | <i>mexicana</i>     | Tschudi, 1844                   |             |
| <i>Dryadonycteris</i>     | <i>capixaba</i>     | Nogueira et al., 2012           | 74          |
| <i>Erophylla</i>          | <i>bombifrons</i>   | (Miller, 1899)                  |             |
| <i>Erophylla</i>          | <i>sezekorni</i>    | (Gundlach, 1861)                |             |
| <i>Glossophaga</i>        | <i>commissarisi</i> | Gardner, 1962                   |             |
| <i>Glossophaga</i>        | <i>leachii</i>      | Gray, 1844                      |             |
| <i>Glossophaga</i>        | <i>longirostris</i> | Miller, 1898                    |             |
| <i>Glossophaga</i>        | <i>morenoi</i>      | Martínez and Villa-R., 1938     |             |
| <i>Glossophaga</i>        | <i>soricina</i>     | (Pallas, 1766)                  |             |
| <i>Hylonycteris</i>       | <i>underwoodi</i>   | Thomas, 1903                    |             |
| <i>Leptonycteris</i>      | <i>curasoae</i>     | Miller, 1900                    |             |
| <i>Leptonycteris</i>      | <i>nivalis</i>      | (Saussure, 1860)                |             |
| <i>Leptonycteris</i>      | <i>yerbabuenae</i>  | Martínez & Villa-R., 1940       |             |
| <i>Lichonycteris</i>      | <i>degener</i>      | Miller, 1931                    | 38          |
| <i>Lichonycteris</i>      | <i>obscura</i>      | Thomas, 1895                    | 38          |
| <i>Monophyllus</i>        | <i>plethodon</i>    | Miller, 1900                    |             |
| <i>Monophyllus</i>        | <i>redmani</i>      | Leach, 1821                     |             |
| <i>Musonycteris</i>       | <i>harrisoni</i>    | Schaldach & McLaughlin, 1960    |             |
| <i>Phyllonycteris</i>     | <i>poeyi</i>        | Gundlach, 1861                  |             |
| <i>Phyllonycteris</i>     | <i>aphylla</i>      | (Miller, 1898)                  |             |
| <i>Scleronycteris</i>     | <i>ega</i>          | Thomas, 1912                    |             |

continúa...



| Género                            | Especie               | Autor y año                 | Referencias |
|-----------------------------------|-----------------------|-----------------------------|-------------|
| Subfamilia Lonchophyllinae        |                       |                             | 8           |
| <i>Hsunycteris</i>                | <i>cadenai</i>        | (Woodman & Timm, 2006)      | 80, 123     |
| <i>Hsunycteris</i>                | <i>pattoni</i>        | (Woodman & Timm, 2006)      | 80, 123     |
| <i>Hsunycteris</i>                | <i>thomasi</i>        | (J. A. Allen, 1904)         | 80, 123     |
| <i>Lionycteris</i>                | <i>spurrelli</i>      | Thomas, 1913                |             |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>bokermanni</i>     | Sazima et al., 1978         | 26          |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>chocoana</i>       | Dávalos, 2004               | 18          |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>concava</i>        | Goldman, 1914               | 2, 122      |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>dekeyseri</i>      | Taddei et al., 1983         |             |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>fornicata</i>      | Woodman, 2007               | 122         |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>handleyi</i>       | Hill, 1980                  |             |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>hesperia</i>       | G. M. Allen, 1908           |             |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>mordax</i>         | Thomas, 1903                | 2           |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>orcesi</i>         | Albuja & Gardner, 2004      | 2           |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>orienticollina</i> | Dávalos & Corthals, 2008    | 21          |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>perachii</i>       | Dias et al., 2013           | 26          |
| <i>Lonchophylla</i>               | <i>robusta</i>        | Miller, 1912                |             |
| <i>Platalina</i>                  | <i>genovensium</i>    | Thomas, 1928                |             |
| <i>Xeronycteris</i>               | <i>vieirai</i>        | Gregorin & Ditchfield, 2005 | 34          |
| Subfamilia Carollinae             |                       |                             | 8           |
| <i>Carollia</i>                   | <i>benkeithi</i>      | Solari & Baker, 2006        | 88          |
| <i>Carollia</i>                   | <i>brevicauda</i>     | (Schinz, 1821)              | 16, 125     |
| <i>Carollia</i>                   | <i>castanea</i>       | H. Allen, 1890              | 88          |
| <i>Carollia</i>                   | <i>manu</i>           | Pacheco et al., 2004        | 77          |
| <i>Carollia</i>                   | <i>monohernandezi</i> | Muñoz et al., 2004          | 73, 125     |
| <i>Carollia</i>                   | <i>perspicillata</i>  | (Linnaeus, 1758)            | 73          |
| <i>Carollia</i>                   | <i>sowellii</i>       | Baker et al., 2002          |             |
| <i>Carollia</i>                   | <i>subrufa</i>        | (Hahn, 1905)                |             |
| Subfamilia "Glyphonycterinae" (A) |                       |                             | 8           |
| <i>Glyphonycteris</i>             | <i>behni</i>          | (W. Peters, 1865)           |             |
| <i>Glyphonycteris</i>             | <i>daviesi</i>        | (Hill, 1965)                |             |
| <i>Glyphonycteris</i>             | <i>sylvestris</i>     | (Thomas, 1896)              |             |
| <i>Neonycteris</i>                | <i>pusilla</i>        | (Sanborn, 1949)             |             |
| <i>Trinycteris</i>                | <i>nicefori</i>       | (Sanborn, 1949)             |             |
| Subfamilia "Rhinophyllinae" (A)   |                       |                             | 8           |
| <i>Rhinophylla</i>                | <i>alethina</i>       | Handley, 1966               |             |
| <i>Rhinophylla</i>                | <i>fischeriae</i>     | Carter, 1966                |             |
| <i>Rhinophylla</i>                | <i>pumilio</i>        | W. Peters, 1865             |             |
| Subfamilia Stenodermatinae        |                       |                             |             |
| <i>Ametrida</i>                   | <i>centurio</i>       | Gray, 1847                  |             |
| <i>Ardops</i>                     | <i>nichollsi</i>      | (Thomas, 1891)              |             |
| <i>Ariteus</i>                    | <i>flavescens</i>     | (Gray, 1831)                |             |
| <i>Artibeus</i>                   | <i>aequatorialis</i>  | K. Andersen, 1906           | 55          |
| <i>Artibeus</i>                   | <i>amplus</i>         | Handley, 1987               |             |

continúa...

| Género              | Especie               | Autor y año                 | Referencias      |
|---------------------|-----------------------|-----------------------------|------------------|
| <i>Artibeus</i>     | <i>concolor</i>       | W. Peters, 1865             | 46               |
| <i>Artibeus</i>     | <i>fimbriatus</i>     | Gray, 1838                  |                  |
| <i>Artibeus</i>     | <i>fraterculus</i>    | Anthony, 1924               |                  |
| <i>Artibeus</i>     | <i>hirsutus</i>       | W. Andersen, 1906           |                  |
| <i>Artibeus</i>     | <i>inopinatus</i>     | Davis & Carter, 1964        |                  |
| <i>Artibeus</i>     | <i>jamaicensis</i>    | Leach, 1821                 | 54, 55           |
| <i>Artibeus</i>     | <i>lituratus</i>      | (Olfers, 1818)              | 46               |
| <i>Artibeus</i>     | <i>obscurus</i>       | (Schinz, 1821)              |                  |
| <i>Artibeus</i>     | <i>planirostris</i>   | (Spix, 1823)                | 54               |
| <i>Artibeus</i>     | <i>schwartzi</i>      | Jones, 1978                 | 54               |
| <i>Centurio</i>     | <i>senex</i>          | Gray, 1842                  |                  |
| <i>Chiroderma</i>   | <i>doriae</i>         | Thomas, 1891                |                  |
| <i>Chiroderma</i>   | <i>improvisum</i>     | Baker & Genoways, 1976      |                  |
| <i>Chiroderma</i>   | <i>salvini</i>        | Dobson, 1878                |                  |
| <i>Chiroderma</i>   | <i>trinitatum</i>     | Goodwin, 1958               |                  |
| <i>Chiroderma</i>   | <i>villosum</i>       | W. Peters, 1860             |                  |
| <i>Chiroderma</i>   | <i>vizzotoi</i>       | Taddei & Lim, 2010          | 94               |
| <i>Dermanura</i>    | <i>anderseni</i>      | (Osgood, 1916)              | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>azteca</i>         | (K. Andersen, 1906)         | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>bogotensis</i>     | (K. Andersen, 1906)         | 46, 58, 90       |
| <i>Dermanura</i>    | <i>cinerea</i>        | P. Gervais, 1856            | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>glauca</i>         | (Thomas, 1893)              | 46, 58, 90       |
| <i>Dermanura</i>    | <i>gnoma</i>          | (Handley, 1987)             | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>phaeotis</i>       | Miller, 1902                | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>rava</i>           | Miller, 1902                | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>rosenbergi</i>     | Thomas, 1897                | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>tolteca</i>        | (Saussure, 1860)            | 46, 90           |
| <i>Dermanura</i>    | <i>watsoni</i>        | Thomas, 1901                | 46, 90           |
| <i>Ectophylla</i>   | <i>alba</i>           | H. Allen, 1892              |                  |
| <i>Enchisthenes</i> | <i>hartii</i>         | (Thomas, 1892)              |                  |
| <i>Mesophylla</i>   | <i>macconnelli</i>    | Thomas, 1901                | 44               |
| <i>Phyllops</i>     | <i>falcatus</i>       | W. Peters, 1865             |                  |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>albericoi</i>      | Velazco, 2005               | 106              |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>angustirostris</i> | Velazco et al., 2010        | 114              |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>aquilus</i>        | (Handley & Ferris, 1972)    | 108              |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>aurarius</i>       | (Handley & Ferris, 1972)    |                  |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>brachycephalus</i> | (Rouk & Carter, 1972)       |                  |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>chocoensis</i>     | Alberico & Velasco-A., 1991 |                  |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>dorsalis</i>       | (Thomas, 1900)              | 106, 108,<br>113 |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>fusciventris</i>   | Velazco et al., 2010        | 114              |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>helleri</i>        | (W. Peters, 1866)           | 106, 110,<br>114 |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>incarum</i>        | (Thomas, 1912)              | 110              |
| <i>Platyrrhinus</i> | <i>infuscus</i>       | (W. Peters, 1880)           |                  |

continúa...

| Género                 | Especie             | Autor y año                     | Referencias |
|------------------------|---------------------|---------------------------------|-------------|
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>ismaeli</i>      | Velazco, 2005                   | 106         |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>lineatus</i>     | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810) | 113         |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>masu</i>         | Velazco, 2005                   | 106         |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>matapalensis</i> | Velazco, 2005                   | 106         |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>nigellus</i>     | (Gardner & Carter, 1972)        | 113         |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>nitelinea</i>    | Velazco & Gardner, 2009         | 108         |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>recifinus</i>    | (Thomas, 1901)                  |             |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>umbratus</i>     | (Lyon, 1902)                    | 108         |
| <i>Platyrrhinus</i>    | <i>vittatus</i>     | (W. Peters, 1859)               | 106         |
| <i>Pygoderma</i>       | <i>bilabiatum</i>   | (J. A. Wagner, 1843)            |             |
| <i>Sphaeronycteris</i> | <i>toxophyllum</i>  | W. Peters, 1882                 |             |
| <i>Stenoderma</i>      | <i>rufum</i>        | Desmarest, 1820                 |             |
| <i>Uroderma</i>        | <i>bilobatum</i>    | W. Peters, 1866                 |             |
| <i>Uroderma</i>        | <i>magnirostrum</i> | Davis, 1968                     |             |
| <i>Vampyressa</i>      | <i>melissa</i>      | Thomas, 1926                    | 44          |
| <i>Vampyressa</i>      | <i>pusilla</i>      | (J. A. Wagner, 1843)            | 44          |
| <i>Vampyressa</i>      | <i>thyone</i>       | Thomas, 1909                    | 44          |
| <i>Vampyriscus</i>     | <i>bidens</i>       | (Dobson, 1878)                  | 44          |
| <i>Vampyriscus</i>     | <i>brocki</i>       | (Peterson, 1968)                | 44          |
| <i>Vampyriscus</i>     | <i>nymphaea</i>     | (Thomas, 1909)                  | 44          |
| <i>Vampyrodes</i>      | <i>caraccioli</i>   | (Thomas, 1889)                  | 112         |
| <i>Vampyrodes</i>      | <i>major</i>        | G. M. Allen, 1908               | 112         |
| <i>Sturnira</i>        | <i>angeli</i>       | de la Torre, 1961               | 111         |
| <i>Sturnira</i>        | <i>aratathomasi</i> | Peterson & Tamsitt, 1968        |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>bidens</i>       | (Thomas, 1915)                  |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>bogotensis</i>   | Shamel, 1927                    |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>erythromos</i>   | (Tschudi, 1844)                 |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>hondurensis</i>  | Goodwin, 1940                   | 32          |
| <i>Sturnira</i>        | <i>koopmanhilli</i> | McCarthy et al., 2006           | 66          |
| <i>Sturnira</i>        | <i>lilium</i>       | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810) | 111         |
| <i>Sturnira</i>        | <i>ludovici</i>     | Anthony, 1924                   | 32, 111     |
| <i>Sturnira</i>        | <i>luisi</i>        | Davis, 1980                     | 111         |
| <i>Sturnira</i>        | <i>magna</i>        | de la Torre, 1966               |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>mistratensis</i> | Contreras-Vega & Cadena, 2000   |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>mordax</i>       | (Goodwin, 1938)                 |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>nana</i>         | Gardner & O'Neill, 1971         |             |
| <i>Sturnira</i>        | <i>oporaphilum</i>  | (Tschudi, 1844)                 | 32, 111     |
| <i>Sturnira</i>        | <i>parvidens</i>    | Goldman, 1917                   | 111         |
| <i>Sturnira</i>        | <i>paulsoni</i>     | de la Torre & Schwartz, 1966    | 111         |
| <i>Sturnira</i>        | <i>perla</i>        | Jarrín & Kunz, 2011             | 48          |
| <i>Sturnira</i>        | <i>sorianoi</i>     | Sánchez-Hernández et al., 2005  | 85          |
| <i>Sturnira</i>        | <i>tildae</i>       | de la Torre, 1959               |             |

continúa...

| Género                | Especie              | Autor y año                      | Referencias        |
|-----------------------|----------------------|----------------------------------|--------------------|
| Familia Natalidae     |                      |                                  |                    |
| <i>Chilonatalus</i>   | <i>macer</i>         | Miller, 1914                     | 100                |
| <i>Chilonatalus</i>   | <i>micropus</i>      | (Dobson, 1880)                   | 100                |
| <i>Chilonatalus</i>   | <i>tumidifrons</i>   | Miller, 1903                     | 100                |
| <i>Natalus</i>        | <i>jamaicensis</i>   | Goodwin, 1959                    | 19, 100            |
| <i>Natalus</i>        | <i>macrourus</i>     | P. Gervais, 1856                 | 31, 100            |
| <i>Natalus</i>        | <i>major</i>         | Miller, 1902                     | 100                |
| <i>Natalus</i>        | <i>mexicanus</i>     | Miller, 1902                     | 19, 62, 98,<br>100 |
| <i>Natalus</i>        | <i>primus</i>        | Anthony, 1919                    | 100                |
| <i>Natalus</i>        | <i>stramineus</i>    | Gray, 1838                       | 19, 98, 99,<br>100 |
| <i>Natalus</i>        | <i>tumidirostris</i> | Miller, 1900                     | 99, 100            |
| <i>Nyctiellus</i>     | <i>lepidus</i>       | (Gervais, 1837)                  | 100                |
| Familia Furipteridae  |                      |                                  |                    |
| <i>Amorphochilus</i>  | <i>schnablii</i>     | W. Peters, 1877                  |                    |
| <i>Furipterus</i>     | <i>horrens</i>       | (F. Cuvier, 1828)                |                    |
| Familia Thyropteridae |                      |                                  |                    |
| <i>Thyroptera</i>     | <i>devivoi</i>       | Gregorin et al., 2006            | 36                 |
| <i>Thyroptera</i>     | <i>discifera</i>     | (Lichtenstein & W. Peters, 1854) |                    |
| <i>Thyroptera</i>     | <i>lavalii</i>       | Pine, 1993                       |                    |
| <i>Thyroptera</i>     | <i>tricolor</i>      | Spix, 1823                       |                    |
| <i>Thyroptera</i>     | <i>wynneae</i>       | Velazco et al., 2014             | 115                |
| Familia Molossidae    |                      |                                  |                    |
| <i>Cabreramops</i>    | <i>aequatorianus</i> | (Cabrera, 1917)                  | 28                 |
| <i>Cynomops</i>       | <i>abrasus</i>       | (Temminck, 1826)                 |                    |
| <i>Cynomops</i>       | <i>greenhalli</i>    | Goodwin, 1958                    |                    |
| <i>Cynomops</i>       | <i>mexicanus</i>     | Jones & Genoways, 1967           |                    |
| <i>Cynomops</i>       | <i>milleri</i>       | (Osgood, 1914)                   | 28                 |
| <i>Cynomops</i>       | <i>paranus</i>       | (Thomas, 1901)                   |                    |
| <i>Cynomops</i>       | <i>planirostris</i>  | (W. Peters, 1866)                |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>auripendulus</i>  | (G. Shaw, 1800)                  |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>bonariensis</i>   | (W. Peters, 1874)                | 28                 |
| <i>Eumops</i>         | <i>dabbenei</i>      | Thomas, 1914                     |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>delticus</i>      | Thomas, 1923                     | 28                 |
| <i>Eumops</i>         | <i>floridanus</i>    | G. M. Allen, 1932                | 101                |
| <i>Eumops</i>         | <i>glaucinus</i>     | (J. A. Wagner, 1843)             | 10, 101            |
| <i>Eumops</i>         | <i>hansae</i>        | Sanborn, 1932                    |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>maurus</i>        | (Thomas, 1901)                   |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>nanus</i>         | (Miller, 1900)                   | 28                 |
| <i>Eumops</i>         | <i>patagonicus</i>   | Thomas, 1924                     |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>perotis</i>       | (Schinz, 1821)                   |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>trumbulli</i>     | (Thomas, 1901)                   |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>underwoodi</i>    | Goodwin, 1940                    |                    |
| <i>Eumops</i>         | <i>wilsoni</i>       | Baker et al., 2009               | 10                 |

continúa...

| Género                   | Especie                | Autor y año                     | Referencias |
|--------------------------|------------------------|---------------------------------|-------------|
| <i>Molossops</i>         | <i>neglectus</i>       | Williams & Genoways, 1980       | 3           |
| <i>Molossops</i>         | <i>temminckii</i>      | (Burmeister, 1854)              | 3           |
| <i>Molossus</i>          | <i>alvarezii</i>       | González-Ruiz et al., 2011      | 33          |
| <i>Molossus</i>          | <i>aztecus</i>         | Saussure, 1860                  |             |
| <i>Molossus</i>          | <i>barnesi</i>         | Thomas, 1905                    |             |
| <i>Molossus</i>          | <i>bondae</i>          | J. A. Allen, 1904               | 28, 61      |
| <i>Molossus</i>          | <i>coibensis</i>       | J. A. Allen, 1904               |             |
| <i>Molossus</i>          | <i>currentium</i>      | Thomas, 1901                    | 28, 61      |
| <i>Molossus</i>          | <i>molossus</i>        | (Pallas, 1766)                  |             |
| <i>Molossus</i>          | <i>pretiosus</i>       | Miller, 1902                    |             |
| <i>Molossus</i>          | <i>rufus</i>           | É. Geoffroy St.-Hilaire, 1805   |             |
| <i>Molossus</i>          | <i>sinaloae</i>        | J. A. Allen, 1906               | 33          |
| <i>Mormopterus</i>       | <i>kalinowskii</i>     | (Thomas, 1893)                  |             |
| <i>Mormopterus</i>       | <i>minutus</i>         | (Miller, 1899)                  |             |
| <i>Mormopterus</i>       | <i>phrudus</i>         | Handley, 1956                   |             |
| <i>Neoplatymops</i>      | <i>mattogrossensis</i> | (Vieira, 1942)                  | 3, 28       |
| <i>Nyctinomops</i>       | <i>aurispinosus</i>    | (T. R. Peale, 1848)             |             |
| <i>Nyctinomops</i>       | <i>femorosaccus</i>    | (Merriam, 1889)                 |             |
| <i>Nyctinomops</i>       | <i>laticaudatus</i>    | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1805) |             |
| <i>Nyctinomops</i>       | <i>macrotis</i>        | (Gray, 1839)                    |             |
| <i>Promops</i>           | <i>centralis</i>       | Thomas, 1915                    | 35          |
| <i>Promops</i>           | <i>davisoni</i>        | Thomas, 1921                    | 35          |
| <i>Promops</i>           | <i>nasutus</i>         | (Spix, 1823)                    |             |
| <i>Tadarida</i>          | <i>brasiliensis</i>    | (I. Geoffroy St.-Hilaire, 1824) |             |
| <i>Tomopeas</i>          | <i>ravus</i>           | Miller, 1900                    |             |
| Familia Vespertilionidae |                        |                                 |             |
| <i>Baeodon</i>           | <i>alleni</i>          | (Thomas, 1892)                  | 4, 5, 43    |
| <i>Baeodon</i>           | <i>gracilis</i>        | (Miller, 1897)                  | 4, 5, 43    |
| <i>Bauerus</i>           | <i>dubiaquercus</i>    | (Van Gelder, 1959)              |             |
| <i>Corynorhinus</i>      | <i>towsendii</i>       | (Cooper, 1837)                  |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>andinus</i>         | J. A. Allen, 1914               |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>brasiliensis</i>    | (Desmarest, 1819)               |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>chiriquinus</i>     | Thomas, 1920                    |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>diminutus</i>       | Osgood, 1915                    |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>furinalis</i>       | (d'Orbigny & Gervais, 1847)     |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>fuscus</i>          | (Palisot de Beauvois, 1796)     |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>guadeloupensis</i>  | Genoways & Baker, 1975          |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>innoxius</i>        | (P. Gervais, 1841)              |             |
| <i>Eptesicus</i>         | <i>taddeii</i>         | Miranda et al., 2006            | 67          |
| <i>Histiotus</i>         | <i>alienus</i>         | Thomas, 1916                    | 42, 43      |
| <i>Histiotus</i>         | <i>humboldti</i>       | Handley, 1996                   | 42, 43      |
| <i>Histiotus</i>         | <i>laephotis</i>       | Thomas, 1916                    | 42, 43      |
| <i>Histiotus</i>         | <i>macrotus</i>        | (Poeppig, 1835)                 | 42, 43      |
| <i>Histiotus</i>         | <i>magellanicus</i>    | (R. A. Philippi, 1866)          | 42, 43      |

continúa...

| Género           | Especie               | Autor y año                       | Referencias |
|------------------|-----------------------|-----------------------------------|-------------|
| <i>Histiotus</i> | <i>montanus</i>       | (R. A. Philippi & Landbeck, 1861) | 42, 43      |
| <i>Histiotus</i> | <i>velatus</i>        | (I. Geoffroy St.-Hilaire, 1824)   | 42, 43      |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>atratus</i>        | Handley, 1996                     |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>blossevillii</i>   | (Lesson, 1826)                    |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>castaneus</i>      | Handley, 1960                     |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>cinereus</i>       | (Palisot de Beauvois, 1796)       |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>degelidus</i>      | Miller, 1931                      |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>ebenus</i>         | Fazzolari-Correa, 1994            |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>ega</i>            | (P. Gervais, 1856)                |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>egregius</i>       | (W. Peters, 1870)                 |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>insularis</i>      | Hall & Jones, 1961                |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>intermedius</i>    | H. Allen, 1862                    |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>minor</i>          | Miller, 1931                      |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>pfeifferi</i>      | (Gundlach, 1861)                  |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>salinae</i>        | Thomas, 1902                      |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>varius</i>         | Poeppig, 1835                     |             |
| <i>Lasiurus</i>  | <i>xanthinus</i>      | Thomas, 1897                      |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>aelleni</i>        | Baud, 1979                        |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>albescens</i>      | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1806)   |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>atacamensis</i>    | (Lataste, 1892)                   |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>auriculus</i>      | Baker & Stains, 1955              |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>californicus</i>   | (Audubon & Bachman, 1842)         |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>carteri</i>        | LaVal, 1973                       | 12          |
| <i>Myotis</i>    | <i>caucensis</i>      | J. A. Allen, 1914                 | 71          |
| <i>Myotis</i>    | <i>chiloensis</i>     | (Waterhouse, 1840)                |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>cobanensis</i>     | Goodwin, 1955                     |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>diminutus</i>      | Moratelli & Wilson, 2011          | 69          |
| <i>Myotis</i>    | <i>dinellii</i>       | Thomas, 1902                      | 68          |
| <i>Myotis</i>    | <i>dominicensis</i>   | Miller, 1902                      |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>elegans</i>        | Hall, 1962                        |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>fortidens</i>      | Miller & Allen, 1928              |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>handleyi</i>       | Moratelli et al., 2013            | 71          |
| <i>Myotis</i>    | <i>izecksohni</i>     | Moratelli et al., 2011            | 70          |
| <i>Myotis</i>    | <i>keaysi</i>         | J. A. Allen, 1914                 |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>lavalii</i>        | Moratelli et al., 2011            | 70          |
| <i>Myotis</i>    | <i>levis</i>          | (I. Geoffroy St.-Hilaire, 1824)   | 68          |
| <i>Myotis</i>    | <i>martiniquensis</i> | LaVal, 1973                       | 57          |
| <i>Myotis</i>    | <i>nesopolus</i>      | Miller, 1900                      | 57          |
| <i>Myotis</i>    | <i>nigricans</i>      | (Schinz, 1821)                    | 12, 70, 71  |
| <i>Myotis</i>    | <i>nyctor</i>         | LaVal & Schwartz, 1974            | 57          |
| <i>Myotis</i>    | <i>oxyotus</i>        | (W. Peters, 1866)                 |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>riparius</i>       | Handley 1960                      |             |
| <i>Myotis</i>    | <i>ruber</i>          | (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1806)   |             |

continúa...

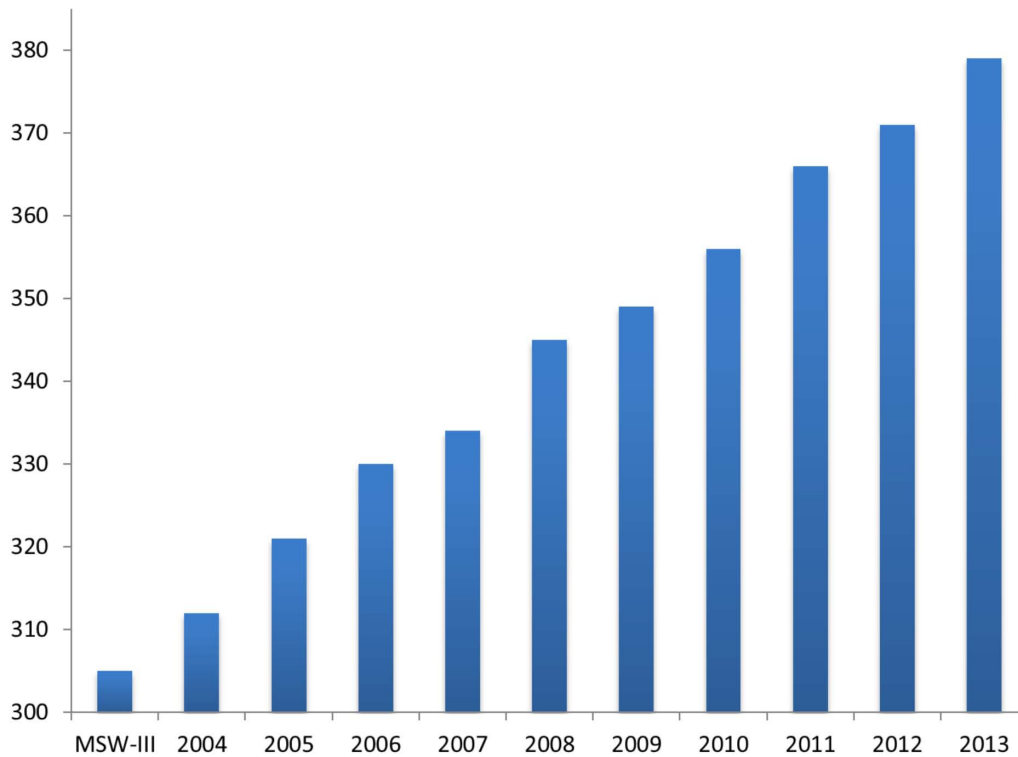
(A) Los nombres de subfamilia "Glyphonycterinae" y "Rhinophyllinae" (*sensu* Baker et al. 2003) no están disponibles por no cumplir los requisitos del Código de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999).

| Género            | Especie          | Autor y año            | Referencias |
|-------------------|------------------|------------------------|-------------|
| <i>Myotis</i>     | <i>simus</i>     | Thomas, 1901           |             |
| <i>Myotis</i>     | <i>velifer</i>   | (J. A. Allen, 1890)    |             |
| <i>Nycticeius</i> | <i>cubanus</i>   | Gundlach, 1861         |             |
| <i>Nycticeius</i> | <i>humeralis</i> | (Rafinesque, 1818)     |             |
| <i>Perimyotis</i> | <i>subflavus</i> | (F. Cuvier, 1832)      | 45          |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>aeneus</i>    | Goodwin, 1958          |             |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>bickhami</i>  | Baird et al., 2012     | 5           |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>genowaysi</i> | Baker, 1984            |             |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>hussoni</i>   | Genoways & Baker, 1996 |             |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>io</i>        | Thomas, 1903           | 4           |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>menchuae</i>  | Baird et al., 2012     | 5           |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>minutilla</i> | Miller, 1897           |             |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>mira</i>      | LaVal, 1973            |             |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>parvula</i>   | H. Allen, 1866         |             |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>tumida</i>    | H. Allen, 1866         | 4, 5        |
| <i>Rhogeessa</i>  | <i>velilla</i>   | Thomas, 1903           | 4           |

La amplitud metodológica de los estudios muestra la divergencia de enfoques, y permite discutir los criterios empleados para alcanzar objetivos específicos o generales en cuanto a revisiones sistemáticas, pero también en la actualización de la taxonomía del orden Chiroptera (ver Vences *et al.* 2013). Cuando se aplican consistentemente, estos criterios pueden ayudar a producir estudios sistemáticos y taxonómicos robustos, como aquellos que se vienen realizando en roedores Sigmodontinos (Weksler *et al.* 2006; D'Elía y Pardiñas 2007). Otro resultado evidente de estas prácticas es la constante actualización de las listas de especies, a nivel local y regional (e. g. Brasil: Paglia *et al.* 2012, Colombia: Solari *et al.* 2013), y el uso cada vez más frecuente de caracteres morfológicos para identificar especies (e. g. Velazco y Gardner 2009).

El incremento en la aplicación de métodos filogenéticos usando datos moleculares ha mejorado la comprensión de la variación taxonómica para géneros en los cuales la morfología de ejemplares de museo era la única herramienta (tales como *Artibeus*, Larsen *et al.* 2007, 2010). La integración de información genética y cariotípica permite establecer qué variación morfológica tiene significado taxonómico (Baker y Bradley 2006; Baker *et al.* 2009), apoyando el punto de vista que sostiene que las prácticas taxonómicas sólidas requieren integrar múltiples datos al inferir límites específicos (de Queiroz 2007). En perspectiva, una filogenia bien soportada permite avanzar hipótesis sobre la diversificación y distribución de las especies en un género. Sin embargo, limitantes tales como identificaciones erróneas, o escaso muestreo geográfico o taxonómico, pueden afectar seriamente la interpretación de los resultados (ver Van Den Bussche y Weyandt 2003). Cuando los resultados incompletos se acumulan y comunican a mayor velocidad (por medios digitales en internet), el efecto puede ser confusión antes que resolución para los usuarios finales de esta información (e. g. museos, bases de datos, agencias de conservación, literatura general).

Esta discusión (taxonomía contra nomenclatura) no es trivial. El hecho de reconocer a una entidad taxonómica como un sinónimo o una subespecie tiene consecuencias en áreas tan disímiles como la sistemática y la conservación, pues no puede aplicarse un mismo estado de amenaza a una subpoblación distinguible en términos genéticos (reproductivos) que a una población insuficientemente identificada. Por ejemplo, el primate *Lagothrix lagothricha* es una especie en situación de Amenaza según la UICN.



**Figura 3.** Incremento en el número total de especies válidas (al momento de publicación) de murciélagos Neotropicales a través del tiempo (en años). El punto de partida es el número de especies en Simmons (2005).

Sin embargo, debido a su compleja taxonomía, las poblaciones en Colombia pueden tomarse como Vulnerables (VU) en el caso de la subespecie *L. lagothricha lagothricha*, o Críticamente Amenazadas (CR) para *L. lagothricha lugens* (Defler 2010). Sin embargo, la reciente propuesta de distinguir subespecies de *L. lugens* endémicas de Colombia (Mantilla-Meluk 2013) puede crear un problema debido a la inestabilidad taxonómica asociada, aunque la propuesta refleje una aproximación integral para reconocer la diversidad real del grupo. Otros problemas pueden darse al cambiar drásticamente la nomenclatura, transfiriendo especies entre géneros, como en el caso de *Artibeus incomitatus* que se convierte en *Dermanura watsoni* (Solari et al., 2009), o sinonimizando nombres listados como especies amenazadas bajo nombres que no se han empleado por casi 50 años, como sucede al reemplazar *Sturnira thomasi* por *S. angeli* (Velazco y Patterson 2013), perdiendo de vista los motivos que estuvieron detrás de su inclusión en listas de amenaza o de su sinonimia.

## Conclusiones

Es importante notar que, para muchos de los usuarios finales de esta información, la falta de un consenso entre sistemáticos y la consecuente inestabilidad taxonómica debilita su confianza en los métodos y herramientas de estas disciplinas. Sin embargo, debe enfatizarse que el objetivo final de este tipo de estudios es facilitar la integración de



datos genéticos, morfológicos, y biogeográficos para grupos de organismos (tales como especies o familias). Siendo la sistemática la disciplina que provee el método y el contexto para identificar relaciones entre organismos, es necesario expresar estas relaciones como una clasificación congruente con los nombres usados para los organismos, y que con ello se facilite la comunicación entre los investigadores y las demás partes interesadas. Igualmente, a largo plazo, este conocimiento permite identificar y describir taxa no reconocidos, mejorando nuestro entendimiento de la biodiversidad del planeta.

La diversidad de murciélagos Neotropicales se actualiza a 380 especies en 98 géneros, lo que representa un incremento neto de 75 especies respecto a lo presentado por Simmons (2005), a una tasa aproximada de 8 especies/año. El uso extensivo de métodos y criterios filogenéticos para identificar géneros o especies monofiléticos ha permitido un mejor entendimiento de estas relaciones, de sus distribuciones y finalmente de su diversificación (e. g. Baker *et al.* 2003). Estos cambios se han dado en al menos 34 géneros, ligeramente mayor a un tercio del total de géneros reconocidos para la región.

Durante el proceso de revisión del manuscrito se describió una nueva especie en el género *Thyroptera* (Velazco *et al.* 2014), y un nuevo género y tribu en Lonchophyllinae (*Hsunycteris*, Parlos *et al.* 2014). Si a este total agregamos el número de especies reconocidas pero no descritas formalmente, al menos cinco más, y las reconocidas como extintas (1) o fósiles (3), el total se acerca a 390 especies. En general, estos cambios muestran que los avances continuarán a medida que se incrementa la exploración e investigación, así como la integración de múltiples fuentes de información, asociando estudios morfológicos, datos moleculares, cariotipos, e historia natural, brindando una mayor certeza y soporte en los resultados, y (esperamos) mayor aceptación de los mismos entre los investigadores del Neotrópico.

## Agradecimientos

El primer autor (SS) agradece a la Universidad de Antioquia por su apoyo para desarrollar esta y otras investigaciones en el área de mamíferos. La mayoría de la información presentada en este artículo proviene de intensas discusiones con colegas que comparten sus intereses o dudas en temas de sistemática y taxonomía, y en Chiroptera en particular. Otros han compartido sus experiencias y han permitido un mejor conocimiento de muchas familias y géneros. Por ello, agradecemos especialmente a R. J. Baker (Texas Tech University), A. L. Gardner (National Museum of Natural History), B. D. Patterson (Field Museum of Natural History), P. M. Velazco (American Museum of Natural History), y D. Zurc (Universidad de Antioquia). Finalmente, agradecemos a R. Owen (editor especial de este volumen) y a tres evaluadores anónimos que ayudaron a mejorar significativamente este manuscrito.

## Literatura citada

NOTA: la numeración en las referencias está en función de la Tabla 2.

- [1] AGAPOW, P. M., O. R. P. BININDA-EMONDS, K. A. CRANDALL, J. L. GITTLEMAN, G. M. MACE, J. C. MARSHALL, Y A. PURVIS. 2004. The impact of species concepts on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology* 79:161-179.

- [2] **ALBUJA, V. L., Y A. L. GARDNER.** 2005. A new species of *Lonchophylla* Thomas (Chiroptera: Phyllostomidae) from Ecuador. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118:442-449.
- [3] **AMMERMAN, L. K., D. N. LEE, Y M. TIPPS.** 2012. First molecular phylogenetic insights into the evolution of free-tailed bats in the subfamily Molossinae (Molossidae, Chiroptera). *Journal of Mammalogy* 93:12-28.
- [4] **BAIRD, A. B., D. M. HILLIS, J. C. PATTON, Y J. W. BICKHAM.** 2008. Evolutionary history of the genus *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae) as revealed by mitochondrial DNA sequences. *Journal of Mammalogy* 89:744-754.
- [5] **BAIRD, A. B., M. R. MARCHÁN-RIVADENEIRA, S. G. PEREZ, Y R. J. BAKER.** 2012. Morphological analysis and description of two new species of *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Neotropics. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 307:1-25.
- [6] **BAKER, R. J., Y R. D. BRADLEY.** 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy* 87:643-662.
- [7] **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, Museum of Texas Tech University* 202:1-16.
- [8] **BAKER, R. J., S. R. HOOFFER, 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, Museum of Texas Tech University* 230:1-32.
- [9] **BAKER, R. J., R. M. FONSECA, D. A. PARISH, C. J. PHILLIPS, Y F. G. HOFFMANN.** 2004. New bat of the genus *Lophostoma* (Phyllostomidae: Phyllostominae) from northwestern Ecuador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 232:1-16.
- [10] **BAKER, R. J., M. M. McDONOUGH, V. J. SWIER, P. A. LARSEN, J. P. CARRERA, Y L. K. AMMERMAN.** 2009. New species of bonneted bat, genus *Eumops* (Chiroptera: Molossidae) from the lowlands of western Ecuador and Peru. *Acta Chiropterologica* 11:1-13.
- [11] **BARRACLOUGH, T. G., Y S. NEE.** 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 26:391-399.
- [12] **CEBALLOS, G., Y J. ARROYO-CABRALES.** 2012. Lista actualizada de los mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología, nueva época* 2: 27-80.
- [13] **CEBALLOS, G., Y P. R. EHRLICH.** 2009. Discoveries for new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106:3841-3846.
- [14] **CLARE, E. L., A. M. ADAMS, A. Z. MAYA-SIMÕES, J. L. EGER, P. D. HEBERT, Y M. B. FENTON.** 2013. Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii*. *BMC Evolutionary Biology* 13:26.
- [15] **CRACRAFT, J.** 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1:159-187.
- [16] **CUARTAS-CALLE, C. A., J. MUÑOZ, Y M. GONZÁLEZ.** 2001. Una nueva especie de *Carollia* Gray, 1838 (Chiroptera: Phyllostomidae) de Colombia. *Actualidades Biológicas* 23:63-73.

- [17] **D'ELÍA, G., y U. F. J. PARDIÑAS.** 2007. Putting names to the phylogenetic diversity of Neotropical sigmodontine rodents: new genera for known species. *Mammalia* 71:143-145.
- [18] **DÁVALOS, L. M.** 2004. A new Chocoan species of *Lonchophylla* (Chiroptera: Phyllostomidae). *American Museum Novitates* 3426:1-16.
- [19] **DÁVALOS, L. M.** 2005. Molecular phylogeny of Funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae), with notes on biogeography and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:91-103.
- [20] **DÁVALOS, L. M.** 2006. The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 88:101-118.
- [21] **DÁVALOS, L. M., y A. CORTALS.** 2008. A new species of *Lonchophylla* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the eastern Andes of northwestern South America. *American Museum Novitates* 3635:1-16.
- [22] **DAYRAT, B.** 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:407-415.
- [23] **DE QUEIROZ, K.** 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. Pp. 57-75 en *Endless forms: Species and speciation* (Howard, D. J., y S. H. Berlocher, eds.). Oxford University Press. New York, EE.UU.
- [24] **DE QUEIROZ, K.** 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56:879-886.
- [25] **DEFLER, T. R.** 2010. *Historia natural de los Primates Colombianos*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- [26] **DIAS, D., C. D. L. ESBERARD, y R. MORATELLI.** 2013. A new species of *Lonchophylla* (Chiroptera, Phyllostomidae) from the Atlantic Forest of southeastern Brazil, with comments on *L. bokermanni*. *Zootaxa* 3722:347-360.
- [27] **DREXLER, J. F., V. M. CORMAN, M. A. MÜLLER, G. D. MAGANGA, P. VALLO, T. BINGER, F. GLOZA-RAUSCH, A. RASCHE, S. YORDANOV, A. SEEBENS, S. OPPONG, Y. A. SARKODIE, C. PONGOMBO, A. N. LUKASHEV, J. SCHMIDT-CHANASIT, A. STÖCKER, A. J. BORGES CARNEIRO, S. ERBAR, A. MAISNER, F. FRONHOFFS, R. BUETTNER, E. K. V. KALKO, T. KRUPPA, C. R. FRANKE, R. KALLIES, E. R. N. YANDOKO, G. HERRLER, C. REUSKEN, A. HASSANIN, D. H. KRÜGER, S. MATTHEE, R. G. ULRICH, E. M. LEROY, y C. DROSTEN.** 2012. Bats hosts major mammalian Paramyxoviruses. *Nature Communications* 3:796.
- [28] **EGER, J. L.** 2008. Family Molossididae. Pp. 399-439 en *Mammals of South America*. Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- [29] **FONSECA, R. M., y C. M. PINTO.** 2004. A new *Lophostoma* (Chiroptera: Phyllostomidae: Phyllostominae) from the Amazonia of Ecuador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 242:1-9.
- [30] **FONSECA, R. M., S. R. HOOFFER, C. A. PORTER, C. A. CLINE, D. A. PARISH, F. G. HOFFMANN, y R. J. BAKER.** 2007. Morphological and molecular variation within little big-eared bats of the genus *Micronycteris* (Phyllostomidae: Micronycterinae) from San Lorenzo, Ecuador. Pp. 721-746 en *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson* (Kelt, D. A., E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo, y J. L.

- Patton, eds.). University of California, Publications in Zoology 134. University of California Press. Berkeley, EE.UU.
- [31] **GARBINO, G. S. Y T. A. TEJEDOR.** 2013. *Natalus macrourus* (Gervais, 1856) (Chiroptera: Natalidae) is a senior synonym of *Natalus espiritosantensis* (Ruschi, 1951). *Mammalia* 77:237-240.
- [32] **GARDNER, A. L.** 2008. Tribe Sturnirini. Pp. 363-376 en *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- [33] **GONZÁLEZ-RUIZ, N., J. RAMÍREZ-PULIDO, Y J. ARROYO-CABRALES.** 2011. A new species of mastiff bat (Chiroptera: Molossidae: *Molossus*) from Mexico. *Mammalian Biology* 76:461-469.
- [34] **GREGORIN, R., Y A. D. DITCHFIELD.** 2005. New genus and species of nectar-feeding bat in the tribe Lonchophyllini (Phyllostomidae: Glossophaginae) from northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 86:403-14.
- [35] **GREGORIN, R., Y E. A. CHIQUITO.** 2010. Revalidation of *Promops davisoni* Thomas (Molossidae). *Chiroptera Neotropical* 16:648-660.
- [36] **GREGORIN, R., E. GONCALVES, B. K. LIM, Y M. D. ENGSTROM.** 2006. New species of disk-winged bat *Thyroptera* and range extension for *T. discifera*. *Journal of Mammalogy* 87:238-246.
- [37] **GRIFFITHS, T. A., Y A. L. SMITH.** 1991. Systematics of emballonuroid bats (Chiroptera: Emballonuridae and Rhinopomatidae) based on hyoid morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 206:62-83.
- [38] **GRIFFITHS, T. A., Y A. L. GARDNER.** 2008. Subfamily Glossophaginae Bonaparte, 1845. Pp. 224-244 en *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- [39] **GROVES, C. P.** 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- [40] **GROVES, C. P., Y P. GRUBB.** 2011. *Ungulate Taxonomy*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- [41] **GUTIERREZ, E. E., Y J. MOLINARI.** 2008. Morphometrics and taxonomy of bats of the genus *Pteronotus* (subgenus *Phyllodia*) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 89:292-305.
- [42] **HANDLEY, C. O., JR., Y A. L. GARDNER.** 2008. Genus *Histiotus* P. Gervais, 1856. Pp. 450-457 in *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- [43] **HOOFFER, S. R., Y R. A. VAN DEN BUSSCHE.** 2003. Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae. *Acta Chiropterologica* 5 (suppl.):1-63.
- [44] **HOOFFER, S. R., Y R. J. BAKER.** 2006. Molecular systematic of Vampyressine bats (Phyllostomidae: Stenodermatinae) with comparison of direct and indirect surveys of mitochondrial DNA variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39:424-438.

- [45] **HOOFER, S. R., R. A. VAN DEN BUSSCHE, Y I. HORACEK.** 2006. Generic status of the American pipistrelles (Vespertilionidae) with description of a new genus. *Journal of Mammalogy* 87: 981-992.
- [46] **HOOFER, S. R., S. SOLARI, P. A. LARSEN, R. D. BRADLEY, Y R. J. BAKER.** 2008. Phylogenetics of the fruit-eating bats (Phyllostomidae: Artibeina) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 277:1-15.
- [47] **INTERNATIONAL COMMISSION OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (ICZN).** 1999. *The International Code of Zoological Nomenclature, cuarta edición.* International Trust for Zoological Nomenclature. Londres, Inglaterra.
- [48] **JARRIN-V, P, Y T. H. KUNZ.** 2011. A new species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Chocó forest of Ecuador. *Zootaxa* 2755:1-35.
- [49] **JONES, J. K., JR., Y C. S. HOOD.** 1993. Synopsis of South American bats of the family Emballonuridae. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 155:1-32.
- [50] **JONES, G., D. S. JACOBS, T. H. KUNZ, M. R. WILLIG, Y P. A. RACEY.** 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8:93-115.
- [51] **KOOPMAN, K. F.** 1984. A synopsis of the families of bats, Part VII. *Bat Research News* 25:25-27.
- [52] **KOOPMAN, K. F.** 1994. Chiroptera: Systematics. *Handbook of Zoology: Mammalia, vol. 8.* W. de Gruyter & Co. Berlín, Alemania.
- [53] **KUNZ, T. H., E. BRAUN DE TORREZ, D. BAUER, T. LOBOVA, Y T. H. FLEMING.** 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1-38.
- [54] **LARSEN, P. A., S. R. HOOFER, M. C. BOZEMAN, S. C. PEDERSEN, H. H. GENOWAYS, C. J. PHILLIPS, D. E. PUMO, Y R. J. BAKER.** 2007. Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* complex based on cytochrome-*b* DNA sequences. *Journal of Mammalogy* 88:712-727.
- [55] **LARSEN, P. A., M. R. MARCHÁN-RIVADENEYRA, Y R. J. BAKER.** 2010. Taxonomic status of Andersen's fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis aequatorialis*) and revised classification of *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Zootaxa* 2648:45-60.
- [56] **LARSEN, P. A., L. SILES, S. C. PEDERSEN, Y G. G. KWIECINSKI.** 2011. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Saint Vincent, Lesser Antilles. *Mammalian Biology* 76:687-700.
- [57] **LARSEN, R. J., P. A. LARSEN, H. H. GENOWAYS, F. M. CATZEFELIS, K. GELUSO, G. G. KWIECINSKI, S. C. PEDERSEN, F. SIMAL, Y R. J. BAKER.** 2012. Evolutionary history of Caribbean species of *Myotis*, with evidence of a third Lesser Antillean endemic. *Mammalian Biology* 77:124-134.
- [58] **LIM, B. K., M. D. ENGSTROM, J. C. PATTON, Y J. W. BICKHAM.** 2008a. Systematic review of small fruit-eating bats (*Artibeus*) from the Guianas, and a re-evaluation of *A. glaucus bogotensis*. *Acta Chiropterologica* 10:243-256.
- [59] **LIM, B. K., M. D. ENGSTROM, J. W. BICKHAM, Y J. C. PATTON.** 2008b. Molecular Phylogeny of New World Sheath-tailed Bats (Emballonuridae: Diclidurini) based on loci from the four genetic transmission systems in mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 93:189-209.

- [60] **LIM, B. K., M. D. ENGSTROM, F. A. REID, N. B. SIMMONS, R. S. VOSS, Y D. W. FLECK.** 2010. A new species of *Peropteryx* (Chiroptera: Emballonuridae) from western Amazonia with comments on phylogenetic relationships within the genus. *American Museum Novitates* 3686:1-20.
- [61] **LÓPEZ-GONZÁLEZ, C., Y S. J. PRESLEY.** 2001. Taxonomic status of *Molossus bondae* J.A. Allen, 1904. *Journal of Mammalogy* 82:760-774.
- [62] **LÓPEZ-WILCHIS, R., L. M. GUEVARA-CHUMACERO, N. A. PÉREZ, J. JUSTE, C. IBÁÑEZ, Y D. L. A. BARRIGA SOSA.** 2012. Taxonomic status assessment of the Mexican populations of funnel-eared bats, genus *Natalus* (Chiroptera: Natalidae). *Acta Chiropterologica* 14:305-316.
- [63] **MANTILLA-MELUK, H.** 2013. Subspecific variation: an alternative biogeographic hypothesis explaining variation in coat color and cranial morphology in *Lagothrix lugens* (Primates: Atelidae) from Colombia. *Primate Conservation* 26:33-48.
- [64] **MANTILLA-MELUK, H., Y R. J. BAKER.** 2006. Systematics of small *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with description of a new species. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 261:1-18.
- [65] **MANTILLA-MELUK, H., Y R. J. BAKER.** 2010. New species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with systematic remarks and notes on the distribution of the *A. geoffroyi* complex. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 292:1-19.
- [66] **MCCARTHY, T. J., L. ALBUJA, Y M. ALBERICO.** 2006. A new species of chocoan *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae: Stenodermatinae) from western Ecuador and Colombia. *Annals of Carnegie Museum* 75:97-110.
- [67] **MIRANDA, J. M. D., I. P. BERNARDI, Y F. C. PASSOS.** 2006. A new species of *Eptesicus* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from the Atlantic Forest, Brazil. *Zootaxa* 1383:57-68.
- [68] **MIRANDA, J. M. D., I. P. BERNARDI, J. SPONCHIADO, Y F. C. PASSOS.** 2013. The taxonomic status of *Myotis levis levis* and *Myotis levis dinelli* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae). *Zoologia* 30: 513-518.
- [69] **MORATELLI, R., Y D. E. WILSON.** 2011. A new species of *Myotis*, Kaup 1829 (Chiroptera: Vespertilionidae) from Ecuador. *Mammalian Biology* 76:608-614.
- [70] **MORATELLI, R., A. L. PERACCHI, D. DIAS, Y J. A. DE OLIVEIRA.** 2011. Geographic variation in South American populations of *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Chiroptera, Vespertilionidae), with description of two new species. *Mammalian Biology* 76:592-607.
- [71] **MORATELLI, R., A. L. GARDNER, J. A. DE OLIVEIRA, D. E. WILSON.** 2013. Review of *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from northern South America, including description of a new species. *American Museum Novitates* 3780:1-36.
- [72] **MUCHHALA N., P. MENA V., Y L. ALBUJA V.** 2005. A new species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Ecuadorian Andes. *Journal of Mammalogy* 86:457-461.
- [73] **MUÑOZ, J., C. A. CUARTAS-CALLE, Y M. GONZÁLEZ.** 2004. Se describe una nueva especie de murciélago del género *Carollia* Gray, 1838 (Chiroptera: Phyllostomidae) de Colombia. *Actualidades Biológicas* 26:80-90.

- [74] **NOGUEIRA, M. R., I. P. LIMA, A. L. PERACCHI, Y N. B. SIMMONS.** 2012. New genus and species of nectar-feeding bat from the Atlantic forest of southeastern Brazil (Chiroptera: Phyllostomidae: Glossophaginae). *American Museum Novitates* 3747:1-30.
- [75] **OCHOA, J. G., Y J. SÁNCHEZ H.** 2005. Taxonomic status of *Micronycteris homezi* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mammalia* 69:323-336.
- [76] **ORTEGA, J., Y H. T. ARITA.** 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distribution of bats. *Journal of Mammalogy* 79:772-783.
- [77] **PACHECO, V., S. SOLARI, Y P. M. VELAZCO.** 2004. A new species of *Carollia* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Andes of Peru and Bolivia. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 236:1-15.
- [78] **PADIAL, J. M., A. MIRALLES, I. DE LA RIVA, Y M. VENCES.** 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7:16.
- [79] **PAGLIA, A. P., G. A. B. DA FONSECA, A. B. RYLANDS, G. HERRMANN, L. M. S. AGUIAR, A. G. CHIARELLO, Y. L. R. LEITE, L. P. COSTA, S. SICILIANO, M. C. M. KIERULFF, S. L. MENDES, V. DA C. TAVARES, R. A. MITTERMEIER, Y J. L. PATTON.** 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals. *Occasional Papers in Conservation Biology* 6:1-76.
- [80] **PARLOS, J. A., R. M. TIMM, V. J. SWIER, H. ZEBALLOS, Y R. J. BAKER.** 2014. Evaluation of paraphyletic assemblages within Lonchophyllinae, with description of a new tribe and genus. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 320:1-23.
- [81] **PATTERSON, B. D.** 1996. The 'species alias' problem. *Nature* 380:589.
- [82] **PATTERSON, B. D.** 2000. Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity & Distributions* 6:145-151.
- [83] **PORTER, C. A., S. R. HOOVER, C. A. CLINE, F. G. HOFFMANN, Y R. J. BAKER.** 2007. Molecular phylogenetics of the phyllostomid bat genus *Micronycteris* with description of two new subgenera. *Journal of Mammalogy* 88:1205-1215.
- [84] **REEDER, D. M., K. M. HELGEN, Y D. E. WILSON.** 2007. Global trend and biases in new mammal species discoveries. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 269:1-35.
- [85] **SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, C., M. L. ROMERO-ALMARAZ, Y G. D. SCHNELL.** 2005. New species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from northern South America. *Journal of Mammalogy* 86:866-872.
- [86] **SILES, L., D. M. BROOKS, H. ARANIBAR, T. TARIFA, R. J. VARGAS M., J. M. ROJAS, Y R. J. BAKER.** 2013. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Bolivia. *Journal of Mammalogy* 94:881-896.
- [87] **SIMMONS, N. B.** 2005. Order Chiroptera. Pp: 312-529 en *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference, tercera edición* (Wilson, D. E., y D. M. Reeder, eds.). The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- [88] **SOLARI, S., Y R. J. BAKER.** 2006. Mitochondrial DNA sequence, karyotypic, and morphological variation in the *Carollia castanea* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae) with description of a new species. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 254:1-16.

- [89] SOLARI, S., y R. J. BAKER. 2007. Book Review: "Wilson, D. E., and D. M. Reeder (eds.). 2005. Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference". Journal of Mammalogy 88:824-830.
- [90] SOLARI, S., S. R. HOOFFER, P. A. LARSEN, A. D. BROWN, R. J. BULL, J. A. GUERRERO, J. ORTEGA, J. P. CARRERA, R. D. BRADLEY, y R. J. BAKER. 2009. Operational criteria for genetically defined species: analysis of the diversification of the small fruit-eating bats, *Dermanura* (Phyllostomidae: Stenodermatinae). Acta Chiropterologica 11:279-288.
- [91] SOLARI, S., P. M. VELAZCO, y B. D. PATTERSON. 2012. Hierarchical organization of Neotropical mammal diversity and its historical basis. Pp. 145-156 en Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent Neotropical mammals (Patterson, B. D., y L.P. Costa, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- [92] SOLARI, S., Y. MUÑOZ-SABA, J. V. RODRÍGUEZ-MAHECHA, T. DEFLER, H. RAMÍREZ-CHAVES, y F. TRUJILLO. 2013. Diversidad, Endemismo y Conservación de los Mamíferos de Colombia. Mastozología Neotropical 20:301-365.
- [93] SPRINGER, M. S., E. C. TEELING, O. MADSEN, M. J. STANHOPE, y W. W. DE JONG. 2001. Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. Proceedings of the National Academy of Sciences 98:6241-6246.
- [94] TADDEI, V. A., y B. K. LIM. 2010. A new species of *Chiroderma* (Chiroptera, Phyllostomidae) from northeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 70:381-386.
- [95] TEELING, E. C., O. MADSEN, M. J. STANHOPE, W. W. DE JONG, R. A. VAN DEN BUSSCHE, y M. S. SPRINGER. 2002. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World Rhinolophoid microbats. Proceedings of the National Academy of Sciences 99:1432-1436.
- [96] TEELING, E. C., O. MADSEN, W. J. MURPHY, M. S. SPRINGER, y J. O'BRIEN. 2003. Nuclear gene sequences confirm an ancient link between New Zealand's short-tailed bat and South American Noctilionoid bats. Molecular Phylogenetics and Evolution 28:308-319.
- [97] TEELING, E. C., M. S. SPRINGER, O. MADSEN, P. BATES, J. O'BRIEN, y W. J. MURPHY. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. Science 307:580-584.
- [98] TEJEDOR, A. 2005. A new species of funnel-ear bat (Natalidae: *Natalus*) from Mexico. Journal of Mammalogy 86:1109-1120.
- [99] TEJEDOR, A. 2006. The type locality of *Natalus stramineus* (Chiroptera: Natalidae): implications for the taxonomy and biogeography of the genus *Natalus*. Acta Chiropterologica 8:361-380.
- [100] TEJEDOR, A. 2011. Systematics of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 353:1-140.
- [101] TIMM, R. M., y H. H. GENOWAYS. 2004. The Florida bonneted bat, *Eumops floridanus* (Chiroptera: Molossidae): distribution, morphometrics, systematics and ecology. Journal of Mammalogy 85:852-865.



- [102] TONG, S., X. ZHU, Y. LI, M. SHI, J. ZHANG, M. BOURGEOIS, H. YANG, X. CHEN, S. RECUENCO, J. GOMEZ, L.-M. CHEN, A. JOHNSON, Y. TAO, C. DREYFUS, W. YU, R. MCBRIDE, P. J. CARNEY, A. T. GILBERT, J. CHANG, Z. GUO, C. T. DAVIS, J. C. PAULSON, J. STEVENS, C. E. RUPPRECHT, E. C. HOLMES, I. A. WILSON, Y R. O. DONIS. 2013. New World bats harbor diverse Influenza A viruses. *PLOS Pathogens* 9:e1003657.
- [103] VAN DEN BUSSCHE, R. A. Y S. E. WEYANDT. 2003. Mitochondrial and nuclear DNA sequence data provide resolution to sister-group relationship within *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae). *Acta Chiropterologica* 5:1-13.
- [104] VAN DEN BUSSCHE, R. A., Y S. R. HOOFFER. 2004. Phylogenetic relationships among recent Chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa. *Journal of Mammalogy* 85:321-330.
- [105] VELAZCO, J. D. 2009. When monophyly is not enough: exclusivity as the key to defining a phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy* 24:473-486.
- [106] VELAZCO, P. M. 2005. Morphological Phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana, Zoology, new series* 105:1-54.
- [107] VELAZCO, P. M., Y R. CADENILLAS. 2011. On the identity of *Lophostoma silvicolum occidentale* (Davis & Carter, 1978) (Chiroptera: Phyllostomidae). *Zootaxa* 2962:1-20.
- [108] VELAZCO, P. M., Y A. L. GARDNER. 2009. A new species of *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae) from western Colombia and Ecuador, with emended diagnoses of *P. aquilus*, *P. dorsalis*, and *P. umbratus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 122:249-281.
- [109] VELAZCO, P. M., Y A. L. GARDNER. 2012. A new species of *Lophostoma* d'Orbigny 1836 (Chiroptera: Phyllostomidae) from Panama. *Journal of Mammalogy* 93:605-614.
- [110] VELAZCO, P. M., Y B. D. PATTERSON. 2008. Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49:749-759.
- [111] VELAZCO, P. M., Y B. D. PATTERSON. 2013. Diversification of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), in the New World tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 159:785-812.
- [112] VELAZCO, P. M., Y N. B. SIMMONS. 2011. Systematics and taxonomy of great striped-faced bats of the genus *Vampyroides* Thomas, 1900 (Chiroptera: Phyllostomidae). *American Museum Novitates* 3710:1-35.
- [113] VELAZCO, P. M., Y S. SOLARI. 2003. Taxonomía de *Platyrrhinus dorsalis* y *Platyrrhinus lineatus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Perú. *Mastozoología Neotropical* 10:303-319.
- [114] VELAZCO, P. M., A. L. GARDNER, Y B. D. PATTERSON. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 159:785-812.
- [115] VELAZCO, P. M., R. GREGORIN, R. S. VOSS, Y N. B. SIMMONS. 2014. Extraordinary local diversity of disk-winged bats (Thyropteridae: *Thyroptera*) in northeastern Peru, with the description of a new species and comments on roosting behavior. *American Museum Novitates* 3795:1-28.

- [116] **VENCES, M., J. M. GUAYASAMIN, A. MIRALLES, Y I. DE LA RIVA.** 2013. To name or not to name: criteria to promote economy of change in Linnean classification schemes. *Zootaxa* 3636:201-244.
- [117] **WEKSLER, M., A. R. PERCEQUILLO, Y R. S. VOSS.** 2006. Ten new genera of Oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates* 3537:1-29.
- [118] **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 the American Museum of Natural History* 248:1-200.
- [119] **WILEY, E. O. Y B. S. LIEBERMAN.** 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematic.* Wiley-Blackwell. New Jersey, EE.UU.
- [120] **WILSON, D. E.** 2008. Genus *Myotis* Kaup, 1829. Pp. 468-481 en *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- [121] **WILSON, D. E. Y D. M. REEDER (Ed.).** 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference, tercera edición.* The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- [122] **WOODMAN, N.** 2007. New species of nectar-feeding bat, genus *Lonchophylla*, from Western Colombia and Western Ecuador (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 120:340-358.
- [123] **WOODMAN, N., Y R. M. TIMM.** 2006. Characters and phylogenetic relationships of nectar-feeding bats, with descriptions of new *Lonchophylla* from western South America (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae: Lonchophyllini). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 119:437-476.
- [124] **ZACHOS, F. E., M. APOLLONIO, E. V. BÄRMANN, M. FESTA-BIANCHET, U. GÖHLICH, J. C. HABEL, E. HARING, L. KRUCKENHAUSER, S. LOVARI, A. D. McDEVITT, C. PERTOLDI, G. E. RÖSSNER, M. R. SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. SCANDURA, Y F. SUCHENTRUNK.** 2013. Species inflation and taxonomic artifacts – a critical comment on recent trends in mammalian classification. *Mammalian Biology* 78:1-6.
- [125] **ZURC, D., Y P. M. VELAZCO.** 2010. Análisis morfológico y morfométrico de *Carollia colombiana* Cuartas et al. 2001 y *C. monohernandezii* Muñoz et al. 2004 (Phyllostomidae: Carollinae) en Colombia. *Chiroptera Neotropical* 16:567-572.

---

Sometido: 16 de diciembre de 2013

Revisado: 2 de marzo de 2014

Aceptado: 1 de abril de 2014

Editor asociado: Robert Owen

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández

# Murciélagos del Ecuador: un análisis de sus patrones de riqueza, distribución y aspectos de conservación

Santiago F. Burneo<sup>1, 2\*</sup> y Diego G. Tirira<sup>1, 2, 3</sup>

**Introduction:** The knowledge of the distribution of bat species in Ecuador has changed significantly in recent years, from new records to taxonomic revisions that have shaped distribution maps to a broader biogeographic understanding. A review of the richness patterns and potential distribution of bats in Ecuador is presented, based on the analysis of records published or stored in scientific collections using Ecological Niche Modeling (ENM) tools. Although maps resulting from ENM are limited both because of the lack of equilibrium and limitations on the representativeness of samples, they constitute a better depiction of distribution than minimal convex polygons or altitudinal ranges. According to the Ecuadorian Red List, 19 species of bats are currently threatened, mainly because of habitat conversion as a consequence of recent colonization, so a better understanding of distribution and spatial richness will result in better proposals for research-priority and conservation-priority areas.

**Methodology:** The analysis was based on 21,455 records, corresponding to 162 species. This information was reviewed and validated using Geographic Information Systems. A maximum entropy algorithm implemented in Maxent was used to evaluate and generate potential distribution models of the species. Those species with insufficient data to generate a model or for which the evaluation was unsatisfactory were eliminated from the analysis. The remaining species models were used to create a composite map representing the richness of bat species for Ecuador, which in turn was used to assess the conservation status of bat diversity in the country.

**Results:** Following review and validation of the data, 10,916 records were used to determine the potential distribution of 81 species of bats, based on ENM. A map of potential bat species richness was obtained for the country with the overlap of the models, representing areas that due to climatic conditions, allow a higher or lower species richness of bats living in sympatry. We determined that the central and north-eastern foothills of the Andes are the most suitable areas enclosing the highest richness of bats in Ecuador. Research-priority and conservation-priority areas were identified.

**Discussion and conclusions:** Information on protected areas of Ecuador was overlaid on top of the potential richness map, showing that only 5.6% of the area with the greatest potential bat richness is protected. Accordingly, we determine the existing information gaps and identify priority areas for research and conservation of bats in Ecuador. Three research-priority areas were defined: (1) the Southeastern tropics, between Pastaza and Morona Santiago provinces; (2) the Northern Andes towards the cordillera's western slopes; and (3) areas of the Western dry tropical forests, between the provinces of Guayas and Manabí. Three conservation priority areas were defined: (1) northwest from the province of Pichincha with patches of forest sufficiently large and connected to be protected; (2) most of the Pastaza province, south of the Yasuní National Park; and (3) from the central region of the Morona Santiago province to the northern half of the province of Zamora, towards the Peruvian border to the east.

**Key words:** Amazonia, deforestation, modeling, priority areas, protected areas, scientific collections.

<sup>1</sup> Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Av. 12 de Octubre 1076 y Roca, 170517, Quito, Ecuador. (593-2) 255-6560. E-mail: sburneo@puce.edu.ec

<sup>2</sup> Programa para la Conservación de los Mamíferos del Ecuador

<sup>3</sup> Fundación Mamíferos y Conservación. Víctor Balseca 100 y General Gribaldo Miño, 170809, Conocoto, Quito, Ecuador. (593-2) 209-9127. E-mail: diego\_tirira@yahoo.com

\* Corresponding author

## Resumen

Se presenta una revisión de los patrones de riqueza y de distribución potencial de murciélagos en el Ecuador, basado en el análisis de 21,455 registros publicados o almacenados en colecciones científicas, correspondientes a 162 especies. Luego de la revisión y validación de los datos, se procesaron 10,916 registros que sirvieron para conocer la distribución potencial de 81 especies de quirópteros, basada en el modelamiento predictivo de nicho. Mediante la superposición de los 81 modelos se obtuvo un mapa de riqueza potencial de murciélagos que representa aquellas zonas en el país que, por sus condiciones climáticas, permitirían una mayor o menor riqueza de especies de murciélagos en simpatria. Con esta información, se determinó que las estribaciones centro y nororientales de los Andes, entre los 250 y 1,800 m de altitud, son áreas de mayor diversidad de murciélagos por su idoneidad de hábitat. La información de riqueza potencial fue superpuesta con el mapa de áreas protegidas de Ecuador, lo cual evidenció que apenas un 5.6% del área con mayor riqueza potencial de quirópteros se encuentra protegida. También se discuten aspectos de conservación en relación con las amenazas que en la actualidad enfrenta la vida silvestre en Ecuador y que en mayor medida afectan al Orden Chiroptera. Es así que se determinaron los vacíos de información existentes y se definieron áreas prioritarias de investigación y conservación de murciélagos en el Ecuador.

**Palabras clave:** Amazonía, áreas prioritarias, áreas protegidas, colecciones científicas, deforestación, modelamientos.

## Introducción

El conocimiento de los patrones de distribución de las especies de murciélagos presentes en Ecuador ha cambiado sustancialmente en las últimas décadas. Obras como las revisiones de Albuja (1982, 1999), Tirira (1999, 2007) y Gardner (2008), han contribuido de manera sustancial a un mejor entendimiento de la distribución de muchas especies; aportes que se han visto fortalecidos con numerosas revisiones y estudios que han aparecido en los últimos años (entre ellos Reid *et al.* 2000; Albuja y Mena-V. 2004; Lee *et al.* 2006a, b; Lee *et al.* 2008; Tirira 2008; Lee *et al.* 2010; Carrera *et al.* 2010). Sin embargo, todos los esfuerzos previos por explicar la distribución de las especies de murciélagos en el Ecuador se han basado únicamente en registros de colecciones e intervalos altitudinales; sin considerarse patrones ecológicos y ecosistémicos, formaciones vegetales o características bioclimáticas, que ayuden a un mejor entendimiento de la distribución potencial de los quirópteros en el país.

Para analizar patrones de distribución y de riqueza de un grupo de seres vivos es necesario partir del concepto de área de distribución de una especie, la cual se considera como la porción de espacio geográfico en donde está presente e interactúa de forma permanente con el ecosistema (Zunino y Zullini 2003). En términos operativos, la distribución de una especie puede ser complicada de definir por todas las variables involucradas en la interacción de una población con el ambiente. Por tal motivo, el área de distribución quedaría mejor representada si refleja el nicho ecológico efectivo de una especie en particular (Peterson *et al.* 2011).

El nicho ecológico fundamental, según la definición de Hutchinson (1957), es la porción de un hiperespacio de  $n$  dimensiones en la cual se desarrolla una especie. Por lo tanto, si se conocen las variables ambientales de los sitios de presencia de determinada especie, se podría dimensionar su nicho. Esta representación de nicho abarca el hábitat idóneo para la especie, es decir, el espacio ambiental traducido al área que podría ocupar potencialmente en ausencia de otras especies y con dispersión ilimitada (Hirzel *et al.* 2001).

El nicho fundamental de una especie puede tener regiones no ocupadas efectivamente por la especie debido a interacciones bióticas, como exclusión competitiva, depredación o falta de polinizadores, o por razones históricas, como limitaciones de dispersión o extinciones locales (Guisan y Zimmermann 2000; Austin 2002; Peterson 2006). El nicho ecológico efectivo sería, por lo tanto, aquella porción del nicho fundamental que es utilizada efectivamente por la especie (Anderson *et al.* 2002).

Se puede obtener información ambiental de una determinada zona del planeta y contrastarla con los intervalos viables de cada una de las dimensiones del nicho fundamental (amplitud de tolerancia de las variables ambientales), de manera que se puedan mapear aquellas zonas en las cuales estas variables coincidan con los requerimientos de la especie (Araújo y Peterson 2012). Las representaciones gráficas del área de distribución de una especie, sobrepuestas con aquellas de otras especies de un grupo taxonómico, pueden ser consideradas como indicadores de los patrones geográficos de la diversidad de una región.

Las herramientas de modelamiento predictivo de nicho ecológico se han desarrollado para inferir el área de distribución de una especie mediante la generación de mapas de presencia potencial basados en el concepto de nicho fundamental, de manera que incluyan áreas con escasos esfuerzos de colección. Estas herramientas integran datos de presencia con variables ambientales para modelar los requerimientos de hábitat de una especie y contrastar estos requerimientos con la oferta ambiental de una región. Así, se pueden modelar las áreas en donde éstas condiciones pueden ocurrir, lo cual se traduce en su distribución potencial (Guisan y Zimmermann 2000; Anderson *et al.* 2003; Peterson *et al.* 2011; Plischoff y Fuentes-Castillo 2011).

Aunque los modelos resultantes serán limitados, tanto por la falta de equilibrio de los propios datos de presencia con las variables ambientales consideradas (Araújo y Pearson 2005), como por los sesgos de muestreo que los datos de presencia pueden presentar (Araújo y Guisan 2006), resultan en una mejor representación del área de distribución de una especie que aquella obtenida por polígonos mínimos convexos o por los propios puntos de presencia, con los cuales usualmente se representa la distribución de una especie. La distribución resultante de los modelos es potencial, a diferencia de real, porque el modelamiento predice el nicho ecológico fundamental, es decir las zonas donde las condiciones climáticas son idóneas para la especie, sin tener en cuenta factores bióticos o razones históricas que reducen el nicho ecológico fundamental a uno efectivo.

El presente trabajo utiliza información de los esfuerzos de colección de murciélagos en el Ecuador para definir áreas de distribución potencial y patrones de riqueza y diversidad basados en modelamiento predictivo de nicho. Además, discute aspectos de conservación de los resultados obtenidos en relación con las amenazas que en la

actualidad enfrenta la vida silvestre en el Ecuador y que en mayor medida afectan al orden Chiroptera.

De acuerdo con la más reciente evaluación del estado de conservación de los murciélagos del Ecuador (Tirira 2011), se considera que 19 especies están amenazadas, esto es un 17% de la diversidad total de mamíferos del país (Tirira y Burneo 2011). Entre las principales amenazas identificadas se encuentran la deforestación y la fragmentación de bosques como consecuencia de una colonización intensiva y la expansión de la frontera agrícola (Sierra 1996; Suárez 1998; Mosandl *et al.* 2008; Tirira *et al.* 2011).

Según el mapa de vegetación remanente del Ecuador, un 37% de la superficie del país ha perdido su cobertura de vegetación original, alteración que se concentra en su mayor parte en la región costera (Ministerio del Ambiente 2013b); de hecho, el área que presenta el mayor número de especies de murciélagos amenazados en el país es el bosque húmedo de la Costa norte, mismo que alberga un 74% del total de especies de quirópteros amenazados en el Ecuador (Tirira y Burneo 2011). Para la región oriental, de acuerdo con esta misma fuente, la pérdida de vegetación nativa alcanza un 23%; sin embargo, en esta parte del país, apenas dos especies de murciélagos figuran como amenazadas, esto es un 10% del total de especies de quirópteros consideradas como en peligro de extinción en el Ecuador (Tirira y Burneo 2011).

## Material y Métodos

*Datos de presencia.* Se recopilaron y validaron geográficamente datos de colección de murciélagos en distintos museos de historia natural y en la literatura. Los datos de presencia fueron tomados principalmente de dos fuentes: la colección de mastofauna del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ) y la base de datos Red Noctilio, un compendio de información asociada con colecciones de mamíferos ecuatorianos alojados en más de 75 museos de historia natural del mundo (Tirira 1995 - 2013). A estos datos se añadieron registros de presencia provenientes de zonas fronterizas del sur de Colombia y norte de Perú, obtenidos del Global Biodiversity Information Facility (GBIF 2013), que fueron revisados, validados y georreferenciados, con la finalidad de complementar vacíos de información en las zonas limítrofes de Ecuador (especialmente en la Amazonía suroriental), en las cuales no se han realizado importantes esfuerzos de colección.

Los registros duplicados y cuyas localidades resultaban dudosas o ambiguas no fueron considerados para la elaboración de los modelos predictivos, ya que los errores espaciales que pudieran contener algunos registros de las bases de datos podrían disminuir la capacidad de predicción. Aquellos datos que fueron corroborados y verificados mediante bases de datos de localidades conocidas e información de publicaciones, hasta alcanzar niveles de georreferenciación con errores inferiores a los 2 km<sup>2</sup>, fueron homogenizados mediante proyecciones de los registros con coordenadas geodésicas al Sistema Universal Transverso de Mercator (UTM). Como Datum se utilizó el World Geodetic System 1984 (WGS84).

*Selección de especies.* Para evitar sesgos en el análisis se escogieron aquellas especies cuyo modelo de distribución fuese confiable, tanto por tener una buena resolución taxonómica, como un alto número de registros válidos y geográficamente extendidos.

Se generaron modelos de distribución para especies que cumplieron con los siguientes criterios: 1) están presentes en el Ecuador continental (por lo tanto, excluye las islas Galápagos); 2) han sido registradas en por lo menos seis localidades separadas entre sí por más de 10 km, con lo cual se evitaba autocorrelaciones (Dormann 2007); y 3) su taxonomía aparece resuelta; por lo tanto, no forman parte de complejos de especies documentados, para evitar posibles sesgos relacionados con la utilización de diferentes conceptos de especie en la construcción de las bases de datos (Cayuela *et al.* 2009) o por confusiones entre especies similares (Guisan *et al.* 2007).

La taxonomía seguida para las especies analizadas se basó en Tirira (2012, 2013). El ordenamiento taxonómico para todos los niveles es alfabético.

*Variables ambientales.* Se usaron 19 variables bioclimáticas derivadas de la base de datos WorldClim (Hijmans *et al.* 2005). Este conjunto de variables tiene mayor significación biológica que usar los promedios de temperatura y precipitación de forma independiente (Buermann *et al.* 2008). El algoritmo de modelamiento calcula una envoltura bioclimática para cada especie, pues busca una correlación de los datos bioclimáticos correspondientes con los datos puntuales de distribución de una especie y asume que el clima explica la mayor parte del nicho fundamental de cada especie en un marco de relativa estabilidad climática (Beaumont *et al.* 2007).

*Algoritmo de modelamiento.* Por la naturaleza de las colecciones de museos de historia natural, que mantienen datos solamente de presencia de especies en base a sus especímenes, se ha escogido el algoritmo de máxima entropía, MaxEnt (Phillips *et al.* 2006; Phillips y Dudik 2008), que ha tenido buenos resultados en evaluaciones comparativas (Elith *et al.* 2006), e incluso ha sido eficaz para predecir distribuciones de especies en comparación con modelos fisiológicos; para los cuáles, se requiere un buen conocimiento de la historia natural de la especie (Willems y Hill 2009).

MaxEnt realiza predicciones o inferencias a partir de un grupo incompleto de datos y estima la probabilidad de distribución desconocida, mediante la obtención de la distribución de máxima entropía; es decir, la más generalizada (Phillips *et al.* 2006).

Aunque MaxEnt puede presentar limitaciones en algunos aspectos, como en estudios de transferibilidad; en los cuales, se ha demostrado que para conjuntos de datos incompletos otros algoritmos se desempeñan de mejor forma (Lim *et al.* 2002; Peterson *et al.* 2007), se consideró que para este estudio, MaxEnt ofrecía la ventaja de ser lo suficientemente robusto para manejar conjuntos de datos de presencia, desde bastante limitados hasta amplios, en relación con la cantidad de registros de ocurrencia disponibles.

Los modelos fueron evaluados mediante el estadístico del Área Bajo la Curva ROC (Receiver Operating Characteristics), que se obtiene al graficar los valores de sensibilidad contra los valores de especificidad de acuerdo con cuántas de las presencias o ausencias observadas coinciden con las predicciones del modelo. Una vez graficada la curva ROC se calcula el área bajo dicha curva (*Area Under the Curve*, AUC). El AUC representa una medida simple de la precisión del modelo (Fielding y Bell 2002). La exactitud máxima de la prueba correspondería a un valor de AUC de 1 y la mínima a un valor de 0.5 (no mejor que el azar). Usualmente, valores entre 0.5–0.7 se consideran de baja precisión;

entre 0.7 - 0.9 indican que el modelo puede tener aplicaciones útiles; mientras que un valor mayor a 0.9 indica alta precisión (Swets 1988).

Para obtener datos independientes en la matriz de confusión, los datos de presencia de cada especie fueron separados en dos grupos. El primero (grupo de entrenamiento) fue utilizado para correr el modelo; mientras que el segundo grupo (de evaluación) fue usado para verificar la capacidad predictiva del modelo resultante. De esta forma, se evitó usar el mismo conjunto de datos en la generación y evaluación del modelo, lo cual hubiera restado independencia a la evaluación (Fielding y Bell 2002). El porcentaje de datos que formaron parte de los grupos de entrenamiento y de evaluación, así como la cantidad de replicaciones que se hizo en cada ejercicio de evaluación, fueron definidos con los criterios de Pearson *et al.* (2007). Debido a que existe evidencia de sobrepredicción en modelos generados con MaxEnt en conjuntos de datos limitados (Papes y Gaubert 2007), se eliminaron del estudio aquellas especies que tuvieron una evaluación baja en cualquiera de las replicaciones (AUC inferior a 0.75).

*Mapas de riqueza.* Para cada una de las especies con un valor AUC aceptable se generó un modelo final con el uso de todos los registros disponibles. Posteriormente, se elaboró un mapa de ausencia y presencia basado en el cálculo del umbral de dos aproximaciones, proporcionadas por el propio algoritmo, que combinan la sensibilidad y la especificidad (medidas de la capacidad predictiva del modelo), lo cual ha demostrado tener resultados importantes en estudios comparativos (Liu *et al.* 2005), disponibles dentro de los resultados de MaxEnt.

Los mapas resultantes fueron usados para generar, mediante superposición de capas, un mapa general de riqueza de especies de murciélagos que permite visualizar patrones geográficos que pueden luego ser contrastados, por ejemplo, con zonas actualmente protegidas o aquellas que necesitan protección (Ortega-Huerta y Peterson 2004). En el presente análisis, se contrastó la riqueza potencial de murciélagos del Ecuador con el Patrimonio de Áreas Naturales del Estado (PANE; Ministerio del Ambiente 2013a), con el Mapa de Ecosistemas del Ecuador (Ministerio del Ambiente 2013b) y con los pisos climáticos del país según Tirira (2007).

El 19% del territorio ecuatoriano se encuentra dentro del PANE, que al momento está constituido por 45 áreas protegidas que están integradas dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador, que incluye reservas de la biósfera, biorreservas y bosques protectores (Ministerio del Ambiente 2013a). El área de protección que cubre el PANE en el Ecuador continental es del 17% del territorio total (41,027 km<sup>2</sup>, de una superficie total de 248,197 km<sup>2</sup>).

Para determinar las áreas prioritarias de investigación, como un paso inicial en esfuerzos de conservación, fue necesario entender de manera objetiva los esfuerzos de colección que se han realizado. Con el fin de obtener una superficie continua que represente el esfuerzo de colección, se interpolaron los valores correspondientes a los individuos capturados en cada localidad de colección del Ecuador mediante la técnica de Distancia Inversa Ponderada (Inverse Distance Weighted; ESRI 2012).

Las áreas prioritarias de conservación se definieron como aquellas zonas de: 1) alta riqueza de murciélagos; 2) con superficies de vegetación natural importantes; 3) zonas que actualmente no han sido consideradas dentro del PANE; 4) zonas que a



corto o mediano plazo podrían experimentar problemas ambientales que ameriten su incorporación dentro del sistema del PANE. Para poder definir estas áreas, se empleó el mapa de riqueza potencial de murciélagos, sobre el cual se superpuso la capa de deforestación del Ministerio del Ambiente (2013b). Sobre el resultado obtenido se colocó la capa de las 45 áreas protegidas del PANE, de manera que sea posible realizar una selección visual de las zonas importantes por su riqueza, para determinar áreas que actualmente no se encuentran protegidas y aquellas que mantienen importantes extensiones de bosques nativos remanentes.

## Resultados

*Riqueza potencial.* Se extrajeron 21,455 registros de murciélagos del Ecuador. Luego del proceso de validación de los datos se obtuvieron un total de 20,251 registros georreferenciados. Estos registros correspondieron a 162 especies de quirópteros.

Posteriormente, al eliminar los datos duplicados, de taxonomía ambigua y de aquellas especies que presentaban un número bajo de registros para su modelamiento, o aquellas cuyos valores de AUC fueron inferiores a 0.75 luego del modelamiento, los datos finales se limitaron a un total de 10,916 registros correspondientes a 81 especies (Apéndice 1).

Mediante la superposición de los 81 modelos generados se obtuvo un mapa de riqueza potencial de murciélagos (Fig. 1), mismo que representa aquellas zonas en el país que, por sus condiciones climáticas, permitirían una mayor o menor riqueza de especies de quirópteros en simpatria, en ausencia de otras variables que restrinjan sus distribuciones individuales. Los modelos finales de las especies seleccionadas se presentan en el Apéndice 2.

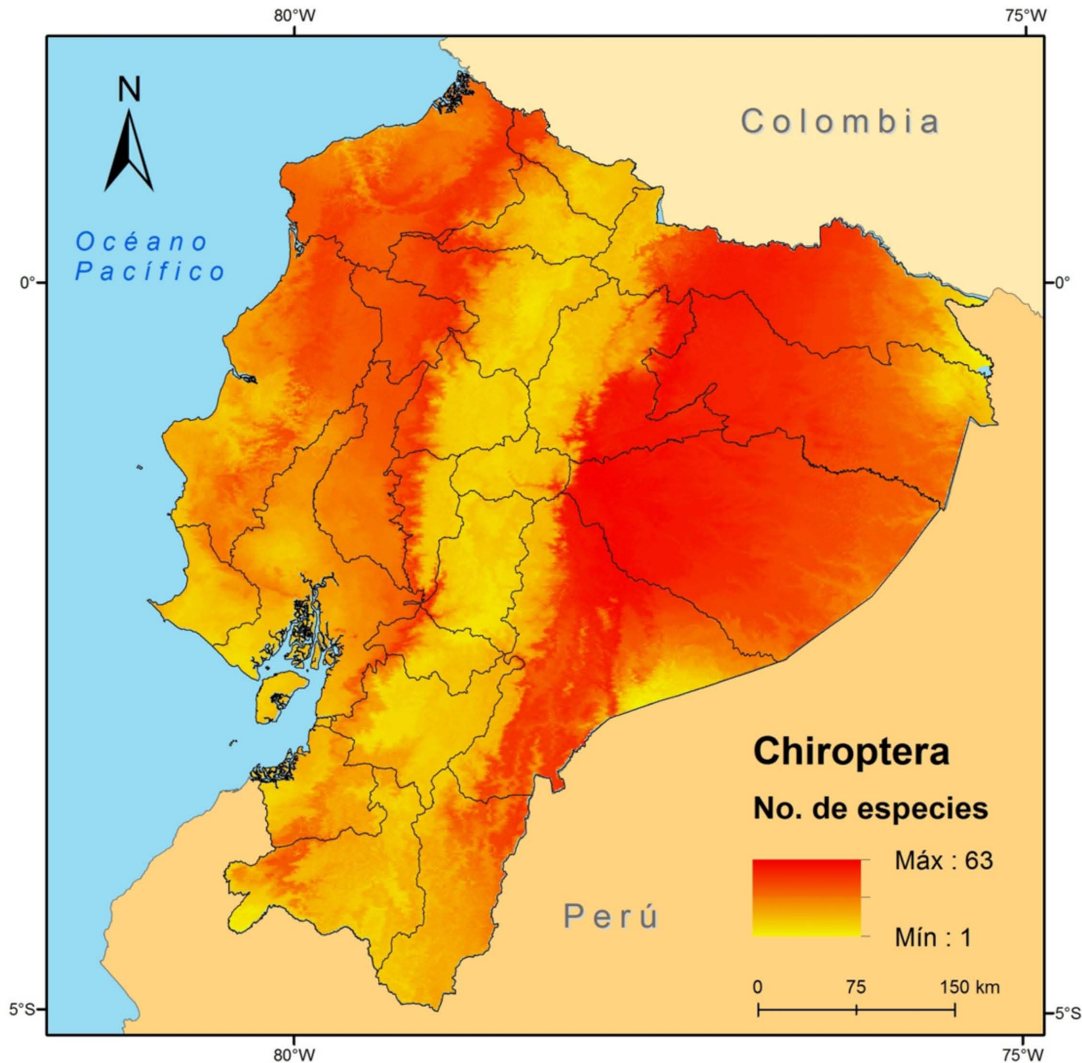
Las zonas más ricas en diversidad de murciélagos en el Ecuador, con un potencial de presencia superior a las 50 especies, fueron las estribaciones centro y norte orientales, entre 250 y 1,800 m de altitud, y pequeños fragmentos de bosque en la región del Chocó, en las estribaciones noroccidentales de los Andes, con una altitud promedio de 800 m; en conjunto, estas zonas sumaron una superficie total de 35,310 km<sup>2</sup> (Fig. 2).

Según el mapa de vegetación remanente del Ecuador, la zona más afectada por la deforestación es la región costera, en donde la riqueza actual de murciélagos es moderada; mientras que las zonas con mayor riqueza se concentran en la región oriental, la misma que todavía conserva importantes extensiones de bosques naturales (Fig. 3).

*Áreas protegidas.* Al superponer las áreas protegidas del Ecuador continental con el mapa que presentó las zonas con mayor diversidad de murciélagos (Fig. 2), solamente 1,988 km<sup>2</sup> se encuentran protegidos, esto es un 5.6% de los 35,310 km<sup>2</sup> de zonas con mayor riqueza. Las zonas protegidas identificadas se limitan a pequeñas áreas de los parques nacionales Yasuní, Sumaco-Napo Galeras y Sangay, la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno y las reservas ecológicas Antisana y Cotacachi-Cayapas (Fig. 4).

Por elevación, las áreas protegidas más importantes identificadas en la planicie amazónica fueron el Parque Nacional Yasuní (con una altitud de 200 a 300 m) y la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (entre 200 y 350 m), mientras que en las estribaciones orientales de los Andes aparecen los parques nacionales Sumaco-Napo Galeras (con un intervalo altitudinal de 400 a 3,840 m) y Sangay (entre 750 y 5,230 m, aunque la mayor parte de registros de quirópteros ocuparon altitudes inferiores a 2,000

m). En términos absolutos, dentro de las áreas más diversas, cuatro corresponden a las estribaciones orientales de los Andes: el Parque Nacional Llanganates (62 especies de murciélagos), el Parque Nacional Sumaco - Napo Galeras (61), el Parque Nacional Sangay (60) y la Reserva Ecológica Antisana (59); mientras que en la planicie amazónica destacan el Parque Nacional Yasuní (54 especies) y la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (53).



**Figura 1.** Riqueza potencial de murciélagos en el Ecuador, basada en la superposición de 81 modelos de distribución (Apéndice 2).

Para eliminar el efecto del tamaño del área en el análisis de la riqueza de especies, de manera que se pueda apreciar esta riqueza como una función de las variables ambientales usadas, se calculó la "riqueza relativa" como la cantidad de especies por unidad de superficie (un cálculo que a pesar de no tener un sentido biológico, ya que las especies no son entidades discretas en el espacio geográfico, permite interpretar la idoneidad del hábitat en función de las especies que albergaría tomando solo en cuenta sus características ambientales). Resulta que las áreas protegidas de mayor riqueza relativa fueron la Reserva Ecológica Cofán-Bermejo (9.6 especies por cada cien kilómetros cuadrados), la Reserva Ecológica Cayapas-Mataje (7.4), el Parque Nacional Machalilla (5.5) y la Reserva Ecológica Antisana (4.9). En comparación, áreas protegidas grandes tienen números de riqueza relativa bastante menores, como

el Parque Nacional Yasuní (0.6 especies por cada cien kilómetros cuadrados), la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (0.9) y el Parque Nacional Sangay (1.2; Tabla 1).

**Tabla 1.** Riqueza de murciélagos según las principales áreas protegidas del Ecuador.

| Área                                      | Superficie (Ha) | No. de especies | Riqueza relativa <sup>1</sup> |
|---|-----------------|-----------------|-------------------------------|
| Reserva Ecológica Cofán-Bermejo           | 55,451          | 53              | 9.56                          |
| Reserva Ecológica Cayapas-Mataje          | 51,300          | 38              | 7.41                          |
| Parque Nacional Machalilla                | 56,184          | 31              | 5.52                          |
| Reserva Ecológica Antisana                | 120,000         | 59              | 4.92                          |
| Parque Nacional Sumaco-Napo Galeras       | 205,249         | 61              | 2.97                          |
| Parque Nacional Llanganates               | 219,707         | 62              | 2.82                          |
| Parque Nacional Sangay                    | 517,765         | 60              | 1.16                          |
| Reserva de Producción Faunística Cuyabeno | 603,380         | 53              | 0.88                          |
| Parque Nacional Yasuní                    | 982,000         | 54              | 0.55                          |

<sup>1</sup> Número de especies por cada 100 km<sup>2</sup>.

*Ecosistemas.* La mayor riqueza potencial obtenida coincide con cuatro grupos de ecosistemas de la Amazonía de Ecuador (según categorías de Ministerio del Ambiente 2013b; Fig. 5):

Bosques siempreverdes de tierras bajas orientales (BTBOr). Incluyen los bosques siempreverdes dentro de los sistemas de los ríos Aguarico-Putumayo-Caquetá, Napo-Curaray y Tigre-Pastaza. Este grupo de ecosistemas predijo la presencia máxima de 61 especies de murciélagos.

Bosques siempreverdes piemontanos orientales (BPOr). Incluyen los bosques siempreverdes piemontanos de las cordilleras de Galeras y del Cóndor-Kutukú y del norte y sur de la cordillera oriental de los Andes. Este grupo de ecosistemas predijo la presencia máxima de 62 especies de murciélagos.

Bosques siempreverdes montanos bajos orientales (BMBOr). Incluyen los bosques siempreverdes montanos bajos de las cordilleras de Galeras y del Cóndor-Kutukú y del norte y sur de la cordillera oriental de los Andes. Este grupo de ecosistemas predijo la presencia máxima de 61 especies de murciélagos.

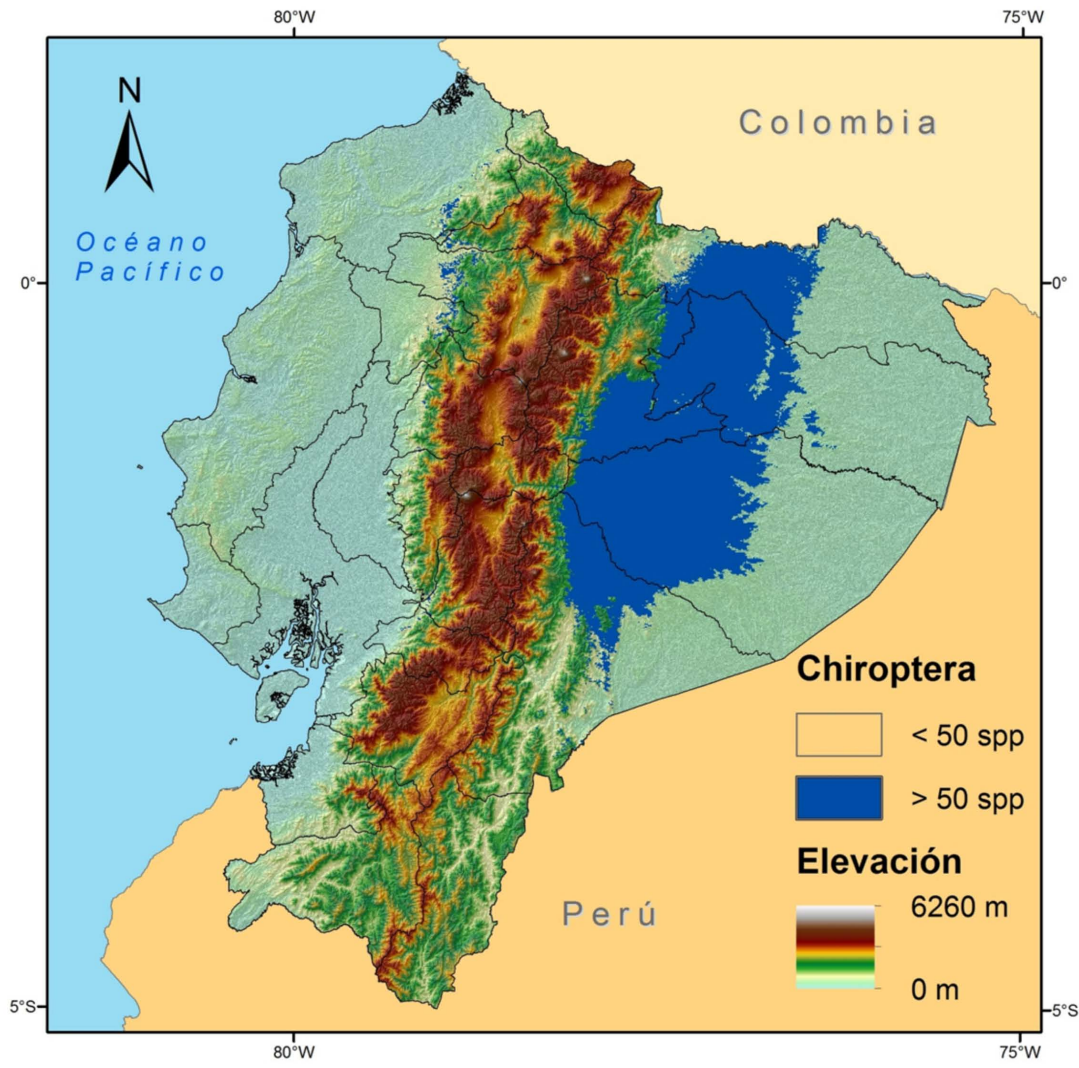
Bosques montanos orientales (BMOOr). Incluyen los bosques montanos de las cordilleras del Cóndor-Kutukú y del norte y sur de la cordillera oriental de los Andes. Este grupo de ecosistemas predijo la presencia máxima de 56 especies de murciélagos.

En relación con la riqueza relativa, los Bosques siempreverdes de tierras bajas orientales, con una superficie de 51,556 km<sup>2</sup>, presentaron 0.12 especies por cada 100 km<sup>2</sup>.

Los Bosques siempreverdes piemontanos orientales, con una superficie de 13,409 km<sup>2</sup>, que equivalió a 0.46 especies por cada 100 km<sup>2</sup>. Los Bosques siempreverdes montanos bajos orientales, con 9,331 km<sup>2</sup>, que equivalió a 0.65 especies por cada 100 km<sup>2</sup>. Mientras que los Bosques montanos orientales, con una superficie de 9,823 km<sup>2</sup>, registraron 0.57 especies por cada 100 km<sup>2</sup>.

*Áreas prioritarias.* Dentro de las áreas con prioridades de investigación, para el Ecuador continental se identificaron tres zonas que merecen ser consideradas principales (Fig. 6).

La más importante y extensa fue una sección del trópico suroriental, entre las provincias de Pastaza y Morona Santiago, principalmente dentro de la cuenca baja de los ríos Pastaza y Santiago.



**Figura 2.** Zonas de mayor riqueza de murciélagos en el Ecuador, basada en la superposición de 81 modelos de distribución.

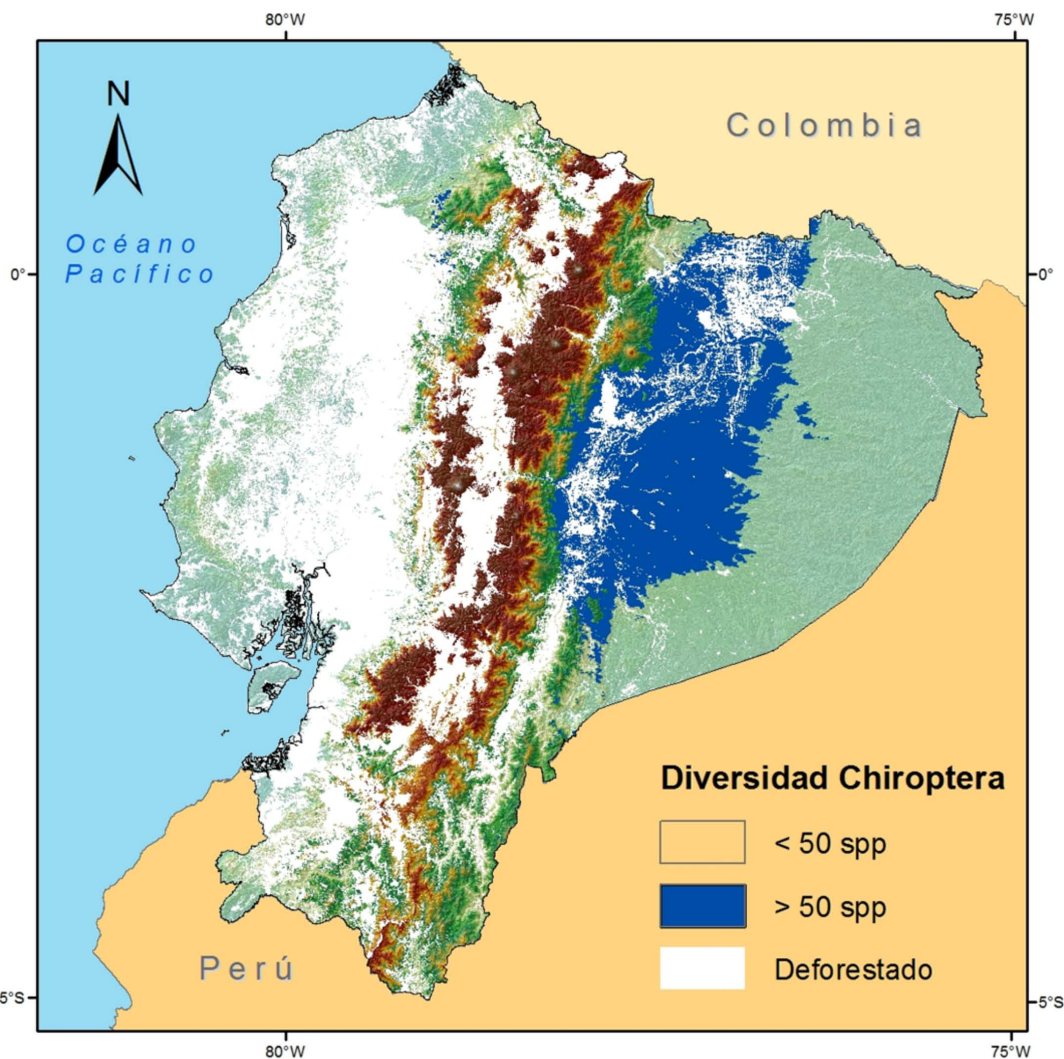
Una segunda zona importante se encuentra en los Andes del norte, en las estribaciones nororientales de la cordillera. La parte andina de esta zona mantiene áreas libres de intervención humana que permitirían considerarlas como un corredor ecológico entre el Parque Nacional Cayambe-Coca y la Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas.

La tercera zona en importancia involucra varios fragmentos dentro del trópico seco occidental, en las provincias de Guayas y Manabí; sin embargo, buena parte de su extensión se encuentra dentro de áreas con fuerte intervención humana que ha reducido la vegetación natural a pequeños parches remanentes. Dentro de esta zona, el único fragmento que presenta una superficie importante de remanentes de vegetación natural se encuentra en el área de bosque seco y manglares de la isla Puná y las costas continentales cercanas, en el golfo de Guayaquil (Fig. 6).

En lo referente a las áreas prioritarias para la conservación de murciélagos, la de mayor relevancia se ubica al noroccidente de la provincia de Pichincha, entre las parroquias Pacto, Mindo y San Miguel de Los Bancos (Fig. 6). Se considera que es la única extensión

de bosque remanente suficientemente grande que podría ser conservada al occidente de la cordillera de los Andes.

La segunda área prioritaria abarca la mayor parte de la provincia de Pastaza, al sur del Parque Nacional Yasuní. La tercera área cuya conservación se considera prioritaria se ubica en las estribaciones surorientales de los Andes, entre la parte central de la provincia de Morona Santiago y el centro-norte de la provincia de Zamora Chinchipe, hasta la frontera con Perú (Fig. 6).



**Figura 3.** Mapa de cobertura remanente de vegetación original y áreas con la mayor diversidad de murciélagos en el Ecuador.

## Discusión

Es necesario indicar que ciertas familias de murciélagos, como Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae, estuvieron poco representadas en este estudio, debido principalmente a que el método que de forma habitual se emplea en el país para su estudio son las redes de neblina, una técnica que favorece la captura de murciélagos que vuelan en el sotobosque, como es el caso de la familia Phyllostomidae, a diferencia de las familias antes mencionadas, las cuales habitualmente vuelan sobre el dosel forestal; además, que en Ecuador, su diversidad conocida es bastante menor en relación con la familia Phyllostomidae (Tirira 2012). Pese a eso, la muestra obtenida en el presente

estudio permitió generar modelos confiables, de manera que no sesga la discusión en términos de riqueza, distribución y aspectos de conservación, según se menciona a continuación.

El mapa que se muestra en la Fig. 1, no representa la riqueza real de murciélagos en el Ecuador, sino una tendencia de la misma. Los modelos individuales utilizados en su construcción (Apéndice 2) no han considerado criterios ecológicos, biogeográficos, ni de intervención de bosques que permitan restringir de una manera más verídica la distribución de las especies en la actualidad; por lo cual, es evidente que en estos modelos, el área de distribución real para la mayoría de las especies sería inferior al indicado en el modelo. También hay que considerar que debido a las limitaciones de muestreo, especialmente de especies de difícil registro por métodos tradicionales, como son los murciélagos insectívoros de dosel, se realizaron modelos con solo 81 de las 169 especies de quirópteros que actualmente han sido reportadas para el Ecuador (Tirira 2013); lo cual implica que existe un subestimado de la riqueza real. En todo caso, se considera que el mapa generado es importante y puede resultar útil para inferir sobre aspectos de conservación que puedan afectar la diversidad de murciélagos en el país.

Es posible que la selección de la región Amazónica como una zona que encierra las áreas de mayor riqueza de murciélagos en el Ecuador (Fig. 2), sea un artefacto explicado en parte por la falta de colecciones científicas en otras áreas del país, como por ejemplo los bosques del litoral que se perdieron debido a la agresiva expansión agrícola y ganadera desarrollada en su interior desde fines de la década de 1970 (Sierra 1996; Mosandl *et al.* 2008). En contraste, la mayor parte de las colecciones de murciélagos realizadas en el Ecuador se ha llevado a cabo en los últimos 20 años (Tirira 1995 - 2013).

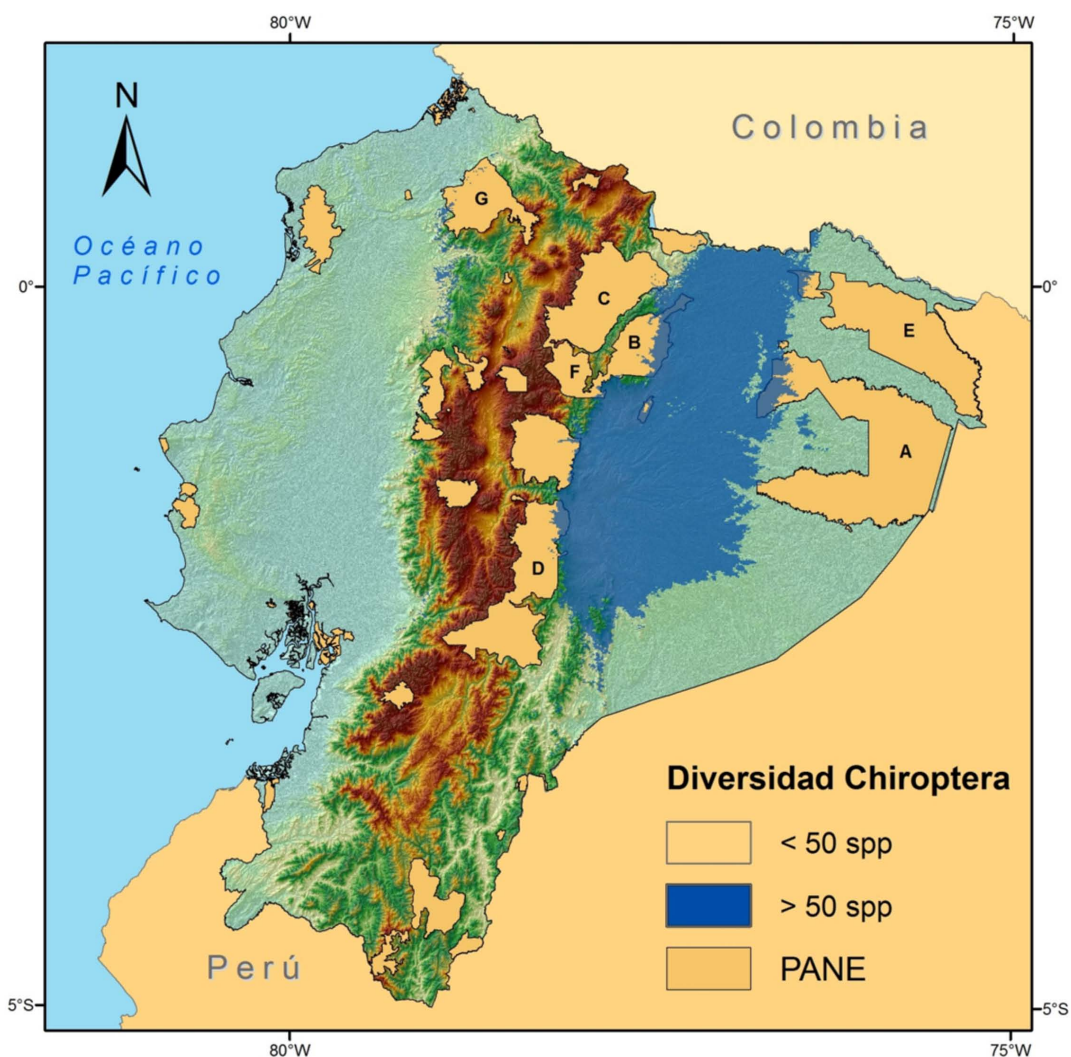
La pérdida de cobertura de vegetación original que se observa en la región Amazónica (Fig. 3), se ubica básicamente a lo largo del sistema vial que comunica los principales centros poblados y las capitales de las provincias amazónicas, pérdida que principalmente se atribuye a procesos de colonización y deforestación intensiva relativamente recientes, ocurridos en las últimas décadas (Southgate *et al.* 1991; Geist y Lambin 2001), lo cual ha permitido que todavía se preserve un porcentaje importante de bosques primarios; sin embargo, las zonas en donde se registra la mayor deforestación, también coinciden con el área de mayor riqueza de murciélagos (Fig. 3), que comprenden las estribaciones orientales de los Andes, entre 250 y 1,800 m de altitud, y con un remanente de cobertura de vegetación original que alcanza un 77%. La razón que explica este fenómeno, aparentemente contradictorio, es que tanto la red vial, como la frontera agrícola, han seguido patrones de colonización paralelos a las estribaciones andinas (Geist y Lambin 2001), que además son las zonas de mayor diversidad mastofaunística.

La ubicación de las áreas protegidas del Ecuador no coincide con las áreas de mayor riqueza potencial de murciélagos (Fig. 4). Pese a ser zonas de alta diversidad de mamíferos (Tirira 2007), las estribaciones bajas de los Andes, tanto orientales como occidentales, corresponden a una relativamente pequeña extensión de territorio protegido.

Las cuatro áreas protegidas que de acuerdo con el análisis realizado contienen la mayor riqueza de murciélagos se ubican en las estribaciones orientales de los Andes (Fig. 4). Todas comparten entre sí características que explican esta alta diversidad al estar ubicadas a lo largo de un gradiente altitudinal, que incluye desde tierras bajas en regiones tropicales de la planicie amazónica, hasta bosques subtropicales y templados,

con altitudes considerables debido a la presencia de algunos volcanes en la vertiente oriental de los Andes. La ubicación geográfica y la variación altitudinal de estas áreas han prevenido el proceso de colonización, lo cual ha derivado en que su protección y conservación sea más eficiente.

Entre las zonas de mayor riqueza relativa se encuentran la Reserva Ecológica Manglares Cayapas-Mataje y el Parque Nacional Machalilla, ambas ubicadas en zonas costeras que enfrentan una alta presión humana, principalmente debido a actividades agrícolas y ganaderas, además de una alta densidad poblacional, considerablemente superior a la región amazónica (108 habitantes/km<sup>2</sup> en la región Costa, contra 6 habitantes/km<sup>2</sup> en la Amazonía; INEC 2013).

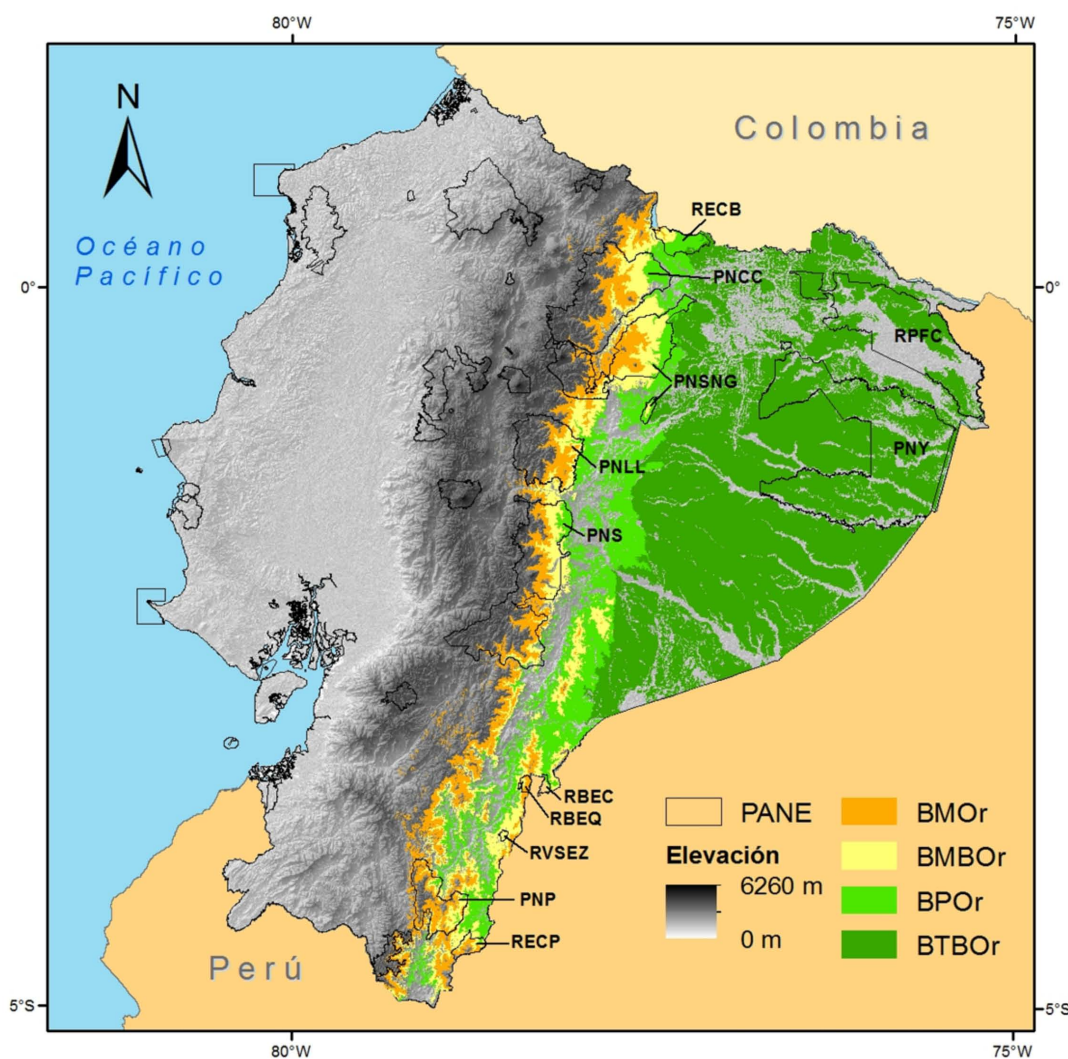


**Figura 4.** Áreas protegidas del Patrimonio de Áreas Naturales del Estado en relación con las zonas de mayor riqueza de murciélagos en el Ecuador. Áreas protegidas indicadas en el mapa: A. Parque Nacional Yasuní; B. PN Sumaco-Napo Galeras; C. PN Cayambe-Coca; D. PN Sangay; E. Reserva de Producción Faunística Cuyabeno. F. Reserva Ecológica Antisana; y G. RE Cotacachi-Cayapas.

Otra área con una importante riqueza relativa es la Reserva Ecológica Cofán-Bermejo, ubicada en las estribaciones nororientales de los Andes y próxima a la frontera con Colombia, la cual presenta un amplio intervalo altitudinal (entre 400 y 2,275 m), que en cierta forma explica su alta diversidad. Una particularidad de esta reserva es que su diversidad de murciélagos no ha sido estudiada en detalle, principalmente por su cercanía con zonas ocupadas por grupos guerrilleros y paramilitares de Colombia (lo

cual de alguna manera es también el caso de la Reserva Ecológica Manglares Cayapas-Mataje, en el trópico noroccidental).

Es interesante que la Reserva Ecológica Antisana presente una riqueza alta de murciélagos, tanto en términos absolutos (59 especies), como relativos (4.9 especies/100 km<sup>2</sup>). Esta riqueza puede deberse a la superficie de la reserva (120,000 ha) y a su amplio intervalo altitudinal (entre 1,200 y 5,760 m). Pese a esta riqueza, el Plan de Manejo oficial para la reserva reporta solamente 21 especies de murciélagos (Rivera-Rossi 2007), lo cual contrasta con registros de zonas aledañas depositados en el QCAZ, que casi triplican este número de especies. Esta relación de riqueza registrada contra riqueza potencial se repite en muchas de las áreas protegidas analizadas, debido en parte a las dificultades para obtener permisos de investigación y colección de especies dentro del PANE y, en parte, a lo poco rigurosas que son las investigaciones efectuadas para la elaboración de los respectivos planes de manejo.



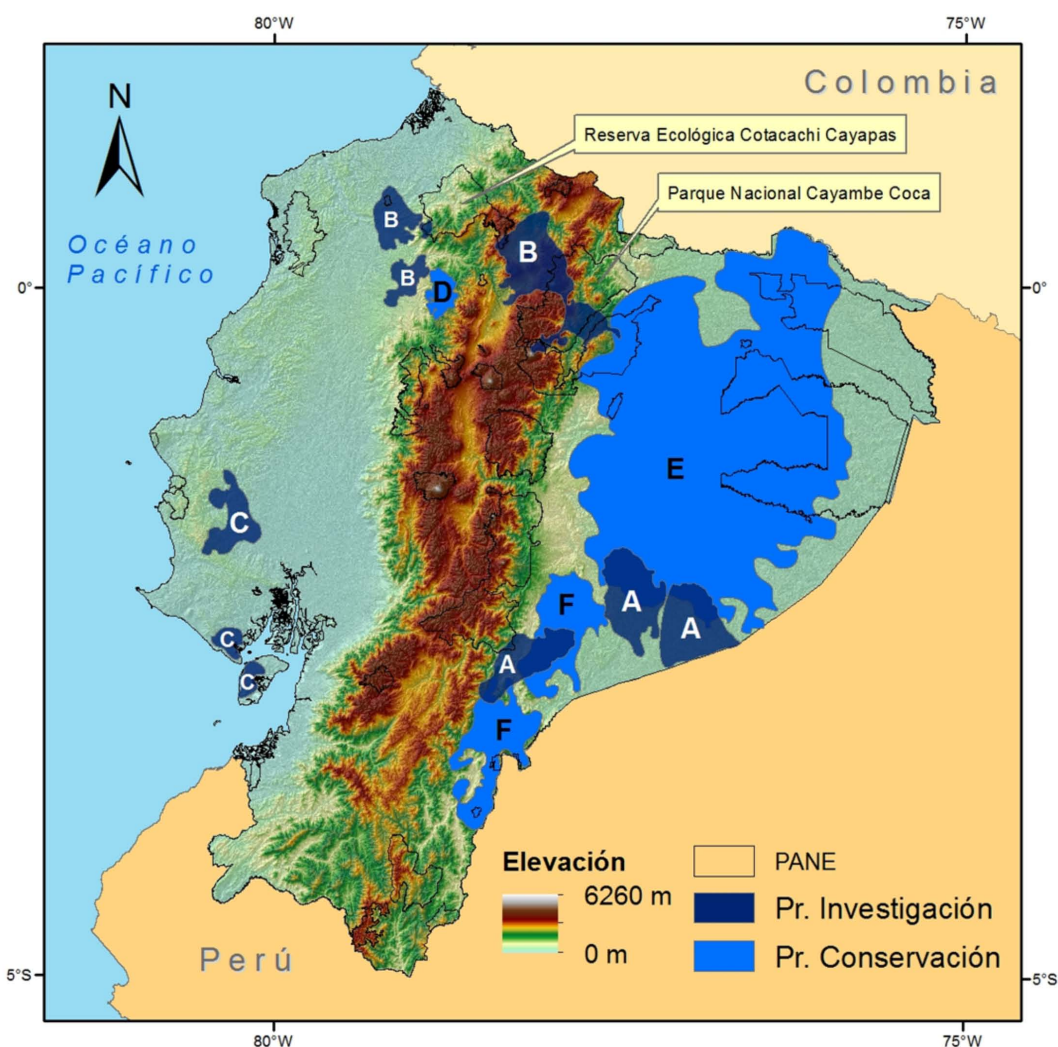
**Figura 5.** Ecosistemas del Ecuador continental con mayor riqueza potencial de murciélagos: BMOOr (Bosques montanos orientales), BMBOr (Bosques siempreverdes montanos bajos orientales), BPOOr (Bosques siempreverdes piemontanos orientales) y BTBOOr (Bosques siempreverdes de tierras bajas orientales). Áreas protegidas mencionadas en el mapa: PNCC (Parque Nacional Cayambe-Coca), PNLL (PN Llanganates), PNP (PN Podocarpus), PNS (PN Sangay), PNSNG (PN Sumaco-Napo Galeras), PNY (PN Yasuní), RBEC (Reserva Biológica El Cóndor), RBEQ (RB El Quimi), RECB (Reserva Ecológica Cofán-Bermejo), RECP (RE Cerro Plateado), RVSEZ (Refugio de Vida Silvestre El Zarza) y RPFC (Reserva de Producción Faunística Cuyabeno).

Otro ejemplo importante es el del Parque Nacional Sumaco-Napo Galeras, en el nororiente de la Amazonía ecuatoriana, entre las provincias de Napo y Orellana. Un análisis similar, en el cual se incluyeron datos de todos los mamíferos del Ecuador, presentó un resultado de 141 especies potenciales (61 de las cuales eran murciélagos),



de 227 analizadas, que la convierten en el área más diversa del país en términos mastofaunísticos (Burneo 2010). El parque comprende dos áreas independientes, la del volcán Sumaco y la de la cordillera Galeras, con un intervalo altitudinal que va de 500 a 3,840 m (Coloma-Santos 2007). Este parque tiene además una importancia adicional en términos de conservación, pues constituye el área núcleo de la Reserva de la Biósfera Sumaco, según fue reconocida por la UNESCO (Valarezo *et al.* 2002).

Sobre la base de inventarios de fauna, dentro del Parque Nacional Sumaco-Napo Galeras se han documentado 81 especies de mamíferos (Coloma-Santos 2007); sin embargo, en una zona vecina al área protegida se han registrado 101 especies (Valarezo *et al.* 2002), lo cual unido a registros recientes del QCAZ, en la Estación Científica WildSumaco, ubicada en el área de amortiguamiento del parque, han incrementado considerablemente el listado de especies registradas en el área.



**Figura 6.** Áreas prioritarias para la investigación y conservación de los murciélagos en el Ecuador continental: A. Trópico suroriental; B. Andes del norte y estribaciones nororientales; C. Trópico seco occidental; D. Noroccidente de la provincia de Pichincha; E. Provincia de Pastaza; F. estribaciones surorientales (provincia de Morona Santiago y Zamora Chinchipe).

Una de las razones por las cuáles en el Parque Nacional Sumaco-Napo Galeras existe un limitado número de trabajos sistemáticos en mamíferos es el complicado relieve y el difícil acceso al área. Un trabajo en la parte alta del parque (alrededor de 2,500 m de altitud) aportó en una sola localidad 17 especies de mamíferos en tres semanas de muestreo (Lee *et al.* 2008). Esta situación también se refleja en la escasez de información

para otros grupos de fauna, como las aves, para las cuales en un conteo de WildSumaco Lodge, especializado en aviturismo, reportó para esta área un total de 497 especies de aves (Nilsson 2013), mientras que en la documentación oficial se indican números de especies más bajos, de entre 280 (Coloma-Santos 2007) y 330 (Freile y Santander 2005).

La escasez de información faunística en áreas protegidas ha sido identificada por el Ministerio del Ambiente (MAE), institución gubernamental que ha planificado el desarrollo de inventarios de especies de mayor alcance y rigurosidad científica (comentario personal de Francisco Prieto, Director Nacional de Biodiversidad, MAE).

También llama la atención la relativa baja diversidad potencial arrojada por los modelos obtenidos para el Parque Nacional Yasuní, pues con casi un millón de hectáreas y considerado como un ícono de la conservación en el Ecuador y una de las zonas con la mayor diversidad biológica en el planeta (Rivadeneira-Roura 2007; Bass *et al.* 2010); tan solo reporta 54 especies de quirópteros. Estos resultados se contraponen con el criterio de Rosenzweig (1995), quien señala que zonas de mayor superficie se esperarían que alberguen un mayor número de especies, por la relación especies-área.

Los resultados del análisis de ecosistemas con mayor diversidad potencial de murciélagos respaldan las evidencias de que las estribaciones andinas representan zonas importantes para la diversidad de murciélagos (Fig. 5). Los Bosques siempreverdes montanos bajos orientales (BMBOr) son los ecosistemas que reúnen la mayor concentración de especies de murciélagos en Ecuador, con un intervalo altitudinal que va de 600 a 2,900 m y una superficie que se encuentra protegida en gran medida, ya que de los 9,331 km<sup>2</sup> que ocupan, un 36% ha sido protegido (esto es 3,356 km<sup>2</sup>) por los parques nacionales Cayambe-Coca, Llanganates, Podocarpus, Sangay y Sumaco-Napo Galeras, las reservas ecológicas Antisana, Cerro Plateado y Cofán-Bermejo, las reservas biológicas El Cóndor y El Quimi y el Refugio de Vida Silvestre El Zarza.

Por otro lado, los dos grupos de ecosistemas de menor altitud en la Amazonía tienen poco territorio dentro de áreas protegidas. Los Bosques siempreverdes de tierras bajas orientales (BTBOr) tienen apenas un 22% de su territorio protegido (esto es 11,170 de 51,556 km<sup>2</sup>), principalmente dentro del Parque Nacional Yasuní, la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno y pequeñas zonas en la Reserva Ecológica Cofán-Bermejo. Mientras que los Bosques siempreverdes piemontanos orientales (BPOr) tienen apenas un 11% protegido (1,486 de 13,409 km<sup>2</sup>), incluidos dentro de los parques nacionales Cayambe-Coca, Llanganates, Sangay y Sumaco-Napo Galeras y la Reserva Ecológica Cofán-Bermejo.

Dentro de las prioridades de investigación (Fig. 6), destaca el área ubicada en el trópico suroriental de Ecuador, debido a que la zona no ha sido considerada en estudios mastozoológicos previos dado su difícil accesibilidad y al conflicto limítrofe que hasta fines del siglo pasado existió con Perú, lo cual limitó la colonización humana y el acceso de investigadores para llevar a cabo colecciones de murciélagos.

En lo referente a la segunda zona con prioridad de investigación, ubicada en los Andes del norte, se ha indicado que podría servir como un corredor ecológico entre el Parque Nacional Cayambe-Coca y la Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas; sin embargo, las áreas contiguas hacia las estribaciones noroccidentales, dentro de las

provincias de Esmeraldas e Imbabura, se consideran vulnerables a los problemas de deforestación relacionados con la extracción de madera y la proliferación de cultivos de palma africana y eucalipto (Buitrón 2000).

En lo referente a la tercera zona, en el trópico occidental seco, entre las provincias de Guayas y Manabí, hay numerosas iniciativas, entre ellas el ecoturismo terrestre y marino (especialmente dirigido a la observación de delfines), que se piensa promoverán la conservación de la zona, en la cual no existen áreas protegidas terrestres dentro del PANE.

En relación con las áreas prioritarias de conservación (Fig. 6), una de las razones para utilizar el mapa de riqueza acumulada de murciélagos del Ecuador, en lugar de mapas de distribución de especies clave, sombrilla, carismáticas, endémicas, únicas o en peligro de extinción, que permitan determinar las áreas prioritarias, fue la de minimizar errores de omisión (cuando erróneamente se considera ausente de una zona a una especie) y errores de comisión (cuando erróneamente se considera presente en una zona a una especie), ya que los primeros tienden a identificar áreas demasiado pequeñas y sesgadas hacia pocas especies, mientras que los segundos tienden a identificar áreas poco relevantes para la conservación (Rondinini *et al.* 2006).

Dentro de las áreas prioritarias seleccionadas para conservación, los bosques del noroccidente de la provincia de Pichincha tienen un aceptable estado de preservación gracias a la existencia del Bosque Protector Mindo-Nambillo, que incluye un total de 19,468 ha y se asienta en la parroquia de Mindo, una localidad en donde se desarrollan numerosas actividades de ecoturismo (especialmente observación de aves) y conservación.

El área prioritaria de conservación de la provincia de Pastaza, al sur del Parque Nacional Yasuní, se encuentra todavía en buen estado de preservación; sin embargo, prácticamente toda su superficie ha sido concesionada en bloques de exploración petrolera, de los cuáles tres se encuentran actualmente en explotación. De acuerdo con la legislación ecuatoriana vigente (Asamblea Constituyente 2008), la declaración de un área protegida no impide la explotación petrolera, o de cualquier otro tipo de recurso no renovable (siempre y cuando sea declarado como un proyecto de interés nacional por el Presidente de la República), como sucede con el Parque Nacional Yasuní y la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, sino que más bien conlleva mayores exigencias ambientales a las actividades de producción, lo cual podría resultar, de ser manejado bajo criterios de sostenibilidad efectivos, en mejores estrategias para la conservación de la biodiversidad.

El área prioritaria de conservación en las estribaciones surorientales del país ocupa una importante extensión de las estribaciones occidentales de la cordillera del Cóndor, en la zona limítrofe con Perú. En términos generales, esta área se encuentra bien preservada debido al conflicto limítrofe que existió entre ambos países, el cual impidió la colonización debido a la presencia de minas antipersonales. En esta zona se localizan tres áreas del PANE relativamente pequeñas: el Refugio de Vida Silvestre El Zarza y las reservas biológicas El Cóndor y El Quimi. Debido a sus particulares características, se piensa que la cordillera del Cóndor sería una buena candidata para ser declarada como Reserva de la Biósfera, que incluya la integración y ampliación de las áreas protegidas existentes, de tal manera que se salguarde una zona que además incluye numerosas

concesiones mineras. Pues al igual que ocurre con el área prioritaria de la provincia de Pastaza, la región suroriental, y especialmente la cordillera del Cóndor, ha sido dividida en bloques de exploración minera; aunque todavía no existe explotación a gran escala, se piensa que debido a la agresividad de las operaciones extractivas la biodiversidad de la zona correría peligro, a diferencia de lo que ocurre con la explotación petrolera.

En la parte norte de esta misma área prioritaria de conservación se encuentra el Bosque Protector Cordilleras Kutuku y Shaimi, con una superficie de 344,000 ha, de las cuales alrededor del 95% presenta vegetación natural. Por la extensión e importancia de esta zona, se sugiere que debería ser considerada como un área protegida dentro del sistema nacional del PANE.

Las zonas prioritarias de conservación seleccionadas no solo serían importantes para mantener un alto número de especies de murciélagos en sus áreas de influencia, sino que también servirían de conexión entre reservas ya establecidas, con lo cual se lograría un verdadero sistema de reservas integradas, que a su vez ofrecería mejores resultados de conservación a mediano y largo plazo, y además optimizaría el manejo de los limitados recursos económicos que en el Ecuador se destinan a la conservación del ambiente (Pressey *et al.* 1993; Margules y Pressey 2000).

Las tres áreas prioritarias de investigación y las tres áreas prioritarias de conservación identificadas serán consideradas dentro del diseño de la Estrategia para la Conservación de los Murciélagos del Ecuador, actualmente en proceso de desarrollo entre el Programa para la Conservación de los Murciélagos del Ecuador y el Ministerio del Ambiente, tanto para diseñar proyectos de investigación, como para dirigir la determinación de Áreas y Sitios Importantes para la Conservación de Murciélagos, de acuerdo con los lineamientos formulados por la Red Latinoamericana para la Conservación de Murciélagos (RELCOM 2011).

Es necesario llevar a cabo análisis teóricos y prácticos para determinar la eficacia que puedan tener los estudios de modelamientos de distribución de especies cuando están dirigidos al diseño y definición de áreas prioritarias para la conservación; en especial, si se parte del supuesto de que al tener información incompleta sobre la distribución real de una especie, el modelamiento presenta una buena aproximación, pero su eficacia deberá ser verificada a futuro (Wilson *et al.* 2005).

La conservación de los bosques que mantienen los patrones más altos de diversidad de murciélagos es urgente. Como impacto adicional del presente estudio se espera abrir líneas de investigación a corto plazo (como el desarrollo de inventarios y monitoreos en las áreas prioritarias de investigación determinadas) y a largo plazo, para cubrir los vacíos de información existentes.

## Agradecimientos

A la Dirección de Investigaciones y Posgrados de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, por el financiamiento del proyecto “Áreas Prioritarias de Investigación y Conservación de Mamíferos del Ecuador”. A los colegas y amigos del Programa para la Conservación de los Murciélagos del Ecuador y de la Red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos, por motivar estudios científicos en este importante grupo de mamíferos. A los curadores, responsables o investigadores de los museos que gentilmente proporcionaron sus catálogos de colección y alimentaron la base de datos

Red Noctilio. A las bases de datos MaNIS y GBIF, por la información proporcionada. A R. Owen, por invitarnos a preparar este artículo.

## Literatura citada

- ALBUJA, L.** 1982. Murciélagos del Ecuador. Primera edición. Departamento de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador.
- ALBUJA, L.** 1999. Murciélagos del Ecuador. 2a edición. Cicetrónica Cía. Ltda. Quito, Ecuador.
- ALBUJA, L., Y P. MENA-V.** 2004. Quirópteros de los bosques húmedos del occidente de Ecuador. *Revista Politécnica (Biología 5)* 25:19–96.
- ANDERSON, R. P., A. T. PETERSON, Y M. GÓMEZ-LAVERDE.** 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3–16.
- ANDERSON, R. P., D. LEW, Y A. T. PETERSON.** 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211–232.
- ARAÚJO, M. B., Y A. GUISAN.** 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677–1688.
- ARAÚJO, M. B., Y R. G. PEARSON.** 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28:693–695.
- ARAÚJO, M. B., Y A. T. PETERSON.** 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93:1527–1539.
- ASAMBLEA CONSTITUYENTE.** 2008. Constitución de la República del Ecuador. Editorial de la Asamblea Constituyente. Montecristi, Ecuador.
- AUSTIN, M. P.** 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101–118.
- BASS, M. S., M. FINER, C. N. JENKINS, H. KREFT, D. F. CISNEROS-HEREDIA, S. F. MCCracken, N. C. A. PITMAN, P. H. ENGLISH, K. SWING, G. VILLA, A. DI FIORE, C. C. VOIGT, Y T. H. KUNZ.** 2010. Global Conservation Significance of Ecuador's Yasuní National Park. *Public Library of Science* 5(1): doi: 10.1371/journal.pone.0008767.
- BEAUMONT, L. J., A. J. PITMAN, M. POULSEN, Y L. HUGHES.** 2007. Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. *Global Change Biology* 13:1368–1385.
- BUERMANN, W., S. SAATCHI, T. B. SMITH, B. R. ZUTTA, J. A. CHAVES, B. MILA, Y C. H. GRAHAM.** 2008. Predicting species distributions across the Amazonian and Andean regions using remote sensing data. *Journal of Biogeography* 35:1160–1176.
- BUITRÓN, R.** 2000. Documento Informativo sobre Palma Africana. El caso de Ecuador: ¿El paraíso en siete años? *Boletín de Acción Ecológica* 91:1–10.
- BURNEO, S. F.** 2010. Uso de herramientas de sistemas de información geográfica y modelamiento de distribuciones para determinar zonas prioritarias de investigación y conservación de la mastofauna ecuatoriana. Disertación previa a la obtención del Título de Maestría en Biología de la Conservación. Universidad Internacional de Andalucía. Huelva, España.

- CARRERA, J. P., S. SOLARI, P. A. LARSEN, D. F. ALVARADO-SERRANO, A. D. BROWN, C. CARRIÓN B., J. S. TELLO, Y R. J. BAKER.** 2010. Bats of the tropical lowlands of Western Ecuador. *Special Publications of the Museum of Texas Tech University* 57:1–37.
- CAYUELA, L., D. GOLICHER, A. NEWTON, H. KOLB, F. S. DE ALBURQUERQUE, E. J. M. ARETS, J. R. M. ALKEMADE, Y A. M. PÉREZ.** 2009. Species distribution modeling in the tropics: problems, potentialities, and the role of biological data for effective species conservation. *Tropical Conservation Science* 2:319–352.
- COLOMA-SANTOS, A.** 2007. Parque Nacional Sumaco Napo-Galeras. Pp. 219–224 in *Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador (ECOLAP y MAE eds.)*. ECOFUND, FAN, DarwinNet e IGM. Quito, Ecuador.
- DORMANN, C. F.** 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography* 16:129–138.
- ELITH, J., C. H. GRAHAM, R. P. ANDERSON, M. DUDÍK, S. FERRIER, A. GUISAN, R. J. HIJMANS, F. HUETTMANN, J. R. LEATHWICK, Y A. LEHMANN.** 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129–151.
- ESRI.** 2012. ArcGIS Desktop, v10.1. Environmental Systems Research Institute, Inc. Redlands, EE.UU.
- FIELDING, A. H., Y J. F. BELL.** 2002. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38–49.
- FREILE, J. F., Y T. SANTANDER.** 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en Ecuador. Pp. 283–469 en *Áreas importantes para la conservación de las aves en los Andes Tropicales: sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad* (BirdLife International y Conservation International, eds.). Serie de Conservación de BirdLife 14. Quito, Ecuador.
- GARDNER, A. L.** 2008 [2007]. *Mammals of South America. Volumen 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- GBIF.** 2013. Mamíferos del Ecuador en colecciones de Perú y Colombia. Global Biodiversity Information Facility. En línea: <<http://uat.gbif.org>> [Fecha de acceso: 2013-08].
- GEIST H. J., Y E. F. LAMBIN.** 2001. What drives tropical deforestation? A meta-analysis of proximate and underlying causes of deforestation based on subnational case study evidence. *LUCC Report Series 4*. Ciaco Printshop. Louvain-la-Neuve, Bélgica.
- GUISAN, A., Y N. E. ZIMMERMANN.** 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.
- GUISAN, A., N. E. ZIMMERMANN, J. ELITH, C. H. GRAHAM, S. PHILLIPS, Y A. T. PETERSON.** 2007. What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77:615–630.
- HIJMANS, R. J., S. CAMERON, J. PARRA, P. JONES, Y A. JARVIS.** 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- HIRZEL, A. H., V. HELFER, Y F. METRAL.** 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* 145:111–121.

- HUTCHINSON, G. E.** 1957. Concluding remarks, Cold Springs Harbor Symposium on Quantitative Biology 415–427.
- INEC.** 2013. Censo de Población y Vivienda del Ecuador 2010. Instituto Ecuatoriano de Estadísticas y Censos, Quito, Ecuador. En línea: <<http://www.inec.gob.ec/cpv/>> [Fecha de acceso: 2013-09].
- LEE, T. E., JR., D. F. ALVARADO-SERRANO, R. N. PLATT, Y G. G. GOODWILER.** 2006a. Report on a mammal survey of the Cosanga River drainage, Ecuador. Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University 260:1–10.
- LEE, T. E., JR., J. B. PARKER, Y D. F. ALVARADO-SERRANO.** 2006b. Results of a mammal survey of the Tandayapa valley, Ecuador. Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University 250:1–9.
- LEE, T. E., S. F. BURNEO, M. R. MARCHÁN, S. A. ROUSSOS, Y R. S. VIZCARRA-VÁSQUEZ.** 2008. The mammals of the temperate forests of Volcán Sumaco, Ecuador. Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University 276:1–10.
- LEE, T. E., JR., S. F. BURNEO, T. J. COCHRAN, Y D. CHÁVEZ.** 2010. Small mammals of Santa Rosa, southwestern Imbabura Province, Ecuador. Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University 290:1–14.
- LIM, B. K., A. T. PETERSON, Y M. D. ENGSTROM.** 2002. Robustness of ecological niche modeling algorithms for mammals in Guyana. *Biodiversity and Conservation* 11:1237–1246.
- LIU, C., P. M. BERRY, T. P. DAWSON, Y R. G. PEARSON.** 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28:385–393.
- MARGULES, C. R., Y R. L. PRESSEY.** 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405:243–253.
- MINISTERIO DEL AMBIENTE.** 2013a. Patrimonio de Áreas Naturales del Estado. Ministerio del Ambiente del Ecuador, Subsecretaría de Planificación Ambiental y Dirección de Información, Investigación y Educación Ambiental. Quito, Ecuador. En línea: <<http://web.ambiente.gob.ec/?q=node/59>> [Fecha de acceso: 2013-11].
- MINISTERIO DEL AMBIENTE.** 2013b. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Proyecto Mapa de Ecosistemas del Ecuador. Ministerio del Ambiente del Ecuador, Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito, Ecuador.
- MOSANDL, R., S. GÜNTER, B. STIMM, Y M. WEBER.** 2008. Ecuador suffers the highest deforestation rate in South America. Pp. 37–40 in *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador* (Beck, E., J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin, y R. Mosandl, eds.). *Ecological Studies* 198: Analysis and Synthesis. Edited Springer-Verlag. Berlín, Alemania.
- NILSSON, J.** 2013. Checklist of the Birds of Wildsumaco Wildlife Sanctuary and Adjacent Areas. En línea: <<http://www.wildsumaco.com/html/birdssumaco.php>> [Fecha de acceso: 2013-10].
- ORTEGA-HUERTA, M. A., Y A. T. PETERSON.** 2004. Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-eastern Mexico. *Diversity and Distributions* 10:39–54.
- PAPES, M., Y P. GAUBERT.** 2007. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions* 13:890–902.

- PEARSON, R. G., C. J. RAXWORTHY, M. NAKAMURA, Y A. T. PETERSON.** 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102–117.
- PETERSON, A. T.** 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3:59–72.
- PETERSON, A. T., M. PAPES, Y M. EATON.** 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and MaxEnt. *Ecography* 30:550–560.
- PETERSON, A. T., J. SOBERÓN, R. G. PEARSON, R. P. ANDERSON, E. MARTÍNEZ-MEYER, M. NAKAMURA, Y M. B. ARAÚJO.** 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press. Princeton, EE.UU.
- PHILLIPS, S. J., Y M. DUDIK.** 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, Y R. E. SCHAPIRE.** 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- PLISCOFF, P., Y T. FUENTES-CASTILLO.** 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61–79.
- PRESSEY, R. L., C. J. HUMPHRIES, C. R. MARGULES, R. I. VANE-WRIGHT, Y P. H. WILLIAMS.** 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution* 8:124–128.
- RELCOM.** 2011. Criterios y normativa para el establecimiento de Áreas Importantes para la Conservación de los Murciélagos (AICOMs) y Sitios Importantes para la Conservación de los Murciélagos (SICOMs). Red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos. En línea: < <http://www.relcomlatinoamerica.net/index.php/que-hacemos/conservacion> > [Fecha de acceso: 2013-10].
- REID, F. A., M. D. ENGSTROM, Y B. K. LIM.** 2000. Noteworthy records of bats from Ecuador. *Acta Chiropterologica* 2:37–51.
- RIVADENEIRA-ROURA, C.** 2007. Parque Nacional Yasuní. Pp. 233–242 in *Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador* (ECOLAP y MAE, eds.). ECOFUND, FAN, DarwinNet e IGM. Quito, Ecuador.
- RIVERA-ROSSI, J.** 2007. Reserva Ecológica Antisana. Pp. 209–218 in *Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador* (ECOLAP, y MAE, eds.). ECOFUND, FAN, DarwinNet, e IGM. Quito, Ecuador.
- RONDININI, C., K. A. WILSON, L. BOITANI, H. GRANTHAM, Y H. P. POSSINGHAM.** 2006. Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters* 9:1136–1145.
- ROSENZWEIG, M. L.** 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- SIERRA, R.** 1996. La deforestación en el noroccidente del Ecuador 1983–1993. *EcoCiencia.* , Quito, Ecuador.
- SOUTHGATE, D., R. SIERRA, Y L. BROWN.** 1991. The causes of tropical deforestation in Ecuador: A statistical analysis. *World Development* 19:1145–1151.



- SUÁREZ, L.** 1998. La fragmentación de los bosques y la conservación de los mamíferos. Pp. 83–92 en *Biología, sistemática y conservación de los mamíferos del Ecuador* (Tirira, D. G., ed.). 1a. edición. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Publicación Especial sobre los mamíferos del Ecuador 1. Quito, Ecuador.
- SWETS, J. A.** 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240:1285.
- TIRIRA, D. G.** 1995–2013. Red Noctilio, Base de información no publicada sobre los mamíferos del Ecuador. Grupo Murciélago Blanco. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. G. (ed.).** 1999. Mamíferos del Ecuador. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, y SIMBIOE, Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 2. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. G.** 2007. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco, Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. G.** 2008. Mamíferos de los bosques húmedos del noroccidente de Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco, y Proyecto PRIMENET, Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 7. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. G. (ed.).** 2011. Libro Rojo de los Mamíferos del Ecuador. 2a edición. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, y Ministerio del Ambiente del Ecuador, Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 8. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. G.** 2012. Murciélagos del Ecuador: una referencia geográfica, taxonómica y bibliográfica. Pp. 235–326 en *Investigación y conservación sobre murciélagos en el Ecuador* (Tirira, D. G., y S. F. Burneo, eds.). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Fundación Mamíferos y Conservación, y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología, Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 9. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. G.** 2013. Lista actualizada de especies de mamíferos en el Ecuador. Versión 2013.2. Fundación Mamíferos y Conservación, y Editorial Murciélago Blanco. En línea: <<http://www.mamiferosdeecuador.com/images/stories/portadas/Tirira2013-Listamamiferos22013.pdf>> [Fecha de acceso: 2013-09].
- TIRIRA, D. G., y S. F. BURNEO.** 2011. Análisis, evaluación y comparaciones. Pp. 47–58 en *Libro Rojo de los Mamíferos del Ecuador* (Tirira, D. G., ed.). 2a edición. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, y Ministerio del Ambiente del Ecuador, Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 8. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. G., F. CUESTA, y L. SUÁREZ.** 2011. Introducción. Pp. 21–28 en *Libro Rojo de los Mamíferos del Ecuador* (Tirira, D. G., ed.). 2a edición. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, y Ministerio del Ambiente del Ecuador, Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 8, Quito, Ecuador.
- VALAREZO, V., J. GÓMEZ, L. MEJÍA, y Y. CÉLLERI.** 2002. Plan de Manejo de la Reserva de Biosfera Sumaco. Proyecto Gran Sumaco. Tena, Ecuador.
- WILLEMS, E. P., y R. A. HILL.** 2009. A critical assessment of two species distribution models: a case study of the Velvet Monkey (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Biogeography* 36:2300–2312.

- WILSON, K. A., M. I. WESTPHAL, H. P. POSSINGHAM, Y J. ELITH.** 2005. Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation* 122:99–112.
- ZUNINO, M., Y A. ZULLINI.** 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución.* Fondo de la Cultura Económica. Ciudad de México, México.

Sometido: 25 de diciembre de 2013  
 Revisado: 28 de febrero de 2014  
 Aceptado: 25 de marzo de 2014  
 Editor asociado: Robert Owen  
 Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández

## Apéndice 1

Lista de especies de murciélagos seleccionadas para el presente estudio. Se incluye el número de registros de cada especie en el Ecuador.

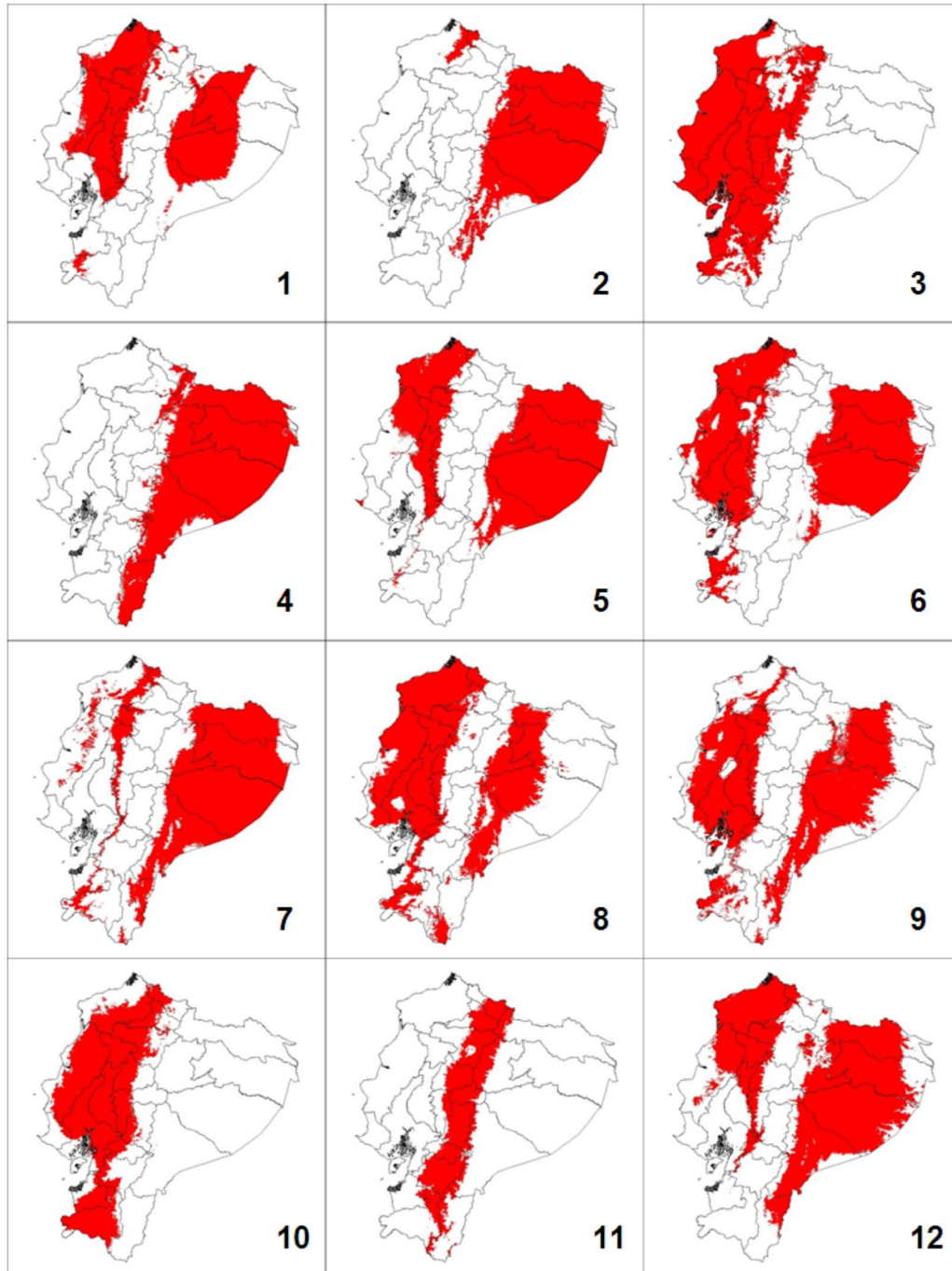
| No. | Familia        | Especie                         | Registros |
|-----|----------------|---------------------------------|-----------|
| 1   | Emballonuridae | <i>Centronycteris centralis</i> | 11        |
| 2   | Emballonuridae | <i>Cormura brevirostris</i>     | 21        |
| 3   | Emballonuridae | <i>Diclidurus albus</i>         | 10        |
| 4   | Emballonuridae | <i>Peropteryx macrotis</i>      | 36        |
| 5   | Emballonuridae | <i>Rhynchonycteris naso</i>     | 111       |
| 6   | Emballonuridae | <i>Saccopteryx bilineata</i>    | 164       |
| 7   | Emballonuridae | <i>Saccopteryx leptura</i>      | 28        |
| 8   | Molossidae     | <i>Molossus currentium</i>      | 56        |
| 9   | Molossidae     | <i>Molossus molossus</i>        | 539       |
| 10  | Molossidae     | <i>Promops davisoni</i>         | 52        |
| 11  | Mormoopidae    | <i>Mormoops megalophylla</i>    | 200       |
| 12  | Noctilionidae  | <i>Noctilio albiventris</i>     | 125       |
| 13  | Noctilionidae  | <i>Noctilio leporinus</i>       | 43        |
| 14  | Phyllostomidae | <i>Anoura caudifer</i>          | 227       |
| 15  | Phyllostomidae | <i>Anoura cultrata</i>          | 28        |
| 16  | Phyllostomidae | <i>Anoura fistulata</i>         | 32        |
| 17  | Phyllostomidae | <i>Anoura peruana</i>           | 450       |
| 18  | Phyllostomidae | <i>Artibeus fraterculus</i>     | 708       |
| 19  | Phyllostomidae | <i>Artibeus lituratus</i>       | 907       |
| 20  | Phyllostomidae | <i>Artibeus obscurus</i>        | 312       |
| 21  | Phyllostomidae | <i>Chiroderma salvini</i>       | 22        |
| 22  | Phyllostomidae | <i>Chiroderma trinitatum</i>    | 49        |
| 23  | Phyllostomidae | <i>Chiroderma villosum</i>      | 104       |
| 24  | Phyllostomidae | <i>Choeroniscus minor</i>       | 29        |
| 25  | Phyllostomidae | <i>Dermanura anderseni</i>      | 136       |

Continúa...

| No. | Familia          | Especie                          | Registros |
|-----|------------------|----------------------------------|-----------|
| 26  | Phyllostomidae   | <i>Dermanura glauca</i>          | 243       |
| 27  | Phyllostomidae   | <i>Dermanura gnoma</i>           | 41        |
| 28  | Phyllostomidae   | <i>Dermanura rava</i>            | 270       |
| 29  | Phyllostomidae   | <i>Dermanura rosenbergii</i>     | 128       |
| 30  | Phyllostomidae   | <i>Diphylla ecaudata</i>         | 29        |
| 31  | Phyllostomidae   | <i>Enchisthenes hartii</i>       | 103       |
| 32  | Phyllostomidae   | <i>Glossophaga soricina</i>      | 786       |
| 33  | Phyllostomidae   | <i>Glyphonycteris daviesi</i>    | 14        |
| 34  | Phyllostomidae   | <i>Lichonycteris degener</i>     | 5         |
| 35  | Phyllostomidae   | <i>Lichonycteris obscura</i>     | 11        |
| 36  | Phyllostomidae   | <i>Lonchophylla concava</i>      | 44        |
| 37  | Phyllostomidae   | <i>Lonchophylla robusta</i>      | 68        |
| 38  | Phyllostomidae   | <i>Lonchophylla thomasi</i>      | 65        |
| 39  | Phyllostomidae   | <i>Lonchorhina aurita</i>        | 96        |
| 40  | Phyllostomidae   | <i>Lophostoma silvicolum</i>     | 202       |
| 41  | Phyllostomidae   | <i>Mesophylla macconnelli</i>    | 106       |
| 42  | Phyllostomidae   | <i>Micronycteris hirsuta</i>     | 37        |
| 43  | Phyllostomidae   | <i>Micronycteris megalotis</i>   | 145       |
| 44  | Phyllostomidae   | <i>Micronycteris minuta</i>      | 51        |
| 45  | Phyllostomidae   | <i>Mimon crenulatum</i>          | 133       |
| 46  | Phyllostomidae   | <i>Phylloderma stenops</i>       | 21        |
| 47  | Phyllostomidae   | <i>Phyllostomus elongatus</i>    | 165       |
| 48  | Phyllostomidae   | <i>Phyllostomus hastatus</i>     | 233       |
| 49  | Phyllostomidae   | <i>Platyrrhinus albericoi</i>    | 76        |
| 50  | Phyllostomidae   | <i>Platyrrhinus chocoensis</i>   | 29        |
| 51  | Phyllostomidae   | <i>Platyrrhinus ismaeli</i>      | 46        |
| 52  | Phyllostomidae   | <i>Platyrrhinus matapalensis</i> | 120       |
| 53  | Phyllostomidae   | <i>Platyrrhinus nigellus</i>     | 89        |
| 54  | Phyllostomidae   | <i>Rhinophylla aethina</i>       | 81        |
| 55  | Phyllostomidae   | <i>Rhinophylla fischeriae</i>    | 96        |
| 56  | Phyllostomidae   | <i>Sturnira bidens</i>           | 185       |
| 57  | Phyllostomidae   | <i>Sturnira bogotensis</i>       | 33        |
| 58  | Phyllostomidae   | <i>Sturnira erythromos</i>       | 303       |
| 59  | Phyllostomidae   | <i>Sturnira magna</i>            | 87        |
| 60  | Phyllostomidae   | <i>Sturnira oporaphilum</i>      | 181       |
| 61  | Phyllostomidae   | <i>Sturnira tildae</i>           | 56        |
| 62  | Phyllostomidae   | <i>Tonatia saurophila</i>        | 74        |
| 63  | Phyllostomidae   | <i>Trachops cirrhosus</i>        | 83        |
| 64  | Phyllostomidae   | <i>Trinycteris nicefori</i>      | 17        |
| 65  | Phyllostomidae   | <i>Uroderma bilobatum</i>        | 297       |
| 66  | Phyllostomidae   | <i>Vampyressa bidens</i>         | 60        |
| 67  | Phyllostomidae   | <i>Vampyressa nymphaea</i>       | 55        |
| 68  | Phyllostomidae   | <i>Vampyressa thylene</i>        | 242       |
| 69  | Phyllostomidae   | <i>Vampyrodes caraccioli</i>     | 47        |
| 70  | Phyllostomidae   | <i>Vampyrodes major</i>          | 11        |
| 71  | Phyllostomidae   | <i>Vampyrum spectrum</i>         | 26        |
| 72  | Thyropteridae    | <i>Thyroptera tricolor</i>       | 40        |
| 73  | Vespertilionidae | <i>Eptesicus andinus</i>         | 13        |
| 74  | Vespertilionidae | <i>Eptesicus innoxius</i>        | 46        |
| 75  | Vespertilionidae | <i>Histiotus montanus</i>        | 44        |
| 76  | Vespertilionidae | <i>Myotis albescens</i>          | 283       |
| 77  | Vespertilionidae | <i>Myotis keaysi</i>             | 85        |
| 78  | Vespertilionidae | <i>Myotis nigricans</i>          | 532       |
| 79  | Vespertilionidae | <i>Myotis oxyotus</i>            | 86        |
| 80  | Vespertilionidae | <i>Myotis riparius</i>           | 76        |
| 81  | Vespertilionidae | <i>Rhogeessa velilla</i>         | 21        |

**Apéndice 2**

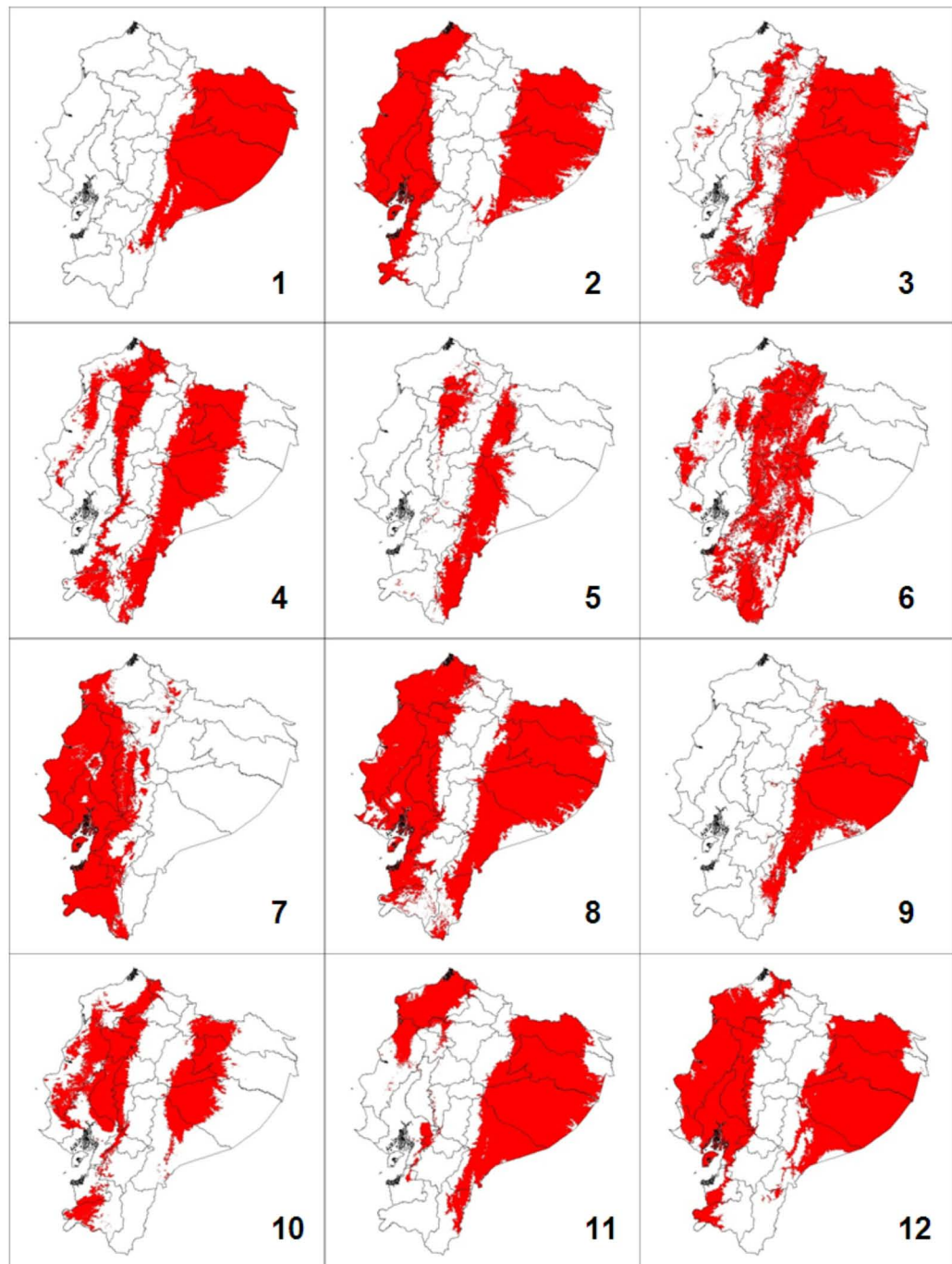
Modelos individuales. Emballonuridae: 1. *Centronycteris centralis*, 2. *Cormura brevirostris*, 3. *Diclidurus albus*, 4. *Peropteryx macrotis*, 5. *Rhynchonycteris naso*, 6. *Saccopteryx bilineata*, 7. *S. leptura*. Molossidae: 8. *Molossus currentium*, 9. *Molossus molossus*, 10. *Promops davisoni*. Mormoopidae: 11. *Mormoops megalophylla*. Thyropteridae: 12. *Thyroptera tricolor*.



## Apéndice 2

continuación

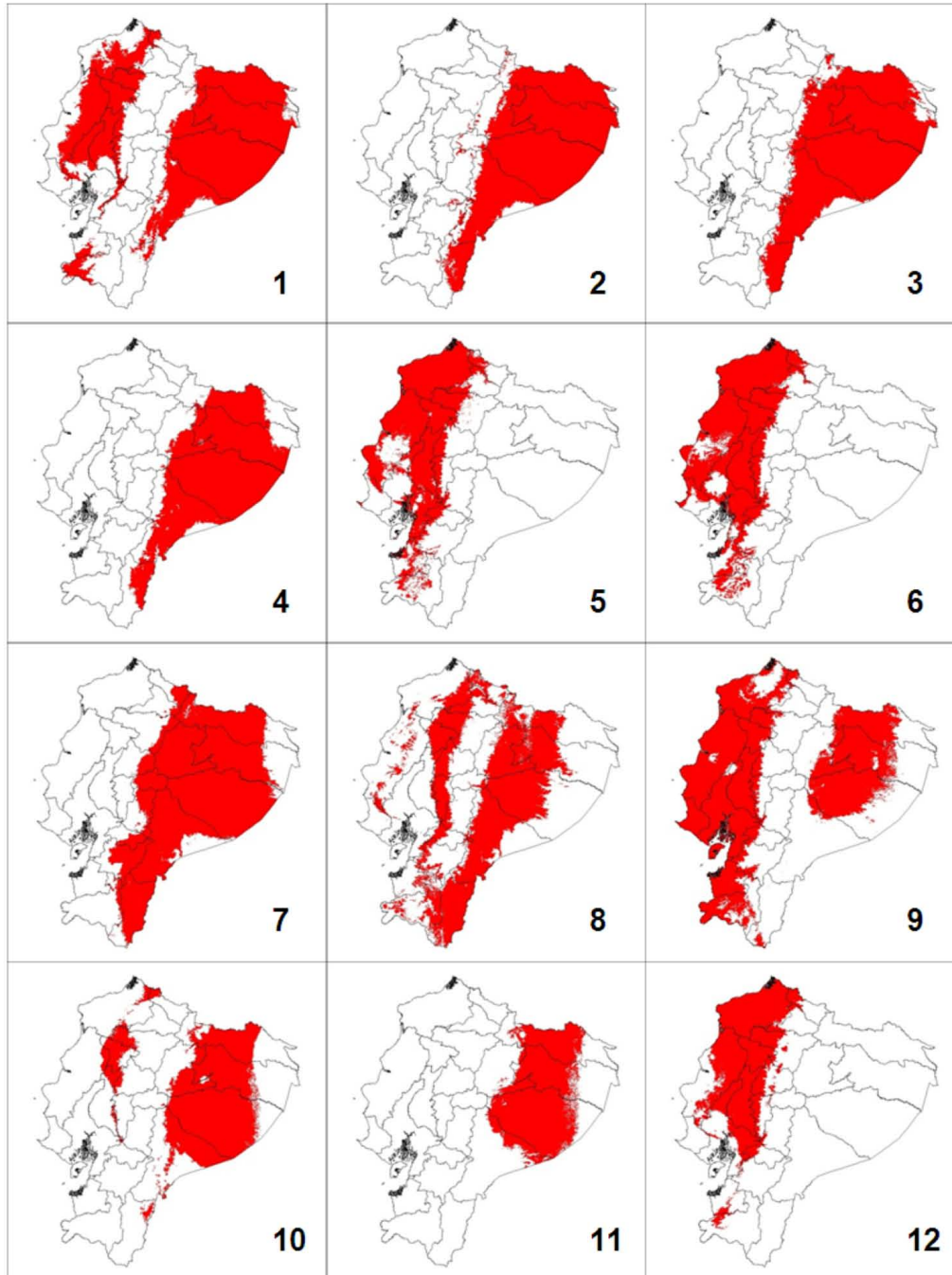
Modelos individuales. Noctilionidae: 1. *Noctilio albiventris*, 2. *N. leporinus*. Phyllostomidae: 3. *Anoura caudifer*, 4. *A. cultrata*, 5. *A. fistulata*, 6. *A. peruana*, 7. *Artibeus fraterculus*, 8. *A. lituratus*, 9. *A. obscurus*, 10. *Chiroderma salvini*, 11. *C. trinitatum*, 12. *C. villosum*.



## Apéndice 2

continuación

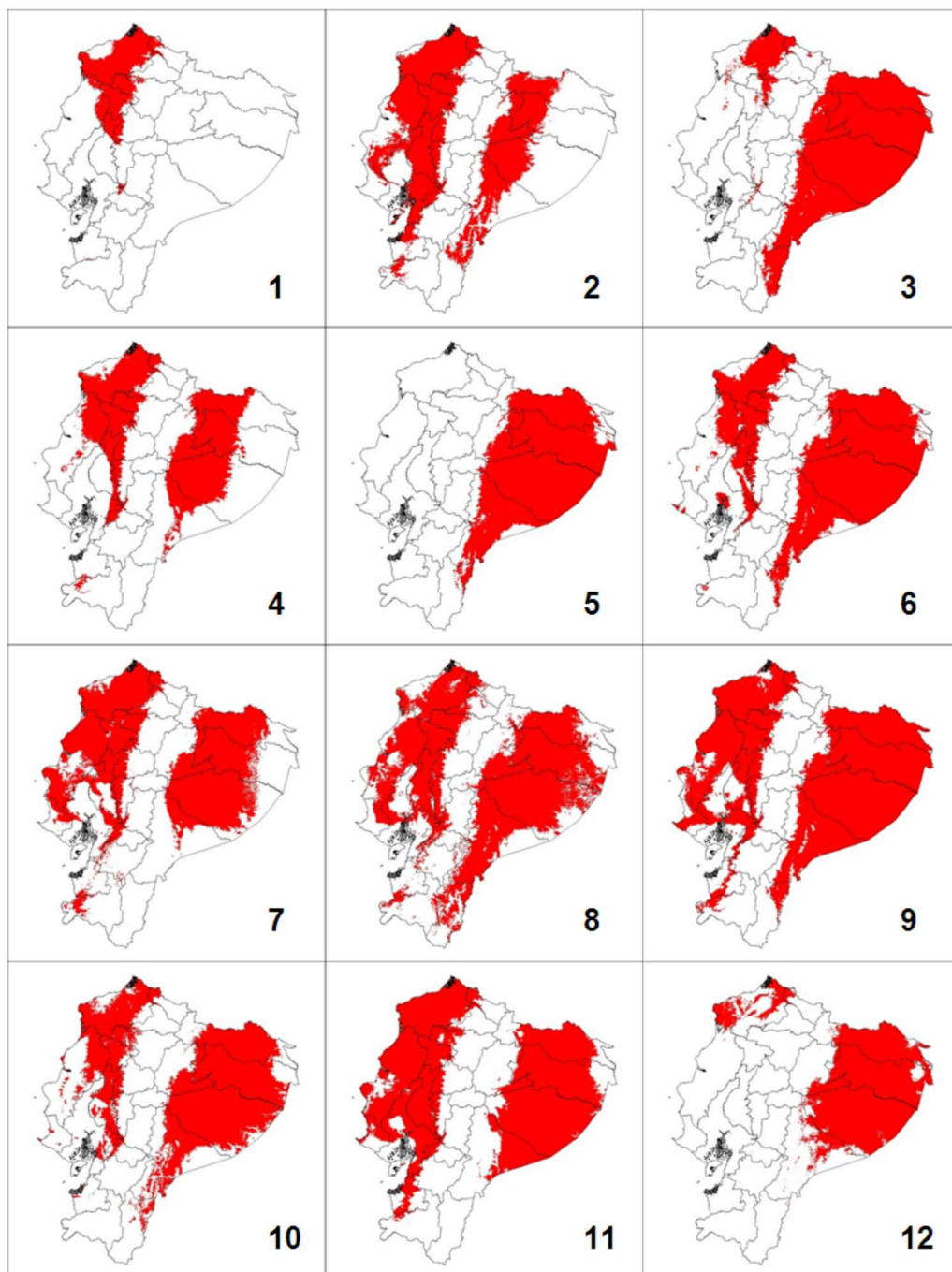
Modelos individuales. Phyllostomidae (continuación): 1. *Choeroniscus minor*, 2. *Dermanura anderseni*, 3. *D. glauca*, 4. *D. gnoma*, 5. *D. rava*, 6. *D. rosenbergii*, 7. *Diphylla ecaudata*, 8. *Enchisthenes hartii*, 9. *Glossophaga soricina*, 10. *Glyphonycteris daviesi*, 11. *Lichonycteris degener*, 12. *L. obscura*.



## Apéndice 2

continuación

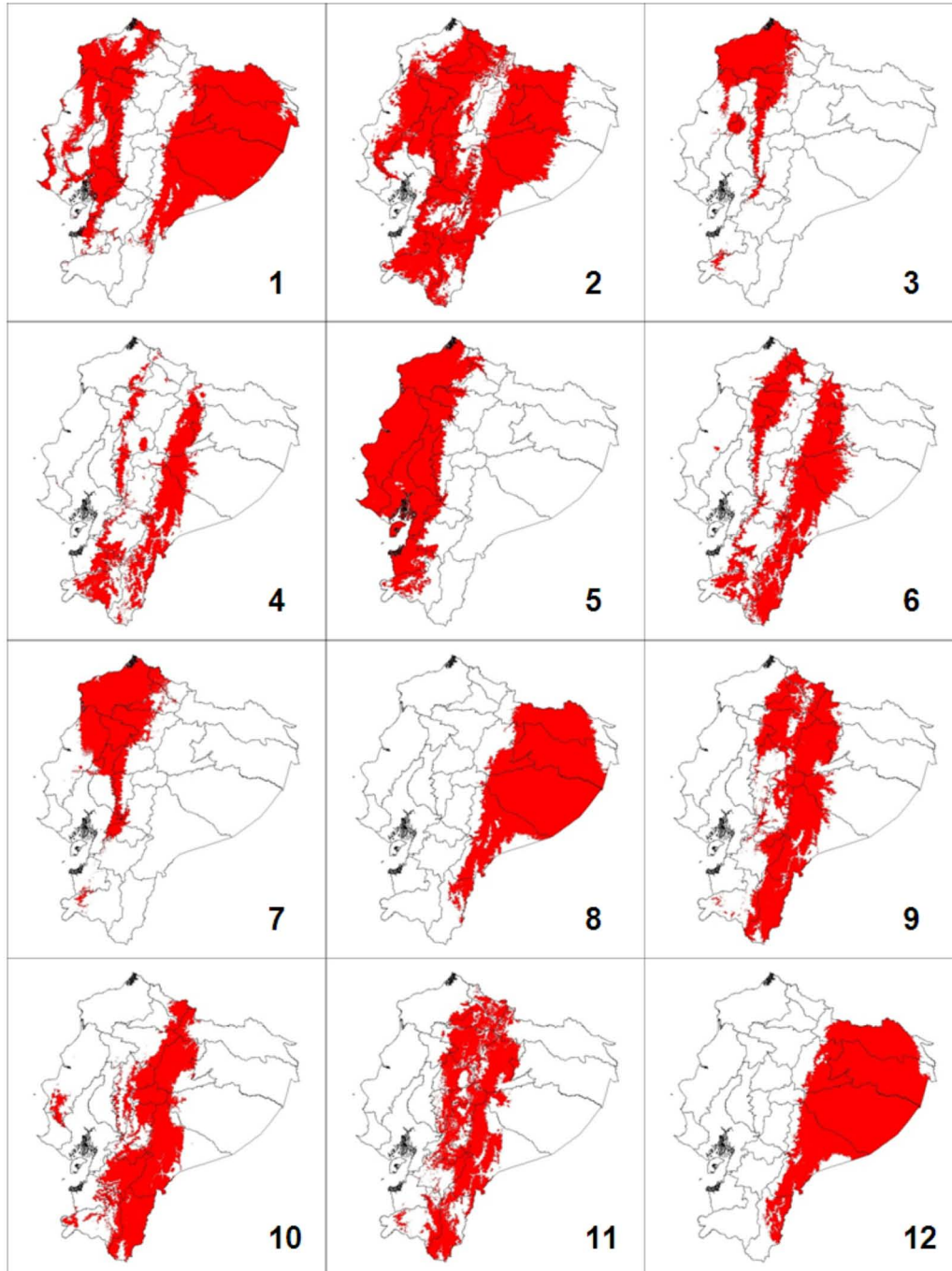
Modelos individuales. Phyllostomidae (continuación): 1. *Lonchophylla concava*, 2. *L. robusta*, 3. *L. thomasi*, 4. *Lonchorhina aurita*, 5. *Lophostoma silvicolum*, 6. *Mesophylla macconnelli*, 7. *Micronycteris hirsuta*, 8. *M. megalotis*, 9. *M. minuta*, 10. *Mimon crenulatum*, 11. *Phylloderma stenops*, 12. *Phyllostomus elongatus*.



**Apéndice 2**

continuación

Modelos individuales. Phyllostomidae (continuación): 1. *Phyllostomus hastatus*, 2. *Platyrrhinus albericoi*, 3. *P. chocoensis*, 4. *P. ismaeli*, 5. *P. matapalensis*, 6. *P. nigellus*, 7. *Rhinophylla alethina*, 8. *R. fischeriae*, 9. *Sturnira bidens*, 10. *S. bogotensis*, 11. *S. erythromos*, 12. *S. magna*.

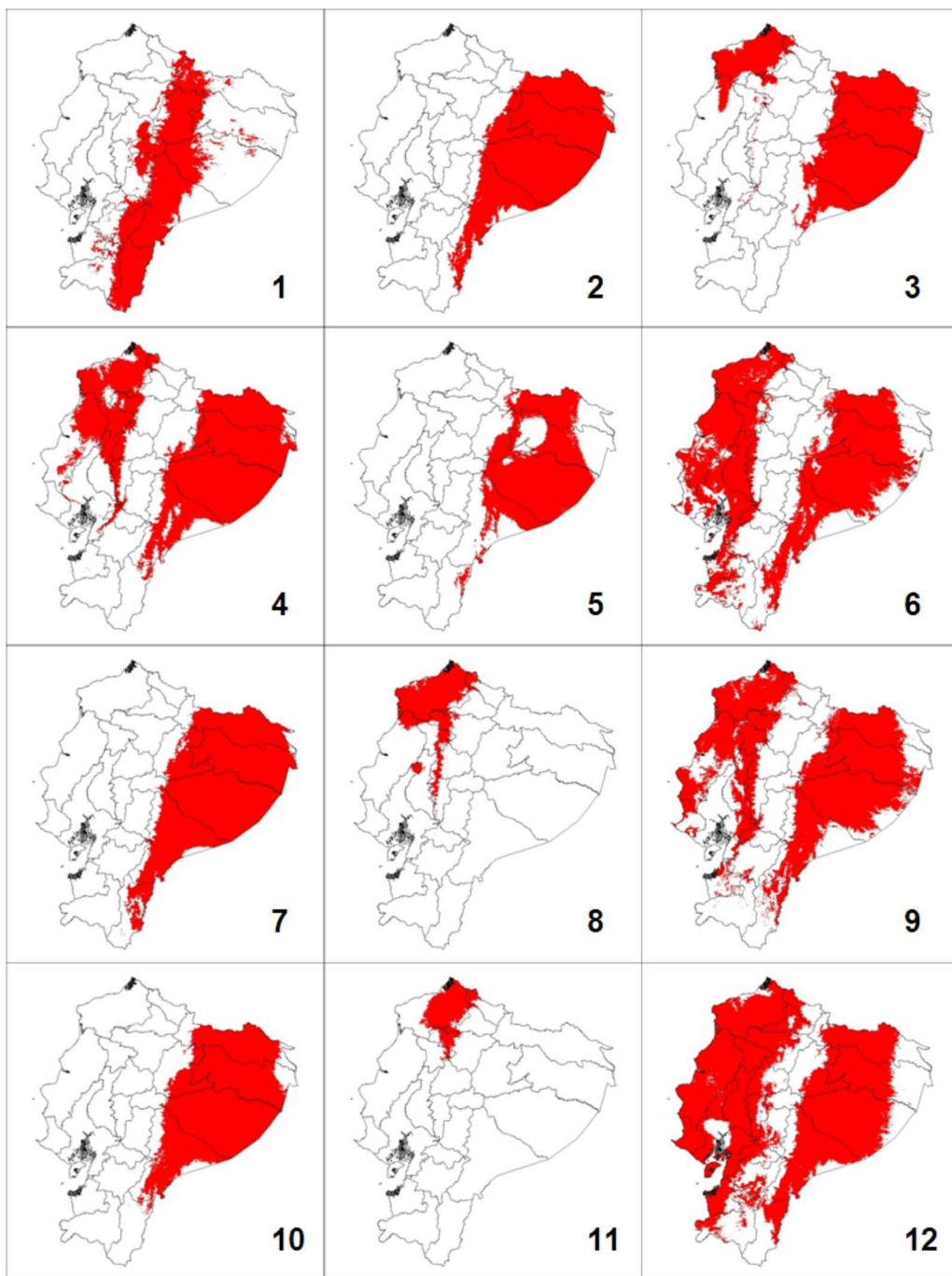




## Apéndice 2

continuación

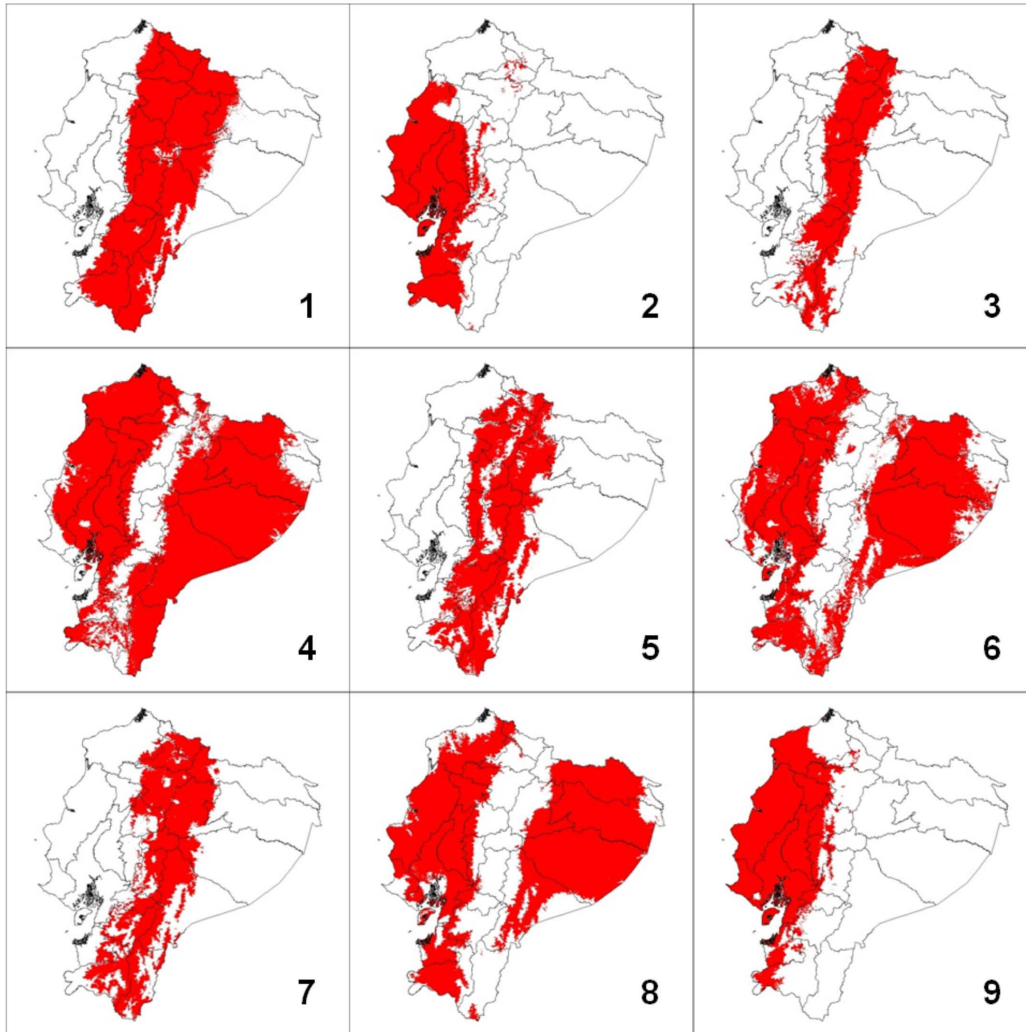
Modelos individuales. Phyllostomidae (continuación): 1. *Sturnira oporaphilum*, 2. *S. tilda*, 3. *Tonatia saurophila*, 4. *Trachops cirrhosus*, 5. *Trinycteris nicefori*, 6. *Uroderma bilobatum*, 7. *Vampyressa bidens*, 8. *V. nymphaea*, 9. *V. thyone*, 10. *Vampyroides caraccioli*, 11. *V. major*, 12. *Vampyrum spectrum*.



## Apéndice 2

continuación

Modelos individuales. Vespertilionidae: 1. *Eptesicus andinus*, 2. *E. innoxius*, 3. *Histiotus montanus*, 4. *Myotis albescens*, 5. *M. keaysi*, 6. *M. nigricans*, 7. *M. oxyotus*, 8. *M. riparius*, 9. *Rhogeessa velilla*.



# Emballonurid bats from Colombia: Annotated checklist, distribution, and biogeography

Hugo Mantilla-Meluk<sup>1\*</sup>, Héctor E. Ramírez-Chaves<sup>2</sup>,  
Alex M. Jiménez-Ortega<sup>3</sup> y Miguel E. Rodríguez-Posada<sup>4</sup>

**Introduction:** Genetic data hypothetically place the origin of the most recent common ancestor of the subfamily Emballonurinae in Africa, suggesting a dispersal event from Africa to South America during the Oligocene (30 Ma), and a subsequent allopatric radiation in the New World. Emballonurid genera exist in Central America where, to date, only one event of diversification has been documented for *Balantiopteryx* before the completion of the Isthmus of Panama land connection in the Pliocene.

**Methods:** Emballonurid bats constitutes an important element of the bat fauna in Colombia. Herein, museum voucher specimens were used as primary source to generate a checklist of emballonurid bats from Colombia. In addition, selected museum voucher specimens were analyzed to verify their identifications. The checklist is accompanied by references as well as models of potential distribution for each Colombian emballonurid species. These distribution maps were used to investigate the affinities, in species composition, among Colombian ecoregions as outlined by Hernández-Camacho *et al.* (1992), and to determine emballonurid richness distribution in Colombia and the relationship between environmental variables and patterns of species richness in this group of bats in the country.

**Results:** We report 16 confirmed emballonurid bat species for Colombia and three species potentially present in the country, for a total of 19 species representing the eight recognized Neotropical emballonurid genera. At 16 known species, Colombia has the second greatest number of Neotropical emballonurid bats after Brazil (17 spp.).

**Discussion and conclusion:** The checklist presented herein is accompanied by 11 taxonomic and distributional comments explaining recent changes in taxonomy, species distribution rearrangements, as well as clarifications and a refinement of the previous records for Colombia. In addition, Geographic Information System (GIS) models of potential distribution were created for all confirmed species in Colombia, and species richness patterns were analyzed. Finally, in a Parsimony Analysis of Endemism was performed for Colombian emballonurids we found that diversity within this group of bats in geographically subdivided in Colombia into four main regions including: The Biogeographic Chocó; the Magdalena Valley; The Orinoquia; and the Guianan-Amazon region.

**Key words:** Chiropterans, Parsimony Analysis of Endemism, sheath-tailed bats, sac-wing bats, distribution maps.

## Resumen

Se reportan 16 especies confirmadas de murciélagos emballonúridos para Colombia y tres especies potencialmente presentes en el país, que representan un total de 19

<sup>1</sup>Programa de Biología, Universidad del Quindío, Carrera 15, Calle 12 Norte Armenia, Quindío, Colombia, Sur América. E-mail: hugo.mantillameluk@gmail.com

<sup>2</sup>School of Biological Sciences, University of Queensland, Queensland, Australia. E-mail: hera.chaves@gmail.com

<sup>3</sup>Universidad Tecnológica del Chocó, Diego Luis Córdoba, Quibdó, Chocó, Colombia. E-mail: alexmauriciojimenez@gmail.com (AMJ-O).

<sup>4</sup>Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D. C., Colombia. E-mail: migrodriguezp@gmail.com

\*Corresponding author

especies, que incluyen a los ocho géneros de embalonúridos neotropicales reconocidos. Estas 16 especies, posicionan a Colombia como el segundo país en número de especies de embalonúridos del Neotrópico después de Brasil (17 spp.). La lista está acompañada de 11 comentarios que explican cambios recientes en la taxonomía y arreglos en la distribución para el grupo; así como aclaraciones sobre los registros de embalonúridos analizados. Adicionalmente, se crearon modelos de distribución potencial de especies, basados en Sistemas de Información Geográfica (SIG), para las especies confirmadas en Colombia y se analizaron los patrones de riqueza derivados de su superposición. Finalmente, se condujo un Análisis de Parsimonia de Endemismo para los embalonúridos de Colombia, con algunos comentarios sobre la biogeografía del grupo.

**Palabras clave:** Análisis de Parsimonia de Endemismo, mapas de distribución, murciélagos de cola, murciélagos de alas con bolsillos, quirópteros.

## Introduction

The family Emballonuridae was first recognized as a distinct group by Gervais in 1855.

There are two supraspecific taxonomic proposals to organize the diversity contained within Neotropical sheath bats: Simmons (2005) placed Neotropical emballonurids in a single subfamily (Emballonurinae), and commented that McKenna and Bell (1997) subdivided the subfamily Emballonurinae into two tribes: Diclidurini, including all Neotropical forms; and Emballonurini containing the genera: *Mosia*, *Emballonura*, and *Coleura*. In contrast, Hood and Gardner (2008), assert that Neotropical emballonurids are represented by two subfamilies: Diclidurinae (Gray 1866), including the genera *Diclidurus* and *Cyttarops*; and Emballonurinae (Gervais 1856), including the genera: *Balantiopteryx*, *Cormura*, *Peropteryx*, and *Saccopteryx*. The most recent systematic assessments (Lim *et al.* 2004, Lim 2007, Lim *et al.* 2008) regard all Neotropical emballonurids as part of the tribe Diclidurini. Genetic data hypothetically place the origin of the most recent common ancestor of the subfamily Emballonurinae in Africa, suggesting a dispersal event from Africa to South America during the Oligocene (30 Ma), and a subsequent allopatric radiation in the New World resulting in the tribe Diclidurini (Lim *et al.* 2004).

Diclidurini bats have dispersed throughout the continental Neotropics, not reaching the Caribbean except for *Peropteryx trinitatis*, present as far north as Grenada. Emballonurid genera exist in Central America where, to date, only one event of diversification has been documented for *Balantiopteryx* before the completion of the Isthmus of Panama land connection in the Pliocene. This scenario was independently corroborated by a molecular analysis of the mitochondrial ND3–4 gene region (Lim *et al.* 2004).

Fossil records have been reported from the Miocene Colombian deposits of La Venta (12.5 – 12.3 Mya). Colombian fossil records include a small form of *Diclidurus*, and a specimen of an undetermined genus, which might represent a new taxon, sharing some characters of its upper canine with both Old World and New World emballonurids (Czaplewski 1997, Czaplewski *et al.* 2003). Although some Neotropical emballonurid species have wide distributions and are locally abundant, there are distributional gaps to examine in order to obtain a better understanding about their ecological requirements.

Herein, museum voucher specimens were used as primary source to generate a checklist of emballonurid bats from Colombia. In addition, selected museum voucher specimens were analyzed to verify their identifications. To facilitate the comparison of our checklist to that of Alberico *et al.* (2000) and Solari *et al.* (2013; the most comprehensive checklists of Colombian mammals available to date), we follow their format. Differences between Alberico *et al.* (2000), Solari *et al.* (2013) and the current checklist are highlighted by symbols in the table containing the list, and they are explained in more detail in the text.

The checklist is accompanied by references as well as models of potential distribution for each Colombian emballonurid species. These distribution maps were used to investigate the affinities, in species composition, among Colombian ecoregions as outlined by Hernández-Camacho *et al.* (1992), and to determine emballonurid richness distribution in Colombia and the relationship between environmental variables and patterns of species richness in this group of bats in the country.

## Materials and Methods

*Museum specimens.* In order to create the checklist, we reviewed Colombian emballonurid bat records in museum collections in Colombia and the United States, as well as records reported in the scientific literature (Appendix I).

*Distribution models.* Models of potential distribution were created for each emballonurid bat species present in Colombia using 1,165 museum georeferenced records. Records by institution are presented in Appendix II. The georeferencing process was based upon information obtained from electronic gazetteers available at [www.fallingrain.com](http://www.fallingrain.com) and the National Geospatial Intelligence available at: <http://geonames.nga.mil/ggmaviewer/MainFrameSet.asp>. Georeferenced Colombian emballonurid sampling localities were converted into point polygon layer in ArcGIS 9.3. Each layer representing species distributional points was placed over a polygon layer of Neotropical ecoregions obtained from the website of the World Wildlife Fund (<http://www.wwf.org>). Ecoregions intercepting species distributional records were selected using the *Select by location* option of ArcGIS 9.3 and exported as vector files. The exported files representing selected ecoregions were set as masks in the Spatial Analyst extension of ArcGIS 9.3.

Raster layers representing minimum and maximum species elevational limits were then created for each species based on elevational ranges reported in the literature (Table 1). Digital information on elevation for the Neotropics was derived from a Digital Elevation Model (DEM) available at the website WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclim.htm>; script incorporated into the Spatial Analyst extension of ArcGIS 9.3:  $[sp\_name\_altitudinal\_range] = ([DEM] \geq \text{minimum altitudinal value AND } [DEM] \leq \text{maximum altitudinal value})$ . Raster files were double delimited by ecoregion and elevational ranges. Final models were classified with cell value of one (1) for species presence and zero (0) for species absence. Cell size of our raster files was adjusted to represent 1 km<sup>2</sup>. Models of potential distribution of emballonurid species present and potentially present in Colombia are presented in Appendix III.

**Table 1.** List of emballonurid bats from Colombia. Symbols are as follows: additions and changes to Solari *et al.* (2013) (+); endemic (o); taxonomic comments and consideration (•). Elevational range in meters. Abbreviations of Colombian departments: Amazonas (ama); Antioquia (ant) (1); Arauca (ara); Atlántico (atl); Bolívar (bl) (2); Boyacá (by); Caldas (cl); Caquetá (caq); Casanare (cas); Cauca (cau); Cesar (ce); Chocó (cho); Córdoba (co); Cundinamarca (cun); Guainía (gn); Guaviare (gv); Huila (hu); La Guajira (gua); Magdalena (ma); Meta (met); Nariño (na); Norte de Santander (nsn); Putumayo (pu); Quindío (qui); Risaralda (ri); San Andrés (sand); Santander (snt); Sucre (su); Tolima (to); Valle del Cauca (vc); Vaupés (va); Vichada (vi). Abbreviations of Colombian natural regions: Amazon (amz); Andean (and); Caribbean (car); Orinoquia (ori); and Pacific (pac). References column include previous mentions in scientific literature used as source for records included in Appendix II and III. Specimens reported by Brother Nicéforo María (1947) disappeared with the destruction of the Museo de La Salle in Bogotá.

| Genus                                 | Author  | Region                    | Department   | Elevation | Reference  |
|---------------------------------------|---|---------------------------|--|-----------|--|
| <i>Balantiopteryx</i> •1              | Peters 1867                                       |                           |  |           |  |
| <i>Balantiopteryx infusca</i> •2      | Thomas 1897                                       | pac                       | vc   | 400-1200  | Alberico <i>et al.</i> 2000                                |
| <i>Centronycteris</i> +               | Thomas 1912                                       |                           |  |           |  |
| <i>Centronycteris centralis</i> •3, 4 | Thomas 1912                                       | and car                   | ant ? cl co sn vc  | 50-420    | Lemke <i>et al.</i> 1982                                   |
| <i>Cormura</i>                        | Peters 1867                                       |                           |  |           |  |
| <i>Cormura brevirostris</i> •5        | Wagner 1843                                       | col                       | ama ant bl cau<br>cl cho cq cun<br>ma met vc                             | 0-1400    | Sanborn 1932   |
| <i>Cyttarops</i>                      | Thomas 1913                                       |                           |  |           |  |
| <i>Cyttarops alecto</i> •6            | Thomas 1913                                       | amz                       | ama  | 0-500     | Ochoa <i>et al.</i> 1994                                   |
| <i>Diclidurus</i>                     | Wied-Neuwied 1820                                 |                           |  |           |  |
| <i>Diclidurus albus</i> •7            | Wied-Neuwied 1820                                 | amz and<br>car pac        | cq co met ns vc  |           | Goodwin and Greenhall 1961                                 |
| <i>Diclidurus ingens</i> •8           | Hernández-Camacho 1955                            | amz pac                   | ama cq cho   | 0-500     | Hernández-Camacho 1955                                     |
| <i>Diclidurus scutatus</i> •9         | Peters 1869                                       | amz                       | va   | 100       | Escobedo and Velazco 2012                                  |
| <i>Peropteryx</i>                     | Peters 1867                                       |                           |  |           |  |
| <i>Peropteryx kappleri</i>            | Peters 1867                                       | and car<br>pac            | ant bo ca cl cun<br>snt nsn vc   | 0-1800    | Nicéforo María 1947  |
| <i>Peropteryx leucoptera</i>          | Peters 1867                                       | ori                       | cas met  | 0-500     | Lemke <i>et al.</i> 1982; Suárez-Castro <i>et al.</i> 2012 |
| <i>Peropteryx macrotis</i>            | Wagner 1843                                       | amz and<br>car pac<br>ori | ant ama bl bo<br>cau cq ce gn hu<br>lg mag met nsn<br>pu snt su vc vch   | 0-1800    | Allen 1900   |
| <i>Peropteryx pallidoptera</i>        | Lim, Engstrom, Reid, Simmons, Voss and Fleck 2010 | amz ori                   | cq met   | 0-500     | Suárez-Castro <i>et al.</i> 2012; Morales-Martínez 2013    |
| <i>Rhynchonycteris</i>                | Peters 1867                                       |                           |  |           |  |
| <i>Rhynchonycteris naso</i>           | Wied-Neuwied 1820                                 | col                       | ama ant bl bo cl<br>cq ce cho co gn<br>mag met put snt<br>su va vc vch   | 0-500     | Allen 1900   |
| <i>Saccopteryx</i>                    | Illiger 1811                                      |                           |  |           |  |
| <i>Saccopteryx antioquiensis</i> •10  | Muñoz and Cuartas 2001                            | and                       | ant  | 2171      | Muñoz and Cuartas 2001                                     |
| <i>Saccopteryx bilineata</i> •11      | Temminck 1838                                     | col                       | ama ant bl ca cl<br>cq ce cho co cu<br>hu lg mag met<br>na snt su vc vch | 0-1051    | Dobson 1878  |

Continúa...

| Genus                        | Author        | Region             | Department   | Elevation | Reference              |
|------------------------------|---------------|--------------------|--|-----------|------------------------|
| <i>Saccopteryx canescens</i> | Thomas 1901   | amz and<br>car ori | ant bl cas lg<br>mag to                                      | 0-450     | Nicéforo María<br>1947 |
| <i>Saccopteryx leptura</i>   | Schreber 1774 | col                | ama ant cq cau<br>ce cho gn lg<br>mag met nsn pu<br>to va vc | 0-610     | Bangs 1900             |

*Patterns of species richness.* A model of emballonurid species richness in Colombia was produced by combining all raster files representing individual species distribution models in the Spatial Analyst extension of ArcGIS 9.3.

*Correlation between richness and environmental variables.* A raster layer representing the Colombian territory was created with a cell size of 0.05 dpi and later each cell was converted into points by applying the *Conversion tool* in the Spatial Analyst extension of ArcGIS 9.3; as a result of this procedure we obtained a point layer of 397 points.

This point grid was used to extract values from the species richness model, using the *Extract values to point* tool in the Spatial Analyst extension of ArcGIS 9.3. The same procedure was applied to raster layers representing elevation, evapotranspiration, mean annual temperature, minimum temperature of the coldest month of the year, maximum temperature of the warmest month of the year, mean annual precipitation, and vegetation (climate data from [www.diva-gis.org/climate.htm](http://www.diva-gis.org/climate.htm)). Databases associated with the point layers extracted from each environmental variable, as well as the database associated with the richness point layer, were combined into a single database and exported to the statistical package PAST (version 1.90), available at [folk.uio.no/ohammer/past](http://folk.uio.no/ohammer/past), and a Spearman correlation was performed among richness and environmental variables.

*Parsimony Analysis of Endemism (PAE) for Colombian emballonurid bats.* To identify biogeographic affinities among Colombian natural regions for emballonurid bats, a Parsimony Analysis of Endemism (PAE) was performed for the 16 recognized species for the country, based upon the arbitrary subdivision of the Colombian territory into a grid of 114 quadrants. A hypothetical ancestral area, with total absence of species, was added to the data matrices in order to group by presence rather than by absence of taxa. The program Winclada (Nixon 2002) was used to build the matrix as a subsequent interface for parsimony analysis using NONA (Goloboff 1993). The PAE was performed in TNT (Goloboff et al. 2008).

## Results and Discussion

*List summary.* We report 16 confirmed emballonurid species for Colombia (Table 1) and three species potentially present in the country: *Centronycteris maximiliani* potentially present in the Amazon and Orinoquia, based upon records from Venezuela); *Diclidurus isabella*, potentially present in the Amazon and Orinoquia, based upon records from Brazil and Venezuela; and *Peropteryx trinitatis*, potentially present in the Orinoquia, based upon records from Venezuela; for a total of 19 species representing eight genera.

At 16 known species, including the endemic *Saccopteryx antioquiensis*, Colombia has the second greatest number of Neotropical bat species of emballonurid bats, after

Brazil (17 spp.) surpassing other countries of larger geographic area and greater overall mammalian diversity such as Mexico, Peru, and Venezuela (Table 2).

| Country    | Number of species | Reference   |
|------------|-------------------|---|
| Brazil     | 17                | *Paglia (2012) and de Castro <i>et al.</i> (2012) |
| Colombia   | 16                | This work   |
| Venezuela  | 15                | Sánchez and Lew (2012)                            |
| Peru       | 12                | Pacheco <i>et al.</i> (2009)                      |
| Ecuador    | 10                | Tirira (2007)                                     |
| Bolivia    | 8                 | Aguirre <i>et al.</i> (2010)                      |
| Costa Rica | 9                 | LaVal and Rodríguez-H. (2002)                     |
| Mexico     | 9                 | Ceballos and Oliva (2005)                         |

**Table 2.** Total number of emballonurid species reported in the most recent country checklists. \*Paglia *et al.* (2012) reported 16 emballonurid species for Brazil. In 2012, *Peropteryx pallidoptera* was added to the list of emballonurids in Brazil by de Castro *et al.* (2012) for a total of 17 species in the family for the Brazilian territory.

*Taxonomic and distribution comments.* Eleven taxonomic and distributional comments are included, designated by • in Table 1:

•1) ***Balantiopteryx plicata***: We consider the presence of this species as dubious in Colombia, following Solari *et al.* (2013). Cuervo-Díaz *et al.* (1986) listed *B. plicata* as present in the Colombian Caribbean (Villanueva, department of La Guajira), based upon a specimen supposedly deposited at the collections of the Universidad Autónoma de México (UNAM), a hypothesis followed by Alberico *et al.* (2000), and Muñoz (2001). We found no museum records deposited in Colombian collections supporting the presence of *B. plicata* in the country. *Balantiopteryx plicata* has been reported from Mexico to Central Costa Rica (LaVal and Rodríguez-H. 2002) and it is not considered as part of the South American fauna by Jones and Hood (1993), and Hood and Gardner (2008).

•2) ***Balantiopteryx infusca***: the species was incorrectly included as potentially present in the department of Caquetá, based on “nearby localities” by Marín-Vásquez and Aguilar-González (2005:216). However, their conclusion was based on seven specimens deposited at the Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN) (ICN 7737-39 and ICN 9312-15) collected in Río Engaño, and El Chanco respectively, both localities in the department of Valle del Cauca, on the western versant of the Colombian Andes. We restricted the distribution of *B. infusca* to the western versant of the Colombian Andes along the piedmonts of the Biogeographic Chocó and considered Alberico *et al.* (2000) inclusion of the species within the Andean region in that sense. To date, there is no indication of a trans-Andean flow for this taxon (Lim *et al.* 2004). McCarty *et al.* (2000) provides information on the ecology of collecting localities of *B. infusca* and listed the rainforest of northern Ecuador as the typical ecotype for the species.

•3) ***Centronycteris centralis***: The presence of the species in the department of Antioquia is supported by a specimen collected at La Tirana, 25 km S, and 22 km W of Zaragoza (7° 21' N, - 75° 03' W) by N. Peterson and deposited at the University of Washington



Zoological Museum (UWZM) ( $\sigma$ UWZM-NEP 291170). Although Cuartas-Calle and Muñoz-Arango (2003) reported *C. centralis* as present in the department of Antioquia, their assumption was based on records from localities adjacent to the department. The specimen of *Centronycteris centralis* deposited at the Field Museum of Natural History FMNH (no catalogue number provided by authors) in Cuartas-Calle and Muñoz-Arango (2003), corresponds to specimen FMNH 98230 collected by F. Medem on February first 1963 (collectors number 125), at Alto Uré, department of Córdoba ( $7^{\circ} 46' N$ ,  $-75^{\circ} 31' W$ , 141 m). Alto Uré is adjacent to the northern border of the department of Antioquia. An additional female record of *C. centralis* from the Colombian Andes (Norcasia, department of Caldas, ( $5^{\circ} 39' N$ ,  $-74^{\circ} 50' W$ , 420 m), deposited at the collections of the Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas (MHNUCa 0441), was reported by Castaño and Corrales (2007). Norcasia is adjacent to the southeastern border of the department of Antioquia. A specimen of *C. centralis* from Anchicayá 8 km W of Danubio ( $03^{\circ} 37' N$ ,  $-76^{\circ} 53' W$ ), department of Valle del Cauca is deposited at the Mammal Collection of the University of Kansas ( $\text{♀}$ KU 135138). *Centronycteris centralis* was proposed as potentially present in the Colombian Amazon region by Alberico *et al.* (2000), and Marín-Vásquez and Aguilar-González (2005). However, we find no specimens representing this taxon from the northern portion of the Amazon Basin.

•4) ***Centronycteris maximiliani***: Cuervo-Díaz *et al.* (1986) mentioned one specimen of the species from the Colombian isolated mountainous system of the Sierra de la Macarena, extending the distribution of this taxon into the Colombian Orinoquía.

However, we found no museum specimens from this or any other locality in Colombia.

*Centronycteris centralis* was considered as a subspecies of *C. maximiliani* and it may be that this is the origin of some misidentifications and misinterpretations on species geographic boundaries between these two taxa. That was the case with a specimen of *C. maximiliani* (American Museum of Natural History, AMNH 74820) reported by Lemke *et al.* (1982) and included by Alberico *et al.* (2000) as reference material for this taxon in Colombia. Identification of specimen AMNH 74820 was corrected by Simmons and Handley (1998) as *C. centralis*. Solari *et al.* (2013) included *C. maximilliani* as present in the country based upon Simmons and Handley (1998). We regard *C. maximiliani* as probably present in the northern portion of the Colombian Amazon and the southern Orinoquía. Our assumption is based on a single record of *C. maximiliani* from the Venezuela department of Amazonas in the Guianan-Amazon Biogeographic province adjacent to the department of Vichada in Colombia, reported by Linares (1998) and deposited at the AMNH ( $\sigma$ AMNH 74820). Cuervo-Díaz *et al.* (1986:474) reported an additional record from "Province of Nechí, department of Antioquia." However, no museum record was associated with this locality, and probably this record refers to *C. centralis*.

•5) ***Cormura brevirostris***: In the checklist of bats from the department of Caquetá, Marín-Vásquez and Aguilar-González (2005: 216) referred to specimen ICN 14597 of *Cormura brevirostris* as "recorded based on a misidentification". We examined specimen ICN 14597 and confirmed its identification as *C. brevirostris*. Specimen ICN 14597 was previously misidentified as *Peropteryx macrotis*. *Cormura brevirostris* has also been

recorded from the southern portion of the Colombian Amazon. We included in our list a record of *C. brevirostris* from Leticia, department of Amazonas, represented by a male specimen collected by Robert J. Baker on July 1 1969 (Texas Tech University Museum TTU 8825). This record was not included in Alberico *et al.* (2000).

•6) ***Cyttarops alecto***: Alberico *et al.* (2000) reported this species from the department of Vichada apparently deposited at the Instituto Alexander von Humboldt (IAvH). However, we found no records of *C. alecto* from the department of Vichada at the IAvH. *Cyttarops alecto* is present in the southern portion of the Colombian Amazon with a record from Leticia, department of Amazonas reported by Ochoa *et al.* (1994), also included in Hood and Gardner (2008), corresponding to specimen IAvH 358, collected by H. Chiriví, R. W. Cooper, A. Diaz D. on March 10, 1972.

•7) ***Diclidurus albus***: In Alberico *et al.* (2000) the distribution of *D. albus* in the Andean (and) region and the presence of *D. albus* in the department of Valle del Cauca (vc) were accompanied by question marks (and? vc?). We confirm the presence of *D. albus* in the department of Valle del Cauca (Andean Region). The record reported by Alberico *et al.* (2000) and also by Cuervo-Díaz *et al.* (1986) corresponds to a female specimen from Cali, department of Valle del Cauca collected by M. Arango on January 1<sup>st</sup> 1949 and preserved in fluid with extracted skull (AMNH 149167); a photograph of the skull of AMNH 149167 was used by Goodwin and Greenhall (1961: plate 9) as example of the morphology of the species. To clarify the origin of Colombian *D. albus* records in this work, they are presented (from west to east) as follows: a specimen from Catival Upper Río San Jorge, department of Córdoba (120 m) at the Colombian Caribbean Region, collected by P. Hershkovitz (collector number 3585) on July 20, 1949 deposited at the FMNH (FMNH 69366). The above mentioned record was not included in Hershkovitz (1949); three specimens from the department of Norte de Santander collected by Brother Nicéforo María in Convención, and Cúcuta respectively (Nicéforo María 1955) deposited at the museum of Instituto de La Salle (ISL, in the publication); museum vouchers of these two specimens disappeared as a consequence of the fire which destroyed the collections of the Museo de La Salle in Bogotá during the rebellion of 9 of April of 1948; a third specimen of *D. albus* (*virgo*) from Catatumbo region, department of Santander (skull lost in the preparation) collected by Adriano Gasparoni on October 9<sup>th</sup> 1954 close to an oil drill, was also referenced in the publication of Brother Nicéforo María (1955) as deposited at the Instituto Biffi in the city of Barranquilla, Colombia; a record from the municipio of Toledo, department of Norte de Santander collected by Germán Jurado Orozco and Guillermo Cote B. in October 2004, deposited at the IAvH; a record from the Colombia Orinoquia without precise location (Los Llanos) collected by E. Guzman in 1963, deposited at the Royal Ontario Museum (ROM 75741), and a record from Villavicencio, Meta deposited at the Instituto de Ciencias Naturales (ICN 6601), preserved in fluid and collected at Villavicencio “Las Mercedes” Hacienda La Reserva, 450 m.

Although not supported by voucher specimens, we include in this revision the capture of male individual of *Diclidurus*, reported for the department of Vichada in an anonymous note published in the Boletín Científico, Centro de Museos, Universidad de Caldas (2012). The individual, putatively assigned to *D. albus*, was captured at the

private reserve Bojonawi, Puerto Carreño, Vichada; 54 m, in January 7, 2012 by P. Giraldo B. The record was documented by a photograph, taken by P. Giraldo B.; no measurements are included, and authors mentioned J. H. Castaño as a contact person.

Records of *D. albus* introduced by Muñoz (2001) in his book *Murciélagos de Colombia* are incorrect.

The author mistakenly cited Marinkelle and Cadena (1972) and Tamsitt and Valdivieso (1964) in reference to Colombian records from Leticia, department of Amazonas and Turbo, department of Antioquia respectively. The same error is repeated in Cuartas-Calle and Muñoz-Arango (2003) who incorrectly attributed a record of *D. albus* from the Urabá region, department of Antioquia, to Marinkelle and Cadena (1972). We reviewed Marinkelle and Cadena (1972), as well as Tamsitt and Valdivieso (1964) and found no reference on *D. albus* in these two publications. In a personal communication with Dr. Alberto Cadena, he stated that he had never added specimens of *D. albus* to any Colombian collection. We were unable to locate the *D. albus* specimens from Turbo, Antioquia supposedly deposited in the mammal collections of the Universidad de Antioquia.

•8) ***Diclidurus ingens***: Mantilla-Meluk et al. (2009a) extended the distribution of *D. ingens* into the Biogeographic Chocó based on a record from Cértégui, department of Chocó deposited at the Colección Mastozoológica del Chocó (CMCH 001649). This record constituted the only record from this taxon from the western versant of the Andes.

Although the morphology observed in specimen CMCH 001649 was closer to *D. ingens*, Mantilla-Meluk et al. (2009a) highlighted some morphological differences present in their *D. ingens* Chocóan specimens with respect to Colombian known specimens from the eastern versant of the Andes, raising the possibility of cryptic diversity within this taxon.

•9) ***Diclidurus scutatus***: This species was considered potentially present in Colombia based on Venezuelan records reported by Linares (1998) from localities adjacent to the Colombo-Venezuelan border. Marinkelle and Cadena (1972) followed Cuervo-Díaz et al. (1986) and listed *D. scutatus* as potentially present in Colombia. Escobedo and Velazco (2012), confirmed the presence of *D. scutatus* in the country based upon two specimens from the Lower Rio Apaporis, Yai-Gojes, deposited at the FMNH (FMNH 88234–88235).

•10) ***Saccopteryx antioquensis***. *Saccopteryx antioquensis* Muñoz and Cuartas 2001, was described based on material collected at La Soledad, Municipio de Sonsón, department of Antioquia (5° 36' N, - 75° 56' W 2,171 m). *Saccopteryx antioquensis* can be distinguished from other species of the genus in Colombia (*S. bilineata*, *S. canescens*, and *S. leptura*) by the absence of dorsal stripes, as well as the connection of the wing to the metatarsal and not to the ankle. Allen (1900) made reference to coat color variation among *S. bilineata* including differences in the distinctiveness of the dorsal stripes. The author refers to this variation as follows: “The white markings on the back (of *S. bilineata*) vary much in distinctness in different specimens, being sometimes almost clear white and strongly defined, in other specimens brownish white, and sometimes

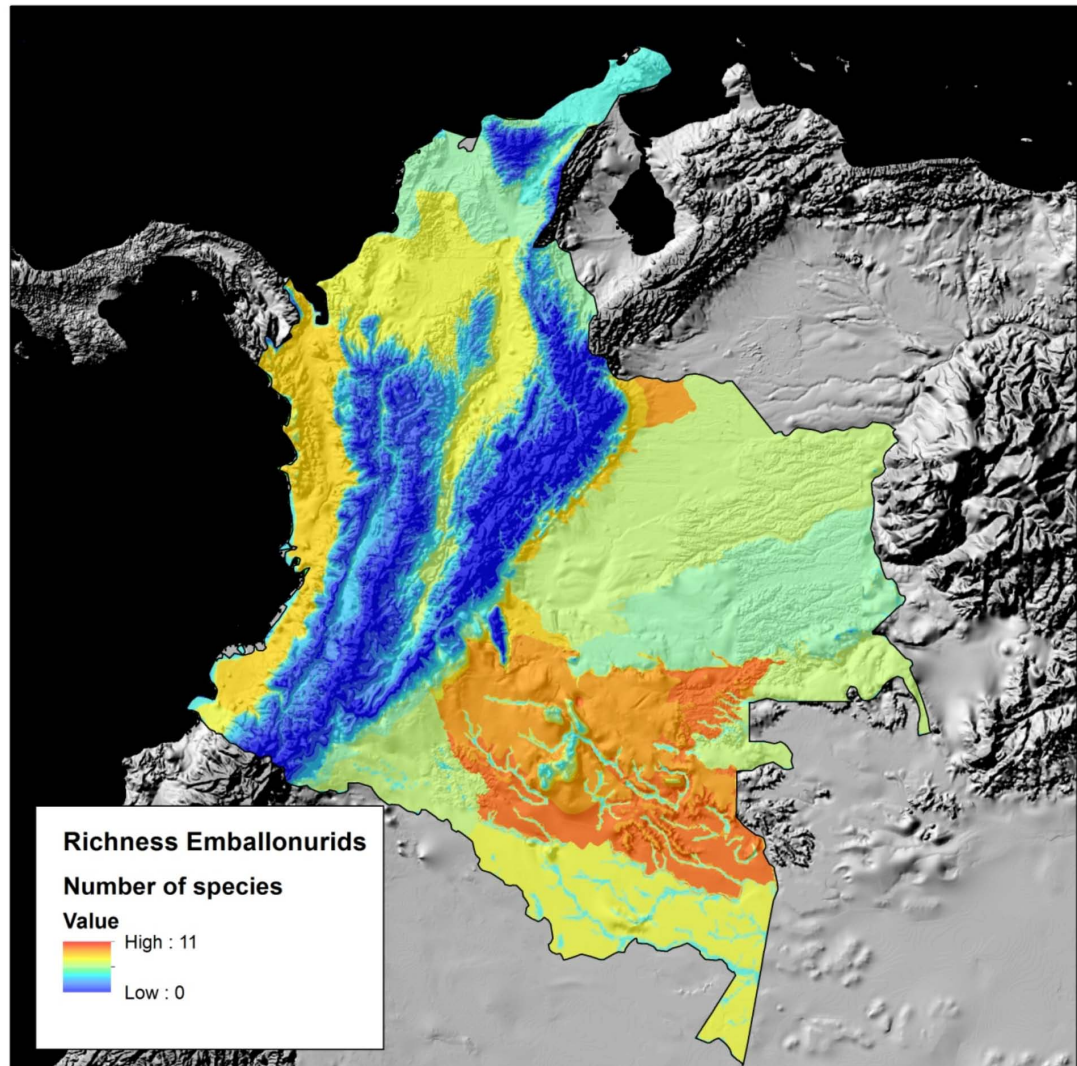
obsolete". Allen also mentioned that an almost uniform color is common among juvenile *S. bilineata*.

Muñoz and Cuartas (2001) considered *S. antioquensis* closely related in morphology to the allopatric *S. gymnura*. *Sacopteryx antioquensis* can be differentiated from *S. gymnura* by its larger size (forearm 36.2-38.0) (Muñoz and Cuartas 2001). Although Lim *et al.* (2007) were unable to include *S. antioquensis* in their phylogenetic analyses, due to the unavailability of tissues of the only two known specimens representing this taxon they proposed a split of the common ancestor of *S. gymnura* from *S. canescens* around 6 Mya. This evidence, in conjunction with differences in ecological requirements of *S. antioquensis* with respect to other species in the genus leads us to hypothesize an evolutionary scenario for the divergence of *S. antioquensis* associated with the Andean uplifting. *Sacopteryx gymnura* with type locality in Santarem, Pará, Brazil, is known only from the northeastern Guiana and is not present in Colombia.

•**11) *Sacopteryx bilineata*:** This species is widespread, and is distributed in Neotropical lowlands from Mexico (Ceballos and Oliva 2005) to southeastern Brazil (Simmons 2005). Elevational ranges proposed for *S. bilineata* across its distribution are all below 800 m, including 98 *S. bilineata* localities in Venezuela which are within a 0 – 630 m elevational range reported by Linares (1998). Among Colombian records recovered from the literature, there is a specimen of *S. bilineata* from Bogotá, Colombia (2,600 m), reported by Dobson (1878) in his revision of material deposited at the British Museum. It is likely that the Colombian *S. bilineata* reported by Dobson (1878) are from an unknown locality in the lowlands surrounding Bogotá in the department of Cundinamarca. Known records of *S. bilineata* from the department of Cundinamarca include a female specimen reported by Tamsitt and Valdivieso (1963) collected at Girardot (4° 18' 11 N, - 74° 48' 3W, 223 m) (not included in Alberico *et al.* 2000), on October 28 1961 by James R. Tamsitt (JRT-1418), preserved in alcohol and deposited at the American Museum of Natural History (AMNH 207767). There is a second specimen (AMNH 207928) from the same locality collected by James R. Tamsitt on October 15 1961, without collector's number. Allen (1900) mentioned two well-marked color phases black and brown among *S. bilineata* from the Colombia Caribbean, with a few intermediate specimens between the two phases.

*General emballonurid distributional patterns.* The Colombian territory is ecosystemically diverse due to a combination of complex geologic, ecological, and biogeographic processes that result in a variety of niche opportunities for bats (Mantilla-Meluk *et al.* 2009b). The geographic diversity of the Colombian territory can be divided into five natural regions: Amazon, Andean, Caribbean, Orinoquia, and Pacific (Chocó), each one characterized by unique arrangements of ecological variables (Hernández-Camacho *et al.* 1992). Our analysis revealed that richness distribution among emballonurids decreased with elevation, with the Andes as a major barrier separating allopatric emballonurid populations from the eastern and western versants of the system (Fig. 1). The greatest number of emballonurid species is associated with the lowlands of the upper Amazon (10 spp.), followed by the eastern piedmonts of the Eastern Cordillera; the northern portion of the Colombian Orinoquia; and the Biogeographic Chocó (each with more

than seven species; Fig. 1). A large number of species were shared among regions (Table 3, Appendix II, IV) with only five species documented from only one region: *C. alecto* (Amazon), *D. scutatus* (Amazon), *S. antioquensis* (Andean), *P. leucoptera* (Orinoquia), and *B. infusca* (Pacific). The Amazon and the Orinoquia are more similar and shared the largest number of species (8 spp.); while the Biogeographic Chocó and the Orinoquia are the most dissimilar regions sharing only five species.



**Figure 1.** Emballonurid richness distribution in Colombia. Warm colors represent areas with a higher number of sympatric emballonurid species and cold colors represent areas with a lower number of emballonurids.

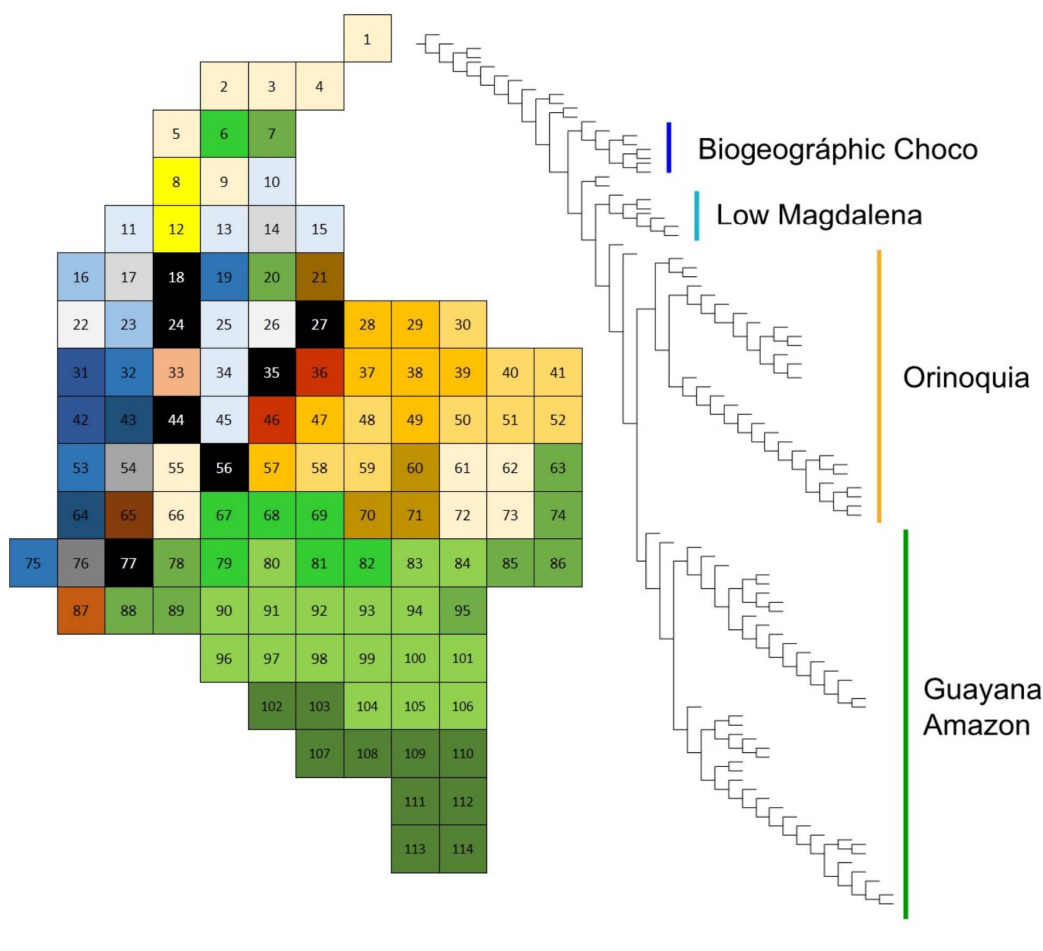
**Table 3.** Number of emballonurid species shared among Colombian natural regions, based on voucher specimens.

|           | Amazon | Andean | Caribbean | Orinoquia |
|-----------|--------|--------|-----------|-----------|
| Amazon    | -      | -      | -         | -         |
| Andean    | 7      | -      | -         | -         |
| Caribbean | 7      | 8      | -         | -         |
| Orinoquia | 8      | 5      | 6         | -         |
| Pacific   | 7      | 7      | 5         | 5         |

Our multiple correlations between emballonurid richness and environmental variables showed that emballonurid richness in Colombia had a significant, positive correlation with evapotranspiration, and a significant, negative correlation with elevation (Table 4).

Higher numbers of species were found in areas with average precipitation greater than 2,000 mm, average temperature greater than 25 °C, and elevations lower than 500 m. These conditions are widely distributed across the Colombian geography, in all natural regions of the country.

In our species richness model, the largest number of species was associated with the Guianan-Amazon corridor (Fig. 1), characterized by terraces (200 to 500 m) of Cambrian origin associated with the Guiana Shield. These terraces constitute emergent land masses that potentially recruited terrestrial flora and fauna during the repeated invasions of water masses on the lowlands of northwestern South America during the Miocene. For a significant part of the Early to Mid-Miocene (23-17 Mya), the Colombian Amazon was under the influence of the lake formation of Pebas (Wesselingh and Salo 2006). Subsequent inundations were apparently frequent during the mid and late Miocene (Hovikoski *et al.* 2007, and references therein) and elevations greater than 200 m could play an important role in the establishment of emballonurid populations.



**Figure 2.** Parsimony Analysis of Endemism of Colombian emballonurid bats. Emballonurid diversity was geographically subdivided into four major clades representing the Amazon Guianan region (green quadrants); the Colombian Orinoquia (yellow quadrants); the Biogeographic Chocó (dark blue quadrants); and the low Magdalena Valley (light blue quadrants).

*Parsimony analysis of endemism.* The PAE showed three subunits of higher biogeographic affinity for Colombian emballonurids: 1) Guianan Amazon region (green quadrants, Fig. 2); the Orinoquia (yellow quadrants); and 3) Biogeographic Chocó (dark blue quadrants). The Andean, as well as the Caribbean region, encloses a more variable composition of emballonurid species. Although most of the quadrants representing the Inter-Andean

Valley of the Magdalena River in its lower portion (northern part of the country) appear in the PAE output as an independent clade, quadrant 19 was associated in composition with the Biogeographic Chocó. A biogeographic affinity between the Magdalena Valley, the western Caribbean and the Biogeographic Chocó was proposed by Hernández-Camacho *et al.* (1992).

Globally, these results are in accordance with a vicariant pattern associated with the uplifting of the Andean System, separating Colombian Cis-Andean emballonurid fauna (Amazon and Orinoquia) from its counterpart at the western portion of the country (Biogeographic Chocó). This pattern has been documented for different groups of fauna including bats (Mantilla-Meluk *et al.* 2009b). In the eastern portion of the country, the piedmonts of the Andes and Altillanura of the Colombian Orinoquia enclose a large number of emballonurid species, decreasing through the southern Orinoquia. In contrast to the more constant conditions of the eastern Andean piedmonts, the southern Orinoquia is characterized by dramatic fluctuations of ecological variables (Marchant *et al.* 2006) potentially affecting emballonurid diversity. However, it is important to consider, that the Orinoquia is one of the less understood regions of the country and the observed pattern potentially is an artifact of low sampling efforts in this portion of the country.

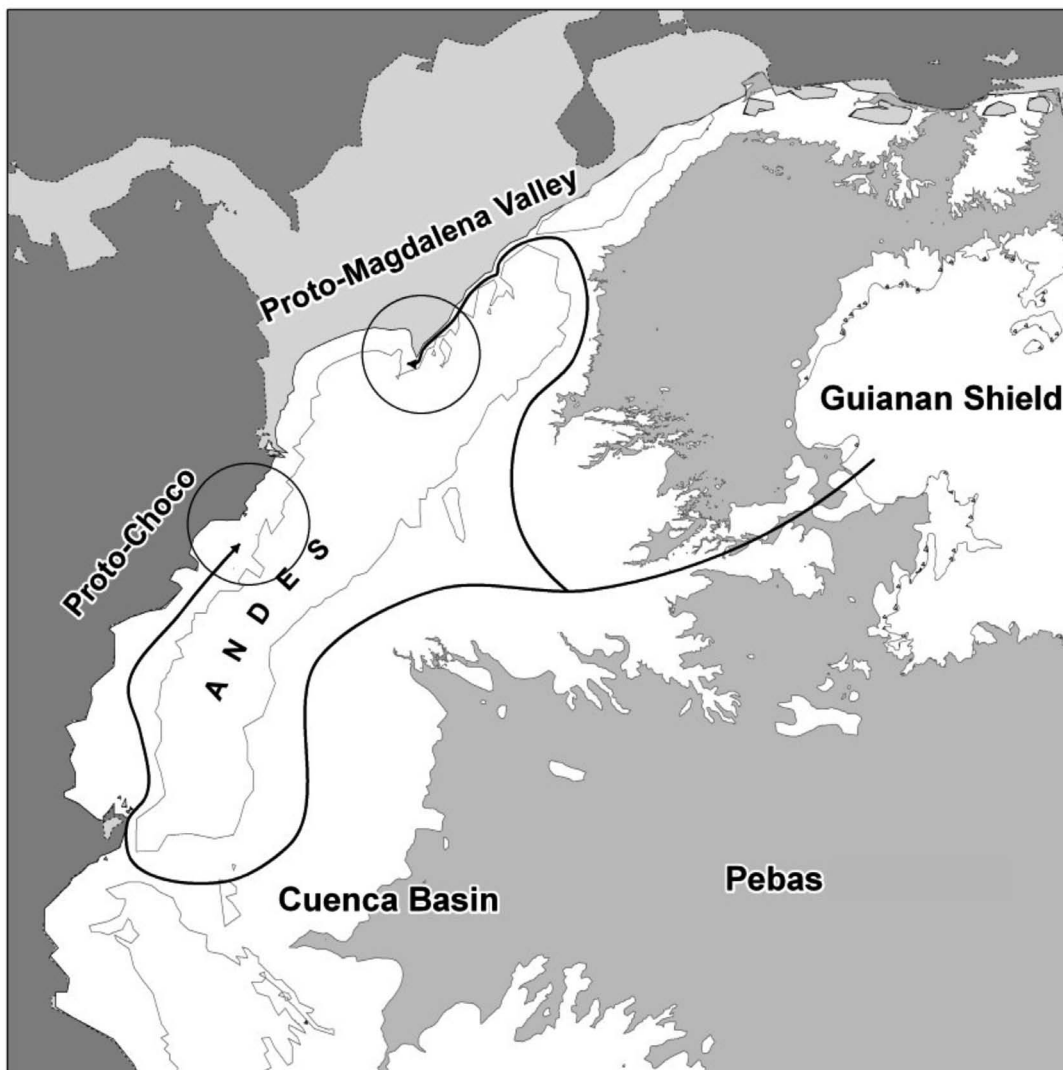
**Table 4.** Pearson correlation between species richness and seven environmental variables including: elevation, evapotranspiration (evapo), precipitation (precip), maximum temperature (t-max), minimum temperature (t-min), mean annual temperature (t-prom), vegetation (veget).

| Correlations | Richness | elevation | evapo.  | precip. | t-max   | t-min   | t-prom  | veget. |
|--------------|----------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|
| Richness     | 1        |           |         |         |         |         |         |        |
| elevation    | -0.76**  | 1         |         |         |         |         |         |        |
| evapo.       | 0.75**   | -0.89**   | 1       |         |         |         |         |        |
| precip.      | 0.43**   | -0.36**   | 0.42**  | 1       |         |         |         |        |
| t-max        | 0.68**   | -0.89**   | 0.93**  | 0.24**  | 1       |         |         |        |
| t-min        | 0.72**   | -0.90**   | 0.97**  | 0.38**  | 0.96**  | 1       |         |        |
| t-prom       | 0.73**   | -0.91**   | 0.97**  | 0.32**  | 0.98**  | 0.99**  | 1       |        |
| veget.       | -0.55**  | 0.51**    | -0.53** | -0.36** | -0.43** | -0.48** | -0.46** | 1      |

Correlation significant at the 0.01 level (one tail) (\*\*).

*Final biogeographic considerations.* The Guianan region, which includes the highest diversity of emballonurids, has been proposed as the center of radiation of diclidurine bats in the Neotropics (Lim *et al.* 2007). Two aspects are mentioned by Lim *et al.* (2007) as important for this radiation: 1) the uplifting of the Andes, and 2) climatic changes in the Early Miocene between 19.4 and 18.0 mya. Geologic reconstructions of ecogeographic conditions around Early Miocene suggest a different landscape in northern South America than that prevailing today. During the Miocene the presence of extensive savannas was more common and forested areas in the Amazon region were more reduced than

today. During the Early Miocene the Andean system was not completely raised and an interconnection between the eastern and western versants of the proto Andes was possible along extensive areas. The Cuenca basin in Ecuador (Wesseling and Salo 2006) represents the lowest point of the Andean continental divide, and could act as a potential bridge between the two versants of the system (Fig. 3). The Trans-Andean communication between lowlands across the Cuenca Bridge was terminated around 3 Mya with the last uplifting of the Andes. On the eastern side of northern South America there was the internal lake of the Pebas system that prevailed between 23 to 8 Mya. It is likely that the Pebas formation worked as a weak barrier for lowland species between the Guianan shield and the western portion of South America. The inundated lowlands of the system may have limited the east-west communication in northern South America to the Guianan-Macarenan Bridge along the projections of the Guianan Shield into the eastern portion of the Colombian region.



**Figure 3.** Reconstruction of South America landscape 18 mya, Early Miocene, and potential route of colonization of emballonurids into Central America via the Cuenca Basin (solid line). Circles represent the Proto-Chocó and Proto-Magdalena Valley respectively.

## Acknowledgements

This work would not be possible without the generous help of curators and personnel in charge of the scientific collections visited. We specially thank: D. Wilson, K. Helgen,



A. Gardner, and L. Gordon for their assistance at the mammal collections of the USNM of the Smithsonian Institution; B. D. Patterson, L. Heaney, W. Stanley, P. Velazco, and R. Baniasek for their help at the mammal collections of the FMNH; Y. Muñoz-Saba, H. López, and C. Cárdenas for their assistance at the ICN; P. Rivas at the MHNUC, Oscar Murillo at the UV; D. Perico for his collaboration at the collections of the IAVH; A. Asprilla, L. Palacios, and O. Rios for their support at the CMCH of the UTCH.

## References

- AGUIRRE, L. F., C. J. MAMANI, K. BARBOSA-MARQUEZ, AND H. MANTILLA-MELUK.** 2010. Lista actualizada de los murciélagos de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 27:1–7.
- ALBERICO, M, A. CADENA, J. HERNÁNDEZ-CAMACHO, AND Y. MUÑOZ-SABA.** 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1:43-75.
- ALLEN, J. A.** 1900. List of bats collected by Mr. H. H. Smith in the Santa Marta region of Colombia, with descriptions of new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 13:89-94.
- BANGS, O.** 1900. List of the mammals collected in the Santa Marta region of Colombia by W.W. Brown, Jr. *Proceedings of the New England Zoological Club* 1:87-102
- CASTAÑO, J. H., AND J. D. CORRALES.** 2007. Primer registro de *Centronycteris centralis* (Chiroptera: Emballonuridae) en los Andes colombianos. *Mastozoología Neotropical* 14:69-72.
- CEBALLOS, G., AND G. OLIVA.** 2007. Los mamíferos silvestres de México. Sociedad para el conocimiento y uso de la diversidad. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- CUERVO-DIAZ, A., J. HERNÁNDEZ-CAMACHO, AND A. CADENA G.** 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia. Anotaciones sobre su distribución. *Caldasia* 15:471-501.
- CUARTAS-CALLE, C. A., AND J. MUÑOZ-ARANGO.** 2003. Lista de los mamíferos (Mammalia: Theria) del departamento de Antioquia, Colombia. *Biota Colombiana* 4:65-78.
- CZAPLEWSKI, N. J.** 1997. Chiroptera. Pp. 410-431 en *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia* (R. F. Kay, R. H. Madden, J. J., and Flynn eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- CZAPLEWSKI, N. J., M. TAKAI, T. M. NAEHER, N. SHIGEHARA, AND T. SETOGUCHI.** 2003. Additional bats from the middle Miocene La Venta fauna of Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27:263-282.
- DE CASTRO, I. J., E. REIS DOS SANTOS, A. C. MOREIRA MARTINS, D. DIAS, AND A. L. PERACCHI.** 2012. First record of the dog-like bat *Peropteryx pallidoptera* (Chiroptera: Emballonuridae) from Brazil. *Mammalia* 76:471-476.
- DOBSON, G. E.** 1878. Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. British Museum of Natural History. London, United Kingdom.
- ESCOBEDO, M, AND P. M. VELAZCO.** 2012. First confirmed record for Peru of *Diclidurus scutatus* Peters, 1869 (Chiroptera: Emballonuridae). *Check List* 8:554-556.
- GERVAIS, H.** 1855. Histoire naturelle de mammifères, avec l'indication de leurs moers, et leur rapports avec les arts, le commerce et agriculture. Paris: L. Curmer, 2:1-3 (unnumbered), 1-344.

- GOLOBOFF, P. A.** 1993. NONA, version 2.0. Program and documentation distributed by the author.
- GOLOBOFF, P. A., J. S. FARIS, AND K. C. NIXON.** 2008. TNT a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.
- GOODWIN, G. G., AND A. M. GREENHALL.** 1961. A review of the bats from Trinidad and Tobago. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122:187-301.
- HERNÁNDEZ-CAMACHO J.** 1955. Una nueva especie colombiana para el género *Diclidurus* (Mammalia: Chiroptera): *Diclidurus ingens*. *Caldasia* 7:87-98.
- HERNÁNDEZ-CAMACHO, J., A. HURTADO, R. ORTIZ, AND T. WALSBURGER.** 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. Pp. 105-151 en *La Diversidad Biológica de Iberoamérica* (I. Halffter G., ed.). Acta Zoológica Mexicana, Instituto de Ecología, A. C. Ciudad de México, México.
- HERSHKOVITZ, P.** 1949. Mammals of northern Colombia: preliminary report no. 5: bats (Chiroptera). *Proceedings of the United States National Museum* 99:429-454.
- HOOD, C., AND A. L. GARDNER.** 2008. Family Emballonuridae. Pp. 188-207 en *Mammals of South America, Volume 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Gardner, A. L., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- HOVIKOSKI, J., M. GRINGAS, M. RÄSÄNEN, L. A. REBATA, J. GUERRERO, A. RANZI, J. MELO, L. ROMERO, F. JAIMES, AND S. LÓPEZ.** 2007. The nature of Miocene Amazonian epicontinental embayment: High frequency shifts of low gradient coastline. *Geological Society of America Bulletin* 119:1506-1520.
- JONES, J. K. JR., AND C. HOOD.** 1993. A synopsis of South American bats of the family Emballonuridae. *Occasional Papers, The Museum Texas Tech University* 155:1-30.
- LAVAL, R. K., AND B. RODRÍGUEZ-H.** 2002. Los murciélagos de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Santo Domingo, Heredia.
- LEMKE, T. O., A. CADENA, R. H. PINE, AND J. HERNÁNDEZ-CAMACHO.** 1982. Notes on opossums, bats and rodents new to the fauna of Colombia. *Mammalia* 46:225-234.
- LIM, B. K.** 2007. Divergence times and origin of Neotropical sheath-tailed bats (tribe Diclidurini) in South América. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:777-791.
- LIM, B. K., M. D. ENGSTROM, N. B. SIMMONS, J. M. DUNLOP.** 2004. Phylogenetics and biogeography of least sac-winged bats (*Balantiopteryx*) based on morphological and molecular data. *Mammalian Biology* 69:225-237.
- LIM, B. K., M. D. ENGSTRON, J. W. BICKHAM, AND J. C. PATTON.** 2008. Molecular phylogeny of sheath tailed bats (Diclidurini: Emballonuridae), based on loci from the four transmission systems in mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 93:189-209.
- LINARES, O. J.** 1998. Los mamíferos de Venezuela. Sociedad de Conservación Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- MCCARTY, T. J., L. ALBUJA, AND I. MANZANO.** 2000. Rediscovery of the brown sac-wing bat, *Balantiopteryx infusca* (Thomas, 1897), in Ecuador. *Journal of Mammalogy* 81:958-961.
- MCKENNA, M. C., AND S. K. BELL.** 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia University Press. New York, EE.UU.

- MANTILLA-MELUK, H., A. M. JIMENEZ-ORTEGA, L. PALACIOS, AND R. J. BAKER.** 2009a. Unexpected finding of *Diclidurus ingens*, Hernández-Camacho 1955 (Chiroptera: Emballonuridae) in the Biogeographic Chocó. *Mastozoología Neotropical* 16:229-232.
- MANTILLA-MELUK, H., A. M. JIMENEZ-ORTEGA, AND R. J. BAKER.** 2009b. Phyllostomid bats from Colombia: annotated checklist, distribution, and biogeography. *Special Publications Occasional Papers Museum of Texas Tech University* 56:1-37.
- MARCHANT, R., J. C. BERRÍO, H. BEHLING, A. BOOM, AND H. HOOGHIEMSTRA.** 2006. Colombian dry moist forest transitions in the Llanos Orientales, a comparison of model and pollen-based biome reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 234:28-44.
- MARÍN-VASQUEZ, A., AND A. V. AGUILAR-GONZÁLEZ.** 2005. Murciélagos (Chiroptera) del departamento de Caquetá-Colombia. *Biota Colombiana* 6:211-218.
- MARINKELLE, C. J., AND A. CADENA.** 1972. Notes on bats new to the fauna of Colombia. *Mammalia* 36:49-58.
- MORALES-MARTÍNEZ, D. M.** 2013. Primer registro de *Peropteryx pallidoptera* en ecosistemas de sabana. *Therya* 4:401-407.
- MUÑOZ, J.** 2001. Los murciélagos de Colombia: Sistemática, distribución, descripción, historia natural y ecología. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.
- MUÑOZ, J., AND C. A. CUARTAS.** 2001. *Saccopteryx antioquiensis* n. sp. (Chiroptera: Emballonuridae) del noreste de Colombia. *Actualidades Biológicas* 23:53-61.
- NICÉFORO MARÍA, H.** 1947. Quirópteros de Colombia. *Boletín Instituto La Salle, Bogotá* 34:34-47.
- NICÉFORO MARÍA, H.** 1955. Hallazgo de *Diclidurus virgo* Thomas en Colombia. *Boletín Instituto La Salle* 42:72-75.
- NIXON, K.C.** 2002. WINCLADA. Program and documentation distributed by the author.
- OCHOA G., P. J. SORIANO, AND J. I. HERNÁNDEZ-CAMACHO.** 1994. Sobre la presencia de *Cyttarops alecto* (Chiroptera: Emballonuridae) en Colombia. *Trianae* 5:411-414.
- PACHECO, V., R. CADENILLAS, E. SALAS, C. TELLO AND H. ZEBALLOS.** 2009. Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista Peruana de Biología.* 16:5-32.
- PÉREZ-TORRES, J., J. PALACIO-GUERRERO, C. SÁNCHEZ-LALINDE, D. PARDO-AFANADOR, AND N. CORTÉS-DELGADO.** 2007. Catálogo de los mamíferos del Museo Javeriano de Historia Natural Lorenzo Uribe Uribe, S. J. (Pontificia Universidad Javeriana). *Universitas Scientiarum edición especial* 1:131-142.
- SÁNCHEZ H., J. AND D. LEW. 2012 (" 2010" ).** Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 173/174:173-238.
- SIMMONS, N. B.** 2005. Order Chiroptera. Pp. 313-529 en *Mammals Species of the World, A Taxonomic and Geographic Reference, first volume. Third Edition* (Wilson D. E., and Reeder m, eds.). The John Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- SIMMONS, N. B., AND C. O. HANDLEY, JR.** 1998. A revision of *Centronycteris* Gray (Chiroptera: Emballonuridae) with notes on natural history. *American Museum Novitates* 3239:1-28.

- SOLARI, S. S., Y. MUÑOZ-SABA, J. V. RODRÍGUEZ-MAHECHA, T. R. DEFLER, H. E. RAMÍREZ-CHAVES, AND F. TRUJILLO. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20:301-365.
- SUÁREZ-CASTRO, A. F., H. RAMÍREZ-CHAVES, M. E. RODRÍGUEZ-POSADA, AND J. GARCÍA. 2012. New records of *Peropteryx leucoptera* and first record of *Peropteryx pallidoptera* (Chiroptera-Emballonuridae) from Colombia. *Mastozoología Neotropical* 19:165-171.
- TAMSITT, J. R., AND D. VALDIVIESO. 1963. Records and observations on Colombian bats. *Journal of Mammalogy* 44:168-180.
- TAMSITT, R. J., AND D. VALDIVIESO. 1964. Information sur la reproduction des cheiropteres phyllostomids de Colombie. *Mammalia* 28:397-402.
- TIRIRA, D. 2007. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador. Quito.
- WESSELINGH, F. P., AND J. A. SALO. 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica* 133:439-457.
- WIED-NEUWIED, M. Z. 1820. *Diclidurus*. Klappenschwanz. Ein neues genus der Chiroptera aus Brasiliaen. *ISIS Oder Encyclopadische Zeitung Von Oken* 4-5:1620-1630.

---

*Sometido: 20 de enero de 2014*

*Revisado: 21 de marzo de 2014*

*Aceptado: 20 de abril de 2014*

*Editor asociado: Robert Owen*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

---

## Appendix 1

### *Specimens examined*

Colección Mastozoológica del Chocó (CMCH); Instituto Alexander von Humboldt (IAvH); Instituto de Ciencias Naturales (ICN); Field Museum of Natural History (FMNH); Museo de Historia Natural Universidad del Cauca (MHNUC); Muséum d' Histoire Naturelle de Genève (MHNG); Natural History Museum, University of Kansas (KU); Texas Tech University (TTU); United State National Museum, Smithsonian Institution (USNM); Universidad del Valle (UV).

***Balantiopteryx infusca***. Valle del Cauca: Calima (Darién), Río El Chanco, 400m, ICN 9309-16. Río Engaño, carretera vieja de Cali a Bucaramanga. Pared rocosa 200 m desde el puente (rio arriba), ICN 7737-39 ( $n = 8$ ).

***Centronycteris centarlis***. Caqueta: Colombia: Depto. Caquetá. PNN. Chiribiquete. Sector Suroriental. Rio Mesay. Puerto Abeja. 0° 04' 27" N; - 72° 27' 05" W, 250 m. Cundinamarca: Nocaima, Vereda La Forida. En cueva pequeña, ICN 1671. Monteria: Corregimiento Tres Piedras, Caserío Maracayo, sitio El Lúcido, ICN 1720. Valle del cauca: Anchicayá 8 km W of Danubio, 03° 37' N, - 76° 53' W, KU 135138.

***Cormura brevirostris***. CAQUETA, P. N. N. Chiribiquete, sector suroriental, Rio Mesay. Puerto Abeja 0° 04' 27" N; - 72° 27' 05" W, 250 m, IAvH 7139. Chocó: Granja UTCH CMCH 00258. Meta: Cueva en la escarpa sobre el campamento No 1, extremo meridional de la Sierra de La Macarena, ICN 665. Municipio San Juan de Arama, parte norte Serranía La Macarena, Caño La Curia, ± 500 m ICN 10220. Córdoba: Catedral, Río San Jorge, FMNH 69344; FMNH 69346-47.

***Cyttarops alecto***. Amazonas, Leticia; Trocha a Calderón aproximadamente 35-40 km de Leticia, IAvH 358,

***Diclidurus albus***. Córdoba: Catedral Upper Río San Jorge, FMNH 69366. Meta: Villavicencio "Las Mercedes" Hda La Reserva, 450 m, ICN 6601. Norte De Santander, Toledo 1a Curva, salida Toledo-Chinacota 1,642 m. Vaupes [Guaviare], Río Guaviare frente a las bocas del rio Ariari, 350 m IAvH 3520; IAvH 3542

***Diclidurus ingens***. Caqueta: Puerto Leguizamó, ICN 546. Chocó: Cértégui CMCH 001649.

***Diclidurus scutatus***. Vaupes: Lower Río Apaporis, Yay Gojes, FMNH 88234-35.

***Peropteryx kappleri***. Antioquia: Municipio Puerto Nare, Vereda Chorro de Oro, Finca Buena Vista, caverna Ilusiones 1,580 m, ICN 13295. Municipio San Luis, Montes de La Mulata, cueva "Mauro 2", 630 m, ICN 13296. Boyaca: Santa Ana, cueva orilla carretera, 1750 m ICN 9106. Caldas: Municipio Samaná, Corregimiento Norcasia, alrededores campamento CHEC, 650 m ICN 10779; ICN 15952. Cundinamarca: Utica, Granja Agropecuaria de la Universidad Nacional, ICN 483-86. La Mesa, 1,300 m, ICN 516; ICN 537; ICN 862; ICN 917. Santander: Barrancabermeja, Caño de Peroles, ICN 859; ICN 4701. Valle Del Cauca: Cali, aproximadamente 2 km S, USNM 483280-89. Jamundí, en mina de carbón aproximadamente a 10 km al Sureste, ca. 1,200 m, ICN 4977-79. Yumbo, Mulalo mina de calcita (aproximadamente 10 km N Yumbo), ca. 1,200 m, ICN 4980-84. Cali, 2 km S, ICN 5825. Cali, mina de carbón cerca plaza de toros, ICN 5826; ICN 5827. Cali, minas de carbón en Siloé, ICN 5828-30. Cali, Barrio Caldas en mina de carbón, ICN 5831. Cali, Barrio Caldas, mina de carbón cerca hospital Los Chorros, 1000 m, ICN 5832-35. Yumbo, ± 10 km N en mina de calcita en Mulalo, ICN 5836-39. Jamundí, mina de carbón en carretera a San Antonio, ICN 5840-43; Jamundí, en mina de carbón ± 10 km SO, ICN 5844-68; Jamundí, en mina de carbón. Las Brujas, ICN 5869. Calima (Darién), Río Calima, camino El Chanco a Río Azul, ICN 9317-25. Potrerito SW Jamundí USNM 461843-46.

***Peropteryx leucoptera***. Casanare: San Luis de Palenque, Vereda La Venturosa, Finca El Jordán (5°12' 16.2' N; - 71° 20' 22.9' W, 350 m), FSC 107; FSC 193. Meta: El Parque la Macarena, 30 m NW Camp. Izawa, Río Duda, Campamento Chamusa, 2°42' N, 74°10' W, 250 m IAvH 2241. Puerto Gaitán, Campo Rubiales, bloque Kifa Este, 03°50' N; 71°57' W, 350 m, Número de colector HERC 768-69.

***Peropteryx macrotis***. COLOMBIA: MHNG 1906.031. Amazonas: Caserío de Aracuara, ICN 8501. Antioquia: Puerto Triunfo, Hacienda El Refugio, Rioclaro, 280

m, ICN 9760-61. Municipio Pto. Nare, Vereda Chorro de Oro, Finca Buena Vista, 580 m, ICN 13297-13300. Bolívar: Bahía de Cartagena, Isla de Tierrabomba, poblado de Bocachica, ICN 3903-07. Isla de Tierra Bomba, Fort de Boca Chica (dans une galerie), MHNG 1926.023-26; MHNG 1924.055; MHNG 1923.062. Isla de Tierra Bomba, En Cisterna (planta) arriba de Caño de Loro, MHNG 1923.003, MHNG 1923.002, MHNG 1923.001, MHNG 1922.100. Isla de Tierra Bomba (Cartagena), Fort de Boca Chica, direction Ponton, MHNG 1915.032; MHNG 1915.031; MHNG 1915.030; MHNG 1915.029; MHNG 1915.028; MHNG 1915.027; MHNG 1915.026; MHNG 1915.025; MHNG 1915.024; MHNG 1915.023; MHNG 1915.022; MHNG 1915.021; MHNG 1915.020; MHNG 1915.019; MHNG 1915.018; MHNG 1915.017; MHNG 1915.016; MHNG 1915.015; MHNG 1915.014; MHNG 1915.013; MHNG 1915.012; MHNG 1915.011; MHNG 1915.010; MHNG 1915.009; MHNG 1915.008; MHNG 1915.007; MHNG 1915.006; MHNG 1915.005; MHNG 1915.004; MHNG 1915.003; MHNG 1915.002; MHNG 1915.001; MHNG 1914.100; MHNG 1914.099; MHNG 1914.098; MHNG 1914.097; MHNG 1914.096; MHNG 1914.095; MHNG 1914.094; MHNG 1914.093; MHNG 1914.092; MHNG 1914.091; MHNG 1914.090; MHNG 1914.089; MHNG 1914.088; MHNG 1914.087; MHNG 1914.086; MHNG 1914.085; MHNG 1914.084; MHNG 1914.083; MHNG 1914.082; MHNG 1914.081; MHNG 1914.080. Ile Barú, entre Punta Gigante et Bocachica, MHNG 1924.028; MHNG 1924.027; MHNG 1924.026; MHNG 1924.025; MHNG 1924.024; MHNG 1924.023; MHNG 1924.022; MHNG 1924.021; MHNG 1924.020; MHNG 1924.019. Tolú viejo, cueva de Tolu Viejo, MHNG 1902.041; MHNG 1072.095-1073.029; ICN 2774. Boyaca: Santa Ana, cueva orilla carretera, 1750 m, ICN 9107. Caqueta: PNN. Chiribiquete. Sector Suroriental. Río Mesay. Puerto Abeja 0° 04' 27" N; - 72° 27' 05" W 250 m, IAvH 7168; IAvH 7137; IAvH 7136. Río Mesay, Puerto Abeja, al Suroriente de la Serranía de Chiribiquete, 240 m, ICN 14597. Municipio Montañitas, Vereda Santuario, Finca Ceilán, 335 m ICN 16892-93. Municipio Florencia, cueva Los Guacharos, 540 m, ICN 16894. Cauca: Guapi, Isla Gorgona, ICN 4705. Cauca, Mercaderes, San Joaquín, MHNUC 1692-1694. Cesar: Villanueva, ICN 884. Córdoba: Campo alegre, Grotte de Palmira, MHNG 1902.085. Guainia: Serranía de Naquen, cerro, 450 m ICN 12027-29. Municipio Puerto Inírida, Caño Nabuquén, raudal Yuruparí, RNN Puinawai, en bosque de tierra firme / alto abierto coord: 02° 40' 12" N; - 68° 55' 636" W, ICN 13904. Guaviare: Municipio San José, Vda. La Pizama, sitio Ciudad Perdida, Los Juneles. Reserva Natural Serranía La Lindosa, ICN 16186-87. La Guajira: Uribia, Nazareth, ICN 5483-87; ICN 5555-62; ICN 5807-10. Serranía de Macuira, Caño Maporito, ± 650 m, ICN 8838. Magdalena: Isla Salamanca, ICN 5813. PNN Tayrona, Arrecifes, ICN 7815. PNN Tayrona. Cerro Noseve, IAvH 4239. Meta: Acacías, Alrededores de Acacías, ICN 4692-93. Cubarral, Mpio Cubarral, vereda Mesa Redonda, quebrada La Cristalina, 600 m, ICN 14391-92. Extremo sur de la Sierra de La Macarena, ICN 5784-5802. Extremo sur de la Sierra de La Macarena, cueva arriba de la III quebrada, campamento No 1, 235-250 m, ICN 864. Extremo S de la Macarena mts., cueva al NW de Campamento No. 1, ICN 940. Extremo Sur Sierra La Macarena. Campamento No 1, cuevas en escarpa, ± 250 m, ICN 3074. Extremo sur de la Sierra de La Macarena, alrededores Campamento No 1. segunda cueva, ICN 4659; ICN 4673. Extremo Sur de la Sierra de La Macarena, alrededores Campamento No 1, ICN 4660-63. Extremo

sur de la Sierra de La Macarena, cuevas escarpa NW del Campamento No 1, 300 m. ICN 4664-65. Extremo Sur de la Sierra de La Macarena, margen izquierda (N) del rio Guayabero, tercera quebrada del Campamento No 1, ICN 4666-67. Extremo Sur de la Sierra de La Macarena, cueva al NW del campamento principal, ICN 4668-70; ICN 4672. PNN "La Macarena" Caño Cristales, tributary, E. of Raudal, IAvH 3151; IAvH 2487, IAvH 2087. Extremo Sur de la Sierra de La Macarena, cueva sobre la tercera quebrada al O. del campamento No 1, 235- 250 m. ICN 1760. PNN " La Macarena" , upper Caño Cristales, N. Fork, IAvH 2062. PNN La Macarena, Loma de Conejos, NW El Refugio, IAvH 2485; IAvH 2484; IAvH 2483; IAvH 2482; IAvH 2081; IAvH 2077; IAvH 2075; IAvH 2065, IAvH 2042. Puerto López, MHNG 1902.087. Restrepo, grotte Río Guatiquía, MHNG 1900.100; MHNG 1900.099; MHNG 1900.098; MHNG 1900.097; MHNG 1900.096; MHNG 1900.095; MHNG 1900.094; MHNG 1900.093. Villavicencio, MHNG 1924.054; MHNG 1924.053; MHNG 1924.052; MHNG 1924.051; MHNG 1924.050; MHNG 1924.049; MHNG 1922.099; MHNG 1922.098; MHNG 1922.097; MHNG 1922.096; MHNG 1922.095; MHNG 1922.094; MHNG 1922.093; MHNG 1922.092. Villavicencio, Entre Villavicencio et Restrepo, MHNG 1922.091; MHNG 1904.003; MHNG 1904.001-1904.002. Norte De Santander: Municipio Toledo. Rio Negro. Fca. San Isidro. PNN Tama 07° 07' 22" N; - 72° 14' 42" W 1000 m, IAvH 6692. Santander: Barrancabermeja, La Primavera, selva, ICN 4700. Puente Nacional (5km), Rio Suarez (1900m), MHNG 1902.086. Sucre: Tolu viejo, ICN 5563-75. Putumayo: MHNG 1902.082. Mocoa, eglise de Mocoa, MHNG 1902.081; MHNG 1902.080; MHNG 1902.079; MHNG 1902.078; MHNG 1902.076. Vichada: PNN " El Tuparro" Centro Administrativo, IAvH 3579. Territorio Faunístico "El Tuparro"; E. edge of Cera Rocosa, IAvH 2302; IAvH 2105; IAvH 2088. Valle Del Cauca: Buenaventura 29 km al SE, Qda. Zabaletas, ICN 5877. Vaupes: Sabanas de "Kubiyu", ICN 1932-52. Orilla derecha del Río Guaviare; cerca a la confluencia del Ariari "Cueva de Los Indios", fisuras y cuevas en estratos de arenisca a corta distancia del rio con vegetación, ICN 3440-41. Cerros de la Lindosa 10 km Al Sur de San José del Guaviare, ICN 4582. Cueva del cerro de las pinturas, al lado de la angostura 2, ICN 4671. Mitú; Municipio Mitú, rocas de Urania, a 6 km aproximadamente de Mitú rio abajo por el Vaupés, ICN 16960. Mitú, finca La Urania, Cerro Chimbe, ICN 3077. Vichada: Parque Nacional Natural El Tuparro, estación Centro Administrativo del INDERENA (CAI), al E del CAI sobre la carretera que conduce a la estación El Tapón del parque 05° 18' 99" N; - 67° 53' 40.6" W, ICN 13940.

***Peropteryx pallidoptera.*** Caquetá: Montañita, Vereda Las Juntas, Hacienda Las Delicias, Quebrada El Oso, cueva La Virgen, 01° 30' 9.6" N; - 75° 22' 5.9" W, 274 m, ICN 21468-69. Meta: Municipio de Puerto Gaitán, en inmediaciones del sector del Porvenir con coordenadas 4° 31' 36" N, -71° 17' 43"W, 260 m, ICN 21233.

***Rhynchonycteris naso.*** Amazonas: Caserío de Araracuara, ICN 8503. Caserío "Huiru" 15 km debajo de La Chorrera R. Igará-Paraná, IAvH 695. Tarapacá, Corregimiento Tarapacá, Río Putumayo, sitio El Porvenir, ICN 15377. Antioquia: Zaragoza 25 km S 22 W Zaragoza (La Tirana) 410m, IAvH 959; IAvH 2030. Bolivar: Tolú, bajo el puente del arroyo Guayaní, 2 km al N de Tolú, ICN 2773. Boyacá: Municipio Puerto Boyacá, km 30 vía Puerto Romero - El Ocal, ICN 14803-03. Caldas: Municipio Samaná, Hda. Lindaraja. Aguas debajo de la presa Miel I (CHEC), ICN 14276. Cauca: Montañas,

cercanías escuela Palma Azul, quebrada Coconuco, 350 m, ICN 11282-94. Río Mesay, Puerto Abeja, (Rebalse) al Suroriente de la Serranía de Chiribiquete, 240 m, ICN 14613. Río Mesay, Chorro de Mazaca, ca. 240 m ICN 14697-98. Munchique, MHNG 1907 0.95 MHNG 1097 0.94. Casanare: Vereda Los Chochos, Finca Las Plumas, ICN 19264. Cesar: Gamarra, Corregimiento Botega Central, ICN 12625-26. Chocó: Municipio Riosucio, Vda Cristales PNN Katios, IAvH 4906-07. Riosucio, Vereda Cristales, parque Nacional Natural Los Katios, ICN 6906-07; ICN 6910. Córdoba: Lorica; Estación Piscícola de la Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge (CVS), ICN 17205-06. Meta: PNN La Macarena, Cabaña Duda, IAvH 2025; PNN La Macarena, Alto caño Cristales. Taken in net over dry stream bed, IAvH 2480; Monteria: Corregimiento Tres Piedras, Caserío Maracayo, sitio El Lúcido, ICN 17207-09. Corregimiento Nariño, Vereda Ceiba Pareja, Ciénaga Pantano Bonito, ICN 17210-12. Guainía: Municipio Puerto Inírida, caño Nabuquen, raudal Yurupari, RNN Puinawai, en bosque de tierra firme / alto abierto coord: 02° 40' 128" N; - 68° 55' 636" W, ICN 13905. Pto. Inírida, caño Caimán, resguardo El Remanso 3° 39' 16" N; - 67° 57' 8" W, 80 m, ICN 14938. Magdalena: "Santa Marta", Colonia Agrícola de Caracolito, 400 m, ICN 873. Santa Marta, PNN. Tayrona, Los Naranjos, 7816. Municipio Sitinuevo, Santuario de Fauna y Flora Ciénaga Grande de Sta. Marta, Caño El Cojo, ICN 15411-12. Municipio Sitinuevo, Santuario de Fauna y Flora Ciénaga Grande de Sta. Marta, Caño El Cojo, El Juncal, ICN 15413-19. Municipio Remolino, Santuario de Fauna y Flora Ciénaga Grande de Sta. Marta, Ciénaga de La Aguja, Isla de Ochoa. ICN 16129-30. Meta: Caño Navajas, ICN 2026. Caño Yurimena, ICN 2024. Acacías, Apiai, ICN 2025. Extremo Sur de la Sierra de La Macarena, margen derecha del Río Guayabero, 100 m, arriba de las bocas del Caño Lozada, en raíz tabloide de una "ceiba" con bastante exposición de luz, apenas sombreada, contra el río, ICN 2129-31. Extremo Sur de la Sierra de La Macarena, Campamento No 1, cueva en la escarpa inmediata al campamento. Orilla del río, ICN 3980-81. Puerto López, Vereda Menegua, Finca Lagunazo, ICN 9465. Cumaral, La Y, puente sobre vía Paratebuena, Medina - Cuamaral  $\pm$  3 km NO, 580 m, ICN 11354. Cumaral, Vereda Cepera, 5 km NE de Cumaral, La Ye, Quebrada Seca, 500 m. ICN 11355-60. Municipio de Mesetas, Vereda San Isidro, cuenca media del Río Duda, margen izquierda,  $\pm$  420 m, ICN 11525. Municipio de Restrepo, Vereda Caney Alto, centro Cread (Unillanos), en bosque detrás de las instalaciones, Vereda El Palmar, vía a San Nicolás, km 20 caño Caibe, 400 m, ICN 13901-02. Corregimiento Pachiaquiari, Vereda Yacumal, ICN 19124; ICN 19133. Putumayo: Municipio de Puerto Leguizamo, Vereda El Guadual, Finca de Pablo Aguirre, Hda. Hernandez. R. Caucaya, PNN La Paya, ICN 13761-62. Santander: Puerto Parra, Vereda India Baja, Corregimiento Campo Capote, ICN 17757-58; ICN 17760; ICN 18795. Sucre: Municipio San Marcos, Vereda La Florida, Ciénaga Gamboa, Granja Cocodrilia, 34 m, 08° 35' 49.9" N 75° 08' 31.2" W, ICN 17434-36. Valle Del Cauca: Buenaventura 29 km SE, Río Zabaletas MHNG 1912 0.25; Vichada: PNN El Tuparro 2 km SE del Centro Administrativo. Río Tomo IAvH 2481. Buenaventura, Quebrada Zabaletas, aproximadamente 10 km N del sitio de Zabaletas, ICN 5870. Vaupes: Sabanas del Cubiyú, ICN 792. Mitú, a orillas del Río Cuduiari, 2 m. ICN 13110-11. Vichada: Parque Nacional El Tuparro. Alrededores del Centro Administrativo, ICN 12385-86.



***Saccopteryx antioquensis***. We did not have chance to check the holotype of *S. antioquensis*.

***Saccopteryx bilineata***. Colombia: MHNG 1909.043; MHNG 1909.042. Amazonas: Caserío de Araracuara, ICN 8502. Caserío "Kuirú" 15 km debajo de la Chorrera, R. Igará-Paraná, IAvH 693. Antioquia: Río Negro, Urabá, ICN 3259-69. Cocorná, Vereda San Pablo, Quebrada San Pablo, 810 m, ICN 9755. San Luis, Vereda San Pablo, Quebrada San Antonio, 810 m, ICN 9756. Zaragoza 23 km S 22 W Zaragoza. Alt: 410 m, IAvH 1391. Caldas: Municipio Samaná, corregimiento Norcasia, alrededores campamento CHEC, 650 m, ICN 10800-03. Samaná, Corregimiento de Norcasia, Vereda La Pradera, Campamento de la (CHEC) Corporación Hidroeléctrica de Caldas, Estación La Miel I, 610 m, ICN 12487. Municipio Samaná, Vereda La Miel, cercanía de campamento Tasajos, margen derecha Río La Miel, ICN 14305. Caqueta: PNN Chiribiquete. Sector Sur Oriental. Río Mesay. Puerto Abeja 0° 04' 27" N; - 72° 27' 05" W 250 m, IAvH 7133; IAvH 7203. Guainía: Río Guaviare, Caserío Cuayaré, margen derecha del Río Inírida, IAvH 5235. Río Mesay, Puerto Abeja, al suroriente de la Serranía de Chiribiquete, 240 m, ICN 14614-15. Río Mesay, Chorro de Mazaca, ca 240 m, ICN 14699. Cauca: Municipio Guapi, isla Gorgona, dentro del antiguo penal, 0 m, ICN 10171-72. Cesar: Villanueva, ICN 886. Chocó: Pacurita, CMCH 001248; CMCH 00994; CMCH 00939; CMCH 00895; Salero CMCH 00573. Mpio Riosucio, "PNN Katios", Cristales-Río Cacarica; Margen izquierda, IAvH 3153. Vereda La Santata "PNN Katios", IAvH 4904. Riosucio, Vereda Sautata, parque Nacional Natural Los Katíos, ICN 6908; ICN 7602. Córdoba: Corregimiento El Porro, Vereda La Corosa, Ciénaga El Porro, Hacienda La Vaqueta, ICN 17213-14. Guaviare: Municipio San José de Guaviare, Vda. Bocas de Agua Bonita, sitio de Bocas de Agua Bonita, ICN 16188. Huila: Gigante, Vda. Espinal, Puerto Seco, 730 m ICN 7613-14. Municipio Baraya, sitio El Cruce, finca Las Delicias, 750 m, ICN 13620. La Guajira: Valle del Cerrejón, Arroyo Bruno, ICN 18613. Magdalena: Bonda, Río Jordán (74°00';11°18'), MHNG 1900.090; MHNG 1900.09; MHNG 1900.092; MHNG 1900.087; MHNG 1900.088; MHNG 1900.089; MHNG 1900.085; MHNG 1900.084; MHNG 1900.086. Isla Salamanca. ICN 5811-12. Santa Marta, PNN. Tayrona, Arrecifes, ICN 7817. Santa Marta, Parque Tayrona, Cañaveral, Quebrada Mason. ICN 3640-41. Santa Marta, PNN. Tayrona, Cañaveral ICN7818; ICN 15410. Santa Marta, PNN. Tayrona, Cinto, ICN 7819. Santa Marta, PNN. Tayrona, El Cedro ICN 8991-92. PNN Tayrona, El Cedro. II Exp Botánica, IAvH 4202. Putumayo: MHNG 1923.070; MHNG 1923.068; MHNG 1923.071; MHNG 1923.072; MHNG 1923.069; MHNG 1923.067; MHNG 1923.066; MHNG 1923.065. Orito I, Campamento Texaco (altura: 330 m) 0°58'59" 2 N; 21, 31'20"4 W de origen Bogotá, MHNG 1902.066; MHNG 1902.065; MHNG 1902.069; MHNG 1902.064; MHNG 1902.068; MHNG 1902.067. Municipio Remolino, Santuario de Fauna y Flora Ciénaga Grande de Sta. Marta, Caño Palenque, Finca "El Presidio", ICN 15409. Meta: Carimagua, estación experimental ICA, ICN 5871-73. Extremo S de la Sierra de La Macarena, Campamento No 1 cueva en la escarpa inmediata al campamento, ICN 4038-42. Puerto López, vereda Menegua, Finca Lagunazo, 250 m, ICN 9466-67. Municipio San Juan de Arama, parte norte Serranía La Macarena, caño Guamalito, ± 500 m, ICN 10222-23. Municipio San Juan de Arama, parte norte Serranía La Macarena, caño La Curia, ± 500 m. ICN, 10221. Municipio de

Mesetas, Vereda San Isidro, cuenca media del Río Duda, margen izquierda, +/- 420 m, ICN 11526. Villavicencio, ICN 861. Norte De Santander: Cúcuta, cerca a Tibú, Campamento No 2, margen izquierda del Río Sardinata, ICN 4594. Sucre: Tolú, Hda. La Estancia, Sector "El Bobo", en la comba de una *Ceiba punctata*, Pastizal El Bolsillo, IAvH 3152. Valle Del Cauca: Bajo Río Calima, ICN 3984. Cartago (3km E), MHNG 1906.016. Guadalajara, 10 a 12 km de Buga, carretera via represa Calima, Finca Chimbilaco, ICN 5299-01. Tuluá, Jardín Botánico Mateguadua, 1,050 m, ICN 13180. Vichada: Laguna Danta, Río Vichada, 150 m, ICN 4953. Parque Nacional El Tuparro. Alrededores del Centro Administrativo, ICN 12684. Parque Nacional Natural El Tuparro, estación Centro Administrativo del INDERENA, cerros a 500 m al N del CAI 05° 21' 17.0" N; - 67° 51' 40.6" W, ICN 13941. Territorio Faunístico "El Tuparro"; Centro Administrativo, IAvH 2063.

***Saccopteryx canescens***. Boyaca: Los Trompillos, MHNG 1912.035; CASANARE: Paz de Ariporo, Corregimiento La Hermosa, finca Nicaragua. B. inundable, IAvH 8104. Magdalena: Bonda, MHNG 1073.34; MHNG 1073.32; MHNG 1073.33; MHNG 1073.35; MHNG 1073.36. PNN Isla de Salamanca Los Cocos, Sendero IAVH 5487; IAVH 5486; META: PNN La Macarena, 80 m N. del Campamento Isawa, Río Duda, IAvH 2277. Trinidad, Vereda Los Chochos, Finca Las Plumas, ICN 19265. Vereda El Banco de La Cañada, Finca La Palmita, ICN 19266-67. La Guajira: Río Ranchería, sector Calaguala, ICN 18614. Valle del Cerrejón, Arroyo Bruno, 18615. Magdalena: Santa Marta, PNN. Tayrona, Gairaca, ICN 7820-21. PNN Tayrona, Los Naranjos, ICN 7982. Meta: Restrepo, Vereda Caney Alto, ICN 10097. Sucre: Municipio San Marcos, Vereda La Florida, Ciénaga Gamboa, Granja Cocodrilia, 34 m.s.n.m., 08° 35' 49.9" N 75° 08' 31.2" W, ICN 17437. Vichada: Parque Nacional Natural El Tuparro, estación Centro Administrativo del INDERENA (CAI), al E del CAI sobre la carretera que conduce a la estación El Tapón del parque, ICN 13942.

***Saccopteryx leptura***. Amazonas: Corregimiento Tarapacá, Río Putumayo, sitio El Porvenir, ICN 15378. Antioquia: Municipio San Luis, Corregimiento El Prodigio, Vereda Las Confusas, Finca Corinto, 555 m, ICN 13301. Bolivar: Municipio Cartagena, Archipiélago de San Bernardo, isla Mucura, Finca Dablandia, ICN 16152-53. Cauca: Guapi, Isla Gorgona, UV 2 061, UV3265-66, UV 3277-83, UV 3294-95. Guapi, Río Guapi, Caserío El Naranjo, UV 10148. Piamonte, Puerto Bello, UV 11381. Isla Gorgona, ICN 4704. Chocó: Bahía Solano, El Valle, ICN 5875. Pacurita, CMCH 001334; CMCH 1337; CMCH 1315; CMCH 1317; CMCH 1141-42; 948; 956; Río Sucio IAvH 4905. Riosucio, Vereda Sautatá, Parque Nacional Natural Los Katíos, ICN 6909. Córdoba: Ayapel, Ciénaga de Ayapel, Caserío Playa Blanca, Finca Quiebrahacha, ICN 17215. Guainia: Serranía de Naquén, cerro, 450 m, ICN 12030. La Guajira: Albania, Ranchería sector Calaguala, ICN 18616-17. Uribia, Nazareth, ICN 5488-90. Maicao, Vda. Bruno, campamento Los Montes de Hernán, 230 m 11° 09' 0.58" N; - 72° 33' 23.7" W, ICN 14948-49. Magdalena: PNN. Isla de Salamanca, Los Cocos, IAvH 5485; Sucre: Tolú, Hacienda Estanzuela, Sector "El Bobo" Bosque aledaño a casa IAvH 3154. Meta: Municipio San Juan de Arama. Parte Norte de la Serranía La Macarena. Caño Guamalito, 550 m, ICN 12043. Tolima: Melgar, orillas del Río Sumapaz, 430 m, ICN 4073. Municipio Lérida, Quebrada El Sitio, 480 m, ICN 17652. Valle Del Cauca:

Cali, Ciudad Universitaria, ICN 5876. Tulua, Jardín Botánico Mateguadua, 1,050 m, ICN 1318. Vaupes: Mitú, en el Colegio José E. Rivera, ICN 16962.

## Appendix 2

Records obtained from museum databases, specimens reviewed and scientific literature (1,165), used as input in the generation of the models: American Museum of Natural History (AMNH;  $n = 216$ ); British Museum of Natural History (BM;  $n = 1$  selected records reported in the literature); (IAvH;  $n = 3$  selected records reported in literature); Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN;  $n = 449$ ); Field Museum of Natural History (FMNH;  $n = 55$ ); Kansas University (KU;  $n = 1$  selected record reported in the literature); Museo de Historia Natural Universidad de Caldas (MHNUCa;  $n = 1$  selected record reported in the literature); Museo de Historia Natural Universidad de la Universidad del Cauca (MHNUC;  $n = 4$ ); Muséum d' Histoire Naturelle de Genève (MHNG;  $n = 147$ ); Museo Javeriano de Historia Natural " Lorenzo Uribe Uribe" (MUJ;  $n = 10$  selected records reported in Pérez-Torres *et al.* 2007); National Museum Smithsonian Institution (USNM;  $n = 354$ ); Museum of Vertebrate Zoology (MVZ;  $n = 60$ ); Royal Ontario Museum (ROM;  $n = 3$  selected records reported in the literature); Texas Tech University Museum (TTU;  $n = 1$ ); University of Washington (UV;  $n = 16$ ); Zoological Museum (UWZM;  $n = 1$ ).

Models of potential distribution created for the 16 emballonurid species present in Colombia.



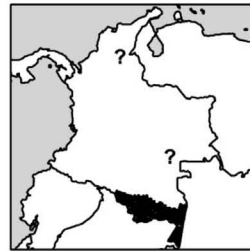
*Balantiopteryx infusca*



*Centronycteris centralis*



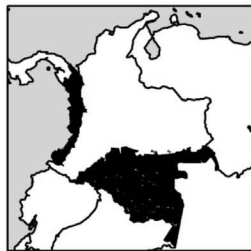
*Cormura brevirostris*



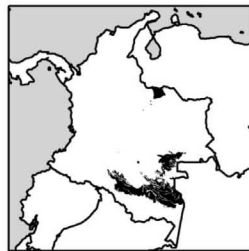
*Cyttarops alecto*



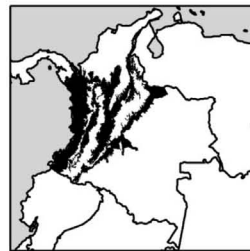
*Diclidurus albus*



*Diclidurus ingens*



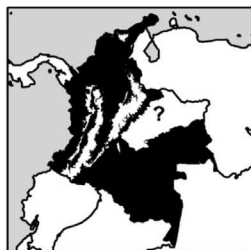
*Diclidurus scutatus*



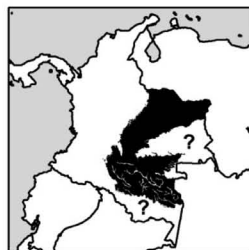
*Peropteryx kappleri*



*Peropteryx leucoptera*



*Peropteryx macrotis*



*Peropteryx pallidoptera*



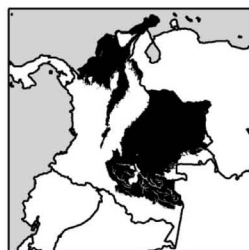
*Rhynchonycteris naso*



*Saccopteryx antioquiensis*



*Saccopteryx bilineata*



*Saccopteryx canescens*



*Saccopteryx leptura*

## Appendix 4

Confirmed Colombian emballonurid species presence absence matrix by natural region. Natural Regions in Colombia: Amazon (amz); Andean (and); Caribbean (car); Orinoquia (ori); Pacific (pac).

| Species                         | Natural Region |     |     |     |     |
|---------------------------------|----------------|-----|-----|-----|-----|
|                                 | amz            | and | car | ori | pac |
| <i>Balantiopteryx infusca</i>   | 0              | 0   | 0   | 0   | 1   |
| <i>Centronycteris centralis</i> | 0              | 1   | 1   | 0   | 0   |
| <i>Cormura brevirostris</i>     | 1              | 1   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Cyttarops alecto</i>         | 1              | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Diclidurus albus</i>         | 1              | 1   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Diclidurus ingens</i>        | 1              | 0   | 0   | 0   | 1   |
| <i>Diclidurus scutatus</i>      | 1              | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Peropteryx kappleri</i>      | 1              | 0   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Peropteryx leucoptera</i>    | 0              | 0   | 0   | 1   | 0   |
| <i>Peropteryx macrotis</i>      | 1              | 1   | 1   | 1   | 1   |
| <i>Peropteryx pallidoptera</i>  | 1              | 0   | 0   | 1   | 0   |
| <i>Rhynchonycteris naso</i>     | 1              | 1   | 1   | 1   | 1   |
| <i>Saccopteryx antioquensis</i> | 0              | 1   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Saccopteryx bilineata</i>    | 1              | 1   | 1   | 1   | 1   |
| <i>Saccopteryx canescens</i>    | 1              | 1   | 1   | 1   | 0   |
| <i>Saccopteryx leptura</i>      | 1              | 1   | 1   | 1   | 1   |
| Total spp.                      | 12             | 9   | 9   | 7   | 9   |
| Unique species                  | 2              | 1   | 0   | 1   | 1   |



# El tamaño del ámbito hogareño y el uso de hábitat de la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) en un bosque templado de Durango, México

Jorge Servín<sup>\*</sup>, Alejandro Bejarano<sup>1</sup>,  
Nicolás Alonso-Pérez<sup>2</sup> y Elías Chacón<sup>3</sup>

**Introduction:** The gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*) is distributed throughout Mexico, and yet there is little information about its life history and behavioral ecology. Basic knowledge about losses in distribution, preferred habitat features, and home range size are badly needed. This study describes the use of habitat and home range size of gray fox inhabiting the temperate forests in the La Michilla Biosphere Reserve, Durango, and makes comparisons with these features as described for this species in the United States of America and in Canada.

**Methodology:** Radio-collars were attached to six adult foxes. They were monitored using radiotelemetry and triangulation of radio fixes. Intensive tracking involved hourly locations over 24 hr periods. Day and night time fixes were analyzed separately. Different seasons of the year were also sampled. Locations of each individual were transferred to maps, and 95% of locations were used calculate minimum convex polygons for home range estimates. Habitat usage was determined with a vegetation map of the area.

**Results:** Our gray foxes exhibited an average home range size of 135 hectares ( $n = 6$ ). Males averaged 90 ha ( $n = 4$ ), and females averaged 224 ha ( $n = 2$ ). Females averaged larger range sizes at all seasons of the year. There was significant seasonal variation in home range size ( $P < 0.001$ ). Seven habitats were used by the foxes, and this usage pattern was significantly heterogeneous ( $P < 0.001$ ). They preferred pine-oak forests while grassland with pine-oak regeneration and crop areas were less used.

**Discussion and conclusions:** The home range size and habitat use found in this study in Durango does not differ significantly from those reported by other studies elsewhere in North American temperate forests. We intend to continue marking and monitoring more individuals in our study area in the future, and this should increase the reliability of the information reported here.

**Key words:** canid, carnivore, gray fox, home range, mesopredator, Mexico, mixed forests, radiotelemetry, Sierra Madre Occidental.

## Resumen

Para conocer y comparar el tamaño del ámbito hogareño de la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) en las montañas de México, con lo reportado para esta especie en

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre; Departamento El Hombre y Su Ambiente; Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco, Calzada del Hueso #1100, Ciudad de México, 14910, México. E-mail: jservin@correo.xoc.uam.mx (JS).

<sup>2</sup>Escuela de Biología; Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Bulevar. Valsequillo y Avenida San Claudio Edificio 112-A, Puebla 72570, Puebla, México.

<sup>3</sup>SEMARNAT, Delegación Federal en Durango, Bulevar Durango # 198. Durango 34170, México. E-mail: elias.chacon@durango.semarnat.gob.mx (EC).

\*Corresponding author

Norteamérica (Canadá y Estados Unidos de Norteamérica), en un bosque templado de la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, en Durango, se marcaron a seis individuos adultos de zorra gris con radio-collares de telemetría. Todos los individuos se monitorearon y se siguieron por medio del método de triangulación, con antenas tipo “H” y un radio receptor portátil modelo TR-2. El monitoreo incluyó tanto seguimientos intensivos de 24 h con localizaciones cada hora, así como también localizaciones aisladas durante el día o noche, acumulando localizaciones para conocer el tamaño de ámbito hogareño en las diferentes estaciones a lo largo del año. Las localizaciones se trasladaron a mapas, se usó el método del menor polígono convexo usando el 95% de las localizaciones para estimar y obtener el tamaño de su ámbito hogareño y con la ayuda de un mapa de vegetación de la zona se determinó el uso del hábitat. Los resultados indicaron que el tamaño promedio del ámbito hogareño de la zorra gris en la Reserva de la Biosfera “La Michilía” fue de 135 Ha ( $n_z = 6$ ). Los machos tuvieron un promedio de AH de 90 Ha ( $n_M = 4$ ), mientras que para las hembras el promedio de AH fue de 224 Ha ( $n_H = 2$ ). En general, para este parámetro (AH), las hembras presentaron áreas mayores que los machos a lo largo del año. Se encontró que el tamaño de ámbito hogareño varió significativamente a lo largo del año ( $P < 0.001$ ). La zorra gris utilizó siete tipos de hábitat, en donde la frecuencia de uso, tuvo una variación significativa ( $P < 0.001$ ). Se observó una marcada preferencia por el bosque de encino-pino. El tamaño de ámbito hogareño encontrado en este estudio en Durango, México, no difiere significativamente de lo reportado por otros estudios realizados en Canadá y Estados Unidos de Norteamérica.

**Palabras clave:** Bosques templados, cánido, carnívoro, mesodepredador, México, radiotelemetría, Sierra Madre Occidental.

## Introducción

La zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) se distribuye desde el suroeste de Canadá hasta el noroeste de Venezuela y Colombia, y en México es cosmopolita (Leopold 1977; Hall 1981; Servín y Chacón 2005). Los ejemplares presentes en México en general son grises y con una mancha negra en el dorso de la cola; el pecho y la garganta son blancos; los costados tienen una mancha café canela. La longitud total varía entre 800 a 1125 mm, y el peso corporal entre 2 a 4 kg (Trapp y Hallberg 1975). Se considera más abundante en sitio con topografía rocosa y con diferentes tipos de vegetación, prefiriendo lugares con una cubierta arbustiva densa, es posible encontrarlos desde bosques templados hasta matorrales xerófilos. Es considerada como omnívora, cuyo espectro va desde plantas, semillas, frutos silvestres, conejos, ratones, tuzas, aves, lagartijas e insectos, ocasionalmente consume carroña; cuando habita cerca de las poblaciones urbanas consume desperdicios orgánicos (Wood 1958; Leopold 1977).

Es considerado perjudicial al hombre, porque en determinadas circunstancias pueden ocasionar daños a las granjas de pollos, patos y guajolotes (Wood 1958). Tiene actividad principalmente nocturna, aun cuando en algunas regiones se ha reportado actividad diurna (Trapp y Hallberg 1975; Fritzell y Haroldson 1982).

La subespecie que ocurre en la zona del presente estudio es *U. c. madrensis* que vive en toda la Sierra Madre Occidental incluyendo Durango (Baker y Greer 1962; Álvarez y



Polaco 1984). A pesar de su amplia distribución en América y en particular en México, se han realizado pocos estudios sobre la especie en relación a su biología y menos aún aquellos que traten de aspectos de su ecología conductual como sus movimientos, desplazamientos, uso de hábitat y tamaño de su ámbito hogareño. En particular de un parámetro difícil de cuantificar como es, el tamaño del ámbito hogareño que la traducción más usada del término “home range” y se considera como aquella área ocupada por un individuo en sus actividades normales de búsqueda de alimento, pareja, reproducción y cuidado de crías; los viajes exploratorios fuera de estas áreas no están incluidos dentro de este espacio (Burt 1943).

El objetivo del presente estudio fue determinar el tamaño del ámbito hogareño y el uso de hábitat de la zorra gris (*U. cinereoargenteus*) así como sus variaciones estacionales a lo largo del periodo anual en los bosques templados con baja actividad humana de la Sierra Madre Occidental del estado de Durango.

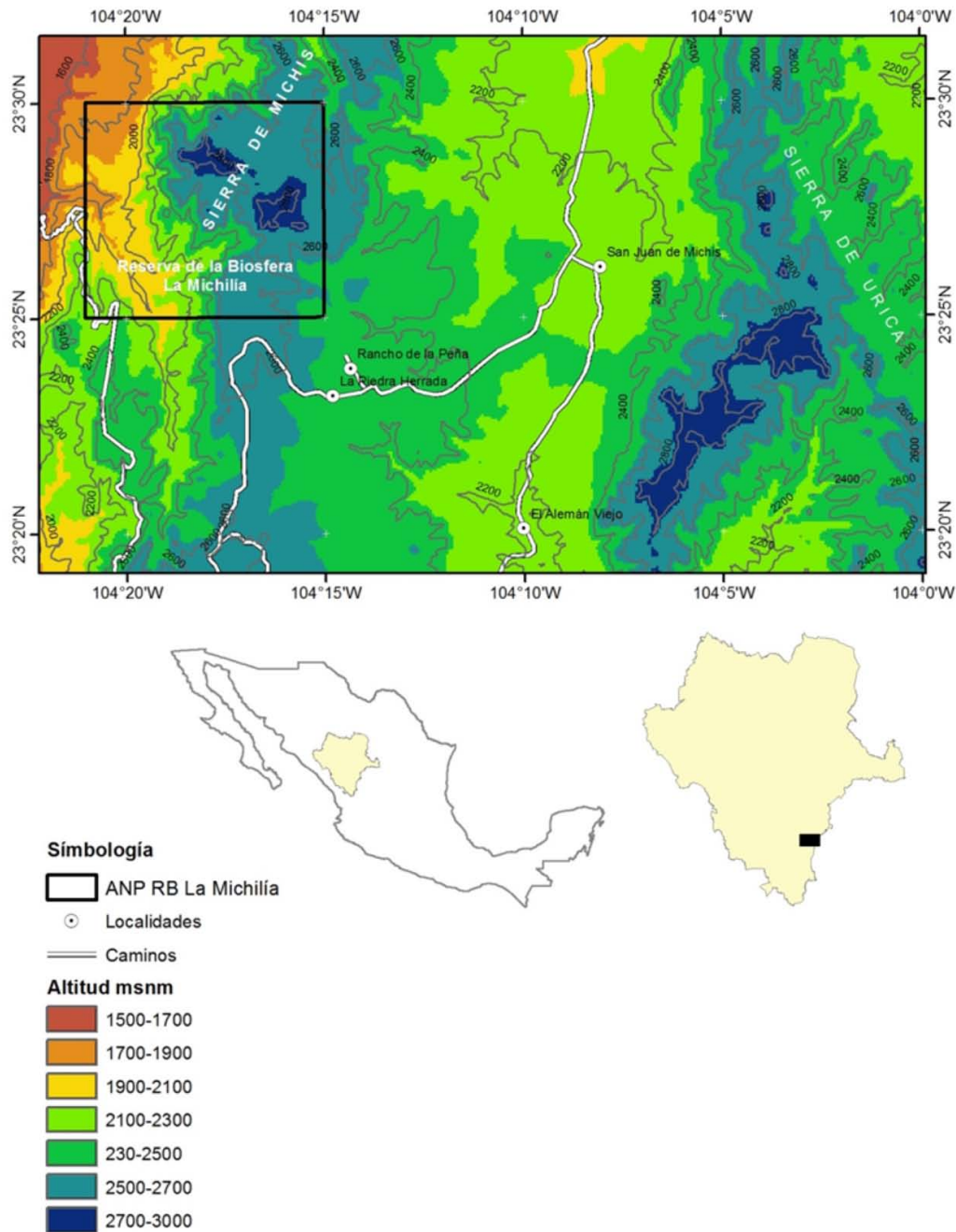
## Material y Métodos

**Área de estudio.** El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, en el estado de Durango, entre los paralelos 23.4167° y 23.5000° de latitud Norte y los meridianos -104.2500° y -104.3500° de longitud Oeste, sobre la Sierra de Michis, municipio de Súchil, Durango. La reserva cuenta con una superficie de 42,000 Ha de terreno heterogéneo, con abruptos cañones y depresiones profundas que dan lugar a pequeños valles y mesetas. Tiene una variación de la altitud de los 1,724 msnm hasta los 2,950 msnm. Fisiográficamente, el área de la reserva quedó delimitada por dos cordones montañosos de la zona de transición entre la Sierra Madre Occidental y la altiplanicie del Norte de México. Estas dos cadenas montañosas son la Sierra de Úrica, que marca los límites entre los Estados de Durango y Zacatecas, caracterizada por superficies suaves con pendientes poco pronunciadas; mientras que la otra sierra es la de Michis, cuyo relieve presenta depresiones profundas y pendientes pronunciadas y es en ésta donde se encuentra la zona núcleo de la reserva (Halfpter 1978; Fig. 1).

El área tiene un clima que va del templado semi-seco, al templado sub-húmedo (Cw; García 1988), con temperatura media anual de 12° C y una precipitación media anual que oscila de los 600 a los 900 mm. En cuanto a régimen de lluvias, existen dos estaciones bien marcadas, la época de sequía que se acentúa de febrero a mayo y la época de lluvias, que abarca los meses de junio a septiembre, presentando también lluvias invernales que constituyen menos del 5% del total anual. Dentro de la reserva existen ríos y arroyos permanentes como “El Laurel”, “Ciénegas”, “La Tasa”, “El Pitorreal”, “La Ciénega de los Caballos”, “El Taray” y el “De las Víboras”, donde las especies de mamíferos silvestres encuentran agua durante la época de sequía. También existen las lagunas temporales y bordos artificiales que sirven de abrevaderos para el ganado (Halfpter 1978, González-Elizondo et al. 1993).

La vegetación es de bosques de pino-encino (*Pinus* spp. y *Quercus* spp.). Las especies dominantes en la vegetación varían de acuerdo con la altitud, geomorfología y las condiciones microclimáticas, que dan como resultado la existencia de 47 tipos de unidades fisonómico-florísticas y reunidas para este estudio en 22 hábitats. Destacan el bosque de pino-encino (*Pinus engelmannii*, *P. arizonica*, *P. chihuahuana* y varias especies del género *Quercus*), el bosque de encino-pino, el bosque de encino-pino-cedro (*Q.*

*rugosa*, *P. engelmannii*, con *P. chihuahuana* y *Juniperus deppeana*), el manzanillar (*Arctostaphylos pungens*), el pastizal con bosque de encino-cedro (*Q. sideroxyala* y *J. deppeana*) y pastizales (*Boutelua* sp., *Muhlenbergia* spp. y *Aristida* spp; González-Elizondo et al. 1993).



**Figura 1.** Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, en la Sierra Madre Occidental del estado de Durango, México, donde se radio marcaron seis individuos de zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*).

*Captura y marcaje de individuos.* Para capturar a las zorras, se usaron 18 trampas de quijada de acero conocidas como cepos del #2 y #3 (Victor® Inc Soft-Catch Traps), enterradas y colocadas al paso, sin atrayentes sobre pequeñas veredas, de tránsito de estos carnívoros en los bosques de encino-pino y en sus bordes. Las trampas fueron colocadas individualmente o en pares durante la temporada seca de 1991, 1992 y 1993

(enero a principios de junio), distribuidas en un área de aproximadamente 5 km<sup>2</sup>; se trampeo solo en esta época ya que en terreno mojado o húmedo el acero de las trampas se oxida y se hacen lentas o no funcionan tan rápido y la posibilidad de captura disminuye notablemente. Fueron revisadas diariamente, durante la mañana; los individuos capturados, fueron contenidos físicamente con un “domador” y posteriormente con la contención química, que consiste en aplicarles una inyección intramuscular en los cuartos traseros, de una mezcla preparada en el momento de Clorhidrato de Ketamina (Imalgen®) y Clorhidrato de Xilacina (Rompun®; Servín y Huxley 1992). Una vez sedados, a cada animal se le cubrieron los ojos para evitar daños a las retinas, debido a que los ojos permanecen abiertos, las pupilas expuestas y permanecen dilatadas bajo el efecto de las drogas (Servín y Huxley 1992). Adicionalmente, se le sujetó el hocico por medio de un bozal para tener un manejo más seguro. Posteriormente, se tomaron sus principales medidas somáticas (mm), el peso (g), sexo y edad según el desgaste de sus piezas dentales. Finalmente, se les colocó un collar radiotransmisor que emite señales de radio en la frecuencia de 150 - 152 MHz (Telonics®, Mesa Arizona, USA). Cada collar pesó 125 g, lo que representó menos del 5% del peso del animal. Los individuos marcados fueron liberados en el mismo día y sitio de su captura.

*Radiotelemetría.* La señal de los radiocollares fue captada por un receptor portátil modelo TR-2 (Telonics®) conectado por un cable coaxial a una antena direccional del tipo “H” de dos elementos. La localización de los animales en el campo se efectuó por medio del método de la triangulación, que consiste en tomar las direcciones en grados, con ayuda de una brújula, de al menos dos rumbos y desde dos diferentes estaciones fijas con ubicación conocida, que determinan la dirección en la cual se encuentra el animal desde cada una de ellas (Mech 1983). Las estaciones fijas están localizadas en un mapa del área y permanecen constantes. Para el área de estudio, se cuenta con un sistema de 75 estaciones fijas, colocadas a una distancia de 500 metros entre ellas, cubriendo un área de 150 km<sup>2</sup> (Servín y Huxley 1995; Servín et al. 2003). Se obtuvieron al menos 50 localizaciones por individuo y por estación (primavera, verano, otoño invierno), para tener datos suficientes y estimar el tamaño de ámbito hogareño (White y Garrot 1990) y acumular robustez estadística de los datos (Sokal y Rohlf 1981; Zar 1999).

Se utilizó un vehículo para desplazarse lo más pronto posible entre una estación y otra, transcurriendo un tiempo de 3 a 5 minutos aproximadamente entre la toma de ambos rumbos. Sólo se consideraron los pares de lecturas cuya diferencia fue mayor a 20° y menor de 160°, se tomó este criterio para reducir el error de localización producido por la técnica de triangulación (White y Garrot 1990). Aquellos pares de rumbos que no cubrieron esta condición fueron descartados en el momento mismo de la lectura, y se usaron otros puntos para obtener una localización confiable. En gabinete, estos rumbos se trazan a partir de los puntos conocidos y se proyectan las líneas, de tal forma que cuando se cruzan en el espacio, este sea el punto en el cual el animal se encontraba a esa fecha y hora determinadas, localizándose espacialmente. Así, los datos de movimientos y localizaciones de cada animal se transfirieron a mapas individuales de escala 1:10,000.

Se localizaron las zorras de manera aislada, es decir en cualquier tiempo del día o de la noche y también se realizaron cuando fue posible, seguimientos intensivos de 24

horas, localizando cada zorra a intervalos de una hora. Cabe hacer mención que estos seguimientos fueron pocos, ya que frecuentemente, se perdía la señal y la secuencia del monitoreo y esto impedía tener una secuencia de 25 localizaciones que son el total de un seguimiento exitoso de 24 h. Todas las localizaciones obtenidas se agruparon por sexos y por periodos estacionales: primavera (21 Marzo al 20 Junio), verano (21 Junio al 20 Septiembre), otoño (21 Septiembre al 20 Diciembre), invierno (21 Diciembre al 20 Marzo; Fig. 2). Esta nube de puntos fue sobre la cual se efectuaron las estimaciones de tamaño del ámbito hogareño, las comparaciones, el análisis espacial y la descripción estadística.

Para cuantificar el tamaño del ámbito hogareño, se utilizó el método del menor polígono convexo (MPC; Mech 1983; White y Garrot 1990), incluyendo sólo el 95% de las localizaciones. Se eliminaron aquellos puntos más externos o periféricos y que pudieron ser el resultado de movimientos no cotidianos como viajes esporádicos del individuo que no corresponde estrictamente a su ámbito hogareño o que fueron producto de errores de localización (Burt 1943; Mech 1983; White y Garrot 1990; Servín y Huxley 1995). El criterio seguido para la eliminación de este tipo de localizaciones, fue seleccionar los puntos más externos o más alejados al centro de actividad (Hayne 1949). El centro de actividad es, el promedio aritmético de las coordenadas de "X" y "Y", de todas las localizaciones que conforman cada mapa. Es decir, aquellos puntos que tuvieran una distancia mayor al doble de la desviación estándar al centro de actividad, fueron eliminados (Mech 1983; White y Garrot 1990).

Para cuantificar el uso del hábitat se utilizó un mapa de vegetación de la zona de estudio, a escala de 1:10,000; al que se le sobrepuso el mapa de localizaciones de cada zorra marcada. En esta sobreposición se cuantificó, para cada tipo de hábitat, el número de veces que los individuos fueron localizados en ese particular hábitat; de tal manera que se obtuvieron las frecuencias y porcentaje de uso en los diferentes hábitats. Estos datos también fueron agrupados para su análisis anual y estacional.

*Análisis de datos.* Se utilizaron los valores de las estimaciones del ámbito hogareño obtenidos a lo largo de las estaciones y al año. Mientras que las comparaciones entre el tamaño de AH en las estaciones y entre este estudio con otros desarrollados en Norteamérica, fueron hechas con la prueba de bondad de ajuste de "ji cuadrada", para probar la hipótesis de nulidad acerca de la no variación del tamaño del ámbito hogareño y el uso del hábitat a lo largo del año (Sokal y Rohlf 1981; Zar 1999).

Cabe hacer mención que los monitoreos frecuentemente fueron interrumpidos por las condiciones climatológicas, tales como fuertes viento, lluvias torrenciales y tormentas eléctricas, todas ellas frecuentes en la zona de estudio, así como por la compleja topografía que hace rebotar las señales de radio y en otros casos las enmascara (Fig. 2).

## Resultados

Cuatro machos y dos hembras, todos individuos adultos de *Urocyon cinereoargenteus*, fueron capturados en veredas dentro de la zona de bosques templados (pino-encino, encino-pino y encinares) y sus bordes, no se obtuvieron capturas en pastizales o bosques de pino, a pesar que hubo trampas en esos sitios. En esos hábitats se tuvieron capturas de coyote (*Canis latrans*), mapaches (*Procyon lotor*) y Zorrillos (*Mephitis* spp.). Los sitios

de captura de zorras variaron de una altitud de 2,100 msnm a 2,450 msnm. El peso de las hembras varió de los 2,800 g hasta los 3,700 g, mientras que para los machos fue de 3,500 g a los 3,800 g. Con base en las medidas obtenidas en estas capturas, los machos fueron más pesados y largos que las hembras (Tabla 1). Respecto a los fármacos mezclados (Ketamina y Xilacina) aplicados, se observó que mantuvieron inmovilizadas a las zorras un promedio de,  $83 \pm 41$  min, con una dosis promedio de Ketamina ( $1.28 \pm 0.79$  mg / kg p. c.) y Xilacina ( $0.65 \pm 0.19$  mg / kg p. c.; Tabla 1). Se obtuvieron a 293 localizaciones para todos los individuos capturados y monitoreados de Marzo de 1991 hasta Diciembre de 1993 con las que se realizaron las estimaciones de los tamaños y uso de hábitat del ámbito hogareño (Fig. 2).

**Figura 2.** Se muestran los períodos de seguimiento por radiotelemetría de cuatro machos y dos hembras de zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) equipadas con radio collar en Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México.

| Zorra Gris | 1991      |        |       |          | 1992      |        |       |          | 1993      |        |       |          |
|------------|-----------|--------|-------|----------|-----------|--------|-------|----------|-----------|--------|-------|----------|
|            | Primavera | Verano | Otoño | Invierno | Primavera | Verano | Otoño | Invierno | Primavera | Verano | Otoño | Invierno |
| M-107      |           |        |       | ■        | ■         | ■      |       |          |           |        |       |          |
| M-062      |           |        |       |          | ■         | ■      | ■     |          |           | ■      |       |          |
| M-061      | ■         |        |       | ■        |           |        |       |          |           |        |       |          |
| M-072      |           |        |       |          |           |        |       |          |           | ■      | ■     |          |
| H-162      | ■         |        |       |          |           |        |       |          |           |        |       |          |
| H-069      |           |        |       |          |           |        |       |          |           | ■      | ■     | ■        |

*El tamaño del ámbito hogareño.* Se obtuvo un tamaño promedio anual para la zorra gris en el bosque templado que fue de 135.03 Ha ( $n = 6$ ). Para los machos se encontró un promedio anual de ámbito hogareño de 90.30 Ha ( $n = 4$ ). En tanto que las hembras, tuvieron un promedio anual de 224.50 Ha ( $n = 2$ ; Tabla 2). Al comparar estos valores se encontró que entre las hembras y los machos existen diferencias estadísticamente significativas ( $\chi^2 = 279.67$ ; g. l. = 1;  $P > 0.0001$ ).

*El tamaño del ámbito hogareño estacional.* A lo largo de las estaciones del año, se encontró una variación significativa del tamaño del ámbito hogareño de la zorra ( $\chi^2 = 495.79$ ; g. l. = 3;  $P < 0.001$ ). Durante la primavera, el tamaño del AH para las hembras fue mayor (250 Ha) que el encontrado para los machos (100.58 Ha). Durante el verano el tamaño del AH para la hembra marcada disminuyó a 190 Ha, pero aun así, es de mayor tamaño al estimado para el macho marcado (M-062) que fue de 39 Ha. En el período del otoño, se obtuvieron localizaciones para una hembra (H-069), para cuantificar un tamaño de ámbito hogareño de 268 Ha, mientras que para el macho que aportó datos su tamaño fue de 45 Ha. Finalmente en el período de invierno, los machos promediaron un tamaño de 51.7 Ha y para las hembras fue de 190 Ha (Fig. 3).

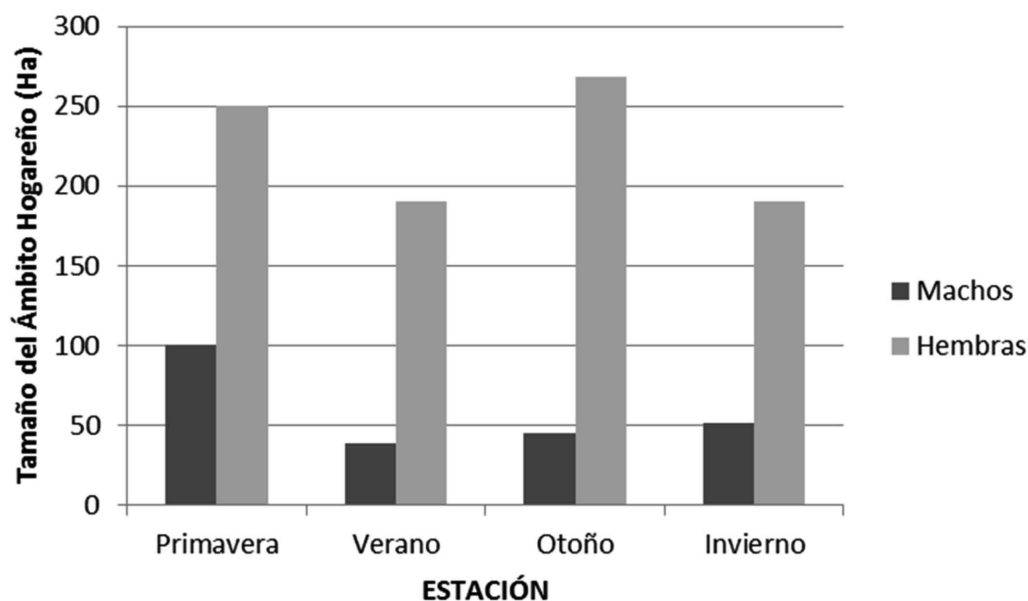
*Uso de Hábitat.* De un total de 22 tipos de hábitats que se reconocen en la Reserva de la Biosfera de "La Michilía", la zorra gris utilizó siete hábitats, que fueron los siguientes: bosque de encino (BQ), bosque de encino-pino (BQP), bosque de pino-encino (BPQ), bosque abierto con pastizal de encino-pino (BQP-P), pastizal-matorral con bosque de encino joven (PMQ-BQ), pastizales (P) y tierras de cultivo (A; González-Elizondo et al. 1993). Al incluir todos los hábitats se encontró que la

frecuencia de uso de los hábitats varió significativamente ( $X^2 = 342.22$ , g. l. = 6,  $P < 0.001$ ) durante el año y la zorra gris mostró que el hábitat preferido fue el bosque de encino-pino (Fig. 4; Tabla 3).

| Individuos | Peso (g) | Longitud total (mm) | Edad | Dosis de KHCL (ml/kg) | Dosis de XHCL (ml/kg) | Tiempo de inducción (min:seg) | Tiempo de manejo (min) |
|------------|----------|---------------------|------|-----------------------|-----------------------|-------------------------------|------------------------|
| M-107      | 3500     | 950                 | AD   | 0.6                   | 1.0                   | 9:45                          | 118                    |
| M-062      | 3600     | 1040                | AD   | 2.0                   | 0.6                   | 4:02                          | 63                     |
| M-072      | 3800     | 950                 | AD   | 0.7                   | 0.7                   | 6:31                          | 147                    |
| M-061      | 3600     | 1040                | AD   | 2.0                   | 0.6                   | 4:20                          | 63                     |
| H-162      | 3700     | 955                 | AD   | 2.0                   | 0.6                   | 8:40                          | 75                     |
| H-069      | 2800     | 1010                | AD   | 0.4                   | 0.4                   | 2:30                          | 35                     |

**Tabla 1.** Se muestran los principales datos de género (M = Machos; H = Hembra), valores morfológicos de peso, longitud total, edad, y las dosis aplicadas de Hidrocloruro de Ketamina (KHCL, Imalgen®) y Hidrocloruro de Xilacina (XHCL, Rompun®), tiempo de inducción (tiempo en que tarda en caer inconsciente), tiempo de manejo (tiempo que dura inmobilizado e inconsciente), en los individuos de zorra gris capturados en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México.

El bosque de encino-pino (BQP) fue el hábitat en el que se localizó con mayor frecuencia a las zorras, con un 44% del total de localizaciones. El segundo tipo de hábitat más utilizado fue el bosque de encino, donde las zorras fueron localizadas un 31%. Los hábitats de bosque abierto con pastizal de encino-pino (BQP-P) y los de pastizales (P) mostraron frecuencias de utilización similares, con aproximadamente el 11%. Mientras que los hábitats donde las zorras se localizaron de manera ocasional fueron el bosque de pino-encino (BPQ), el pastizal-matorral con bosque de encino joven (PMQ-BQP) y las tierras de cultivo de avena (A), con frecuencias observadas menores al 1.7% (Fig. 4) y se consideró que su presencia fue aleatoria.



**Figura 3.** Tamaño del ámbito hogareño para hembras y machos de zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) a lo largo de las estaciones del año (distintos años), en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México.

*Uso estacional del hábitat.* En los bosques templados se encontraron diferencias significativas en el uso estacional del hábitat durante las estaciones del año ( $X^2 = 133.5$ , g. l. = 5,  $P < 0.05$ ). Siendo que el hábitat más frecuentemente usado por las zorras fue el bosque de encino-pino (BQP), seguido del bosque de encino (BQ), mientras que con un moderado uso se tuvo al bosque de encino-pino con pastizal natural (BQP-P) y al pastizal natural (P). Finalmente con visitas marginales y escasas fueron los bosques de

pino-encino (BPQ), campos de cultivo de avena (A) y Pastizal abierto con matorral de encino y con Bosque de Encino-Pino. (PMQ-BQP; Fig. 3; Tabla 3).

Durante la primavera, utilizaron seis tipos de hábitat, mostrando una marcada preferencia hacia el bosque de encino (BQ) (Tabla 3), ya que ahí se localizaron el 48% con respecto a los otros hábitats disponibles, en tanto que, el bosque de encino-pino (BQP), presentó un porcentaje de utilización del 26%. Los hábitats con vegetación abierta y el bosque de pino-encino (BPQ), fueron visitados con frecuencias bajas; para el bosque de pino-encino (BPQ) se registró un uso del 5.2%, mientras que el bosque abierto con pastizal de encino-pino (BQP-P) fue de 9.4%, los pastizales (P) de 10.4% y las tierras de cultivo (A) en un 1%.

**Tabla 2.** Se muestran los valores del tamaño del ámbito hogareño (Ha) a lo largo de las estaciones del año, de individuos machos (M) y hembras (H) radio marcados de zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México.

| Individuos Zorra | Tamaño de Ámbito Hogareño (Ha) |        |        |          |        |
|------------------|--------------------------------|--------|--------|----------|--------|
|                  | Primavera                      | Verano | Otoño  | Invierno | Anual  |
| M-061            | 11.30                          | --     | 45.00  | --       | 28.50  |
| M-107            | 75.00                          | --     | --     | 36.20    | 55.60  |
| M-062            | 111.00                         | 39.00  | --     | 67.30    | 72.43  |
| M-072            | 205.00                         | --     | --     | --       | 205.00 |
| H-162            | 250.00                         | --     | --     | 190.00   | 220.00 |
| H-069            | --                             | 190.00 | 268.00 | --       | 229.00 |
| Machos           | 100.58                         | 39.00  | 45.00  | 51.75    | 90.30  |
| Hembras          | 250.00                         | 190.00 | 268.00 | 190.00   | 224.50 |
| Promedio         | 130.46                         | 114.50 | 156.00 | 97.83    | 135.03 |

En verano, las zorras utilizaron significativamente con mayor frecuencia el bosque de pino-encino (BQP), con un 61.3%, con respecto a los demás hábitats que se encontraban disponibles ( $X^2 = 95.75$ , g. l. = 5,  $P < 0.05$ ). Por otra parte, el bosque abierto con pastizal de encino-pino (BQP-P) y el bosque de encino (BQ) presentaron porcentajes de uso similares con 13.4 y 11.9%, respectivamente. Nuevamente, los hábitats con vegetación abierta, pastizales y matorrales con bosque de encino joven (PMQ-BQP), los pastizales (P) y tierras de cultivo (A), fueron escasamente visitados, observándose porcentajes de 1.5, 10.4 y 1.5%, respectivamente (Tabla 3).

Durante el otoño, los datos que se obtuvieron fueron solo para un macho (M-062) y una hembra (H-069), el uso del hábitat disminuyó fuertemente, ya que sólo usaron dos hábitats, mayormente el bosque de encino-pino (BQP) con 80% de las localizaciones y el bosque de encino-pino con pastizal (BQP-P) con 20% de localizaciones.

En el invierno, la zorra gris utilizó con mayor frecuencia el bosque de encino (BQ) ( $X^2 = 7.36$ , g. l. = 2,  $P < 0.05$ ). En este período se obtuvo un incremento de 69.4%, que fue el mayor en este tipo de hábitat (BQ), con respecto a las estaciones anteriores, tanto que el hábitat de pastizal puro (P) fue incluido dentro de las áreas de actividad de las zorras alcanzando su porcentaje de utilización más alto durante el año, con 30.6% (Tabla 3).

## Discusión

En este estudio se aportan resultados nuevos e interesante para la especie, que sin embargo deben ser tomados con cautela, ya que en los pocos individuos estudiados y se presentó cierta discontinuidad en su monitoreo y en las localizaciones de los animales radiomarcados, por diferentes causas, entre las que destacan, las condiciones metereológicas, la heterogénea topografía de la región, la mortalidad, así como a los movimientos de las zorra en la zona.

| HABITAT | PRIMAVERA | VERANO | OTOÑO | INVIERNO | ANUAL  |
|---------|-----------|--------|-------|----------|--------|
| BQP     | 26        | 61.2   | 80    | 0        | 41.80  |
| BQ      | 48        | 12     | 0     | 69.4     | 32.35  |
| BQP-P   | 9.4       | 13.4   | 20    | 0        | 10.70  |
| P       | 10.4      | 10.4   | 0     | 30.6     | 12.85  |
| BPQ     | 5.2       | 0      | 0     | 0        | 1.30   |
| A       | 1         | 1.5    | 0     | 0        | 0.63   |
| PMQ-BQP | 0         | 1.5    | 0     | 0        | 0.38   |
| SUMA    | 100       | 100    | 100   | 100      | 100.00 |

**Tabla 3.** Se muestran los valores del porcentaje de uso del hábitat, a lo largo de las estaciones del año de los individuos marcados con radio collares de zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México. Bosque de encino-pino (BQP); Bosque de Encino (BQ); Bosque de encino-encino con pastizal (BQP-P); pastizal (P); bosque de pino-encino (BPQ); campo de cultivo de avena (A) y (PMQ-BQP)

Los valores estimados en este estudio para el tamaño del ámbito hogareño (AH) estuvieron dentro de los valores conocidos para esta especie en Norteamérica (Fox 1975, Trapp y Hallberg 1975, Fuller 1978, Haroldson y Fritzell 1984). En la Michilía, Durango, las hembras mostraron tener un tamaño de ámbito hogareño mayor que el de los machos y estos hallazgos son similares con otros estudios (Trapp y Hallberg 1975).

Con el seguimiento intensivo entre estaciones del año, se encontró que además de variaciones en el tamaño de los ámbitos hogareños, también cambian su posición espacial, ya que generalmente las zorras usan una fracción de la composición total anual de su ámbito hogareño durante cualquier mes, es por esta razón que los tamaños pueden variar mucho y llegar a ser grandes o pequeños, como lo encontramos en este estudio y en otro similares reportados en la literatura (Haroldson y Fritzell 1984).

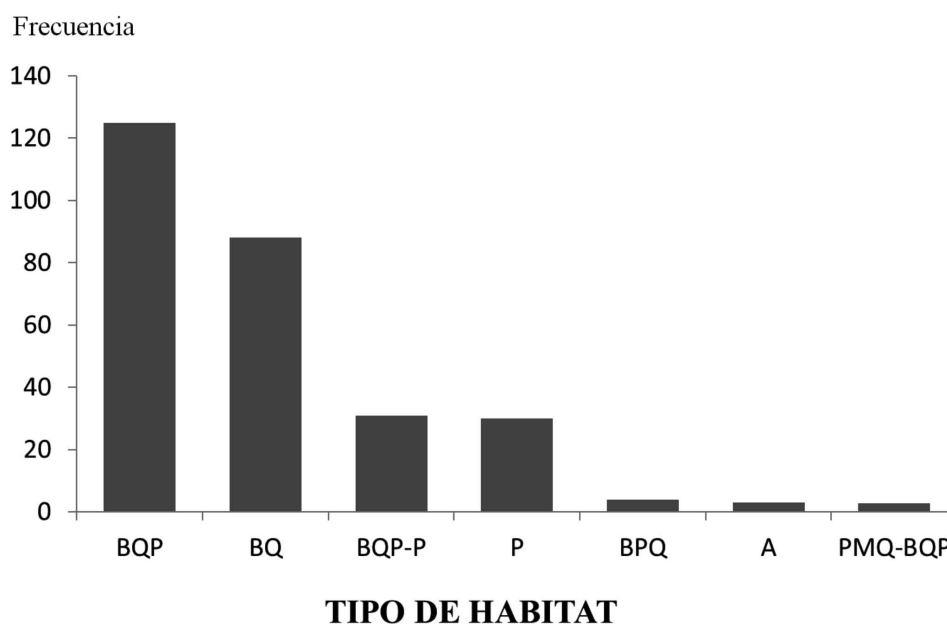
Se encontró que una de las hembras marcada aportó datos interesantes durante la estación de primavera, obteniéndose valores altos en el tamaño de su ámbito hogareño en comparación con los machos. Esta hembra reproductiva (H-162), durante los últimos días de su gestación y el inicio de la cría de cachorros, efectuó largos y rápidos desplazamientos, tanto nocturnos como diurno, para visitar cuerpos de agua que se encontraban alrededor de su ámbito hogareño y particularmente de su madriguera, causa por lo que esta hembras tuvo tamaños muy grandes de ámbito hogareño. Mientras los machos muestran que no mostraron este tipo de movimientos en el área y esto sugiere la poca colaboración de éstos en la crianza de su progenie y quizá baja sociabilidad.

Respecto al uso de hábitat, todos los animales marcados, mostraron una preferencia a moverse en los bosques con buena cobertura vegetal y visitando menos los sitios abierto o con poca cobertura vegetal, como los pastizales y áreas de cultivo. Esto también sugiere la importancia que tienen los bosques para su protección o resguardo y alimentación principalmente. Cabe mencionar que el bosque de encino-pino (BQP) y el



bosque de encino (BQ) fueron los hábitats más abundantes y disponibles, estos hábitats fueron usados en proporción de su abundancia. Haroldson y Fritzell (1984), obtuvieron en su estudio que las zorras utilizaron más frecuentemente los bosques maduros de roble-nogal, que el bosque joven de esta misma vegetación, estos autores afirman que los bosques son el hábitat de mayor importancia para las zorras dentro de sus ámbitos hogareños. También mencionan, que las zorras grises, tanto machos como hembras, utilizan mayormente los bosques maduros que las tierras de cultivo que se encontraban disponibles en su zona de estudio. Características similares encontramos en el presente estudio, ya que las zorras de la Michilía tendieron a usar mayormente el Bosque de Encino y Bosque de Encino-Pino, ambos en mejores estados de sucesión y conservación que el resto de los hábitats disponibles.

**Figura 4.** El uso del hábitat anula obtenido por medio de las frecuencias de localización de la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus madrensis*) en siete tipos de hábitat que usó en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México. Corresponden a Bosque de Encino (BQ), Bosque de Encino-Pino (BQP), Bosque de Pino-Encino (BPQ), Bosque abierto con pastizal de Encino-Pino (BQP-P), Pastizal-Matorral con Bosque de Encino joven (PMQ-BQP), Pastizales (P) y Tierras de cultivo (A; González-Elizondo et al. 1993).



Finalmente, la zorra gris a lo largo de todo el año utilizó con mayor frecuencia el bosque de encino-pino (BQP), específicamente durante la primavera, verano y otoño. Mientras que en el invierno nuestros registros sugieren que el hábitat que usaron fue el bosque de encino, que potencialmente les da más cobijo y muchos de los encino tienen huecos que las zorras utilizan para resguardarse del frío y viento. Así en la zona de estudio este tipo de hábitat les ofrece más recursos alimenticios y de refugio, tanto en el suelo como en la copa de los árboles, lo que les da ventaja funcional como lo encontró Yeager (1938).

Es necesario continuar marcando individuos de esta especie, para incrementar el conocimiento sobre la ecología conductual de la zorra gris en las montañas de México.

## Agradecimientos

Este estudio recibió apoyo del Instituto de Ecología, A. C., a través del Proyecto Michilía, también fue apoyado por la CONABIO (Proyecto P064 "Los Mamíferos del Estado de Durango"). Dos revisores anónimos así como, M. Vences y M. Huxley leyeron críticamente el manuscrito y aportaron valiosas recomendaciones que mejoraron el

trabajo. En el trabajo de campo y trampeo se recibió ayuda de F. Alvarado, R. Medina, J. Á. Moreno y J. Medina.

## Literatura citada

- ÁLVAREZ, T., Y O. J. POLACO.** 1984. Estudio de los mamíferos capturados en “La Michilía”, Sureste de Durango, México. *Anales de la Escuela Ciencias Biológicas*. México 28:99-148.
- BAKER, R. H., Y J. K. GREER.** 1962. Mammals of the Mexican state of Durango. *Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series* 2:25-154.
- BURT, W. H.** 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346-352.
- FOX, M. W.** 1975. The wild canids. Van Nostrand Reinhold Comp. Behavioral Science Series. New York, EE.UU.
- FRITZELL, E. K., Y K. J. HAROLDSON.** 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mammalian Species* 59:446-449.
- FULLER, T. K.** 1978. Variable home-range of female gray foxes. *Journal of Mammalogy* 59:446-449.
- GARCÍA, E.** 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana). Segunda Edición. Publicación del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- GONZÁLEZ-ELIZONDO, M., S. GONZÁLEZ-ELIZONDO, Y A. CORTEZ-ORTIZ.** 1993. Vegetación de la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, Durango, México. *Acta Botánica Mexicana* 22:1-104.
- HALFFTER, G.** 1978. Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango. Publicación del Instituto de Ecología. Durango, México.
- HALL, E. R.** 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons. New York, EE.UU.
- HAROLDSON, K. J., Y E. K. FRITZELL.** 1984. Home ranges, activity, and habitat use by Gray foxes in an Oak-Hickory forest. *Journal of Wildlife Management* 48:222-227.
- HAYNE, D. W.** 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30:1-18.
- MECH, L. D.** 1983. Handbook of Animal Radio-Tracking. University of Minnesota Press. Minneapolis, EE.UU.
- LEOPOLD, S. A.** 1977. Fauna Silvestre de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Ciudad de México, México.
- SERVÍN, J., Y C. HUXLEY.** 1992. Inmovilización de carnívoros silvestres con la mezcla de Ketamina y Xilacina. *Veterinaria México* 23:135-139.
- SERVÍN, J., Y C. HUXLEY.** 1995. Coyote home range size in Durango, México. *Zeitschrift für Säugetirkunde* 60:119-120.
- SERVÍN, J., V. SÁNCHEZ-CORDERO, Y S. GALLINA.** 2003. Daily travel distances of coyotes (*Canis latrans*) in a temperate forest of Durango, Mexico. *Journal of Mammalogy* 84:547-552.

- SERVÍN, J., Y E. CHACÓN.** 2005. *Urocyon cinereoargenteus*. Pp.354-355 en Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, Ed.). Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- SOKAL, M. J., Y J. J. RHOLF.** 1981. Biometry. Freeman and Company. San Francisco, EE.UU.
- TRAP, G. R., Y D. L. HALLBERG.** 1975. Ecology of the red fox (*Urocyon cinereoargenteus*) In The Wild Canids. Van Nostrand Reinhold Company. New York, EE.UU.
- WHITE, G. C., Y R. A. GARROT.** 1990. Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data. Academic Press. San Diego, EE.UU.
- WOOD, J. E.** 1958. Age structure and productivity of a gray fox population. Journal of Mammalogy 39:74-86.
- YEAGER, L. E.** 1938. Tree-climbing by a gray fox. Journal of Mammalogy 19:376-377.
- Zar, H. J.** 1999. Biostatistical analysis. Fourth Edition. John Wiley and Sons Ed. New York, EE.UU.

---

*Sometido: 9 de noviembre de 2013*

*Revisado: 12 de diciembre de 2013*

*Aceptado: 15 de diciembre de 2013*

*Editor asociado: Sergio Ticul Álvarez Castañeda*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*



# Registro Notable del Puercoespín Arborícola *Sphiggurus mexicanus* (Rodentia: Erethizontidae) en la Sierra Madre Oriental, México

Iván Lira-Torres<sup>1</sup>, Gerardo Sanchez-Rojas<sup>2</sup>,  
Deyanira Ojeda-Ramírez<sup>1</sup> y Fabián R. Gómez de Anda<sup>1</sup>

**Introduction:** The Mexican hairy porcupine *Sphiggurus mexicanus* (Rodentia: Erethizontidae) has been poorly studied in Mexico and is considered threatened according to NOM- 059- ECOL- 2010 (Mexican list of endangered species). Habitat loss due to fragmentation is a major problem for this species throughout its geographic range.

**Methodology:** An adult female Mexican hairy porcupine (*Sphiggurus mexicanus*) in good health was donated to the Nicolás Bravo Zoo in Tulancingo City, state of Hidalgo, Mexico, in June 2013. Prior to admission to the zoo, the specimen was quarantined in the veterinary school of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH).

**Results:** The porcupine was successfully fed a diet based on alfalfa, mango, mamey (*Pouteria sapota*), avocado and squash. We found two species of ectoparasites on the porcupine, *Amblyomma longirostre* and *Trichodectes* sp. The specimen of *Sphiggurus mexicanus* was collected at 20.29077° N, -98.11047° W, near the Pahuatlan River, on the border between the states of Puebla and Hidalgo, in the Eastern Sierra of Mexico.

**Discussion:** This location record is new and is important in that it confirms and documents the presence of the Mexican hairy porcupine *Sphiggurus mexicanus*, with geographical coordinates, in the Eastern Sierra of Mexico. Habitat connection to the previously known locality 70 km away in the area of Tuzamapan de Galeana, Puebla is not clear.

**Key words:** Eastern Sierra of Mexico, Mexican hairy porcupine, *Sphiggurus mexicanus*, records

## Resumen

Se documenta el registro georeferenciado del puercoespín arborícola (*Sphiggurus mexicanus*) en los márgenes del río Pahuatlán en los límites entre los Estados de Puebla e Hidalgo, en la Sierra Madre Oriental. Además se informa la presencia de los siguientes ectoparásitos en el puercoespín arborícola: *Amblyomma longirostre* y *Trichodectes* sp. Este hallazgo permite registrar a la especie en una región donde había un vacío de

<sup>1</sup>Instituto de Ciencias Agropecuarias, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Área Académica de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Rancho Universitario Av. Universidad km 1, Ex-Hacienda de Aquetzalpa. Tulancingo, Hidalgo 43600, México. E-mail: ilira\_12@hotmail.com (IL), dojeda@uaeh.edu.mx (DO), mvzfabiangomez@gmail.com (FG).

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas., Pachuca, Hidalgo, 42001, México. E-mail: gerardo.sanchezrojas@gmail.com (GS).

información entre los estados de Veracruz y San Luis Potosí, por lo que se refuerza la idea de la importancia de implementar programas de monitoreo y conservación en la Sierra Madre Oriental de México.

**Palabras clave:** Ectoparásitos, puercoespín arborícola, registro, Sierra Madre Oriental.

## Introducción

El puercoespín arborícola *Sphiggurus mexicanus* (Rodentia: Erethizontidae) es una de las especie de mamífero menos estudiadas de México y es considerada como amenazada de acuerdo a la NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT 2010). Por lo que es de vital importancia el conocimiento de su distribución, población, ecología y demás estudios que puedan reflejar su situación actual para proporcionar información sobre su biología y así poder realizar acciones para su conservación (Juárez-G 2005).

Esta condición de riesgo es debida a la pérdida y la fragmentación de su hábitat a lo largo de su rango de distribución (Villa y Cervantes 2003). La fragmentación del hábitat se produce como consecuencia de la transformación de los bosques tropicales en tierras agrícolas y ganaderas. No obstante, la IUCN (*International Union of Conservation of Nature*) considera que el estado de conservación de la especie es de preocupación menor (Pino *et al.* 2008). Además, no se encuentra enlistado en los Apéndices de CITES (CITES 2013).

Los puercoespines son animales arborícolas, solitarios y nocturnos, además de que pasan el día descansando en las ramas de los árboles o en algún hueco (Reid 1997; Aranda 2013). Debido a este comportamiento el registro de su presencia en alguna localidad es incidental y difícilmente se puede sistematizar (Emmons 1997; Ramírez-Bravo 2012).

La presencia de esta especie a lo largo de la Sierra Madre Oriental ha sido supuesta por métodos como los modelos de distribución potencial de especies (Pino *et al.* 2008), ya que se cuenta con registros referenciados geográficamente de esta especie en los estados de Veracruz y San Luis Potosí (Hall 1981; Mejenes *et al.* 2010; Ramírez-Bravo 2012; REMIB 2013; Fig. 1). Sin embargo, no se tiene un registro con datos geográficamente referenciados o ejemplares colectados para el norte del estado de Puebla e Hidalgo, en colecciones científicas, publicaciones, o en bases de datos electrónicas en línea (MANIS 2013; UNIBIO 2013).

Como resultado de una donación en junio del 2013, llego al Zoológico Nicolás Bravo en la Ciudad de Tulancingo de Bravo; en el estado de Hidalgo, un ejemplar de puercoespín arborícola (*Sphiggurus mexicanus*) hembra adulto en perfecto estado de salud. Previo a su ingreso a la colección animal del zoológico, el ejemplar fue puesto en cuarentena en el consultorio de Fauna Silvestre y Medicina de la Conservación del Hospital Veterinario del Área Académica de Medicina Veterinaria y Zootecnia, del Instituto de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH), donde se evaluó y estabilizó por 40 días.

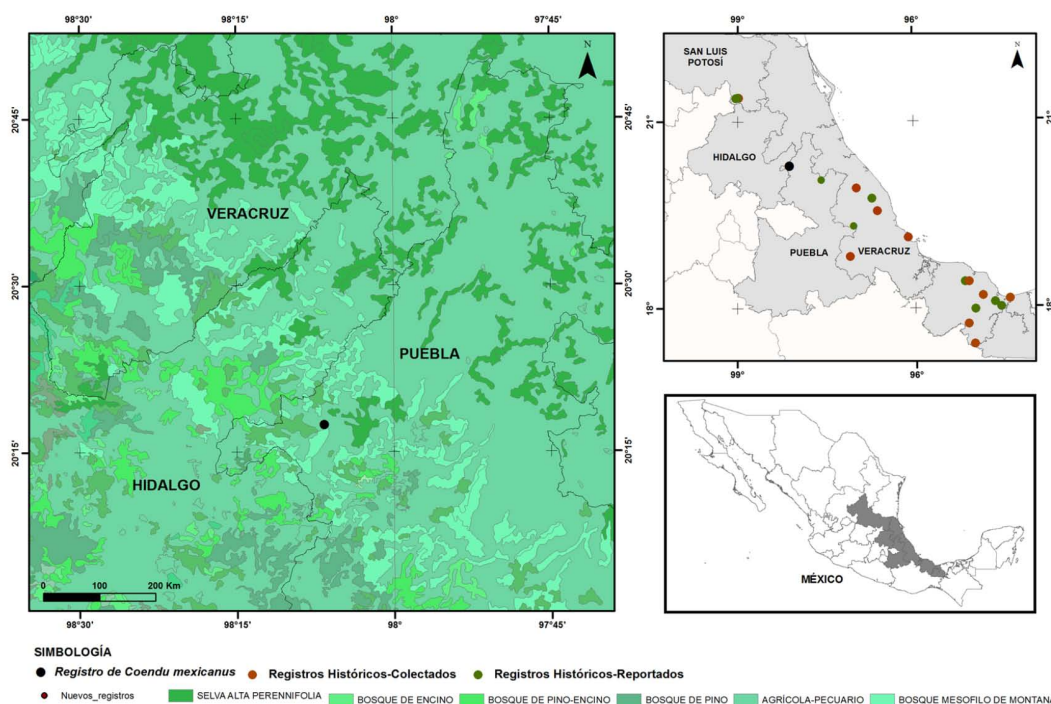
Considerando el nicho alimentario (herbívoro arborícola), se le ofreció una dieta en cautiverio a base de alfalfa fresca (*Medicago sativa*), mango (*Mangifera sp*), mamey (*Pouteria sapota*), aguacate (*Persea americana*) y chayote (*Sechium edule*). La dieta fue bien recibida por el ejemplar, debido a que no se presentó un desordenes gastrointestinales

ni falta de apetito. Se le aplicó un programa de medicina preventiva, que consistió en desparasitación. En el examen físico y clínico se colectaron a *Amblyomma longirostre* y *Trichodectes* sp. como ectoparásitos.

Adicionalmente y con ayuda del donante se ubicó el sitio de captura en el margen del río Pahuatlán; en donde el ejemplar fue capturado vivo, en las coordenadas 20.29077° N, -98.11047° W, en el límite entre los Estados de Puebla e Hidalgo, México (Fig. 1).

Los ecosistemas cercanos a Pahuatlán Puebla presenta muchos elementos de origen neártico. Hacia el solivento de la sierra existe presencia de remanentes de Bosques Mésofilos de Montaña representados en su mayoría por especies como pinos, encinos, liquidámbar y mixtos de carácter subhúmedo. Hacia las cañadas hay predominancia de bosques tropicales subperennifolios con predominancia de *Cedrela* sp., *Alnus* sp., *Acrocarpus* sp., *Macademia* sp., *Trema* sp., *Inga* sp., y abundantes frutales nativos (*Psidium* sp., *Ficus* sp., *Pouteria sapota*, etc.), como introducidos (e. g. *Mangifera* sp., *Musa* sp.), así como de vegetación secundaria y pastizales (Rzedowski 1991 González 2004). El clima es cálido húmedo con lluvias en verano (Am(f) y (A)C(w2); García 1973).

**Figura.1.** Mapa del sitio de captura del Puercoespín Arborícola (*Sphiggurus mexicanus*) en el margen del río Pahuatlán, en el estado de Puebla, tanto en una escala fina que incluye los tipos de vegetación según el inventario forestal nacional, así como un mapa del lado superior derecho, donde se indican los registros reportados anteriormente de la especie para ubicar que este nuevo registro cubre un hueco sobre la información de colecta.



Los pobladores de Pahuatlán; próximos al sitio de colecta, del norte de Puebla, y colindante con el Estado de Hidalgo, declaran que la especie es común. Las espinas del puercoespín arborícola son buscados por la gente local, ya que se cree que son medicinales, una creencia que podría representar una amenaza para la población de puercoespines de la zona. Además, las conexiones con otras poblaciones no están claras, ya que las localidades más cercanas se encuentran a 70 km en el área de Tuzamapan de Galeana, Puebla y al sur de Veracruz (Tlapaya y Gallina 2010; Ramírez-Bravo 2012). Por lo que la importancia de este registro es que confirma la presencia del puercoespín arborícola *Sphiggurus mexicanus* en una región de la

Sierra Madre Oriental donde existía un vacío de información sobre la presencia de la especie, el cual es muy evidente en el mapa de los registros de colecta de esta especie en las bases de datos disponibles, lo que podría ser un punto de partida para estudios dirigidos a la conservación de esta especie dentro de la zona.



**Figura 2.** Ejemplar Capturado de Puercoespín Arborícola (*Sphiggurus mexicanus*).

### Agradecimientos

Al Zoológico Nicolás Bravo de la Ciudad de Tulancingo de Bravo, Hidalgo, por proporcionarnos el ejemplar y los datos de captura para la elaboración de la nota correspondiente. Agradecemos al D. A. Hernández Silva por su ayuda en el mapa de la figura 1. GSR agradece al proyecto Diversidad Biológica del estado de Hidalgo tercera etapa por el apoyo.

### Literatura citada

- ARANDA, M. 2012.** Manual de rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ciudad de México.
- CONVENCIÓN SOBRE EL COMERCIO INTERNACIONAL DE ESPECIES AMENAZADAS DE FAUNA Y FLORA SILVESTRES. 2013.** URL: [www.cites.org/esp/resources/pub/checklist08/index.html](http://www.cites.org/esp/resources/pub/checklist08/index.html).
- EMMONS, L. 1997.** Neotropical Rainforest Mammals. A Field Guide. The University of Chicago. Chicago, EE.UU.



- GARCÍA, E. 1973.** Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- GONZÁLEZ, M. F. 2004.** Las Comunidades Vegetales de México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. Segunda edición. Ciudad de México, México.
- HALL, R. E. 1981.** The Mammals of North America. John Wiley and Sons. New York, EE.UU.
- JUÁREZ-G, J. 2005.** Puerco espín. Pp. 811-812 in Los Mamíferos Silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.) Fondo de Cultura Económica. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ciudad de México, México.
- MEJENES, S. DE M., M. HERNÁNDEZ, J. BARRAGÁN, Y J. PACHECO. 2010.** Los mamíferos en el Estado de Hidalgo. *Therya* 3:161-188.
- MANIS. 2013.** University of California,. <http://manisnet.org/>. Reviewed in 2013 August.
- PINO, J., E. VÁZQUEZ, F. REID, Y A. D. CUARÓN. 2008.** *Sphiggurus mexicanus*. in: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- RAMIREZ-BRAVO, E. 2012.** New Records of the Mexican Hairy Porcupine (*Coendou mexicanus*) and Tamandua (*Tamandua mexicana*) in Puebla, Central México. *Western North American Naturalist* 72:93-95.
- REID, A. F. 1997.** A Field guide to the mammals of Central and Southeast Mexico. Oxford University Press. Nueva York, EE.UU.
- RED MUNDIAL DE INFORMACIÓN SOBRE BIODIVERSIDAD. 2013.** Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. <http://www.conabio.gob.mx/remib/>. Reviewed in 2013 August.
- RZEDOWSKY, J. 1991.** Vegetación de México. Editorial Limusa. Ciudad de México, México.
- SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE, RECURSOS NATURALES (SEMARNAT). 2010.** Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental, especies de flora y fauna silvestres de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Jueves 30 de diciembre de 2010.
- UNIDAD DE INFORMÁTICA PARA LA BIODIVERSIDAD-UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MÉXICO. 2013.** <http://unibio.unam.mx/>. Reviewed in 2013 August.
- TLAPAYA, L., Y S. GALLINA. 2010.** Cacería de mamíferos medianos en cafetales en el centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 26:259-277.
- VILLA, B., Y F. CERVANTES. 2003.** Los Mamíferos de México. Grupo Editorial Iberoamérica. Ciudad de México, México.

---

Sometido: 8 de septiembre de 2013

Revisado: 19 de enero de 2014

Aceptado: 5 de marzo de 2014

Editor asociado: Jan Schipper

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández



# Distribución geográfica y ecológica de la nutria de río neotropical (*Lontra longicaudis*) en Michoacán, México

Tiberio C. Monterrubio-Rico<sup>1</sup> y Juan F. Charre-Medellín<sup>1\*</sup>

**Introduction:** Considering the general deterioration of Michoacán rivers, increased poaching, the failure to enforce relevant laws in the last 10 years, and the absence of a detailed assessment of the current status of the river otter (*Lontra longicaudus*) in the state of Michoacán, our main goal was to collect and analyze all available historical and recent evidence for the occurrence of the river otter in this state. The study focused on three regions for which field recordings were obtained during the period 2005 to 2012. Our second objective was to analyze the ecological conditions associated with these recent records. This information is especially important because the species is protected in Michoacán, and it is an indicator of the environmental quality of water bodies.

**Methodology:** Historical records of otters in Michoacán were reviewed to establish their reliability and age. The search included scientific papers, theses, and data bases of scientific collections available on line. The current presence of river otters in the state was further documented by diurnal transects along rivers and streams in which visual records, footprint tracks, feces, burrows, latrines, or skulls were obtained. The records were then projected on maps in order to analyze them in the context of biogeographic regions, watersheds, vegetation-types, climate, cities, and rivers.

**Results:** The presence of river otters in Michoacán was documented by only 10 historical records (Fig. 1, Table 1). Our field work generated 90 records in 17 localities (Fig. 2, Table 1). The records were found in four watersheds. The type of vegetation that is associated with the largest number of records was the tropical deciduous forest ( $n = 47$ , 52%), which is characterized by average temperatures between 21 and 28 °C and annual rainfall between 700 and 1,300 mm.

**Discussion and conclusions:** Our results represent the most recent records for *L. longicaudus* for the state of Michoacán, and perhaps for any other state in central-western Mexico. The observed distribution of the river otter confirms its presence in at least three major biogeographic regions of Michoacán, namely Balsas, Sierra Madre del Sur, and Pacific Coast. All the data obtained during the study associate this species with perennial streams and where permanent pools remain during the dry season (Fig. 1). This area may be an important refuge for this species because a hydrological network is spread over environmental heterogeneity encompassing temperate forests in the Sierra Madre del Sur and the Eje Neovolcanico to tropical deciduous forests along the Balsas River and the Pacific coast. In the future, it will be important to document if this otter occurs in the Zicuirán-Infiernillo Biosphere Reserve which seems to have the potential for connectivity with rivers in the state of Guerrero. This would make the Michoacán otters of considerable importance for conservation programs on a regional level.

**Key words:** climatic profile, Balsas, Mustelidae, skull, water dog.

La nutria de río neotropical (*Lontra longicaudis annectens*), es uno de los carnívoros en riesgo del centro occidente de México que a pesar de presentar una distribución histórica y potencial amplia, todavía se desconoce su distribución actual, sus condiciones de conservación, y ecología local a lo largo de los principales ríos de la vertiente del Pacífico incluyendo Michoacán. Para el estado encontramos 10 localidades de registros históricos sobre la presencia de la nutria, que no permiten delimitar su distribución actual para las diferentes regiones del estado debido a su dispersión, poca representatividad regional, e imprecisión. Mediante transectos diurnos, obtuvimos 90 registros de 17 localidades que incluyen evidencia fotográfica, y biológica que confirman la presencia actual de nutria de río (*L. longicaudis*) en tres regiones y cuatro cuencas hidrológicas del estado de Michoacán, México. Todos los registros están asociados a ríos perennes, y la mayoría de los registros se obtuvo en bosques tropicales caducifolios, seguido de bosques de pino-encino. Se obtuvo el perfil bioclimático para la nutria, considerando temperatura y precipitación. Con base en las distancias y condiciones topográficas que separan los ríos donde se confirmó su presencia entre la Costa Michoacana y la Depresión del Balsas, desconocemos si existe contacto entre las poblaciones de nutria de río de estas regiones. La amplia distribución observada para la nutria en las tres regiones permite asumir que la especie en Michoacán cuenta con una población importante, pero con escasa disponibilidad de superficie protegida.

**Palabras clave:** Balsas, cráneo, Mustelidae, perfil climático, perro de agua.

La nutria de río neotropical *Lontra longicaudis*, también conocida en el medio rural de Mesoamérica como “perro de agua” (Reid 1997), presenta una amplia distribución continental desde el norte de México hasta la provincia de Buenos Aires en Argentina (Larivière 1999). Tres subespecies han sido reconocidas globalmente, correspondiendo a México la subespecie *L. longicaudis annectens* (Larivière 1999). En México la nutria de río se distribuye a lo largo de la vertiente del pacífico desde Chihuahua hasta Chiapas, y por la vertiente del golfo de México desde Yucatán hasta Tamaulipas (Gallo 1997). A pesar de su alta especialización piscívora, la nutria consume desde crustáceos y pequeños mamíferos, hasta aves, reptiles, insectos e incluso frutos (Larivière 1999; Quadros y Monteiro-Filho 2000; Gallo *et al.* 2008, Guerrero-Flores *et al.* 2013). La nutria es un carnívoro de la familia Mustelidae que en México incluye tres especies de nutrias (*Enhydra lutris*, *Lontra canadensis* y *Lontra longicaudis*), y cuatro mustélidos terrestres (*Taxidea taxus*, *Mustela frenata*, *Galictis vittata*, *Eira barbara*), además de la reintroducida *Mustela nigripes* (Ceballos y Oliva 2005).

La nutria de río se asocia principalmente a cuencas de ríos con aguas claras con corriente lenta o relativamente rápida, también en arroyos secundarios y en lagunas de agua dulce y lagunas costeras de Sinaloa, Guerrero, Veracruz y Yucatán (Sánchez *et al.* 2007). Generalmente se encuentra por debajo de los 1500 msnm, sin embargo en algunas localidades de México ha sido registrada arriba de los 2000 m (Santo-Moreno *et al.* 2003; Servín *et al.* 2003), siendo 3,000 m la mayor altitud en la cual se ha observado en Argentina (Eisenberg y Redford 1999; Larivière 1999).

Aunque existían antecedentes de la presencia de nutria de río en el estado de Michoacán (Leopold 1959; Gallo 1997; Magaña-Cota 2008), solo existe un ejemplar colectado, el cual está depositado en el Museo de Historia Natural Alfredo Dugès en la ciudad de Guanajuato. El ejemplar fue colectado en 1876 en el municipio de Tangancícuaro, Michoacán por el naturalista Alfredo Dugès en el siglo XIX durante su estancia en México (Magaña-Cota 2008). Sin embargo, hasta hoy, no existía ningún estudio publicado basado en registros contemporáneos que confirmaran, delimitaran y proporcionaran un panorama actual a nivel estatal sobre la distribución de la nutria.

En general hasta antes de este estudio, la información disponible sobre la nutria en Michoacán se encontraba dispersa. Los registros existentes en su mayoría antiguos y anecdóticos, incluso presentaban imprecisiones sobre las localidades de ocurrencia que no corresponden a los sitios de colecta u observación (Leopold 1959; Gallo 1997; Magaña-Cota 2008). El registro más antiguo de nutria es el ejemplar colectado por A. Dugès en 1876, posteriormente se encuentra el de Leopold (1959) que documenta un perro de agua disecado y montado en la Colección del Laboratorio de Limnología de Pátzcuaro, sin datos de procedencia y fecha de colecta. Otro registro procedente de San José de la Montaña (Municipio de Coalcomán), en el que se reporta una piel de un ejemplar cazado en las cercanías (Brand 1961). Álvarez *et al.* (1987) citó la presencia de nutria en las cercanías del río Tupitina. Gallo (1997), proporcionó posteriormente el conjunto de registros más recientes basados en entrevistas y recorridos que reportan nutria para los ríos Coalcomán, Maruata, Huahua y Popoyuta a lo largo de la Costa de Michoacán (Tabla 1).

Ante el deterioro general de los ríos de Michoacán (Israde-Alcántara 2005), el incremento de caza ilegal por la inseguridad durante los últimos 10 años, y ante la falta de un diagnóstico detallado sobre la situación actual de la nutria en el estado de Michoacán, el principal objetivo de este estudio fue reunir y analizar toda la evidencia disponible, histórica y reciente e integrar un diagnóstico enfocado en tres regiones para las que se obtuvo registros de campo durante el periodo 2005–2012. Como segundo objetivo se analizó las condiciones ecológicas asociadas a los sitios de registro a nivel climático. Esta información es particularmente importante ya que la especie se encuentra listada en la norma oficial, y es indicadora de la calidad ambiental de los cuerpos de agua (Soler 2002).

## Material y Métodos

Michoacán cuenta con una amplia red de cuencas y sistemas fluviales, cuatro sistemas son lacustres, el Lago de Cuitzeo, el Lago de Pátzcuaro, el Lago de Zirahuén, y el Lago de Chapala, y la Cuenca del río Lerma, situados en el altiplano y en el eje Neovolcánico Transversal. Además existen dos amplios sistemas fluviales que fluyen en la zona neotropical del estado, la Cuenca del Balsas Tepalcatepec y el sistema fluvial costero, los cuales no desembocan en lagos (Bocco *et al.* 1999). Como parte de distintos proyectos de investigación efectuados, se muestreó en ríos de las tres regiones del estado con mayor cobertura de vegetación original, principalmente en la cuenca del bajo Balsas, la Sierra Madre del Sur, y la costa del Pacífico (Fig. 1). La vegetación de las tres regiones que conforman el área de estudio incluye principalmente el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical subcaducifolio. Sin embargo en las partes altas, como en el municipio

de Arteaga (> a 600 m), encontramos bosques templados de encino y pino (Charre-Medellín 2009). Todas las comunidades vegetales de la región presentan disturbios antropogénicos como pastoreo y la agricultura en diferentes niveles de intensidad, aunque todavía se pueden encontrar fragmentos continuos  $\geq 1000$  has de vegetación primaria, especialmente en los municipios de Arteaga y Aquila (INEGI 2009).

*Revisión de literatura y base de datos.* Se revisaron los registros históricos de nutria para el estado de Michoacán con la finalidad de establecer su confiabilidad y antigüedad.

La búsqueda incluyó artículos científicos, tesis de grado, bases de datos de colecciones científicas, y bases de datos disponibles en línea como GBIF (The Global Biodiversity Information Facility data bases, <http://www.gbif.org/>), MANIS (Mammal Networked Information System, <http://www.manisnet.org/>). Además se contó con la base de datos de los mamíferos de Michoacán proporcionada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), la cual está integrada por 9,186 registros de mamíferos provenientes de 10 proyectos de investigación donde destacan los proyectos “P020 Biodiversidad de los Mamíferos de Michoacán”, correspondientes al periodo de colecta de 1967 a 1978, con 6537 registros (Álvarez-Solórzano y López-Vidal 1998), el proyecto “T009 Actualización de la base de datos del Atlas Mastozoológico de México con 1269 registros (Ceballos 2002), y el proyecto “P130 Base de datos de mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá” (López-Wilchis 1998) con 954 registros.

*Trabajo de campo.* Como resultado de diversos proyectos de investigación realizados en distintas regiones del estado desde el año 2005 a 2012, se documentó la presencia de la nutria de río en el estado mediante transectos diurnos a lo largo de ríos y arroyos, en los cuales se obtuvo registros visuales directos, y rastros de nutria como huellas, excretas, madrigueras, echaderos, letrinas o esqueletos (Fig. 2). Los recorridos tuvieron una extensión aproximada de 4 a 5 km. Como los registros provienen de diferentes proyectos de investigación efectuados en distintos años, además de limitaciones logísticas e inseguridad, el muestreo no se realizó con diseños experimentales balanceados, y varias localidades fueron visitadas solo una ocasión.

*Caracterización geográfica y ecológica de la nutria de río en Michoacán.* Los registros obtenidos fueron georeferenciados y proyectados en el espacio geográfico con la finalidad de analizarlos por región biogeográfica, cuenca hidrológica, municipios y ríos (Tabla 1). Para la caracterización ecológica de la especie se construyó el perfil bioclimático de la especie, a partir de seis variables climáticas obtenidas de WORLDCLIM ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)), (Bio1 = temperatura media anual, Bio5 = temperatura máxima del mes más caluroso, Bio6 = temperatura mínima de mes más frío, Bio12 = precipitación anual, Bio13 = precipitación de mes más húmedo, Bio14 = precipitación de mes más seco). Además de las variables climáticas, se obtuvo la elevación para cada uno de los registros a partir de un Modelo Digital de Elevación (MDE), y el tipo de vegetación asociado a cada uno de los registros obtenido a través del mapa de Vegetación y Uso de Suelo Serie IV del Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI 2009).

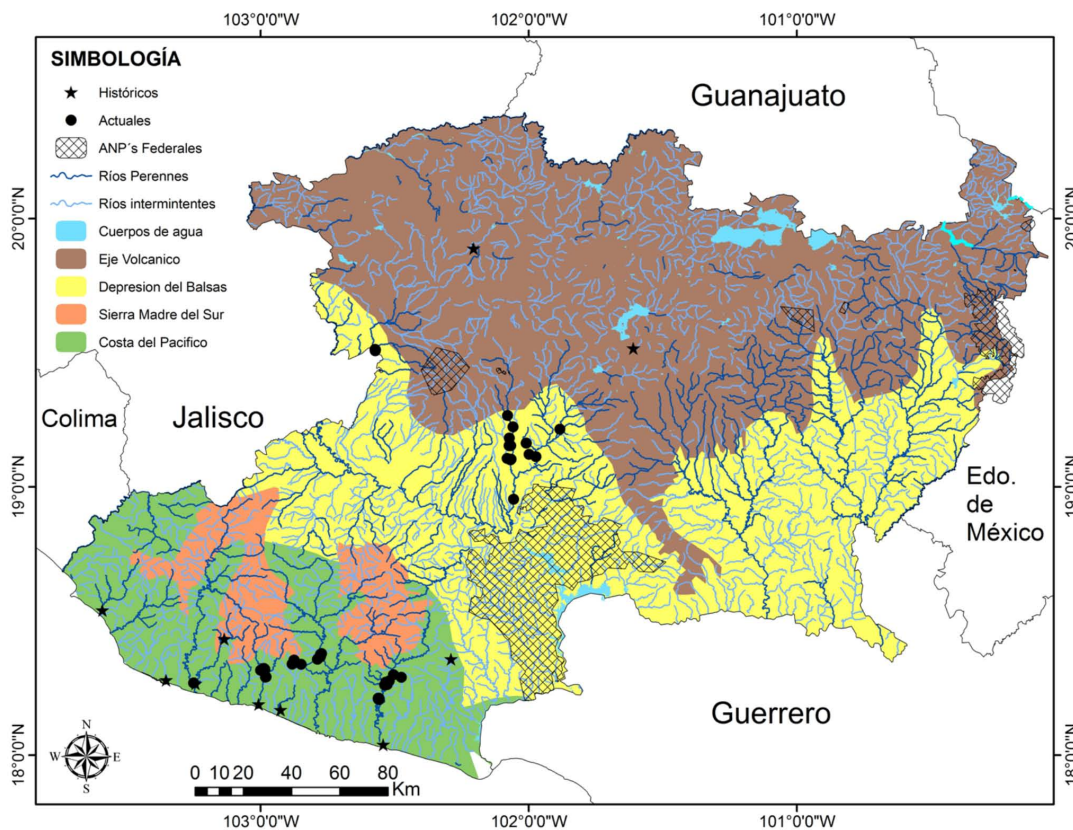
**Tabla 1.** Localidades, ríos y cuencas con registros de nutria históricos\*, y obtenidos en este estudio para Michoacán, México.

| Localidad               | Municipio       | Longitud       | Latitud      | Elevación | Registros | Tipo de registro | Río               | Cuenca                         | Región               |
|-------------------------|-----------------|----------------|--------------|-----------|-----------|------------------|-------------------|--------------------------------|----------------------|
| *Tangancicuaro          | Tangancicuaro   | 102°12'19"     | 19°53'18"    | nd        | 1         | P                | nd                | Lerma-Santiago                 | Eje Volcánico        |
| *Pátzcuaro              | Pátzcuaro       | 101°36'34.00"  | 19°30'57.00" | nd        | 1         | P                | nd                | nd                             | nd                   |
| *San José de la Montaña | Coalcomán       | 103°8'5.68"    | 18°25'57.09" | nd        | 1         | ENT              | nd                | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| *Tupitina               | Aquila          | 102°55'32.2"   | 18°10'4.13"  | 100       | 1         | ENT              | Río Tupitina      | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| *La Placita de Morelos  | Aquila          | 103°35'24.0"   | 18°32'20.4"  | 200       | 1         | E                | Río Aquila        | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| *Santa Cruz de Cachán   | Aquila          | 103°14'34.8"   | 18°15'57.6"  | 50        | 1         | E                | Río Coalcomán     | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| *Santa Cruz de Cachán   | Aquila          | 103°21'7.2"    | 18°16'44.4"  | 40        | 1         | ENT              | Río Manuata       | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| *Huahua                 | Aquila          | 103°0'25.25.2" | 18°11'20.4"  | 30        | 1         | ENT              | Río Huahua        | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| *Popoyuta               | Lázaro Cárdenas | 102°32'31.0"   | 18°2'20.0"   | 20        | 1         | ENT              | Río Popoyuta      | Río Nexpa y otros              | Costa del Pacífico   |
| *Artega                 | Artega          | 102°17'21.0"   | 18°21'25.0"  | nd        | 1         | P                | nd                | nd                             | nd                   |
| Barranca Blanca         | Artega          | 102°30'16"     | 18°17'58"    | 511       | 2         | E                | Río Toscano       | Río Nexpa y otros              | Costa del Pacífico   |
| Charapendo              | Gabriel Zamora  | 102°4'44"      | 19°15'58"    | 1112      | 1         | E                | Río Cupatitzio    | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| Chorros del Varal       | Los Reyes       | 102°34'20.7"   | 19°30'26.46" | 954       | 8         | A, E, H          | Río Itzicuaro     | Río Tepalcatepec               | Costa del Pacífico   |
| El Capire               | Gabriel Zamora  | 101°59'53.7"   | 19°7'15.8"   | 514       | 2         | E, H             | Río Santa Casilda | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| El Cobano               | Gabriel Zamora  | 102°0'32.93"   | 19°9'47.13"  | 716       | 2         | E, H             | Río Santa Casilda | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| El Marqués              | Múgica          | 102°4'48"      | 19°6'22"     | 538       | 6         | E                | Río del Marqués   | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| El Nueve                | Aquila          | 102°59'20.9"   | 18°19'21.8"  | 592       | 12        | E                | Río Huahua        | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| Guayabera               | Artega          | 102°50'55.9"   | 18°20'18.2"  | 1133      | 1         | P                | Río La Tinaja     | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| La Guadalupe            | Nuevo Urecho    | 101°53'2.4"    | 19°12'52"    | 494       | 1         | E                | Río Santa Casilda | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| La Manga                | La Huacana      | 102°3'21"      | 18°57'14"    | 341       | 1         | E                | Río del Marqués   | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| La Tinaja               | Coalcomán       | 102°52'30.1"   | 18°21'6.1"   | 969       | 8         | E                | Río La Tinaja     | Río Cachán o Coalcomán y otros | Sierra Madre del Sur |
| Lombardia               | Gabriel Zamora  | 102°4'22.9"    | 19°9'13.4"   | 674       | 4         | E                | Río Cupatitzio    | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| Los pozos               | Artega          | 102°32'2.4"    | 18°15'41.4"  | 332       | 10        | E, H, C          | Río Toscano       | Río Nexpa y otros              | Costa del Pacífico   |
| Plan de Armas           | Artega          | 102°33'40.3"   | 18°12'38"    | 229       | 13        | E, P             | Río Toscano       | Río Nexpa y otros              | Depresión del Balsas |
| Santa Cruz de Cachán    | Aquila          | 103°15'0"      | 18°16'8.67"  | 162       | 1         | E                | Río Coalcomán     | Río Cachán o Coalcomán y otros | Costa del Pacífico   |
| Tequecarán              | Gabriel Zamora  | 102°3'29.06"   | 19°13'25.5"  | 879       | 1         | E                | Río Cupatitzio    | Río Tepalcatepec-Infiernillo   | Costa del Pacífico   |
| Tototán                 | Artega          | 102°46'37.6"   | 18°22'23.2"  | 373       | 17        | E, H             | Río Aguillita     | Río Nexpa y otros              | Depresión del Balsas |

Nd = no determinado, Ent = entrevista, E = excreta, H = huella, A = Avistamiento, C = Cráneo, P = Piel

*Revisión de literatura y base de datos.* La presencia de la nutria de río en el estado de Michoacán se encontraba restringida a solamente 10 localidades de registro (Fig. 1 y Cuadro 1). La mayoría de los registros históricos existentes en bases de datos (6 de 10) corresponden a crónicas, relatos o entrevistas realizadas a pobladores (Brand 1961; Álvarez *et al.* 1987; Gallo 1997) por lo que carecían de datos precisos como localidad, vegetación o elevación, dos registros corresponden a rastros (Gallo 1997), y un registro corresponde a un ejemplar disecado y montado en la Colección del Laboratorio de Limnología de Pátzcuaro sin etiqueta de procedencia (Leopold 1959; Tabla 1).

Nueve de los 10 registros se encuentran georeferenciados en la base de datos de los mamíferos de Michoacán proporcionada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), a través del proyecto T009 "Actualización de la base de datos del Atlas Mastozoológico de México" (Ceballos 2002) y el proyecto P020 "Biodiversidad de los Mamíferos de Michoacán" (Álvarez-Solórzano y López-Vidal 1998).



**Figura 1.** Distribución de la nutria de río *L. longicaudis* en Michoacán, México.

*Registros actuales.* A partir de trabajo de campo se obtuvo 90 registros de 17 localidades (Tabla 1). Entre los 90 registros, 79 se lograron a partir de la colecta de excretas de letrinas ubicadas en su mayoría sobre rocas en medio de la corriente, seis de huellas, dos avistamientos, dos pieles, y un cráneo colectado y depositado en la colección de mastozología de la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo con el número de catálogo 3417 UMSNH (Fig. 2).



*Caracterización geográfica y ecológica de la nutria de río en Michoacán.* Los 90 registros de campo obtenidos en este trabajo se encuentran localizados en ocho municipios del estado (Aquila, Coalcomán, Arteaga, La Huacana, Los Reyes, Mujica, Gabriel Zamora, Nuevo Urecho) a lo largo de tres grandes regiones biogeográficas del estado de Michoacán (CONABIO 1997). 61 registros en la región de la costa, 26 en la depresión del Balsas y tres en la Sierra Madre del Sur (Fig. 1). Los registros corresponden a cuatro cuencas hidrográficas (CNA 1998), la cuenca conocida como río Nexpa y afluentes (vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur y la Costa Michoacana) fue la que mayor cantidad de registros obtuvo (42, Tabla 1). En el río Toscano y el río Aguililla se observó la mayor cantidad de registros, 25 y 17 respectivamente. El resto de los registros se encuentran repartidos entre los ríos Huahua (13), la Tinaja (9), Itzícuaró (8), el Marqués (7), Cupatitzio (6), Santa Casilda (5) y Coalcomán (1) (Tabla 1). El intervalo de elevación en el que se registró a la especie fue entre 162 y 1,133 m.

Con base en la carta de vegetación y uso de suelo de INEGI (2009), el tipo de vegetación al cual se encuentran asociados los registros fueron el bosque tropical caducifolio ( $n = 47$ , 52%), seguido del bosque de pino-encino ( $n = 14$ , 29.7%) y bosque tropical subcaducifolio ( $n = 13$ , 14.4%) pastizal cultivado ( $n = 6$ , 6.6%), y en menor número y porcentajes la agricultura de temporal (5), la agricultura de riego (4), el bosque de pino (2) y el bosque de encino con 1. Setenta y siete registros estaban asociados a vegetación natural y 68 de estos (89.5 %) a vegetación conservada y continua en fragmentos  $\geq$  a 1000 has.

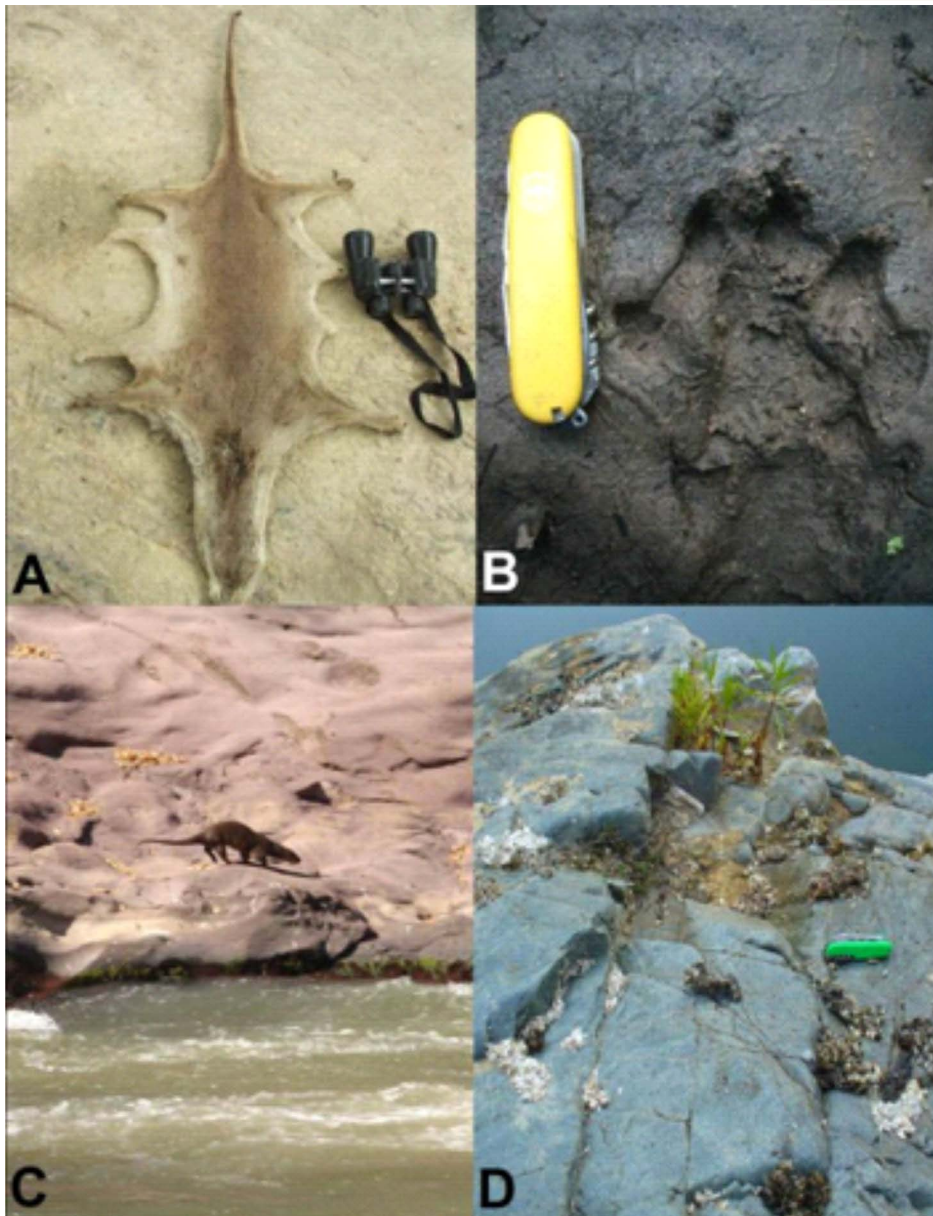
La temperatura media anual asociada a los registros se encuentra entre los 21 y 28 °C mientras que el rango de temperaturas del mes más frío se encuentra entre los 10 y 17 °C y el rango de temperatura del mes más cálido se encuentra entre los 29 y 40 °C. El rango de la precipitación media anual de los registros obtenidos se encuentra entre los 700 y 1300 mm. Todos los registros se encuentran por debajo de los 300 mm de precipitación en el mes más lluvioso, y por debajo de 3 mm de precipitación en el mes más cálido.

## Discusión

Los resultados reúnen el conjunto más abundante de registros recientes sobre *L. longicaudis* para el estado de Michoacán y quizás para cualquier otro estado del centro occidente de México. Hasta antes de este estudio, la presencia de la nutria en el estado de Michoacán se conocía de forma dispersa con registros obtenidos mediante entrevistas, rastros o ejemplares cazados sin especificar localidades o hábitats circundantes (Leopold 1959; Brand 1961; Álvarez *et al.* 1987; Gallo 1997, Magaña-Cota 2008). En este trabajo se presenta evidencia fotográfica y de ejemplares colectados de *L. longicaudis* (Fig. 2).

Para poder analizar todos los registros, se corrigió varios que provenían de la base datos de los mamíferos de Michoacán proporcionada por la CONABIO, que corresponden al proyecto T009 "Actualización de la base de datos del Atlas Mastozoológico de México" (Ceballos 2002). Se presentaron inconsistencias en localidad y municipio, un ejemplo es el registro de Brand (1961), el cual se ubica en el municipio de Coalcomán para la localidad de San José de la Montaña, sin embargo las coordenadas de la base de datos lo sitúan en el municipio de Angamacutiro en el altiplano, al límite con el estado de Guanajuato. Esta zona presenta poca probabilidad de presencia histórica

de nutria. Recomendamos obtener la información de las fuentes originales, y consultar las coordenadas geográficas de localidades vecinas o cercanas para comparar y validar georeferenciación, evitando la distorsión de los registros a lo largo del tiempo y el uso e interpretación equivocada de los resultados. Una situación similar se documentó recientemente en el caso de la nutria de río para el estado de Durango (Charre–Medellín *et al.* 2011).



**Figura 2.** Evidencia de la presencia de nutria en el estado. A) Ejemplar cazado en la localidad de Plan de Armas, Municipio de Arteaga. B) Huellas de la localidad El Capire Municipio de Gabriel Zamora. C) Observación visual en la localidad de Chorros del Varal, Municipio de Los Reyes. D) Letrina en la localidad de Los Pozos, Municipio de Arteaga.  
**Tablas**

Con base en la distribución observada, la especie presenta una distribución actual en al menos tres regiones biogeográficas amplias de Michoacán; Balsas, Sierra Madre del Sur, y Costa del Pacífico. Sin embargo, es probable que en algunas partes del estado la nutria de río se distribuya localmente también en zonas bajas del Eje Neovolcánico, por ejemplo los registros de los ríos Cupatitzio e Itzicuaro, que corresponden respectivamente a los municipios de Gabriel Zamora y Los Reyes situados en los límites entre el Eje Neovolcánico y el Balsas (Tabla 1, Fig. 1). El intervalo de elevación registrado para la

especie coincide de manera general con el amplio intervalo altitudinal descrito para la especie en general y para México (Larivière 1999; Santos-Moreno *et al.* 2003).

Con base en la revisión de literatura, la especie se encuentra asociada a bosques mesófilos, bosques tropicales perennifolios, subcaducifolios y caducifolios (Gallo y Casariego 2005). Pocos estudios han documentado la presencia de nutria asociada a bosques templados (Santos-Moreno *et al.* 2005), y en particular a bosques de pino-encino, el cual constituyó el segundo tipo de vegetación en Michoacán con mayor cantidad de registros ( $n = 14$ ), solo después del bosque tropical caducifolio ( $n = 47$ ), y similar al bosque tropical subcaducifolio ( $n = 13$ ). La nutria de río es una especie que tolera modificaciones ambientales, ocupando áreas cercanas a zonas de actividad humana (Larivière 1999), por lo que no sorprende que se obtuvo registros en segmentos del río que cruzan zonas agropecuarias, a pesar de que las áreas agrícolas pueden presentar contaminación química u orgánica (Larivière 1999). La presencia de la nutria en sitios con efectos antropogénicos en Michoacán nos indica que a pesar de la presencia humana, los ríos cercanos a poblados parecen mantener un nivel de calidad ambiental dentro de los límites de tolerancia para la nutria, ya que se han reportado como muy sensibles a la contaminación de los cuerpos de agua (Soler 2002). Todos los registros obtenidos durante nuestro estudio están asociados a ríos con flujo perene, y en época seca varios forman pozas donde se facilita su observación (Fig. 1). La formación de pozas estacionales es común en los ríos del trópico de Michoacán durante la estación seca y crea microambientes que deben ser analizados en el futuro para determinar su influencia en la distribución de la nutria (Noviembre-Mayo). Si los ríos sufrieran disminución en sus cauces por canalizaciones, presas o sequía, existe el riesgo de que desaparecieran, afectando la disponibilidad de hábitat y posiblemente aislando poblaciones limitando su movilidad. Climáticamente todos los registros de campo se encontraron en sitios que durante el mes más seco (mayo) la precipitación es casi nula ( $< 3$  mm), y la temperatura sobrepasa los 30 °C. Algunos pobladores estiman que durante la estación lluviosa, las nutrias se aventuran no solamente a los afluentes secundarios de los ríos perennes, sino también incursionan en arroyos ubicados a cientos de metros de los ríos principales, tal y como reporta Sánchez *et al.* (2007).

Michoacán puede constituir un área importante para la realización de estudios poblacionales de la especie, debido a su amplia red hidrológica y a su heterogeneidad ambiental a la cual observamos la presencia de la nutria de río, la cual va desde los bosques templados de la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico, hasta los bosques tropicales caducifolios de las regiones del Balsas y la Costa. La heterogeneidad ambiental y separación de las cuencas ofrece un marco interesante para realizar estudios de genética de poblacionales de la especie, ya que es probable que existan potencialmente por lo menos dos poblaciones separadas por el parteaguas de la Sierra Madre del Sur, dividiendo la vertiente del pacífico y la vertiente interior que corresponde a la cuenca del bajo Balsas y el Tepalcatepec. Falta todavía determinar la amplitud de la distribución de la especie para cada región, hace falta investigación en los ríos ubicados en el norte de la costa de Michoacán (Municipio de Coahuayana), el norte de la Sierra Madre del Sur (Mpio. de Chinicuila), y al interior de las cuencas del río Tepalcatepec y Balsas (Mpio. de Tepalcatepec). También es importante documentar la presencia de la nutria en la reserva de la biosfera de Zicuirán-Infiernillo, principalmente en afluentes a la

presa “Infiernillo” la cual parece tener un alto potencial de conectividad con el estado de Guerrero a través del río Balsas, y que pueden ser importantes para programas de conservación de la especie a nivel regional.

## Agradecimientos

El presente estudio es resultado del trabajo de campo enfocado en mamíferos y aves en peligro de extinción en Michoacán, México. Agradecemos el apoyo en campo brindado por M. Álvarez-Jara, J. Venegas, A. Villanueva. Charre-Medellín agradece a CONACYT por la beca otorgada (239248). Este trabajo fue financiado por la Coordinación de Investigación Científica, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) y Fondos Mixtos CONACYT-Estado de Michoacán (Proyecto 41168). A la Facultad de Biología de la UMSNH por las facilidades otorgadas para la preparación de este manuscrito.

## Literatura citada

- ÁLVAREZ, T., ARROYO-CABRALES, J., Y M. GONZÁLEZ-ESCAMILLA. 1987. Mamíferos (excepto Chiroptera) de la costa de Michoacán, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 31:13–62.
- ÁLVAREZ-SOLÓRZANO, T., Y J. C. LÓPEZ-VIDAL. 1998. Biodiversidad de los mamíferos en el Estado de Michoacán. México, D. F. Instituto Politécnico Nacional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Base de datos SNIB2010-CONABIO proyecto No. P020.
- BOCCO, G., M. MENDOZA, A. VELÁZQUEZ, Y A. TORRES. 1999. La regionalización geomorfológica como una alternativa de regionalización ecológica en México. El caso de Michoacán de Ocampo. *Investigaciones Geográficas* 40:7–21.
- BRAND, D. 1961. Coalcomán and Motines del Oro. An ex-district of Michoacán, México. The Hague: Martinus Nijhoff, Texas, EUA, University of Texas. Austin, EE.UU.
- CEBALLOS, G. 2002. Actualización de la base de datos del Atlas Mastozoológico de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Bases de datos SNIB2010-CONABIO proyectos No. T009 y A003. Ciudad de México, México.
- CEBALLOS, G., Y G. OLIVA. 2005. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO – Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- CHARRE-MEDELLÍN, J. F. 2009. Diversidad y distribución de mamíferos medianos y grandes en el municipio de Arteaga, Michoacán. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- CHARRE-MEDELLÍN, J. F., C. LÓPEZ-GONZÁLEZ, A. LOZANO, Y A. F. GUZMÁN. 2011. Conocimiento actual sobre la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en el estado de Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1343–1347.
- CONABIO (COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD). 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- CNA (COMISIÓN NACIONAL DEL AGUA). 1998. Cuencas Hidrológicas. Escala 1:250000. México.

- EISENBERG, J. F., y K. H. REDFORD. 1999.** Mammals of the Neotropics. Vol. 3. The central Neotropics: Ecuador, Perú, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- GALLO, J. P. 1997.** Situación y distribución de las nutrias en México, con énfasis en *Lontra longicaudis annectens*, Major, 1897. Revista Mexicana de Mastozoología 2:10–32.
- GALLO, J. P., y M. A. CASARIEGO. 2005.** *Lontra longicaudis* (Olfers, 1818). Pp. 374–376 en Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.). CONABIO–Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- GALLO, J. P. 2008.** Los perros de agua, perspectivas históricas. Conferencia magistral, IX Congreso Nacional de Mastozoología, 22 a 26 de septiembre de 2008. Autlán de La Grana, Jalisco, México.
- GUERRERO-FLORES, J. J., S. MACÍAS-SÁNCHEZ, V. MUNDO-HERNÁNDEZ, y F. MÉNDEZ-SÁNCHEZ. 2013.** Ecología de la nutria (*Lontra longicaudis*) en el municipio de Temascaltepec, estado de México: estudio de caso. Therya 4:231–242.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA). 2009.** Carta de Uso del Suelo y Vegetación, Serie IV, escala 1:250000. Ciudad de México, México.
- ISRADE-ALCÁNTARA, I. 2005.** Los cuerpos de agua. Pp. 32–37 en La Biodiversidad en Michoacán. Estudio de estado. Morelia, Michoacán, México (Villaseñor-Gómez, L. E., y O. A. Leal-Nares, eds.). Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Gobierno del estado de Michoacán, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México.
- LARIVIÈRE, S. 1999.** *Lontra longicaudis*. Mammalian Species 609:1–5.
- LEOPOLD, A. S. 1959.** Fauna silvestre de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Ciudad de México, México.
- LÓPEZ WILCHIS, R. 1998.** Base de datos de mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. P130. Ciudad de México, México.
- MAGAÑA-COTA, G. 2008.** Notas de zoología tomadas durante mi estancia en México. Cuaderno 2. Alfredo Dugès. Universidad de Guanajuato. Guanajuato, México.
- QUADROS, J., y L. A. MONTEIRO-FILHO. 2000.** Fruit occurrence in the diet of the Neotropical Otter, *Lontra longicaudis* in southern Brazilian Atlantic forest and its implication for seed dispersion. Mastozoología Neotropical 7:33–36.
- REID, F. 1997.** A field Guide to the Mammals of Central America and southeast México. Oxford University Press. Oxford, EE.UU.
- SÁNCHEZ, O., R. MEDELLÍN, A. ALDAMA, B. GOETTSCH, J. SOBERÓN, y M. TAMBUTTI. 2007.** Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER). Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). Ciudad de México, México.
- SANTOS-MORENO, J., M. BRIONES-SALAS, G. GONZÁLEZ-PÉREZ, y T. ORTIZ. 2003.** Networthy records of two rare mammals in Sierra Norte de Oaxaca, México. The Southwestern Naturalist 48:312–313.
- SOLER, A. 2002.** Nutrias por todo México. Biodiversitas 43:13–14.

---

*Sometido: 11 de septiembre de 2013*  
*Revisado: 30 de noviembre de 2013*  
*Aceptado: 10 de enero de 2014*  
*Editor asociado: Juan Pablo Gallo*  
*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

# Forrajeo de *Didelphis pernigra* (Mammalia: Didelphidae) en un área suburbana de la Sabana de Bogotá, Colombia

Viviana Barrera-Niño<sup>1\*</sup> y Francisco Sánchez<sup>1</sup>

**Introduction:** In Colombia, there is widespread transformation of natural ecosystems, especially in the Andean region. However, the impacts of those transformations have been poorly studied. Optimal patch theory was used to evaluate the foraging behavior and movement patterns in the white-eared opossum (*Didelphis pernigra*) in the Sabana de Bogotá, a plateau at about 2,600 m in the Colombian Andes. The study site was dominated by an exotic grass (*Cenchrus clandestinum*), and little is known about possible impacts of this exotic species on native fauna. Thus, we analyzed whether this grass the foraging behavior and movements of *D. pernigra*. To test this, we used the giving up density (GUD) technique, which uses the amount of food left in a feeding patch to assess the forager's habitat perception. We also tested whether this exotic grassland acted as a barrier to movements to and from an area of native and exotic trees. Finally, we measured the influence of moon illumination, air temperature, and precipitation on the opossum's foraging behavior.

**Methodology:** We established two approximately parallel transects in a suburban area (Fig. 1). Foraging stations were located 30 to 40 meters apart on each transect. Each station consisted of a feeder made of a cylindrical plastic container with 150ml of sugar water in a 1:3 proportion. Each container also contained 60 glass spheres to generate diminishing returns on the harvest rate. The opossums were habituated to the feeders for 15 days, and then GUDs were measured for 30 days. Feeders were filled before sunset and checked the following morning.

**Results:** Opossums foraged at least 240 m into the grasslands from the trees along the river. Air temperature and precipitation did not influence their foraging behavior (Fig. 2). There was, however, temporal variation in foraging activity, and at least some of this was due to a negative effect of lunar illumination (Fig. 3).

**Discussion and Conclusions:** Our results indicate that the white-eared opossum is a tolerant species able to exploit human-created habitats. This finding is in agreement with reports on other species of *Didelphis* that they are tolerant of moderate human interventions. We surmise that this species' ability to exploit the open ecosystems of the paramo has made it possible for it to effectively use the grasslands on the study site. The only abiotic factor that was found to be influential was moon illumination. Darker nights gave lower GUD's indicating that the foragers perceived decreased predation risk. Finally, we argue that efforts should be made to prevent the local extinction of this opossum in disturbed areas of Bogotá since it could aid in the conservation of ecological functions in those areas.

**Key words:** Andes, giving-up density (GUD), habitat selection, optimal patch use, urban ecology.

## Resumen

Aplicamos la teoría de uso óptimo de parches para evaluar los comportamientos de forrajeo e inferir las posibilidades de movimiento del tlacuache de orejas blancas o fara,

<sup>1</sup>Grupo Integrado de Investigaciones en Química y Biología, Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada. Cajicá, km 2 vía Cajicá-Zipacquirá, Colombia. E-mail: vivibani@gmail.com (VBN), fassbos@gmail.com (FS)

\*Corresponding author

*Didelphis pernigra* en un área dominada por un pasto exótico (*Cenchrus clandestinum*), en la Sabana de Bogotá, Andes colombianos. Evaluamos si el pastizal actuaba como una barrera para los movimientos del fara, y también el posible efecto de la distancia a un área con árboles nativos y exóticos cerca al río Bogotá, la iluminación de la luna, la

temperatura del aire y la precipitación. Los faras se adentraron al menos 240 m en el pastizal, y la distancia respecto a la zona arbolada, la temperatura del aire y la precipitación no afectaron su forrajeo. La iluminación de la luna se relacionó negativamente con el forrajeo de los faras, probablemente al incrementar el costo percibido de depredación. Nuestros resultados indican que el fara es una especie tolerante capaz de aprovechar espacios creados por el ser humano, y argumentamos que deberían hacerse esfuerzos para evitar que este marsupial desaparezca de las áreas altamente disturbadas de la Sabana de Bogotá, dado que podría ayudar en la conservación de funciones ecológicas en esas áreas.

**Palabras clave:** Andes, densidad de abandono (DDA), ecología urbana, uso óptimo de parches, selección de hábitat.

## Introducción

Una de las principales amenazas para la biodiversidad es la transformación de los ecosistemas naturales, que puede causar la destrucción y fragmentación de ecosistemas y reducir la conectividad para las poblaciones remanentes (Pullin 2002). En Colombia es evidente la transformación de los ecosistemas naturales y es particularmente notable en la región andina (Etter y van Wyngaarden 2000). Esto se debe principalmente a que la mayor parte de la población humana (66% de la población, ~30 millones de personas) en Colombia se ubica en los Andes (Etter y Villa 2000). Por otra parte, los Andes han sido reconocidos como la región natural con la mayor riqueza de especies de flora y fauna del país y también presenta un alto nivel de endemismos (Armenteras *et al.* 2003). Lo anterior sugiere que deben hacerse esfuerzos especiales para proteger este patrimonio natural, pero dada la alta cantidad de humanos y nivel de disturbio presente en los Andes colombianos, dichos esfuerzos de conservación no deberían limitarse sólo a áreas de ecosistemas naturales, sino también a áreas rurales, urbanas y suburbanas (Daily *et al.* 2003; Rosenzweig 2003).

Los procesos de urbanización en Colombia, y particularmente en la Sabana de Bogotá, han causado cambios drásticos en los ecosistemas. La Sabana de Bogotá durante el Pleistoceno fue un sistema de humedales en su zona plana rodeada por bosques andinos y hasta antes de la llegada de los europeos esta situación no cambió considerablemente (Van der Hammen 2003). Hoy la Sabana está invadida por construcciones y su paisaje actual es un mosaico que refleja las diferentes necesidades humanas por refugios, alimento y áreas para la oferta y producción de diferentes bienes y servicios (Camargo Ponce de León 2007). Adicionalmente a la remoción de los ecosistemas nativos, también se ha reemplazado en la Sabana la flora silvestre por especies exóticas como el pasto kikuyo (*Cenchrus clandestinum*), los pinos (*Pinus spp.*) y los eucaliptos (*Eucalyptus spp.*). Las especies exóticas eventualmente pueden naturalizarse, es decir interactuar con especies de fauna nativa e integrarse al funcionamiento del ecosistema (Cavelier y Santos



1999), pero es poco lo que sabemos sobre cómo la introducción de especies exóticas a la Sabana afecta a su fauna nativa (Sánchez 2010). La información disponible sugiere que los cambios que han ocurrido en la Sabana han causado una reducción en la diversidad de especies de flora y fauna silvestres, y se conserva un limitado número de especies representativas de la mastofauna andina, que toleran las actividades rurales y urbanas, e incluso pueden aprovechar zonas dominadas por especies exóticas (Mendoza 2012).

Por otra parte, para enfrentar la pérdida de biodiversidad a nivel mundial se ha hecho mayor énfasis en los estudios con especies consideradas como vulnerables o en peligro crítico de extinción, y hay relativamente poco interés por las denominadas especies “comunes”, las cuales también pueden ser susceptibles a extinciones locales por cambios ambientales (Roger *et al.* 2007; Lindenmayer *et al.* 2011). Adicionalmente, el estudio de estas especies comunes, puede ayudarnos a entender por qué pueden tolerar los cambios que los seres humanos hacemos en el ambiente y entender sus requerimientos ecológicos para que coexistan con nosotros (Cáceres 2000; Roger *et al.* 2007).

En este trabajo exploramos los comportamientos de forrajeo del tlacuache de orejas blancas o fara *Didelphis pernigra*, que es el mamífero silvestre más grande que sobrevive en las áreas urbanas y suburbanas de la Sabana y es relativamente común en áreas rurales de los Andes. El fara es un marsupial de la familia Didelphidae, orden Didelphimorphia, que se encuentra en los Andes de Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, y Bolivia (Lemos y Cerqueira 2002). En su dieta incluye invertebrados, frutos y eventualmente pequeños vertebrados como lagartijas, aves y ratones (Pérez-Hernández *et al.* 1994; Durant 2002). En Colombia, *D. pernigra* se distribuye en altitudes entre los 2,000 y 3,600 m (Alberico *et al.* 2000), y ha sido registrada en bosques andinos, páramos, y zonas reforestadas con especies nativas y exóticas (López-Arévalo y Montenegro-Díaz 1993; Sánchez y Alvear 2003; Ramírez-Chaves *et al.* 2008). Hasta donde sabemos, sólo se ha realizado un estudio en Colombia sobre cómo las modificaciones espaciales hechas por los humanos afectan su forrajeo (Suárez 2012). Los estudios del comportamiento de forrajeo pueden brindar información acerca del uso del hábitat por una población y permiten examinar los factores que afectan las decisiones de forrajeo, ya que dependiendo de las características del sitio, los animales escogen donde forrajear, la cantidad de tiempo invertido en la actividad y la cantidad de alimento a consumir (Brown 2000). Por lo anterior, el comportamiento de forrajeo puede usarse como una herramienta para tomar decisiones en estrategias de conservación de hábitats para una especie, dado que ayudan a determinar la calidad de los mismos (Narváez y Sánchez 2013), y la efectividad de programas de conservación (Lindell 2008; Morris *et al.* 2009).

Una técnica usada para estudiar el uso de hábitat en animales ha sido la medida de densidades de abandono (DDA), que corresponde a la cantidad de alimento dejada por el animal en un parche alimentario después de forrajear (Brown 1988). El uso de DDA's fue propuesto como parte de un modelo de uso óptimo de parches que plantea que un forrajeador permanece en un parche alimentario mientras los beneficios superan los costos de explotarlo. Los beneficios son indicados por la tasa de cosecha al explotar el parche, es decir, la cantidad de alimento obtenida por unidad de tiempo. Los costos de forrajeo incluyen costos asociados con el riesgo de ser depredado, costos energéticos y costos de oportunidades perdidas. Entonces, según el modelo de Brown la tasa de cosecha de un forrajeador en un parche en el que experimenta ganancias decrecientes

como resultado del consumo del alimento, se relaciona con la cantidad de alimento en el parche, y por ello la cantidad de alimento dejada por el forrajeador está asociada con la tasa de cosecha de abandono (Brown 1988, 1992; Sánchez 2006). El cambio en la tasa de cosecha indica cuándo los beneficios no compensan los costos de forrajeo y refleja el valor marginal del parche para el forrajeador. Por ello, entre más comida abandone el forrajeador en el parche, mayor será la DDA y menor el valor marginal para él.

Con base en lo anterior, utilizamos el modelo de Brown (1988) para examinar el forrajeo y los movimientos del fara *D. pernigra* en un paisaje altamente modificado en la Sabana de Bogotá. El área de estudio, el campus de la Universidad Militar Nueva Granada (UMNG), ha sido afectada por procesos asociados a actividades rurales y de urbanización, hay amplias áreas sembradas con pasto kikuyo (*Cenchrus clandestinum*), y hay plantaciones de eucalipto (*Eucaliptus* sp.) y áreas en regeneración natural cerca del río Bogotá. En particular, estudiamos si los faras se movilizaban y forrajaban por las zonas de pastizal, que representan ambientes altamente modificados, dominados por una especie exótica como el kikuyo y que son podados con regularidad. Por ello en este trabajo buscamos respuesta a las siguientes preguntas: 1) ¿actúan los pastizales como una barrera para el desplazamiento del fara?, y 2) ¿la distancia al río, donde hay bosques en regeneración y plantaciones de eucaliptos, afecta negativamente el forrajeo del fara? Adicionalmente examinamos el posible efecto de la iluminación de la luna, la temperatura del aire, y la precipitación pluvial sobre la actividad de forrajeo del fara.

## Material y Métodos

*Área de estudio.* Estudiamos el forrajeo de los faras durante dos meses (Noviembre/Diciembre 2011) en el campus de la UMNG, en la Cordillera Oriental de Colombia, municipio de Cajicá, departamento de Cundinamarca (4.941722°, -74.015146°; ~2,580 m; Fig. 1). Con base en los datos de la estación meteorológica en el campus, durante el 2011 la temperatura media anual fue 13.5 °C y la humedad relativa promedio anual fue de 84.7%, el promedio de precipitación mensual fue 173.4 mm, con un patrón bimodal anual, siendo los meses de mayor precipitación mayo y octubre. El campus es un ambiente altamente intervenido con suelos ricos en arcilla, y se puede dividir en tres zonas: 1) zona con edificaciones y pastizales-jardines, 2) zona dominada por pastizales (principalmente *C. clandestinum*) con árboles dispersos y áreas de cultivo, y 3) otra zona correspondiente a la ronda hídrica del río Bogotá. La zona del río tiene plantaciones de eucaliptos de 10-15 m de altura y áreas de regeneración natural dominadas por romerillos (*Baccharis* sp.) y sauces (*Salix humboldtiana*), y en el estrato herbáceo es abundante el kikuyo y adicionalmente hay árboles de aliso (*Alnus jorullensis*), cedro (*Cedrela odorata*), y enredaderas como la mora (*Rubus* sp.) y ojo de poeta (*Thunbergia alata*).

El estudio del forrajeo lo realizamos en dos trayectos aproximadamente paralelos en la zona dominada por pastizales (Fig. 1), separados cada uno por ~600 m. El trayecto 1 es una zona inundable, regularmente podada y presenta una hilera de eucaliptos a manera de cerca viva, a ~50 m de un cultivo de flores en el lote vecino y finaliza en un vallado de ~1 m de profundidad e inicio de la zona de ronda del río Bogotá. En el trayecto 2, el herbazal es denso y a ~10 metros de distancia de los cultivos experimentales del campus (principalmente de clavel, fresas, lulo, y tomate) y se ubica a ~10 m de distancia de un edificio. El trayecto 2 no presenta árboles sino hasta en las cercanías al río Bogotá, y

había postes de luz eléctrica, los cuales fueron usados para fijar los comederos.

Además aproximadamente a 3 m de distancia, en el límite con la finca vecina, hay una cerca metálica y electrificada.

*Comportamientos de forrajeo.* Para examinar el comportamiento de forrajeo del fara instalamos seis estaciones de forrajeo en cada uno de los dos trayectos, con una distancia de entre 30 y 40 m entre estaciones consecutivas. Dado que el fara parece consumir frutas con regularidad en la Sabana de Bogotá (F. Sánchez obs. pers.), usamos como estaciones de forrajeo contenedores cilíndricos plásticos de 6 cm de diámetro y 14.5 cm de altura, con 150 ml de una mezcla de agua con azúcar (relación 1:3) y 60 esferas de vidrio (1.5 cm de diámetro) como sustrato sólido, para dificultar la obtención de alimento al profundizar en el comedero y así generar ganancias decrecientes (Sánchez 2006). Este diseño ya había sido usado con éxito en otra área de la Sabana de Bogotá (Suárez 2012). Las estaciones fueron protegidas de la lluvia con un techo de plástico y reforzadas en su base con cinta pegante gruesa. En cada estación utilizamos tubos de PVC de 2 pulgadas de diámetro y 15 cm de alto como soporte para los comederos. Colocamos los comederos en árboles o postes de luz eléctrica a alturas entre 0 y 80 cm de altura, dependiendo de las condiciones del lugar. Durante 15 días habituamos a los faras a que visitaran las estaciones y consumieran el alimento líquido. Para atraerlos usamos inicialmente banano y posteriormente sólo esencia de banano. Seguido al período de habituación, registramos las densidades de abandono de los faras durante 30 días. Así, el esfuerzo de muestreo total fue de 12 estaciones  $\times$  30 días.

Durante el período de registro de DDA's usamos sólo esencia de banano como atrayente. El muestreo diario incluyó la preparación del alimento líquido, el pesaje de los comederos con y sin alimento líquido y finalmente, la distribución de los comederos en las estaciones de los dos trayectos antes del atardecer, entre 17:30 y 18:00 h aproximadamente. Medimos las DDA's en la mañanas entre 07:00 h y 08:00 h, y durante este proceso retiramos los contenedores de las estaciones, rectificamos el número de esferas de vidrio en cada contenedor, pesamos el comedero con alimento y restamos el peso del comedero con las esferas para obtener la cantidad de alimento en el comedero, es decir, la DDA. Dado que la evaporación podría reducir las DDA's, dejamos un comedero con una malla en la parte superior, para que no pudiera ser usado por los faras en cada trayecto y posterior al periodo de habituación encontramos que el efecto era despreciable ( $< 0.5$  g/noche). Colocamos cinta doble faz en los comederos para que los pelos de los faras quedaran pegados y sirvieran como prueba de la visita. De los faras capturados (ver adelante) obtuvimos pelos para comparar con los encontrados en los comederos. La precipitación, temperatura máxima y mínima, y humedad relativa de cada noche de muestreo los obtuvimos de la estación meteorológica del campus y la iluminación de la lunar con el programa de libre distribución Moonphase 3.3 (Tingstrom 2009).

*Registro Directo.* De manera simultánea a la evaluación del forrajeo, capturamos faras con el fin de verificar su presencia en el campus. Para la captura de faras usamos trampas Tomahawk y Duke, 30 $\times$ 25 $\times$ 70 cm, dispuestas de manera aleatoria en la plantación de eucalipto cercana al río para no interferir con los experimentos de forrajeo (Fig. 1). Se emplearon 4 trampas durante cuatro noches, dispuestas entre las 16:00–18:00 h y

revisadas entre las 06:00–08:00 h del día siguiente. El cebo utilizado en las trampas fue banana y mandarina. Usamos un esfuerzo total de 64 trampas/noche. Los individuos capturados se marcaron en la oreja derecha con números consecutivos empleando un tatuador permanente para conejos, se registraron las medidas estándares para mamíferos, sexo y peso, posteriormente los dejamos en libertad en el sitio de captura (Jones *et al.* 1996). El éxito de captura lo calculamos como el número de individuos capturados dividido por el esfuerzo de captura multiplicado por 100.



**Figura 1.** Campus de la UMNG, Cajicá, Colombia. Se muestran los trayectos en los que se distribuyeron las estaciones de forrajeo (trayectos 1 y 2) y la zona de plantación de eucalipto donde se realizaron los trapeos (círculos a y b). El costado oriental del campus está rodeado por el río Bogotá. Cortesía Departamento de Planeación UMNG, fotografía aérea, 2011.

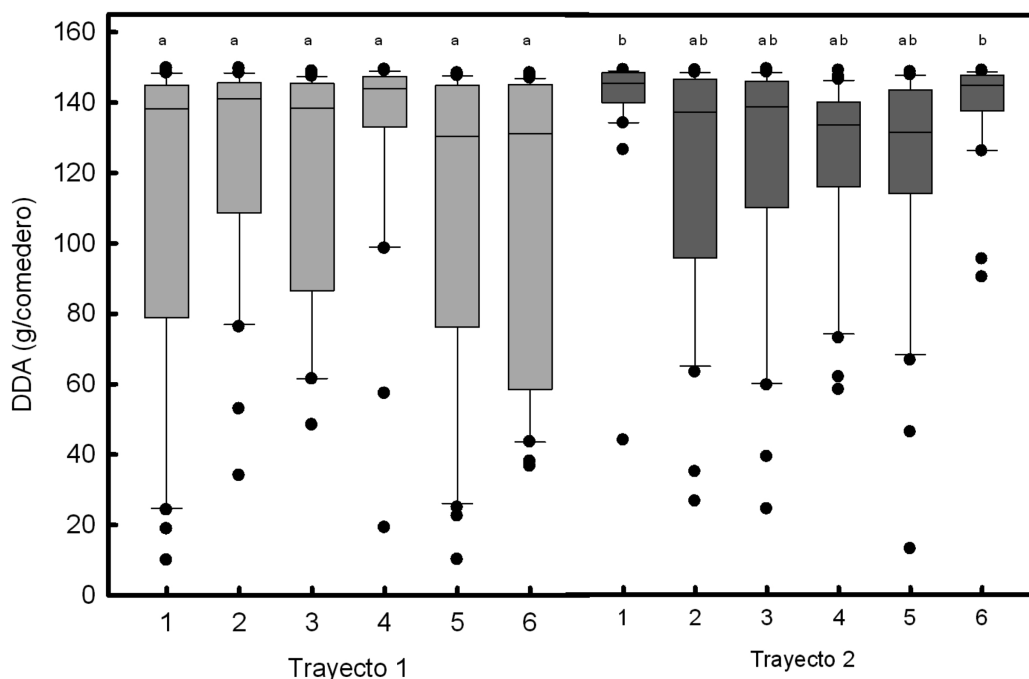
*Análisis de datos.* Para estudiar el forrajeo de los faras en los dos trayectos del campus utilizamos un modelo lineal generalizado con función gamma, con las densidades de abandono como variable dependiente y las variables independientes fueron los trayectos, las estaciones, y la iluminación de la luna. Escogimos este modelo estadístico dado que se violaban los supuestos de normalidad y homoscedasticidad requeridos por modelos paramétricos (Zar 1999). En el modelo final incluimos únicamente los factores que afectaron significativamente al forrajeo de acuerdo con el método de Wilson y Hardy (2002). Adicionalmente usamos análisis de correlación no paramétricos de Spearman (Zar 1999) para examinar los posibles efectos de la iluminación de la luna, precipitación, la humedad relativa y las temperaturas máxima y mínima del aire sobre el forrajeo de los faras. Evaluamos las hipótesis estadísticas con un nivel de significancia  $\alpha = 0.05$ .

## Resultados

*Comportamiento de forrajeo.* El modelo lineal generalizado indicó que las variables trayecto ( $c^2$  Wald = 6.99; g. l. = 1;  $P = 0.008$ ), trayecto  $\times$  estación ( $c^2$  Wald = 20.56; g. l. = 10;  $P = 0.024$ ) y día ( $c^2$  Wald = 84.31; g. l. = 24;  $P < 0.001$ ) afectaron el forrajeo del fara. Las DDA's en trayectos y estaciones mostraron gran variabilidad, y entre las estaciones dentro de cada trayecto no se evidenciaron diferencias significativas (Fig. 2).

Sin embargo, dos estaciones en el trayecto 2 presentaron DDA's más altas que todas las estaciones del trayecto 1, es decir, que fueron poco explotadas por los faras. Estas dos estaciones estaban localizadas en los extremos del trayecto, es decir la más cercana al río, estación 1 y la más lejana a él, estación 6.

También se encontró una alta variabilidad en las DDA's a nivel temporal (Fig. 3), pero reconocimos que en algunos días hubo bajas DDA's como el día 17 del muestreo, y otros días los faras tuvieron altas DDA's, como el día 5. Para analizar el efecto temporal sobre el forrajeo de los faras, empleamos correlaciones no paramétricas entre la iluminación de la luna y las DDA's, y algunas variables climáticas y las DDA's. Encontramos que la iluminación de la luna tuvo una correlación positiva y significativa (Spearman Rho = 0.155,  $P = 0.003$ ) con las DDA's. Dado que las DDA's están inversamente relacionadas con el valor marginal de los parches alimentarios, este resultado indica que la relación beneficios/costos del forrajeo de los faras mejora cuando las noches son más oscuras. Las variables humedad relativa (Spearman Rho = -0.053,  $P = 0.316$ ), y temperatura máxima (Spearman Rho = -0.042,  $P = 0.382$ ) y mínima del aire (Spearman Rho = -0.023,  $P = 0.253$ ) no tuvieron efecto sobre el forrajeo del fara. Adicionalmente se evidenció una correlación positiva, pero no significativa, entre la precipitación y las DDA's (Spearman Rho = 0.091,  $P = 0.086$ ).



**Figura 2.** Forrajeo de los faras (*Didelphis pernigra*) en parches alimentarios, medido en densidades de abandono (DDA), a lo largo de dos trayectos con seis estaciones en áreas de pastizales y árboles; al aumentar el número del parche alimentario (eje de las abscisas) disminuye la distancia con respecto a una zona arbolada en la ronda del río Bogotá, en el campus Cajicá de la UMNG. No hubo diferencias entre las estaciones del mismo trayecto, pero las estaciones 1 y 6 del trayecto 2, mostraron DDA's significativamente superiores a todas las estaciones del trayecto 1. La línea dentro de la caja es la mediana, sus extremos son los percentiles 25 y 75, la barra de error representa los percentiles 10 y 90, y los puntos son valores atípicos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $\chi^2$  Wald,  $P < 0.05$ ).

*Registro Directo.* Capturamos dos faras macho en el campus, para un éxito de captura de 3.13%. Los faras fueron capturados en el mismo lugar (círculos a y b de Fig. 1), en

un área con abundante mora (*Rubus* sp.) y kikuyo, rodeado de árboles de eucalipto. Las medidas somáticas convencionales (en mm) de los faras fueron: individuo con el tatuaje 1, longitud total (LT) 790, longitud de la cola (LC) 351, longitud de la pata (LP) 62, longitud de la oreja (LO) 37, peso 1,700 g, e individuo con el tatuaje 2, LT 850, LC 306, LP 62, LO 47, peso 1,600 g. Adicionalmente, durante el tiempo del estudio, 4 cadáveres de faras fueron encontrados a lo largo del trayecto 2, entre las estaciones 3 y 6.

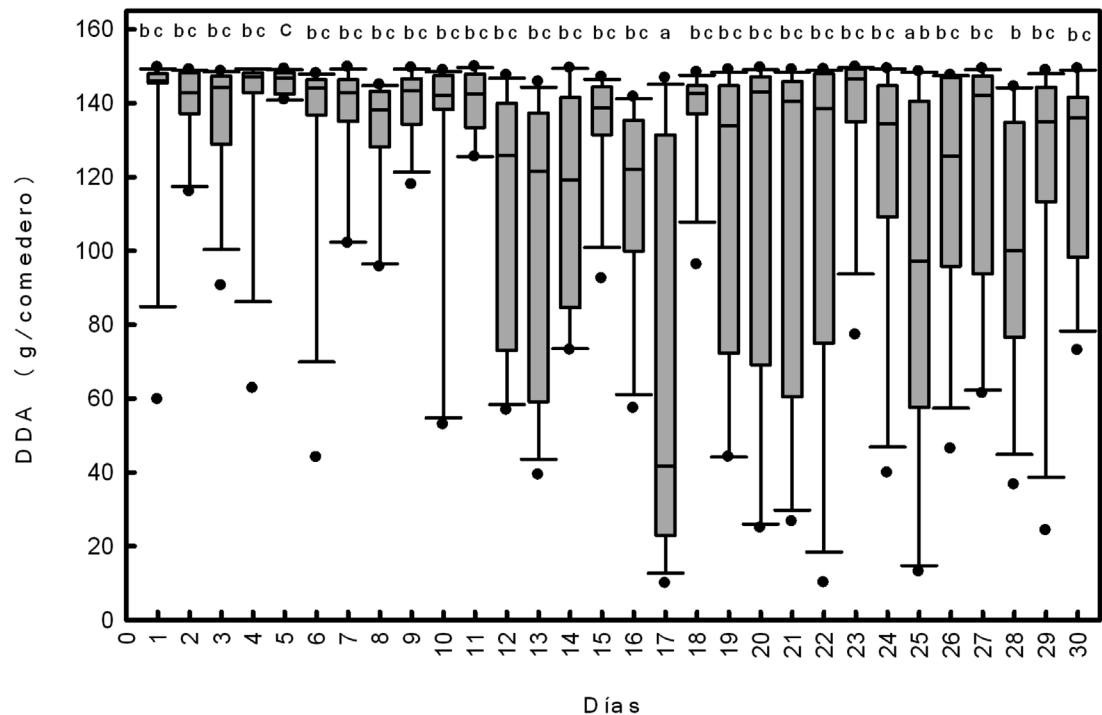
## Discusión

Esperábamos encontrar que el forrajeo y movilización de los faras en el campus fuera afectado por las zonas de pastizal y la distancia a la zona arbolada cerca al río Bogotá. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que ni el pastizal es una barrera para el forrajeo del fara, ni el uso de parches alimentarios se relaciona con la distancia al río. Esto refuerza la idea de que los miembros del género *Didelphis* toleran ambientes altamente modificados y los resultados muestran que *D. pernigra* puede movilizarse y/o forrajear por áreas desprovistas de vegetación nativa y poca vegetación arbustiva o arbórea. Otros estudios con diferentes especies de la familia Didelphidae indican que estos marsupiales hacen uso de zonas dominadas por árboles exóticos como el eucalipto (Aguirre *et al.* 1998; Mendoza 2012), pero hasta donde sabemos, esta es la primera vez que se reconoce el forrajeo del fara en ambientes dominados por especies exóticas no arbóreas, como el kikuyo. El fara habita en ambientes naturales abiertos como áreas de páramo en Colombia y Venezuela (López-Arévalo y Montenegro-Díaz 1993; Durant 2002) y probablemente su capacidad para explotar este ecosistema y sus recursos le ha permitido aprovechar las zonas de pastizal presentes en el campus.

La técnica de las DDA's puede usarse para reconocer cómo los forrajeadores hacen uso del espacio y si distinguen diferencias a nivel de hábitat o microhábitat (Brown *et al.* 1994; Narváez y Sánchez 2013). La ausencia de diferencias en el forrajeo al interior de los trayectos sugiere que, desde el punto de vista de los faras, la zona dominada por pastizales es un único hábitat, y sólo hay diferencias cuando se examinan estaciones particulares, *i.e.*, a nivel de microhábitat. Esto concuerda con lo encontrado en algunas especies de marsupiales australianos de tamaño mediano, en las que el uso de hábitat depende de la escala espacial, y también de la hora del día (Finlayson *et al.* 2008). Según Finlayson *et al.* (2008), algunos marsupiales son más selectivos en el uso del espacio al momento de escoger donde refugiarse durante el día y no demuestran preferencias por algún tipo de cobertura durante el período de forrajeo en la noche. Para examinar si algo similar ocurre en el campus de la UMNG sería necesario extender los esfuerzos para capturar y registrar el forrajeo de los faras a otras coberturas además del pastizal, pero parece que los faras seleccionan sitios de descanso, ya que hemos observado animales en árboles de la ronda del río, y nunca descansando en la zona de pastizales o las zonas construidas.

El modelo de uso óptimo de parches de Brown (1988) asume que la explotación de un parche alimentario depende de la relación entre costos y beneficios percibida por el forrajeador. Debido a que en todas las estaciones se usaba el mismo tipo de comedero, no había diferencias en los costos energéticos; de igual manera, el tiempo de muestreo fue relativamente corto dentro del ciclo reproductivo de los faras (Tyndale-Biscoe y Mackenzie 1976), por lo tanto, los costos asociados a oportunidades perdidas

probablemente tendrían poco impacto a lo largo de nuestro trabajo. Así, los costos de forrajeo que podrían afectar con mayor intensidad el forrajeo de los faras estarían asociados al costo percibido de ser depredados (Brown y Kotler 2007). En este contexto, nuestros resultados sugieren que para los faras no hubo un incremento en el riesgo percibido de depredación al adentrarse en el pastizal, y probablemente no hay depredadores que intimiden lo suficiente al fara para afectar sus decisiones de forrajeo. Se ha encontrado que los principales agentes de mortalidad para *Didelphis* en áreas sub-urbanas son los automóviles, además de depredadores naturales o exóticos como los perros domésticos (Cáceres 2000). Así, la ausencia o baja frecuencia de automóviles y perros pueden explicar nuestros resultados. En el campus hemos observado depredadores nocturnos como búhos (*Pseudoscops clamator*) y lechuzas (*Tyto alba*), pero sus dietas incluyen invertebrados y pequeños vertebrados que generalmente no superan los 500 g (Huston y Nelson 1994; Delgado-V. et al. 2005). Esto sugiere que es improbable que estas rapaces puedan representar un riesgo para faras adultos que pesan más de 1000 g, y así causen que eviten zonas abiertas, como pastizales, pero sería necesario examinar si pueden afectar a animales juveniles.



**Figura 3.** Variación del forrajeo de los faras *Didelphis pernigra*, medido en densidades de abandono (DDAs), con respecto al tiempo de experimentación. No hubo diferencias significativas entre las DDAs, excepto el día 5 que presentó un valor más bajo que los días 18 y 28, y el día 17 tuvo un valor más alto que el resto de días. La línea dentro de la caja es la mediana, sus extremos son los percentiles 25 y 75, la barra de error representa los percentiles 10 y 90, y los puntos son valores atípicos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $c^2$  Wald,  $P < 0,05$ ).

Como mencionamos, detectamos un efecto de microhábitat indicado por la interacción significativa entre trayecto y estación de forrajeo, debido específicamente a la baja explotación de dos estaciones en el trayecto 2 respecto a las estaciones del trayecto 1. La mayoría de las estaciones en el trayecto 2 se fijaron a postes de luz, pero sólo uno iluminaba durante toda la noche, y ésta estación fue menos explotada que las del

trayecto 1. Así, este resultado posiblemente sea consecuencia de la luz artificial, que en mamíferos silvestres puede reducir sus movimientos y/o actividad (ver Rich y Longcore 2002). Adicionalmente, la correlación positiva entre las DDA's y la iluminación de la luna, indica que entre más oscura la noche mayor el valor marginal del alimento. En otras especies de mamíferos también se ha evidenciado una preferencia a forrajear durante las noches con bajos niveles de iluminación lunar (Orrock *et al.* 2004). Estos resultados se han asociado generalmente con el riesgo de depredación percibido (Kotler *et al.* 1994), y se asume que los animales quedan más expuestos en noches más iluminadas. Sin embargo, nuestros resultados contrastan con lo encontrado por Norris *et al.* (2010), donde *D. marsupialis*, en un área fragmentada de Brasil mostró una mayor actividad al aumentar los niveles de iluminación lunar posiblemente porque mejoraba su visibilidad, de acuerdo con los autores.

No es claro si el menor forrajeo al aumentar la iluminación del sitio es por un mayor riesgo de depredación percibido por los faras dentro del campus o si este comportamiento sea innato y producto de presiones selectivas a lo largo de varias generaciones. Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que por ejemplo, las áreas alrededor de las edificaciones con alta iluminación serían menos usadas por los faras. Así, el aumentar la cantidad de construcciones, como se tiene planeado en el campus, posiblemente tenga un impacto negativo en el comportamiento del fara al reducir el valor de las zonas iluminadas. Por otro lado, la segunda estación menos explotada del trayecto 2 se encontraba cercana al río. Observamos durante el tiempo de habituación y hasta el tercer día de experimentación, que el parche era explotado por los faras, y luego de ese día el uso del parche decreció considerablemente. La reducción en el uso de esta estación coincidió con el aumento en el uso de máquinas ruidosas como motobombas y motosierras en el lote vecino. Así, nuestros resultados parecen concordar con los encontrados en un bosque natural en Estados Unidos, donde se demostró que las ardillas de cola roja responden con cambios en el uso del espacio por la intrusión humana, disminuyendo su forrajeo y alejándose de los territorios perturbados (Gutzwiller y Riffell 2008).

También encontramos una considerable variabilidad temporal en el uso de los comederos. Como mencionamos anteriormente, parte de dicha variación es explicada por el efecto de la iluminación de la luna, pero probablemente otros factores son responsables de la alta variación temporal encontrada. Factores como la humedad relativa, y las temperaturas máxima y mínima no tuvieron efecto en el forrajeo, y la precipitación no alcanzó a ser significativa, aunque hubo una tendencia de correlación positiva con respecto a las DDA's. En *D. marsupialis* y *D. albiventris* se ha encontrado que la precipitación afecta las actividades propias del desarrollo de los individuos y aumenta la competencia y el territorialismo (Durant 2002; Passamani y Ribeiro 2009). Por esto serían necesarios muestreos más prolongados para evaluar el posible efecto de la lluvia.

A manera de conclusión, los faras, al igual que otros miembros del género *Didelphis*, son especies capaces de explotar múltiples tipos de hábitat, incluyendo aquellos altamente modificados por el ser humano. Los *Didelphis* potencialmente son controladores de poblaciones de invertebrados, y su consumo de frutas sugiere que pueden actuar como dispersores de semillas (Cáceres 2002; Passamani y Ribeiro 2009). Además, varias



especies de *Didelphis* pueden moverse cientos de metros e incluso kilómetros en una sola noche (Sunquist *et al.* 1987; Loretto y Vieira 2005) y es posible que ese sea también el caso del fara. Así, la conservación del fara en el campus podría ser importante por las mismas razones que se han reconocido para otras especies comunes (ver referencias en Lindenmayer *et al.* 2011): por su participación en procesos ecológicos, porque son las especies más probables a adaptarse a los cambios generados por los humanos, pueden ser indicadores de los mismos cambios y puede ser práctico su seguimiento y estudio, como lo hemos demostrado en este trabajo. Para el caso particular del campus de la UMNG, y buena parte de la Sabana de Bogotá, la tolerancia del fara a espacios altamente modificados y, posiblemente su alta movilidad, sugieren que este marsupial podría ayudar a mantener funciones ecosistémicas y podría favorecer procesos de restauración ecológica en lugares deteriorados donde otras especies silvestres rara vez se aventurarían.

## Agradecimientos

Agradecemos a la UMNG por permitir los muestreos dentro del campus y por su apoyo. A los estudiantes de Biología Aplicada por su colaboración y ánimo en la fase de muestreos, especialmente a L. Mendoza, R. Rodríguez y H. Sánchez. El laboratorio de Ecología y Conservación Ambiental de la UDCA facilitó las trampas usadas para la captura de faras. Finalmente, agradecemos la revisión juiciosa de dos evaluadores anónimos que ayudaron a mejorar la calidad del manuscrito.

## Literatura citada

- AGUIRRE, L. F., J. A. BALDERRAMA, C. F. PINTO, E. I. MARADIEGUE, y R. VARGAS. 1998. Influencia de dos especies forestales exóticas sobre fauna terrestre de bosques nativos de kewiña en el Parque Nacional Tunari. *Conservación de Bosques Nativos* 5:1402-1406.
- ALBERICO, M., A. CADENA, J. HERNÁNDEZ-CAMACHO, y Y. MUÑOZ-SABA. 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1:43-75.
- ARMENTERAS, D., F. GAST, y H. VILLAREAL. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation* 113:245-256.
- BROWN, J. S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavior, Ecology and Sociobiology* 22:37-47.
- BROWN, J. S. 1992. Patch use under predation risk: I. Models and predictions. *Annales Zoologici Fennici* 29:301-309.
- BROWN, J. S., B. P. KOTLER, y W. A. MITCHELL. 1994. Foraging theory, patch use, and the structure of a Negev Desert granivore community. *Ecology* 75:2286-2300.
- BROWN, J. S. 2000. Foraging ecology of animals in response to heterogeneous environments. Pp. 181-215 en *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity* (Hutchings J., y A. Stewart, eds.). Blackwell Scientific. Oxford, Reino Unido.
- BROWN, J. S., y B. P. KOTLER. 2007. Foraging and the ecology of fear. Pp. 437-480 in *Foraging* (Stephens, D. W., J. S. Brown, y R. Ydenberg, eds.). University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.

- CÁCERES, N. C. 2000. Population ecology and reproduction of the white-eared opossum *Didelphis albiventris* (Mammalia: Marsupialia) in an urban environment of Brazil. *Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* 52:171-174.
- CÁCERES, N. C. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum *Didelphis albiventris* in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37:97-104.
- CAMARGO PONCE DE LEÓN, G. 2007. Estado y perspectivas de los ecosistemas urbanos de Bogotá. Prioridades 2008-2011. *Foro Nacional Ambiental* 16:1-8.
- CAVELIER, J., y C. SANTOS. 1999. Efectos de plantaciones abandonadas de especies exóticas y nativas sobre la regeneración natural de un bosque montano en Colombia. *Revista de Biología Tropical* 47:775-784.
- DAILY, G. C., G. CEBALLOS, J. PACHECO, G. SUZAN, y A. SANCHEZ-AZOFEIFA. 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: Conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology* 17:1814-1826.
- DELGADO-V., C. A., P. C. PULGARÍN-R., y D. CALDERÓN-F. 2005. Análisis de egagrópilas del búho rayado (*Asio clamator*) en la ciudad de Medellín. *Ornitología Colombiana* 3:100-103.
- DURANT, P. 2002. Notes on white-eared opossum *Didelphis albiventris* Lund, 1840 from Mérida Andes, Venezuela. *Revista de Ecología Latino Americana* 9:1-7.
- ETTER, A., y W. VAN WYNGAARDEN. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29:432-439.
- ETTER, A., y L. A. VILLA. 2000. Andean forrests and farming systems in part of the Eastern Cordillera (Colombia). *Mountain Research and Development* 20:236-245.
- FINLAYSON, G. R., E. M. VIEIRA, D. PRIDDEL, R. WHEELER, J. BENTLEY, y C. R. DICKMAN. 2008. Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: a case study using medium-sized marsupials. *Biological Conservation* 141:320-331.
- GUTZWILLER, K. J., y S. K. RIFFELL. 2008. Does human repeated intrusion alter use of wildland sites by red squirrels? Multiyear experimental evidence. *Journal of Mammalogy* 89:374-380.
- HUSTON, R. M., y T. A. NELSON. 1994. Barn owl (*Tyto alba*) food habits in west-central Arkansas. *Proceedings Arkansas Academy of Science* 48:73-74.
- JONES, C., W. J. MCSHEA, M. J. CONROY, y T. H. KUNZ. 1996. Capturing Mammals. Pp 115-155 en *Measuring and monitoring biological diversity standard methods for mammals*. (Wilson, D. E., F. R. Cole, J. Nichols, R. Rudran, y M. S. Foster, eds.). *Biological diversity handbook series*. Smithsonian Institution Press. London, Reino Unido.
- KOTLER, B. P., J. S. BROWN, y W. A. MITCHELL. 1994. The role of predation in shaping the behavior, morphology and community organization of desert rodents. *Australian Journal of Zoology* 42:449-466.
- LEMOS, B., y R. CERQUEIRA. 2002. Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). *Journal of Mammalogy* 83:354-369.
- LINDELL, C. A. 2008. The value of animal behavior in evaluations of restoration success. *Restoration Ecology* 16:197-203.

- LINDENMAYER, D. B., J. T. WOOD, L. MCBURNEY, C. MACGREGOR, K. YOUNGENTOB, y S. C. BANKS. 2011. How to make a common species rare: a case against conservation complacency. *Biological Conservation* 144:1663-1672.
- LÓPEZ-ARÉVALO, H. F., y O. L. MONTENEGRO-DÍAZ. 1993. Mamíferos no voladores de Carpanta. Pp. 165-187 en Carpanta: Selva nublada y páramo (Andrade, G. I., ed.). Fundación Natura. Bogotá, Colombia.
- LORETTO, D., y M. V. VIEIRA. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy* 86:287-293.
- MENDOZA, L. X. 2012. Composición, riqueza y abundancia de mamíferos de la Hacienda Las Mercedes, Bogotá, Colombia. Tesis de pregrado, Biología, Universidad Militar Nueva Granada. Cajicá, Colombia.
- MORRIS, D. W., B. P. KOTLER, J. S. BROWN, V. SUNDARARAJ, y S. B. ALE. 2009. Behavioral indicators for conserving mammal diversity. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162:334-356.
- NARVÁEZ, G., y F. SÁNCHEZ. 2013. Using foraging behavior to detect edge effects: a case study with Colombian Andean mammals. *Boletín Científico del Centro de Museos - Universidad de Caldas* 17:110-120.
- NORRIS, D., F. MICHALSKI, y C. A. PERES. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy* 91:551-560.
- ORROCK, J. L., B. J. DANIELSON, y R. J. BRINKERHOFF. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology* 15:433-437.
- PASSAMANI, M., y D. RIBEIRO. 2009. Small mammals in a fragment and adjacent matrix in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69:305-309.
- PÉREZ-HERNÁNDEZ, R., P. SORIANO, y D. LEW. 1994. Marsupiales de Venezuela. Cuadernos Lagoven. Caracas, Venezuela.
- PULLIN, A. S. 2002. *Conservation Biology*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- RAMÍREZ-CHAVES, H. E., W. PÉREZ, y J. RAMÍREZ-MOSQUERA. 2008. Mamíferos presentes en el municipio de Popayán, Cauca-Colombia. *Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas* 12:65-89.
- RICH, C., y T. LONGCORE. 2002. Ecological consequences of artificial night lighting. Program and Abstracts. The Urban Wildlife Group and UCLA Institute of the Environment. Los Angeles, EE.UU.
- ROGER, E., S. W. LAFFAN, y D. RAMP. 2007. Habitat selection by the common wombat (*Vombatus ursinus*) in disturbed environments: implications for the conservation of a 'common' species. *Biological Conservation* 137:437-449.
- ROSENZWEIG, M. L. 2003. *Win-win ecology: how Earth's species can survive in the midst of human enterprise*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- SÁNCHEZ, F. 2006. Harvest rates and patch use strategy of Egyptian fruit bats in artificial food patches. *Journal of Mammalogy* 87:1140-1144.
- SÁNCHEZ, F. 2010. Mamíferos pequeños. Pp. 173-188 in Proyecto corredor borde norte de Bogotá. Fase I (Ardila, G., ed.). Instituto de Estudios Urbanos - Universidad Nacional de Colombia, Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales, Academia

Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Instituto Geográfico Agustín Codazzi y Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca - CAR. Disponible en <http://www.car.gov.co/?idcategoria=18115>.

- SÁNCHEZ, F., y M. ALVEAR.** 2003. Comentarios sobre el uso de hábitat, dieta y conocimiento popular de los mamíferos en un bosque andino de Caldas, Colombia. Boletín Científico del Museo de Historia Natural - Universidad de Caldas 7:121-144.
- SUÁREZ, G.** 2012. Ecología de forrajeo del fara *Didelphis pernigra* (Didelphidae, Didelphimorphia) en un área suburbana del norte de Bogotá, Colombia. Tesis de pregrado, Profesional en Ciencias Ambientales, Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales. Bogotá, Colombia.
- SUNQUIST, M. E., S. N. AUSTAD, y F. SUNQUIST.** 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). Journal of Mammalogy 68:173-176.
- TINGSTROM, H.** 2009. Moonphase 3.3. Programa distribuido por Tingam. Disponible en [www.tingam.com](http://www.tingam.com).
- TYNDALE-BISCOE, C. H., y R. B. MACKENZIE.** 1976. Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. Journal of Mammalogy 57:249-265.
- VAN DER HAMMEN, T.** 2003. Los humedales de la Sabana: origen, evolución, degradación y restauración. Pp. 19-51 in Los humedales de Bogotá y la Sabana (Güarnizo A., y B. Calvachi, eds.). Acueducto de Bogotá - Conservación Internacional, Bogotá, Colombia.
- WILSON, K., y I. C. W. HARDY.** 2002. Statistical analysis of sex ratios: an introduction. Pp. 48-92 en Sex ratios: concepts and research methods (Hardy, I. C. W., ed.). Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- ZAR, J. H.** 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River. New Jersey, EE.UU.

---

Sometido: 14 de noviembre de 2013

Revisado: 31 de enero de 2014

Aceptado: 19 de febrero de 2014

Editor asociado: Consuelo Lorenzo

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández

# Crecimiento postnatal y desarrollo del vuelo en el murciélago *Leptonycteris yerbabuenae* en Chiapas, México

Matías Martínez-Coronel<sup>1\*</sup>, Fernando A. Cervantes<sup>2</sup>  
y Yolanda Hortelano-Moncada<sup>2</sup>.

**Introduction:** Neonate bats represent 12-43% of postpartum-maternal body mass, but unlike other small mammals with large offsprings, bats are altricial and totally dependent on maternal care for survival. Neonates of several bat species are born naked, with low thermoregulatory ability; therefore their growth and development are affected by factors such as humidity and temperature, likewise by sex and food availability, among others. Phyllostomidae is the most diverse family of bats in the Neotropics, nevertheless, there are few studies on the postnatal growth and development of their offspring and especially of glosophagine bats. For that reason, we described the postnatal growth and development of a population of *Leptonycteris yerbabuenae* inhabiting “The Laguitos” Cave, in the state of Chiapas, México. This species is distributed from the southern United States, through most of Mexico to Guatemala and El Salvador. In Mexico this species is listed as “threatened” by the Mexican government (SEMARNAT, 2010).

**Methods:** Based on capture-recapture data, we examined the growth trajectories of three morphological variables and flight development of young *Leptonycteris yerbabuenae* during 1998 and 2001. Sexual variation, and inter-year variation among specimens of the same age category was assessed by a t Student test. The growth of each variable was measured with a lineal regression analysis, meanwhile the growth parameters were derived from a logistic growth equation and from a polynomial model. To describe the flight development in young bats, we classified these as non-volant, semivolant and volant as was done by Stern *et al.* (1997) in *Phyllostomus hastatus*.

**Results:** The highest records for ambient and roost temperature were in 2001, and so were the lowest records for relative humidity compared with 1998 conditions (Fig. 1). Male and female young bats (Fig. 2) were morphologically similar in the three variables assessed in both years (Table 1). The body mass and length of the forearm increased linearly the first three weeks in both years, while the length of the epiphysis grew until the second week in 1998 and day 10 in 2001, then the growth rate decreased in all variables (Figure 3, Table 2). The sustained flight was achieved at ages 15 and 20 days in 2001 and 1998, respectively (Table 3).

**Discussion and conclusions:** This study shows that neonates of *Leptonycteris yerbabuenae* from Chiapas born naked and with the ear meatus closed compared with those of Carbo, Sonora (Gould 1975), what reveals intraspecific variability of these traits. The morphological similarity between male and females young bats was expected; because there is not secondary sexual dimorphism in adults. Neonates of 1998 had lesser body mass and greater length of the fourth metacarpal-phalangeal epiphyseal gap than specimens of 2001. Differences between years were persistent during growth phase, and maybe these results were consequences of different weather conditions that prevailed in each year. The growth parameters derived from the logistic

<sup>1</sup>Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Avenida San Rafael Atlixco 186, Colonia Vicentina, Iztapalapa, Distrito Federal, México 09340. Email: marti17@hotmail.com (MM-C)

<sup>2</sup>Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Coyoacán, Distrito Federal, México 04510. Email: fac@ib.unam.mx (FAC), yolahm@ib.unam.mx (YH-M)

\*Corresponding author

model for forearm length (0.07-0.10) and body mass (0.06-0.10) of *L. yerbabuenae* were similar to other neotropical phyllostomid bats, but lower than vespertilionid bats. These results may be influenced by phylogenetic distance or by environmental conditions. The sustained flight started five days earlier in 2001 compared with 1998, probably influenced by different environmental conditions that prevailed each year. Therefore the sustained flight was achieved at an age similar to those of other phyllostomid bats.

**Key words:** Cave, Chiroptera, Phyllostomidae, relative humidity, temperature, growth trajectories.

## Resumen

Con base en datos de captura-recaptura se describe el crecimiento postnatal y el desarrollo del vuelo en *Leptonycteris yerbabuenae* en Chiapas, México. Los murciélagos de esta especie nacen desnudos, con los ojos cerrados y las orejas plegadas. En 1998 tuvieron menor peso y una epífisis cartilaginosa metacarpo-falange del cuarto dedo, más grande en comparación con los de 2001. La longitud del antebrazo y el peso crecieron linealmente los primeros 20 días, con un promedio de 0.85 mm/día en 1998 y de 0.90 mm/día en 2001, después disminuyeron hasta el día 30 a 0.52 mm/día y a 0.031 mm/día respectivamente. La longitud de la epífisis tuvo un comportamiento parabólico, en 1998 aumento a una tasa de 0.10 mm/día los primeros quince días, después disminuyó hasta el día 30 a una tasa de 0.05 mm/día, mientras que en 2001 el incremento fue de 0.10 mm/día los primeros 10 días y disminuyó hasta el día 30 a una tasa de 0.04 mm/día. El vuelo sostenido inició a los 15 días en 2001, cuando los juveniles alcanzaron un 84.16% de la longitud del antebrazo y un 54.59% del peso del adulto; mientras que en 1998 el vuelo sostenido inició a los 20 días cuando los juveniles alcanzaron el 83.79% de la longitud del antebrazo y 49.54% del peso del adulto. En comparación con otros filostómidos como *Artibeus*, *Carollia* y *Phyllostomus*, los neonatos de *L. yerbabuenae* nacen con un menor grado de desarrollo y el vuelo sostenido lo consiguen antes de alcanzar la talla del adulto.

**Palabras clave:** Cueva, Chiroptera, Phyllostomidae, humedad relativa, temperatura, trayectoria de crecimiento.

## Introducción

Los murciélagos neonatos son grandes, en comparación con los de otros mamíferos pequeños, pues llegan a representar entre el 12 y el 43% del peso postparto de la madre (Kurta y Kunz 1987). A diferencia de otros mamíferos que paren crías de gran talla, los neonatos de los murciélagos son altricios y dependen totalmente de la madre para sobrevivir y alimentarse, debido a que son incapaces de volar (Racey y Entwistle 2000) y pueden ser fácilmente depredados. Las crías de varias especies nacen desnudas y con baja capacidad termorreguladora, por lo que son vulnerables a los cambios bruscos de humedad y temperatura (Tuttle y Stevenson 1982). La piel desnuda pierde humedad y calor fácilmente y en caso de bajas temperaturas, el desarrollo y el crecimiento se retrasan.

Por lo tanto, las madres de estas especies de murciélagos deben elegir sitios apropiados para los neonatos, en donde las variaciones ambientales sean mínimas, para disminuir los riesgos de estrés térmico y mortalidad de sus crías. Las cuevas y minas abandonadas

son refugios idóneos, porque mantienen condiciones ambientales relativamente estables a lo largo del año y son poco accesibles a depredadores potenciales (Kunz 1982).

El crecimiento postnatal de los murciélagos también es afectado por otros factores como el sexo, la disponibilidad de alimento, los cuidados maternos y algunos factores sociales (Tuttle y Stevenson 1982; Hoying y Kunz 1998; Heideman 2000; Kunz y Hood 2000; Porter y Wilkinson 2001). Los estudios sobre crecimiento postnatal en murciélagos se han llevado a cabo tanto en cautiverio como en condiciones naturales, aunque la mayoría corresponden a especies que se distribuyen en regiones templadas, principalmente en miembros de la familia Vespertilionidae (Kunz 1987) y recientemente en miembros de las familias Hipposideridae, Molossidae, Phyllostomidae y Thyropteridae, entre otras (Chaverri y Kunz 2006; Krochmal y Sparks 2007; Wyant y Adams 2007; Liu et al. 2009; Lin et al. 2010; Chaverri y Vonhof 2011).

La familia Phyllostomidae es una de las más diversas en los ambientes neotropicales, sin embargo existen pocos trabajos sobre el desarrollo postnatal de sus crías. Sólo se han publicado reportes sobre el crecimiento postnatal de algunas especies como los murciélagos fruteros *Artibeus jamaicensis*, *A. watsoni* y *Carollia perspicillata*, el vampiro común *Desmodus rotundus* y los murciélagos carnívoros *Phyllostomus discolor* y *P. hastatus* (Kleiman y Davies 1979; Kunz y Hood 2000; Chaverri y Kunz 2006). En estos estudios se ha observado, por ejemplo, que en *A. jamaicensis* las crías nacen con los ojos abiertos y el cuerpo cubierto de pelo. Las orejas se tornan erectas durante las primeras seis horas de vida y que representan el 31% del peso y el 55% de la longitud del antebrazo del adulto (Taft y Handley 1991). De manera similar, en *A. watsoni* los neonatos representan el 32 y 52% del peso y de la longitud el antebrazo de la madre, respectivamente, y que son capaces de volar después de los 35 días, cuando han alcanzado el 100% de la longitud del antebrazo y el 80% del peso del adulto. Sin embargo, se desconoce casi por completo los detalles de la biología reproductiva de murciélagos consumidores de néctar y polen. Por esta razón, en el presente trabajo se reporta el desarrollo y el crecimiento postnatal de una población de *Leptonycteris yerbabuena* que habita en la cueva de Los Laguitos, Chiapas.

*Leptonycteris yerbabuena* es un murciélago con una distribución geográfica amplia que incluye el sur de los Estados Unidos de América, casi todo México hasta Guatemala y El Salvador (Arita y Humphrey 1988). Este murciélago habita en los matorrales xerófilos, cardonales y selva baja caducifolia, donde obtiene su alimento principal, que consiste en néctar y polen de cactáceas, agaváceas, fabáceas y bombacáceas (Alcorn et al. 1961; Alcorn 1962; Álvarez y González-Quintero 1969; Quiroz et al. 1986; Cockrum y Petryszyn 1991; Fleming et al. 1993; Riechers-Pérez et al. 2003) entre otras. Esta especie es considerada como cavernícola obligada (Arita 1993). En México la especie está catalogada en la categoría de “amenazada” de extinción por el gobierno mexicano, bajo la sinonimia de *L. curasoae* (SEMARNAT- 2010), se considera que la constante perturbación de su hábitat es una de las principales causas que contribuyen a esta condición.

## Material y Métodos

*Área de estudio.* El estudio del desarrollo y crecimiento postnatal de *L. yerbabuena* se llevó a cabo en la cueva de Los Laguitos, que se localiza a 4 km NW de la ciudad de

Tuxtla Gutiérrez, municipio del mismo nombre, Chiapas, a 781 m sobre el nivel del mar (16.778333° N, 93.148611° W). La temperatura promedio de la cueva es de 32.3 °C y la humedad relativa promedio es de 95.4%, por lo que se clasifica como una “cueva de calor” (De la Cruz 1992; Martínez-Coronel *et al.* 2010). El clima de la zona corresponde a un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, la temperatura media anual es de 24.7°C (Awo“(w)(i’g; Cardoso 1979). La vegetación que rodea a la cueva corresponde a un bosque tropical caducifolio (Miranda 1998) con cambios fenológicos drásticos entre la estación húmeda y la seca. Durante el tiempo en que se desarrolló el trabajo la cueva estuvo habitada por otras especies de murciélagos como son: *Balantiopteryx plicata*, *Mormoops megalophylla*, *Pteronotus davyi*, *P. parnelli*, *P. personatus*, *Artibeus jamaicensis*, *Glossophaga soricina* y *Natalus stramineus*.

La cueva tiene un desarrollo horizontal, que consta de una sola entrada y un túnel principal que corre en dirección noreste, al cual se unen otros dos túneles a 65 m de la entrada, uno del lado norte y otro del lado sur, que en conjunto suman una longitud mayor a 600 m. La temperatura y la HR de la cueva varían entre las diferentes secciones de cada túnel a lo largo del día y entre meses a lo largo del año, dependiendo de la topografía del terreno y de la abundancia de las poblaciones de murciélagos (Martínez-Coronel *et al.* 2010).

Para determinar el momento en el que iniciaban los nacimientos, se visitó diariamente la cueva de Los Laguitos desde el 15 de octubre de 1998 y de 2001. En 1998 los primeros nacimientos se observaron el 24 de octubre, por lo que el monitoreo se llevó a cabo del 26 de octubre al 26 de noviembre, mientras que en el 2001 los primeros nacimientos sucedieron el 22 de octubre y el monitoreo se llevó a cabo del 24 de octubre al 28 de noviembre.

Los sitios para el estudio fueron seleccionados con base en la accesibilidad a los neonatos. Estos sitios se ubicaron en la primera sección del túnel situado al norte del túnel principal, que corresponde a una galería que tiene 85 m de longitud, 25 m de ancho y 30 m de alto, cuyo piso está cubierto por rocas de más de 1 m de diámetro y paredes erosionadas. Los sitios elegidos se ubicaron en paredes con una altura máxima de 3 m, las que en visitas previas se detectó que son usadas por las hembras de *L. yerbabuena* para dejar a sus críos durante su salida nocturna. Algunas hembras usan sitios de percha para sus críos muy cerca del piso, la distancia mínima que se detectó fue de 30 cm de altura.

Se midió la temperatura y la humedad relativa (HR) con ayuda de un Psicrómetro Taylor de mercurio de bulbo húmedo y bulbo seco (con  $\pm 5\%$  de precisión y 2% de resolución para la HR y con  $\pm 3\text{ }^{\circ}\text{C}$  de precisión y 1  $^{\circ}\text{C}$  de resolución para la temperatura). Estas variables se registraron en cuatro sitios diferentes, que correspondieron con la ubicación de los neonatos estudiados. En cada uno de ellos se tomaron dos lecturas de la temperatura y HR, una a las 19:00 cuando las madres dejaban a su crío y otra a las 23:00 h cuando regresaban, ambas a 1.20 m de altura a un lado de las paredes donde perchan los neonatos. Para evaluar las diferencias de temperatura y HR entre años, se aplicó una prueba de *t* de Student (Zar 1996).

Para determinar el crecimiento de los neonatos de *L. yerbabuena*, cada individuo fue marcado con anillos de plástico numerados, de 5 mm de diámetro y 5 mm de ancho. Se colocó la marca en el antebrazo izquierdo en las hembras y en el derecho a los machos.



Todos los ejemplares anillados tenían el cordón umbilical, la placenta fresca, el cuerpo arrugado y la piel de color rosado, criterios que se han usado como características de individuos recién nacidos o de un día de edad (Kunz y Anthony 1982; Stern y Kunz 1998).

El horario de trabajo fue de las 19:00 a las 23:00 h, aprovechando que durante este tiempo las madres salían para alimentarse y dejaban a su crío en el sitio de percha. No fue posible continuar las observaciones después de ese horario, debido a que ellas regresaban para amamantarlos y los cambiaban de lugar. Los ejemplares fueron manipulados a un lado de su sitio de percha y en el menor tiempo posible (normalmente menos de 5 minutos). Al finalizar la medición y la observación de cada neonato y antes de ubicarlo en su sitio de percha original, se midió el desarrollo de su capacidad de vuelo, para lo cual el individuo se sostuvo de sus patas traseras con los dedos índice y medio de la mano del investigador y mediante movimientos verticales bruscos se le incitó a volar. Para describir el desarrollo del vuelo se emplearon las categorías que Stern *et al.* (1997) definieron para *Phyllotomus hastatus*, y que son las siguientes: a) no volantes, individuos que colgados del dedo o de las paredes rehúsan volar, permanecen quietos en su sitio de percha o sólo se mueven por las paredes; b) semivolantes, individuos que intentan el vuelo pero no consiguen mantenerse, chocan contra las paredes de la cueva o no logran perchar y c) volantes, individuos capaces de volar en línea recta y que logran perchar. Durante la manipulación ningún individuo murió, posiblemente por tratarse de una especie menos inquieta en comparación con otros filostómidos como *Artibeus jamaicensis*.

El crecimiento se valoró a través de los cambios que experimentaron en el peso, la longitud del antebrazo derecho y la longitud de la epífisis cartilaginosa de la unión metacarpo-falange del 4º dedo del ala derecha, variables que fueron medidas cada cinco días en los individuos recuperados (Kunz y Anthony 1982). Las variables longitudinales se registraron en milímetros y fueron tomadas con un vernier digital (Mitutoyo con precisión de 0.01 mm), mientras que el peso fue expresado en gramos y fue tomado con una balanza digital (Ohaus, con precisión de 0.1 g). De cada variable fueron calculados la media y el error estándar para cada categoría de edad. Las categorías de edad empleadas fueron las siguientes: 1, 5, 10, 15, 20, 25, 30 y 35 que corresponden a la edad cronológica de los individuos expresada en días.

Las diferencias debidas al sexo y las debidas al año de muestreo para individuos de la misma edad se evaluaron con una prueba de *t* de Student. Aun cuando el tamaño de muestra es pequeño para las variables analizadas en algunas categorías de edad, estas cumplieron con los supuestos estadísticos que exige un análisis paramétrico (Zar 1996), excepto para la categoría de edad 30 días de ambos años en el análisis de dimorfismo sexual. No obstante, se decidió utilizar ésta prueba, debido a que los resultados obtenidos fueron similares a los encontrados en las demás categorías de edad. Los cambios debidos a la edad, fueron estimados para cada una de las variables por medio de una regresión lineal, en la parte lineal de cada curva. Para determinar las diferencias entre años, se comparó la pendiente y elevación de cada curva (en su parte lineal) con una prueba de *t* de Student modificada (Zar 1996).

Los datos de la longitud del antebrazo y el peso contra la edad, se emplearon para derivar los parámetros de crecimiento de *L. yerbabuena*, a través del modelo logístico

convencional (Zullinger *et al.* 1984; Kunz y Hood 2000), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$M(t) = A \{e^{-K(t-l)} + 1\}^{-1}$$

dónde:  $M(t)$  = valor de la variable (antebrazo o peso) a la edad  $t$  (días),  $A$  = valor asintótico de la variable (antebrazo o peso),  $K$  = constante de la tasa de crecimiento ( $\text{días}^{-1}$ ) e  $l$  = edad del punto de inflexión (días). Los modelos de Gompertz y von Bertalanffy comúnmente usados en otros estudios también fueron aplicados (Zullinger *et al.* 1984), pero su ajuste fue menor al del modelo logístico, razón por la cual no se presentan estos resultados. Por otra parte, la relación entre la longitud cartilaginosa de la epífisis del cuarto dedo y la edad, se ajustó a un modelo polinomial. Los análisis fueron realizados con el programa Number Crunching Statistical System que emplea el algoritmo de Marquardt-Levenberg (Hintze 2007).

## Resultados

*Ejemplares examinados.* Se marcaron un total de 118 neonatos, 57 en 1998 y 61 en el 2001. La información sobre el crecimiento está basada en los ejemplares que fueron recapturados al menos tres veces. En 1998 fueron 17 machos y 20 hembras, mientras que en el 2001 fueron 20 machos y 17 hembras.

*Condiciones del ambiente cavernícola.* Las condiciones ambientales del interior del refugio fueron diferentes en los dos períodos de estudio; la temperatura promedio ambiental fue menor en 1998 ( $\bar{X} = 33.29 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0.18$ , intervalo 32.0 - 35.0  $^\circ\text{C}$ ) en comparación con el 2001 ( $\bar{X} = 34.04 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0.08$ , 33.0 - 35.0  $^\circ\text{C}$ ;  $t = 8.55$ ,  $P = 0.0000$ ); en cambio la humedad relativa fue mayor en el primer año (HR = 100%) con relación al segundo (HR =  $94.81 \pm 0.35$ , 93.0 - 100%;  $t = 14.64$ ,  $P = 0.0000$  (Fig. 1). Estas condiciones se relacionan positivamente con las del ambiente externo, ya que 1998 fue un año con menor temperatura media anual (22.8  $^\circ\text{C}$ ) pero con mayor precipitación (1,074.7 mm), mientras que en el 2001 la temperatura fue mayor (25.7  $^\circ\text{C}$ ) y con menor precipitación (827.6 mm; Estación meteorológica "Tuxtla Gutiérrez", 16.752777° N; 93.116666° W, clave 00007202 CONAGUA).

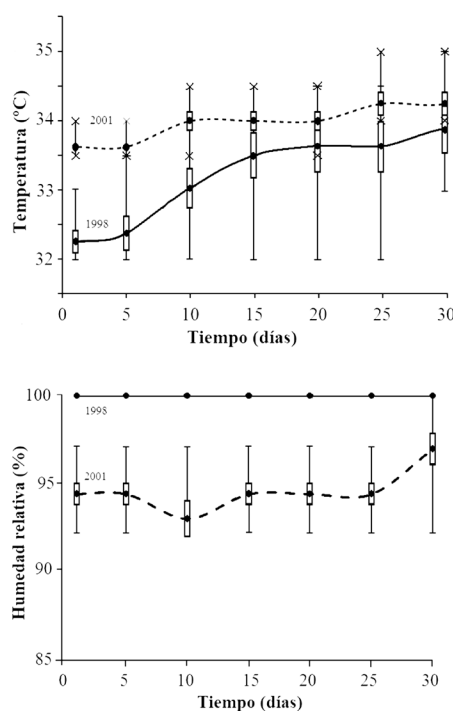
*Características de los neonatos.* Los recién nacidos se caracterizaron por tener la placenta unida, la piel arrugada, de tonalidad rosada y desnuda, excepto en la barbilla y entre las piernas donde presentaban escaso pelo de una longitud menor a 1 mm. Las orejas estaban plegadas a los lados de la cabeza y el meato auditivo cerrado. Los ojos estaban cubiertos por los párpados, de los que solamente se observaba la línea de unión (Fig. 2). El neonato no se desplazaba del sitio donde lo dejaba la madre, tan solo emitía chillidos audibles y movía la cabeza constantemente ante cualquier sonido, ya sea del aleteo de otros murciélagos o el provocado intencionalmente por nosotros.

De las tres variables morfométricas analizadas, ninguna mostró diferencias significativas debidas al sexo en 1998 (longitud del antebrazo, hembras (h):  $\bar{X}_h = 26.74 \pm 0.55$ , machos (m):  $\bar{X}_m = 25.59 \pm 0.44$ ;  $t_{35 \text{ g.l.}} = 1.50$ ,  $P = 0.12$ ; peso,  $\bar{X}_h = 5.25 \pm 0.16$ ,  $\bar{X}_m = 5.51 \pm 0.12$ ;  $t_{35 \text{ g.l.}} = 1.23$ ,  $P = 0.22$ ; longitud de la epífisis,  $\bar{X}_h = 4.60 \pm 0.08$ ,  $\bar{X}_m = 4.59 \pm 0.07$ ,  $t_{35 \text{ g.l.}} = 0.02$ ,  $P = 0.97$ ) ni en 2001 (longitud del antebrazo,  $\bar{X}_h = 27.40 \pm$

0.33,  $\bar{X}_m = 26.69 \pm 0.31$ ;  $t_{35 \text{ g.l.}} = 1.52$ ,  $P = 0.13$ ; peso,  $\bar{X}_h = 6.28 \pm 0.16$ ,  $\bar{X}_m = 6.55 \pm 0.18$ ;  $t_{35 \text{ g.l.}} = 1.05$ ,  $P = 0.30$ ; longitud de la epífisis,  $\bar{X}_h = 3.69 \pm 0.06$ ,  $\bar{X}_m = 3.88 \pm 0.07$ ;  $t_{35 \text{ g.l.}} = 1.83$ ,  $P = 0.07$ ). Con base en estos resultados, los sexos fueron agrupados para su comparación entre años.

La comparación entre años mostró que los neonatos de 1998 fueron significativamente menos pesados que los de 2001 ( $\bar{X}_{1998} = 5.37 \pm 0.10$ ;  $\bar{X}_{2001} = 6.42 \pm 0.12$ ;  $t_{72 \text{ g.l.}} = 6.50$ ,  $P = 0.0000$ ) pero con una longitud de la epífisis cartilaginosa significativamente mayor en 1998 ( $\bar{X}_{1998} = 4.59 \pm 0.05$ ;  $\bar{X}_{2001} = 3.79 \pm 0.05$ ;  $t_{72 \text{ g.l.}} = 10.82$ ,  $P = 0.0000$ ), en cambio en la longitud del antebrazo las diferencias no fueron significativas entre ambos años ( $\bar{X}_{1998} = 26.21 \pm 2.27$ ;  $\bar{X}_{2001} = 27.02 \pm 1.43$ ;  $t_{72 \text{ g.l.}} = 1.83$ ,  $P = 0.07$ ).

En comparación con los adultos, los neonatos del 2001 tuvieron proporcionalmente una longitud del antebrazo mayor (49.26%) y fueron más pesados (26.90%) que los de 1998 (47.60% y 20.58% respectivamente).



**Figura 1.** Trayectorias de la temperatura (a) y la humedad relativa (b) que prevalecieron durante el crecimiento de los juveniles de *Leptonycteris yerbabuena* en la cueva de Los Laguitos, Chiapas. El punto se refiere al valor medio, el recuadro al error estándar y las líneas a los valores extremos.

### *Dimorfismo sexual y crecimiento.*

La ausencia de diferencias significativas debidas al sexo encontrada en los neonatos se repitió en las seis categorías de edad restantes (5, 10, 15, 20, 25 y 30 días) en las tres variables analizadas (longitud del antebrazo, peso y longitud de la epífisis del cuarto dedo), con excepción de las categorías de edad 15 y 20 de la longitud de la epífisis de la muestra de 2001 (Tabla 1). Debido a que éste comportamiento no se repitió en las demás categorías de edad de 2001 ni en las de 1998, las muestras de ambos sexos se agruparon por categoría de edad para llevar a cabo el siguiente análisis.

La comparación entre años reveló la presencia de diferencias significativas entre las muestras de 1998 y 2001. Se encontró que en la longitud del antebrazo, los individuos del 2001 fueron significativamente mayores a los de 1998 durante los primeros 20 días,

después las diferencias dejaron de ser significativas para las categorías de edad 25 y 30 (Tabla 2). En cuanto al crecimiento, se observó que la longitud del antebrazo aumentó de manera constante y fue casi lineal los primeros 20 días en ambos años de estudio, con una tasa de incremento de 0.85 mm/día en 1998 y de 0.90 mm/día en 2001 (Fig. 3 a y b). De los días 20 a 30, la tasa de crecimiento disminuyó a 0.52 mm/día en 1998; y a 0.31 mm/día en el 2001. Al comparar la curva de crecimiento de 1998 contra la de 2001, resultó que no fueron diferentes en los primeros 20 días (pendiente:  $t_{(2)317 \text{ g.l.}} = 0.36, P > 0.05$ ; elevación  $t_{(2)317 \text{ g.l.}} = 0.98.53, P > 0.05$ ) ni del día 20 al 30 (pendiente:  $t_{(2)93} = 1.21, P > 0.05$ , elevación:  $t_{(2)93 \text{ g.l.}} = 1.86, P > 0.05$ ). Este resultado indica un patrón de crecimiento similar en ambos años para esta variable, aunque con diferente tasa de crecimiento, como se corrobora con los parámetros obtenidos de las ecuaciones del modelo logístico:  $ANTE_{1998} = 55.47 \{e^{-0.07(\text{edad} - 1.21)} + 1\}^{-1}, R^2 = 0.88$  y  $ANTE_{2001} = 50.39 \{e^{-0.10(\text{edad} - 0.95)} + 1\}^{-1}, R^2 = 0.92$ .

Con respecto al peso, los ejemplares del 2001 fueron significativamente mayores que los de 1998 los primeros 20 días, después estas diferencias dejaron de ser significativas en las categorías de edad 25 y 30 (Tabla 2, Fig. 3 c y d). Los primeros 20 días, la tasa

| Edad  | Hembras<br>Media±e.e. | Machos<br>Media±e.e. | 1998 |      |      |
|---|-----------------------|----------------------|------|------|------|
|   |                       |                      | g.l. | t    | p    |
| Longitud del antebrazo                                |                       |                      |      |      |      |
| 1   | 26.74 ± 0.55          | 25.59 ± 0.44         | 35   | 1.50 | 0.12 |
| 5   | 30.49 ± 0.64          | 29.23 ± 0.61         | 30   | 1.40 | 0.16 |
| 10  | 35.37 ± 0.60          | 34.59 ± 0.73         | 31   | 0.82 | 0.41 |
| 15  | 39.73 ± 0.76          | 39.72 ± 0.65         | 34   | 0.01 | 0.99 |
| 20  | 43.87 ± 0.57          | 42.63 ± 0.72         | 25   | 1.36 | 0.18 |
| 25  | 47.64 ± 0.65          | 44.96 ± 1.05         | 12   | 1.27 | 0.14 |
| 30  | 50.90 ± 1.33          | 47.47 ± 1.06         | 4    | 1.90 | 0.12 |
| Peso  |                       |                      |      |      |      |
| 1   | 5.25 ± 0.16           | 5.51 ± 0.12          | 35   | 1.23 | 0.22 |
| 5   | 6.75 ± 0.25           | 6.73 ± 0.21          | 30   | 0.07 | 0.93 |
| 10  | 7.95 ± 0.25           | 8.42 ± 0.25          | 31   | 1.29 | 0.20 |
| 15  | 9.37 ± 0.30           | 9.99 ± 0.29          | 34   | 1.42 | 0.16 |
| 20  | 11.46 ± 0.33          | 11.75 ± 0.37         | 25   | 0.57 | 0.57 |
| 25  | 14.31 ± 0.45          | 13.06 ± 0.65         | 12   | 1.61 | 0.13 |
| 30  | 15.65 ± 0.25          | 13.90 ± 0.35         | 4    | 1.64 | 0.07 |
| Longitud de la epífisis metacarpo-falange del 4º dedo |                       |                      |      |      |      |
| 1   | 4.60 ± 0.08           | 4.59 ± 0.07          | 35   | 0.02 | 0.97 |
| 5   | 5.29 ± 0.10           | 5.22 ± 0.09          | 30   | 0.48 | 0.63 |
| 10  | 5.75 ± 0.10           | 5.74 ± 0.10          | 31   | 0.11 | 0.90 |
| 15  | 6.04 ± 0.13           | 6.31 ± 0.09          | 34   | 1.62 | 0.11 |
| 20  | 5.89 ± 0.12           | 6.06 ± 0.12          | 25   | 0.94 | 0.35 |
| 25  | 5.55 ± 0.12           | 6.04 ± 0.24          | 12   | 1.97 | 0.07 |
| 30  | 4.75 ± 0.36           | 3.20 ± 0.24          | 4    | 2.50 | 0.06 |

**Tabla 1.-** Dimorfismo sexual secundario. Se presentan los parámetros de tres variables morfométricas y los resultados de una prueba de t de Student usada para evaluar las diferencias sexuales en juveniles de siete categorías de edad de *Leptonycteris yerbabuena* de la cueva de Los Laguitos". Chiapas. El \* indica las categorías de edad en donde las diferencias entre los sexos fueron significativas a una  $p \leq 0.05$ .

e.e. = error estándar, g.l. grados de libertad, t = valor de t calculado, p = probabilidad a la que es significativo el valor de t.

Tabla 1 Continúa...

| Edad  | Hembras<br>Media $\pm$ e.e. | Machos<br>Media $\pm$ e.e. | 2001 |      |       |
|---|-----------------------------|----------------------------|------|------|-------|
|   |                             |                            | g.l. | t    | p     |
| Longitud del antebrazo                                    |                             |                            |      |      |       |
| 1   | 27.40 $\pm$ 0.33            | 26.69 $\pm$ 0.31           | 35   | 1.52 | 0.13  |
| 5   | 32.68 $\pm$ 0.49            | 31.57 $\pm$ 0.41           | 22   | 1.71 | 0.10  |
| 10  | 37.92 $\pm$ 0.61            | 36.82 $\pm$ 0.84           | 26   | 1.07 | 0.29  |
| 15  | 42.41 $\pm$ 0.51            | 41.78 $\pm$ 0.44           | 33   | 0.92 | 0.36  |
| 20  | 45.78 $\pm$ 0.30            | 44.40 $\pm$ 0.69           | 30   | 1.81 | 0.08  |
| 25  | 47.79 $\pm$ 0.68            | 45.00 $\pm$ 1.34           | 12   | 1.85 | 0.08  |
| 30  | 49.40 $\pm$ 0.89            | 46.60 $\pm$ 2.57           | 3    | 1.25 | 0.29  |
| 35  | 52.49                       |                            |      |      |       |
| Peso  |                             |                            |      |      |       |
| 1   | 6.28 $\pm$ 0.16             | 6.55 $\pm$ 0.18            | 35   | 1.05 | 0.30  |
| 5   | 8.29 $\pm$ 0.17             | 8.33 $\pm$ 0.15            | 22   | 0.17 | 0.86  |
| 10  | 9.73 $\pm$ 0.21             | 9.61 $\pm$ 0.27            | 26   | 0.33 | 0.73  |
| 15  | 11.40 $\pm$ 0.24            | 11.65 $\pm$ 0.28           | 33   | 1.35 | 0.18  |
| 20  | 12.31 $\pm$ 0.35            | 12.53 $\pm$ 0.33           | 30   | 0.45 | 0.65  |
| 25  | 12.92 $\pm$ 0.75            | 12.65 $\pm$ 0.62           | 12   | 0.27 | 0.78  |
| 30  | 14.33 $\pm$ 1.20            | 13.25 $\pm$ 1.25           | 3    | 0.59 | 0.59  |
| 35  | 17.50                       |                            |      |      |       |
| Longitud de la epífisis metacarpo-falange del cuarto dedo |                             |                            |      |      |       |
| 1   | 3.69 $\pm$ 0.06             | 3.88 $\pm$ 0.07            | 35   | 1.83 | 0.07  |
| 5   | 4.29 $\pm$ 0.12             | 4.28 $\pm$ 0.06            | 22   | 0.06 | 0.94  |
| 10  | 4.80 $\pm$ 0.12             | 4.94 $\pm$ 0.09            | 26   | 0.90 | 0.37  |
| 15*   | 4.56 $\pm$ 0.09             | 4.93 $\pm$ 0.07            | 33   | 1.68 | 0.008 |
| 20*   | 4.30 $\pm$ 0.06             | 4.53 $\pm$ 0.05            | 30   | 2.70 | 0.01  |
| 25  | 4.02 $\pm$ 0.12             | 4.19 $\pm$ 0.14            | 12   | 0.89 | 0.38  |
| 30  | 3.76 $\pm$ 0.09             | 4.24 $\pm$ 0.06            | 3    | 1.72 | 0.06  |
| 35  | 3.17                        |                            |      |      |       |

de aumento del peso fue de 0.31 g/día en 1998 y de 0.30 g/día en el 2001, después disminuyó a 0.29 g/día en 1998 y a 0.14 g/día en el 2001. La comparación de las curvas de crecimiento entre años indica que durante los primeros 20 días éstas tuvieron comportamiento significativamente diferente (pendiente:  $t_{(2)317 \text{ g.l.}} = 2.25$ ,  $P < 0.05$ ; elevación:  $t_{(2)317 \text{ g.l.}} = 3.40$ ,  $P < 0.05$ ), mientras que del día 20 al 30 las diferencias dejaron de ser significativas (pendiente:  $t_{(2)94 \text{ g.l.}} = 0.44$ ,  $P > 0.05$ ; elevación:  $t_{(2)94 \text{ g.l.}} = 1.23$ ,  $p > 0.05$ ). Las ecuaciones derivadas del modelo logístico son:  $\text{PESO}_{1998} = 22.31\{e^{-0.06(t-3.29)} + 1\}^{-1}$ ,  $R^2 = 0.99$  y  $\text{PESO}_{2001} = 14.69\{e^{-0.10(t-1.37)} + 1\}^{-1}$ ,  $R^2 = 0.82$ , resultados que indican un patrón y tasa de crecimiento diferente en cada año.

La longitud de la epífisis cartilaginosa del cuarto dedo fue significativamente mayor en todas las categorías de edad de 1998 en comparación con 2001 (Tabla 2), lo que sugiere

una mayor tasa de osificación en el segundo año. Ésta variable aumentó constantemente hasta el quinceavo día en 1998 y al décimo día en el 2001, con una tasa de crecimiento de 0.10 mm/día en ambos años. Mientras que la osificación fue de 0.05 mm/día en 1998 y 0.04 mm/día en el 2001 (Fig. 3 e y f). La comparación de las curvas de crecimiento entre años indica que éstas fueron similares en la primera fase de crecimiento (pendiente:  $t_{(2)223 \text{ g.l.}} = 1.58, P > 0.05$ ; elevación:  $t_{(2)222 \text{ g.l.}} = 0.44, P > 0.05$ ), pero significativamente diferentes en la segunda fase (pendiente:  $t_{(2)195 \text{ g.l.}} = 3.87, P < 0.001$ ; elevación:  $t_{(2)194 \text{ g.l.}} = 2.83, P < 0.01$ ), resultado que muestra un patrón de crecimiento diferente en cada año.

De varios modelos polinomiales ensayados, un modelo cuadrático fue el que mejor se ajustó a los datos:

$$\text{EPI}_{1998} = ((4.3732 + (0.2093) * (\text{edad})) / (1 + (0.00107) * (\text{edad}^2))), R^2 = 0.61 \text{ y}$$

$$\text{EPI}_{2001} = ((3.5720 + (0.2057) * (\text{edad})) / (1 + (0.00179) * (\text{edad}^2))), R^2 = 0.57.$$

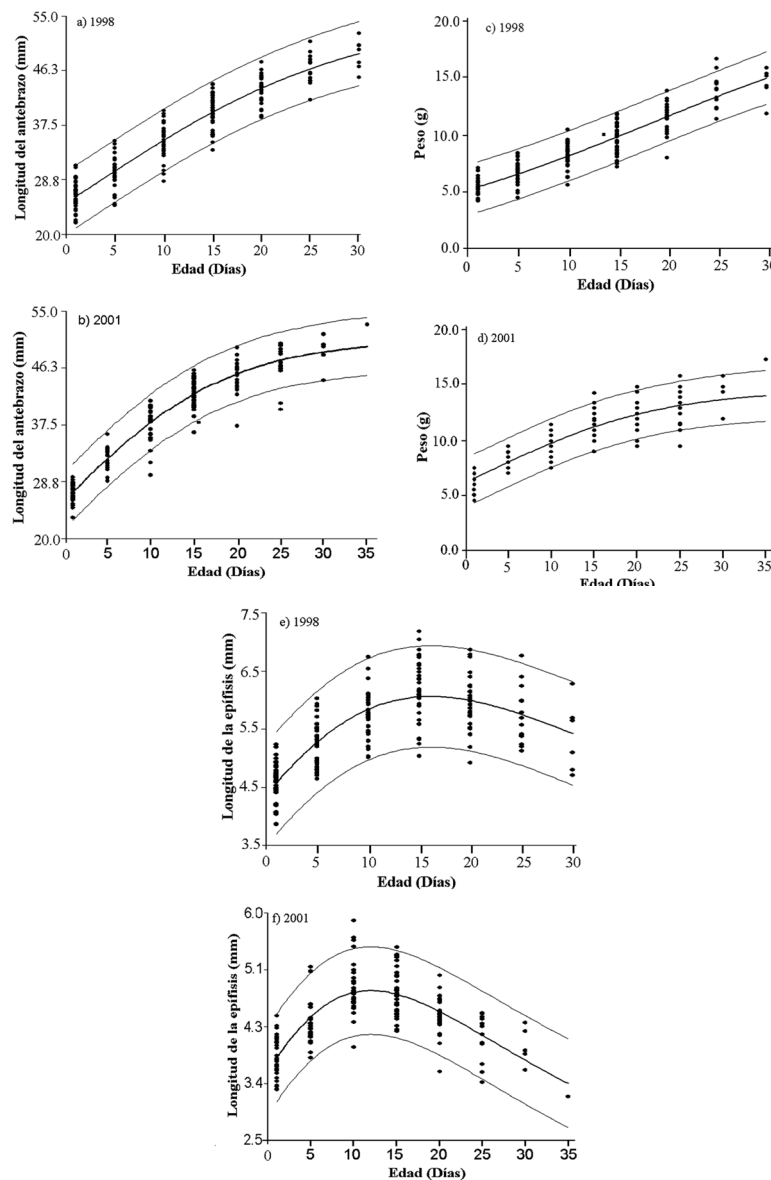


**Figura 2.** Neonato de *Leptonycteris yerbabuenae* en la cueva de Los Laguitos, Chiapas, México. Se observa la piel rosada y desnuda, las orejas plegadas a la cabeza, los ojos cerrados y la placenta fresca a un lado del rostro.

*Desarrollo del vuelo.* En los dos años de estudio todos los recién nacidos y hasta los 10 días de edad fueron clasificados como no volantes, así como dos ejemplares de 1998 que siempre se rehusaron a volar, por lo cual fueron clasificados como no volantes hasta los 30 días de edad (Tabla 3). Entre los 15 y 25 días de edad la mayoría de los ejemplares fueron semivolantes, 28 en 1998 y 29 en 2001. El vuelo sostenido inició a los 15 días en 2001 (dos ejemplares) y a los 20 días de edad en 1998 (tres ejemplares). A los 30 días todos los individuos capturados fueron volantes, a excepción de los ya mencionados.

En los individuos que lograron el vuelo sostenido por primera vez, la longitud del antebrazo representó el 83.79% del adulto en 1998 y el 84.16% en el 2001, mientras que la relación del peso del volantón respecto al adulto fue de 49.54% para 1998 y de 54.59% para el 2001. La longitud de la epífisis de los volantes fue de 5.78 mm para los de 1998 y de 4.37 mm en 2001. Cuando se inició el vuelo sostenido no se observó

una pérdida de peso en la mayoría de los individuos, aunque el ritmo de crecimiento disminuyó durante este período (Fig. 3). A los 30 días todos los volantones recapturados habían alcanzado el 88.28% del antebrazo del adulto postparto en 1998 y el 88.02% en 2001, mientras que la relación del peso fue de 55.50% en 1998 y 58.25% en 2001.



**Figura 3.-** Cambios debidos a la edad en la longitud del antebrazo (a y b), peso (c y d) y longitud de la epífisis cartilaginosa metacarpofalange del cuarto dedo (e y f) del murciélago *Leptonycteris yerbabuena* en 1998 y 2001, con sus respectivas curvas y líneas de predicción de 95% de confianza, derivadas del modelo logístico para las dos primeras variables y de un modelo polinomial cuadrático para la tercera variable.

## Discusión

En contraste con otras especies de murciélagos filostómidos como *Artibeus jamaicensis*, *Carollia perspicillata* o *Glossophaga soricina* que nacen cubiertos de pelo y con los ojos abiertos (Kleiman y Davis 1979), las crías de *Leptonycteris yerbabuena* de Chiapas nacieron desnudas, con los ojos y el meato auditivo cerrados y con las orejas plegadas.

Nuestras observaciones contrastan con el reporte de Gould (1975), quien observó bajo condiciones de laboratorio, que hembras de *L. yerbabuena* provenientes de Carbo, Sonora, dieron a luz a crías cubiertas de pelo y con el meato auditivo abierto. Estas diferencias parecen reflejar la variabilidad de la especie, que al parecer está estructurada

por dos grupos que poseen comportamientos diferentes. Por ejemplo, se sabe que las poblaciones de *L. yerbabuena* del norte de México se reproducen durante la primavera y se comportan como migratorias latitudinales, mientras que las del centro y sureste se reproducen en otoño e invierno y son residentes o migratorias locales (Wilkinson y Fleming 1996; Álvarez *et al.* 1999; Rojas-Martínez *et al.* 1999; Galindo *et al.* 2004).

| Edad  | 1998 |              |             | 2001 |              |             | g.l. | t     | P      |
|---|------|--------------|-------------|------|--------------|-------------|------|-------|--------|
|   | n    | Media ± e.e. | Intervalo   | n    | Media ± e.e. | Intervalo   |      |       |        |
| Longitud del antebrazo                                    |      |              |             |      |              |             |      |       |        |
| 1   | 37   | 26.21 ± 0.37 | 21.87-31.00 | 37   | 27.02 ± 0.23 | 23.14-29.25 | 72   | 1.83  | 0.07   |
| 5*  | 32   | 29.90 ± 0.45 | 24.67-34.96 | 24   | 32.12 ± 0.33 | 28.71-35.87 | 54   | 3.72  | 0.0004 |
| 10*   | 33   | 35.01 ± 0.46 | 28.50-39.80 | 28   | 37.41 ± 0.51 | 29.53-40.91 | 59   | 3.44  | 0.001  |
| 15*   | 36   | 39.73 ± 0.46 | 33.50-44.13 | 35   | 42.09 ± 0.33 | 36.15-45.52 | 69   | 4.09  | 0.0001 |
| 20*   | 27   | 43.37 ± 0.46 | 38.80-47.61 | 32   | 45.09 ± 0.39 | 37.04-49.02 | 57   | 2.85  | 0.005  |
| 25  | 14   | 46.68 ± 0.64 | 41.58-50.91 | 14   | 46.39 ± 0.82 | 39.57-49.56 | 26   | 0.27  | 0.78   |
| 30  | 6    | 48.61 ± 1.04 | 45.17-52.23 | 5    | 48.28 ± 1.17 | 44.03-50.95 | 9    | 0.21  | 0.83   |
| 35  |      |              |             | 1    | 52.49        |             |      |       |        |
| Peso  |      |              |             |      |              |             |      |       |        |
| 1*  | 37   | 5.37 ± 0.10  | 4.20-7.10   | 37   | 6.42 ± 0.12  | 4.50-7.50   | 72   | 6.50  | 0.0000 |
| 5*  | 32   | 6.74 ± 0.16  | 4.50-8.40   | 24   | 8.31 ± 0.11  | 7.00-9.50   | 54   | 7.31  | 0.0000 |
| 10*   | 33   | 8.16 ± 0.18  | 5.60-10.50  | 28   | 9.67 ± 0.17  | 7.50-11.50  | 59   | 5.91  | 0.0000 |
| 15*   | 36   | 9.66 ± 0.21  | 7.20-11.90  | 35   | 11.40 ± 0.19 | 9.00-14.40  | 69   | 5.98  | 0.0000 |
| 20*   | 27   | 11.58 ± 0.24 | 8.00-13.90  | 32   | 12.42 ± 0.23 | 9.50-15.00  | 57   | 2.43  | 0.01   |
| 25  | 14   | 13.86 ± 0.39 | 11.40-16.70 | 14   | 12.79 ± 0.47 | 9.50-16.00  | 26   | 1.74  | 0.09   |
| 30  | 6    | 14.48 ± 0.58 | 11.90-15.90 | 5    | 13.90 ± 0.81 | 12.00-16.00 | 9    | 0.59  | 0.56   |
| 35  |      |              |             | 1    | 17.50        |             |      |       |        |
| Longitud de la epífisis metacarpo-falange del cuarto dedo |      |              |             |      |              |             |      |       |        |
| 1*  | 37   | 4.59 ± 0.05  | 3.87-5.24   | 37   | 3.79 ± 0.05  | 3.28-4.42   | 72   | 10.82 | 0.0000 |
| 5*  | 32   | 5.26 ± 0.06  | 4.65-6.03   | 24   | 4.29 ± 0.06  | 3.77-5.17   | 54   | 9.74  | 0.0000 |
| 10*   | 33   | 5.74 ± 0.07  | 5.02-6.74   | 28   | 4.87 ± 0.07  | 3.93-5.88   | 59   | 8.19  | 0.0000 |
| 15*   | 36   | 6.17 ± 0.08  | 5.04-7.18   | 35   | 4.75 ± 0.05  | 4.18-5.47   | 69   | 13.46 | 0.0000 |
| 20*   | 27   | 5.96 ± 0.08  | 4.92-6.86   | 32   | 4.42 ± 0.04  | 3.56-5.04   | 57   | 16.03 | 0.0000 |
| 25*   | 14   | 5.72 ± 0.13  | 5.13-6.76   | 14   | 4.11 ± 0.09  | 3.39-4.46   | 26   | 10.02 | 0.0000 |
| 30*   | 6    | 5.37 ± 0.24  | 4.71-6.28   | 5    | 3.95 ± 0.13  | 3.58-4.31   | 9    | 4.74  | 0.001  |
| 35  |      |              |             | 1    | 3.17         |             |      |       |        |

**Tabla 2.** Variación interanual. Se presentan los estadísticos paramétricos de tres variables morfométricas y los resultados de una prueba de t de Student, usada para evaluar las diferencias en los juveniles de *Leptonycteris yerbabuena* en la cueva de "Los Laguitos", Chiapas. El \* indica las categorías de edad en donde las diferencias entre años fueron significativas a una  $P \leq 0.05$ .

e.e. = error estándar, g.l. = grados de libertad, t = valor de t calculado y P = probabilidad exacta a la que es significativo el valor de t.

Aunque, Guevara-Carrizales *et al.* (2010) consideran que las poblaciones de Baja California posiblemente sean residentes en el estado, sin embargo sus observaciones no son concluyentes.

Los neonatos de 1998 nacieron con menos peso y con una epífisis cartilaginosa más grande que los de 2001. Diferentes factores pueden influir sobre el crecimiento y el desarrollo del feto, como son las condiciones ambientales (temperatura y HR) del refugio, así como las del medio externo (Kunz 1982 y 1987; Kunz y Hood 2000). En el caso del medio externo la precipitación afecta en diferente grado la disponibilidad



de alimento para los murciélagos (Lobo *et al.* 2003; Borchert *et al.* 2004). Se sabe que los cambios de temperatura y HR, ya sea durante la gestación o la lactancia, llegan a influir sobre la tasa de crecimiento de los murciélagos; por lo que una disminución en la temperatura del refugio, retrasa la tasa del crecimiento y desarrollo del feto o de la cría y en especies que no entran en torpor, el costo de la termorregulación aumenta. En cambio el aumento de la temperatura acelera el metabolismo y consecuentemente la tasa de crecimiento (Tuttle y Stevenson 1977; Hoying y Kunz 1998; Speakman y Thomas 2003). Por lo tanto es posible que las condiciones ambientales que prevalecieron en ambos años, tanto en el medio externo (en 1998 la precipitación media fue 247 mm mayor, mientras que la temperatura media fue 2.9 °C menor respecto a 2001) como en el refugio (en 1998 la HR fue 5.19% mayor, mientras que la temperatura media fue de 0.75 °C menor respecto a 2001) expliquen porque los neonatos de 2001 nacieron más pesados y con mayor osificación en la epífisis que los de 1998. Estos resultados contrastan con lo reportado para *Phyllostomus hastatus*, en donde Stern y Kunz (1998) no pudieron relacionar ninguna variable climática con las diferencias en la talla de los neonatos de años diferentes.

La Cueva de los Laguitos registró en los dos años de estudio una temperatura > 32 °C y una HR > 90%, condiciones consideradas idóneas para la reproducción de estos murciélagos (Silva-Taboada 1979; Betts 1997; Heideman 2000; Speakman y Thomas 2003), pues se encuentra dentro de la zona termoneutral (> 30.5 °C). Esta temperatura ha sido identificada para otros murciélagos glosófaginos, entre los que se encuentra *L. curasoae* (Arends *et al.* 1995), especie hermana de *L. yerbabuena*. Asimismo, Arends *et al.* (1995) reportan que *L. curasoae*, en Sudamérica, utiliza como sitio de maternidad cuevas con temperaturas que varían de 33 a 34.2 °C, valores similares a los encontrados en la cueva de Los Laguitos durante el periodo de estudio. Si *L. yerbabuena* posee una zona termoneutral similar a la de *L. curasoae*, entonces, los valores de temperatura y HR que prevalecieron en Los Laguitos fueron importantes para el crecimiento de sus crías, sobre todo si se considera que estas nacen desnudas y con baja capacidad termorreguladora.

**Tabla 3.** Desarrollo del vuelo. Para cada edad se da el número de individuos ubicados en las diferentes categorías de vuelo usadas en *Leptonycteris yerbabuena* en la cueva de "Los Laguitos", Chiapas.

| Categoría de vuelo | Edad |    |    |    |    |    |    |
|--------------------|------|----|----|----|----|----|----|
|                    | 1    | 5  | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 |
| 1998               |      |    |    |    |    |    |    |
| No volantón        | 37   | 32 | 33 | 18 | 17 | 2  | 2  |
| Semivolantón       |      |    |    | 18 | 7  | 4  |    |
| Volantón           |      |    |    |    | 3  | 8  | 4  |
| 2001               |      |    |    |    |    |    |    |
| No volantón        | 37   | 24 | 28 | 21 | 10 |    |    |
| Semivolantón       |      |    |    | 12 | 11 | 5  |    |
| Volantón           |      |    |    | 2  | 11 | 9  | 5  |

Otros factores que influyen sobre el crecimiento de los neonatos son: la talla al nacer, el sexo y el tamaño de la camada (Basset 1984, Stern y Kunz 1998). El tamaño de los neonatos parece haber sido otro factor importante durante la etapa de crecimiento. Nuestros resultados muestran que los ejemplares de 2001, que fueron los más pesados y con la epífisis más osificada, mantuvieron o aumentaron sus diferencias (en el caso de la longitud del antebrazo) con respecto a los de 1998 durante los primeros 20

días. Después de éste tiempo las diferencias disminuyeron. La influencia del sexo es notable en las especies de murciélagos donde existe dimorfismo sexual, debido a que la tasa de crecimiento es más acelerada en el sexo de talla mayor, tal como sucede en los machos de *P. hastatus* o en las hembras de *Lasiurus cinereus* (Stern y Kunz 1998; Koehler y Barclay 2000). Sin embargo, en *L. yerbabuena* no existe dimorfismo sexual entre adultos (Arita y Humphrey 1988), neonatos o juveniles. Por lo tanto, era de esperar que no hubiese diferencias en la tasa y el patrón del crecimiento entre los sexos de esta especie.

El tamaño relativo de la longitud del antebrazo (47.60 - 49.26%) en los neonatos de *L. yerbabuena*, en relación con los adultos es grande, en comparación con algunos vespertiliónidos, hiposidéridos, tiroptéridos y megadermátidos que produjeron también una sola cría (Liu *et al.* 2009; Lin *et al.* 2010; Chaverri y Vonhof 2011). En relación con otros filostómidos que paren una cría, se encontró que la longitud del antebrazo de *L. yerbabuena*, fue mayor en comparación con *P. hastatus* (42%) pero menor que *Artibeus watsoni* (54 a 59%). Mientras que en el peso, los neonatos de *L. yerbabuena* (20.58 - 26.90%) está cercano al promedio de 22.3% (12 - 43%) que Kurta y Kunz (1987) obtuvieron para los murciélagos estudiados hasta esa fecha. Asimismo, su peso relativo fue similar al de *P. hastatus* (20.7%), pero menor en comparación con *A. watsoni* (30 - 34%), *Hipposideros pomona* (39.7%), *Myotis macrodactylus* (39.6%) y *Thyroptera tricolor* (26.02 - 31.43%; Stern y Kunz 1998; Chaverri y Kunz 2006; Liu *et al.* 2009; Lin *et al.* 2010; Chaverri y Vonhof 2011).

Al igual que en otras especies de murciélagos, el peso y la longitud del antebrazo de *L. yerbabuena* experimentaron aumentos lineales en el periodo previo al vuelo. Una vez que empezaron a volar, la tasa de crecimiento disminuyó. Los individuos del 2001, en comparación con los de 1998, tuvieron una velocidad de crecimiento mayor durante los primeros 20 días, posiblemente como consecuencia de la temperatura mayor que hubo en el 2001. La epífisis cartilaginosa del cuarto dedo experimentó cambios similares a los reportados para otras especies; esto es, primero hubo un crecimiento del tejido cartilaginoso y después empezó a calcificarse, justo antes de que los individuos empezaran a volar (Burnett y Kunz 1982; Kunz y Anthony 1982; Stern y Kunz 1998). Los individuos del 2001 tuvieron una epífisis más osificada, la cual empezó a cerrarse cinco días antes que en los de 1998, razón por la que tal vez el vuelo inició cinco días antes en los ejemplares del 2001.

La longitud de la epífisis cartilaginosa ha sido frecuentemente sugerida como criterio para estimar la edad precisa en murciélagos jóvenes con fecha de nacimiento desconocida (Kunz y Hood 2000; Liu *et al.*, 2009; Lin *et al.* 2010). Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio, así como en otros trabajos (Hoying y Kunz 1998), muestran que el uso de tales modelos predictivos no puede ser aplicado indiscriminadamente, debido a que las condiciones del ambiente son siempre cambiantes y aun pequeñas diferencias pueden modificar la tasa de crecimiento. Por lo tanto, la aplicación de estos modelos para estimar la edad de individuos silvestres debe utilizarse con las reservas pertinentes.

Durante el aprendizaje del vuelo, los jóvenes de algunas especies de murciélagos (*Myotis velifer*, *M. lucifugus*, *Pipistrellus pipistrellus* y *P. subflavus*) pierden peso, razón por la que se considera esta etapa como un periodo fisiológicamente estresante

para ellos (Kunz 1987; Hoying y Kunz 1998). Sin embargo, en otras especies como *Antrozous pallidus*, *Eptesicus fuscus* y *Rhinolophus cornutus* no ocurre tal pérdida. Estas diferencias posiblemente estén relacionadas con la obtención de energía, que en estas últimas especies no es un problema, ya que existe un cuidado materno prolongado, fenómeno que no ocurre en las especies de *Myotis* estudiadas (Kunz 1987). En el caso de *L. yerbabuena* no existe una pérdida de peso durante el inicio del vuelo, aunque sí una disminución en la tasa de crecimiento que se considera normal, ya que el individuo ha alcanzado, al menos en el antebrazo, dimensiones cercanas a las del adulto. Además, el peso es afectado por múltiples variables difíciles de controlar, como son la disponibilidad de alimento, la capacidad de la madre para procesar cada noche la calidad nutritiva de la leche, la salud de la madre y desde luego la capacidad metabólica del joven, entre otros (Kunz 1987).

El vuelo exige que los juveniles tengan un esqueleto osificado, que resista la tensión a la que los huesos están sometidos durante el aleteo, así como desarrollar una buena coordinación neuromuscular y haber desarrollado la ecolocalización (Kunz 1987). Si alguna de estas características no se logran después del destete, los juveniles están condenados a morir, porque la supervivencia depende del vuelo. En *L. yerbabuena* el vuelo inició entre los 15-20 días de edad y está dentro del rango de 2.5 a 4 semanas que está reportado en otros filostómidos (Kleiman y Davis 1979) y vespertilionidos (Hoying y Kunz 1998; Krochmal y Sparks 2007; Liu et al. 2009). El inicio del vuelo sostenido apareció cinco días antes en los juveniles del 2001 en comparación con 1998, y consideramos es consecuencia de la mayor osificación en la epífisis, el mayor peso y longitud de antebrazo que siempre mantuvieron durante su trayectoria de crecimiento. Un caso similar ocurrió en *Myotis grisescens*, especie en la cual el inicio del vuelo se presentó nueve días antes en una colonia con una temperatura de 16.4 °C en comparación con otra de 13.9 °C (Tuttle 1975).

A los 30 días de edad todos los individuos recapturados de *L. yerbabuena* eran voladores, excepto dos individuos que no lo hicieron; aunque cinco días después no los volvimos a encontrar. En los individuos de 30 días de edad la talla relativa del antebrazo en relación con el adulto fue de 88.02 a 88.28%, algo menor al reportado para *H. larvatus* (92.44%), *T. tricolor* (95%), *M. macrodactylus* (97.1%) y *A. watsoni* (100%) de la misma edad. Asimismo, respecto al peso relativo de los juveniles de 30 días de edad de *L. yerbabuena* (55.50 - 58.25%), fue menor al reportado para *H. larvatus* (61.42%), *Pipistrellus subflavus* (68 - 80%), *T. tricolor* (77%), *A. watsoni* (80%) y *M. macrodactylus* (94.7%; Hoying y Kunz 1998; Chaverri y Kunz 2006; Liu et al. 2009; Lin et al. 2010; Chaverri y Vonhof 2011). Con relación a lo anterior, observamos que el peso de los jóvenes de 30 días de *L. yerbabuena* son menores a los de la mayoría de las especies.

Desconocemos que factores estén relacionados con este hecho, pero es posible que la alta capacidad de vuelo de los adultos de *L. yerbabuena*, que deben suspender el vuelo y maniobrar para acercarse a las flores durante su alimentación, exige que inicien el vuelo lo antes posible (Horner et al. 1998). Los valores de la constante de crecimiento derivados del modelo logístico obtenidos para la longitud del antebrazo (0.07 - 0.10) y peso (0.06 - 0.10) de *L. yerbabuena*, son comparables a los reportados para otros filostómidos neotropicales como *Artibeus jamaicensis* (0.08

y 0.04 respectivamente), *Carollia perspicillata* (0.01 y 0.10) y *P. hastatus* (0.07 y 0.06; Kunz y Hood 2000) y ligeramente menores en comparación con los reportados para los vespertilionidos *Pipistrellus subflavus* (0.11 - 0.13 y 0.13), *Eptesicus fuscus* (0.13), *Myotis macrodactylus* (0.14) y *Myotis sp.* (0.12 - 0.27; Hoying y Kunz 1998; Kunz y Hood 2000; Liu *et al.* 2009). Es posible que estas diferencias reflejen la distancia filogenética de los grupos comparados, además del efecto del ambiente. Los vespertiliónidos citados, se distribuyen en las regiones templadas, y son habitantes de ambientes con una estación benigna corta y por lo tanto, las crías deben acelerar su crecimiento para poder migrar o hibernar (Heideman 2000), en comparación con los filostómidos que viven en ambientes tropicales estables.

Conocer la estrategia de crecimiento de cualquier especie es importante, pero en el caso de una especie amenazada, como es el caso de *L. yerbabuena* es prioritario, debido a que este conocimiento proporciona los elementos para entender las adaptaciones de la especie y su dependencia a las cavernas como refugios de maternidad, ya que sus crías nacen en menor estado de desarrollo, en comparación con otros filostómidos como *A. jamaicensis* y *C. perspicillata*. Es necesario establecer un programa de protección y manejo de la especie y de los sitios que utiliza como refugios diurnos y en especial de las cavernas, que hasta el momento se sabe utiliza como sitios de reproducción.

## Agradecimientos

A los dos revisores anónimos cuyos comentarios y observaciones permitieron mejorar sustancialmente el texto original. A M. I. Verona Trejo por su apoyo en la redacción final del manuscrito. A nuestros compañeros A. X. Hernández Cruz, E. García Hernández y A. Torres Jiménez por su apoyo en el trabajo de campo. M. Blas y M. Pérez Gutiérrez apoyaron incondicionalmente nuestra estancia en Tuxtla Gutiérrez.

## Literatura citada

- ALCORN, S. M. 1962. Pollination requirements of the organ pipe cactus. *Cactus Succulentus Journal* 34:134-138.
- ALCORN, S. M., S. E. MCGREGOR, Y G. COLIN. 1961. Pollination of saguaro by doves, nectar feeding bats and honey bees. *Science* 133:1549-1555.
- ÁLVAREZ, T., Y L. GONZÁLEZ-QUINTERO. 1969. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18:137-165.
- ÁLVAREZ, T., N. SÁNCHEZ-CASAS, Y J. A. VILLALPANDO. 1999. Registro de los movimientos de *Leptonycteris yerbabuena* en el centro de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 45:9-15.
- AREND, A., F. J. BONACCORSO, Y M. GENOUD. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiarid thorn forest in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 76:947-956.
- ARITA, H. T. 1993. Conservation biology of Mexican cave bats. *Journal of Mammalogy* 74:693-702.
- ARITA, H. T., Y S. R. HUMPHREY. 1988. Revisión Taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 29:1-60.

- BASSET, J. F. 1984.** Litter size and postnatal growth rate in the pallid bat, *Antrozous pallidus*. *Journal of Mammalogy* 65:317-319.
- BETTS, B. J. 1997.** Microclimate in Hell's Canyon mines used by maternity colonies of *Myotis yumanensis*. *Journal of Mammalogy* 78:1240-1250.
- BORCHERT, R., S. A. MEYER, R. S. FELGER, Y L. PORTER-BOLLAND. 2004.** Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13:409-425.
- BURNETT, C. D., Y T. H. KUNZ. 1982.** Growth rates and age estimation in *Eptesicus fuscus* and comparison with *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 63:33-41.
- CARDOSO, C. M. D. 1979.** El clima de Chiapas y Tabasco. Universidad Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- CHAVERRI, G., Y T. H. KUNZ. 2006.** Reproductive biology and postnatal development in the tentmaking bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 270:650-656.
- CHAVERRI, G., Y M. J. VONHOF. 2011.** Reproduction and growth in a Neotropical insectivorous bat. *Acta Chiropterologica* 13:147-155.
- COCKRUM, E. L., Y Y. PETRYSZYN. 1991.** The long-nosed bat, *Leptonycteris*: an endangered species in the southwest? *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University* 142:1-32.
- DE LA CRUZ, J. 1992.** Bioecología de las cuevas de calor. *Mundos Subterráneos* 3:7-21.
- FLEMING, T. H., R. A. NUÑEZ, Y S. L. L. DA SILVEIRA. 1993.** Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72-75.
- GALINDO-G., C., A. SÁNCHEZ-Q., R. H. QUIJANO, Y L. G. HERRERA-M. 2004.** Population dynamics of a resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomyidae) in central Mexico. *Biotropica* 36:382-391.
- GUEVARA-CARRIZALES, A. A., R. MARTÍNEZ-GALLARDO, Y A. MORENO-VALDEZ. 2010.** Primer registro de una colonia de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Baja California, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:583-585.
- GOULD, E. 1975.** Neonatal vocalizations in bats of eight genera. *Journal of Mammalogy* 56:15-29.
- HEIDEMAN, P. D. 2000.** Environmental regulation of reproduction. pp. 469-499. *In* *Reproductive Biology of Bats* (Crichton, E. G., y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press. London, Reino Unido.
- HINTZE, J. L. 2007.** Number Cruncher Statistical System (NCSS). Ver. 01.1.21. Kaysville, EE.UU.
- HORNER, M. A., T. H. FLEMING, Y C. T. SAHLEY. 1998.** Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology, London* 244:575-586.
- HOYING, K. M., Y T. H. KUNZ. 1998.** Variation in size at birth and post-natal growth in the insectivorous bat *Pipistrellus subflavus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 245:15-27.

- KLEIMAN, D. G., y T. M. DAVIS. 1979.** Ontogeny and maternal care. Pp. 387-402. in Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part III (Baker, R. J., J. K. Jones Jr., y D. C. Carter, eds.). Special Publications of the Museum, Texas Tech University, 16.
- KOEHLER, C., y R. M. R. BARCLAY. 2000.** Post-natal growth and breeding biology of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*). Journal of Mammalogy 81:234-244.
- KROCHMAL, A. R., y D. W. SPARKS. 2007.** Timing of birth and estimation of age of juvenile *Myotis septentrionalis* and *Myotis lucifugus* in west-central Indiana. Journal of Mammalogy 88:649-656.
- KUNZ, T. H. 1982.** Roosting ecology of bats. Pp. 1-55 in Ecology of Bats (Kunz, T. H., ed.). Plenum Press. New York, EE.UU.
- KUNZ, T. H. 1987.** Post-natal growth and energetics of suckling bats. Pp. 395-420 in Recent advances in the study of bats (Fenton, M. B., P. Racey, y J. M. V. Rayner, eds.). Cambridge University Press. Cambridge, EE.UU.
- KUNZ, T. H., y E. L. P. ANTHONY. 1982.** Age estimation and post-natal growth in the bat *Myotis lucifugus*. Journal of Mammalogy 63:23-32.
- KUNZ T. H., y W. R. HOOD. 2000.** Parental care and postnatal growth in the chiroptera. pp. 415-468 en Reproductive Biology of Bats (Crichton, E. G., y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press. London, Reino Unido.
- KURTA, A., y T. H. KUNZ. 1987.** Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. Symposium of the Zoological Society of London 57:79-106.
- LIN, A. Q., L. R. JIN, Y. LIU, K. P. SUN, y J. FENG. 2010.** Postnatal growth and age estimation in horsfield's leaf-nosed bat *Hipposideros larvatus*. Zoological Studies 49:789-796.
- LIU, Y., L. R. JIN, W. METZNER, y J. FENG. 2009.** Postnatal growth and age estimation in big-footed myotis, *Myotis macrodactylus*. Acta Chiropterologica 11:105-111.
- LOBO, J. A., M. QUESADA, K. E. STONER, E. J. FUCHS, Y. HERRERÍA-DIEGO, J. ROJAS, y G. SABORÍO. 2003.** Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. American Journal of Botany 90:1054-1063.
- MARTÍNEZ-CORONEL, M., E. GARCÍA, C. MÜDESPACHER-ZIHEL, y A. TORRES. 2010.** El microclima de la cueva de "Los Laguitos" y su relación con los murciélagos. Mundos Subterráneos 21:74-89.
- MIRANDA, F. 1998.** La vegetación de Chiapas. Tercera edición. Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas, México.
- PORTER, T. A., y G. S. WILKINSON. 2001.** Birth synchrony in greater spear-nosed bats (*Phyllostomus hastatus*). Journal of Zoology, London 253:383-390.
- RACEY, P. A., y A. C. ENTWISTLE. 2000.** Life history and reproductive strategies of bats. pp. 364-414. in Reproductive Biology of Bats (Crichton, E. G., y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press. London, Reino Unido.
- RIECHERS-PÉREZ, A., M. MARTÍNEZ-CORONEL, y R. VIDAL LÓPEZ. 2003.** Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae* de la cueva de los Laguitos, Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología 74:53-66.

- ROJAS-MARTÍNEZ, A., A. VALIENTE-BANUET, M. C. ARIZMENDI, A. ALCÁNTARA-EGUREN, Y H. T. ARITA. 1999.** Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26:1065-1077.
- SEMARNAT. 2010.** Norma Oficial Mexicana NOM-059. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, jueves 30 de diciembre.
- SILVA-TABOADA, G. 1979.** Los Murciélagos de Cuba. Editorial Academia. La Habana, Cuba.
- SPEAKMAN, J. R., Y D. W. THOMAS. 2003.** Physiological ecology and energetics of bats. pp. 430-490 in *Bat Ecology* (Kunz, T. H., y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- STERN, A. A., Y T. H. KUNZ. 1998.** Intraspecific variation in postnatal growth in the greater spear-nosed bat. *Journal of Mammalogy* 79:755-763.
- STERN, A. A., T. H. KUNZ, Y S. S. BHATT. 1997.** Seasonal wing loading and the ontogeny of flight in *Phyllostomus hastatus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 78:1199-1209.
- TAFT, L. K., Y C. O. HANDLEY, JR. 1991.** Reproduction in a captive colony. Pp. 19-41 en *Demography and natural history of the common fruit bat, Artibeus jamaicensis, on Barro Colorado Island, Panamá.* (Handley, C. O. Jr., D. E. Wilson, y A. L. Gardner, eds.). Smithsonian Contribution to Zoology 511.
- TUTTLE, M. D. 1975.** Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): factors influencing early growth and development. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas* 36:1-24.
- TUTTLE, M. D., Y D. STEVENSON. 1977.** Variation in the cave environment and its biological implications. 108-121 in *National Cave Management Symposium Proceedings.* (R. Zuber, J. Vhester, S. Gilbert, y D. Rhoades, eds.). Adobe Press. Albuquerque, EE.UU.
- TUTTLE, M. D., Y D. STEVENSON. 1982.** Growth and survival of bats. Pp 105-150 in *The Ecology of bats* (Kunz, T. H. ed.). Plenum Press. New York, EE.UU.
- WILKINSON, G. S., Y T. H. FLEMING. 1996.** Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5:329-339.
- WYANT, K. A., Y R. A. ADAMS. 2007.** Prenatal growth and development in the Angolan free-tailed bat, *Mops condylurus* (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Mammalogy* 88:1248-1251.
- ZAR, J. H. 1996.** *Biostatistical Analysis.* 3th. Ed., Prentice Hall, New Jersey, EE.UU.
- ZULLINGER, E. M., R. E. RICKLEFS, K. H. REDFORD, Y G. M. MACE. 1984.** Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. *Journal of Mammalogy* 65:607-636.

---

*Sometido: 26 de noviembre de 2014*  
*Revisado: 6 de marzo de 2014*  
*Aceptado: 4 de abril de 2014*  
*Editor asociado: Juan Pablo Gallo*  
*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*



# Presencia de la rata invasora *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional Sangay, Ecuador

Jorge Brito<sup>1\*</sup> y Reed Ojala-Barbour<sup>2</sup>

**Introduction:** The black rat *Rattus rattus* is one of the most invasive and harmful mammals in the world. The species is usually commensal with humans and is distributed throughout the world except in polar regions. As far as is known, *R. rattus* has not previously been captured in pristine rainforests in Ecuador. A recent small mammal survey in the rainforest of Sangay National Park (SNP) revealed the presence of the species in this important ecosystem, which has been designated a Natural World Heritage Site by UNESCO.

**Methodology:** Sampling was conducted during six expeditions at four sites in SNP (La Libertad, Sardinayacu, Zuñac and Tinguichaca). The trapping effort in La Libertad and Zuñac was three days each, and in Tinguichaca and Sardinayacu six days each, in both the rainy season (February-May) and dry season (July-October). To capture small terrestrial mammals, 100 traps were used at each site (three nights per visit at two sites and six nights in the other two sites), with a total sampling effort of 1,800 traps per night.

**Results:** In April 2012 we captured one male *Rattus rattus* in Sardinayacu in a trap set 1.5 m above ground level.

**Discussion and conclusion:** It is difficult to accurately determine how the rat moved into this pristine forest, but possibly it traveled along a path used by tourists and rangers that originates in a community 17 Km away which goes through a secondary forest, pasture and then into the SNP to Sardinayacu. It is possible that the invasive rat *R. rattus*, which is common in disturbed environments, may be moving into pristine environments (Wolf et al, 2005), which would affect native fauna.

**Key words:** Eastern Mountain System, invasive species, *Rattus rattus*, Sangay National Park, Subtropical rainforest.

## Resumen

Registramos por primera vez la presencia de la rata invasora *Rattus rattus* en Sardinayacu, dentro del Parque Nacional Sangay, al sureste de Ecuador. Esta área protegida presenta bosque húmedo prístino (alejado de la presencia humana) en la Cordillera Oriental de Los Andes. La información presentada se basa en un ejemplar recolectado en la localidad de Sardinayacu, Parque Nacional Sangay y destaca su importancia porque no existen reportes científicos previos para esta especie en bosques húmedos prístinos. Discutimos porqué la presencia de *Rattus rattus* en este importante ecosistema, denominado por la UNESCO como Patrimonio Natural de la Humanidad, podría causar daños a la fauna nativa.

<sup>1</sup>Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. División de Mastozoología. Calle Rumipamba 341 y Av. de los Shyris. Casilla: 17-07-8976. Quito, Ecuador. E-mail: jorgeyakuma@yahoo.es (JB)

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional. Ladrón de Guevara E11-253. Casilla: 17-01-2759. Quito, Ecuador. E-mail: reed.ojala.barbour@fulbrightmail.org (ROB)

\*Corresponding author

**Palabras clave:** Bosque húmedo, Cordillera Oriental, especie invasora, Parque Nacional Sangay, *Rattus rattus*.

## Introducción

La introducción de especies fuera de su hábitat original se remonta a antiguas civilizaciones y siempre ha acompañado los procesos de colonización (Gutiérrez 2006). Las especies introducidas e invasoras se pueden encontrar a todo nivel, entre microorganismos, plantas terrestres y acuáticas, invertebrados, anfibios, aves, peces, mamíferos y reptiles (Feinstein 2004). A nivel mundial, el 90% de las introducciones de vertebrados y plantas son intencionales, y el restante 10% accidentales (Towsend *et al.* 2004). En islas oceánicas la extinción de reptiles, aves y roedores endémicos ha sido atribuida al impacto de las ratas introducidas (Amori y Clout 2002).

La rata invasora *Rattus rattus* Linnaeus 1785, es originaria de Asia, pero en la actualidad se encuentra distribuida alrededor de todo el mundo como especie comensal del hombre (Nowak 1991; Musser y Carleton 2005), excepto en las regiones polares (Shiels *et al.* 2013). A Ecuador se presume que llegó entre los siglos XVI o XVII en los barcos de los conquistadores españoles (Tirira 2007). En el 2001 la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) catalogó a *R. rattus* dentro de las 100 especies invasoras más dañinas a nivel mundial y subregionalmente, entre los países Andinos (Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela), *R. rattus* se encuentra dentro de los 30 vertebrados exóticos invasores (Ojasti 2001).

En Ecuador la especie se distribuye en varias islas del Archipiélago de Galápagos (Dexter *et al.* 2004); a nivel continental, se encuentra en áreas urbanas y rurales. Hasta donde se conoce, esta especie no ha sido capturada en el bosque húmedo prístino; no obstante, se ha registrado en los bordes e interior de bosques secos (Tirira 2007). A pesar de contar con una amplia literatura sobre el efecto de *R. rattus* en la biota de las Islas Galápagos (e. g. Clark 1980, 1981, 1982; Dexter *et al.* 2004; Harris y MacDonald 2007); se conocen poco sus efectos en el Ecuador continental; tan solo existen registros de patógenos en poblaciones urbanas y rurales (e. g. Pinto *et al.* 2003, 2006).

El Parque Nacional Sangay (PNS) es considerado como ecosistema intangible, muypreciado para la conservación e investigación científica biológica (INEFAN 1998). Se encuentra ubicado al sureste de Ecuador, cuenta con una superficie de 502,105 ha, un intervalo altitudinal entre los 1,000 a 5,230 msnm y presenta 10 formaciones vegetales (INEFAN 1998). Debido a la importancia biológica del PNS, se realizaron varias expediciones en el año 2012 para estudiar la diversidad y aspectos ecológicos de los mamíferos pequeños terrestres. Los muestreos se realizaron durante seis expediciones en cuatro sitios (La Libertad, Sardinayacu, Zuñac y Tinguichaca). El esfuerzo de trampeo en La Libertad y Zuñac fue de tres días en cada uno, y en Sardinayacu y Tinguichaca fue de seis días en cada uno, tanto en época de lluvia (febrero-mayo) como en época seca (julio-octubre). El registro de la rata invasora *R. rattus* dentro de este importante ecosistema motivó la realización del presente estudio.

El registro de la especie proviene de Sardinayacu en el interior del PNS, cantón Morona, provincia de Morona Santiago (-2.0666°S, -78.2166° W, a 1,776 msnm), ubicado de

ocho a diez horas de camino a pie (aprox. 17 km) del poblado más cercano, Playas de San Luis. El área se caracteriza por presentar un bosque maduro dominado por árboles de romerillo *Prumnopitys montana* y palma real *Dictyocaryum lamarckianum*.

Para la captura de los pequeños mamíferos terrestres en el PNS se usaron 100 trampas Sherman cebadas con avena por noche en cada sitio (tres noches por visita en dos sitios y seis noches en otros dos sitios), y se ubicaron sobre el suelo y a 2 m del mismo (en troncos horizontales). El esfuerzo total de muestreo fue de 1,800 trampas/noche.

El 19 de abril de 2012 se capturó un ejemplar de *R. rattus* a 1.5 m sobre el nivel del suelo. Este ejemplar era un macho y presentaba testículos abdominales. Las características morfológicas del individuo colectado fueron las siguientes: largo total 385 mm; largo de la cola 200 mm; peso 124 g; pelaje largo y grueso, poco denso; dorso gris oscuro, con los pelos de guardia que sobresalen; región ventral gris blancuzco; vibrisas gruesas, largas y cortas, alcanzan los hombros (Fig. 1). Las principales medidas craneales fueron las siguientes: longitud cóndilo incisivo 38 mm; longitud serie molar superior 6.6 mm; anchura caja craneana 16.6 mm; anchura bicigomática 19.4 mm; anchura interorbitaria mínima 6.1 mm; longitud del rostro 6.7 mm.

Los rasgos craneales más sobresalientes del individuo fueron los siguientes: primer molar superior (M1) presenta unas hendiduras externas en la primera fila de cúspides, y la longitud del parietal medida a lo largo del borde temporal es menor que la distancia entre los bordes temporales; éstas características distinguen a esta especie de *R. norvegicus* (Hall y Kelson 1959). La piel y el esqueleto de este espécimen (MEPN-12195) se depositaron en la sección de mastozoología del Instituto de Ciencias Biológicas de la Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador. Fue registrado en simpatria con las siguientes especies nativas de roedores cricétidos: *Chilomys instans*, *Oreoryzomys balneator*, *Rhipidomys* sp., e *Hylaeomys tatei*, ésta última es endémica de Ecuador (Musser et al. 1998).

En los ecosistemas insulares a nivel mundial, *R. rattus* es considerado como el roedor invasor más perjudicial (Ruffino et al. 2009; Traveset et al. 2009; Banks y Hughes 2012). Varios autores han identificado a las ratas del género *Rattus*, como uno de los principales factores de riesgo para las poblaciones de aves acuáticas de islas del noroeste de Baja California y del Golfo de California en donde han sido introducidas (Mellink 1992; Velarde y Anderson 1994; McChesney y Tershy 1998). En América del Sur existen casos puntuales sobre el efecto de roedores introducidos en especies nativas; por ejemplo, en Argentina documentan que *Rattus* es depredador del ratón topo *Chelemys macronyx* (Shepherd y Rebecca 2012); mientras que en Chile estas ratas son depredadoras de aves terrestres (Jaksic 1998), y además atacan a huevos y aves en graneros, sugiriendo que lo mismo podría suceder en ambientes naturales (Lobos et al. 2005).

Las ratas, tanto en ambientes insulares, como en regiones continentales, pueden llegar a ser competidoras importantes de varias especies de pequeños mamíferos; asimismo, han sido identificadas como portadoras de numerosas enfermedades y parásitos transmisibles a la fauna nativa e incluso al ser humano (Álvarez-Romero y Medellín 2005; Harris y MacDonald 2007; Shiels et al. 2013). Además, son los principales causantes del mayor número de disminuciones o extinciones de la biota endémica en regiones insulares (Townsend et al. 2006). La erradicación de ratas en ambientes insulares es factible, en las que es más difícil mantener poblaciones viables (Bertram y Nagorsen 1995), mientras

que en ecosistemas como los bosques húmedos continentales la erradicación sería muy difícil, puesto que las técnicas empleadas (e. g. cebos envenenados) podrían afectar a la fauna nativa.



**Figura 1.** Individuo macho adulto de *Rattus rattus* (MEPN-12195), proveniente de Sardinayacu, Parque Nacional Sangay, Ecuador. Foto: Jorge Brito M.

El único registro de *R. rattus* en el PNS reportado en este estudio, probablemente se deba a un reciente desplazamiento, puesto que durante varias expediciones realizadas para el estudio de los pequeños mamíferos en este importante ecosistema (Albuja *et al.* 1996; Lee *et al.* 2011), incluyendo áreas con intervención humana, no dieron a conocer a esta especie invasora dentro de sus reportes. En el estudio de Albuja *et al.* (1996), que incluyó un muestreo en el sendero Sardinayacu, a 500 m del borde hacia el interior del PNS (a 7.5 km de nuestro registro), no mencionó a *R. rattus* en su reporte. Resulta dificultoso determinar con exactitud el desplazamiento de la rata a los bosques prístinos de Sardinayacu. El sitio de registro se encuentra a 8 km de un borde de bosque, donde existe un pastizal con presencia de ganado vacuno. Posiblemente la rata se desplazó por un sendero usado por turistas y guardaparques, mismo que se origina a 17 km en un asentamiento humano, atraviesa un bosque secundario, un pastizal y luego se adentra en el PNS hasta Sardinayacu. Un caso similar reporta Lobos *et al.* (2005) en

Chile, mencionando la presencia de la rata invasora *R. rattus* en dos parques nacionales en Chile, a 6.9 km de los asentamientos humanos, manifestando preferencia por los bosques húmedos y bosques de niebla.

Es necesario realizar estudios adicionales dentro del bosque prístino en el PNS, en áreas intervenidas y zonas pobladas aledañas, con la finalidad de determinar la presencia y comparar la densidad poblacional de *R. rattus*, usando diferentes tipos de técnicas como trampas de resorte y de caída. Una técnica adicional a emplearse podría ser la usada por Dexter *et al.* (2004), en las islas Galápagos, donde colocaron en las trampas Sherman fecas secas de gato doméstico (*Felis silvestris catus*), con la finalidad de medir la evasión de ingreso a las trampas por *R. rattus* y la susceptibilidad a la depredación de los roedores endémicos por los gatos domésticos. Es posible que la rata invasora *R. rattus*, que es común en ambientes alterados, se estaría desplazando hacia ambientes prístinos (Lobos *et al.* 2005), lo que podría afectar a la fauna nativa.

## Agradecimientos

De manera especial a V. León, responsable del Parque Nacional Sangay, zona baja, por su valiosa colaboración con la logística para todas las expediciones. G. Pozo y M. Sharup (Churuwia) colaboraron en la fase de campo. Nuestro reconocimiento a W. R. Teska de la Universidad Luterana del Pacífico quien generosamente nos facilitó las trampas Sherman. C. M. Pinto, A. Arguero, P. Moreno, C. Lorenzo y dos revisores anónimos aportaron sus valiosos comentarios para el fortalecimiento de este estudio. La investigación fue realizada gracias a una beca concedida a ROB por la comisión Fulbright. Al Ministerio del Ambiente de Morona Santiago por otorgar el permiso de investigación N°. 04-2012-I-B-DPMS/MAE.

## Literatura citada

- ALBUJA, L., J. PALACIOS., M. CUEVA, Y G. PAREDES.** 1996. Diagnóstico faunístico para la actualización del plan de manejo del Parque Nacional Sangay. INEFAN, Proyecto GEF. Quito, Ecuador.
- ÁLVAREZ-ROMERO, J., Y R. A. MEDELLÍN.** 2005. *Rattus rattus*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. Cdad de México, México.
- AMORI, G., Y M. CLOUT.** 2002. Rodents on island: a conservation challenge. Pp. 63-68 in Rats, mice and people: rodent, biology and management (Singleton G. R, L. A. Hinds, C. J. Krebs y D. M. Spratt, eds). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia.
- BANKS, P. B., Y N. K. HUGHES.** 2012. A review of the evidence for potential impacts of black rats (*Rattus rattus*) on wildlife and humans in Australia. *Wildlife Research* 39:78-88.
- BERTRAM, D., Y D. NAGORSEN.** 1995. Introduced rats, *Rattus* spp. on the Queen Charlotte Islands: Implications for seabird conservation. *The Canadian Field Naturalist* 109:6-10.
- CLARK, D. B.** 1980. Population ecology of *Rattus rattus* across a desert-montane forest gradient in the Galápagos Islands. *Ecology* 61:1422-1433.

- CLARK, D. A. 1981. Foraging patterns of black rats across a desert-montane forest gradient in the Galapagos Islands. *Biotropica* 13:182-194.
- CLARK, D. A. 1982. Foraging behavior of a vertebrate omnivore (*Rattus rattus*): meal structure, sampling, and diet breadth. *Ecology* 63:763-772.
- DEXTER, N., R. C. DOWLER, J. P. FLANAGAN, S. HART, M. A. REVELEZ, Y T. E. LEE. 2004. The influence of feral cats *Felis catus* on the distribution and abundance of introduced and endemic Galapagos rodents. *Pacific Conservation Biology* 10:210-215.
- FEINSTEIN, B. J. 2004. Learning and transformation in the context of Hawaian traditional ecological knowledge. *Education Quarterly* 54:105-20.
- GUTIÉRREZ, F. 2006. Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- HALL, E. R., Y K. R. KELSON. 1959. The mammals of North America. Volume II. The Ronald Press Company. New York, EE.UU.
- HARRIS, D. B., Y D. W. MACDONALD. 2007. Interference competition between introduced black rats and endemic Galápagos rice rats. *Ecology* 88:2330-2344.
- INEFAN (INSTITUTO ECUATORIANO FORESTAL Y DE ÁREAS NATURALES Y VIDA SILVESTRE). 1998. Plan de Manejo Estratégico del Parque Nacional Sangay. Dirección Nacional de Áreas Naturales y Vida Silvestre. Quito, Ecuador.
- IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION NATURE). 2001. Global strategy on invasive alien species. Global Invasive Species Programme (GISP). Gland, Switzerland.
- JAKSIC, F. M. 1998. Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7:1427-1445.
- LEE, T. E., JR., C. BOADA-TERÁN, A. M. SCOTT, S. F. BURNEO, Y J. D. HANSON. 2011. Small mammals of Sangay National Park, Chimborazo Province and Morona Santiago Province, Ecuador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 305:1-14.
- LOBOS, G., M. FERRES., Y R. E. PALMA. 2005. Presencia de los géneros invasores *Mus* y *Rattus* en áreas naturales de Chile: un riesgo ambiental y epidemiológico. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 113-124.
- MCCHESENEY, G. J., Y B. R. TERSHY. 1998. History and status of introduced mammals and impacts to breeding seabirds on the California Channel and northwestern Baja California Islands. *Colonial Waterbirds* 21:335-347.
- MELLINK, E. 1992. The status of *Neotoma anthonyi* (Rodentia, Muridae, Cricetinae) of Todos Santos Islands, Baja California, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 91:137-140.
- MUSSER, G. G., M. D., CARLETON., E. M. BROTHERS, Y A. L. GARDNER. 1998. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys "capito"*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 236:1-376.
- MUSSER, G. G., Y M. D. CARLETON. 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 894-1531 in *Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference* (Wilson, D. E., y D. M. Reeder, eds.). Tercera edición. The John Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.

- NOWAK, R. M.** 1991. Walker's mammals of the world. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- OJASTI, J.** 2001. Especies exóticas invasoras. Estrategia regional de biodiversidad para los países del trópico andino. Convenio de Cooperación Técnica ATN/JF-5887-RG CAN-BID. Caracas, Venezuela.
- PINTO, C. M., M. J. GRIJALVA, Y J. A. COSTALES.** 2003. Prevalencia de *Trypanosoma cruzi* en roedores y marsupiales en dos localidades de Manabí, Ecuador. Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador 71:225-233.
- PINTO, C. M., S. OCAÑA-MAYORGA., M. S. LASCANO, Y M. J. GRIJALVA.** 2006. Natural Infection of trypanosomes in marsupials and rodents associated to human dwellings in Ecuador. Journal of Parasitology 92:1251-1255.
- RUFFINO, L., K. BOURGEOIS, E. VIDAL, C. DUHEM, M. PARACUELLOS, F. ESCRIBANO, P. SPOSIMO, N. BACCETTI, M. PASCAL, Y D. ORO.** 2009. Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. Biological Invasions 11:1631-1651.
- SHEPHERD, J. D., Y S. D. REBECCA.** 2012. Predation by *Rattus norvegicus* on a native small mammal in an *Araucaria araucana* forest of Neuquén, Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 85:155-159.
- SHIELS, A. B., W. C. PITT., R. T. SUGIHARA, Y G. W. WITMER.** 2013. Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species 11. The Black Rat, *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae). Pacific Science 68:1-94.
- TIRIRA, D.** 2007. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito, Ecuador.
- TOWNSEND, P., R. SCACHETTI-PEREIRA, Y W. W. HARGROVE.** 2004. Potential geographic distribution of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in North America. The American Midland Naturalist 151:170-5.
- TOWNS, D. R., I. A. E. ATKINSON, Y C. H. DAUGHERTY.** 2006. Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? Biological Invasions 8:863-891.
- TRAVESET, A., M. NOGALES, J. A. ALCOVER, J. D. DELGADO, M. LOPEZ-DARIAS, D. GODOY, J. M. IGUAL, Y P. BOVER.** 2009. A review of the effects of alien rodents in the Balearic (Western Mediterranean Sea) and Canary Islands (Eastern Atlantic Ocean). Biological Invasions 11:1653-1670.
- VELARDE, E., Y D. W. ANDERSON.** 1994. Conservation and management of seabird islands in the Gulf of California: Setbacks and successes. Pp 219-228 in Seabirds on Islands: threats, case studies and Action Plans (Nettleship, D .N., J. Burger y M. Gachfeld). Birdlife Conservation Series No. 1, Bird Life International. Cambridge, England.

---

Sometido: 17 de enero de 2014

Revisado: 19 de febrero de 2014

Aceptado: 14 de marzo de 2014

Editor asociado: Consuelo Lorenzo

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández





# Distribución potencial del coatí (*Nasua narica*) en el noreste de México: implicaciones para su conservación

Claudia R. Espinoza-García<sup>1</sup>, Jesús M. Martínez-Calderas<sup>2\*</sup>,  
Jorge Palacio-Núñez<sup>2</sup> y Anuar D. Hernández-SaintMartín<sup>2</sup>

**Introduction:** From different ecological approaches, the coati (*Nasua narica*) is an important procyonid. Its distribution extends from southern of the United States to Colombia. IUCN (2013) considered it as Least Concern, but in Mexico is not considered under any category of protection due to its wide distribution. Despite this, there is poor knowledge about their population status and current distribution, especially in the northeastern region of the country, where in the last 30 years there have been important changes in land use. The landscape variability that establishes the limit of physiographic subprovinces (PSP) has implications for the availability and quality of habitat for many species, and so this criterion was used. The objective of this study was to estimate the coati potential distribution in four physiographic subprovinces in Northeastern Mexico.

**Methodology:** This study was conducted in northeastern Mexico, on the PSP: Gran Sierra Plegada (GSP), Carso Huasteco (CH); Llanuras y Lomeríos (LL) and Llanura Costera Tamaulipeca (LCT). From estimates the potential distribution was used historical and recent records and 26 predictive variables. The records were obtained from online base dates and articles, and field work from 2006-2012. This information was analyzed with Maxent algorithm version 3.3.3k (Phillips 2013), obtaining binary maps (presence-absence) using ArcMap 9.3 (ESRI 2006). The potential distribution, as a percentage of the total area, was calculated.

**Results:** We used 110 historical and recent records. Of these, 39 were obtained from databases and 71 fieldwork. The receiver operating characteristic (ROC) analysis showed a value of area under the curve (AUC) of  $0.966 \pm 0.005$ . Precipitation, vegetation type, vegetation cover, altitude, slope and temperature were the most relevant variables in explaining the potential distribution model we obtained, with contribution of 70% (Table 2). The potential distribution of coati covers 19.56% of the study area. The greatest distribution areas were found in the PSP's: GSP and CH, followed by LL and LCT.

**Discussion and conclusions:** Coati records for northeastern Mexico were found within a wide range of environmental conditions. Historical records obtained from databases are useful for the modeling of potential distribution, but it is essential to include current records (Pliscoff and Fuentes-Castillo 2011). According to ROC analysis, the model provided a good prediction. The environmental variables that explained the potential of coati distribution are similar to those mentioned in various studies as it is a species adapted to a wide range of altitude, temperature and precipitation. The PSP, GSP and CH met continuity of potential distribution. Despite this, the feasible area for the potential distribution of this species is greatly reduced, and the landscape in general was very fragmented. This fragmentation is a risk for long term viability of coati populations in Northeastern Mexico. It is proposed to establish management plans that combine agricultural production with elements that allow the distribution of this and other species, such as the planting of economic forests, as fruit orchards or timber.

<sup>1</sup>Instituto Tecnológico Superior de Irapuato. Carretera Irapuato – Silao, km. 12.5, Irapuato 36821. Guanajuato, México. E-mail: rocio.es25@gmail.com (CRE-G).

<sup>2</sup>Colegio de Postgraduados, Campus San Luis Potosí. Iturbide 73, Salinas de Hidalgo 78622, San Luis Potosí, México. E-mail: biologo99mx@yahoo.com.mx (JMM-C), jpalacio@colpos.mx (JP-N), anuarhernandez@gmail.com (ADH-S).

\*Corresponding author

**Key words:** Adaptability, connectivity, habitat fragmentation, habitat patches, land use changes, medium-sized mammals.

## Resumen

El coatí (*Nasua narica*) es un prociónido importante desde diferentes enfoques ecológicos. El objetivo del presente estudio fue estimar su distribución potencial en cuatro subprovincias fisiográficas (SPF) en el noreste de México. Se usaron 110 registros entre históricos y recientes, y el algoritmo Maxent con 26 variables predictivas. La precipitación, tipo y cobertura vegetal, altitud, pendiente y temperatura fueron las variables más relevantes para explicar el modelo de distribución potencial resultante. La mayor distribución potencial se encontró en las SPF Gran Sierra Plegada y Carso Huasteco, seguidas por Llanuras y Lomeríos y, finalmente por la Llanura Costera Tamaulipeca. En las dos primeras SPF se encontraron zonas con continuidad de distribución potencial, pero el paisaje en general se encontró muy fragmentado, lo cual pone en riesgo la viabilidad de la especie en la zona estudiada a largo plazo.

**Palabras clave:** Adaptabilidad, cambios de uso del suelo, conectividad, fragmentación del hábitat, mamíferos medianos, parches de hábitat.

## Introducción

El coatí o tejón (*Nasua narica*) es una de las siete especies de prociónidos presentes en México (Ramírez-Pulido *et al.* 2005; Ceballos y Arroyo-Cabrales 2012). Es un mamífero de talla mediana, de hábitos gregarios con manadas compuestas por hembras adultas y sus crías, mientras los machos adultos son solitarios (Valenzuela 2005). Su alimentación es omnívora; consume principalmente frutas e insectos, y en menor cantidad vertebrados pequeños (Gompper 1995; Valenzuela 1998). Es un importante dispersor de semillas (Russell 1982; Sáenz 1994) y forma parte de la dieta de los grandes depredadores tropicales como el puma y el jaguar (Núñez *et al.* 2000; Oliveira 2002; Weckel *et al.* 2006; Hernández-SaintMartín en prensa).

La distribución de *N. narica* se localiza en la región Neártica y Neotropical, desde el sur de Estados Unidos de América hasta Colombia (Gompper 1995; Samudio *et al.* 2008). Habita desde el nivel del mar hasta 3,500 m (Wilson y Reeder 2005) en hábitats boscosos templados y tropicales y, ocasionalmente en desiertos y sabanas (Gompper 1995). A nivel internacional, está considerado por la IUCN (2013) como preocupación menor (*least concern*). En México no se le considera bajo ninguna categoría de protección, debido a su amplia distribución, que incluye todos los estados, con excepción de la península de Baja California y las porciones más secas de la Altiplanicie Mexicana (Godínez-Navarro *et al.* 2008). Existe poca información sobre su estado poblacional, sobre todo para la porción noreste de México. Samudio *et al.* (2008) informan que probablemente sus poblaciones han decrecido o se han extirpado en ciertas regiones, debido principalmente a la pérdida y fragmentación de su hábitat, a la cacería ilegal y a las campañas de control de depredadores (e. g. Kaufmann *et al.* 1976).

En la actualidad, es común el uso de algoritmos para modelar la distribución potencial de las especies, que se basan en observaciones de campo y una serie de variables que actúan como predictores. El programa informático Maxent es un algoritmo robusto que

modela la distribución potencial de especies por medio de la relación entre los puntos de presencia conocidos y las variables ambientales incluidas en el modelo (Phillips *et al.* 2006). A partir de esta relación, el algoritmo extrapola la presencia de la especie a las áreas donde no se cuenta con registros (Lindenmayer *et al.* 1991). El programa además estima la importancia de cada variable en la distribución de la especie y el modelo generado se valida con el área bajo la curva (AUC), derivada de la curva operada por el receptor (ROC), las cuales están implementadas en el software (Phillips *et al.* 2006).

El noreste de México ha tenido cambios en el uso de suelo, en particular en los últimos 30 años (Reyes-Hernández *et al.* 2007), por lo que la distribución actual de especies como el coatí en esta región no es muy bien conocida lo que complica la creación de planes efectivos de conservación. Solo existe un estudio sobre la distribución potencial coatí para México (Ceballos *et al.* 2006). Dicho estudio se realizó a una escala a nivel de país, y muestra a toda la región noreste como de mayor posibilidad de encontrar las condiciones favorables para la ocurrencia de esta especie. Es importante realizar estudios a una escala regional, incluyendo datos de presencia actuales. El presente trabajo se realizó con el objetivo de estimar la distribución potencial de esta especie en el noreste de México, mediante el modelado con base en registros históricos y recientes, que a su vez puedan servir de base para futuros planes de manejo en esta región.

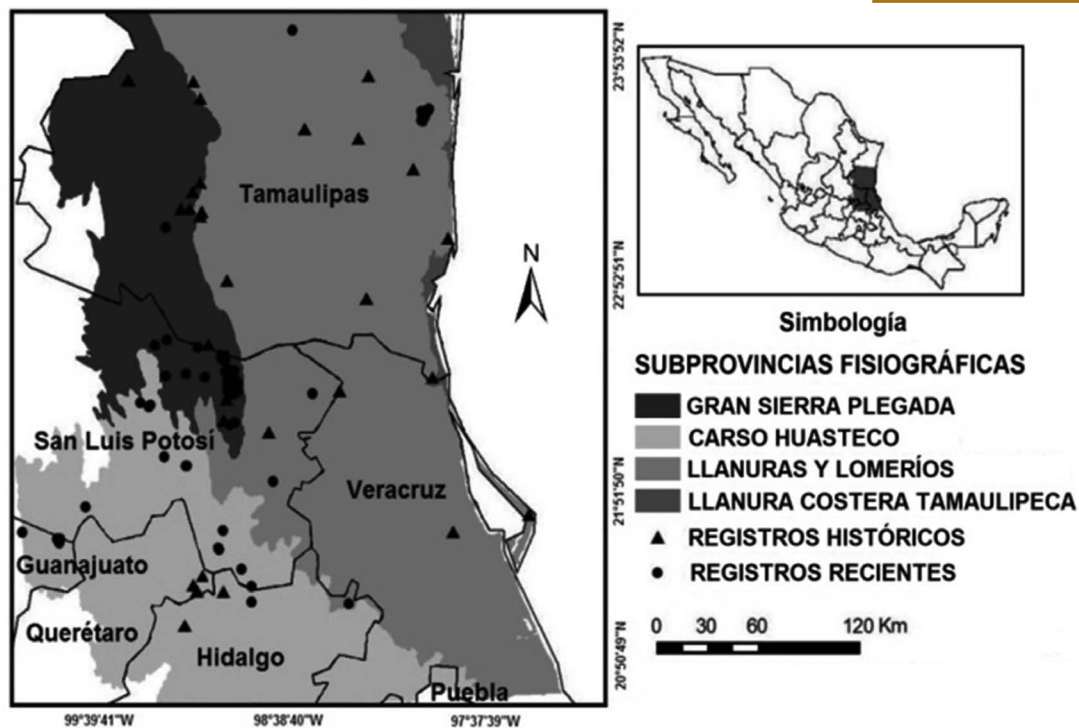
## Material y Métodos

*Descripción del área de estudio.* Este estudio se realizó en el noreste de México; que comprende el sur de Tamaulipas, el este de San Luis Potosí, el noreste de Querétaro, el noreste de Guanajuato, y en la porción norte de los estados de Hidalgo, Veracruz y Puebla (Fig. 1). La topografía de esta área va de muy escabrosa a ondulada y plana, con una serie de condiciones climáticas tropicales húmedas y sub-húmedas. La altitud varía de 0 a 2,300 msnm y la precipitación anual varía de 600 a 2,500 mm (INEGI 2011).

Las condiciones fisiográficas en el área de estudio son muy heterogéneas. Para definir mejor esta diversidad paisajística, se usó el criterio de provincias y subprovincias fisiográficas (SPF), las cuales se delimitan en función de su fluctuación topográfica y de la relación que esto tiene con el clima y con los tipos de vegetación (Cervantes-Zamora *et al.* 1990). Con esta base, se incluyeron parcialmente a las provincias Sierra Madre Oriental y Llanura Costera del Golfo Norte, con la extensión total o parcial de dos subprovincias fisiográficas en cada una. La primera incluyó las SPF: Gran Sierra Plegada (GSP; 14,468 km<sup>2</sup>) y Carso Huasteco (CH; 21,731 km<sup>2</sup>); mientras que la segunda consideró parcialmente a Llanuras y Lomeríos (LL; 45,231 km<sup>2</sup>) y Llanura Costera de Tamaulipeca (LCT; 1,588 km<sup>2</sup>). El área total considerada es de 83,016 km<sup>2</sup>. En la Figura 1 se muestran los límites estatales, así como la delimitación de las cuatro SPF consideradas en el presente estudio, y los sitios donde se ubican los registros del coatí, tanto históricos como recientes, que serán descritos más adelante.

Los tipos de vegetación en el área, determinada de la información de INEGI (2005) son: 1) antrópica, presente en áreas agrícolas o de vegetación inducida; 2) seca, compuesta por pastizal, matorral desértico, mezquital o vegetación halófila; 3) templada, compuesta por bosques, donde aparece el mesófilo de montaña, de pino, de encino, y sus asociaciones; 4) tropical seca, que incluye a los matorrales submontano y espinoso tamaulipeco, así como a las selvas bajas; 5) tropical húmeda, que comprende a las

selvas medianas y altas y, 6) otros tipos de vegetación, donde se incluyeron: palmar, tular, popal y bosque de galería. En la Tabla 1 se muestran los seis porcentajes de los tipos de vegetación presentes en cada porción de las SPF consideradas en este estudio. En la GSP el uso del suelo es predominantemente antrópico donde domina la vegetación inducida para ganadería y la agrícola, le siguen la vegetación nativa tropical seca y la templada. En CH predominan el uso antrópico y la vegetación seca, seguidos por la vegetación tropical seca. En LL el uso antrópico es dominante, seguido por la vegetación tropical seca y la templada. Por último, la porción de LCT presenta un dominio amplio de vegetación de uso antrópico seguido de vegetación tropical seca y vegetación templada.



**Figura 1.** Mapa del área de estudio donde se muestra los estados y la localización geográfica de las subprovincias fisiográficas en el noreste de México, así como los puntos de registro del coatí, *Nasua narica*.

*Obtención de registros y modelado.* Se recabaron registros históricos y actuales del coatí, considerando a los primeros a los anteriores al año 2000 y los segundos a los posteriores de ese año. Esto debido a que la información disponible en la literatura y en bases de datos a partir de 2001 fue más afín a la de los datos propios, con registros obtenidos mediante el uso de trampas cámara. Los históricos se obtuvieron por medio del facilitador de bases de datos de *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF; [www.gbif.org](http://www.gbif.org)), de la Unidad de Informática para la Biodiversidad (UNIBIO, [www.unibio.unam.mx](http://www.unibio.unam.mx)), de las bases de datos en línea de proyectos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (SNIB-CONABIO; Fernández *et al.* 1998; López-Wilchis 1998; Ceballos 2002). Los registros recientes se obtuvieron mediante artículos científicos (Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001), base de datos en línea de un proyecto de SNIB-CONABIO (Ceballos 2002) y datos propios derivados de trabajo de campo entre 2006-2012.

Este trabajo de campo se realizó por medio de entrevistas, rastros y fototrampeo. Se realizaron 280 entrevistas en comunidades entre mayo de 2006 y agosto de 2010, siguiendo la técnica de Rabinowitz (1997). Fueron dirigidas a personas con experiencia de campo y capacidad para identificar correctamente las características distintivas e infalibles de la especie. Esto se enfocó en personas tales como peleteros, cazadores, veterinarios y ganaderos (tanto pequeños propietarios como ejidatarios).

Para analizar este tipo de información existe la técnica de Frey *et al.* (2013), que se basa en comparar la confiabilidad y la precisión de las respuestas. Sin embargo, en este trabajo se usó una clasificación según los criterios propuestos por Tewes y Everett (1986) dependiendo de la confiabilidad de las respuestas. En la clase I se consideraron aquellos con evidencia físicas, tales como pieles y cráneos en posesión de los entrevistados. Por su parte, la clase II consistió sólo en información detallada y creíble sobre el avistamiento de los coatíes, basándonos en una descripción confiable y en el posterior reconocimiento de la especie por parte del entrevistado, discerniendo entre varias fotografías de distintos animales (Rabinowitz 1997). Los registros de la clase III no fueron confiables y se desecharon.

Una vez obtenida la información y con el apoyo de guías locales, en su mayoría los mismos informantes, se procedió a visitar los sitios específicos de caza y/o avistamiento mencionados, los cuales se georreferenciaron con un geoposicionador (GPS, Garmin® modelo GPSV). Con esto se obtuvieron datos adicionales sobre el lugar de cada registro, y se establecieron los sitios para el fototrampeo del primer periodo, que se realizó entre 2007 a 2008. El segundo periodo se llevó a cabo entre 2010 y 2012 en otra porción del área de estudio, y no incluyó entrevistas previas. En el primer periodo se usaron 20 trampas cámara de diferentes modelos, dejando hasta tres cámaras por localidad, con un esfuerzo de muestreo de 4 meses, dos en 2007 y dos en 2008 en 45 localidades, dando un total de 6,380 noches/trampa. Para el segundo periodo se instalaron 101 estaciones de fototrampeo dobles y sencillas, con un esfuerzo de cuatro meses cada año, dando un total de 7,583 noches/trampa.

Para estimar la distribución potencial del coatí dentro del área de estudio se empleó el algoritmo Maxent versión 3.3.3k (Phillips 2013), usando 26 variables ambientales como predictores. De éstas, 19 fueron variables bioclimáticas de México (Téllez *et al.* 2011). Otras cuatro fueron: pendiente, altitud, índice topográfico y aspecto topográfico, derivadas del modelo digital de elevación (INEGI 2008). También se incluyeron las variables tipo de vegetación con las seis categorías antes mencionadas (tomadas y modificadas de INEGI 2007) y la cobertura de la misma (tomadas de Hansen *et al.* 2000), y los tipos de suelo reportados por INEGI (2007). Todas las capas fueron usadas a una resolución de 1 km<sup>2</sup> (0.01 píxeles).

Para generar el modelo general se obtuvo el promedio de 20 réplicas aleatorias, para lo cual se usó el 70% de los datos de ocurrencia, mientras que el 30% restante se usó para evaluar los errores de omisión y comisión, asignándolos al azar. Para esto se realizó una validación cruzada, lo que significa que los registros de presencia se pueden utilizar más de una vez en el conjunto de datos de validación para cada réplica, según especificaciones de Phillips *et al.* (2006) y Phillips (2013). Para la evaluación de cada modelo se consideró el valor del área bajo la curva (AUC) generada por el algoritmo (Hernandez *et al.* 2006). Esta fue obtenida directamente de la evaluación de los modelos

por medio de las curvas ROC (e. g. Contreras-Medina *et al.* 2010), donde los valores de AUC cercanos a 1 demuestran que se trata de una buena predicción del modelo (Araujo y Guisan 2006).

| Subprovincia fisiográfica  |       |       |       |       |
|----------------------------|-------|-------|-------|-------|
| Tipo de vegetación         | CH    | GSP   | LL    | LCT   |
| Vegetación antrópica       | 32.52 | 46.18 | 50.87 | 55.94 |
| Vegetación seca            | 32.52 | 2.86  | 0.47  | 0.48  |
| Vegetación templada        | 14.58 | 20.98 | 18.08 | 15.32 |
| Vegetación tropical seca   | 18.75 | 27.00 | 25.27 | 24.95 |
| Vegetación tropical húmeda | 0.71  | 1.02  | 3.16  | 0.00  |
| Otro                       | 0.92  | 1.96  | 2.15  | 3.31  |

**Tabla 1.** Porcentajes de los tipos de vegetación presentes en la porción de cada SPF incluida en el área de estudio.

Abreviaturas: GSP = Gran Sierra Plegada, CH = Carso Huasteco, LL = Llanuras y Lomeríos, LCT = Llanura Costera Tamaulipeca.

Mediante una prueba de *Jackknife* se evaluaron las variables en el modelo y se obtuvo la información y porcentaje que aporta cada una, considerando que el mapa promedio representa el hábitat inferido y ajustado de la especie (Anderson *et al.* 2003; Burneo *et al.* 2009). El mapa obtenido se reclasificó con el sistema de información geográfica ArcMap 9.3 (ESRI 2006), obteniendo un mapa binario (presencia-ausencia), donde se aplicó un umbral de corte del mínimo de presencia de los puntos de entrenamiento ("*minimum training presence*"; Pearson *et al.* 2007). Con este mapa y estos niveles se calculó el área de distribución potencial, expresado en porcentaje del área total de cada SPF.

## Resultados

Se obtuvo un total de 110 registros de presencia de coatí para el noreste de México en 108 localidades, con distancia variable entre ellas (de 2 a aproximadamente 80 km), de los cuales 30 se adjudicaron a históricos y 80 a recientes. Sobre la procedencia de los registros, 21 resultaron de bases de datos de CONABIO, 11 de GBIF, 6 de UNIBIO, 1 de un artículo publicado y, finalmente, 71 resultaron del trabajo propio realizado en el área de estudio. Los registros históricos fueron: 10 avistamientos, 16 especímenes preservados en colecciones científicas y cuatro en los que no especifican el tipo de evidencia. Una observación final fue que, al analizar los puntos en la cartografía, se observó que el 53.33% de los registros históricos actualmente estaban localizados en áreas modificadas por actividades humanas, lo que sugiere cambios en el uso del suelo posteriores al año 2001; el resto se ubicaron en vegetación tropical seca (10.83%), tropical húmeda (19.17%) y vegetación templada (16.67%).

En cuanto a los registros recientes, 7 se obtuvieron de base de datos: de estos, 2 fueron avistamientos y 5 obtenidos por fototrampeo. El único registro obtenido por artículo (Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001) no especifica qué tipo de evidencia obtuvo. Los registros propios fueron 49 por fototrampeo, 19 por huella, 6 por avistamiento, 2 animales muertos en campo, 2 por entrevista y 2 por evidencia física en propiedad de los entrevistados (1 piel y 1 cráneo). Estos registros se localizaron en vegetación tropical húmeda (45.86%) y tropical seca (27.89%), seguido de antrópica (16.25%) y de vegetación templada (10%). No se apreciaron sesgos en la cantidad de registros en relación a las zonas con mayor número de pobladores humanos.

De acuerdo con el análisis de la curva ROC, el modelo presentó una buena predicción ( $AUC = 0.966 \pm 0.005$ ). Cinco variables de precipitación, cuatro de temperatura, dos de vegetación y dos derivadas del modelo digital de elevación, fueron las que contribuyeron con el 70% para la generación de este modelo promedio (Tabla 2). Referente a la distribución potencial del coatí, abarcó 16,238 km<sup>2</sup> (19.56%) del área de estudio.

Respecto al porcentaje total para las SPF, en GSP hubo una probabilidad de presencia en 39.38% de su extensión, para CH fue 28.18%, para LL fue 17.76 y 14.68% para LCT. En el noreste de México existen zonas con las condiciones apropiadas para la distribución de la especie, pero esas porciones están aisladas en parches de mayor o menor tamaño (Fig. 2). Las tres reservas de la biosfera ubicadas en esta región (El Cielo, Tamaulipas, Sierra del Abra-Tanchipa, San Luis Potosí y Sierra Gorda, Querétaro) presentaron áreas de distribución potencial.

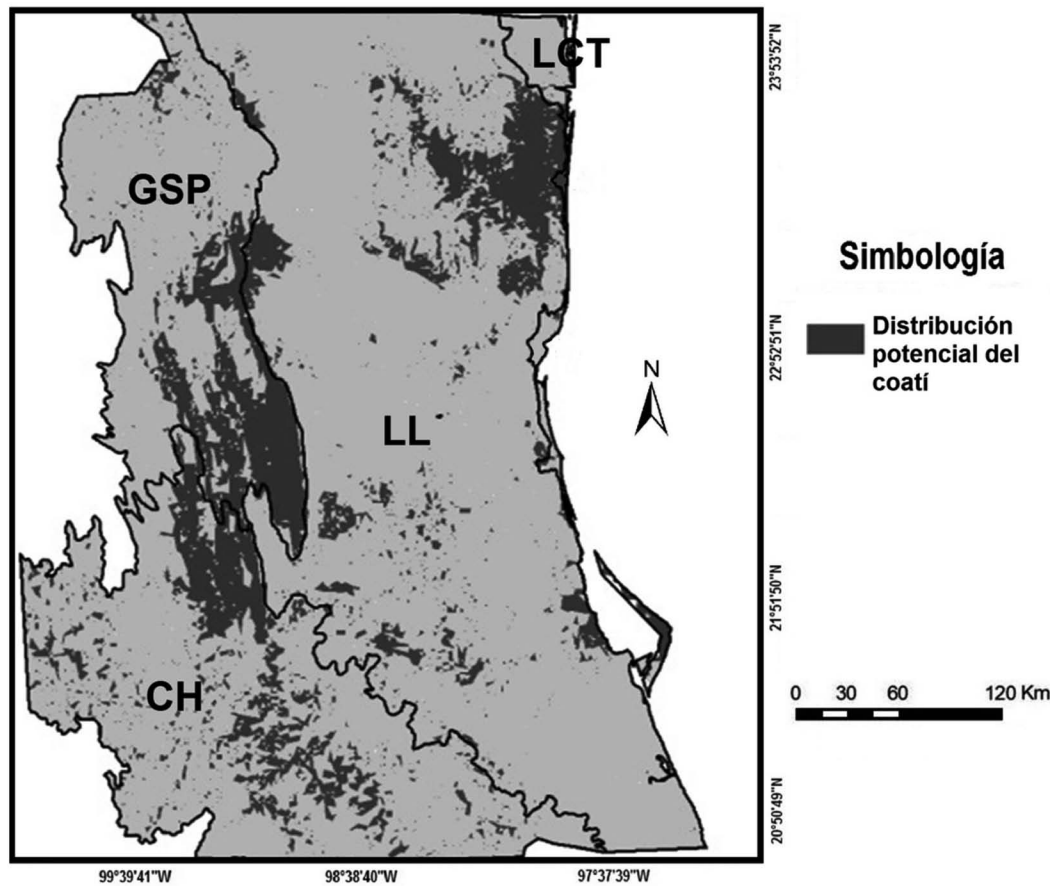
**Tabla 2.** Porcentaje de contribución relativa de las variables más importantes para el modelo de distribución potencial del coatí, *Nasua narica* en el noroeste de México.

| Variable                                       | Contribución (%) |
|--|------------------|
| Precipitación del cuatrimestre más caliente    | 17.2             |
| Tipo de vegetación                             | 12.3             |
| Precipitación estacional                       | 8.2              |
| Cobertura vegetal                              | 6.6              |
| Temperatura promedio del cuatrimestre más frío | 4.2              |
| Altitud  | 4.0              |
| Pendiente                                      | 3.8              |
| Precipitación del mes más caliente             | 2.9              |
| Temperatura mínima del mes más frío            | 2.8              |
| Precipitación del cuatrimestre más húmedo      | 2.6              |
| Precipitación del cuatrimestre más frío        | 2.2              |
| Temperatura del cuatrimestre más seco          | 1.9              |
| Temperatura promedio anual                     | 1.4              |

## Discusión

La recopilación de registros depositados en diversas bases de datos es útil para la realización de modelos de distribución potencial. Sin embargo, los cambios en el uso del suelo en las localidades incluidas pueden generar sesgos, por lo cual es fundamental incluir registros actuales (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011; Frey et al. 2013), que permitan modelos más robustos y con menos errores. De hecho, en este trabajo, más de la mitad de registros históricos se localizaron en sitios donde hubo cambios en el uso del suelo (INEGI 2005) posteriores a la fecha de los registros. Este detalle fue observado ya al final del proceso, y el posible sesgo de este 14.5% de los datos no fue corregido. Este tipo de sesgo está presente en otros trabajos basados en un porcentaje mucho mayor de registros históricos. Así, en comparación con el mapa de distribución potencial para el coatí realizado por Ceballos et al. (2006), con base en 272 registros para todo México (sin especificar la procedencia), los resultados son totalmente diferentes. En dicho estudio se muestra que en el noreste del país existe el máximo valor de probabilidad de presencia

de la especie, lo cual no ocurre con los resultados de este estudio. Es posible que la principal diferencia sea la escala del análisis y la cantidad de registros con los que se generó el modelo. Se ha demostrado que el uso de pocos registros en Maxent ocasionan una sobre-predicción en los modelos generados (Pearson *et al.* 2007). Por lo tanto, al aumentar el número de registros se puede mejorar la eficacia del modelo (Frey *et al.* 2013). En el presente estudio hubo una mayor densidad de registros para el noreste de México que el usado por Ceballos *et al.* (2006) en la modelación de todo el país.



**Figura 2.** Modelo de distribución potencial del coatí, *Nasua narica* en el noreste de México, donde el color gris oscuro muestra los sitios con alta probabilidad de presencia. El gris claro muestra las porciones donde la distribución potencial no fue detectada, o no la hay. Abreviaturas: GSP = Gran Sierra Plegada, CH = Carso Huasteco, LL = Llanuras y Lomeríos, LCT = Llanura Costera Tamaulipeca.

El coatí es una especie presente en gran diversidad de hábitat, y el área de estudio de este trabajo también tuvo una gama de variantes paisajísticas que propician diferentes ambientes. En relación a su distribución potencial, la mayor proporción se localizó en las SPF GSP (39.4%) y CH (28.2%), que presentaron las mayores porciones de sitios de cobertura arbórea densa, de acuerdo con lo reportado por Sahagún-Sánchez *et al.* (2011) para esta misma región. En estas dos subprovincias se observó la mayor extensión continua de distribución potencial. Sin embargo, el paisaje fragmentado por vegetación antrópica (áreas agrícolas o vegetación inducida) ocupa una porción importante en ambas. Las reservas de la biosfera El Cielo, y Sierra del Abra-Tanchipa se encuentran en GSP, y ambas quedaron plenamente en el área de distribución potencial de esta especie, compuesta principalmente por vegetación templada, seca y tropical seca. En el caso de Sierra Gorda, está en CH y la distribución potencial del coatí se encontró sólo en parches. En el caso de LL, la vegetación antrópica tuvo un porcentaje mayor (50.9%); sin embargo, existe una distribución potencial continua del coatí en un área



considerable al noreste de esta SPF en áreas con vegetación nativa; en el resto de la extensión sólo se observaron parches. En la LCT. Fue donde se presentó la menor área de distribución, ya que es la que presenta menor proporción de hábitat apropiado, tal como vegetación templada y tropical seca y húmeda (Martínez-Calderas 2009).

En el modelo, 13 (de 26) variables ambientales explicaron la distribución potencial del coatí en el noreste de México y fueron las relacionadas con la precipitación, el tipo y cobertura de la vegetación, la altitud y la pendiente del terreno, así como la temperatura. Respecto a la influencia de las variables en la distribución potencial, para la precipitación y la temperatura no es de esperar cambios sensibles de un lado a otro en las fronteras de las SPF; sin embargo, el tipo de vegetación y la cobertura de la misma, la altitud y la pendiente del terreno sí pueden cambiar.

El coatí es una especie presente en gran diversidad de hábitats, y para el noreste de México, se encontró dentro de una amplia gama de condiciones ambientales, presente principalmente en áreas tropicales y subtropicales, también está adaptada a la gama de altitud, temperatura y precipitación presente en estos ecosistemas (Scholander *et al.* 1950; Gompper 1995; Valenzuela 1998; Valenzuela 2005; Samudio *et al.* 2008). Al igual que muchas otras especies de mamíferos, presenta una relación entre su periodo reproductivo con la oscilación de la precipitación y la disponibilidad de alimento (Gompper 1997; Valenzuela 1998; Valenzuela y Macdonald 2002), independientemente si el hábitat es más o menos húmedo. Su ámbito hogareño fluctúa a través del año, siendo mayor en época seca, cuando es necesaria una mayor movilidad por mayor dispersión de los recursos (Sáenz 1994; Gompper 1997; Valenzuela y Ceballos 2000; Hass 2002).

El coatí habita preferentemente en sitios arbolados, desde bosques templados a selvas tropicales húmedas y vegetación tropical seca (Ceballos y Galindo 1984; Ratnayeke *et al.* 1994; Gompper 1995; Valenzuela 1998; Valenzuela 2005; Samudio *et al.* 2008), aunque también se le encuentra eventualmente en vegetación seca, entre la que figuran desiertos y pastizales (Gompper 1995; Samudio *et al.* 2008). Su presencia en pastizales se ha reportado muy poco (Sáenz 1994), pero cuando la cobertura de los pastos es alta, este ecosistema le brinda protección contra depredadores (Endres y Smith 1993). En relación a la importancia de las variables topográficas (altitud y pendiente) en el modelo de distribución esta especie no existen referencias sobre el tema. En general, los sitios con mayor pendiente favorecen la protección contra depredadores para varias especies de mamíferos, y son áreas menos propensas al impacto humano directo y, por lo tanto, suelen conservar hábitat menos perturbado (Badgley y Fox 2000; Campbell 2004).

Actualmente en la zona de estudio el paisaje está muy fragmentado, existen remanentes de vegetación cerrada básicamente en terrenos con pendientes pronunciadas, frecuentemente escabrosas, lo que es impráctico para la agricultura y la ganadería (Guevara y Laborde 1999; Trejo y Dirzo 2000; Reyes-Hernández *et al.* 2007). La fragmentación del hábitat altera la composición y estructura de las comunidades animales por modificación de varios procesos ecológicos (Wilcove 1985). La supervivencia de las especies en los hábitat fragmentados finalmente depende de su habilidad para moverse entre parches y acceder a los recursos necesarios, conservar su diversidad genética y mantener su capacidad reproductiva como población (Laurance

1995; Wolff 1999; Buza *et al.* 2000; Nupp y Swihart 2000; Gehring y Swihart 2004), así como por la disposición de los elementos espaciales (Gehring 2000).

Algunos estudios sugieren que incluso animales extremadamente móviles pueden evitar pasar a través de hábitat alterados (Smallwood 1994; Machtans *et al.* 1996). Por esto, si hay interrupción en la conectividad entre dos o más pequeñas poblaciones, se puede llegar a una extinción local (Beier 1993). Esto no es una excepción para el coatí, cuyas poblaciones se han reducido en algunos lugares desde hace décadas por la pérdida de su hábitat (Glatston 1994; Gompper 1995; Samudio *et al.* 2008). Por esto, un paisaje fragmentado no garantiza su viabilidad a mediano y largo plazo. Por lo tanto, las zonas contiguas entre la porción sur de GSP, con un fragmento al oeste de LL, y con el norte de CH, así como la zona noreste de LL (ver Fig. 2) se proponen como las más importantes por mantener una distribución continua, que de este modo puede permitir la conservación de *Nasua narica* en el noreste de México. En general, para mitigar efectos de fragmentación, la plantación de bosques útiles (frutales o maderables) más que la producción de cultivos anuales, con especies no necesariamente nativas, puede proporcionar hábitat adecuado para especies adaptables (Martin *et al.* 2012) como el coatí. Esta estrategia es acorde con tipos de uso de suelo antrópico en esta parte del país (Jiménez *et al.* 2004), y su incremento puede beneficiar tanto a la economía local como a algunas especies de fauna silvestre, entre ellas al coatí.

## Literatura citada

- ARAUJO, M. B., y A. GUISAN.** 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677–1688.
- ANDERSON, R. P., D. LEW, y A. T. PETERSON.** 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211–232.
- BADGLEY, C., y D. L. FOX.** 2000. Ecological biogeography of North American mammals: species density and ecological structure in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography* 27:1437–1467.
- BEIER, P.** 1993. Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation Biology* 7:94–108.
- BURNEO, S., J. F. GONZÁLEZ-MAYA, y D. TIRIRA.** 2009. Distribution and habitat modelling for Colombian weasel *Mustela felipei* in the Northern Andes. *Small Carnivore Conservation* 41:41–45.
- BUZA, L., A. YOUNG, y P. THRALL.** 2000. Genetic erosion, inbreeding and reduced fitness in fragmented populations of the endangered tetraploid sea *Swaisona recta*. *Biological Conservation* 93:177–186.
- CAMPBELL, L. A.** 2004. Distribution and habitat associations of mammalian carnivores in the Central and Southern Sierra Nevada. Tesis de Doctorado, University of California. Sacramento, EE.UU.
- CEBALLOS, G., y C. GALINDO.** 1984. Mamíferos Silvestres de la Cuenca de México. LIMUSA-Instituto de Ecología. Ciudad de México, México.
- CEBALLOS, G.** 2002. Actualización de la base de datos del Atlas Mastozoológico de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Bases de datos SNIB2010-CONABIO proyectos No. T009 y A003. Ciudad de México, México.

- CEBALLOS, G., S. BLANCO, C. GONZÁLEZ, Y E. MARTÍNEZ.** 2006. *Nasua narica* (Tejón, coatí). Distribución potencial. Extraído del proyecto DS006 'Modelado de la distribución de las especies de mamíferos de México para un análisis GAP'. Con un tamaño de píxel: 0.01 grados decimales. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ciudad de México, México.
- CEBALLOS, G., Y J. ARROLLO-CABRALES.** 2012. Lista actualizada de los mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva época* 2:27-80.
- CERVANTES-ZAMORA, Y., S. L. CORNEJO-OLGÍN, R. LUCERO-MÁRQUEZ, J. M. ESPINOZA-RODRÍGUEZ, E. MIRANDA-VIQUEZ, Y A. PINEDA-VELÁZQUEZ.** 1990. Provincias Fisiográficas de México. Clasificación de Regiones Naturales de México II, IV. Versión 10.2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1:4,000,000. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- CONTRERAS-MEDINA, R., I. LUNA-VEGA, Y C. A. RÍOS-MUÑOZ.** 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural* 83:421–433.
- ENDRES, K., Y W. SMITH.** 1993. Influence of age, sex, season and availability on den selection by raccoons within the central basin of Tennessee. *American Midland Naturalist* 129:116–131.
- ESRI.** 2006. ArcGIS Desktop 9.2. Environmental System Research Institute. Palm Springs, EE.UU.
- FERNÁNDEZ, V., A. HERNÁNDEZ-HUERTA, Y J. BELLO.** 1998. Inventario de los mamíferos de las reservas de la biósfera Mapimí, La Michilía, El Cielo y Calakmul. Instituto de Ecología A.C. Bases de datos SNIB2010-CONABIO proyecto No. P027. Ciudad de México, México.
- GBIF** Global Biodiversity Information Facility. [www.gbif.org](http://www.gbif.org). Consultada el 25 de enero de 2013.
- GEHRING, T. M.** 2000. Ecology of mammalian predators in a landscape fragmented by agriculture. Tesis de doctorado. Universidad Purdue. West Lafayette, EE.UU.
- GEHRING, T. M., Y R. K.V SWIHART.** 2004. Home range and movements of long-tailed weasels in a landscape fragmented by agriculture. *Journal of Mammalogy* 85:79–86.
- GLATSTON, A. R.** 1994. The Red Panda, Olingos, Coatis, Raccoons, and their relatives. Status Survey and Conservation Action Plan for Procyonids and Ailurids. IUCN/SSC Mustelid, Viverrid and Procyonid Specialist Group. Gland, Suiza.
- GODÍNEZ-NAVARRO, E., A. RÍO-VÉLEZ, H. COVARRUBIAS-LEGASPI, Y R. VELÁZQUEZ-LÓPEZ.** 2008. Guía de mamíferos de Arcediano. Gobierno del Estado de Jalisco. Guadalajara, México.
- GOMPPER, M.** 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species* 487:1–10.
- GOMPPER, M.** 1997. Population ecology of the white-nosed coati (*Nasua narica*) on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Zoology* 241:441–455.
- GUEVARA, S., Y J. LABORDE.** 1999. Historia del paisaje de la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz (México). Pp. 44-64 in *Diversidad biológica y cultural rural: en la gestión ambiental de desarrollo* (Pineda, F. D., J. M. de Miguel, y M. A. Casado, eds.). Mundiprensa y Multimedia Ambiental. Madrid, España.

- HANSEN, M., R. DEFRIES, J. R. G. TOWNSHEND, Y R. SOHLBERG.** 2000. Global land cover classification at 1km resolution using a decision tree classifier. *International Journal of Remote Sensing* 21:1331–1365.
- HASS, C.** 2002. Home-range dynamics of white-nosed coatis in Southeastern Arizona. *Journal of Mammalogy* 83:934–946.
- HERNANDEZ, P. A., C. H. GRAHAM, L. L. MASTER Y D. L. ALBERT.** 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773–785.
- HERNÁNDEZ-SAINTMARTÍN, A. D., O. C. ROSAS-ROSAS, J. PALACIO-NÚÑEZ, L. A. TARANGO-ARÁMBULA, F. CLEMENTE-SÁNCHEZ, Y A. L. HOOGESTEIJN.** En prensa. Food habits of jaguar and puma in a protected area and adjacent fragmented landscape of Northeastern Mexico. *Natural Areas Journal*.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA).** 2005. Conjunto de datos Vectoriales de la Carta de Uso del Suelo y Vegetación, Escala 1:250,000, Serie III, Continuo Nacional. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). Ciudad de México, México.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA).** 2007. Conjunto de datos Vectoriales Edafológicos. Escala 1:250,000, Serie II, Continuo Nacional. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). Ciudad de México, México.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA).** 2008. Continuo de Elevación Nacional. Instituto Nacional de Geografía e Informática <http://mapserver.inegi.org.mx>. Consultada el 11 de junio de 2012. Aguascalientes, México.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA).** 2011. Cartas geográficas de clima, suelo y precipitaciones, Escalas 1: 100,000 y 1: 250,000, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Ciudad de México, México.
- IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE).** 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2013.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Consultada el 11 de marzo de 2013.
- JIMÉNEZ, C. A., V. T. VARGAS, W. E. SALINAS, M. AGUIRRE, Y D. RODRÍGUEZ.** 2004. Aptitud agroecológica para el cultivo de la caña de azúcar en el sur de Tamaulipas, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México* 53:58–74.
- KAUFMANN, J. H., D. V. LANNING, Y S. C. POOLE.** 1976. Current status and distribution of the coati in the United States. *Journal of Mammalogy* 57:621–637.
- LAURANCE, W. F.** 1995. Extinction and survival of rainforest mammals in a fragmented tropical landscape. Pp. 46-63 in *Landscape Approaches in Mammalian Ecology and Conservation* (Lidicker Jr., W. Z. eds.). University of Minnesota. Minneapolis, EE.UU.
- LINDENMAYER, D., H. NIX, J. MCMAHON, M. HUTCHISON, Y M. TANTON.** 1991. The conservation of leadbeater's possum, *Gymnobelideus leadbeateri* McCoy, a case study of the use of bioclimatic modelling. *Journal of Biogeography* 18:371–383.
- LÓPEZ-WILCHIS, R.** 1998. Base de datos de mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. P130. Ciudad de México, México.

- MACHTANS, C. S., M.A. VILLARD, Y S. J. HANNON.** 1996. Use of riparian buffers strips as movement corridors by forest birds. *Conservation Biology* 10:1377–1379.
- MARTIN, P. S., C. GHELIER-COSTA, P. C. LOPES, L. M. ROSALINO, Y L. M. VERDADE.** 2012. Terrestrial non-volant small mammals in agro-silvicultural landscapes of Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 282:185–195.
- MARTÍNEZ-CALDERAS, J.** 2009. Nuevos registros y distribución del ocelote (*Leopardus pardalis*) en el noreste de México, Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México.
- NUPP, T. E., Y R. K. SWIHART.** 2000. Landscape-level correlates of small mammal assemblages in forest fragments of farmland. *Journal of Mammalogy* 81:512–526.
- NÚÑEZ, R., B. MILLER, Y F. LINDZEY.** 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology* 252:373-379.
- OLIVEIRA, T.** 2002. Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y el puma en el Neotrópico. Pp. 265–288 en *El jaguar en el Nuevo Milenio* (Medellín, R. A., C. Equihua, C. Chetkiewics, A. Rabinowitz, P. Crawshaw, K. Redford, J. Robinson, y A. Taber, eds.). Fondo de Cultura Económica-UNAM-Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.
- PEARSON, R. G., C. J. RAXWORTHY, M. NAKAMURA, A. T. PETERSON.** 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102–117.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, Y R. E. SCHAPIRE.** 2006. Maximum entropy modeling in species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190:231–259.
- PHILLIPS, S. J.** 2013. A brief tutorial on Maxent, Versions: 3.3.1. [www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/](http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/). Consultada el 19 de mayo de 2013.
- PLISCOFF, P., Y T. FUENTES-CASTILLO.** 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61–79.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., J. ARROYO-CABRALES, Y A. CASTRO-CAMPILLO.** 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 21:21–82.
- RATNAYEKE, S., A. BIXLER, Y J. GITTLEMAN.** 1994. Home range movements of solitary, reproductive female coatis, *Nasua narica*, in south eastern Arizona. *Journal of Zoology* 233:322–326.
- RABINOWITZ, A. R.** 1997. *Wildlife field research and conservation training manual*. Wildlife Conservation Society. New York, EE.UU.
- REYES-HERNÁNDEZ, H., M. AGUILAR-ROBLEDO, J. R. AGUIRRE-RIBERA, M. SILVA-APARICIO, Y I. R. TREJO-VÁZQUEZ.** 2007. Caracterización de remanentes arbóreos y razones de su permanencia en el área del proyecto Pujal-Coy, San Luis Potosí, México. Pp. 85–104 en *Corredores biológicos: acercamiento conceptual y experiencias en América* (Chassot, O., y C. Morera, eds.). Centro Científico Tropical, Universidad Nacional de Costa Rica/Escuela de Ciencias Geográficas, Instituto Panamericano de Geografía e Historia. San José, Costa Rica.

- RUSSELL, J. K.** 1982. Timing of reproduction by coatis (*Nasua narica*) in relation to fluctuations in food resources. Pp. 413-431 en *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long term changes* (Leihg, E., A. Rand, y D. Windsor, eds.). Smithsonian Institute. Washington, EE.UU.
- SÁENZ, J.** 1994. Ecología del pizote (*Nasua narica*) y su papel como dispersador de semilla en el bosque seco tropical, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional San José, Costa Rica. San José, Costa Rica.
- SAHAGÚN-SÁNCHEZ, F. J., H. REYES-HERNÁNDEZ, J. L. FLORES -FLORES, Y L. CHAPA-VARGAS.** 2011. Modelización de escenarios de cambio potencial en la vegetación y el uso de suelo en la Sierra Madre Oriental de San Luis Potosí, México. *Journal of Latin American Geography* 10:65–86.
- SAMUDIO, R., R. KAYS, A. D. CUARÓN, J. L. PINO, Y K. HELGEN.** 2008. *Nasua narica*. In IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species, Versión 2013.1. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Consultada el 11 de marzo de 2013.
- SCHOLANDER, P. F., R. HOCK, V. WALTERS, Y L. IRVING.** 1950. Adaptation to cold in artic an tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biological Bulletin* 99:259–271.
- SMALLWOOD, K. S.** 1994. Trends in California mountain lion population. *The Soutwestern Naturalist* 39:67–72.
- TÉLÉZ, O., A. HUTCHINSON, A. NIX, Y P. JONES.** 2011. Cambio Climático: Aproximaciones para el estudio de su efecto sobre la biodiversidad. Pp. 15-23 en *Desarrollo de Coberturas Climáticas para México* (Sánchez-Rojas, G., C. Ballesteros-Barrera, y N. Pavón, eds.). Universidad Autónoma de Hidalgo. Pachuca, México.
- TEWES, M. E., Y D. EVERETT.** 1986. Status and distribution of the endangered ocelot and jaguarondi in Texas. Pp. 147-158 en *Cats of the world: biology, conservation, and management* (Miller, S. D., y D. D. Everett, eds.). National Wildlife Federation. Washington, EE.UU.
- TREJO, I., Y R. DIRZO.** 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133–142.
- UNIBIO.** Unidad Informática para la Biodiversidad. [www.unibio.unam.mx](http://www.unibio.unam.mx). Consultado el 25 de enero de 2013.
- VALENZUELA, D.** 1998. Natural history of the white-nosed coati, *Nasua narica*, in a tropical dry forest of western Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3:26–44.
- VALENZUELA, D.** 2005. Tejón, Coatí. *Nasua narica* (Linnaeus, 1766). Pp. 411-413 en *Los Mamíferos Silvestres de México* (Ceballos, G., y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica / CONABIO. Ciudad de México, México.
- VALENZUELA, D., Y G. CEBALLOS.** 2000. Habitat selection, home range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy* 81:810–819.
- VALENZUELA, D., Y D. MACDONALD.** 2002. Home range use by white-nosed coatis: limited water and a test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Journal of Zoology* 258:247–256.
- VARGAS-CONTRERAS, J. A., Y A. HERNÁNDEZ-HUERTA.** 2001. Distribución altitudinal de la mastofauna en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 82:83–109.

- WECKEL, M., W. GIULIANO, Y S. SILVER.** 2006. Cockscomb revisited: jaguar diet in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary, Belize. *Biotropica* 38:687–690.
- WILCOVE, D. S.** 1985. Nest depredation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211–1214.
- WILSON, D. E., Y D. M. REEDER (EDS.).** 2005. *Mammals Species of the World, a Taxonomic and Geographic Reference*, tercera edición. Johns Hopkins Press. Baltimore, EE.UU.
- WOLFF, J. O.** 1999. Behavioral model systems. Pp. 11-40 en *Landscape ecology of small mammals* (Barrett, G.W., y J. D. Peles, eds.). Springer-Verlag. NewYork, EE.UU.

---

*Sometido: 19 de febrero de 2014*

*Revisado: 31 de marzo de 2014*

*Aceptado: 11 de abril de 2014*

*Editor asociado: Consuelo Lorenzo*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*





# Nuevos registros de pulgas de tlacuaches *Didelphis virginiana* (Kerr 1792) en Querétaro, México

Norma Hernández-Camacho<sup>1\*</sup>, Santiago Vergara-Pineda<sup>2</sup>,  
Roxana Acosta-Gutiérrez<sup>3</sup> y Robert W. Jones<sup>1</sup>

**Introduction:** The opossum *Didelphis virginiana* (Kerr 1792) is one of the eight species of marsupials that live in the northern region of America and is widely distributed in Mexico. There is a large literature in North America of studies on this species, including its ectoparasites. But in Mexico studies are scarce, and so we decided to investigate the opossum ectoparasite species richness in a suburban landscape in Querétaro, México.

**Methods:** During January to May of 2010, we used 12 tomahawk traps to capture opossums. Each animal was immobilized with tiletilamina, and during recumbence we examined the opossums for ectoparasites. Fleas were collected in vials with 70% alcohol, then dehydrated in 100% alcohol, and clarified with lactic acid for further identification.

**Results:** We found four flea species on the trapped opossums ( $n = 26$ ), 14 males, 12 females. The species were *Ctenocephalides felis*, *Euhoplopsyllus glacialis affinis*, *Polygenis martinezbaezi* and *Polygenis* sp. Two of these species are considered as new records for this marsupial host in Mexico, although these species have been recorded previously in this species in the United States and in other marsupial species in Mexico.

**Discussion:** These fleas are new records for the Mexican opossum parasite fauna. This study, although initially didactic, reveals relevant information about the flea species richness on opossums in fragmented habitats in a suburban landscape in Querétaro. Because fleas have potential as disease and parasite vectors, this new information may be helpful in assessing their effects on human and wildlife health.

**Key words:** *Didelphis virginiana*, fleas, suburban landscape, Querétaro, México

## Resumen

El tlacuache *Didelphis virginiana* (Kerr 1792) es una de las ocho especies de marsupiales que habitan en la región norte del continente americano y se encuentra ampliamente distribuida en México. Se han realizado una gran variedad de trabajos sobre esta especie, entre ellos el estudio de los ectoparásitos de estos marsupiales a lo largo de América. En un ejercicio académico sobre la estimación poblacional de *D. virginiana* en el Campus

<sup>1</sup>Cuerpo Académico de Ecología y Diversidad Faunística. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro, Santiago de Querétaro 76230, Querétaro, México. E-mail: norma.hernandez@uaq.mx (NHC) y rjones@uaq.mx (RWJ)

<sup>2</sup>Cuerpo Académico de Biología y Aprovechamiento de la Flora y Microorganismos. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro, Santiago de Querétaro 76230, Querétaro, México. E-mail: vpinedas@yahoo.com.mx (SVP)

<sup>3</sup>Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, Distrito Federal 04510, México. E-mail: roxana\_a2003@yahoo.com.mx (RAG)

\*Corresponding autor.

Juriquilla de la Universidad Autónoma de Querétaro, se encontraron cuatro especies de pulgas, *Ctenocephalides felis*, *Euhoplopsyllus glacialis affinnis*, *Polygenis martinezbaezi* y *Polygenis* sp., la presencia de dos de estas especies de pulgas en *D. virginiana* puede ser considerado como un nuevo registro para México, las pulgas que se identifican en este trabajo han sido registradas previamente en estudios realizados sobre otras especies de marsupiales en Estados Unidos y México. Este estudio, si bien inicialmente de carácter didáctico, arrojó información importante sobre la riqueza de especies de pulgas en tlacuaches que habitan ambientes con influencia humana y el efecto potencial de estos organismos para la salud de los seres humanos y de la fauna silvestre en un paisaje suburbano.

**Palabras clave:** *Didelphis virginiana*, pulgas, paisaje suburbano, Querétaro, México.

## Introducción

El tlacuache *Didelphis virginiana* (Kerr 1792) es una de las ocho especies de marsupiales que habitan en la región norte de América y se encuentra ampliamente distribuida en México (McManus 1974 y Ceballos *et al.* 1998). Debido a sus características biológicas y ubicuidad, se han realizado una gran variedad de estudios sobre esta especie, entre los que resaltan los registros de la parasitofauna de este marsupial a lo largo de más de 70 años, lo que ha permitido el registro de 38 especies de helmintos endoparásitos (García-Prieto *et al.* 2012) mientras que la información sobre los ectoparásitos de los didélfidos para el país ha comenzado a incrementarse en los últimos años (Morrone y Gutiérrez 2005; Whitaker y Morales-Malacara 2005; Whitaker *et al.* 2007 y Guzmán-Cornejo *et al.* 2012) tanto en ambientes naturales como en aquellos dentro de las ciudades o que rodean a éstas, como son los paisajes suburbanos, los cuales, en los últimos años han sido reconocidos por su potencial para albergar comunidades biológicas diversas pese a la constante presión del crecimiento demográfico (Forman y Godron 1986 y Davies *et al.* 2001).

Un ejemplo de este tipo de paisaje suburbano es el que se puede encontrar en el Campus Juriquilla de la Universidad Autónoma de Querétaro (CJUAQ), localizado 13 kilómetros al norte de la Ciudad de Santiago de Querétaro, en la Delegación de Santa Rosa Jáuregui. El proceso de urbanización de la zona se ha acelerado en los últimos cinco años, sin embargo, alrededor de las instalaciones del CJUAQ todavía existen fragmentos relativamente grandes de hábitat original (selva baja caducifolia) y de vegetación secundaria que sirven de hábitat a varias especies de mamíferos. Por observación directa, se ha podido determinar la presencia de *Didelphis virginiana*, *Spilogale putorius*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Bassariscus astutus*, *Otospermophilus variegatus*, *Silvilagus floridanus*, *Liomys irroratus* y *Peromyscus* spp.; algunas de estas especies se les considera como generalistas ecológicos debido a que pueden sobrevivir en ambientes con un determinado grado de perturbación y presencia humana, como es el caso de *U. cinereoargenteus* (Harrison 1997; Buskirk 1999; Sunquist y Sunquist 2001; Gehring y Swihart 2003 y Hernández-Camacho y López-González 2009) o *D. virginiana* (McManus 1974), sin embargo, el crecimiento del campus como consecuencia del incremento de la matrícula estudiantil de las facultades que se ubican en dicho espacio, permitió considerar estas condiciones adecuadas para

ejemplificar un caso de estudio con fines didácticos, sobre el efecto de las actividades humanas en las poblaciones de mamíferos silvestres, a partir de dicho estudio, se recabaron una serie de datos, entre ellos la riqueza de ectoparásitos de esta especie de marsupial dentro del CJUAQ. Por lo tanto, se consideró explorar este aspecto en el estudio, así que, el objetivo de este trabajo en particular, fue conocer la riqueza de ectoparásitos de *Didelphis virginiana* en un paisaje suburbano sometido a distintas presiones ecológicas como consecuencia de actividades humanas en el Campus Juriquilla de la Universidad Autónoma de Querétaro.

## Material y Métodos

El Campus Juriquilla de la Universidad Autónoma de Querétaro (CJUAQ) cuenta con un área de 1.4 km<sup>2</sup>, de los cuales el 50% es selva baja caducifolia perturbada del cual se cuenta con un listado florístico de más de 120 especies (comm. pers. Martínez y Díaz de Salas 2012), el CJUAQ está rodeado por vías de comunicación importantes y se localiza en un área de contraste social ya que al norte colinda con una de las áreas residenciales con mayor plusvalía de la ciudad mientras que al este, se encuentra un área rural en desarrollo (comunidad de Rancho Largo).

Durante los meses de enero a mayo de 2010, se realizaron cinco periodos de trampeo de tres noches durante la primera semana de cada mes, se utilizaron 12 trampas tomahawk modelo 109.5 (107 x 31 x 31 cm) (Tomahawk Live Trap Co.), separadas 50 m entre sí según lo permitiera el terreno y las obras de construcción; se utilizó como carnada una mezcla de sardina, alimento para gatos, cebolla y plátano; las trampas fueron activadas a partir del anochecer y fueron revisadas e inactivadas durante las primeras horas de la mañana; en caso de haber capturado algún animal, se transportó al laboratorio de Zoología para su manejo. Para la contención química, se utilizó Tiletamina, la dosis dependió del peso del animal (10 mg/kg) el cual se determinó por observación directa y se le administró intramuscularmente en los cuartos traseros. Una vez que la dosis hizo efecto, el animal fue colocado en posición recumbente y se procedió a la revisión de su estado físico (temperatura corporal, tasa de respiración y cardiaca) y a la toma de datos merísticos (longitudes del cuerpo, cola, oreja y pata derechas), peso, sexo y estimación de la edad por medio del esmalte dental (coloración de la dentadura y retraimiento de las encías).

Una vez que los animales se recuperaron de la anestesia, fueron liberados en la misma área donde fueron capturados. La captura y manejo de los animales se realizó siguiendo las consideraciones bioéticas reglamentarias sugeridas por The American Society of Mammalogists (Sikes et al. 2011).

Durante la etapa de recumbencia, el pelaje de los marsupiales fue revisado a contrapelo manualmente, los ectoparásitos fueron colectados con ayuda de pinzas y se fijaron con alcohol al 70% en un frasco con su etiqueta correspondiente por hospedero. Para el proceso de identificación, los parásitos fueron deshidratados inicialmente en alcohol etílico absoluto y posteriormente transparentados en concentraciones sucesivas de ácido láctico (25 al 100%) hasta su montaje permanente con bálsamo de Canadá, la identificación se llevó a cabo por medio de literatura especializada (Acosta y Morrone 2003 y Durden y Hinkle 2009).

## Resultados

Durante este estudio, se capturaron 26 tlacuaches, 14 machos, 12 hembras; de los cuales el 50% del total de la muestra ( $n = 13$ ) presentó ectoparásitos de las especies *Ctenocephalides felis* y *Euhoplopsyllus glacialis affinnis* de la familia Pulicidae y a *Polygenis martinezbaezi* y *Polygenis* sp. de la familia Rhoplopsyllidae, con un rango de infestación de 1 a 3 especies, siendo *Ctenocephalides felis* y *Polygenis martinezbaezi* las que presentaron la mayor prevalencia, 34.61 y 26.92% respectivamente, para toda la muestra. Con respecto a cada una de las especies de parásitos, se observa una mayor prevalencia en los machos que en las hembras, *C. felis* se registró en cinco de los 14 machos (35.71%) a diferencia de las hembras, en donde fue registrada en cuatro de las 12 hembras (33.3%), para *P. martinezbaezi* los machos están presentes un 28.57% ( $n = 4$ ) mientras que las hembras en un 25% ( $n = 3$ ). *Polygenis* sp. fue registrada en dos machos (14.28%), desafortunadamente el proceso de montaje dañó a los ejemplares y no fue posible lograr la identificación a nivel de especie; *Euhoplopsyllus glacialis affinnis* se encontró en un macho (7.14%). Las preparaciones de las cuatro especies de pulgas fueron donadas a la Colección de Siphonaptera del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México con el número de registros sucesivo SIPHO-08816 al SIPHO-08819.

## Discusión

La presencia de dos de las cuatro especies de pulgas (*Euhoplopsyllus glacialis affinnis* y *Polygenis martinezbaezi*) en *Didelphis virginiana* son nuevos registros para este marsupial en México, aunque estas especies de pulgas han sido registradas previamente en esta especie de hospedero en estudios realizados en Estados Unidos (Mohr y Morlan 1958; Whitaker et al. 1977 y Hopkins 1980) y en otras especies de marsupiales como *Tlacuatzin canescens* (Whitaker y Morales-Malacara 2005 y Guzmán-Cornejo et al. 2012). Especies de los géneros *Ctenocephalides* y *Polygenis* han sido registradas previamente en *D. virginiana*, Eckerlin (2011) identificó a *C. canis* como una de las pulgas más frecuentes en este marsupial en el estado de Virginia, Estados Unidos. Por otro lado, Pung et al. (1994) encontraron a *Polygenis gwyni* (*C. fox*) sobre el mismo marsupial en el estado de Georgia, mientras que un estudio en São Paulo, Brasil, fue registrada sobre *Didelphis aurita* y *D. albiventris* (Horta et al. 2007). Para México, la pulga *Polygenis martinezbaezi* fue registrada sobre *Didelphis marsupialis* en el estado de Michoacán, mientras que el género *Euhoplopsyllus* no se había asociado a *D. virginiana*, sin embargo, se le ha encontrado en ardillas (*Otospermophilus variegatus* y *Xerospermophilus spilosoma*), conejos del género *Sylvilagus* y roedores de las especies *Neotoma albigula*, *Peromyscus boylii* y *Cynomys gunnisoni* según lo reportado por Ford et al. (2004). De los huéspedes mencionados, algunos de estos cohabitan con los tlacuaches en la zona de estudio como es el caso de *O. variegatus* o de *Sylvilagus floridanus*. La presencia de estas especies de pulgas en *D. virginiana* puede ser una consecuencia del uso de madrigueras de otros animales, dicha actividad se considera como una estrategia de protección contra depredadores potenciales, principalmente de parte de las hembras con crías (McManus 1974) así como a la presencia de perros ferales en las cercanías del campus, con los cuales los tlacuaches pudieran llegar a tener contacto.

Es importante hacer mención que el conocimiento de los ectoparásitos asociados con *D. virginiana* puede permitir reconocer el potencial de riesgo para la salud que representan las pulgas como vectores de microorganismos causantes de enfermedades tanto en fauna silvestre como en el ser humano; en el caso del hombre, dichas enfermedades han tenido un efecto importante a lo largo de la historia de nuestra civilización, una situación que ha quedado en el olvido debido a las mejoras en las condiciones de vida actuales que limitan la aparición de brotes epidemiológicos importantes, sin embargo, pueden regresar si se presentara inestabilidad de algún tipo, siendo ejemplos claros la peste y el tifus murino ocasionados por las bacterias *Yersinia pestis* y *Rickettsia typhi* respectivamente (Durden y Hinkle 2009), así como parásitos intestinales como es el céstodo *Dipylidium caninum*, que parasita perros, gatos y al hombre y del cual, las pulgas juegan un papel como hospedero intermediario del ciclo de vida de éste (Ford et al. 2004 y Acosta 2013).

Sin bien no se ha encontrado que *D. virginianus* sea reservorio de la peste, su actividad peridoméstica en viviendas periféricas de manchas urbanas y su probable interacción con roedores, pueden ocasionar la rápida diseminación de las pulgas hacia mascotas que interactúan con las personas, ya que se ha comprobado que al menos 125 especies de pulgas pueden transmitir *Y. pestis*, algunas de las cuales pertenecen a los géneros *Ctenocephalides* y *Euhoplopyllus* (Barden y Maupin 1982 y Durden y Hinkle 2009) colectadas en esta investigación.

En el caso del tifus murino, sí se ha encontrado a *D. virginianus* como reservorio de la bacteria *Rickettsia typhi* (Horta et al. 2007 y Durden y Hinkle 2009), sin embargo los vectores de la bacteria son diferentes a los que aquí se encontraron asociados a este mamífero, no obstante como se indica anteriormente, la interacción con mascotas y con perros y gatos ferales, hacen que estas enfermedades sean un problema latente que se ha descuidado en los últimos años, por lo que, en caso de que dicha bacteria estuviera presente en la población de los tlacuaches del CJUAQ, la cercanía de la zona residencial y de la comunidad rural pueden significar un riesgo potencial epidemiológico para la transmisión de esta bacteria.

Este estudio, si bien inicialmente fue de carácter didáctico, arrojó información importante sobre la riqueza de especies de pulgas en tlacuaches que habitan ambientes en un proceso de transformación antropogénica y el efecto potencial de estos organismos para la salud de los seres humanos y de la fauna silvestre que se encuentran asociados a los mismos.

## Agradecimientos

La primera autora desea agradecer al responsable del laboratorio de Zoología del Cuerpo Académico de Ecología y Diversidad Faunística (CALG, 2009-2012) por las facilidades otorgadas para la contención y manejo de los marsupiales capturados así como a la generación 2007 de la Licenciatura en Biología de la Universidad Autónoma de Querétaro por su entusiasmo y colaboración en la realización del estudio.

- ACOSTA, R., y J. J. MORRONE.** 2003. Clave ilustrada para la identificación de los taxones supraespecíficos de Siphonaptera de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 89:39-53.
- ACOSTA-GUTIÉRREZ, R.** 2013. Biodiversidad de Siphonaptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:1-12. DOI: 10.7550/rmb.35267.
- BARNES, A. M., y G. O. MAUPIN.** 1982. Observations on the biting of humans by *Euhoplopsyllus glacialis affinis* (Siphonaptera: Pulicidae) and a review of its plague-transmission potential. *Journal of Medicine Entomology* 19:748-749.
- BUSKIRK, S. W.** 1999. Mesocarnivores of Yellowstone. Pp. 165-187 in *Carnivores in ecosystems. The Yellowstone experience* (T. W. Clark; A. P. Curlee; S. C. Minta y P. V. Kareiva eds.). Yale University Press, EE.UU.
- CEBALLOS, G., P. RODRÍGUEZ, y R. A. MEDELLÍN.** 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications* 8:8-17.
- DAVIES, K. F., C. GASCON, y C. R. MARGULES.** 2001. Habitat Fragmentation. Pp 81-97 in *Conservation Biology: Research priorities for the next decade.* (Soulé M. E., y G. H. Orians eds.). Island Press. Washington, EE.UU.
- DURDEN L. A., y N.C. HINKLE.** 2009. Fleas (Siphonaptera). Pp. 110-130 in *Medical and Veterinary Entomology* (Mullen. G. R., y L. A. Durden, eds.). Second Edition. Elsevier. San Diego, EE.UU.
- ECKERLIN, R. P.** 2011. What kind of flea does your dog have? *Banisteria* 37:42-43.
- FORD PAULETTE L., R. A. FAGERLUND, D. W. DUSZYNSKI, y P. J. POLECHLA.** 2004. Fleas and Lice of Mammals in New Mexico. United States Department of Agriculture. General Technical Report RMRS-GTR-123. Washington, EE.UU.
- FORMAN, R. T. T. y M. GODRON.** 1986. *Landscape ecology.* John Wiley & Sons. New York, EE.UU.
- GARCÍA-PRieto, L., J. FALCÓN-DÍAZ, y C. GUZMÁN-CORNEJO.** 2012. Helminth parasites of wild Mexican mammals: lists of species, hosts and geographical distribution. *Zootaxa* 3290:1-92.
- GANNON, W. L., R. S. SIKES y THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS.** 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 92:235-253.
- GEHRING, T. M., y R. K. SWIHART.** 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predator in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 109:283-295.
- GUZMÁN-CORNEJO, C., L. GARCÍA-PRieto, R. ACOSTA-GUTIÉRREZ, J. FALCÓN-DÍAZ, y L. LEÓN-PANIAGUA.** 2012. Metazoarios parásitos de *Tlacuatzin canescens* y *Marmosa mexicana* (Mammalia: Didelphimorphia) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:557-561.
- HARRISON, R. L.** 1997. A comparison of gray fox ecology between residential and undeveloped rural landscapes. *Journal of Wildlife Management* 61:112-122.

- HERNÁNDEZ-CAMACHO, N., Y C. A. LÓPEZ-GONZÁLEZ.** 2009. ¿Hay o no hay? los mamíferos de Santiago de Querétaro. Universidad Autónoma de Querétaro. Nuevos Tiempos 2:3-6.
- HOPKINS, D.** 1980. Ectoparasites of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in an urban environment. Northwest Science 54:199-201.
- HORTA-MAURÍCIO C., M. B. LABRUNA, A. PINTER, P. M. LINARDI, Y T. SCHUMAKER.** 2007. *Rickettsia* infection in five areas of the state of São Paulo, Brazil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 102:793-801.
- MCMANUS, J. J.** 1974. *Didelphis virginiana*. Mammalian species 40:1-6.
- MOHR, C. O., Y H. B. MORLAN.** 1958. The nature of parasitism of the opossum by fleas in Southwestern Georgia. The Journal of Parasitology 45:233-237.
- MORRONE, J. J., Y A. GUTIÉRREZ.** 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? Journal of Biogeography 32:1315-1325.
- PUNG, O. J., L. A. DURDEN, C. W. BANKS, Y D. N. JONES.** 1994. Ectoparasites of opossums and raccoons in Southeastern Georgia. Journal of Medical Entomology 31:915-919.
- SUNQUIST, M., Y F. SUNQUIST.** 2001. Changing landscapes: consequences for carnivores. Pp. 399-418 in Conservation Biology 5. Carnivore Conservation. Cambridge University Press. The Zoological Society of London. London, Reino Unido.
- WHITAKER JR., J. O., G. S. JONES, Y R. J. GOFF.** 1977. Ectoparasites and food habits of the Opossum, *Didelphis virginiana*, in Indiana. Proceedings Indiana Academy of Science 86:501-507.
- WHITAKER JR., J. O., Y J. B. MORALES-MALACARA.** 2005. Ectoparasites and other associates (Ectodytes) of mammals of Mexico in Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa (Sánchez-Cordero, V., y R. Medellín eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- WHITAKER JR., J. O., B. L. WALTERS, L. K. CASTOR, C. M. RITZI, Y N. WILSON.** 2007. Host and distribution lists of mites (Acari), parasitic and phoretic, in the hair or on the skin of north American wild mammals north of Mexico: records since 1974. Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology. Paper 1:1-174.

---

Sometido: 20 de enero de 2014

Revisado: 21 de marzo de 2014

Aceptado: 1 de abril de 2014

Editor asociado: Juan Pablo Gallo

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández





# Dieta de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* y su contribución a la dispersión de semillas en la costa de Oaxaca, México

Alejandra Villalobos Escalante<sup>1</sup>, Alejandra Buenrostro-Silva<sup>2</sup>  
y Guillermo Sánchez-de la Vega<sup>3\*</sup>

**Introduction:** An important number of mammals of the order Carnivora are opportunists that consume primarily small mammals, although they can amplify their diet with other larger vertebrates and arthropods. Fruits have also been reported in the diet of some carnivores; however, their role as agents of seed dispersal has not been well documented thus far. In this study we analyzed the diet of the grey fox in tropical deciduous forest in the state of Oaxaca throughout the annual seasons, establishing composition and seasonal variation, and determined if seed ingestion contributed to seed dispersal, and therefore favoring germination.

**Methods:** A total of 75 fresh grey fox feces were identified and quantified to determine composition and number of seeds at the Jardín Botánico Regional Puerto Escondido (JBPE) in the coastal region of Oaxaca, Mexico. Identification and quantification of feces composition was based on a presence/absence analysis and then establish frequencies and percentages of food categories, and proportion and germination speed of ingested seeds.

**Results:** Food categories reported in feces were as follow: seeds in 56 of 75 feces representing 74.67%, vertebrates in 45 feces (60%) and invertebrates in 40 feces representing 53.33%. Diet variation was observed by season and by moth, and trophic niche breath varied significantly between seasons (Fig. 1). Identified seeds belonged to seven species. Additionally, germination percentages of the seeds of these species through endozoochory were higher than those obtained from the control seeds (Table 1).

**Discussion and conclusion:** The grey fox is a legitimate seed disperser that consequently generates a positive effect on rates and speed of germination of the utilized species. Furthermore, seasonal variation of seed presence observed in feces is influenced by availability of these seeds in the environment; which puts on evidence the high level of adaptability by this carnivore.

**Key words:** Niche breath, disperser, diet, opportunist, germination percentage, seasonal variation.

## Resumen

Un número importante de mamíferos del Orden Carnívora son oportunistas que consumen principalmente mamíferos pequeños, aunque pueden diversificar su dieta con otros vertebrados y artrópodos. En la dieta de algunos carnívoros se ha registrado un alto consumo de frutos, sin embargo su papel como agentes dispersores no está bien documentado. En este estudio se analizó la dieta de la zorra gris en las selvas

<sup>1</sup> Licenciatura en Biología: Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido. Ciudad Universitaria, Carretera Vía Sola de Vega, Puerto Escondido, San Pedro Mixtepec, Oaxaca 71980, México. E-mail: vicuslupus@gmail.com.

<sup>2</sup> Instituto de Industrias, Universidad del Mar campus Puerto Escondido. Km. 1.5 carretera Sola de Vega - Puerto Escondido, San Pedro Mixtepec, Oaxaca 71980, México. E-mail: sba\_1575@yahoo.com.mx (ABS).

<sup>3</sup> Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, CU, Ciudad de México 04510 México. E-mail: guillermo\_sdv@yahoo.com

\* Correspondencia

bajas caducifolias de Oaxaca durante un ciclo anual, estableciendo su composición y variación estacional, determinando si la ingestión de las semillas contribuye al proceso de dispersión, al favorecer la germinación. Para determinar los componentes de las excretas y cuantificar el número de semillas se identificaron y cuantificaron 75 excretas frescas de zorro en el Jardín Botánico Regional Puerto Escondido (JBPE) en la región costa del estado de Oaxaca, México. Se identificaron y cuantificaron los componentes de las excretas en un análisis de presencia-ausencia para establecer las frecuencias y porcentajes de aparición de cada categoría alimenticia, además de determinar la proporción y velocidad de germinación de las semillas ingeridas. En las excretas se encontraron que las frecuencias de aparición por categorías fueron: semillas en 56 de las 75 excretas lo que representa el 74.67%, vertebrados en 45 excretas (60%) e invertebrados en 40 excretas lo que representa el 53.33%. Se encontró variación estacional y mensual en la dieta, y la amplitud de nicho trófico varió significativamente entre temporadas (Fig. 1). Las semillas fueron identificadas como pertenecientes a siete especies, además se llevó a cabo la germinación de estas especies y cuyos porcentajes de germinación con endozoocoria resultaron mayores que los obtenidos para las semillas control (Tabla 1). La zorra gris demostró ser un dispersor legítimo, teniendo un aporte a la dispersión al generar un efecto positivo en las tasas y velocidad de germinación de las especies vegetales ingeridas. Además se determinó que la variación estacional en la presencia de semillas está influida por su disponibilidad en el medio, lo cual evidencia su alta adaptabilidad.

**Palabras clave:** amplitud de nicho, dieta, dispersor, oportunista, porcentajes de germinación, variación estacional.

## Introducción

Muchos mamíferos del Orden Carnivora son oportunistas que consumen principalmente roedores y lagomorfos, pero pueden llegar a diversificar su dieta con aves, artrópodos, peces, reptiles, y cantidades considerables de frutos, debido a que su alimentación varía espacial y temporalmente en función de la disponibilidad de alimento y la estación del año (Zúñiga *et al.* 2008). Algunos actúan ocasionalmente como agentes dispersores ya que sus altos requerimientos energéticos los obligan a consumir grandes cantidades de materia vegetal (Godínez-Álvarez *et al.* 2002) afectando la ecología de las plantas y mostrando que el consumo de frutos está fuertemente influenciado por la estacionalidad (Campos y Ojeda 1997). Lo anterior debido a que inciden en la distribución espacial de las semillas y afectan la velocidad de germinación a causa del paso a través del tracto digestivo; no obstante, el papel de los mamíferos carnívoros como agentes dispersores ha sido poco estudiado (Silverstein 2005). En este estudio se analizaron los componentes de la dieta de *Urocyon cinereoargenteus* a través de sus excretas. Los componentes fueron cuantificados en un análisis de presencia-ausencia para obtener sus frecuencias de aparición u ocurrencia (FA) y los porcentajes de aparición u ocurrencia (PA) determinando la composición durante un ciclo anual, esto bajo la premisa de que el número de excretas es independiente del contenido de las mismas, y que las categorías en que se clasificaron estos contenidos no son mutuamente excluyentes. De esta manera se observó su papel como carnívoro generalista y se determinó si la endozoocoria que lleva

a cabo tiene alguna contribución dentro del proceso de dispersión de ciertas especies vegetales, entendiéndose como “aporte a la dispersión” al efecto positivo en las tasas y velocidad de germinación de las especies vegetales ingeridas.

## Material y Métodos

El Jardín Botánico Regional Puerto Escondido (JBPE) de la Universidad del Mar ocupa 18 has y se ubica en la población de Puerto Escondido, municipio de San Pedro Mixtepec, Juquila, Oaxaca, en el kilómetro 240 de la carretera federal 131 vía Sola de Vega-Puerto Escondido, en la región costa del estado de Oaxaca, México, entre las coordenadas extremas 15.91° N y 15.92° N y -97.07° W y -97.08° W, la altitud va de 70 a 160 m. El tipo de vegetación es selva baja caducifolia con elementos de selva mediana subcaducifolia en las cañadas, de acuerdo a la clasificación de Rzedowski (Salas 2002), y presenta una marcada variación estacional, un clima cálido subhúmedo con temporada de lluvia en verano y sequía por el resto del año; la temperatura promedio es de 28 °C que oscila entre los 15 y los 42 °C (Salas *et al.* 2003). El clima se divide en dos épocas: la seca va de noviembre a mayo o junio y la de lluvia que se presenta el resto del año con precipitaciones que varían entre los 300 y 1 800 mm (Salas 2003).

*Procesamiento de excretas y determinación de componentes.* De noviembre de 2008 a octubre de 2009, se realizaron sistemáticamente tres visitas por mes al sitio de estudio para la colecta de excretas de *U. cinereoargenteus* siguiendo los procedimientos sugeridos por Aranda (2000) y De Arruda y Motta-Junior (2004). Las excretas procesaron de acuerdo a lo sugerido por Zúñiga *et al.* (2008). Los componentes fueron determinados hasta el nivel taxonómico inferior posible. Para calcular la variación estacional se tomó como base el número componentes, cuantificándolos en un análisis de presencia-ausencia para obtener sus frecuencias de aparición u ocurrencia (FA). Con éstas se observó la cantidad de excretas al mes que contienen a cada categoría alimenticia, después se calculó qué porcentaje de excretas contuvo a cada categoría (porcentajes por categoría).

Se obtuvo también el porcentaje del total de excretas en las cuales estuvieron presentes los grupos alimenticios (porcentajes por grupo, Castellanos *et al.* 2008). Posteriormente se obtuvieron los porcentajes de aparición u ocurrencia (PA) de cada categoría mediante la fórmula de porcentaje de aparición (Servín y Huxley 1991).

La frecuencia de aparición (FA) se calcula por el número de excretas que contienen una categoría determinada entre el número total de excretas y el Porcentaje de aparición de la categoría (PA) se calcula por la frecuencia de aparición de la categoría *i*, entre la suma de frecuencias de aparición de todas las categorías multiplicado por cien.

Se obtuvo una lista de categorías para hacer posteriores comparaciones porcentuales de la variación mensual y por temporadas. Se consideraron dos temporadas, la temporada seca de noviembre a abril, y la temporada de lluvia de mayo a octubre (Salas 2002).

Las frecuencias de aparición (FA) de la dieta y los resultados de las pruebas de germinación se sometieron a una prueba de normalidad aplicando Shapiro-Wilk y la prueba no paramétrica Kolmogorov-Smirnov (SAS Institute 1999).

Para detectar diferencias significativas de las FA entre los meses de muestreo se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis, para detectar los meses en los que hubo diferencias se aplicó una prueba de Mann-Whitney (Fowler *et al.* 1998). Se aplicó una prueba de G

para determinar si hubo variación de las FA entre ambas temporadas (Cossíos 2005). Para determinar la amplitud de nicho de cada temporada se realizó un análisis de amplitud de nicho utilizando el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) como lo recomiendan Colwell y Futuyama (1971) y el índice de Pielou. Los valores obtenidos se compararon con una prueba de  $t$  de Hutcheson para detectar diferencias entre la dieta de ambas temporadas (Zar 1996). También se realizó un análisis de similitud de Jaccard para discernir cuáles muestreos eran más semejantes en cuanto a categorías compartidas. Finalmente, se aplicó una prueba de Chi-cuadrada ( $\chi^2$ ) para probar si las FA de las diferentes categorías son dependientes de la temporada (Infante y Zárate 2005).

*Germinación.* Para medir el aporte en la germinación, se generó el siguiente modelo experimental: por cada especie extraída y puesta a germinar de cada excreta (semillas ingeridas); se colocó una réplica con semillas obtenidas de la planta madre: tratamiento control o testigo (Graae *et al.* 2004), de manera que por cada especie de semilla se tuvo un diseño experimental de dos tratamientos con un factor y de dos a ocho repeticiones (León-Lobos y Kalin-Arroyo 1994). La velocidad de germinación ( $M$ , Maguire 1962) y el coeficiente de velocidad de germinación ( $CV$ , Kotowski 1926) se calcularon para determinar numéricamente el tratamiento que obtuvo los mejores resultados en los procesos germinativos.

El coeficiente de velocidad de germinación ( $CV$ ) y la velocidad de germinación ( $M$ ) para cada especie se analizaron con una prueba de Chi-cuadrada ( $\chi^2$ ) con corrección de Yates para detectar si hubo influencia de la endozoocoria sobre los datos analizados (Fowler *et al.* 1998). Se excluyeron de estos análisis a *C. engleriana* y *Ficus* sp por no haberse contado con semillas para el control. Se obtuvieron los porcentajes totales por cada una de las especies vegetales, esto es, el porcentaje de excretas que contuvieron cada una de las especies vegetales tomando en cuenta sólo las muestras que contuvieron semillas.

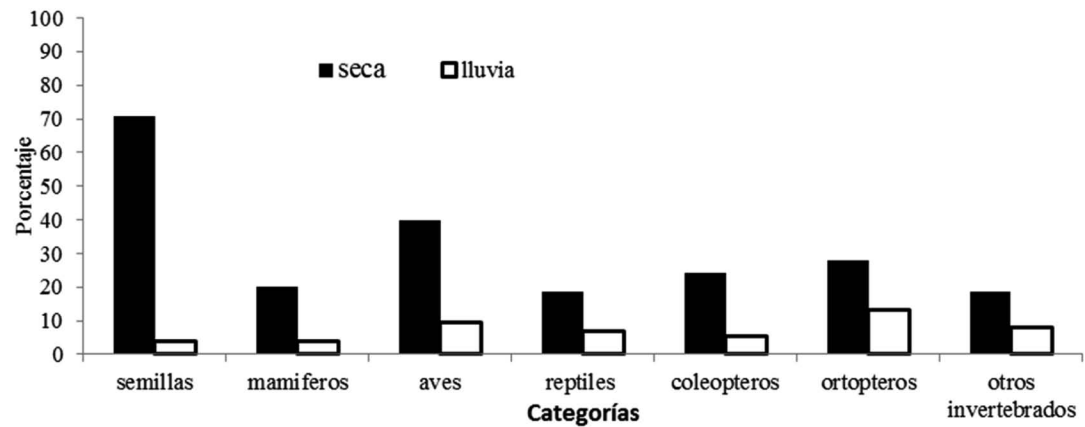
## Resultados

Se colectaron 75 excretas, los componentes identificados se agruparon en 3 categorías (semillas, vertebrados e insectos) y 15 subcategorías, tres para el grupo de los vertebrados (mamíferos, reptiles y aves); cinco de invertebrados (ortópteros, coleópteros, dípteros, himenópteros y crustáceos) y siete subcategorías consideradas en el caso de las semillas (*Ficus* sp (Moraceae), *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), *Acacia cornigera* (Fabaceae, Mimosaceae), *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae), *Ehretia tinifolia* (Boraginaceae) además de una especie sin determinar cuyo nombre común es nanche montés (Familia Malpighiaceae).

Durante el ciclo anual se observaron en el 74.67% de las excretas analizadas ( $n = 56$ ) semillas, seguidas de los vertebrados en el 60% de las muestras ( $n = 45$ ) y el 53% de invertebrados ( $n = 40$ ). Al comparar los porcentajes de las subcategorías en el ciclo anual se observó que predominaron nuevamente las semillas (74.67%), seguidas por las aves (49.39%;  $n = 37$ ) y los ortópteros (41.33%;  $n = 31$ ). De manera estacional y por subcategorías (Fig. 1), predominaron las semillas (73.3%  $n = 55$ ), las aves (42.66%;  $n = 32$ ) y los ortópteros (30.66%;  $n = 23$ ) en la temporada seca; mientras que en la temporada de lluvia dominaron los ortópteros (10.66%;  $n = 8$ ), las aves (6.66%;  $n = 5$ ).

Por otra parte, las aves y los mamíferos resaltan como los grupos con más frecuencias acumuladas durante todo el período de estudio. Los porcentajes reportados no suman 100% ya que las categorías no son mutuamente excluyentes en cuanto a sus frecuencias de aparición.

Las FA no siguen una distribución normal ( $W = 0.544$ ,  $p < 0.0001$ ,  $\alpha = 0.05$ ); las distribuciones de las FA entre las épocas de lluvias y secas mostraron ser diferentes ( $D = 0.778$ ,  $p = 0.003$ ,  $\alpha = 0.05$ ).



**Figura 1.** Porcentajes por categorías en la dieta de la zorra gris durante la temporada seca y la temporada de lluvia

Se detectaron diferencias significativas entre las FA de todos los meses ( $P = 0.002$ ). Al analizar por separado las temporadas se encontró que la de lluvia tiene diferencias en sus FA ( $P = 0.046$ ), no así la seca ( $P = 0.109$ ). La prueba de G indica que hay variación estacional entre temporadas ( $G = 86.22$ , 11 g.l.  $P < 0.05$ ). La amplitud de nicho y el índice de equidad tuvieron estimaciones de  $H' = 2.28$  y  $J = 0.89$  para la temporada seca y  $H' = 2.05$ ,  $J = 0.89$  para la de lluvia, la comparación de ambos valores mostró diferencias significativas entre éstos ( $t_{0.05(2)2659} = 9.3$ ). De manera anual la comparación de la amplitud de nicho con la de cada temporada señaló diferencias significativas: seca ( $t_{0.05(2)3360} = 3.78$ ) y lluvia ( $t_{0.05(2)2463} = 13.82$ ).

Por otro lado, la prueba de  $\chi^2$  indicó que las FA dependen de la temporada ( $\chi^2_{0.05(2)} = 943.59$ ). Del total de excretas colectadas el 74.66% contuvo semillas. Los porcentajes finales de germinación de las semillas ingeridas (Tabla 1), mostraron que *B. crassifolia* (16%), nanche montés (50%) y *E. tinifolia* (2%) fueron las especies favorecidas por la ingestión. De manera opuesta, *A. cornígera* (48%) fue la única especie cuyo porcentaje de germinación se observó negativamente afectado por el paso a través del tracto de la zorra y para *G. ulmifolia* no hubo efecto ( $\chi^2_{(1)} = 0.029$ ). Con *Ficus* sp y *C. engleriana* no se realizaron comparaciones debido a la ausencia de semillas para el grupo control. En conjunto, los valores obtenidos del coeficiente de velocidad, porcentajes finales de germinación y velocidad de germinación no mostraron una distribución normal ( $P < 0.05$ ). La prueba de  $\chi^2$  indicó que hubo efecto de la endozoocoria sobre el porcentaje de germinación ( $\chi^2_{(6)} = 88.81$ ), no así para el coeficiente ( $\chi^2_{(2)} = 11.26$ ) y la velocidad de germinación ( $\chi^2_{(6)} = 1.80$ ). En cuanto a los porcentajes totales para cada una de las especies vegetales, se muestra a *Ficus* sp como la especie más consumida con un porcentaje de aparición de 81.82% y a *B. crassifolia* y *E. tinifolia* como las menos consumidas con 1.82% cada una (Figura 2).

## Discusión

Los componentes de la dieta de *U. cinereoargenteus* obtenidos en este estudio concuerdan con los grupos o categorías alimenticios establecidos por otros investigadores para esta especie en selva baja caducifolia (Guerrero *et al.* 2002); sin embargo, las especies que integran cada una de las categorías es diferente, ya que la composición de especies es distinta en cada región. La marcada diferencia entre el número de excretas colectadas en ambas temporadas no se había evidenciado en otros trabajos de esta índole. Pudiera pensarse que la dieta es más diversa en la temporada seca debido al mayor número de excretas colectado ( $n$  temporada seca = 62,  $n$  temporada de lluvia = 13). Sin embargo, los estadísticos aquí utilizados se basan en las frecuencias de aparición de las categorías (temporada seca = 13, temporada de lluvia = 10) y no en el número de excretas.

El número de excretas analizadas en este trabajo es similar al examinado por otros autores como (Castellanos *et al.* 2008), quien define a *U. cinereoargenteus* como un carnívoro-omnívoro en su gremio alimentario, mientras que Chávez-Ramírez y Slack (1993) la definen como oportunista. Sin embargo, debido a su adaptabilidad, en temporadas cortas y en función de la disponibilidad de recursos puede llegar a reducir su dieta al consumo de sólo una o dos categorías. Esto último coincide con los resultados del presente estudio, donde se observó que en junio solo consumió dípteros, y en diciembre, decápodos, mamíferos y aves, adaptando su dieta a la disponibilidad de recursos, por lo que puede argumentarse que es una especie de hábitos oportunistas.

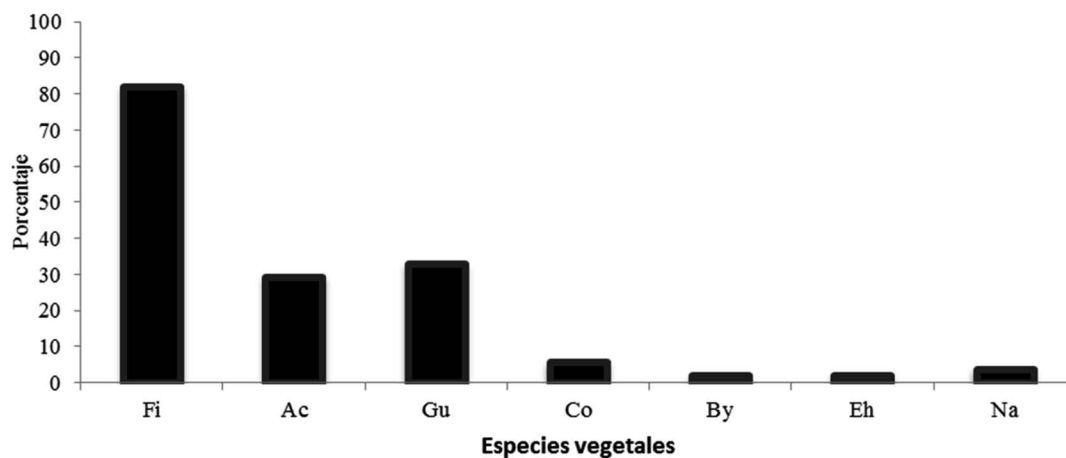
|                    |    | <i>G. ulmifolia</i> | <i>B. crassifolia</i> | <i>A. cornigera</i> | <i>E. tinifolia</i> | Nanche montés | <i>C. engleriana</i> | <i>Ficus sp</i> |
|--------------------|----|---------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|---------------|----------------------|-----------------|
| Semillas ingeridas | A  | 200                 | 6                     | 200                 | 185                 | 12            | 61                   | 200             |
|                    | B  | 9                   | 1                     | 97                  | 5                   | 6             | 0                    | 128             |
|                    | C  | 4.5                 | 16.66                 | 48.5                | 2.70                | 50            | 0                    | 64              |
|                    | CV | 14.51               | 2.85                  | 30.99               | 2.47                | 7.40          | 0                    | 7.66            |
|                    | M  | 0.45                | 0.028                 | 19.4                | 0.094               | 0.31          | 0                    | 3               |
| Semillas testigo   | A  | 200                 | 6                     | 200                 | 185                 | 6             | -                    | -               |
|                    | B  | 8                   | 0                     | 174                 | 0                   | 2             | -                    | -               |
|                    | C  | 4                   | 0                     | 87                  | 0                   | 33.33         | -                    | -               |
|                    | CV | 4.96                | 0                     | 27.14               | 0                   | 3.57          | -                    | -               |
|                    | M  | 0.19                | 0                     | 9.12                | 0                   | 0.05          | -                    | -               |

**Tabla 1.** Resultados experimentales para cada una de las especies vegetales ingeridas por la zorra gris. A = número inicial de semillas puestas a germinar, B = semillas germinadas, C = porcentaje final de germinación, CV = coeficiente de velocidad y M = velocidad de germinación (semillas por día).

Un análisis parcial de la dieta de la zorra gris evidencia su alto consumo de material vegetal, seguido de insectos y en menor proporción de mamíferos pequeños. Asimismo, se tiene evidencia que esta especie se comporta como insectívoro-omnívoro durante todo el año, con una marcada preferencia hacia la frugivoría durante la estación seca (Nuñez y Bozzolo 2006), lo cual se asocia a la disponibilidad del recurso y la fenología de la fructificación (Chávez-Ramírez y Slack 1993). En este estudio 6 de las 7 especies consumidas por *U. cinereoargenteus* tuvieron semillas viables, lo cual reafirma la teoría de que los zorros son dispersores legítimos.

De manera general, sí hubo un efecto positivo sobre los porcentajes de germinación de las semillas después de su paso por el tracto digestivo, esto indica el aporte de la zorra gris al proceso de dispersión, ya sea incrementando los porcentajes o la velocidad de germinación de las semillas ingeridas. En este estudio el porcentaje de germinación en las semillas ingeridas por la zorra gris (64%) es semejante al registrado por Domínguez-Domínguez *et al.* (2006) lo que indica un efecto positivo de la endozoocoria sobre las semillas. También se observó que el número de semillas dañadas por el paso a través del tracto digestivo fue mínimo, encontrando a la mayoría de las semillas en las excretas en buen estado y sin daño mecánico. Con base en esto, puede argumentarse que la zorra gris actúa como un vehículo entre parches de vegetación no adyacentes. Puede concluirse que la zorra gris es generalista dentro del nicho trófico que ocupa, y a eso se alude en este trabajo cuando se le califica de “generalista y oportunista” ya que cambia los componentes pero no la naturaleza de su dieta. Dicha amplitud de nicho varía entre temporadas y los valores reiteraron esta tendencia generalista. Puede considerarse a la zorra gris como un dispersor legítimo de las especies vegetales reportadas en este estudio tomando en cuenta a Herrera (1989) y Bustamante *et al.* (1992) debido a que defeca semillas sanas y viables.

**Figura 2.** Porcentajes de aparición para cada una de las especies vegetales encontradas en la dieta de la zorra gris. Las especies se abrevian de la siguiente forma: *Guazuma ulmifolia* (Gu), *Byrsonima crassifolia* (By), *Comocladia engleriana* (Co), *Acacia cornigera* (Ac), *Ficus sp* (Fi), *Ehretia tinifolia* (Eh), nanche montés (Na).



## Literatura citada

- ARANDA, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Consejo Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Xalapa, México.
- BUSTAMANTE, R., J. SIMONETTI, Y J. MELLA. 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologica* 13:203–208.
- CAMPOS, C. M., Y R. A. OJEDA. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35:707–714.
- CASTELLANOS, M. G., P. N. GARCÍA, Y R. LIST. 2008. Uso de recursos del cacomixtle *Bassariscus astutus* y la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* en una reserva urbana de la ciudad de México. Pp. 377 in *Avances en el estudio de mamíferos de México* (Lorenzo, C., E. Espinoza, y J. Ortega, eds.). Publicaciones especiales, segundo volumen. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Ciudad de México, México.

- CHÁVEZ-RAMÍREZ, F., Y D. R. SLACK. 1993. Carnivore fruit-use and seed dispersal of two selected plant species of the Edwards Plateau, Texas. *The Southwestern Naturalist* 38:141-145.
- COLWELL, R. K., Y D. J. FUTUYAMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-76.
- DE ARRUDA, B. A., Y J. C. MOTTA-JUNIOR. 2004. Food habits of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:5-14.
- DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ, L. E., J. E. MORALES-MÁVIL, Y ALBA-LANDA. 2006. Germinación de semillas de *Ficus insipida* (Moraceae) defecadas por tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y monos araña (*Ateles geoffroyi*). *Revista de Biología Tropical* 54: 387-394.
- FOWLER, J., COHEN L. Y P. JORVIS. 1998. *Practical Statistics for Field Biology*. Segunda edición. John Wiley and Sons. Chichester, United Kindom.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., VALIENTE-BANUET A. I., Y A. ROJAS-MARTÍNEZ. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- GUERRERO, S., BADI M. H., ZALAPA S. S., Y A. E. FLORES. 2002. Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* 89:17-28.
- HERRERA, C. M. 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals and associated fruit characteristics in undisturbed mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.
- INFANTE, F. G., Y L. F. ZÁRATE. 2005. *Métodos Estadísticos*. Trillas. Ciudad de México, México.
- KOTOWSKY, W. 1926. Temperature relations to germination of vegetables seeds. *Proceedings American Society Horticulture Science* 23:176-184.
- LEÓN-LOBOS, P. M., Y M. T. KALÍN-ARROYO. 1994. Germinación de semillas de *Lithrea casutica* (Mol.) H. et A. (Anacardiaceae) dispersadas por *Pseudalopex* spp. (Canidae) en el bosque esclerófilo de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 67:59-64.
- MAGUIRE, J. D. 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* 2:176-177.
- NUÑEZ, M. B., Y L. BOZZOLO. 2006. Descripción de la dieta de la zorra gris *Pseudalopex griseus* (Canidae) (Gray, 1869), en el Parque Nacional Sierra de las Quijadas, San Luis, Argentina. *Gayana* 70:163-167.
- SALAS-MORALES, S. H., A. SAYNES-VÁSQUEZ, Y L. SCHIBLI. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:21-58.
- SAS INSTITUTE. 1999. *SAS/STAT. User's Guide*, versión 8. Cary, North Carolina.
- SERVÍN J., Y C. HUXLEY. 1991. La dieta del coyote en un bosque de encino-pino de la sierra madre occidental de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana* 44:1-26.
- SILVERSTEIN, R. P. 2005. Germination of native and exotic plant seeds dispersed by coyotes (*Canis latrans*) in Southern California. *The Southwestern Naturalist* 50:472-478.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- ZUÑIGA, A., MUÑOZ-PEDREROS A., Y A. FIERRO. 2008. Dieta de *Lycalopex griseus* en la depresión intermedia del Sur de Chile. *Gayana* 72:113.



---

*Sometido: 19 de junio de 2013*

*Revisado: 22 de noviembre de 2013*

*Aceptado: 1 de abril de 2014*

*Editor asociado: Jorge Servin*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*



Editorial board resolution of THERYA

## Resolución del Consejo editorial de la revista THERYA

El consejo editorial de la revista THERYA ha decidido retirar el artículo “Juárez-Casillas, L. A., C. Varas, y F. A. Cervantes. 2013. Análisis filogenético del linaje evolutivo del oso negro (*Ursus americanus*). THERYA 4(3):467-484. DOI: 10.12933/therya-13-155”, después del análisis de una serie de peticiones escritas presentadas al consejo editorial de la revista.

The editorial board of the journal THERYA has decided to retract the article “Juárez-Casillas, L. A., C. Varas, y F. A. Cervantes. 2013. Phylogenetic analysis of the evolutionary lineage of Mexican black bears (*Ursus americanus*). THERYA 4(3):467-484. DOI: 10.12933/therya-13-155”, after analyzing a written petition to the editorial board of the journal.

El retiro de este artículo se fundamenta en tres argumentos: 1) Existe un malentendido en la autoría y en la propiedad de los datos incluidos; 2) Uno de los co-autores no fue notificado, o bien, no estuvo al tanto del envío del artículo. Por lo tanto, no avala el contenido, 3) Se presentó una petición por escrito de uno de los co-autores. En dicha petición, se menciona que algunos de los datos genéticos no son correctos, lo que puede comprometer los resultados obtenidos. Es por ello que, ante la observación de estos hechos, el consejo editorial consideró más pertinente el retiro del artículo, que el difundir información que puede ser errónea.

The withdrawal of this article is based on three arguments: 1) There were misunderstandings about authorship and on ownership of the data included; 2) One of the co-authors was not notified or aware of this submittal and therefore did not endorse its contents. 3) A written petition was presented by one of the co-authors stating that some of the genetic data used are flawed. In combination, these points clearly compromise the results and veracity of this article. Given this lack of clarity, the editorial board is retracting this article in its entirety, rather than risking dissemination of erroneous information.

Atentamente/Sincerely

Consejo editorial de la revista THERYA

THERYA editorial board

